



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO



FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

CARRERA DE BIOLOGÍA

Mirmecofauna asociada a acacias mirmecófilas en la Estación de Biología
Tropical “Los Tuxtlas” Veracruz, México

TESIS
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGO

PRESENTA
LUIS ORLANDO TRUJILLO CERVANTES

Directora de tesis: Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México.

México, marzo de 2018.





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos institucionales

Primero quiero agradecer a mi *alma mater* la Universidad Nacional Autónoma de México por aceptarme y formarme en lo que fue mi segundo hogar, la Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Y al mismo tiempo dar las gracias a todos mis profesores que me ilustraron y corrigieron durante este largo camino, sobre el estudio de la vida, que fue la carrera de Biología.

Se agradece a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, por el financiamiento de la presente tesis a través de los siguientes proyectos:

- PAPCA (FESI-DIP-PAPCA-2014-38).

Investigación realizada también gracias al programa UNAM-DGAPA-PAPIIT:

- PAPIIT (IA203515).

Al mismo tiempo doy gracias al Dr. Gerardo O. y a la Biól. Yolanda P. por permitirme y compartirme mucho de conocimiento y valores durante mi estancia en el Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales, por comprobarme que la investigación científica no es una ciencia celosa o envidiosa, sino que todo lo comparte. Dar gracias al M. en C. Miguel V. por hacerme ver lo necesario de corregir mis errores a través de las equivocaciones de los demás, y a la Dra. Rocío R. por demostrarme que lo mejor que uno puede hacer cuando no tiene a nadie para resolver una pregunta, es leer e investigar por uno mismo.

Gracias también a la Biól. Rosamond Coates y al M. en C. Álvaro Campos por todo el apoyo prestado durante la permanencia en la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas» en el estado de Veracruz. Así como al Dr. Héctor O. G. A., a la Dra. Leticia R. C., al M. en C. Fernando T. P. y al Dr. Raúl C. del C. M. por las lúcidas correcciones para el mejoramiento a esta tesis, después de haberla revisado, acepto la responsabilidad de cualquier error encontrado tras realizar las pertinentes observaciones.

Agradezco personalmente a Cecilia Salazar Reyes y Javier Martínez Toledo por su invaluable ayuda en campo. Al igual que al Dr. Miguel Vásquez-Bolaños por la corroboración de las especies y géneros de hormigas identificadas, y a la Dra. Sandra Luz por la comprobación de las especies de acacias. Finalmente dar las gracias al personal encargado de la Biblioteca Central (UNAM), a la Biblioteca Vasconcelos (CDMX), y a la Biblioteca del Instituto de Biología (IB-UNAM) junto con los herbarios MEXU (CU-UNAM) e IZTA (FES Iztacala) por toda su ayuda, tiempo y espacio prestados para complementar sustancialmente este trabajo, ¡muchísimas gracias!

Agradecimientos personales

Doy gracias a mis padres por darme la vida y apoyarme siempre, a mi padre Miguel T. por enseñarme que el orden, la constancia y la voluntad son el único camino seguro al éxito. Y a mi madre Gloria C. por inculcarme un noble amor y respeto por todo ser viviente, así como también que la vida siempre va a enseñarte algo nuevo pero sólo si estás dispuesto a aprender.

A Elsa M. por recordarme lo maravilloso y necesario que es la ciencia en nuestras vidas, por mostrarme que no hay nada imposible para un corazón determinado, y que lo único necesario para que el mal triunfe es que las buenas personas no hagan nada. A mis hermanos Oscar T. y Osvaldo T. por ser el mejor equipo en este juego llamado vida; que esto sea un buen ejemplo de que pueden lograr cuanto se propongan. Y a mi sobrino José Miguel T. por ser la alegría del hogar al hacerme ver que debemos cuidar más del mundo, no por nosotros, sino por los que vienen en camino.

A toda mi familia, amigos familiares, tíos y primos que continuamente mandaban preguntarme ¿cuándo te volveremos a ver? Una disculpa por la espera, el momento es ahora.

A la *Trifuerza* (Arturo R. y Alberto B.) por probarme que en la vida y en todo lo que uno quiera, estando solo se puede llegar rápido, pero en equipo llegarás aún más lejos.

A Karen A. por su apoyo constante, por la grata compañía hasta casi quedarse dormida, por ser un ejemplo para no rendirte ante nada, pero por sobre todo... por confiar en mí.

A mis muy estimados Alberto G., Oscar G., Alicia G. T., Alice A., Sinai P., Amellaly V., Jorge y Carlos T., Jacob F., María C., y Anita H., ha sido un placer coincidir con ustedes en esta vida. Así como a Miguel R., Itzul A. Ricardo P. Thalia C., Alejandro -el mejor vecino del mundo- A., Angélica G., Zulema R., Daniel H., Emmanuel C., Alan J., Juan T., Juan H., Brianda L., y a todas las amistades de los grupos 01 y 02, les deseo el mejor de los éxitos en todo cuanto aspiren conseguir, siempre.

A mis compañeros de laboratorio Sergio C., Joab M., Zayda B., y Miriam S., por compartir su distinto conocimiento, opiniones, experiencias, y su muy amena compañía.

Por último quiero agradecer y ofrecer una formal disculpa a los más de 10,000 organismos sacrificados junto a las numerosas acacias podadas durante la realización del presente trabajo, en mi defensa sólo puedo decir que los resultados y conclusiones obtenidas son lo mejor que he podido realizar con ustedes en los últimos tres años. Quien consulte esto espero corrija sus errores a través de los que yo he cometido, y comprenda que todo ha sido mi mejor intención de hacerlo bien, por el bien de hacer ciencia.

Dedicatoria

In memoriam de Guadalupe Johana Sánchez Gómez. Si existe una vida después de esta, a su debido tiempo, anhelo volvernos a encontrar.



Per tenebras lucem quaero.

Per aspera ad astra.

Frases

«Es cierto que la hormiga no presta porque prestar es cosa de avaros, da sin contar y no recoge nunca, nada es suyo, ni incluso lo que lleva en su cuerpo».

- Maurice Maeterlinck, (1974).

«El científico no tiene por objeto un resultado inmediato. (...) Su deber es sentar las bases para aquellos que están por venir, y señalar el camino.

La responsabilidad del científico es guiar la senda de quienes le siguen».

- Nikola Tesla, (1934).

«Si he sido capaz de ver más allá es porque he estado sentado sobre hombros de Gigantes».

- Sir Isaac Newton, (1676).

Índice

Glosario.....	1
Resumen.....	2
Abstract.....	3
Introducción.....	4
Mirmecofauna	4
Mirmecófitas y las acacias mirmecófilas	5
<i>A. cornigera</i>	5
<i>A. mayana</i>	8
Coevolución entre acacias y hormigas.....	10
Antecedentes.....	11
Justificación	12
Hipótesis.....	13
Objetivos	13
Área de Estudio.....	13
Caracterización y ubicación geográfica	14
Fisiografía y Geología.....	15
Clima	16
Flora.....	16
Materiales y método	18
Trabajo en campo	18
Trabajo en laboratorio	19
Identificación taxonómica de formícidos.....	19
Separación y conteo de organismos.	19
Distribución por alturas	19
Estadios	20
Índices de biodiversidad.....	20
Riqueza específica (S).....	20
Abundancia proporcional	21
Índices de dominancia – Simpson.....	21
Índices de equidad – Shannon-Wiener	21
Índices de diversidad verdadera.....	22
Caracterización de los domacios.	23

Determinación de invertebrados no formícidos y acacias mirmecófilas.....	25
Resultados	25
Acacias y domacios	25
Identificaciones taxonómicas.....	27
Conteo de individuos – <i>A. cornigera</i>	28
Conteo de individuos – <i>A. mayana</i>	29
Distribución por alturas – <i>A. cornigera</i>	35
Distribución por alturas – <i>A. mayana</i>	38
Estadios	42
Índices de diversidad	50
Riqueza específica (S).....	50
Abundancia proporcional – Simpson (λ).....	50
Equidad – Shannon-Wiener (H').....	50
Índices de diversidad verdadera.....	51
Caracterización de domacios	53
Determinación de artrópodos	56
Análisis de resultados y discusión.....	59
Especies en <i>Acacia cornigera</i>	60
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	60
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	63
<i>Crematogaster</i> sp.....	64
Especies en <i>Acacia mayana</i>	65
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	65
<i>Camponotus planatus</i>	67
<i>Pachycondyla</i> sp.....	69
<i>Monomorium</i> sp.....	70
Índices de diversidad	71
Riqueza específica (S) – <i>A. cornigera</i>	71
Riqueza específica (S) – <i>A. mayana</i>	71
Abundancia proporcional – Simpson (λ).....	72
Equidad - Shannon–Wiener (H').....	73
Caracterización de domacios	74
Determinación de artrópodos	76

Insectos.....	76
Quelicerados.....	78
Moluscos.....	79
Conclusiones.....	80
Prospectivos.....	81
Literatura citada.....	82
Apéndices.....	94
Apéndice I. Lista de <i>A. cornigera</i> del Estado de Veracruz consultadas en el MEXU.....	94
Apéndice II. Lista de <i>A. mayana</i> del Estado de Veracruz consultadas en el MEXU.....	96

Lista de cuadros

Cuadro 1. Número total de acacias y domacios muestreados por salida durante el presente estudio. A) Domacios recolectados de <i>A. cornigera</i> . B) Domacios recolectados de <i>A. mayana</i>	26
Cuadro 2. Identificaciones taxonómicas de formícidos y su número de individuos en cada salida por especie de acacia. A) Especies y total de hormigas para <i>A. cornigera</i> . B) Especies y total de hormigas para <i>A. mayana</i>	27
Cuadro 3. Estadios y número de formícidos por especie registrados en cada salida para <i>A. cornigera</i> . A) Individuos totales por estadio de <i>P. ferrugineus</i> . B) Individuos totales por estadio de <i>P. gracilis</i> . C) Individuos totales por estadio de <i>Crematogaster</i> sp.....	29
Cuadro 4. Estadios y número de formícidos por especie registrados en cada salida para <i>A. mayana</i> . A) Individuos totales por estadio de <i>P. ferrugineus</i> . B) Individuos totales por estadio de <i>C. planatus</i>	30
Cuadro 5. Índices de diversidad calculados por salida y especie de acacia mirmecófila. A) Índice de riqueza específica; B) Índice de abundancia proporcional de Simpson (λ); C) Índice de entropía y equidad de Shannon-Wiener (H').....	52
Cuadro 6. Medidas en centímetros (<i>cm</i>) de los domacios habitados por la especie de formícido según la acacia mirmecófila. Cifras redondeadas a 2 dígitos después del punto decimal.	55
Cuadro 7. Invertebrados no formícidos identificados en el presente estudio junto con la altura a la que se encontraron y su ubicación en la acacia.....	57

Lista de figuras

Figura 1. <i>Acacia cornigera</i> . A) Inflorescencia inmadura; B) Inflorescencia madura; C) Fruto previamente perforado; D) Nectario extrafloral; E1 y E2) Domacios tipos A y B respectivamente; F) Crecimiento regular de las ramas entre domacios y hojas bipinnadas (Orlando Trujillo).	7
Figura 2. <i>Acacia mayana</i> . A) Inflorescencia inmadura; B) Fruto; C) Rama floral; D) Nectario extrafloral; E1 y E2) Domacios tipo A y B; F) Disposición entre domacios y hojas bipinnadas (Orlando Trujillo).	9
Figura 3. Ambas zonas de estudio en la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas», Veracruz. Se indica el área de muestreo aproximada, el tipo de vegetación, las coordenadas y la latitud. En gris claro muestra el pastizal inducido y en gris oscuro la vegetación de la selva alta perennifolia. Mapa con escala a 100 metros (Modificado de Google Maps, 2016).	14
Figura 4. Región de la reserva de la biósfera «Los Tuxtlas», Veracruz. En color gris claro y punteado las zonas núcleo de la reserva, en gris oscuro y cuadrículado la zona de amortiguamiento, la estrella indica la ubicación de la zona de estudio (Modificado de CONANP, 2006 y Google Maps, 2016).	15
Figura 5. División ejemplificada para las alturas en las acacias mirmecófilas. <u>A</u>) Ilustración de una acacia dividida en las tres alturas establecidas I) Parte más alta o dosel arbóreo, II) Altura intermedia o tronco principal, III) Parte basal o más inferior del árbol con domacios o folíolos muestreables. <u>B</u>) <i>Acacia cornigera</i> en la zona de pastizal. <u>C</u>) <i>A. mayana</i> dentro de la selva.	18
Figura 6. Cortes y medidas establecidas de los domacios. A) Domacio de <i>A. mayana</i> visto desde la parte superior de la rama. B) Domacio de <i>A. cornigera</i> con corte transversal. C) Domacio de <i>A. cornigera</i> con corte longitudinal. D) Detalle de la entrada en un domacio de <i>A. mayana</i> . 1) Entrada. 2) Distancia Punta-Entrada. 3) Distancia Punta-Punta. 4) Punta-Centro (I). 5) Punta-Centro (D). 6) Altura interna (I). 7) Altura interna (D). 8) Ancho interno (I). 9) Ancho interno (D). 10) Profundidad interna (I). 11) Profundidad interna (D). 12) Grosor (Orlando Trujillo).	24
Figura 7. Especies de obreras y estadios encontrados en <i>A. cornigera</i> y <i>A. mayana</i> del presente estudio con su tamaño promedio. A) <i>Pseudomyrmex ferrugineus</i> (5.62 ± 0.66 mm). B) <i>Camponotus planatus</i> (4.55 ± 0.33 mm). C) <i>Pseudomyrmex gracilis</i> (7.17 ± 0.96). D) <i>Crematogaster</i> sp. (2.54 ± 0.28 mm). E) <i>Pachycondyla</i> sp. (7.1 mm). F) <i>Monomorium</i> sp. (2.02 mm). Estadios: OM) Obrera mayor; Om) Obrera menor; O) Obrera; Pa) Pupa en estadio avanzado; P) Pupa; La) Larva en estadio avanzado; L) Larva; H) Huevo.	31
Figura 8. Adultos reproductores y sus respectivos estadios de pupa presentes en las acacias mirmecófilas del actual estudio. A) <i>P. ferrugineus</i> (♂). B) <i>P. ferrugineus</i> (♀). C) <i>P. gracilis</i> (♂). D) Adulto reproductor de <i>Crematogaster</i> sp. E) Hembra fisiogástrica «reina» de <i>P. ferrugineus</i> (arriba) comparada con el tamaño de una obrera (abajo).	32
Figura 9. Hormigas y áreas de estudio. A) Obreras de <i>P. ferrugineus</i> (izquierda) como se encuentran normalmente, (derecha) hormigas con algún tipo de patógeno sobre su cutícula. B) <i>C. planatus</i> con distintas coloraciones conviviendo dentro de un mismo domacio, las de la izquierda con color claro son más jóvenes que las de la derecha con tonalidad más oscura. C) Domacio de <i>A. cornigera</i> con detritos en su interior, particularmente sólo presenta una espina. D) Pastizal inducido, hábitat de <i>A. cornigera</i> . E) Selva alta perennifolia, hábitat de <i>A. mayana</i> . F) Limite entre la selva y el pastizal en la reserva de Los Tuxtlas con vacas al fondo, foto tomada desde la segunda área de estudio.	33

Figura 10. Confrontación entre <i>C. planatus</i> y <i>P. ferrugineus</i> sobre un domacio de <i>A. mayana</i> en primer plano. Otra hormiga de <i>C. planatus</i> evita que una obrera más de <i>P. ferrugineus</i> continúe llevándose larvas o pupas del domacio intencionadamente quebrado y ocupado previamente por las hormigas camponotinas, en segundo plano (Orlando Trujillo).	34
Figura 11. Distribuciones de las especies de formícidos por altura en las dos especies de acacias mirmeecófilas durante las 4 salidas.....	41
Figura 12. Estructura de la población de <i>P. ferrugineus</i> en <i>A. cornigera</i> durante el año de muestreo.	43
Figura 13. Estructura de la población de <i>P. gracilis</i> (A, B, y C) y <i>Crematogaster</i> sp. (D) en <i>A. comigera</i> durante el año de muestreo.....	45
Figura 14. Estructura de la población de <i>P. ferrugineus</i> en <i>A. mayana</i> durante el año de muestreo.	47
Figura 15. Estructura de la población de <i>C. planatus</i> en <i>A. mayana</i> durante el año de muestreo. ...	49
Figura 16. Invertebrados contenidos en las muestras de los domacios recolectados. A) y B) Muestran la diversidad de ácaros. C) y D) Dípteros, el primero con forma de mosca y el segundo de mosquito. E) Tisanóptero. F) Himenóptero. G) Colémbolo. H) Larvas oligopoides. I) Pupa de curculiónido. J) Curculiónidos. K) Molusco gasterópodo o caracol miniatura. L) Molusco dentro de un domacio de <i>A. mayana</i> probablemente abierto por alguna ave. M) Arañas saltícidas, adultos, exuvia y puesta de 18 a 20 juveniles. N) Saltícido dentro de un domacio, junto a él había una obrera de <i>P. ferrugineus</i> . O) Araña Uloboridae. P) y Q) Larvas minadoras. R) Domacio probablemente abierto por aves.	58

Glosario

Adecuación: es la capacidad de reproducción y supervivencia de la descendencia por cada especie (p. 66).

Coevolución: evolución en la cual dos o más grupos de especies se ven profundamente relacionadas, la existencia de una depende de la otra para perpetuar a través del tiempo (p.10).

Críptico: que permanece oculto a simple vista o le es fácil pasar desapercibido por su tamaño, camuflaje o habilidad para esconderse (p. 70).

Domacio: tejido vegetal o estípula modificada en plantas mirmecófilas que funge como sitio de anidación para sus especies mutualistas, en este caso hormigas (pp. 5-80).

Evolución: cambio gradual de las especies a través del tiempo (pp. 10, 62, 64-66, 69 y 75).

Estípula: estructura vegetal con forma de espina o escama situada en la base de las hojas o foliolos (pp. 5, 75).

Foliolos o pinnas: son las hojas modificadas de las leguminosas en unas de menor tamaño, también llamadas hojas compuestas (pp. 13, 18, 35, 40, 56-57, 59, 64, 76 y 81).

Mirmecófilo: aquellos organismos que viven en simbiosis con hormigas, pueden ser plantas, hongos o vertebrados (p. 2, 5, 8, 10-13, 18, 25, 27, 32, 36, 41, 52, 55-56, 59-61, 63-64, 66-68, 75-76, 78 y 80-81).

Mutualismo: asociación en la cual dos organismos se ven favorecidos el uno del otro. (pp. 11, 20 y 64).

Parasitismo: interacción en la que un organismo vive a expensas de la explotación del otro. (pp. 11, 62 y 69).

Simbiosis: es la relación entre seres vivos que, generalmente, les permite beneficiarse o perjudicarse unos de los otros y puede ser obligada (permanente) o facultativa (momentánea). (pp. 5, 60).

Resumen

En la vida existen organismos que se asocian para asegurar su sobrevivencia, ejemplo de ello son las acacias mirmecófilas y las hormigas mutualistas en los neotrópicos del planeta. En este trabajo se estudiaron dos de esas acacias mirmecófilas *Acacia cornigera* y *A. mayana*, junto a sus formícidos e invertebrados asociados en la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas», Veracruz, México. Se analizaron 257 domacios con folíolos de 27 individuos de *A. cornigera* y 171 de 6 *A. mayana* en tres alturas distintas por árbol de acacia, durante cuatro salidas abarcando las temporadas de lluvias y de secas a lo largo de un año en dos tipos de vegetación; una selva alta perennifolia y un pastizal inducido.

Se identificaron seis especies de hormigas con su probable tipo de interacción con las acacias: *Pseudomyrmex ferrugineus* (mutualista), *P. gracilis* (parásita), *Camponotus planatus* (mutualista facultativa), *Crematogaster* sp. (oportunista), *Monomorium* sp. (oportunista), y *Pachycondyla* sp. (foránea). El mayor número un estadio fue de huevos por cada especie en la comunidad durante la cuarta salida, atribuible quizás al inicio de la temporada de lluvias. Las hormigas *P. ferrugineus* se registraron en las partes más altas con folíolos cercanos a los cuerpos Beltianos, el resto las taxa de hormigas fue encontrado en las partes más bajas o sin el patrullaje estas hormigas mutualistas. La mayor riqueza de especies formícidas «S= 4» como de dominancia ($\lambda=0.97$, tercera salida) y diversidad ($1-\lambda=0.47$) fue en *A. mayana*. Sin embargo, la mejor equitatividad de especies se halló en *A. cornigera* ($H^{\prime}= 2$, primera salida). La medición de los domacios ocupados por *P. ferrugineus* en *A. mayana* mostraron ser de mayor tamaño y encontrarse en mejores condiciones que entre cualquier otra combinación de acacia y hormiga. Encontrando también una biodiversidad invertebrados capaces de emplear las acacias mirmecófilas a pesar de las hormigas mutualistas.

Abstract

In the life habit some organisms that have been associations to ensure their survival, an example of this are the myrmecophytes acacias and mutualistic ants in the neotropics of the planet. In this work *A. cornigera* and *A. mayana* were studied together with their associated formicids and invertebrates in the Biological Tropical Station "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. A total of 257 domatia with leaflets of 27 individuals of *A. cornigera* and also 171 samples of six *A. mayana* were analyzed at three different heights by acacia tree, during four outings that covering the rainy and dry seasons along a year in two types of vegetation; in a high evergreen forest and an induced pasture.

Six species of ants were identified with their probable type of interaction with the acacias: *Pseudomyrmex ferrugineus* (mutualist), *P. gracilis* (parasite), *Camponotus planatus* (facultative mutualist), *Crematogaster* sp. (opportunist), *Monomorium* sp. (opportunist), and *Pachycondyla* sp. (foreign). The largest number of one stage was the eggs for each species in the community during the fourth outing, attributable perhaps to the start of the rainy season. The ant *P. ferrugineus* were registered in the highest parts with leaflets close to the Beltian bodies, the rest of the taxa ants was found in the lower parts or where these mutualistic ants isn't patrolling. In *A. mayana* was found the bigger richness of ants "S= 4" as well as dominance ($\lambda=0.97$, third trip) and diversity ($1-\lambda=0.47$). Nevertheless, the best evenness of species was found in *A. cornigera* ($H'=2$, first trip). The measurements of the domatia occupied by *P. ferrugineus* in *A. mayana* show the major size and best care versus the comparison between others ants or acacia. Also finding that a diversity of invertebrates that can take advantage of the mirmecophyte acacias even with the constant protection by the mutualistic ants.

Introducción

Mirmecofauna

Por el momento ha sido difícil extrapolar la importancia de los insectos, y en particular de las hormigas, a pesar de su relativa y reconocida contribución a la biodiversidad global ya que son omnipresentes en cada hábitat y en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Hölldobler y Wilson, 1994). Debido a su diversidad sostienen y mantienen una variedad de roles ecológicos como: competidores, depredadores, presas, carroñeros, jardineros, ingenieros terrestres y mutualistas. Así, en ecología, la importancia de las hormigas se ve reflejada en su ubicuidad y el gran número de interacciones en las que son capaces de participar (Lach, 2010).

La mirmecofauna comprende el estudio científico de las especies de hormigas dentro de un área geográfica con determinados factores ambientales, ecológicos y temporales, dependiendo de estas radica su presencia (Dumpey y Johnson, 1981). Habiendo así tantos hormigueros y tantos comportamientos diferentes como especies de hormiga. Precursores como Aristóteles, Plinio, G., Aldrovandi, U., Swammerdam, J., William Gould, De Geer, C. aportaron mucho de lo que ahora se conoce, pero fue Renato Antonio Ferchault de Renamur de la entonces naciente formicología (Maeterlinck, 1974).

Desde el primer listado realizado por Rojas en el territorio mexicano en 1996 hasta el 2014 se ha incrementado el interés por el estudio de las hormigas, como también del número de 501 a 973 taxa descritos. Los esfuerzos reflejados en investigaciones sobre este grupo han dado como resultado que a nivel nacional se conozca el 50% de las especies esperadas, y dos simposios nacionales para la actualización sobre el tema: Formicidae de México y Avances de Formicidae de México (Rojas-Fernández, 1996; Ríos-Casanova, 2014; Vásquez-Bolaños, 2015).

México cuenta con 1,959,248 km² de extensión territorial, más 5,109,168 km² incluyendo aguas nacionales (Tamayo, 1993). Se sitúa entre las regiones Neártica y Neotropical, agregado a su accidentada topografía y geología que incluye diez tipos distintos de vegetación, suma una gran variedad de climas que favorecen los hábitats para la enorme diversidad de especies que lo sitúa entre los cinco países megadiversos a nivel mundial, concentrando el 12% de la biodiversidad del planeta (CONABIO, 2008; Toledo, 2011) gracias a esto y en cuanto interesa a mirmecofauna hasta el 2014 contaba con el 8% a nivel mundial (Ríos-Casanova, 2014).

Mirmecófitas y las acacias mirmecófilas

Las mirmecófitas son plantas que establecen relaciones llamadas simbiosis en la cual una especie (en este caso una vegetal) depende de la coexistencia de otra especie (en nuestro caso animal y con fines del presente estudio a las hormigas). Para que una planta sea considerada mirmecófila debe tener tres características principales: I) La planta debe proporcionar alimento en forma de cuerpos nutritivos «cuerpos de Belt» y/o nectarios a sus hospederos. II) La planta debe proveer habitáculos o «domacios» para sus ocupantes. III) Debe haber una clara dependencia entre la existencia de las plantas y los insectos, si una de las dos especies desaparece se llevará consigo la descendencia de la otra (Del Val y Dirzo, 2004).

Las acacias mirmecófilas son junto con las cecropias uno de los dos grupos de mirmecófitas más conspicuos y ampliamente distribuidos entre las regiones de los neotrópicos del planeta (Del Val y Dirzo, 2004). En la región mesoamericana del continente americano, que abarca desde el suroeste de México hasta Colombia, existen tres principales áreas de diversidad de especies mirmecófilas, dentro del país se distribuyen en ambas costas tanto del pacífico como en el golfo mexicano a altitudes menores de los 3,000 m. El género *Acacia* tiene actualmente 15 especies mirmecófilas neotropicales, de las cuales 10 habitan dentro del país. Entre las especies del género especificado se describen las dos encontradas en la región de Los Tuxtlas *Acacia cornigera* y *Acacia mayana* (Janzen, 1966; Rico-Arce, 2007; Gómez, 2010).

A. cornigera

En la región de Los Tuxtlas *A. cornigera* se han encontrado como árboles de hasta 8 metros, sus vainas son cilíndricas de color rojo y armadas en el ápice, dentro de éstas pueden contener de 13 a 16 semillas de color negro brillante y agregadas por una pulpa de coloración blanca. Su inflorescencia tiene forma de espiga de color amarillo y sus estípulas (domacios) son punzantes e incipientes. Los sitios donde es común encontrarla son bordes o vestigios de la selva alta perennifolia, la cual es desmontada para agricultura y ganadería. En la **Figura 1** se muestran las partes y características más representativas de la especie y en el **Apéndice 1** la lista de acacias consultadas en el MEXU (UNAM) para la obtención de los datos locales referenciados.

Puede ser un árbol o arbusto que en raras ocasiones llega a medir más de 10 o 15 metros de altura, las ramas sexuales alcanzan los 20 a 50 cm de longitud, si se encuentra en sitios más húmedos dichas ramas son de 1 a 10 cm. En climas muy cálidos los domacios tienen una coloración blanca o gris pálida que les permite reflejar la radiación solar disminuyendo así ligeramente la temperatura dentro de los mismos, en hábitats más húmedos y altitudes mayores son de color café oscuro o muy cercanos al negro, lo cual ayuda a mantener cálida la colonia en días fríos y facilitando así la respuesta rápida del patrullaje. Hasta ahora la coloración no ha dado indicios de qué colonia de hormigas puede ocuparla (Janzen, 1974; Rico-Arce, 2007).

El tamaño de su inflorescencia se ve influenciado por la cantidad de humedad en el sitio, si es un lugar muy seco esta puede verse reducida, el número de cabezuelas que cada una contiene no está relacionado con su largo, su vaina es dehiscente y las aves las abren para consumir sus semillas para así dispersarlas frecuentemente sobre la vegetación secundaria. Los domacios pueden presentarse en dos formas, el tipo A en forma de «V» con un peciolo que las une al tallo y regularmente delgadas, y las tipo B que son más curvas en la parte donde se unen al peciolo, de mucho mayor volumen, además de contener estas últimas usualmente a la reina fisiogástrica de la colonia (Janzen, 1974).

Presenta uno de los más grandes rangos de distribución geográfica y ecológica, ocupa hábitats riparios o aquellos previamente perturbados por actividades humanas como la agricultura o la tala, puede alcanzar la madurez reproductiva en tres o cuatro años además de poder ser dispersada por aves, ganado, y por personas en vegetación de crecimiento secundario. Prospera en pastizales, orillas del camino y espacios abiertos para prácticas de cultivo, desde riachuelos a 0 msnm hasta cimas de 1,500 msnm. Probablemente fue introducida en México transportada por obreros y su maquinaria para construir caminos, o por granjeros e indios además de aves que consumían la pulpa de sus vainas incluyendo así algunas semillas (Janzen, 1967).

En el sureste de la República Mexicana se le puede encontrar en todos los sitios perturbados y regímenes climáticos desde el nivel del mar hasta los 1,200 msnm con hasta 7 meses de temporadas secas, haciéndola una especialista en sobrevivir en severas temporadas sin lluvias, se disemina a través de hábitats previamente ocupados por plantas madre y bajo condiciones de estrés, puede morir después de 1 ó 2 años si no es ocupada por una colonia de hormigas mutualistas. Bajo condiciones de mucha sombra las plántulas tienden a producir menos domacios contrario a sitios con gran cantidad de luz solar, en los cuales tiene una producción mucho mayor de estos (Janzen, 1974).

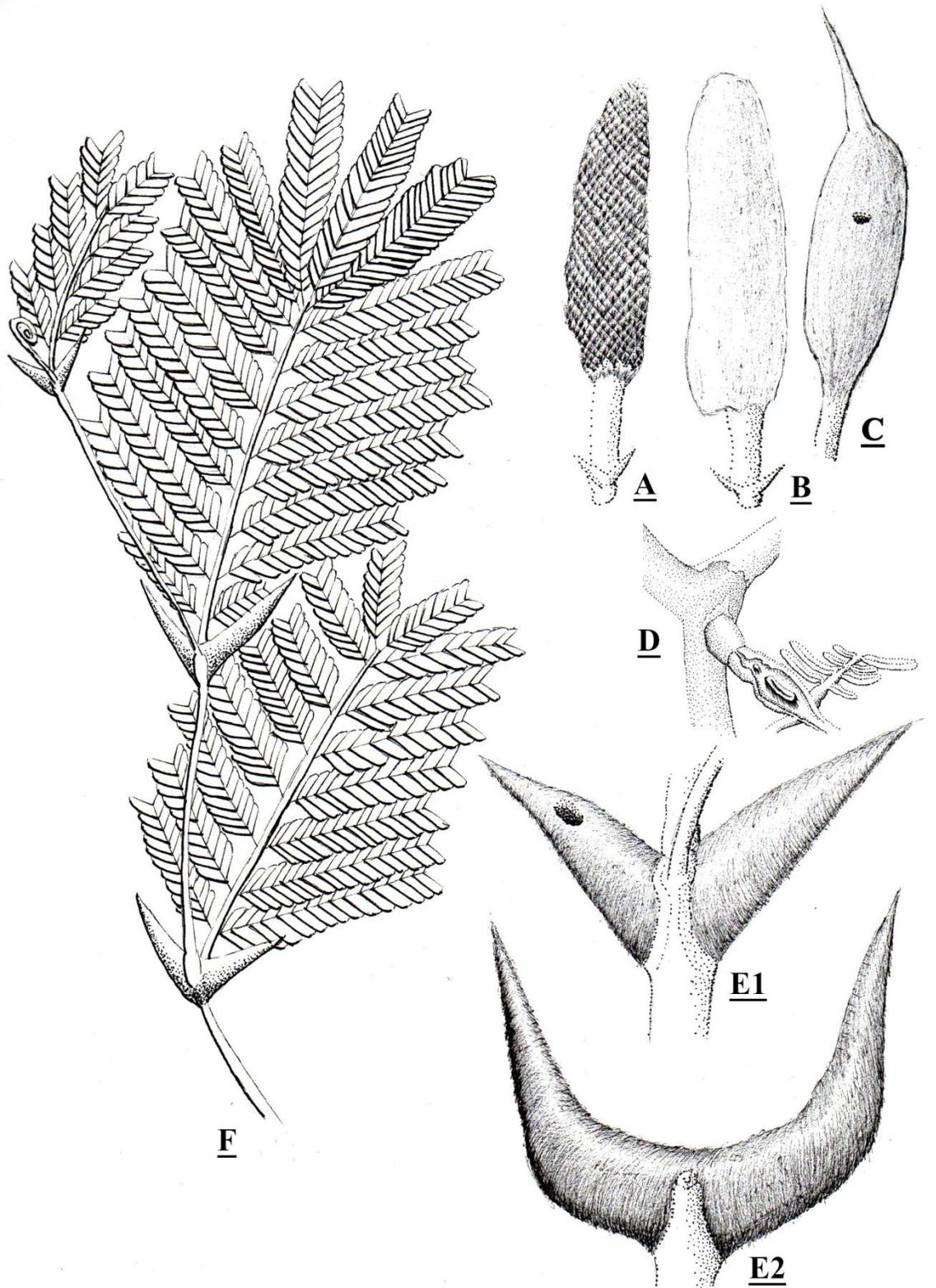


Figura 1. *Acacia cornigera*. **A)** Inflorescencia inmadura; **B)** Inflorescencia madura; **C)** Fruto previamente perforado; **D)** Nectario extrafloral; **E1** y **E2)** Domacios tipos A y B respectivamente; **F)** Crecimiento regular de las ramas entre domacios y hojas bipinnadas (Orlando Trujillo).

A. mayana

De una manera local *A. mayana* en la región de Los Tuxtlas se ha encontrado de 1.80 a 8 metros de alto y 10 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.), de corteza pálida y lisa con tono verde grisáceo, sus inflorescencias son rosadas o rojas y sus frutos son aún más rojos. Los domacios son incipientes y triangulares al corte transversal. Se le ha hallado entre piedras en cañadas en el interior de la selva alta perennifolia, así como en los bordes de esta y sus veredas. La **Figura 2** muestra sus características descritas y en el **Apéndice 2** se enlistan aquellas acacias consultadas para esta descripción.

Es la acacia mirmecófila más sencilla de reconocer debido a las costillas longitudinales que se extienden desde la base hasta la punta del domacio, su peculiar forma posiblemente sea el resultado de un largo pasado de hibridación con una acacia con espinas en forma de espada como lo es *A. macracantha*, es poco común encontrarla aun en su ambiente, las flores y frutos son muy similares a los de *A. cornigera* y a la vez muy distintos de las demás acacias. La inflorescencia termina en una punta roma y dichos frutos difieren entre sí por ser estos más largos y delgados, además de tener un pequeño tallo abultado rodeando las semillas (Janzen, 1974).

Los domacios en forma triangular sugieren ser una introgresión o nueva mutación para su fortalecimiento sin abultar las paredes, también presentar formas tipo A y B como en *A. cornigera*. Los nectarios son el doble de largos que en para proporcionar más néctar por hoja en sitios sombreados. Es una de las acacias más raras y su reducido número en colecciones representa la verdadera densidad y distribución espacial, es capaz de autopolinizarse contrario a otras acacias mirmecófilas. Pertenece a las especies de un bosque primario pero es escasa en áreas con actividades agrícolas, el abrir claros para la ganadería llevaría a su extinción. De ser así, *A. mayana* sería la versión madura y de bosque húmedo de la especie *A. cornigera* (Janzen, 1974; Rico-Arce, 2007).

Tiene hábitos umbrófilos, crece de manera aislada a otros individuos de su especie y de manera dispersa, tiende a morir en condiciones muy soleadas y secas. En algún momento ese encontró en la lista de especies amenazadas posicionada como especie en la categoría de vulnerable (VU) de acuerdo a la lista roja de especies amenazadas, pero actualmente se desconoce si está bajo alguna categoría de riesgo en el país (Rico-Arce, 2007).

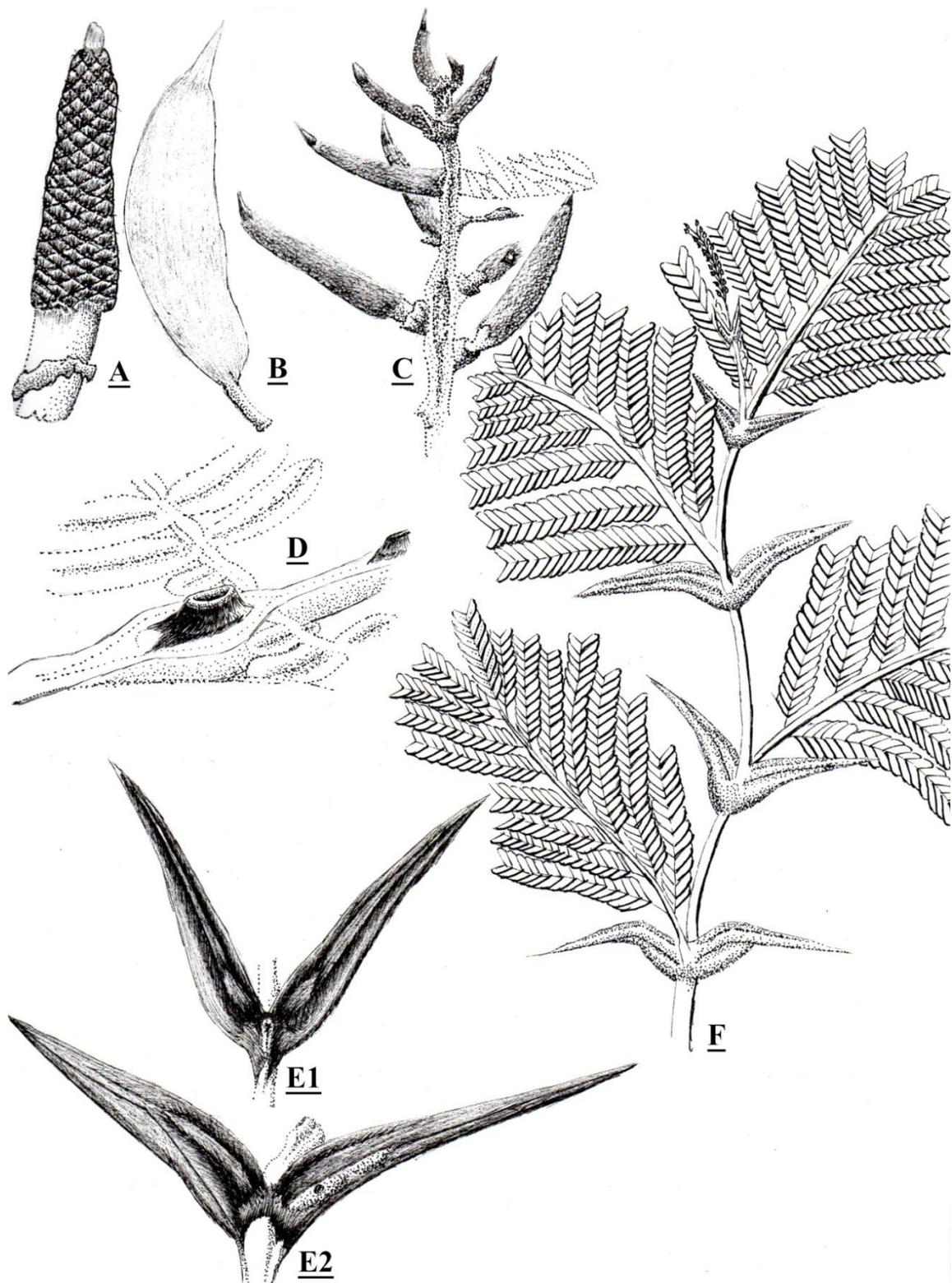


Figura 2. *Acacia mayana*. **A)** Inflorescencia inmadura; **B)** Fruto; **C)** Rama floral; **D)** Nectario extrafloral; **E1** y **E2)** Domacios tipo A y B; **F)** Disposición entre domacios y hojas bipinnadas (Orlando Trujillo).

Coevolución entre acacias y hormigas

La coevolución es la interacción de diversos grupos taxonómicos jerárquicos organizados biológicamente, los cuales a través de periodos espaciotemporales provocan cambios evolutivos recíprocos, permitiendo así procesos de coadaptación y coespeciación; la primera implica que por presiones selectivas entre especies puedan adaptarse por mecanismos microevolutivos, mientras que la segunda explica las codiversificaciones por procesos macroevolutivos entre linajes o especies que interactúan entre sí (Oyama, 2012).

Esto es relevante ya que, como en nuestro ejemplo, las hormigas al ser animales de un linaje carnívoro (Schultz, 2000) dependen de fuentes energéticas capaces de metabolizar, y las acacias junto a las cecropias han modificado parte de su metabolismo para producir glucógeno (el cual por regla general sólo los integrantes del dominio *Animalia* pueden generarlo) y así alimentar a sus formícidos mutualistas, ultimando en plantas que crean alimento asombrosamente similar a un producto animal (Jolivet, 1998). Ejemplos de ellos son los cuerpos Becarianos en árboles del género *Macaranga* (Euphorbiaceae) en el viejo mundo, y en el nuevo mundo los cuerpos Mullerianos en *Cecropia* (Urticaceae), como también los cuerpos Beltianos en las acacias (Leguminosae), estos últimos producidos en las puntas las hojas los cuales son cosechados por las hormigas para alimentar a sus larvas proveyéndoles una fuente de proteínas, lípidos y abundantes carbohidratos (Janzen, 1974; Hölldobler, 1990).

Junto con los nectarios extraflorales y las características antes mencionadas son estrategias evolutivas de las acacias mirmecófitas para mantener su relación con las hormigas (Bentley, 1977). De esta manera, las plantas han fungido como fuente de alimento y refugio, mientras que las hormigas lo han hecho como protectoras y en otros casos como polinizadoras, dispersoras de semillas, hasta inclusive como un recurso alimenticio (Hocking, 1975).

La subfamilia Pseudomyrmecinae se integra de tres géneros: *Myrcidris* en el Amazonas, Brasil, con sólo una especie, *Pseudomyrmex* que abarca la región Neotropical y la parte sur de la región Neártica con 200 especies, y *Tetraponera* en la región Paleotropical con 110 especies (Ward, 1990). El género *Pseudomyrmex* en América presenta hormigas arbóreas tropicales donde al menos 37 de ellas han evolucionado como mutualistas de otras plantas además de las acacias, habitando por ejemplo: a *Barteria* y *Pasiflora* de la familia Passifloraceae, *Triplaris* de la familia Polygonaceae, *Vochysia vismiaefolia* de la familia Vochysiaceae, *Tachigali* de la familia Cesalpiniaceae, y *Opuntia stricta* de la familia Cactaceae (Ward, 1991; Del Val y Dirzo, 2004).

La relación *Acacia-Pseudomyrmex* comienza durante el Mioceno alrededor de 5.4 millones de años (M.a.) atrás en cuanto a las acacias mirmecófilas se refiere, y 4.5 M.a. para las hormigas de los grupos involucrados en el mutualismo, esto según estudios basados en datos moleculares (Gómez, 2010). Dicha relación trae consigo claros beneficios mutuos, las formícidos pueden impedir que lianas y otras plantas intenten parasitar a las acacias (Janzen, 1974), remover huevos o larvas de insectos fitófagos (Gaume *et al.*, 1997), o a otras hormigas que pretendan forrajear y consumir néctar de su planta hospedera (Blüthgen *et al.*, 2000). Mientras que, las acacias al generar los domacios para que habiten y críen ahí los formícidos a su progenie, junto con un constante patrullaje en los folíolos por parte de las hormigas hacen de estas mirmecofitas unas plantas con ejército personal (Sánchez-Galvan y Rico-Gray, 2011; Aguirre *et al.*, 2013; Del Val y Dirzo, 2004).

Sin embargo otras especies de formícidos han encontrado la manera de vulnerar la seguridad de las mirmecofitas para habitar el interior de sus domacios, inclusive también artrópodos de diversos taxa. Estos organismos son capaces de sortear la guardia de las hormigas e ingresar a los domacios para establecerse, por ello es pertinente saber más sobre las estructuras vegetales como lo son los domacios que pueden aprovecharse como hogar tanto por los formícidos como refugio de otros invertebrados (Hocking, 1970; Janzen, 1974; González-Teuber y Heil, 2010).

Antecedentes

Janzen, H. D. en el año de 1974 registró en repetidas ocasiones a lo largo de su investigación en el neotrópico y particularmente en el sureste mexicano grandes colonias de *Camponotus planatus*, las cuales aparentemente competían directamente por los domacios contra las colonias de hormigas residentes del sistema *Acacia-Pseudomyrmex*. Ibarra-Manríquez y Dirzo (1990), en su estudio de plantas mirmecófilas de la Estación de Biología “Los Tuxtlas” en Veracruz encontraron tres especies distintas de hormigas (*P. fellosus*, *P. ferrugineus* y *C. planatus*) en *A. mayana* y una sola especie (*P. fellosus*) en *A. cornigera*. Considerando que algunas de esas asociaciones podrían representar casos de mutualismo bien desarrollado, otros incipiente e incluso unos más sin valor adaptativo.

Raine *et al.* en 2004 reportaron una ocupación constante entre hormigas de las especies *P. ferrugineus* y *C. planatus* en *A. mayana* en la misma Estación de Biología Los Tuxtlas, Veracruz. Rocha, O, M., encontró en 2009 que la riqueza de hormigas en Los Tuxtlas depende del tamaño del fragmento de las áreas conservadas o no, su nivel trófico y sitio de anidación, como también de la estructura vegetal de la selva perennifolia. Entre los géneros están *Camponotus*, *Crematogaster*, *Pachycondyla*, *Pseudomyrmex* y *Monomorium*.

Gómez-Acevedo en el 2010 en su proyecto aportó un registro de hormigas no mutualistas en el sistema acacia-hormiga dentro de domacios, entre ellos *Crematogaster* sp., los cuales aparentemente no proveen ninguna clase de protección a su hospedero, considerando esto a partir de muestras recolectadas de acacias distribuidas en el neotrópico mexicano.

Sánchez-Galván *et al.* durante los años 2011 y 2012 realizaron una serie de experimentos considerando principalmente a *P. ferrugineus* y *P. gracilis* que consistían en la dinámica de colonización e interacción mirmecofítica, una evaluación de la eficiencia defensiva por parte de ambas especies de hormigas y la respuesta defensiva ante señales químicas después de un daño causado a la planta, concluyendo que *P. ferrugineus* coloniza en más ocasiones las plantas de *A. cornigera* y puede defenderla mucho mejor contrario a *P. gracilis*.

Aguirre, *et al.*, 2013 caracterizaron por familia botánica los nectarios extraflorales de plantas en la reserva de Los Tuxtlas, entre ellas *A. cornigera* y *A. mayana* donde además de identificar a las hormigas asociadas a estas, encontraron que 10 de las 12 plantas correspondieron a la familia Fabaceae y el género más diverso de hormigas fue *Pseudomyrmex* con nueve especies, *Camponotus* con siete especies, y otras dos del género *Monomorium* sp.

Justificación

Los estudios realizados hasta ahora contemplan solamente la presencia o ausencia de las especies de hormigas en las acacias mirmecófilas pero aportan muy poco de cómo es que son capaces de distribuirse en la planta hospedera, cómo es que llegan ahí o encuentran la manera de engañar a las hormigas residentes sin sufrir aparentemente sanción alguna, y cómo es que una vez establecidas fluctúan sus poblaciones a través del tiempo. Por ello el presente trabajo pretende aportar una lista actualizada de las especies existentes, sumando contribuciones a su historia evolutiva e interacciones que puedan llevarse a cabo dentro de dicho sistema tanto en árboles como arbustos mirmecófilos del género *Acacia* en la región de los Tuxtlas, incluyendo así todos los individuos concentrados en dos tipos de hábitats dentro del área de estudio que son: la selva perennifolia madura conservada y un pastizal inducido por actividades ganaderas.

Hipótesis

Si es posible que habiten dos o más especies de formícidos en las acacias mirmecófilas de la región de Los Tuxtlas en Veracruz, entonces la diversidad de hormigas asociadas deben estar reflejadas en una riqueza de especies al ocupar dichas acacias a determinada altura y con cierta abundancia establecida.

Objetivos

Objetivo principal

- Identificar las especies de la familia Formicidae presentes en las acacias mirmecófilas de la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas», Veracruz. México.

Objetivos particulares

- Cuantificar los estadios de las especies de formícidos encontrados en los domacios y foliolos de las acacias mirmecófilas por salida.
- Conocer por salida las distribuciones por alturas de las especies donde fueron recolectados los domacios y se presentaron las especies.
- Realizar los índices de biodiversidad, específica riqueza, abundancia y equidad de las especies de formícidos por salida de las acacias mirmecófilas.
- Caracterizar los domacios basándose en sus medidas para saber si éstas determinan las especies que hay en su interior.
- Determinar taxonómicamente los invertebrados no formícidos asociados a las acacias mirmecófilas.

Área de Estudio

El estudio se realizó en las cercanías de la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas» del Instituto de Biología, UNAM, ubicada en las coordenadas 95° 04' -95° 09' longitud oeste y 18° 34' -18° 36' latitud norte en el estado de Veracruz, México, en dos diferentes puntos de muestreo; uno de ellos en un potrero con tipo de vegetación de pastizal inducido y el otro un bosque conservado con tipo de vegetación de selva alta perennifolia (**Figura 3**).

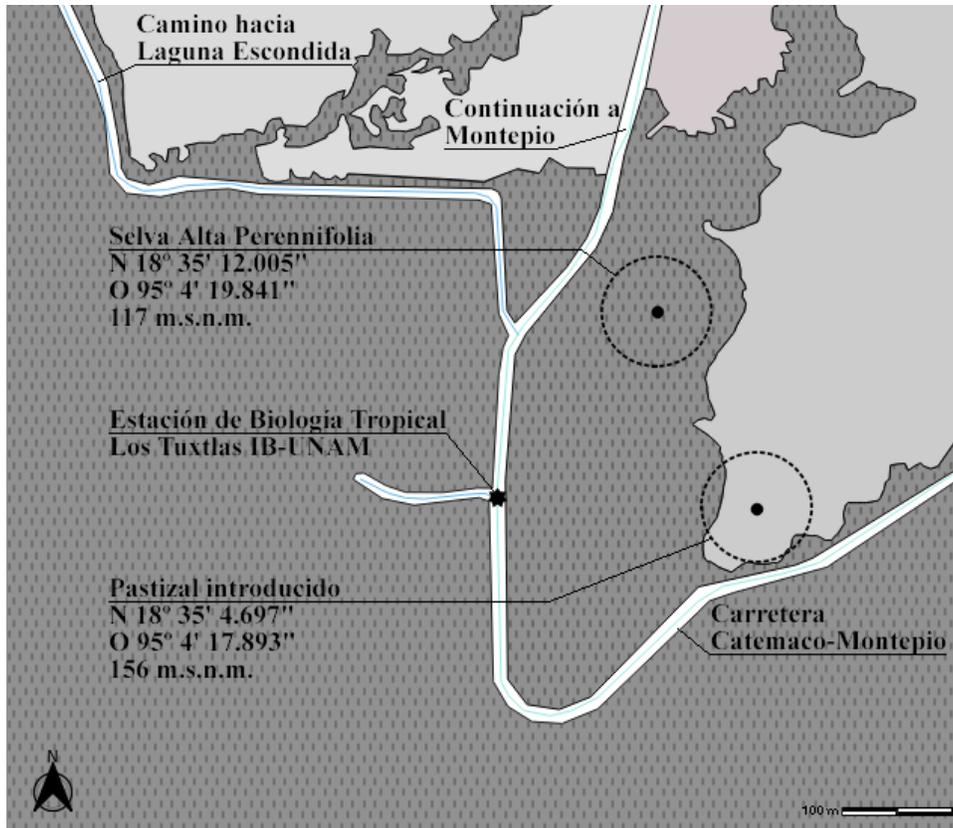


Figura 3. Las zonas de estudio en la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas», Veracruz. Se indica el área de muestreo aproximada, el tipo de vegetación, las coordenadas y la latitud. En gris claro muestra el pastizal inducido y en gris oscuro la vegetación de la selva alta perennifolia. Mapa con escala a 100 metros (Modificado de Google Maps, 2016).

Caracterización y ubicación geográfica

En la reserva de Los Tuxtlas se incluyen 3 zonas núcleo y una zona de amortiguamiento las cuales albergan una enorme diversidad debido a su posición geográfica en medio de la planicie costera y su cercanía al mar, incluye un amplio gradiente altitudinal que va desde los cero msnm hasta los 1,700 msnm con una favorable posición correspondiente a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México, confiriéndole así una gran variedad de condiciones climáticas para una diversidad de hábitats y especies. Biogeográficamente se caracteriza por la presencia de taxa de afinidad austral, boreal y endemismos, además de un porcentaje importante de flora originaria de Centro y Sudamérica, ilustrado a continuación en la **figura 4** (CONANP, 2006).

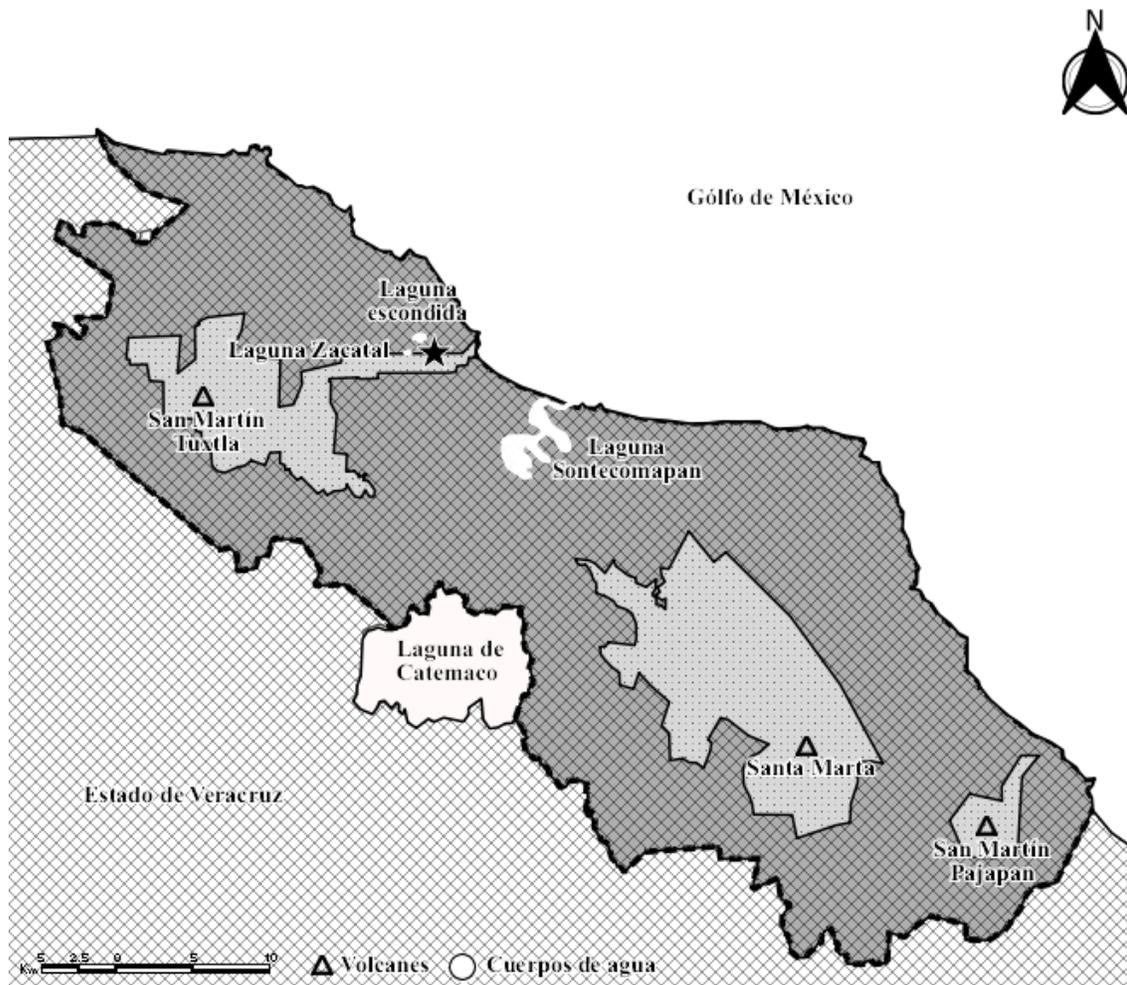


Figura 4. Región de la reserva de la biósfera «Los Tuxtlas», Veracruz. En color gris claro y punteado las zonas núcleo de la reserva, en gris oscuro y cuadrículado la zona de amortiguamiento, la estrella indica la ubicación de la zona de estudio (Modificado de CONANP, 2006 y Google Maps, 2016).

Fisiografía y Geología

Durante el Pleistoceno la sierra de Los Tuxtlas fue un refugio secundario de las especies de flora y fauna de la selva húmeda, la captación de humedad proveniente del Golfo de México favoreció la permanencia de estos durante una escasa precipitación y temperaturas extremas (Toledo, 1982). Un periodo crítico de hace 20,000 a 12,000 años antes del tiempo presente (a.p.) hizo desaparecer la selva húmeda de la región por un periodo más caliente y seco, teniendo entonces un carácter más estacional que la existente iniciada hace 9,000 años y extendida hasta hace 2,000 a.p. teniendo como consecuencia una fase de recolonización más rápida por las especies perennifolias y características de estas selvas húmedas (Graham, 1975).

Se encuentra formada por dos grandes macizos volcánicos: el volcán San Martín al noroeste (1,650 msnm) y el Santa Marta al sureste (1,700 msnm), además de numerosos conos cineríticos asociados a ellos. Su primera actividad volcánica data del Oligoceno, a fines del Mioceno se retiraron definitivamente los mares, y los movimientos tectónicos que formaron el área fueron a finales del Mioceno (Ríos-Macbeth, 1952). Desde el Pleistoceno tardío al tiempo presente sus depósitos de lava y cenizas volcánicas provinieron del Volcán San Martín con erupciones en 1664 y 1793. Constituyen el extremo más oriental del Eje Neovolcánico Transversal que atraviesa de costa a costa el país, incluso esta aislado de otros sistemas montañosos, sus provincias volcánicas marcan un fuerte contraste morfológico con las extensas planicies costeras que la rodean (Mayer, 1962; Reinhardt, 1991).

Clima

La sierra de Los Tuxtlas y sus alrededores están representados ocho subtipos climáticos, seis subtipos del clima cálido, uno semicálido y uno templado de acuerdo con las modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para las condiciones de la República Mexicana (García, 2004). Es una de las regiones más lluviosas en México con una época húmeda de junio a febrero, los meses más lluviosos son los de julio hasta noviembre, y una temporada seca entre marzo y mayo siendo éste último generalmente el mes más seco (Soto, 2004).

Predominantes vientos alisios provienen del hemisferio norte con dirección noreste-sureste durante el verano y al pasar por las cálidas aguas del Golfo de México se cargan de humedad provocando lluvias torrenciales en la región, presenta una temporada de ciclones tropicales a finales del verano y a principios del otoño siendo estos los responsables de que la época de lluvias se extienda más entre estas dos estaciones con precipitaciones que van de 3,000 a 4,500 mm/año. Durante el invierno los «nortes» fríos y húmedos suelen provocar que la vertiente continental suroeste sea más caliente y seca que la vertiente del Golfo mexicano (Soto y Gama, 1997).

Flora

Los principales tipos de vegetación para la zona son principalmente: vegetación de dunas costeras, manglares, selva baja caducifolia, encinar costero, selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, bosque mesófilo de montaña y pinar. Es ejemplo de la riqueza, biodiversidad, y complejidad estructural de las masas forestales que por distintas motivaciones utilitarias han resentido la presión humana (Vázquez *et al*, 2010). La comunidad arbórea domina principalmente en la selva de Los Tuxtlas y constituye gran parte de la distribución de selva alta perennifolia más al norte del continente, compartiendo alrededor del 75% de su flora con Centroamérica, en cuanto a la concurrencia de taxa es de afinidad austral, boreal y algunos endémicos (Andrle, 1964).

La mayor parte del territorio mexicano se encuentra ubicado dentro del reino florístico neotropical, de modo que un gran número de su flora debió originarse en Centro y Sudamérica. (Raven y Axelrod, 1974; Rzedowski, 1991a). El bosque tropical perennifolio representa aproximadamente el 17% de la flora mexicana, incluyendo 5,000 especies, donde los géneros boreales y endémicos son menos frecuentes. Documentando también afinidades florísticas importantes con las Antillas, Eurasia, África y Norteamérica. La flora de la región de Los Tuxtlas pertenece al Reino Biogeográfico Neotropical, y dentro de éste, mayormente a la Región del Caribe y la Provincia de la Costa del Golfo de México (Rzedowski, 1991a, b; Miranda, 1959).

Por otro lado, la expansión de la actividad ganadera que ocurre a expensas de la selva ha transformado el paisaje forestal en mosaicos de campos de cultivo, matorrales, potreros, y remanentes de selvas. Desde el punto de vista florístico la vegetación de los potreros es sencilla y de estructura poco compleja. Por ello, la estructura y dinámica del paisaje actual en el trópico húmedo junto con la superficie ocupada actualmente por potreros hacen que el conocimiento de la ecología de estos sea tan importante como la de los fragmentos forestales y remanentes los de selva localizados alrededor, en medio o en sus límites (Guevara y Laborde, 1992; Guevara *et al.*, 1994, 1997).

Materiales y método

La investigación se llevó a cabo en dos etapas; la primera de ellas consistió en el trabajo de campo donde se realizaron cuatro salidas a la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas» en Veracruz, México. Se intentó de cubrir lo mejor posible las temporadas de lluvias y de secas en la región los días 28 de Junio y 30 de octubre de año 2014 y, 15 de mayo y 19 de Junio de 2015. Se invirtieron ocho horas de esfuerzo por día de muestreo, distribuyendo cuatro horas por sitio aproximadamente. La segunda etapa de trabajo fue en el laboratorio la cual consistió en la separación, identificación, conteo y tratamiento de los datos obtenidos en cada salida.

Trabajo en campo

Para el trabajo de campo se realizaron muestreos a partir de las 10 am y hasta las 6 pm (aprovechando la mejor luz del día) seleccionando todos los individuos de acacia encontrados dentro de un área aproximada de 100 m tanto en la selva alta perennifolia como en el pastizal introducido de un potrero, cada acacia fue dividida en tres alturas: dosel, media y basal. Por cada altura se tomaron cinco domacios con folíolos considerando lo más posible las alturas antes mencionadas, esto debido a que no todos los árboles tenían el mismo tamaño, ni madurez reproductiva (**Figura 5**). La anotaciones de campo escritas incluían la especie de acacia, la altura de corte, la altura total, su ubicación y la fecha con hora de recolecta (Gürtler, 2002).

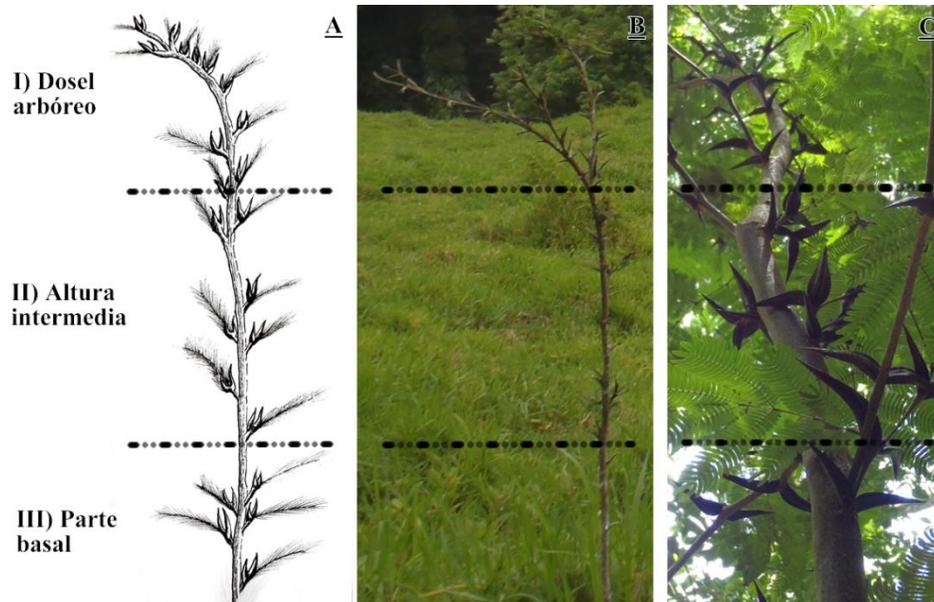


Figura 5. División ejemplificada para las alturas en las acacias mirmecófilas. **A)** Ilustración de una acacia dividida en las tres alturas establecidas **I)** Parte más alta o dosel arbóreo, **II)** Altura intermedia o tronco principal, **III)** Parte basal o más inferior del árbol con domacios o folíolos muestreables. **B)** *Acacia cornigera* en la zona de pastizal. **C)** *A. mayana* dentro de la selva.

La recolección de hormigas se llevó a cabo muestreando los domacios incluyendo sus folíolos cortándolos con unas tijeras de poda o garrocha según su altura, fueron preservados en frascos de plástico con alcohol al 70% como líquido de fijación, su etiquetación y todo lo competente a su transporte y conservación fue realizado según la metodología de Padilla (1995). Sumado a ello se hacían notas de campo en cada sitio y salida pertenecientes al comportamiento de las hormigas mutualistas, como también de las interacciones que tenían con otras especies de formícidos, artrópodos e invertebrados presentes, esto con el motivo de aportar la mayor cantidad de información tanto al sistema *Acacia-Pseudomyrmex* como a la investigación, detallados según lo recomendado en Chávez-López y Rocha (2011).

Trabajo en laboratorio

Identificación taxonómica de formícidos.

Empleando un microscopio estereoscópico (Labomed 4Z) se realizó las determinaciones de los formícidos basándose en los ejemplares montados en seco de obreras y consultando las claves para géneros de hormigas de Mackay y Mackay (1989), Bolton (1997), Fernández (2003), y, Schmidt y Shattuck (2014) para el género *Pachycondyla*. Para la identificación hasta especie del género *Pseudomyrmex* se utilizó las claves de Ward (2011).

Separación y conteo de organismos.

La cuantificación de organismos por especie fue realizada separándolos por estadios de vida los cuales fueron para modo de este trabajo: huevo (H), larva (L), pupa (P), obrera (A), obreras menores (Om), Obreras mayores (OM) y machos (♂) o hembras reproductivas (♀). De acuerdo a la altura donde fueron encontradas las hormigas se especificó si estaban en el interior de los domacios, patrullando, o si estuvieron sobre las hojas en el momento de la recolección (DumPERT y Johnson, 1981; Hölldobler y Wilson, 1990). Organizándolo así una base de datos contemplando: la especie identificada, la altura a la que fue encontrada y altura total del árbol, además del número de individuos por estadio, el sitio donde fue recolectado y algunas observaciones que se consideraron útiles para su posterior análisis e interpretación.

Distribución por alturas

Debido a que los organismos muy pocas veces se encuentran distribuidos uniformemente en la naturaleza y se ven afectados principalmente por la densidad de su población, se consideró la distribución espacial de las hormigas incluidas en los domacios considerando las tres alturas anteriormente establecidas: la primera, en las ramas más altas del árbol; la segunda, en la parte intermedia; y la tercera, en la parte baja del árbol mismo (Curtis, 2008).

Motivados generalmente por la búsqueda de alimento o sitios para protegerse las especies animales tienden a variar su distribución, siendo influenciados también por factores como la cantidad de luz, temperatura ambiental, humedad relativa, altura e interacciones que pudieran tener con otras especies como la competencia, depredación o mutualismos buscando así reproducirse o sobrevivir (Hill, 2007). En algunos casos el número de especies o grupos animales tiende a disminuir a medida que se eleva la altura de un sitio o la altitud geográfica, considerando esto se utilizó el tamaño total de la acacia para estimar y dividir cada árbol en las tres alturas representativas ilustradas en la **Figura 5**, teniendo en cuenta principalmente la altura en lugar de la edad de árbol ya que no son relativas correlativa entre sí (Young *et al.*, 1997).

Estadios

Los estadios considerados principalmente fueron las fases por las que se desarrollan las hormigas, estas son: la fase de huevo, larva, pupa, y adultos, junto a los machos y hembras reproductoras. Conocer la cantidad de cada uno de los estadios nos puede indicar su desarrollo como colonia a través del tiempo, al igual que la temporada de vuelo nupcial y reproducción. Delimitando entonces las edades ecológicas por las que atraviesan las especies que pueden ser: la prerreproductiva, reproductiva y postreproductiva (Bodenheimer, 1938; Llata, 2006; Curtis, 2008).

Índices de biodiversidad

Riqueza específica (S).

Una conveniente manera de expresar y comparar la diversidad es mediante el cálculo de índices de biodiversidad basados en la relación que existe entre las partes de un todo (n_i/N), donde « n_i » puede representar un valor de importancia como el número de individuos, su biomasa, la productividad, o la cobertura por especie de cada componente, y « N » es la suma total de los valores de importancia (Odum, 1986).

Se consideró analizar la diversidad alfa de una comunidad determinada para poder estudiar la biodiversidad, con el objetivo de obtener información más allá de únicamente un listado de especies, en éste caso delimitado a nivel local por el tipo de vegetación: un área en la selva alta perennifolia y la otra en un pastizal inducido (Álvarez *et al.*, 2004). Para medir la biodiversidad se empleó el índice de riqueza específica el cual está basado únicamente en el número de especies presentes sin tomar en cuenta el valor de importancia o cantidad de organismo de las mismas por salida. Estableciendo así un valor de medida con significado universal capaz de ofrecer estimas de diversidad biológica, siendo útil para comparar agrupaciones orgánicas de las distintas localidades y espacios temporales (Moreno, 2001).

Abundancia proporcional

Índices de dominancia – Simpson.

El índice de Simpson «D» está basado en la dominancia, el valor máximo es 1, se obtiene solamente cuando hay una especie (dominancia completa) y los valores cercanos a 0 cuando hay numerosas especies (no existe dominancia). Al pensarse en términos de diversidad es conveniente calcular el recíproco 1-D, de manera que entre más grande es el valor, mayor también será la diversidad (Odum, 1986). Calculado con el programa Past 3.01 (Hammer, 2001).

Dicho parámetro (1-D) es el inverso al concepto de uniformidad o equidad de la comunidad, representado como $1 - \lambda$ calcula la diversidad tomando en cuenta la representatividad de las especies con mayor valor de importancia sin evaluar la contribución del resto de las mismas, está fuertemente influenciado por la importancia de especies dominantes y manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra correspondan a una misma especie. La sumatoria de λ más $1 - \lambda$ debe ser igual a 1 (Lande, 1996; Moreno, 2001).

$$D = \sum (n_i/N)^2 \text{ sintetizado a } D = \sum (p_i)^2$$

$$\lambda = \sum p_i^2$$

Donde:

λ = índice de dominancia de Simpson.

p_i = abundancia proporcional de la especie i , o el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Índices de equidad – Shannon-Wiener.

El índice de Shannon-Wiener está basado primordialmente en el concepto de equidad, asume que todas las especies están representadas en las muestras e indica qué tan uniformemente distribuidos se encuentran dichos taxa respecto a su abundancia. Se expresa en unidades llamadas *nats* cuando la base del logaritmo es e , en *bits* cuando es base 2, o *decits* cuando es base 10 (Tuomisto, 2010). La fórmula es la siguiente:

$$H' = -\sum_{i=1}^s (p_i * \log_2 p_i)$$

Donde:

H' = Índice de Shannon-Wiener.

$\sum p_i$ = Sumatoria de todas las especies p_i multiplicado por el $\log_2 p_i$ de las especies muestreadas.

Mide el grado promedio de incertidumbre al pronosticar a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección expresando la uniformidad de los valores de importancia de todas las especies (Magurran, 1988). Subestima en ocasiones la diversidad específica si la muestra es pequeña, asumiendo que los individuos son seleccionados de forma al azar y teniendo en cuenta que todas las especies están representadas en la muestra puede adquirir valores entre 0 (cuando sólo está presente una especie) hasta el logaritmo de S (cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos). En la práctica y en las comunidades biológicas H' no suele exceder el valor de 5 (Moreno, 2001; Rocha *et al.*, 2012; Altamirano *et al.*, 2016).

Para comparar ambos índices se ajustó «H» a la escala de « λ », de manera que el valor máximo sea 1 y el mínimo sea 0. Esto dividiendo H entre el logaritmo natural de S, el cual es el valor máximo posible del índice para el número de clases o especies presentes. Proponiendo una escala de intervalos de diversidad en donde: 0.1-0.2 es muy baja, 0.3-0.4 diversamente baja (como la encontrada en las ciudades), 0.5-0.6 mediamente diverso, 0.7-0.8 diversamente estable (como en selvas o bosques mesófilos), y de 0.9-1 un sistema altamente diverso. La estabilidad en este caso se refiere a la capacidad del ambiente a responder rápidamente con su flujo de energía ante alteraciones antropogénicas, y la importancia de la diversidad biológica radica en la estabilidad de su ecosistema y su capacidad de respuesta ante estas perturbaciones (Odum, 1986).

Índices de diversidad verdadera.

Jost Lou en 2006 precisó el término de diversidad verdadera “True diversity” para referirse particularmente a las medidas que conservan propiedades esperadas del concepto de diversidad, también conocida como número efectivo de especies (Jost, 2006). Aunque actualmente el término «verdadero» en cuanto a índices de diversidad se refiere es muy discutible, es la manera más aproximada de conocer la diversidad e interpretar más intuitivamente la información sobre comunidades ecológicas, una comunidad donde todas las especies tienen la misma abundancia tendrá una alta entropía, lo que se traduce como una alta diversidad (Hoffmann y Hoffmann, 2006; Moreno *et al.*, 2011).

Los resultados obtenidos a partir de estos pueden ser de especial interés cuando se emplean para proponer medidas en manejo de recursos o de conservación biológica. La razón que nos hace querer medir la diversidad es porque, como en toda ciencia, dichas medidas nos permiten describir los componentes del sistema que se estudia, al llevar acabo comparaciones a través de datos obtenemos materia prima para generar teorías. Debido a que el funcionamiento de los ecosistemas es mediante procesos de productividad y estabilidad, estas se ven reflejadas en la biodiversidad de especies y las modificaciones por consecuencia de actividades humanas (Maclaurin y Sterelny, 2008).

Resulta necesario enfatizar que los métodos de medición aplicables al concepto de diversidad no deben confundirse con las teorías que los soportan (Hill, 1973) como lo es en este caso el índice de Shannon, que está basado en la teoría de la comunicación (Ulanowicz, 2001) o de la información (Odum, 1986) según la literatura que se consulte, la cual concentra en una cifra el nivel de entropía y no necesariamente la diversidad de un sistema o comunidad (Jost, 2006). Definida con la siguiente formula tomada de Jost, 2006:

$$=exp (H' = -\sum_{i=1}^S (p_i * \log_2 p_i))$$

Donde se convierte un índice común como el de Shannon en uno de diversidad verdadera elevando exponencialmente dicho índice, para obtenerlo se utilizó el programa EstimateS 9.1.0 el cual además hace sumatorias de los índices obtenidos por cada salida con sus desviaciones estándar (Colwell, 2013).

Caracterización de los domacios.

Para saber si había alguna preferencia por parte de las hormigas al momento de elegir los domacios donde vivían se decidió tomarles medidas y de esta manera caracterizarlos en cuanto a preferencias, si eran más grandes, largos, profundos, anchos, junto con el tamaño de entrada y su relación a la especie de hormiga que se encontraba habitándolo al momento de la recolecta (González-Teuber y Heil, 2010).

Todas las mediciones se llevaron a cabo con un vernier electrónico y están dadas en centímetros (*cm*), fueron realizadas considerando la posición de un domacio desde una vista superior-posterior o desde donde nace el peciolo en la rama hasta donde terminan las puntas de la estipula, el centro se refiere al que divide en dos espinas al domacio, donde también se encuentra el origen del foliolo u hoja, el lugar de perforación es determinado si fue en la punta de lado izquierdo o derecho fundamentado en las siguientes distancias y criterios de la **Figura 6**.

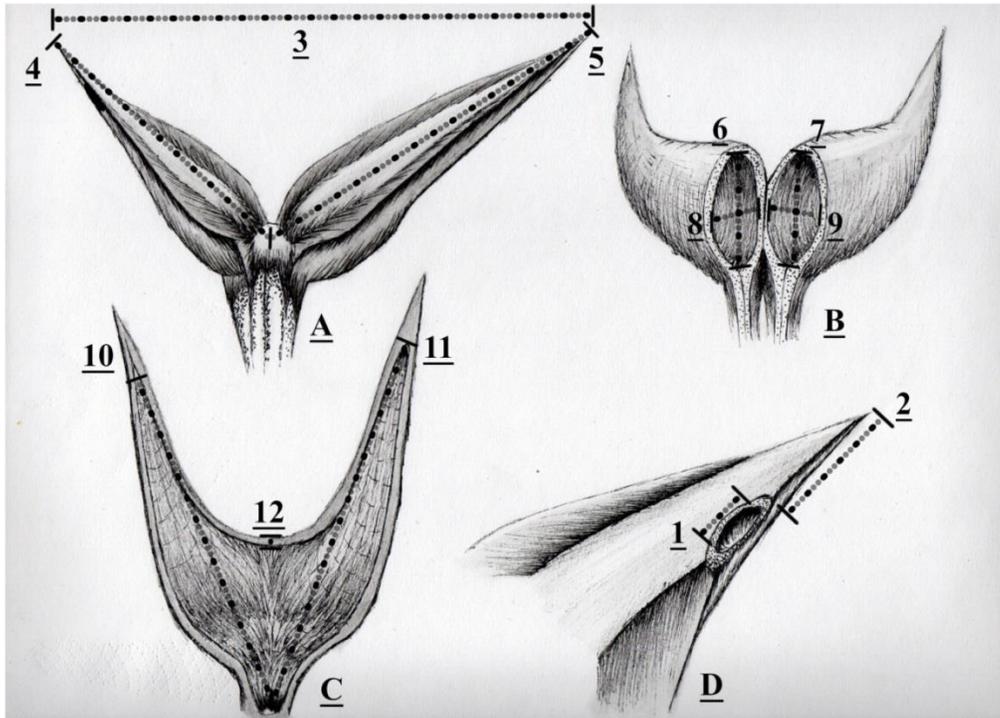


Figura 6. Cortes y medidas establecidas de los domacios. **A)** Domacio de *A. mayana* visto desde la parte superior de la rama. **B)** Domacio de *A. cornigera* con corte transversal. **C)** Domacio de *A. cornigera* con corte longitudinal. **D)** Detalle de la entrada en un domacio de *A. mayana*. **1)** Entrada. **2)** Distancia Punta-Entrada. **3)** Distancia Punta-Punta. **4)** Punta-Centro (I). **5)** Punta-Centro (D). **6)** Altura interna (I). **7)** Altura interna (D). **8)** Ancho interno (I). **9)** Ancho interno (D). **10)** Profundidad interna (I). **11)** Profundidad interna (D). **12)** Grosor (Orlando Trujillo).

1. Entrada: largo de la entrada al domacio.
2. Punta-Entrada: distancia desde la punta de la espina hasta la entrada del domacio.
3. Punta-Punta: alejamiento dado entre la punta derecha e izquierda.
4. Punta-Centro (Izq): distancia de la punta izquierda al corte central del domacio.
5. Punta-Centro (Der): distancia de la punta derecha al corte central del domacio.
6. Alt. Inter. (Izq): altura interna en el corte central de la punta izquierda del domacio.
7. Alt. Inter. (Der): altura interna en el corte central de la punta derecha del domacio.
8. Anch. Inter. (Izq): ancho interno en la punta izquierda del domacio.
9. Anch. Inter. (Der): ancho interno en la punta derecha del domacio.
10. Prof. Int. (Izq): profundidad interna de la punta izquierda del domacio.
11. Prof. Int. (Der) profundidad interna de la punta derecha del domacio.
12. Grosor: espesor medido al corte en la parte central del domacio.

Determinación de invertebrados no formícidos y acacias mirmecófilas.

Además de hormigas, las muestras presentaron otros invertebrados. Con el fin de incluirlas como parte de la comunidad y del trabajo se les identificó de igual manera con las claves taxonómicas disponibles, aportando un listado de taxa presentes en las acacias mirmecófilas, indicando la altura en que fueron encontrados y especificando si estos mismos se encontraban cuando las hormigas estaban patrullando o no. Para la determinación de los órdenes de insectos se consultó Borror y White (1998), junto con las claves dicotómicas en Tripehorn y Johnson (2005). Empleando un microscopio estereoscópico (Labomed 4Z) y observando las características de cada uno de los organismos.

En cuando a los quelicerados presentes, para los arácnidos fueron empleadas las claves por Ramírez (1999), y de Ubick y colaboradores en el 2005. Mientras que para los ácaros se utilizó el libro de Krantz (1978). Para la determinación de las acacias mirmecófilas se emplearon las claves de Janzen (1974), basados en sus características vegetativas principales y de manera complementaria en sus atributos de madurez como flores y frutos.

Resultados

Acacias y domacios

Se trabajó considerando los árboles de acacia presentes po cada zona de estudio y dentro del área aproximada de 100 metros. Hubo un total de 27 árboles muestreados de *A. cornigera* con 249 domacios recolectados, de estos 174 presentaron al menos una especie de formícido, y 75 no contenían ninguna hormiga, sólo en una ocasión se registraron dos especies compartiendo un mismo domacio. En la primera zona, un pastizal inducido, durante la primera salida se muestrearon nueve individuos de *A. cornigera* de los cuales se recolectaron 55 domacios en total, 54 de ellos se encontraron ocupados, dos estaban vacíos y sólo un domacio se encontraba compartido por dos especies de formícidos en esta salida, *Crematogaster* sp. y *Pseudomyrmex gracilis*. Las alturas de los árboles iban desde los 20 cm hasta los cinco metros. En la segunda salida fueron muestreados cuatro individuos recolectando 40 domacios, 35 estaban ocupados y cinco vacíos, en alturas de los 30 cm a los 2.5 metros. Posteriormente en la tercera salida se muestreó únicamente un individuo recolectando seis domacios, cuatro de ellos ocupados y dos vacíos a una altura de 1.60 metros. Para la cuarta salida se muestrearon 13 acacias distintas a las de la primera salida, donde la altura menor fue de 40 cm y la mayor de 8 metros, recolectando 174 domacios donde 81 estuvieron habitados y 66 vacíos (**Cuadro 1-A**).

En cuanto a la zona de la selva alta perennifolia, también se muestreó un área aproximada de 100 m, encontrando un total de 16 árboles de *A. mayana*, recolectando en total 170 domacios de los cuales 138 se encontraban ocupados y 32 no contenían especie alguna de formícido, al menos en ocho ocasiones dos especies compartieron un mismo domacio. En la primera salida se muestrearon seis individuos con alturas que fueron de los 40 cm a los ocho metros, recolectando 13 domacios los cuales todos estaban ocupados y, en dos de ellos hubo más de una especie de hormiga en su interior. La segunda salida tuvo únicamente un individuo, 15 domacios recolectados a los dos metros de altura con todos ellos habitados, fue la excepción de las salidas al no registrar más de una especie de formícido por domacio. Para la tercera salida se muestrearon cuatro acacias, recolectando 46 domacios donde en total 27 estaban ocupados y 19 vacíos, dos domacios se encontraron compartidos por dos especies. Finalmente en la cuarta salida cinco individuos con alturas que comprendieron de los 1.40 metros hasta los nueve metros tuvieron 98 muestras, 80 domacios recolectados, 65 de estos ocupados y 10 vacíos, con cinco de estos habitados por más de una especie de hormiga (**Cuadro 1-B**).

Cuadro 1. Número total de acacias y domacios muestreados por salida durante el presente estudio. **A)** Domacios recolectados de *A. cornigera*. **B)** Domacios recolectados de *A. mayana*.

<u>A)</u> Salidas - <i>A. cornigera</i>	Número de acacias muestreadas	Muestras totales	Domacios totales	Domacios ocupados	Domacios vacíos	Domacios compartidos
1ra salida	9	55	55	54	2	1
2da salida	4	48	35	30	5	0
3ra salida	1	6	6	4	2	0
4ta salida	13	147	126	60	66	0
Total	27	257	228	174	75	1
<u>B)</u> Salidas - <i>A. mayana</i>	Número de acacias muestreadas	Muestras totales	Domacios totales	Domacios ocupados	Domacios vacíos	Domacios compartidos
1ra salida	6	13	11	11	0	2
2da salida	1	16	15	15	0	0
3ra salida	4	46	46	27	19	2
4ta salida	5	98	80	65	10	5
Total	16	171	157	125	32	8

Identificaciones taxonómicas

Se registraron seis especies de formícidos, ordenadas alfabéticamente son: *Camponotus planatus*, *Crematogaster* sp., *Monomorium* sp., *Pachycondyla* sp., *Pseudomyrmex ferrugineus* y *P. gracilis*. Pertenecientes 4 subfamilias y a 5 géneros. Las subfamilias con más representantes fueron Pseudomyrmecinae (2) y Myrmecinae (2). El género más representado fue *Pseudomyrmex* (2).

La especie de acacia mirmecófila con mayor número de organismos fue *A. cornigera* con 5,640 individuos distribuidos en tres especies de hormigas, la primera y más abundante fue *P. ferrugineus* con un número de 4,578 seguido de *P. gracilis* con 751 y por último *Crematogaster* sp. con 311 de ellos (**Cuadro 2-A**). Mientras que para *A. mayana* se registró un total de 5,171 organismos con cuatro especies, siendo la más abundante *P. ferrugineus* con 3,762 en *A. mayana* seguida de *C. planatus* con 1,407, y concluyendo con *Pachycondyla* sp. (segunda salida) y *Monomorium* sp. (cuarta salida) las cuales presentaron sólo un individuo (**Cuadro 2-B**).

Cuadro 2. Identificaciones taxonómicas de formícidos y su número de individuos en cada salida por especie de acacia. **A)** Especies y total de hormigas para *A. cornigera*. **B)** Especies y total de hormigas para *A. mayana*.

A) Especies - <i>A. cornigera</i>	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida	Total
<i>P. ferrugineus</i>	1014	1987	103	1474	4578
<i>P. gracilis</i>	58	72	0	621	751
<i>Crematogaster</i> sp.	311	0	0	0	311

B) Especies - <i>A. mayana</i>	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida	Total
<i>P. ferrugineus</i>	113	483	886	2280	3762
<i>C. planatus</i>	72	260	15	1060	1407
<i>Pachycondyla</i> sp.	0	1	0	0	1
<i>Monomorium</i> sp.	0	0	0	1	1

Conteo de individuos – *A. cornigera*

Como resultado de la separación y conteo de organismos se elaboraron cuadros según las especies de hormiga identificada, los primeros en detallarse son los estadios hallados de la especie *P. ferrugineus* para los árboles de *A. cornigera* durante el año de muestreo y los árboles con sus domacios mencionados anteriormente, la mayor cantidad de huevos fue en la cuarta salida con 790, mientras que la de larvas fue en la segunda salida con 1,359, de pupas en la primera salida con 188, de obreras en la segunda salida con 523, de hembras reproductoras en la primera salida con 75 y de machos reproductores en la segunda con 33 como se muestra en el **Cuadro 3-A**, los distintos estadios se muestran en la **Figura 7-A** además de los machos y hembras reproductoras en la **Figura 8-A** y **B**, asimismo se halló de una hembra fisiogástrica «reina» muestreada de unas ramas terminales a ocho metros de altura (**Figura 8-E**).

Para la especie *P. gracilis*, ordenado del estadio más inmaduro hasta su fase reproductora, se encontró la mayor cantidad de huevos con 313, larvas con 132, pupas con 82 y obreras con 94 individuos en la cuarta salida, sin embargo, sólo se registró una hembra reproductora en la primera salida y 13 machos reproductores en la segunda como se ve en el **Cuadro 3-B**, ejemplares de los estadios están en la **Figura 7-B** y el macho reproductor en la **Figura 7-C**.

En cuanto a la especie perteneciente al género *Crematogaster* sp. sólo se obtuvo registro de ésta en la primera salida, con 100 huevos, dos larvas, 44 pupas, 156 obreras, ocho hembras y un macho, sus respectivos números por estadio se indican en el **Cuadro 3-C**, mientras que en la **Figura 7-D** están ejemplos de los estadios y en la **Figura 8-D** un adulto reproductor junto a un preestadio inmaduro.

Cuadro 3. Estadios y número de formícidos por especie registrados en cada salida para *A. cornigera*. **A)** Individuos totales por estadio de *P. ferrugineus*. **B)** Individuos totales por estadio de *P. gracilis*. **C)** Individuos totales por estadio de *Crematogaster* sp.

A) Salidas - <i>P. ferrugineus</i>	Huevo (H)	Larva (L)	Pupa (P)	Obreras (A)	Hembras (♀)	Machos (♂)
1ra salida	14	352	188	379	75	6
2da salida	2	1,359	36	523	34	33
3ra salida	3	47	8	45	0	0
4ta salida	790	244	121	301	16	2
Total por estadio	809	2,002	353	1,248	125	41
B) Salidas - <i>P. gracilis</i>	Huevo (H)	Larva (L)	Pupa (P)	Obreras (A)	Hembras (♀)	Machos (♂)
1ra salida	0	10	9	38	1	0
2da salida	12	24	6	17	0	13
4ta salida	313	132	82	94	0	0
Total por estadio	325	166	97	149	1	13
C) Salidas - <i>Crematogaster</i> sp.	Huevo (H)	Larva (L)	Pupa (P)	Obreras (A)	Hembras (♀)	Machos (♂)
1ra salida	100	2	44	156	8	1

Conteo de individuos – *A. mayana*

Mientras tanto, en las *A. mayana* dentro de la selva alta perennifolia la especie *P. ferrugineus* mostró la mayor cantidad de huevos, larvas, pupas, obreras, tanto de hembras como de machos reproductivos en la cuarta salida, disminuyó sus números conforme se retrocede en las mismas, siendo la tercera salida la segunda con mayor número de organismos, la segunda salida fue la tercera con más individuos y por último la primera salida con la menor cantidad.

La otra especie encontrada fue *C. planatus* cuyo mayor número de organismos fue registrado también en la cuarta salida con 446 huevos, 307 larvas, 71 pupas, 180 obreras menores y 56 obreras mayores. La segunda salida con más organismos fue la segunda misma con 425 huevos, 100 larvas, 12 pupas, 104 obreras menores y dos obreras mayores. La tercera salida tuvo contó con ocho huevos, 10 larvas, 15 pupas, y 39 obreras menores. Sólo en la última salida se obtuvieron tres pupas y 12 obreras menores **Cuadro 4-B**. En ningún caso se registraron machos o hembras reproductivas propias de la especie, pero sí sus diferentes estadios antes mencionados en la **Figura 7-B**.

Las otras dos especies encontradas en *A. mayana* son *Pachycondyla* sp. la cual fue recolectada a una altura de 1.60 cm sobre la corteza de árbol durante la segunda salida, y *Monomorium* sp. encontrada dentro de un domacio a una altura de 1.50 cm de un árbol de ocho metros de altura, junto con ocho larvas, 11 pupas, 18 obreras y 5 hembras de *P. ferrugineus*. Apreciables en la **Figura 7-E** y **F** respectivamente.

Cuadro 4. Estadios y número de formícidos por especie registrados en cada salida para *A. mayana*. **A)** Individuos totales por estadio de *P. ferrugineus*. **B)** Individuos totales por estadio de *C. planatus*.

A) Salidas - <i>P. ferrugineus</i>	Huevo (H)	Larva (L)	Pupa (P)	Obreras (A)	Hembras (♀)	Machos (♂)	
1ra salida	1	20	3	88	1	0	
2da salida	99	121	10	222	21	10	
3ra salida	398	164	146	165	4	9	
4ta salida	500	441	542	561	111	125	
Total por estadio	998	746	701	1,036	137	144	
B) Salidas / <i>C. planatus</i>	Huevo (H)	Larva (L)	Pupa (P)	Obreras (m)	Obreras (M)	Hembras (♀)	Machos (♂)
1ra salida	8	10	15	39	0	0	0
2da salida	42	100	12	104	2	0	0
3ra salida	0	0	3	12	0	0	0
4ta salida	446	307	71	180	56	0	0
Total por estadio	496	417	101	335	58	0	0

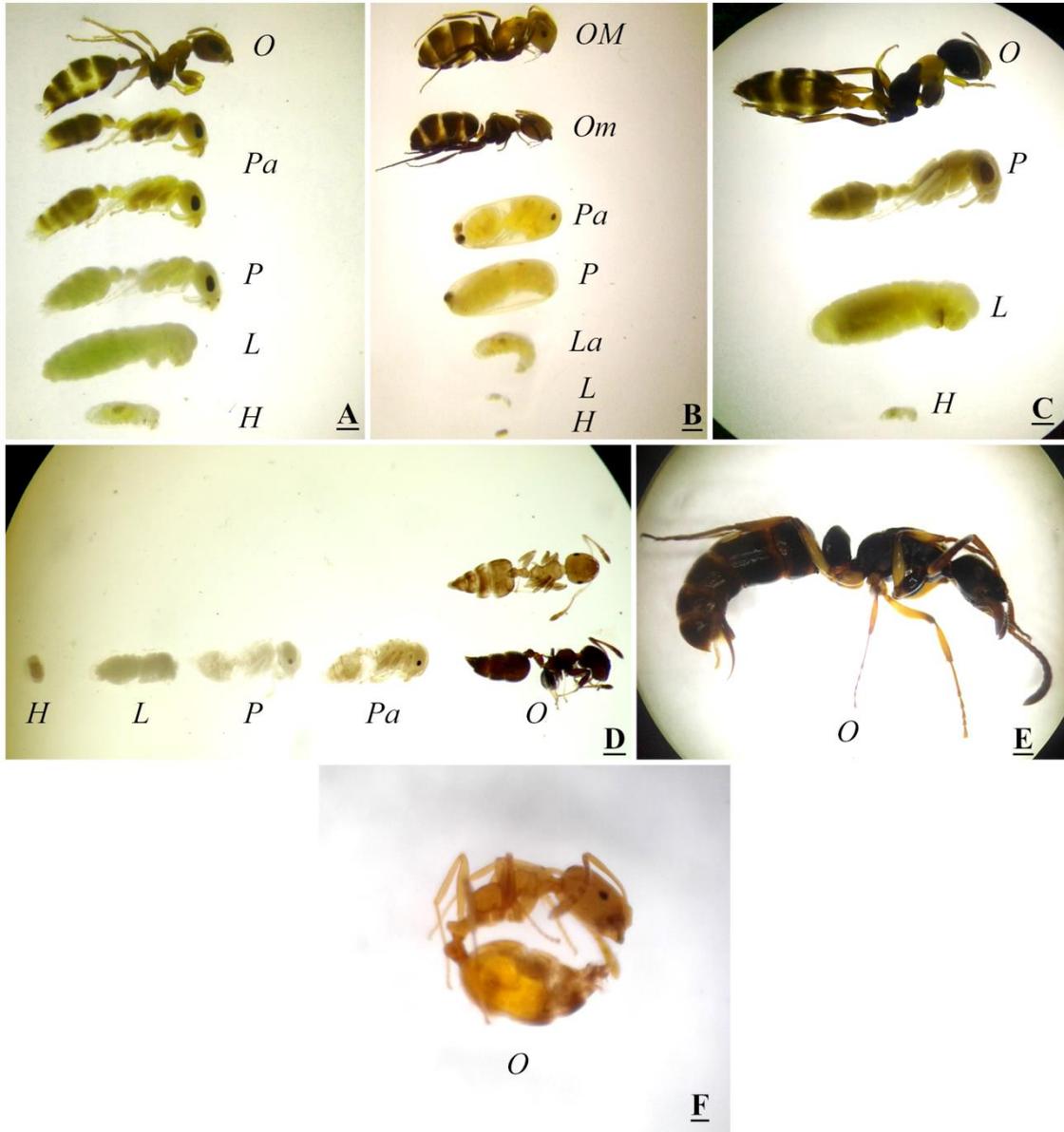


Figura 7. Especies de obreras y estadios encontrados en *A. cornigera* y *A. mayana* del presente estudio con su tamaño promedio. **A)** *Pseudomyrmex ferrugineus* (5.62 ± 0.66 mm). **B)** *Camponotus planatus* (4.55 ± 0.33 mm). **C)** *Pseudomyrmex gracilis* (7.17 ± 0.96). **D)** *Crematogaster* sp. (2.54 ± 0.28 mm). **E)** *Pachycondyla* sp. (7.1 mm). **F)** *Monomorium* sp. (2.02 mm). **Estadios:** *OM*) Obrera mayor; *Om*) Obrera menor; *O*) Obrera; *Pa*) Pupa en estadio avanzado; *P*) Pupa; *La*) Larva en estadio avanzado; *L*) Larva; *H*) Huevo.

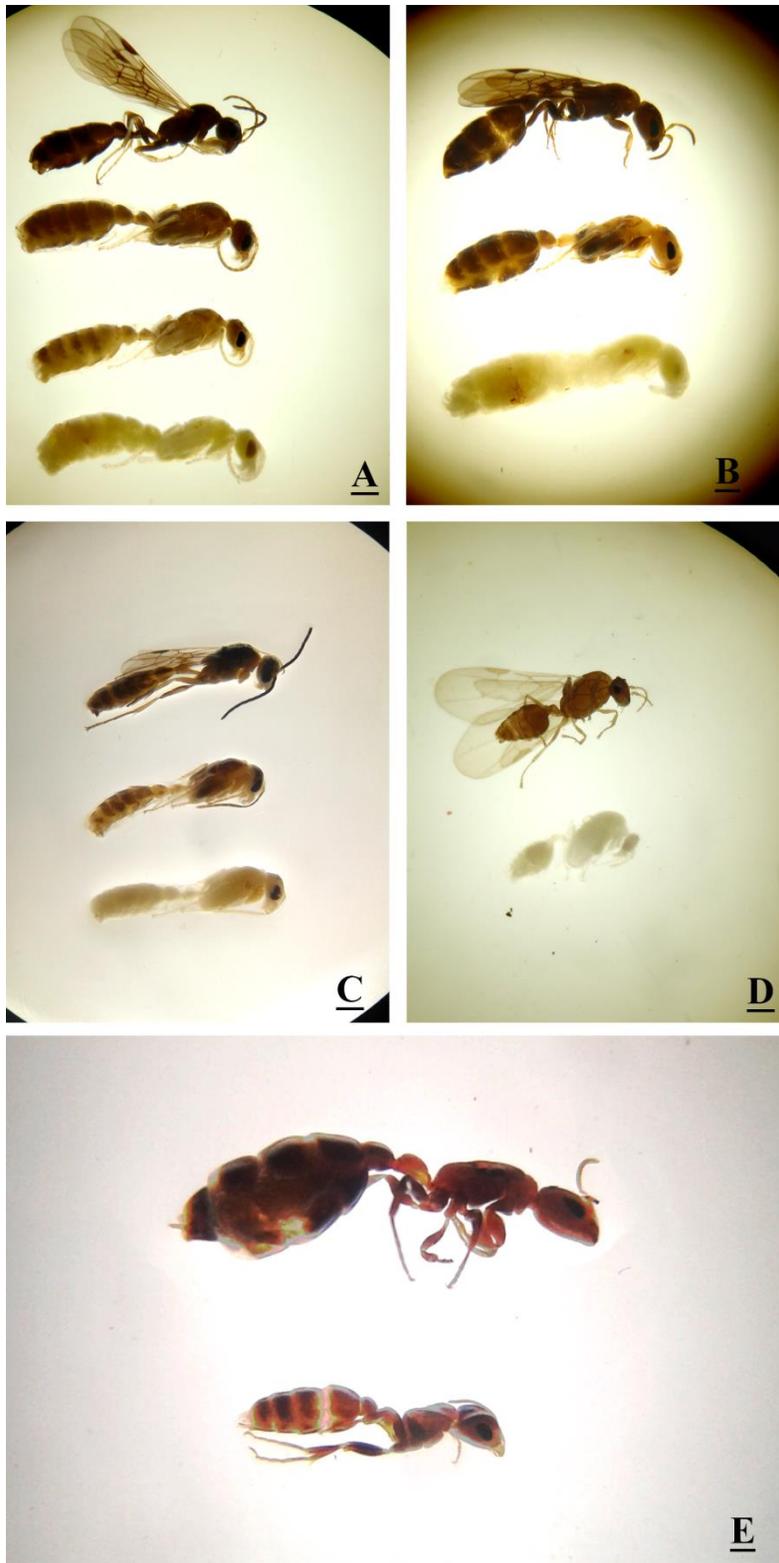


Figura 8. Adultos reproductores y sus respectivos estadios de pupa presentes en las acacias mirmecófilas del actual estudio. **A)** *P. ferrugineus* (♂). **B)** *P. ferrugienus* (♀). **C)** *P. gracilis* (♂). **D)** Adulto reproductor de *CreMATogaster* sp. **E)** Hembra fisiogástrica «reina» de *P. ferrugineus* (arriba) comparada con el tamaño de una obrera (abajo).

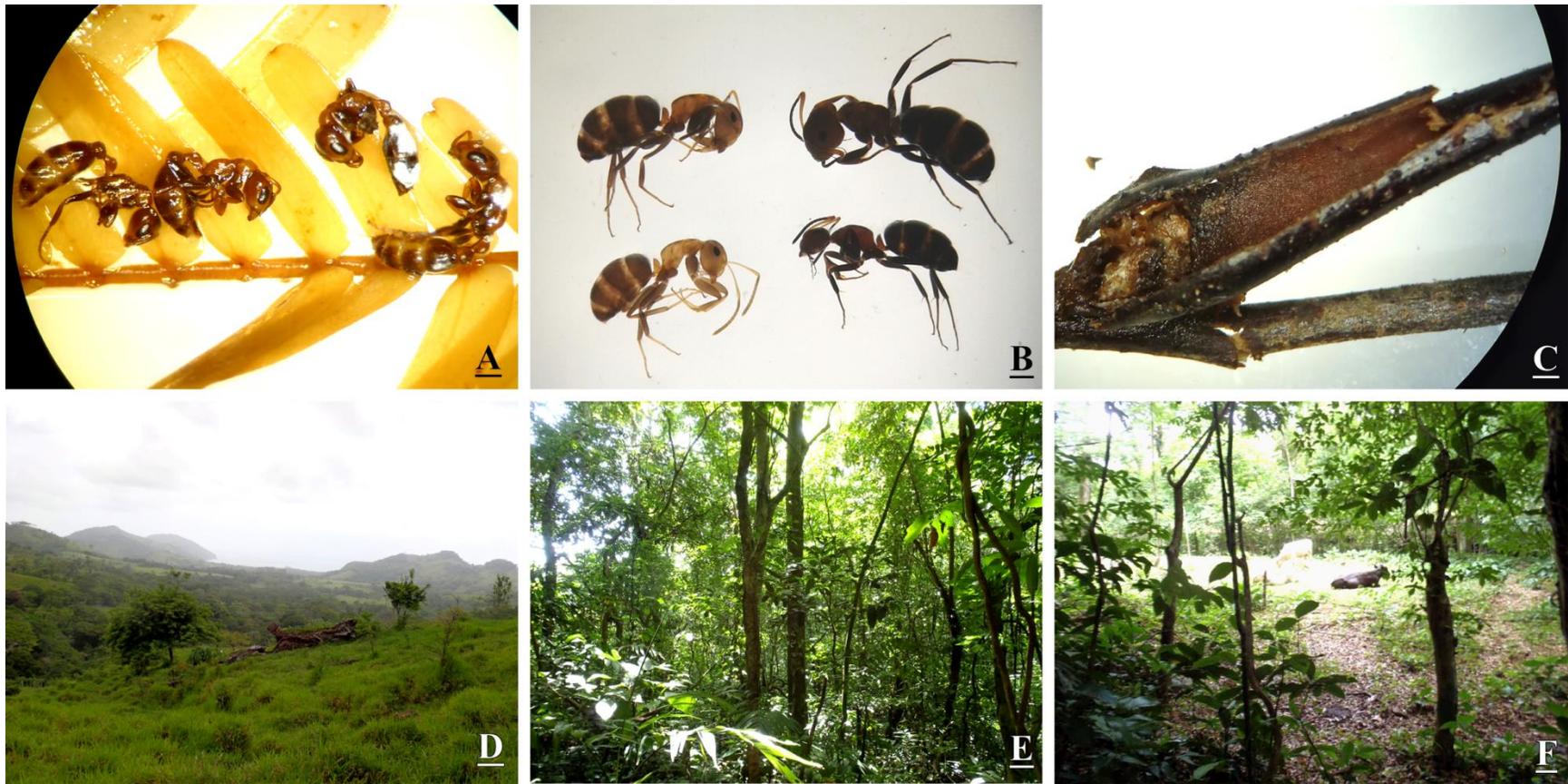


Figura 9. Hormigas y áreas de estudio. **A)** Obreras de *P. ferrugineus* (izquierda) como se encuentran normalmente, (derecha) hormigas con algún tipo de patógeno sobre su cutícula. **B)** *C. planatus* con distintas coloraciones conviviendo dentro de un mismo domacio, las de la izquierda con color claro son más jóvenes que las de la derecha con tonalidad más oscura. **C)** Domacio de *A. cornigera* con detritos en su interior, particularmente sólo presenta una espina. **D)** Pastizal inducido, hábitat de *A. cornigera*. **E)** Selva alta perennifolia, hábitat de *A. mayana*. **F)** Límite entre la selva y el pastizal en la reserva de Los Tuxtlas con vacas al fondo, foto tomada desde la segunda área de estudio.

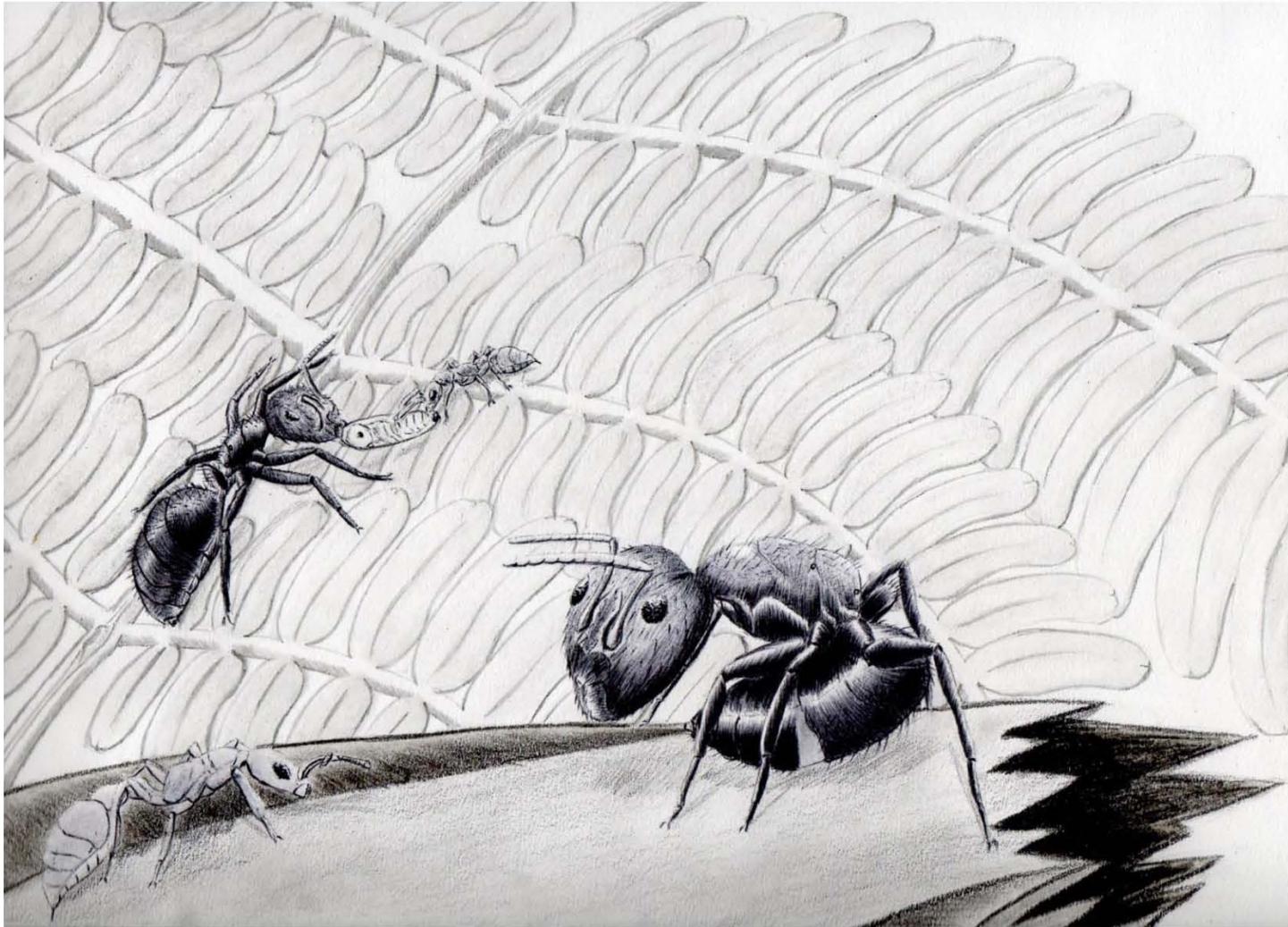


Figura 10. Confrontación entre *C. planatus* y *P. ferrugineus* sobre un domacio de *A. mayana* en primer plano. Otra hormiga de *C. planatus* evita que una obrera más de *P. ferrugineus* continúe llevándose larvas o pupas del domacio intencionadamente quebrado y ocupado previamente por las hormigas camponotinas, en segundo plano (Orlando Trujillo).

Distribución por alturas – *A. cornigera*

A continuación se muestran las distribuciones de las especies de formícidos encontradas por cada salida en los árboles de *A. cornigera* según su altura total y a la que fueron tomadas las muestras recolectadas. Descritas de izquierda a derecha y de la altitud menor hasta la mayor registrada por taxa de hormiga.

En la primera salida fechada en el mes de junio en 2014, cinco acacias se encontraron ocupadas por la especie *P. ferrugineus*, dos acacias más estaban compartiendo sus domacios entre *P. ferrugineus* y *P. gracilis*, otros dos árboles más presentaron las dos especies correspondientes del género *Pseudomyrmex*, además de *Crematogaster* sp.

A una altura de 20 cm con dos domacios muestreados sólo uno estaba ocupado por *P. ferrugineus* con 11 adultos, a los 50 cm en tres domacios hubo nueve larvas, cuatro pupas y 29 adultos. A los 60 cm y en seis domacios se contenían 22 larvas, 9 pupas y 41 adultos. A los 160 cm sólo hubo 24 adultos junto con 10 reinas vírgenes. Mientras que a los 200 cm y considerando 12 muestras se encontraron 136 larvas, 99 pupas, 128 adultos, 56 reinas vírgenes. A los 300 cm en únicamente un domacio se encontraron 17 adultos y un macho con una hembra reproductora. A los 400 cm en tres muestras se hallaron 25 larvas y 14 adultos, para que finalmente a los 500 cm en ocho muestras se registraran; un huevo, 150 larvas, 74 pupas, 96 adultos, ocho hembras y cuatro machos reproductores.

P. gracilis se encontró a los 50 cm con cinco adultos, a los 200 cm con dos larvas, dos pupas y cinco adultos, en cuatro muestras a los 300 cm hubo ocho larvas, siete pupas, 28 adultos y una reina virgen, por último en un domacio a los 500 cm se halló 13 huevos, 10 larvas, dos pupas, nueve adultos y un macho reproductor. Mientras que *Crematogaster* sp. se registró sólo en una acacia tres metros de largo considerada muerta por crujiir al tacto además no tener partes vivas como foliolos ni hormigas mutualistas, a pesar de que los resultados indican que se encontraron en los 300 cm los domacios se encontraban distribuidos por todo lo alto la acacia, en estos habían 100 huevos, dos larvas, 44 pupas, 155 hormigas adultas, ocho hembras y un macho reproductor.

En la segunda salida en el mes de octubre 2014, una acacia estaba ocupada por *P. ferrugineus* y una más por *P. gracilis*, otra acacia más compartió ambas especies del género *Pseudomyrmex* y una última acacia no registró ninguna especie de hormiga. *P. ferrugineus* estuvo a los 30 cm con tres adultos y en tres muestras. A los 155 cm había una larva, 35 adultos patrullando, y una hembra reproductora. A los 250 cm el resultado de 30 muestras arrojó un total de dos huevos, 1,359 larvas, 35 pupas, 485 adultos, 33 hembras y 33 machos reproductores respectivamente.

Mientras que *P. gracilis* sólo tuvo registros a las dos primeras alturas, en los primeros 30 cm se encontró 30 huevos, dos larvas, dos pupas, y dos adultos en un domacio más una obrera patrullando. Mientras que a los 155 cm donde se tomaron 10 domacios cuatro estaban vacíos y los restantes contenían 12 huevos, 24 larvas, seis pupas, nueve adultos y 10 machos reproductores. Patrullando a esa misma altura hubo 35 adultos con una pupa y una reina virgen de la especie.

Para la tercera salida en el mes de mayo 2015 se muestreo una acacia mirmecófila con una altura de 1.60 m de alto en al cual se tomaron seis domacios, en dónde sólo cuatro de ellos contenían organismos, a dicha altura se registraron un total de 4 huevos, 47 larvas, ocho pupas, y 45 obreras de la especie *P. ferrugineus*.

Por último, en la cuarta salida del mes de junio 2015 de los 13 individuos de acacia muestreados siete de ellos se encontraron ocupados por *P. ferrugineus*, dos por *P. gracilis*, tres acacias con ambas especies del mismo género y una más sin ninguna especie de formícido en el interior de sus domacios o muestra alguna recolectada.

La especie *P. ferrugineus* se presentó a una altura total de 40 cm de alto con seis de nueve domacios ocupados, teniendo una suma de 43 huevos, 71 larvas, 41 pupas y 63 adultos. De manera aislada se encontró también un individuo patrullando otra acacia de 50 cm de esta especie. En otra acacia a parte de la cual se tomaron ocho domacios *P. gracilis* tuvo nueve huevos, dos larvas, dos adultos. En otra acacia más a la misma altura de siete domacios recolectados todos se encontraban vacíos y únicamente hubo cuatro adultos patrullando sus hojas. A los 60 cm en otra acacia de cinco muestras ninguna tenía hormigas en su interior, más que cuatro adultos patrullando en su exterior.

De nueve muestras tomadas a los 150 cm cinco contenían a la especie *P. ferrugineus*, habiendo 30 larvas, 21 pupas, 22 adultos en los domacios y 23 obreras patrullando. En cuanto a cinco domacios muestreados a 160 cm en una rama con inflorescencias ninguno de estos tenía dentro hormigas, y las presentes eran sólo cuatro adultos patrullando en sus hojas. Otro individuo del cual se tomaron cuatro domacios tenía dos de ellos habitados, siendo 102 huevos, 13 larvas, una pupa, ocho adultos y 11 obreras patrullando a los mismos 160 cm. Una acacia más de la cual se tomaron cinco domacios a esta misma altura tuvo cuatro de ellos ocupados con ocho huevos, 14 larvas, 16 pupas, 20 adultos, dos hembras y un macho reproductivo.

La siguiente presencia de la especie fue a los 200 cm de un árbol con 2 m en total y del cual a partir de cinco domacios sólo uno presentó organismos, fueron cinco pupas dentro y siete adultos patrullando. Dos acacias muestreadas a una altura total de 210 cm mostraron tener dos domacios vacíos de cuatro domacios muestreados cercanos a flores, mientras que los otros dos estaban ocupados por 16 larvas y ocho pupas. En la segunda acacia a los 2010 cm, de cinco domacios tomados uno no contenía nada y en los cuatro restantes se presentaron 11 larvas, 12 pupas, 20 adultos y cuatro hembras reproductoras, además de tres obreras patrullando en el exterior.

A los 400 cm de un árbol de cuatro metros en total, cinco muestras fueron recolectadas y tres exhibieron a la especie, siendo estos 39 huevos, 36 larvas, siete pupas, 19 adultos, y ocho obreras patrullando. Mientras que en otro árbol a los 500 cm de tres domacios sólo dos estaban ocupados por seis adultos y cinco obreras patrullando en sus hojas. La última altura registrada fue a los 800 cm donde se recolectaron 10 domacios y seis de ellos contenían organismos con una suma de 197 huevos, 45 larvas, 21 pupas, 14 adultos, cinco hembras, un macho, y dos obreras patrullando.

Por otra parte *P. gracilis* tuvo su primer registro en un árbol a los 40 cm, donde tres domacios a esa altura estaban ocupados por siete huevos, 18 larvas, cinco pupas, y ocho adultos patrullando afuera. En otro árbol de 50 cm de altura total, en siete domacios la especie habitó cinco con 72 huevos, 23 larvas, 24 pupas, 15 adultos, y 12 obreras patrullando en las hojas. Un árbol más habitado por la especie a los 50 cm esta vez de seis domacios tuvo presencia en cuatro de ellos habiendo 42 huevos, 31 larvas, 23 pupas, cuatro adultos y 12 obreras patrullando.

La siguiente altura de 70 cm fue en un árbol del cual en cuatro domacios muestreados hubo organismos en tres, siendo estos 176 huevos, 17 larvas, 16 pupas, siete adultos y tres obreras patrullando fuera. Otro árbol de 80 cm con siete domacios tuvo registros de organismos en cada uno de estos habiendo en total cuatro huevos, 17 larvas, 10 pupas, cinco adultos, y 15 obreras patrullando fuera de los domacios. La última altura en la que se registró la especie de esta salida fue en un árbol con 180 cm de altura total del cual 10 domacios se recolectaron y en donde sólo tres estuvieron ocupados, el número de organismos dentro fue de 12 huevos, 16 larvas, tres pupas, seis adultos en el interior y 10 larvas más una pupa con siete obreras en el exterior del mismo. Durante el muestreo se encontró una acacia que no se había visto en el camino entre ambas zonas de estudio, con una altura de 2 metros, de esta se recolectó un domacio a los 50 cm para conocer la especie y el número de individuos dentro, el cual contenía a *P. ferrugineus* con 424 organismos, más que en la suma de cualquier otro árbol y sus muestras recolectadas juntas, habiendo 397 huevos, cuatro pupas, dos larvas y 21 adultos en su interior (**Figura 11-A y B**).

Distribución por alturas – *A. mayana*

De mismo modo se elaboraron las gráficas de distribución de las distintas especies de hormigas, en esta ocasión para los árboles de *A. mayana*, considerando la altura en centímetros a la que fue encontrada y el número de domacios muestreados por salida, describiéndolas de izquierda a derecha. En la primera salida de junio 2014 se registró dominante a *P. ferrugineus* en tres acacias, y en las otras tres restantes se encontró conviviendo tanto en los mismos árboles como en algunos domacios a la especie mutualista junto a *C. planatus*.

En la primera acacia a una altura de 100 cm y con un domacio muestreado se encontró a *P. ferrugineus* con dos larvas, dos pupas y 15 adultos en su interior. En la segunda acacia a la altura de 500 cm muestreando tres domacios se halló que el primero tenía 17 larvas y una hormiga mutualista, el segundo domacio a *C. planatus* con cuatro pupas, y el tercer domacio estaba compartido entre 19 obreras menores de *C. planatus* y 15 adultas de *P. ferrugineus*. En una tercera acacia de 400 cm de alto, de tres domacios en dos habitaba *P. ferrugineus* con una larva, una pupa, y 10 adultos, mientras en el domacio restante sólo había una obrera menor de *C. planatus*. La cuarta acacia con 300 cm y dos domacios muestreados en uno de ellos se contenía a *C. planatus* con ocho huevos, 10 larvas, 11 pupas y una obrera menor, mientras que el segundo domacio estaba compartido entre 22 obreras menores de *C. planatus* y 26 obreras de *P. ferrugineus*. En la quinta acacia a una altura de 40 cm el contenido del domacio fue de seis obreras de *P. ferrugineus*, mientras que en la sexta acacia de 800 cm y también con un domacio muestreado hubo, un huevo, 11 adultos, y una reina virgen de *P. ferrugineus*.

La segunda salida contó con una acacia muestreada y 15 domacios recolectados a una altura de 200 cm en los cuales 12 estaban ocupados por la especie *P. ferrugineus* con una suma de 99 huevos, 121 larvas, 10 pupas, 222 adultos, 21 hembras y 10 machos reproductores. Los tres domacios restantes tenían 42 huevos, 100 larvas, 12 pupas, 104 obreras menores y dos obreras mayores de *C. planatus*. Además a una altura de 160 cm sobre el tronco principal de la acacia se encontró una hormiga del género *Pachycondyla* sp.

Para la tercera salida la especie *P. ferrugineus* se encontró dominante en dos árboles y compartiendo con *C. planatus* otros dos árboles más. *P. ferrugineus* estuvo en ocho muestras a 50 cm de altura, cinco de ellos presentaban organismos con nueve larvas, cuatro pupas y 19 adultos. La siguiente altura fue a los 150 cm donde de cinco muestras estuvo presente en cuatro siendo estos 367 huevos, 78 larvas, 53 pupas y 54 adultos. De 14 muestras tomadas a los 170 cm en tres árboles sólo cinco tenían organismos, de *P. ferrugineus* eran seis huevos, 34 larvas, 49 pupas, 42 adultos, tres hembras y seis machos, mientras que de *C. planatus* fueron, una pupa y tres obreras menores.

Posteriormente de siete domacios recolectados a los 200 cm en dos árboles distintos seis de ellos contenían organismos de *P. ferrugineus*, 25 huevos, 42 larvas, 34 pupas y tres machos. A los 400 cm de altura en cuatro muestras de dos árboles sólo dos domacios incluyeron a *P. ferrugineus* con 12 adultos, y una reina virgen. La última altura muestreada fue de un solo árbol a los 600 cm donde de siete domacios en cuatro de ellos había los siguientes formícidos: una larva, dos pupas, y cuatro adultos de *P. ferrugineus*, y de *C. planatus* dos pupas con nueve obreras menores.

Finalmente en la cuarta salida *P. ferrugineus* presentó dominancia sólo en una acacia, mientras que otras tres acacias estuvieron habitadas tanto por *P. ferrugineus* como por *C. planatus*, y en una última acacia se encontraba compartida entre estas dos últimas especies más una hormiga *Monomorium* sp. En la primera altura de 140 cm de alto, en tres muestras dos se encontraron ocupadas con 149 huevos, 54 larvas, 31 pupas, de *P. ferrugineus*. A los 180 cm con cinco domacios de dos acacias distintas, dos contenían tres huevos, dos larvas, 16 adultos, una hembra y seis machos junto a 13 obreras patrullando de la especie *P. ferrugineus*. De siete muestras a los 200 cm tres contenían a *P. ferrugineus* con cinco huevos, ocho larvas, tres pupas, y 14 adultos, y en donde a *C. planatus* se le encontró en dos de ellos con 19 huevos, 36 larvas, 12 pupas, 12 obreras menores y tres obreras mayores.

A los 215 cm en donde 12 domacios se muestrearon nueve tenían organismos y tres permanecieron vacíos, el número de *P. ferrugineus* fue de 38 huevos, 27 larvas, 87 pupas, 79 adultos, 28 hembras y 71 machos reproductores, mientras que de *C. planatus* fueron cinco obreras menores y 9 obreras mayores, además de 5 obreras menores y siete obreras mayores patrullando.

Ya a los 250 cm, de siete domacios seis estaban ocupados por *P. ferrugineus* y uno por *C. planatus*, la primera especie tuvo 52 huevos, 96 larvas, 109 pupas, 95 adultos, 14 hembras, seis machos y 22 obreras patrullando, mientras que la segunda especie contó con cuatro obreras menores. En la siguiente altura de 300 cm en cinco de seis domacios se contenían 45 huevos, 76 larvas, 83 pupas, 38 adultos, 39 hembras, cuatro adultos más 13 obreras mientras tres reinas vírgenes de *P. ferrugineus* patrullaban. Ya en los 400 cm de siete domacios cinco tuvieron a *P. ferrugineus* con 84 huevos, 65 larvas, 74 pupas, 14 adultos, 13 hembras, 11 machos, y cuatro obreras con una reina virgen patrullando, por otra parte *C. planatus* presentó 132 huevos, 69 larvas, 21 pupas, seis obreras menores y una obrera mayor dentro de los dos domacios restantes, afuera siete larvas, 13 obreras menores y tres obreras mayores patrullaban a esa altura.

A la altura de los 600 cm se contemplaron tres árboles de acacia distintos de los cuales se tomaron 13 domacios donde uno de ellos estaba vacío, tres tenían organismos, tres más tenían individuos de otros taxa. Tres domacios más contenían a *P. ferrugineus* con 118 huevos, 59 larvas, 108 pupas, 43 adultos, 14 machos reproductores más 14 larvas, 10 pupas, con 34 obreras y tres machos en el exterior de los domacios. *C. planatus* en seis domacios registró 203 huevos, 119 larvas, nueve pupas, 51 obreras menores, 27 obreras mayores y 41 huevos, 12 larvas, más 25 obreras menores patrullando en el exterior. A los 800 cm de tres domacios dos tuvieron a *P. ferrugineus* con cuatro huevos, cuatro larvas, ocho pupas, cinco machos reproductores junto a un huevo, una larva y siete obreras patrullando, en cuanto a *C. planatus* en el domacio restante tuvo a cinco obreras menores y cinco obreras mayores, más seis obreras menores y una obrera mayor patrullaban fuera. Finalmente a los 900 cm de seis domacios muestreados cinco presentaron a *P. ferrugineus* y el último otro orden de insecto, los organismos formícidos fueron un huevo, 19 larvas, siete pupas, 32 adultos, tres hembras reproductoras además de 31 obreras patrullando los foliolos.

En cuanto a los domacios compartidos entre *P. ferrugineus* y *C. planatus*, la primera acacia presentó dos de ellos, el primero a 250 cm con 17 huevos, 17 larvas, dos pupas, y una obrera menor de *C. planatus* además de cuatro adultos y una hembra reproductiva de *P. ferrugineus*. El segundo a 400 cm con 11 obreras menores de *C. planatus* y 23 adultos de *P. ferrugineus*.

La segunda acacia también con dos domacios compartían más de una especie, en el primero a una altura de 150 cm se halló ocho larvas, 11 pupas, 18 adultos, y cinco hembras reproductoras junto a una obrera del género *Monomorium* sp., el segundo domacio a los 200 cm hubo cinco huevos, ocho larvas, tres pupas, ocho adultos de *P. ferrugineus*, además de nueve huevos, 11 obreras menores y dos obreras mayores de *C. planatus*. Una última acacia de la cual a los 600 cm se muestreo un domacio contuvo en su interior sólo una obrera adulta de la especie *P. ferrugineus* y seis huevos junto a una obrera menor de *C. planatus* (**Figura 11-C y D**).

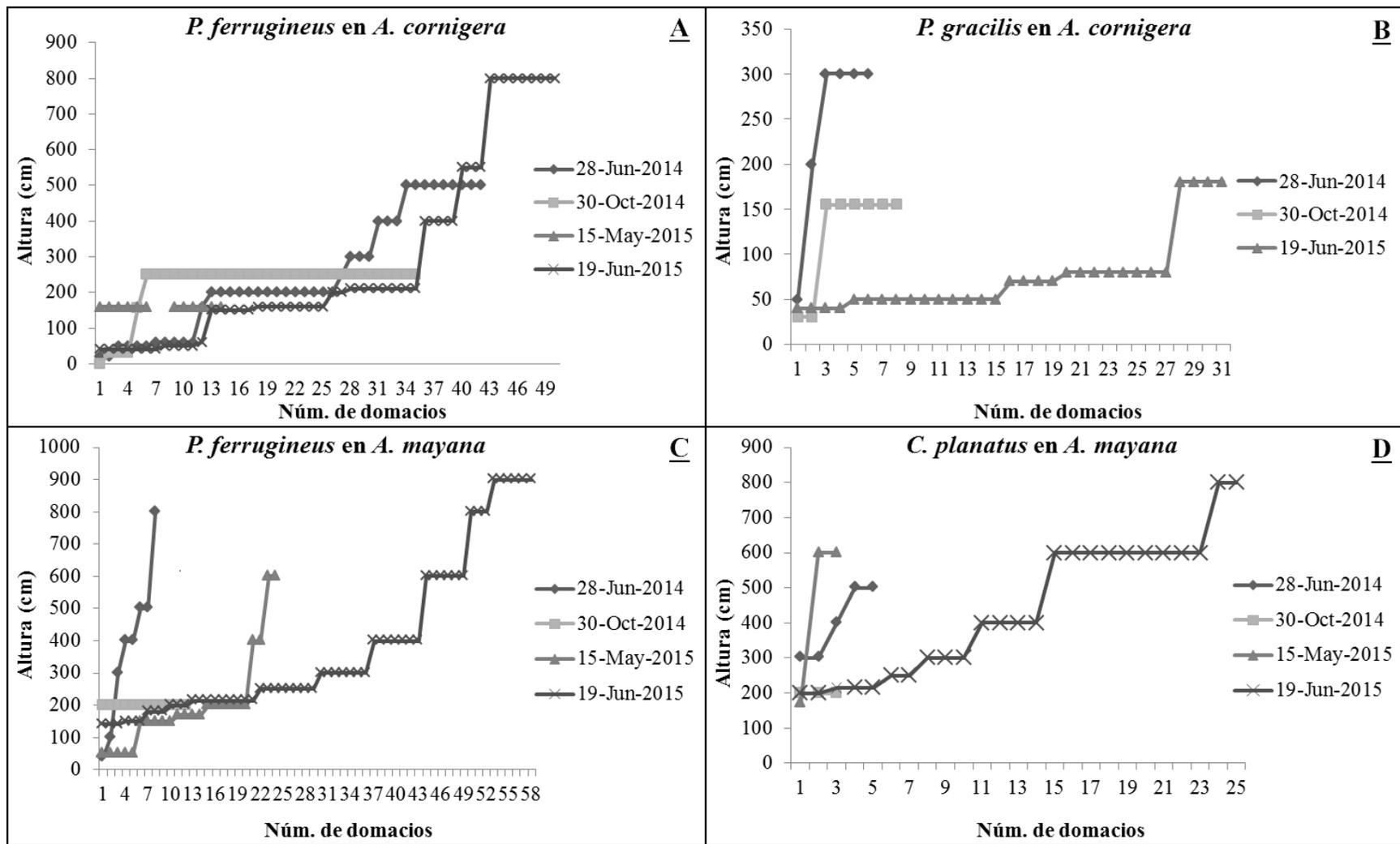


Figura 11. Distribuciones de las especies de formícidos por altura en las dos especies de acacias mirmecófilas durante las 4 salidas.

Estadios

Los estadios de *P. ferrugineus* considerando las nueve acacias y las 38 muestras registraron alturas que iban de los 20, 50, 60, 160, 200, 300, 400, hasta los 500 cm en la primera salida del junio 2014, las cuales correspondieron a la temporada de las primeras lluvias en la región. Teniendo en su etapa prerreproductiva una mayoría de 352 larvas, 188 pupas y 14 huevos; en su etapa reproductiva 75 hembras y 6 machos, mientras que en su etapa postreproductiva o no reproductiva fueron 379 adultas (**Figura 12-A**).

Con dos árboles de acacia y 35 muestras recolectadas a los 30, 155 y 250 cm durante la segunda salida del mes de octubre 2014, el cuarto de los cinco meses más lluviosos, la especie presentó en su etapa pre reproductora una mayoría de larvas con 1,359, siguiendo 36 pupas y 2 huevos, en su etapa reproductora 34 hembras y 33 machos, y terminando en su etapa post reproductora con 523 adultos (**Figura 12-B**).

Para la tercera salida en el mes de mayo 2015, el mes más seco, con una acacia y cuatro muestras muestreadas a los 160 cm de alto contenían en sus domacios y en etapa prerreproductiva un total de 47 larvas, 8 pupas y 3 huevos; en su etapa reproductiva no hubo presencia de hembras ni de machos, pero en su etapa post reproductiva contó con 45 obreras adultas (**Figura 12-C**).

En la cuarta salida de junio 2015, antes de las lluvias, en diez árboles de acacia y con 50 muestras obtenidas entre los 40, 50, 60, 150, 160, 200, 210, 400, 550 y 800 cm de altura, se presentaron un total de 790 huevos, 244 larvas y 121 pupas en su etapa pre-reproductora, en su etapa reproductora 16 hembras y 2 machos, terminando con 301 obreras adultas en su etapa post reproductora (**Figura 12-D**).

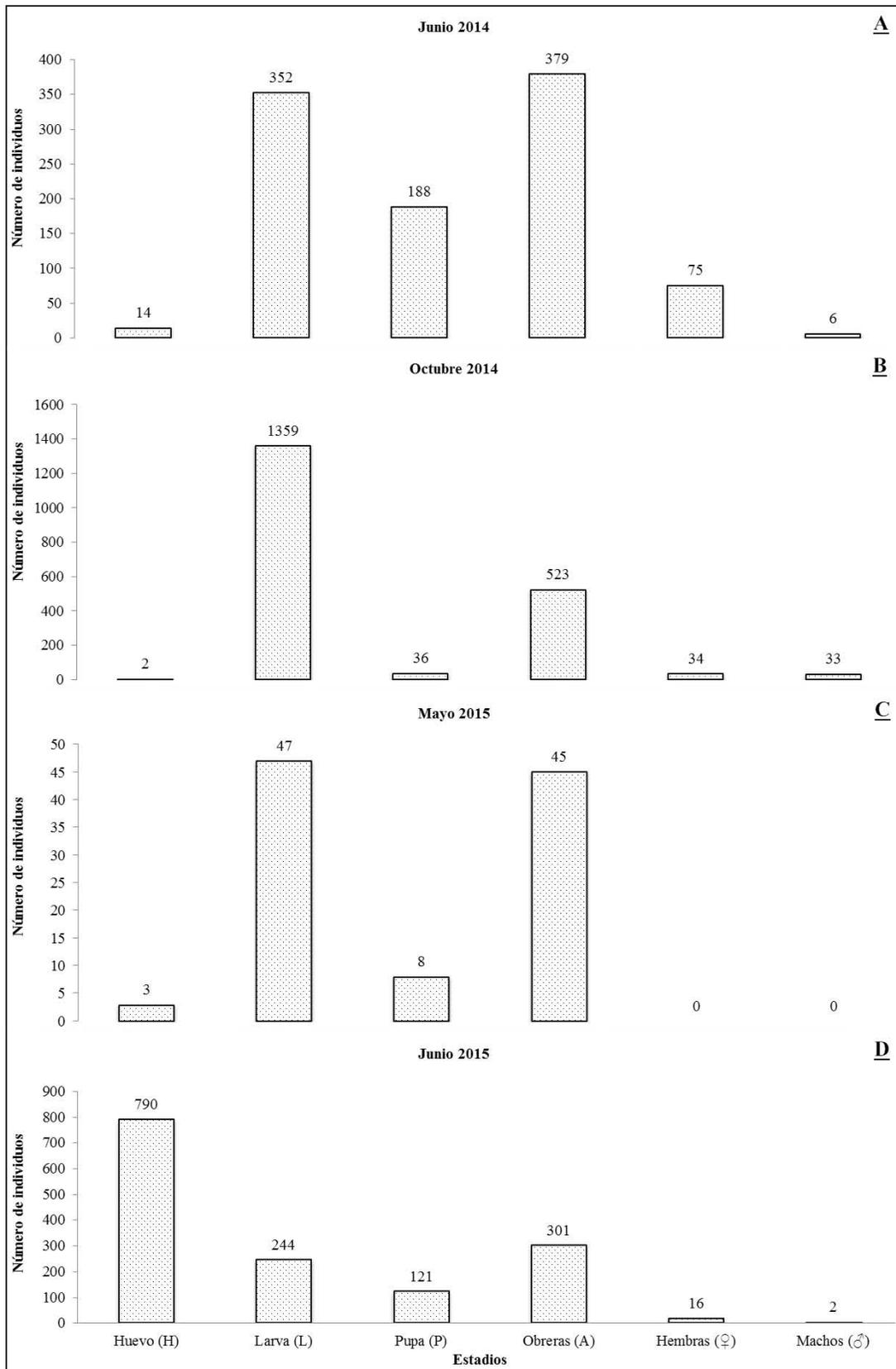


Figura 12. Estructura de la población de *P. ferrugineus* en *A. cornigera* durante el año de muestreo.

Para los estadios de *P.gracilis* en *A. cornigera* en el contenido de siete muestras a las alturas de 50, 200, 300 y 500 cm en la primera salida del junio 2014, antes de las primeras lluvias, hubo en su etapa prerreproductiva 10 larvas, nueve pupas y ningún huevo; en su etapa reproductiva se halló una hembra y una clara ausencia de machos, ya en su etapa postreproductiva tuvo 38 adultas (**Figura 13-A**).

De dos árboles de acacia y nueve muestras tomadas a los 30 y 155 cm en la segunda salida del mes de octubre 2014, uno de los meses más lluviosos, la especie presentó en su etapa pre reproductora una mayor cantidad de larvas con 24, 12 huevos y 6 pupas; en su etapa reproductora únicamente 13 machos pero sin hembras, y en su etapa post reproductora 17 adultas (**Figura 13-B**).

Ya que *P. gracilis* no registró organismo en la tercera salida, en la cuarta del mes de junio 2015, el mes más seco, a partir de cinco acacias y 31 muestras a los 40, 50, 70, 80 y 180 cm de altura, hubo un total de 313 huevos, 132 larvas y 82 pupas en su etapa prerreproductiva; en su etapa reproductiva tampoco hubo presencia ni de hembras ni de machos, pero en su etapa post reproductiva se encontraron 94 adultas (**Figura 13-C**).

La especie *Crematogaster* sp. también encontrada durante la primera salida del mes de junio 2014, previo a las lluvias, se encontró en una acacia considerada «muerta» de la cual se recolectaron 7 muestras distribuidas a lo alto de esta y teniendo un máximo de 300 cm se hallaron ahí en la etapa prerreproductiva 100 huevos, 44 pupas, dos larvas, más ocho hembras y un macho de etapa reproductiva junto con 156 obreras en la etapa post reproductiva. (**Figura 13-D**).

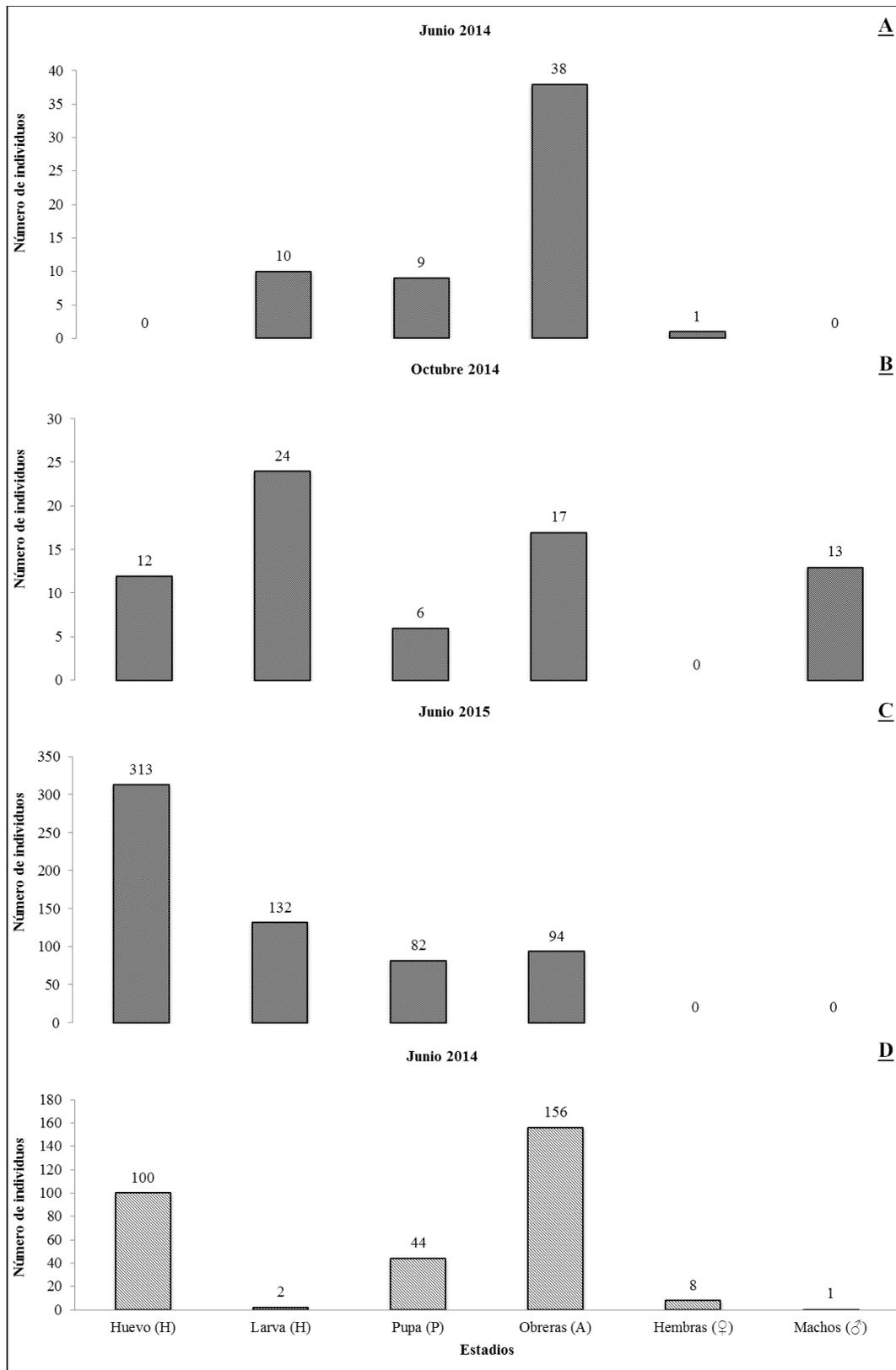


Figura 13. Estructura de la población de *P. gracilis* (A, B, y C) y *Crematogaster* sp. (D) en *A. cornigera* durante el año de muestreo.

La estructura por estadios de *P. ferrugineus* que ocupaban cinco árboles de *A. mayana* en la primera salida de junio 2014, principio de lluvias, se encontró mediante ocho muestras recolectadas a los 40, 100, 300, 400, 500, y 800 cm que en su etapa prerreproductiva la mayoría fue de 20 larvas, tres pupas y un huevo, en su etapa reproductiva únicamente una hembra sin ningún macho, y 88 adultas en su etapa postreproductiva (**Figura 14-A**).

Para la segunda salida del mes de octubre 2014, en temporada lluviosa, con sólo una acacia y 12 muestras a los 200 cm, la presencia de organismos en su etapa pre reproductora fue de 121 larvas, 99 huevos y 10 pupas, con 21 hembras y 10 machos en su etapa reproductora, además de 222 adultas de etapa post reproductora (**Figura 14-B**).

Con cuatro acacias consideradas y 24 muestras a los 50, 150, 170, 200, 400, y 600 cm en la tercera salida del mes de mayo 2015, mes más seco, el número de individuos en etapa prerreproductiva fue un total de 398 huevos, 164 larvas y 146 pupas, aquellos en su etapa reproductiva fueron cuatro hembras y nueve machos, junto con 165 adultas en su etapa post reproductiva (**Figura 14-C**).

Durante la cuarta salida, nuevamente iniciando las lluvias, a partir de cinco acacias y sus 58 muestras recolectadas a los 140, 150, 180, 200, 215, 250, 300, 400, 600, 800 y 900 centímetros de altura se registró que en la etapa prerreproductiva de la especie había 542 pupas, 500 huevos y 441 larvas; mientras que para la etapa reproductiva hubo 125 machos y 111 hembras, además de 561 adultas en su etapa post reproductora. (**Figura 14-D**).

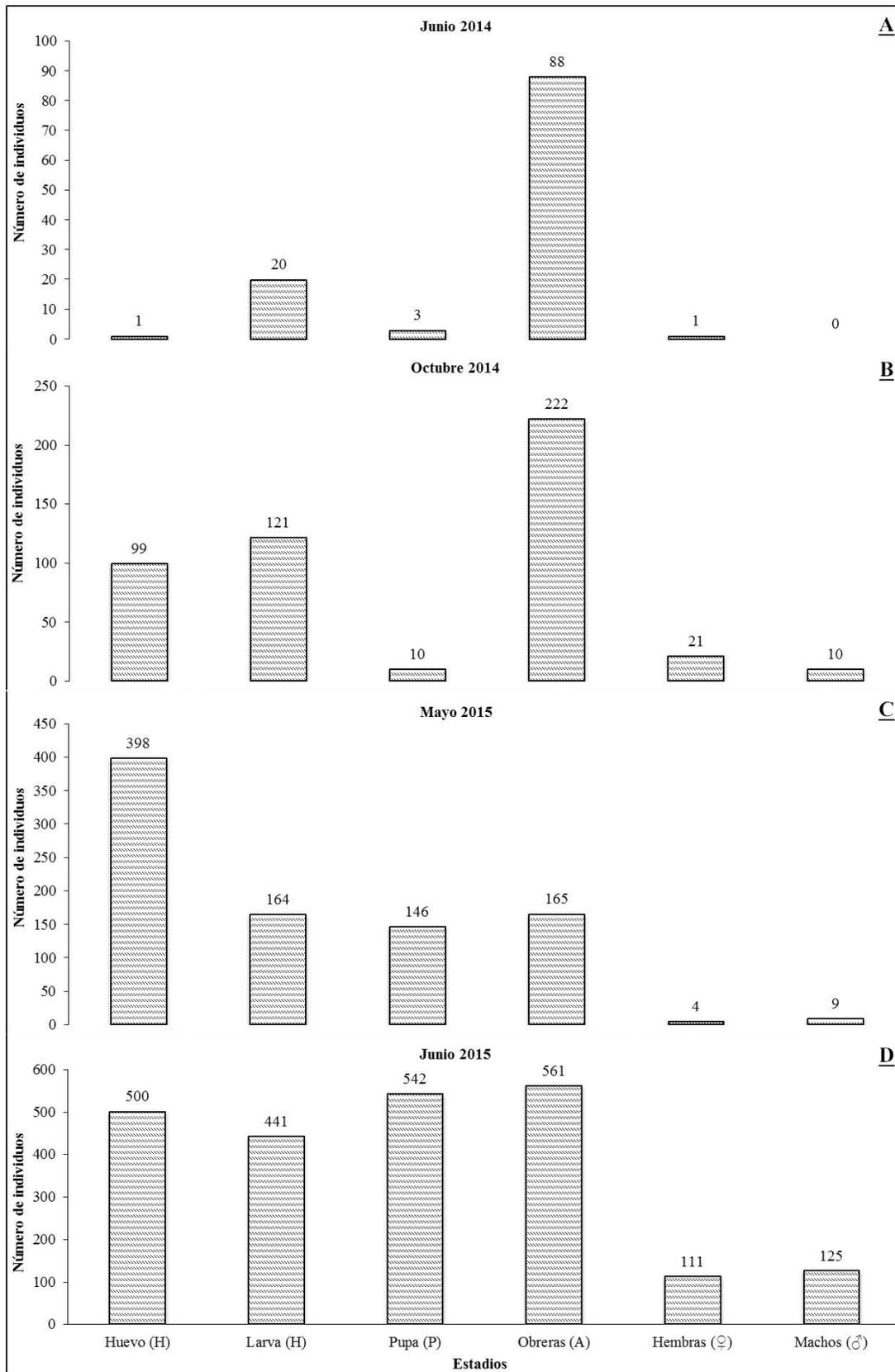


Figura 14. Estructura de la población de *P. ferrugineus* en *A. mayana* durante el año de muestreo.

Para los estadios de *C. planatus* presentes en los tres árboles de *A. mayana* durante los principios días de lluvias del mes de junio 2014, en cinco muestras a los 300, 400, y 500 cm se encontró que en etapa reproductiva el mayor número era de 15 pupas, 10 larvas y 8 huevos; con ningún organismo en etapa reproductora, pero sí 39 obreras menores en etapa post reproductora (**Figura 15-A**).

En la segunda salida durante el mes de octubre 2014, de temporada lluviosa, a partir del estudio de una acacia con tres muestras a los 200 cm, la presencia de estadios en etapa prerreproductiva fue de 100 larvas, 42 huevos y 12 pupas, tampoco se encontraron machos o hembras reproductoras, pero sí 104 obreras menores y dos obreras mayores en su etapa post reproductiva (**Figura 15-B**).

La tercera salida en el mes de mayo 2015, el más seco de los meses, se conto con dos árboles de acacia y tres muestras a los 170 y 600 cm respectivamente, el contenido de estos se vio reflejado en un total de tres pupas en la etapa pre reproductiva, más 12 obreras menores en etapa post reproductiva (**Figura 15-C**).

Por último en la cuarta salida del mes junio 2015, en las primeras lluvias, con cuatro árboles de acacia considerados y 25 muestras a los 200, 215, 300, 400, 600 y 800 cm de altura, registraron en su etapa pre-reproductiva una suma de 446 huevos, 307 larvas y 71 pupas; en su etapa reproductiva una ausencia tanto de hembras como de machos, y finalmente 180 obreras menores con 56 obreras mayores en la etapa post reproductiva (**Figura 15-D**).

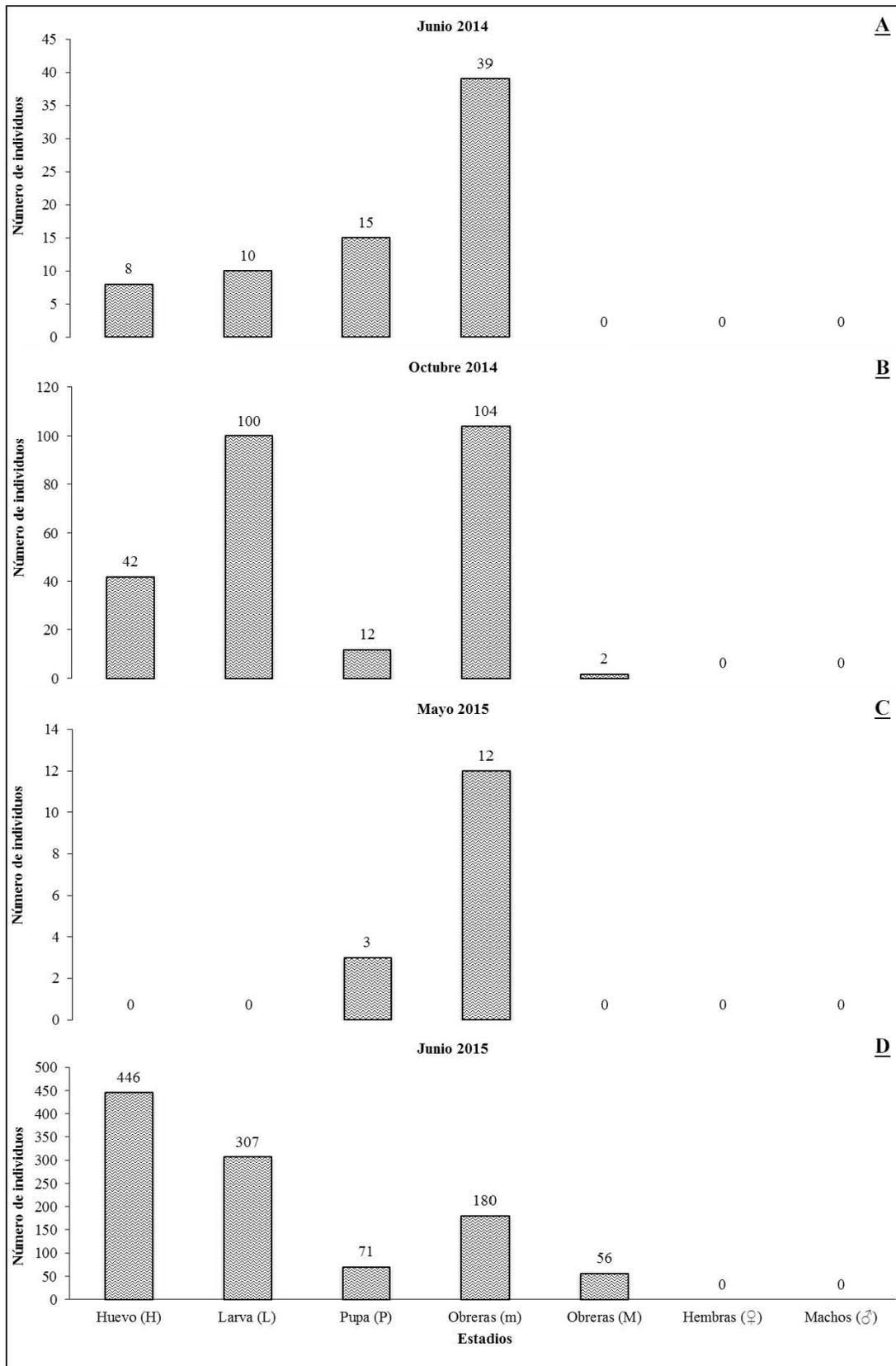


Figura 15. Estructura de la población de *C. planatus* en *A. mayana* durante el año de muestreo.

Índices de diversidad

Riqueza específica (S).

El índice de riqueza específica de *A. cornigera* en la zona de pastizal fue de tres taxa en la primera salida: *P. ferrugineus*, *P. gracilis* y *Crematogaster* sp. En la segunda salida fue de dos taxa: *P. ferrugineus* y *P. gracilis*. Durante la tercera salida sólo de un taxa: *P. ferrugineus*. Y de la cuarta salida nuevamente de dos taxa: *P. ferrugineus* y *P. gracilis*.

Para *A. mayana* en el interior de la selva alta perennifolia, el número de taxa en la primera salida fue de dos: *P. ferrugineus* y *C. planatus*. En la segunda salida de tres taxa: *P. ferrugineus*, *C. planatus* y *Pachycondyla* sp. Posteriormente en la tercera salida de nuevo fue de dos taxa con *P. ferrugineus* y *C. planatus*. Por último en la cuarta salida la riqueza fue de tres taxa, *P. ferrugineus*, *C. planatus*, e incluyendo esta vez a *Monomorium* sp. (**Cuadro 5-A**).

Abundancia proporcional – Simpson (λ).

En cuanto a la abundancia proporcional de *A. cornigera* en la primera salida fue de dominancia $\lambda = 0.59$ y de diversidad $1 - \lambda = 0.41$. Para la segunda salida la dominancia fue de $\lambda = 0.93$ y la diversidad $1 - \lambda = 0.07$. La dominancia de la tercera salida fue $\lambda = 1$ y su diversidad de $1 - \lambda = 0$. Ya en la cuarta salida su dominancia fue $\lambda = 0.59$ y la diversidad de $1 - \lambda = 0.41$.

Mientras que la abundancia proporcional de *A. mayana* en la primera salida su dominancia fue de $\lambda = 0.53$ y su diversidad de $1 - \lambda = 0.47$. En la segunda salida la dominancia $\lambda = 0.55$ y la diversidad de $1 - \lambda = 0.45$. La tercera salida contó con una dominancia de $\lambda = 0.97$ y una diversidad de $1 - \lambda = 0.03$. Terminando en la cuarta salida con una dominancia de $\lambda = 0.57$ y una diversidad de $1 - \lambda = 0.43$ (**Cuadro 5-B**).

Equidad – Shannon-Wiener (H').

Respecto al índice de Shannon-Wiener en *A. cornigera* para la primera salida fue de $H' = 0.69$, el de la segunda salida fue de $H' = 0.15$, en la tercera salida fue de $H' = 0$, y para la cuarta salida de $H' = 0.61$. Mientras que el índice ajustado a una escala de 0 a 1 mostró ser en la primera salida $H^{(0-1)} = 0.63$, el de la segunda salida de $H^{(0-1)} = 0.14$, de la misma manera en la tercera salida resultó ser de $H^{(0-1)} = 0$, ya para la cuarta salida de $H^{(0-1)} = 0.55$.

Para los mismos índices en *A. mayana* los resultados fueron en la primer salida de $H' = 0.67$, el de la segunda salida de $H' = 0.66$, para la tercera salida de $H' = 0.09$, y de la cuarta salida $H' = 0.63$. El mismo índice calculado para una escala de 0 a 1 el valor en su primer salida fue de $H^{(0-1)} = 0.48$, para la segunda salida fue de $H^{(0-1)} = 0.47$, el de su tercera salida de $H^{(0-1)} = 0.06$ y finalmente para su cuarta salida de $H^{(0-1)} = 0.45$.

Índices de diversidad verdadera.

Correspondiente a los índices calculados exponencialmente a partir del índice original de Shannon en *A. cornigera* para la primera salida fue de $exp H' = 2.00$, el de la segunda salida de $exp H' = 1.15$, para la tercera salida de $exp H' = 1$, y de la cuarta salida de $exp H' = 1.83$. Aquellos índices obtenidos por medio del programa EstimateS el cual además de sumar los resultados por salida también adiciona la diferencia de sus desviaciones estándar mostró para la primera salida una diversidad de $exp (H') = 1.47$, en la segunda salida una $exp (H') = 1.7$, después en la tercera salida una $exp (H') = 1.79$, y terminando en la cuarta salida con $exp (H') = 1.82$.

Los resultados obtenidos de la misma manera para *A. mayana* fueron en la primera salida de $exp H' = 1.95$, el de la segunda salida de $exp H' = 1.91$, para la tercera salida de $exp H' = 1.09$, y en la cuarta salida $exp H' = 1.87$. Y los índices calculados con EstimateS son para la primera salida de $exp (H') = 1.73$, el de la segunda salida de $exp (H') = 1.74$, posteriormente para la tercera salida una $exp (H') = 1.78$, y finalizando la cuarta salida con una $exp (H') = 1.8$ (**Cuadro 5-C**).

Cuadro 5. Índices de diversidad calculados por salida y especie de acacia mirmecófila. **A)** Índice de riqueza específica; **B)** Índice de abundancia proporcional de Simpson (λ); **C)** Índice de entropía y equidad de Shannon-Wiener (H').

Índices de diversidad				
A) Riqueza específica (S)				
	<i>A. cornigera</i>			
Salidas	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida
Taxa (S)	3	2	1	2
	<i>A. mayana</i>			
Salidas	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida
Taxa (S)	2	3	2	3
B) Abundancia proporcional - Simpson (λ)				
	<i>A. cornigera</i>			
Salidas	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida
Dominancia (λ)	0.59	0.93	1	0.59
Diversidad ($1-\lambda$)	0.41	0.07	0	0.41
	<i>A. mayana</i>			
Salidas	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida
Dominancia (λ)	0.53	0.55	0.97	0.57
Diversidad ($1-\lambda$)	0.47	0.45	0.03	0.43
C) Equidad - Shannon—Wiener (H')				
	<i>A. cornigera</i>			
Salidas	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida
Shannon—Wiener (H')	0.69	0.15	0	0.61
Shannon (0-1)	0.63	0.14	0	0.55
Shannon $exp(H')$	2.00	1.15	1	1.83
Shannon $exp(H')^*$	1.47	1.7	1.79	1.82
	<i>A. mayana</i>			
Salidas	1ra salida	2da salida	3ra salida	4ta salida
Shannon—Wiener (H')	0.67	0.66	0.09	0.63
Shannon (0-1)	0.48	0.47	0.06	0.45
Shannon $exp(H')$	1.95	1.91	1.09	1.87
Shannon $exp(H')^*$	1.73	1.74	1.78	1.80

(H'): Obtenido con el programa PAST. (0-1): Convertido a una escala comparable de 0 a 10. $exp(H')$: Calculado con Excel. * Índice de EstimateS 9.1 considerando las sumatorias por salida más sus desviaciones estándar.

Caracterización de domacios

A continuación se describen las medidas resultantes de los 14 domacios medidos aleatoriamente de *A. cornigera* habitados por *P. ferrugineus*, más los 16 ocupados por *P. gracilis* y aquellos 24 de *A. mayana*. Los datos están dados en centímetros (cm) junto con sus desviaciones estándar. Para los domacios de *A. cornigera* habitados por *P. ferrugineus* la longitud del largo de la entrada del domacio fue en promedio de 0.68 cm con una desviación estándar de ± 0.44 cm, la distancia de la punta a la entrada fue de 0.44 cm con una desviación estándar de ± 0.28 cm, el grosor promedio medido en el centro del domacio fue de 0.13 cm con una desviación estándar de ± 0.21 cm, el distanciamiento entre las puntas izquierda y derecha fue de 4.02 cm con ± 1.32 cm, la distancia promedio de la punta izquierda al corte central del domacio fue de 3.25 cm con una desviación estándar de ± 1.17 cm, mientras la distancia promedio de la punta derecha al corte central del domacio fue de 3.43 cm con una desviación estándar de ± 1.22 cm, la altura interior promedio de la parte izquierda del domacio fue de 1.22 cm con una desviación estándar de ± 0.44 cm, mientras que el promedio en la altura interna de la punta derecha del domacio fue de 1.29 cm con una desviación estándar de ± 0.33 cm. El promedio del ancho interno de la punta izquierda del domacio fue de 0.37 cm con una desviación estándar de ± 0.07 cm, mientras que el ancho interno promedio de la punta derecha del domacio fue de 0.41 cm con una desviación estándar de 0.15 cm, la profundidad interna de la punta izquierda del domacio fue en promedio de 2.33 cm con una desviación estándar de ± 0.95 cm, teniendo en la profundidad interna de la punta derecha del domacio un promedio de 2.74 cm con una desviación estándar de ± 1.01 cm. La preferencia de las puntas perforadas fue equitativa teniendo siete del lado izquierdo y siete del lado derecho.

En los domacios de *A. cornigera* ocupados por *P. gracilis* considerando las 14 muestras tomadas aleatoriamente de la cuarta salida a los 40, 50, 70, 80 y 180 cm de altura mostraron que en promedio la longitud de la entrada fue de 0.42 cm con una desviación estándar de ± 0.14 cm, el promedio de la distancia de punta a entrada fue de 0.48 cm con una desviación estándar de ± 0.22 cm, el grosor en promedio fue de 0.05 cm con una desviación estándar ± 0.03 cm, la separación entre punta y punta fue en promedio de 2.22 cm con ± 0.89 cm de desviación estándar. El promedio de la distancia de la punta izquierda al centro fue de 3.06 cm con una desviación estándar de ± 0.73 cm, mientras que el promedio en la distancia de la punta derecha al centro fue de 3.12 cm con una desviación estándar ± 0.54 cm, la altura interna de la punta izquierda del domacio fue en promedio de 0.82 cm con una desviación estándar de ± 0.14 cm, por otra parte la altura interna de la punta derecha del domacio en su promedio fue de 0.83 cm con ± 0.16 cm de desviación estándar.

El ancho interno de la punta izquierda tuvo un promedio de 0.45 cm con una desviación estándar de ± 0.05 cm, además el ancho interior de la punta derecha tuvo un promedio de 0.44 cm con una desviación estándar de ± 0.06 cm, la profundidad interna de la punta izquierda en promedio fue 2.40 cm con una desviación estándar de ± 0.64 cm, la profundidad de la punta derecha tuvo un promedio de 2.45 cm con una desviación estándar de 0.53 cm. En cuanto a la preferencia por el lado de la espina perforado fue de 10 en el lado izquierdo y seis en el lado derecho.

Finalmente para los 24 domacios de *A. mayana* anidados por *P. ferrugineus* de la tercera salida y considerando las alturas de 50, 150, 170, 200, 400 y hasta 600 cm dieron por resultado que en promedio el largo de la entrada del domacio era de 0.32 cm con una desviación estándar de ± 0.11 cm, una distancia promedio desde la punta hasta la entrada del domacio de 0.78 cm con una distribución estándar de ± 0.16 cm, un grosor en promedio de 0.08 cm con ± 0.12 cm de desviación estándar y un promedio en el espacio entre punta y punta de 6.34 cm con una desviación estándar de ± 2.21 cm. En cuanto a la distancia de la punta izquierda al corte en el centro del domacio fue en promedio de 3.48 cm con ± 1.08 cm de desviación estándar, la distancia de la punta derecha al centro fue de 3.73 cm con una desviación estándar de ± 1.00 cm, la altura interna del domacio izquierdo fue en promedio de 0.53 cm con una desviación estándar 0.14 cm, mientras que el promedio de la altura interna del domacio derecho fue de 0.54 cm con ± 0.14 cm de desviación estándar. El ancho interno del domacio izquierdo fue en promedio de 0.56 cm con ± 0.14 cm de desviación estándar, por otro lado el promedio del ancho interno del domacio derecho fue de 2.80 cm con ± 0.15 cm de desviación estándar, mientras que el promedio de la profundidad de la punta izquierda fue de 2.80 cm con una desviación estándar ± 0.15 cm y el promedio de la profundidad de la punta derecha fue de 2.92 cm con una desviación estándar de ± 0.91 cm. En cuanto a las perforaciones hubo 14 en el lado izquierdo de los domacios y 10 en el lado derecho (**Cuadro 6**).

Cuadro 6. Medidas en centímetros (*cm*) de los domacios habitados por la especie de formícido según la acacia mirmecófila. Cifras redondeadas a 2 dígitos después del punto decimal.

Medidas	<i>P. ferrugineus</i> en <i>A. cornigera</i>		<i>P. gracilis</i> en <i>A. cornigera</i>		<i>P. ferrugineus</i> en <i>A. mayana</i>	
	Promedio	Desviación estándar (±)	Promedio	Desviación estándar (±)	Promedio	Desviación estándar (±)
Entrada	0.68	0.44	0.42	0.14	0.32	0.11
Punta-Entrada	0.44	0.28	0.48	0.22	0.78	0.16
Grosor	0.13	0.21	0.05	0.03	0.08	0.12
Dist. Punta-Punta	4.02	1.32	2.22	0.89	6.34	2.21
Punta-Centro (I)	3.25	1.17	3.06	0.73	3.48	1.08
Punta-Centro (D)	3.43	1.22	3.12	0.54	3.73	1.00
Alt. Int. (I)	1.22	0.44	0.82	0.14	0.53	0.15
Alt. Int. (D)	1.29	0.33	0.83	0.16	0.54	0.14
Anch. Int. (I)	0.37	0.07	0.45	0.05	0.56	0.14
Anch. Int. (D)	0.41	0.15	0.44	0.06	0.58	0.15
Prof. Int. (I)	2.33	0.95	2.40	0.64	2.80	0.96
Prof. Int. (D)	2.74	1.01	2.45	0.53	2.92	0.91
Izquierda*	7	-	10	-	14	-
Derecha*	7	-	6	-	10	-

* Lado de la espina que perforaron en el domacio.

Determinación de artrópodos

Además de formícidos, las acacias mirmecófilas también registraron otros organismos en ellas, el (Cuadro 7) y la (Figura 16) hacen representaciones de los mismos. Para iniciar dos dípteros, el primero de ellos encontrado a una altura de 70 cm en los foliolos de *A. mayana* en la tercera salida (Figura 16-D), el segundo a una altura de 150 cm en un domacio de *A. mayana* (Figura 16-C), en *A. cornigera* se registraron 21 integrantes del orden Thysanoptera; ocho individuos a los 50 cm de altura, un individuo a los 110 cm, otro individuo más a los 210 cm, 10 individuos adicionales a los 400 cm y un individuo a los 800 cm, mientras que en *A. mayana* fueron ocho de ellos, siete a los 170 cm y uno a los 600 cm (Figura 16-E), un ejemplar del orden Hymenoptera a los 50 cm de altura durante la tercera salida en los foliolos de *A. mayana* (Figura 16-F), una especie de Collembola a los 60 cm durante la cuarta salida en una muestra de *A. cornigera* (Figura 16-G), tres coleópteros de la familia Curculionidae (Figura 16-J) a los 50 cm de altura en la cuarta salida de una *A. cornigera* y una pupa a los 900 cm en *A. mayana* (Figura 16-I).

En cuanto a los organismos pertenecientes al subfilo Chelicerata, se encontraron 10 pertenecientes a la familia Salticidae, uno en la primera salida a los 400 cm junto a una obrera de la especie *P. ferrugineus* (Figura 16-N) y nueve ejemplares más durante la cuarta salida, dos a los 50 cm con crías que iban de 15 a 20 en número (Figura 16-M), una a los 160 cm, dos a los 180 cm y cuatro a los 800 cm. Una araña de la familia Uloboridae con su telaraña a los 50 cm durante la cuarta salida dentro de un domacio (Figura 16-O). Una araña orbicular *Nephila clavipes* entre las ramas de *A. mayana* (sin foto) y la presencia de 18 ácaros en la tercera salida en esta misma especie de acacia, uno dentro de un domacio junto a siete tisanópteros y 17 más en foliolos a los 600 cm, mientras que 14 ácaros más se hallaron en *A. cornigera* durante la cuarta salida, a 210 cm cuatro de ellos bloqueaban el interior de un domacio con un tipo de lignificación. A los 160 cm había un ácaro, un salticido y un Tisanóptero. Más un ácaro a los 50 cm con otros ocho tisanópteros, más ocho ácaros junto a dos obreras y dos larvas de *P. ferrugineus* a la misma altura (Figura 16-A y B).

También se registró cuatro integrantes del filo Mollusca, siendo uno de ellos a los 215 cm compartiendo el domacio con 34 adultos de *P. ferrugineus*, 11 de ellas obreras, 10 hembras y 13 machos más 17 estadios juveniles; siendo ocho larvas y nueve pupas (Figura 16-K). Uno molusco más dentro de un domacio a los 600 cm y dos más a la misma altura de una acacia aparte (Figura 16-L). Algunos de los otros organismos también presentes fueron larvas oligópodos a los 50 cm en la cuarta salida para *A. cornigera* y, al menos, tres larvas minadoras además de otras como se muestran en las (Figura 16-P y Q). Inclusive algunos domacios se hallaron abiertos y sin hormigas, se especula que probablemente esto fue obra de aves insectívoras en la región (Figura 16-R).

Cuadro 7. Invertebrados no formícidos identificados en el presente estudio junto con la altura a la que se encontraron y su ubicación en la acacia.

Subfilo Hexapoda							
Clase	Subclase	Orden	Familia	Altura (cm)	Ubicación	Especie de acacia	Número
Insecta	Pterygota	Diptera	-	70	Foliolos	<i>A. mayana</i>	1
Insecta	Pterygota	Diptera	-	150	Domacios	<i>A. mayana</i>	1
Insecta	Pterygota	Thysanoptera	-	170-800	Domacios y foliolos	Ambas acacias	29
Insecta	Pterygota	Hymenoptera	-	50	Foliolos	<i>A. mayana</i>	1
Insecta	Pterygota	Coleoptera	Curculionidae	50 y 900	Domacios	<i>A. mayana</i>	4
Entognatha	Collembola	-	-	60	Foliolos	<i>A. cornigera</i>	1
Subfilo Chelicerata							
Clase	Orden	Familia	Altura (cm)	En la acacia	Especie de acacia	Número	
Arachnida	Araneae	Salticidae	800	Domacios	<i>A. cornigera</i>	26	
Arachnida	Araneae	Uloboridae	50	Domacios	<i>A. cornigera</i>	1	
Acari	-	-	50-800	Domacios y foliolos	Ambas acacias	64	
Filo Mollusca							
Clase	Subclase	Altura (cm)	En la acacia	Especie de acacia	Número		
Gasteropoda	Pulmonata	215 y 600	Domacios	<i>A. mayana</i>	4		



Figura 16. Invertebrados contenidos en las muestras de los domacios recolectados. **A)** y **B)** Muestran la diversidad de ácaros. **C)** y **D)** Dípteros, el primero con forma de mosca y el segundo de mosquito. **E)** Tisanóptero. **F)** Himenóptero. **G)** Colémbolo. **H)** Larvas oligopoides. **I)** Pupa de curculiónido. **J)** Curculiónidos. **K)** Molusco gasterópodo o caracol miniatura. **L)** Molusco dentro de un domacio de *A. mayana* probablemente abierto por alguna ave. **M)** Arañas salticidas, adultos, exuvia y puesta de 18 a 20 juveniles. **N)** Salticido dentro de un domacio, junto a él había una obrera de *P. ferrugineus*. **O)** Araña Uloboridae. **P)** y **Q)** Larvas minadoras. **R)** Domacio probablemente abierto por aves.

Análisis de resultados y discusión

Los taxa de formícidos encontrados en las acacias mirmecófilas resultaron tener a una especie en común, *P. ferrugineus*, tanto en *A. cornigera* como en *A. mayana*, mientras que las demás especies de hormigas fueron más específicas por cada especie de acacia, algunas de las cuales no sé tenía el conocimiento de su presencia hasta ahora. En estudios se tiene el reporte de la especie mutualista antes mencionada en la región de Los Tuxtlas, pero no de otras especies y géneros de formícidos ni nada sobre su posible relación al parasitar, forrajear, o facultativamente ocupar los domacios de las acacias mirmecófilas (Ibarrá-Mariquez y Dirzo, 1990; Raine *et al.*, 2004; Rocha, 2009 y Sánchez-Galván *et al.*, 2011, 2012).

Continuando la hipótesis de que es posible la existencia de otras hormigas además de la especie mutualista en los árboles mirmecófilos de acacia, su presencia puede deberse a que los recursos que proveen estas acacias son aprovechables al estar al alcance o un hábitat cercano de otros formícidos donde las hormigas mutualistas no están presentes, explicando así también que no tengan forzosamente una relación obligatoria para depender o no de estas plantas mirmecófitas (Heil *et al.*, 2009).

Para ello los domacios y foliolos muestreados en las cuatro salidas de las dos acacias mirmecófilas presentes en un área de aproximadamente 100 m cercanas a la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtlas» en Veracruz se analizan a continuación. La primera acacia fue *A. cornigera* ubicada al este de la estación en una vegetación de tipo pastizal inducido transformado en un potrero (**Figura 9-D**) (González *et al.*, 1997).

La principal razón que existe en la diferencia en el número de acacias y domacios recolectados es el esfuerzo de muestreo durante la salidas, la segunda razón es que estos mismos domacios no están uniformemente distribuidos a lo alto de los árboles de acacia, y la tercera es la variación de las alturas y el número de muestras tomadas en las mismas, habiendo así desde una muestra tomada a determinada altura mientras en otras había hasta 16. Además, por tiempo invertido en cuanto a la recolección, la salida que tuvo la mayor parte del día fue la cuarta salida, seguida de la primera salida, continuando con la segunda salida, y terminando con la tercera salida.

De la misma manera que con *A. cornigera*, el esfuerzo de muestreo, la distribución entre domacios y ramas a lo alto de los árboles sumado al número de muestras recolectadas hacen que los resultados entre el número de acacias y domacios varíen mucho entre una salida y otra, la mayor de estas con 19 muestras a los 600 cm y la menor con una a los 160 cm de altura.

Contrario a lo reportado por Janzen en 1974, se encontraron tres *A. mayana* muy cercanas entre sí en la rivera de un río dentro de la selva y próximas a un claro abierto delimitadas por una cerca (**Figura 9-F**), algo nada común de estos árboles, quizás al solventar la demanda agua y un aumento en la cantidad de luz disponible la competencia intraespecífica de esta especie propicie la presencia más cercana de estos ejemplares. A pesar de que esta especie tienden a crecer y madurar muy alejadas de entre sí (Rico-Arce, 2007).

Especies en *Acacia cornigera*

Pseudomyrmex ferrugineus.

La especie *P. ferrugineus* es la mutualista obligada por excelencia en las acacias mirmecófilas de la región, tuvo el mayor número de individuos en todas las salidas, especialmente en la segunda concordando con la temporada lluviosa donde las larvas excedieron a todos los demás estadios, aun cuando las muestras tomadas fueron limitadas. Se han reportado también en otras ocho especies de acacias mirmecófilas neotropicales en una simbiosis que posiblemente se originó a finales del Mioceno o a mediados del Plioceno (Gomez-Acevedo, 2010).

Durante los muestreos en la cuarta salida tan sólo un domacio contenía un máximo de 397 huevos en su interior a unos 50 cm de una acacia de dos metros. Usualmente el número de obreras reportado por árbol está entre los 4,000 y 5,000 y hasta 10,000 en temporada lluviosa para *P. ferrugineus*, aunque en los presentes resultados obtenidos el máximo de obreras llego a 301. Janzen en 1973 reporta que los domacios más grandes pueden contener entre 500 y 2000 huevos.

En este trabajo se observo que el máximo número de reinas vírgenes reproductoras fue de 75 en la primera salida y de 34 y 33 machos en la segunda, con un rango de entre 379 y 523 obreras durante dos salidas antes mencionadas. Esto debido a que una simple colonia no puede poner huevos lo suficientemente rápido para ocupar toda la acacia, las obreras tienden a mover los estadios jóvenes a otros domacios superiores donde puedan ser ocupadas por obreras más adultas que cosechen los cuerpos de Belt para alimentar a las crías soportando así los cambios sucesionales que presente la maduración del árbol, como la floración, evitando de esta manera que individuos no deseados ocupen los domacios. Se tiene con anterioridad que una colonia monogínea puede producir 10 machos y 10 hembras por día, albergando de 50 a 200 reinas reproductoras en total, produciendo los primeros machos cuando existen de 1,000 a 1,500 obreras, tomándole a la colonia alrededor de 15 a 24 meses y las primeras reinas a partir de 2,000 obreras presentes. Los adultos reproductores no son concebidos en grandes números hasta no haber unas 5,000 obreras en la colonia después de cuatro a cinco años (Janzen 1973; Janzen, 1974).

Después de los nueve meses el bajo número inicial en la segunda salida de acacias se encontró un mayor número de árboles para la cuarta salida. Las semillas no suelen germinar en temporada de secas, sólo en lluvias, estación en la que es más importante para la colonia defender las acacias de herbívoros. Janzen (1966) menciona también que les toma a los árboles nueve meses para madurar y es el mínimo tiempo para producir una nueva colonia. El que puedan brotar nuevos individuos puede atribuirse a la dispersión de semillas por aves y su resguardo en el banco de semillas en suelo, como la sucesión ecológica secundaria reportada ya anteriormente en los pastizales de la reserva de Los Tuxtlas (Janzen, 1966; Guevara *et al.*, 1997).

Una explicación de porqué otras especies de hormigas del mismo género *Pseudomyrmex* pueden estar habitando un mismo domacio es debido a la identidad genética de cada colonia posee y a los perfiles químicos que da a sus integrantes, permitiéndoles identificarse y reconocerse entre individuos como en especies por sus compuestos cuticulares (Kautz, 2009). El motivo por el que *P. ferrugineus* no abandona jamás su acacia mientras que *P. gracilis* sí lo hace es porque las especies mutualistas tienen una nula actividad invertasa que las obliga permanecer y alimentarse del néctar en las mirmecófitas, mientras que en las parásitas dicha enzima se encuentra latentemente activa pudiendo despegarse así del árbol de acacia y no de conferirle mucha protección (Heil *et al.*, 2005).

Además de perforar y ocupar los domacios conforme los va produciendo la acacia en su desarrollo, el tamaño de la colonia puede crecer en función a la tasa continua en la producción de hojas, domacios, nectarios y cuerpos Betianos, hecho que se ve beneficiado por la poda del dosel de los árboles atribuidos a *P. ferrugineus* (Janzen, 1966). Existen dos hipótesis del porque además de cuidar a la acacia de potenciales herbívoros también se ve explotada por sus mismos habitantes, la primera corresponde a la escuela proteccionista fundada por Belt en 1874 donde postuló que las acacias en el continente americano desarrollaron los domacios, los cuerpos de Belt y los nectarios extraflorales para promover la defensa por las hormigas, y la escuela explotacionista propuesta por Skwarra (1934) y continuada por Wheeler (1942) donde sólo las hormigas son beneficiadas, una mirmecofilia que, comparada con las acacias australianas no desarrollaron (Hölldobler, 1990; Stanton *et al.*, 1999).

Durante el estudio se encontró una reina fisiogástrica encargada de poner huevos a los 800 cm de altura en las ramas terminales de una acacia, esta especie, *P. ferrugineus*, es monogínica (**Figura 8-E**). Una vez extraída la reina de su árbol las otras colonias de *P. ferrugineus* cercanas ocuparían tarde o temprano la acacia y expulsarían a las obreras originales de ella, sin importar que tan grande sea la colonia no aceptarán reinas adicionales. Janzen (1973) reporta que retirar la hormiga reina compromete la vida de la acacia tanto como la existencia de la colonia misma.

Los estadios reproductivos se vieron en mayor número durante la primera salida, así como las reinas vírgenes de igual número que en la segunda salida durante las primeras lluvias de junio de 2014. A pesar de que *P. ferrugineus* fuera la especie dominante en *A. cornigera*, podía compartía con algunos individuos de *P. gracilis*, al ser esta última más generalista que la primera. Probablemente el impacto negativo que tienen los potreros y la vegetación secundaria tuvieron que ver con la intrusión de especies no mutualistas (Aguirre *et al.*, 2013).

El patrullaje de las obreras *P. ferrugineus* y su defensa no siempre es continuo, por ello individuos de otras especies pueden ingresar a domacios no ocupados por estas. Les toma nueve meses aproximadamente patrullar de manera efectiva a la acacia debido a que las trabajadoras más antiguas son más agresivas (Janzen, 1973; Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1990). Sobre la manera decisiva en que defienden la acacia, ahora se sabe que hormigas y abejas son grupos hermanos junto con las avispas ectoparasitas, argumentándose que la construcción de un nido y el cuidado hacia las larvas son prerequisites para la evolución hacia la eusocialidad, en algún momento en el tiempo evolutivo tuvieron un ancestro en común que se separó de su predecesor ectoparasitoide del cual heredaron sus genes para proveer dicha protección a tanto sus semejantes como para defender su hogar (Johnson *et al.*, 2013).

A parte de las señales químicas que las hormigas pueden emplear también pueden emitir señales estridulatorias aéreas para advertir amenazas, algo observado en campo, ya que el aproximarse a una acacia provocaba a más formícidos salir de esta. Debido a que *P. ferrugineus* es arborícola puede tener una clara ventaja contrario a especies subterráneas, pues es menos complicado de transmitir una señal específica a través del aire que por los sólidos discontinuos del suelo. Dicha recepción del sonido se lleva a cabo en diversos tipos de sedas mecanosensoriales capaces de detectar las señales transmitidas y que las hormigas las poseen en todo su cuerpo, habiendo una concentración mayor de estos en los segmentos apicales de las antenas. Las avispas parásitas y las abejas comparten junto con las hormigas poseen antenas acodadas para poder dirigir precisamente los flagelómeros hacia la fuente sonora (Hickling y Brown, 2000).

Los patógenos en hormigas y su relación con las acacias son poco estudiadas principalmente porque no son de interés económico, sólo cuando se ven afectada la producción agrícola o el ganado directamente se busca conocer cuáles son las especies que las afectan (González-Teuber y Heil, 2010). Andersen (2000) realizó un listado de hormigas según su grupo funcional y su relación con el nivel de estrés ambiental más el grado de perturbación posicionando al género *Crematogaster* como una oportunista en hábitats fragmentados y a *P. gracilis* como una facultativa en pastizales abiertos. Al que se vio común durante el año de estudio en *A. cornigera* dentro del área de pastizal.

Para explicar la desaparición de árboles de acacia pero la continuidad de las hormigas mutualistas, se ha visto que en hábitats fragmentados por causa de la tala o quema se provoca una extinción local la población, pero, las hormigas obligadas a las plantas mirmecófilas pueden perseverarse en fragmentos de su hábitat y así migrar para recolonizar de árboles y colonias lejanas, haciéndose así más resilientes a las perturbaciones ambientales (Moraes y Vasconcelos, 2009). Estudios filogenéticos mediante la secuenciación de genes nucleares y ribosomales posicionan tanto a las hormigas como a sus 21 subfamilias actualmente existentes un estado monofilético emparentado en, primera instancia, con las abejas y en segunda con las avispa parásitas, confiriéndoles características como la agresividad al defender (Ward, 2007; Rabeling *et al.*, 2008).

Pseudomyrmex gracilis

Esta especie se ha reportado como una especie oportunista o facultativa al visita los nectarios de otras especies vegetales como fuente alimenticia en la reserva de «Los Tuxtlas» y por compartir afinidades ecológicas con *C. planatus*, es recurrente en plantas de áreas abiertas como pastizales, bordes de la selva y vegetación secundaria, considerándosele como una especie súper generalista al haber sido vista en seis especies vegetales distintas, además de robar néctar de otras plantas tiende a ocupar los espacios de anidamiento disponibles en ellas (Janzen, 1973; Aguirre *et al.*, 2013).

Su distribución va desde el sur de Estados Unidos hasta Brasil (Ward, 1993), en México se ha reportado en islas como Cozumel en Quintana Roo y en 17 estados más (Vázquez-Bolaños, 2011; Escalante-Jiménez y Vázquez-Bolaños, 2015; Reynoso-Campos *et al.*, 2015). También en hábitats que incluyen bosques mesófilos conservados, bosques de encino, matorrales xerófilos, en cultivos maderables como el roble rojo y frutales como en naranjas y mangos, hasta zonas urbanas y selvas medianas con vegetación secundaria con altitudes desde el nivel del mar hasta los 1,373 msnm, comúnmente vista en sitios antropogenizados anidando en ramas muertas, tallos de plantas leñosas y, especialmente de México a Panamá, ocupando domacios de *Acacia* donde muestran adaptaciones particulares y diferenciaciones fenotípicas (Coronado-Blanco *et al.*, 2015).

A pesar de que Sánchez-Galván (2012) reportó que *P. ferrugineus* y *P. gracilis* podían atacarse o repelerse entre una colonia y la otra, en el trabajo actual se les halló compartiendo un domacio y dos acacias en la primera salida, más otras tres en la cuarta salida sumado a dos árboles que dominaron por completo. En las observaciones de campo tampoco hubo la presencia de ataques entre una u otra especie, sólo anotaciones de *P. gracilis* al huir cuando se veía amenazada, único dato que concuerda con la autora. El no haber visto agresiones entre ambas especies de *Pseudomyrmex* en los mismos espacios quizás se deba a que pueden reconocerse entre ellas por la composición química en su cutícula (Kautz, 2009), y aún más por el olor químico de la colonia (Janzen, 1966).

A la especie *P. gracilis* en *A. cornigera* pudo encontrarse en mayor medida habitando árboles menores de 100 cm de altura y en menor medida en alturas que excedían dos metros. Los árboles donde la especie ocupaba la totalidad de sus domacios y los folíolos mostraron mayores daños causados por fitófagos comparado con los árboles donde dominaba *P. ferrugineus*, presentando así uno de los casos de mutualismo poco desarrollados o sin un verdadero valor adaptativo (Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1990). Las interacciones ecológicas entre potenciales mutualistas suele terminar encaminadas a una evolución hacia el engaño, debido a que hay especies que sólo explotan los recursos sin ofrecer nada a cambio, sin embargo las presiones que favorecen estos comportamientos están pobremente entendidas hasta ahora, quizás *P. gracilis* o parte de sus especie termine por perder toda conexión con las acacias mirmecófilas, dejando de ser arbórea para volver a ser terrestre por simple divergencia evolutiva (Savage, 1979; Stanton *et al.*, 1999).

***Crematogaster* sp.**

Por su bajo número de individuos tuvo un único registro en la primera salida, el no ocupar espacialmente a todos los domacios en *A. cornigera*, sumado a la ausencia de una reina fisiogástrica puede deberse a que era una colonia satélite, en el listado de hormigas de Andersen (2000) muestra que el género *Crematogaster* es susceptible de encontrarse en ambientes previamente modificados por el hombre, Rocha (2009) encontró la especie *Crematogaster curvispinosa* en zonas donde la perturbación humana es claramente evidente como lo son algunas áreas de la reserva de «Los Tuxtles» en Veracruz.

En América, al parecer *Crematogaster* busca los árboles más viejos u abandonados con un comportamientos más oportunista, las diferentes alturas en las que la colonia de hormigas se distribuye en su hospedero junto a su interacción con otros insectos son el ejemplo de una amplia diversidad en un ambiente aparentemente uniforme. Contrario a otros continentes como África donde se tiene el conocimiento de que este género es con quien tienen la relación mutualista obligada las acacias mirmecófilas, como lo son *A. drepanolobium* y *A. seyal*, defendiéndolas principalmente de grandes mamíferos como las jirafas o los elefantes, prefiriendo en allá los domacios más jóvenes contrario a los más antiguos como acá en América (Janzen, 1969; Young y Stubblefield, 1997; Moraes y Vasconcelos, 2009; Campbell *et al.*, 2013; Tarnita *et al.*, 2014).

Hocking, (1970) encontró que la población de las especies del género *Crematogaster* en las regiones etiópicas en África tienden a sufrir una reducción en el número de huevos entre los meses de enero a abril, sugiriendo así que los vuelos nupciales tienen lugar entre los meses de noviembre a diciembre, sumado a una asociación con áfidos y ácaros encontrados dentro de los mismos domacios.

Aun así, esta es la primera ocasión que se reporta para una acacia muerta o abandonada por las especies mutualistas dentro de la región de «Los Tuxtlas» (Rathet y Bronstein, 1987). Leeanee (1998) sugiere que en cuanto a las hormigas arborícolas en los neotrópicos, la ocupación de domacios puede deberse a la facultad de algunas especies oportunistas que suelen aprovechar dichos sitios de anidamiento en la ausencia de las hormigas originalmente residentes, en este caso mutualistas, principalmente motivadas por la búsqueda de sitios más secos cuando el suelo u la hojarasca tienen su humedad sobresaturada, ello si no es que antes son desplazadas o remplazadas por otras hormigas arborícolas más agresivas, motivo que debe recalcar ya que compartía la acacia con *P. ferrugineus* y *P. gracilis* pero estas últimas en números más reducidos.

A pesar de que no se les pudo observar en campo se sabe que para defenderse, gracias a su peciolo doblemente articulado, pueden bajar su gáster y picar haciendo uso de su aguijón o químicamente elevando su gáster con la glándula de su extremo caudal exponiendo un segregado de líquido blanco y pegajoso con olor desagradable y apenas perceptible para el olfato humano. Hacen sus nidos en ramas huecas, tallos secos, y troncos carcomidos aprovechando también galerías surcadas por otros insectos. Son activas durante el día pero lo son en mayor medida durante la tarde y las primeras horas de la noche, razón por la cual quizás no fueron avistas durante el horario en el que se realizó el muestreo (Skaife, 1964).

Especies en *Acacia mayana*

Pseudomyrmex ferrugineus

En *A. mayana* las hormigas *P. ferrugineus* fueron reportadas anteriormente junto a *P. fellousus* que no es más que una sinonimia de la misma especie, además de a *C. planatus* (Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1990 Aguirre *et al.*, 2013). Las reinas de estas hormigas tienen una morfología parecida a las obreras, como se han reportado en muchos poneromorfos y parásitos sociales como en Formicinae y Myrmicinae. Maeterlick (1974) argumenta que las especies «más evolucionadas» han dejado atrás el trabajo para explotar y manipular otras especies de hormigas cercanas a sus nidos, motivo que podría explicar su presencia en los domacios de *P. ferrugineus* (Rabeling *et al.*, 2008).

Janzen (1967) considera que es debido a una señal química por la cual la colonia entra en estado de alarma y llaman a la defensa de la acacia, sin embargo se cuestiona que una señal así no podría ser tan rápida como para llegar hasta las partes más altas de la acacia en cuestión de segundos, como se observó en campo, de esta manera se hipotetiza que, en su lugar, dicha señal de alerta podría ser más bien sonora y emitida por una o dos hormigas a determinada frecuencia para alertar, y así las demás lo repliquen para advertir al hormiguero completo de una amenaza posible.

Un apoyo a esta hipótesis son algunas orugas de lepidópteros de la familia Lycaenidae y Riodinidae en los trópicos americanos capaces de emitir una señal de alerta estridulatoria al frotar unas papilas contra su cabeza, mirmecófilas pero no evolutivamente relacionadas, con las cuales llaman a las hormigas cercanas, atribuyéndole a este órgano dicha habilidad ya que algunas larvas que se les habían retirado no atraían a los formícidos aun cuando estas conservaban sus glándulas secretoras de azúcar para recompensarlas después de haber sido defendidas (Devries, 1992). Un ejemplo más de esto son las mariposas *Maulinea* en los nidos de hormigas *Myrmica*, pues se creía que esa relación era más común y generalizada, pero Thomas y sus colaboradores demostraron en (1989) que cada especie de *Maulinea* depende de una única y determinada especie de *Myrmica*.

Se sabe que todos los géneros de la familia Pseudomyrmecinae tienen un órgano estridulatorio. Markl (1973) hipotetizó que la estridulación inicialmente evolucionó como una respuesta subterránea y que fue perdiéndose gradualmente, sugiriendo que se convirtió con el tiempo en un vestigio en especies arbóreas, vestigio que pasó de ser una señal de rescate subterráneo a una señal de alarma aérea. La estridulación inició en Myrmicinae y ha evolucionado hasta estar en cinco subfamilias como en Ectatomminae, Paraponerinae y Ponerinae además de Pseudomyrmecinae, existe una fuerte asociación positiva en la posesión del órgano estridulador y un estilo de vida arbóreo, tanto como para que actualmente se siga conservando en estas especies (Hölldobler, 1990; Golden y Hill, 2016; Schönrogge et al., 2016).

En cuanto a las vacas que se encuentran pastando en el interior de la reserva de «Los Tuxtlas», es muy posible que sí consuman tanto hojas de *A. cornigera* como de *A. mayana*. Janzen (1967) hizo varias pruebas con mamíferos herbívoros; ciervos, caballos, burros y vacas para que estos comieran hojas de *A. cornigera* sin hormigas y con hormigas *P. ferrugineus*, dándose cuenta que los bovinos no tenían el mismo impacto que los insectos fitófagos, pues sólo bajo ciertas circunstancias se alimentaban de la planta. Por ejemplo, el burro y el ciervo comían las hojas sólo si no habían tenido malas experiencias previas con las hormigas, pero, todo estos eran suficiente capaces de alterar la vegetación circundante repercutiendo directamente en la adecuación las acacias.

El caso que concierne al presente trabajo tiene que ver con las vacas encontradas en los límites de la reserva (**Figura 9-F**) y que tienden acercarse a las acacias, hablando con académicos y personal del lugar se comentó que muchas veces las acacias eran cortadas por los ejidatarios, motivo por el cual en la segunda salida hubo tan pocas *A. cornigera*, según ellos cuando el ganado intentaba alimentarse de estas eran picados por las hormigas que las patrullaban evitando así la producción de leche en los días siguientes y repercutiendo económicamente a los propietarios. Janzen (1967) documentó que es posible que bovinos y rumiantes se alimentasen de estos árboles.

Entre el ganado que Janzen (1967) alimentó con *A. cornigera* estaba una vaca de siete años que podía comer del 10 al 75 % de la vegetación en la acacia si esta no excedía los dos metros de alto en su temporada cálida (julio de 1964). Libraba pincharse sus ojos con los domacios cerrando sus párpados, su pelaje denso y su hocico rugoso eran invulnerables a los aguijones de las hormigas. Esto hizo no sólo posible saber que las vacas pueden alimentarse sin problema de las acacias en los potreros de «Los Tuxtlas», sino también conocer los problemas a descubrir que implica la defensa por parte de las hormigas y las espinas de los domacios en las acacias mirmecófilas.

En cuanto al robo de la nidada de *C. planatus* por parte de *P. ferrugineus*, una primera hipótesis puede ser que roben los huevos y las larvas como recurso alimenticio, la segunda hipótesis podría estar en que, de alguna manera, hagan de las hormigas camponotinas sus subordinadas en la acacia (Dejean *et al.*, 2013). De ser así podrían representar una función defensiva para *A. mayana* en una manera distinta a la de *P. ferrugineus*, especialmente a alturas en las que las hormigas mutualistas no forrajean ni protegen, como son las partes más bajas del árbol (Val, 2012).

Camponotus planatus

Los individuos de la subfamilia Camponotinae tienen un color que se oscurece lentamente conforme maduran hasta llegar a los cuatro años de edad, logrando ser casi negros, lo cual corrobora los dos tipos de coloración vistos en las colonias (**Figura 9-B**), aunque muchos de los nidos carecen de reinas, esto puede deberse a una mortalidad no conocida todavía o la posibilidad de que guerreras y obreras emigren a otra colonia sin la reina para procrear (Skaife, 1964).

La ocupación de hormigas del género *Camponotus* no es propia sólo de América, en África también suelen ocupar los domacios de las acacias bloqueando con su gáster la entrada de los mismos, haciendo que a menos que no se abran los domacios estas no salgan, una observación similar se hizo en la cuarta salida (**Figura 10**) en donde los domacios más bajos de las acacias con mayores alturas contenían obreras de *C. planatus* que llevaban consigo sus larvas a sitios más superiores del árbol después de quebrar las puntas, dichos domacios eran más blandos al tacto y a la presión que aquellos ocupados por *P. ferrugineus* en *A. mayana* (Young y Stubblefield, 1997).

Skaife estudió tres especies de *Camponotus*, descubrió que tienen larvas todo el año, hilan a mediados de marzo su capullo para emerger como adultos en abril, y que pueden vivir de uno a tres o cuatro años. Asimismo las obreras mayores como menores pueden poner huevos sin necesidad de una reina presente. Lo cual explicaría porque no se encontraron machos o hembras reproductoras durante las cuatro salidas pero sí estadios juveniles en este trabajo (Skaife, 1964).

Cuando se ve perturbado un nido corren en todas direcciones, lo primordial que hacen es buscarle refugio a las crías y en segundo encontrar un refugio para ellas, después de hacerlo pueden indicar a las demás dónde es seguro, si alguna se queda atrás será mordida y arrastrada por sus compañeras más enérgicas, para ello una obrera tomará a la segunda por sus mandíbulas y esta última flexionará sus patas y su gáster hacia adelante mientras pasivamente es llevada hasta la nueva guarida. Han perdido su aguijón pero conservaron las glándulas de ácido, para enfrentarse a su enemigo, tanto las obreras como las guerreras, los someterá primero con sus mandíbulas y acto seguido arqueará su cuerpo hacia adelante lanzando un chorro de ácido fórmico a su oponente. En comparación con las hormigas más primitivas éstas también conservan un capullo en el que se envuelven para madurar como se ve en la **Figura 7-B** (Skaife *op. cit.*, 1964).

El género *Camponotus* es poligínico, con más de una reina por nido y de hábitos nocturnos, (Hölldobler, 1962). Suele ser subordinada de otras especies más dominantes, siendo posible que *P. ferrugineus* realmente sí la explote de alguna manera (Andersen, 2000). *C. planatus* se ha encontrado en domacios de *A. mayana* además de *P. gracilis* (Janzen, 1973; Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1990).

Es una especie común, sin que estos sean hábitats perturbados o conservados de selva (Rocha, 2009). Al menos en Los Tuxtlas se ha reportado consumiendo néctar en ocho especies más de plantas diferentes tanto en vegetación secundaria como en la selva, frecuenta los nectarios extraflorales como fuente de azúcar y forrajea a horas distintas evitando potenciales conflictos, considerándola debido a este comportamiento como una súper generalista (Aguirre *et al.*, 2013).

Responde de manera efectiva a fuentes dulces debido a su estrategia de forrajeo, respondiendo oportunamente ante nuevas fuentes de este recurso, además de tener hábitos alimenticios de tipo carroñero o predatorio además de ser oportunistas en zonas perturbadas (Guzmán-Mendoza *et al.*, 2016). *Camponotus* es entonces una simbiote no obligada de las mirmecófilas, pero si una explotadora de néctar (Moraes y Vasconcelos, 2009). Su hábitat se reporta en cavidades preformadas como ramas o excavaciones por escarabajos barrenadores que también suele aprovechar *Crematogaster* (Hölldobler y Wilson, 1990).

Preparan su guarida en tallos floridos muertos o troncos huecos donde puedan labrar sus galerías, aprovechan también cavidades abandonadas por otros insectos. El tamaño de la colonia se ve limitado por el espacio que dispongan, obligando a emigrar hacia un nuevo sitio a las hormigas restantes cuando se ven superpobladas, posiblemente llegaron así hasta los domacios inferiores en *A. mayana* (Skaife, 1964).

Durante el trabajo de Skaife (1964) registró cuatro reinas, 37 hembras y 17 machos reproductores en 12 nidos distintos, alados sólo en otoño, sin embargo en seis de ellos se presentaban huevos en colonias habitadas sólo por obreras y guerreras, reforzando la hipótesis de que las obreras pueden ser capaces de poner también huevos, mencionando que las hormigas tienen un gran parecido con las abejas en cuanto su herencia al sexo como con machos eclosionables de huevos no fecundados, de ser así se podría hallar solamente machos en colonias sin reina.

Johnson *et al.*, 2013 a través de estudios filogenéticos encontraron que las hormigas (Formicidae) y las abejas (Apoidea) están mayormente emparentados entre sí que con las avispas ectoparasitoides como se pensaba anteriormente, debido a que guardan una relación común entre la provisión de alimento para las larvas, la construcción y el cuidado de sus nidos además de tener comportamientos eusociales, requisitos previos para la evolución de sus colonias o colmenas. Motivo también por el cual sin la necesidad de una reina las obreras son capaces de poner huevos.

Cabe la posibilidad de que al salir de un nido y migren a la acacia puedan reconocerse entre ellas gracias a los marcadores moleculares sobre su cutícula, incluso cuando puedan verse afectados por olores ambientales, como identificadores químicos propios de la colonia, discriminadores impregnados por la reina a su propia progenie basadas en hormonas químicas que son determinadas genéticamente para cada hormiga individual (Carlin y Hölldobler, 1986).

***Pachycondyla* sp.**

Hay menos 11 especies de *Pachycondyla* en estudios previos de Los Tuxtlas, encontrando que este género es especialmente susceptible a la insolación fuera de la selva (Rocha, 2009). Procuran siempre una determinada área de forrajeo que abandonan muy raras veces (Jaffé, 2004). Al menos dos especies se han documentado, *P. unidentata* en *Cordia alliodora* y *P. luteola* (*Neoponera luteola*) dependientes de los cuerpos alimenticios de *Cecropia* y de frecuentar los nectarios en *Acacia* (Hölldobler y Wilson, 1990; Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1990; Hickling y Brown, 2000).

Poseen un peciolo monoarticulado y un estrechamiento entre el primero y segundo metámero del gáster, todas son carnívoras y cazadoras, las reinas y obreras están armadas con un aguijón y su picadura puede ser dolorosa. Son capaces de estridular frotando el primer y segundo segmento del gáster, su sonido es apenas audible para el oído humano. Las larvas son alimentadas por las obreras con fragmentos de insectos, también hilan capullos al igual que las hormigas camponotinas en los que se envuelven para terminar su desarrollo. En verano desaparecen estos fomícidos excavando más en el suelo en búsqueda de humedad, siendo más probable encontrarlas en otoño (Skaife, 1964).

Cabe la posibilidad de que exista una comunicación entre especies usando su aparato estridulador y las antenas con otras hormigas como se describió en su encuentro con obreras de la especie *P. ferrugineus* en *A. mayana*, aunque actualmente la comunicación sonora en hormigas sea una de las menos estudiadas (Ferreira *et al.*, 2010).

***Monomorium* sp.**

Esta especie *Monomorium* sp. se considera común en sitios con perturbaciones humanas, esto posiblemente debido a la aproximación de *A. mayana* a la cercas del potrero (Rocha, 2009), pero con distribución más restringida en los trópicos debido principalmente por la temperatura y su búsqueda de humedad ambiental, lo cual podría indicar por qué se halló en la selva y no en el pastizal (Andersen, 2000). A pesar de que en el momento de recolectar los domacios las hormigas mutualistas como *P. ferrugineus* podrían salir a defender la planta, otras especies como esta hormiga con comportamientos más crípticos pueden aprovechar la oportunidad para ocultarse en los domacios (Jaffé, 2004).

Maeterlick (1974) señala que a pesar de la naturaleza bélica de las hormigas éstas tienden a ser benévolas con otras cuando se trata de compartir alimento, aun si no pertenecen a la misma colonia ni son de la misma especie, a través de la trofalaxis, que es el intercambio de alimento previamente almacenado en el estómago social vía oral entre dos hormigas, puede llevarse a cabo entre obreras y larvas u obreras y obreras. El estómago social de *Monomorium* sp. lleno de néctar (**Figura 7-F**) puede explicarse por dos motivos, el primero implica que simplemente lo tomó de los nectarios de *A. mayana* y se guareció en el domacio al momento de la recolección, y en segunda instancia que compartiera el néctar con integrantes de la especie *P. ferrugineus* mediante trofalaxis tanto con obreras como con las larvas sin que estas la devoraran, cumpliendo una función de hormiga almacenadora, de ser así sería un primer caso reportado para estas dos especies (Borgesén, 2000).

Otros dos taxa de hormigas estudiadas en Los Tuxtlas son *M. cyaneum* y *M. florícola* asociados a *Chamaecrista nictitans* e *Ipomoea alba* respectivamente, son consideradas especialistas al visitar sólo estas dos plantas y por no solapar sus nichos con los de otras colonias de hormigas. Cabe señalar que ninguna de las dos especies antes mencionada es similar a la registrada en este estudio (Aguirre *et al.*, 2013). Y es que muchas plantas leñosas como estas acacias con huecos o material removible, ya sea esta tierra o madera, pueden funcionarles como refugios. Un área previamente perturbada o campo con plantas de estas características puede albergar una o dos especies de géneros como *Monomorium*, *Pseudomyrmex* y *Crematogaster* (Hölldobler y Wilson, 1990).

Índices de diversidad

La importancia de los índices se relaciona con la complejidad del sistema que pretenda medirse, buscando encontrar un patrón de medida con validez universal que ofrezca valores comparables de la diversidad biológica. Estimar la cantidad especies existentes en una localidad determinada a partir de una información parcial, puede permitir posteriormente comparar diferentes localidades biológicas como también evaluar la distribución de recursos entre distintas especies, también conocida como comunidad, además de estudiar el conjunto de organismos similares igualmente llamado Taxocenosis (Odum; 1986; Bravo-Nuñez, 1991).

Riqueza específica (S) – *A. cornigera*.

La riqueza específica de hormigas en la primera salida de la zona del pastizal inducido fue de tres taxa, contemplando 55 domacios y tres condiciones en las se encontraron dichos árboles: cuidados, descuidados y abandonados, siete de ellos en buen estado en los cuales *P. ferrugineus* se presentó dominante, *P. gracilis* dominó en uno más, y un último donde estuvo *Crematogaster* sp. Y es que la especie que predominaba indicaba mucho sobre la salud del árbol, aquellos árboles con *P. ferrugineus* alcanzaban los seis metros de altura mientras que el ocupado por *P. gracilis* tenía sólo 50 cm, un árbol previamente abandonado llegó a los tres metros, por algún motivo se incitó a la especie mutualista a emigrar a otros árboles para ser ocupado finalmente por *Crematogaster* sp.

Riqueza específica (S) – *A. mayana*.

El número de taxa para la primera salida dentro de la selva alta perennifolia fue de dos, resultado de seis acacias y 13 muestras se encontró nuevamente a *P. ferrugineus* en mayor número y *C. planatus* con menos individuos, compartiendo algunos domacios entre las dos especies en varias ocasiones a las mismas alturas.

Ya en la segunda salida se tuvo tres taxa incluyendo en esta ocasión a *Pachycondyla* sp. además de las dos especies anteriormente mencionadas, esta vez resultado sólo de una acacia y 16 muestras. Es pertinente señalar que la especie encontrada en esta salida no estaba dentro de los domacios o sobre las hojas de la acacia si no forrajeando en su tronco principal. Además de que la razón por la que fue interrumpida la recolección fue por vacas que se acercaron a las acacias para alimentarse de estas.

Nuevamente en la tercera salida *P. ferrugineus* y *C. planatus* fueron los dos taxas registrados, variando en esta fecha el número de árboles siendo cuatro y que a partir de 46 muestras en total ambas especies compartieron el mismo número de domacios que en la primera salida, los cuales fueron dos e igualmente distribuidos a lo alto de las acacias en algunas partes, superando también en mayor número la especie mutualista ante las hormigas camponotinas.

Finalizando la cuarta salida con tres taxa registrados, adicionando a *Monomorium* sp. Las especies encontradas mediante el muestreo de cinco acacias y 98 muestras analizadas. Atribuyéndole principalmente su hallazgo al incremento de muestras recolectadas y el mayor tiempo que se invirtió en la toma de los domacios, encontrando así una especie más aparte de las otras dos con poblaciones de hormigas constantes habitando las acacias.

Bravo-Nuñez (1991) señala a este índice como uno de los más confiables para representar la diversidad ya que cumple con dos aspectos esenciales; el primero, es un área de estudio delimitada en tiempo y espacio, y la segunda, es que todas las especies han sido identificadas además de enumeradas a pesar de que no se tenga el mismo tamaño de muestras recolectadas o de organismos.

Abundancia proporcional – Simpson (λ).

La dominancia de *A. cornigera* en la primera salida fue mayor que la dominancia de *A. mayana*, mientras que la diversidad en *A. cornigera* fue menor que la diversidad de *A. mayana* a pesar de que tuvieron 3 especies *A. cornigera* y 2 *A. mayana*. El motivo por el que la dominancia (λ) de *A. cornigera* es mayor que la dominancia de *A. mayana* es porque *P. ferrugineus* tuvo los mayores números de individuos y muestras recolectadas en la zona de pastizal a diferencia del interior de la selva alta perennifolia, pero la diversidad es mayor ($1-\lambda$) en *A. mayana* por un aproximado número de organismos entre las dos especies que la ocupaban contra la diversidad de *A. cornigera* con más individuos y sus tres especies.

Mientras que en la segunda salida, la dominancia en *A. cornigera* fue mucho mayor que en *A. mayana*, aunque su diversidad fue menor en la primera especie de acacia que en la segunda, y es que *P. ferrugineus* tuvo un conteo de individuos que se refería en los miles de individuos cuando *P. gracilis* tenía apenas decenas de ellos, influyendo así en la dominancia (λ) de *A. cornigera*. Por otra parte la diversidad ($1-\lambda$) en *A. mayana* fue menor pero más equitativo con su dominancia por el número de organismos más próximos entre las poblaciones de *P. ferrugineus* y *C. planatus*, además de considerar el individuo del género *Pachycondyla* sp.

En la tercera salida la dominancia (λ) para *A. cornigera* fue absoluta y su diversidad nula debido a que en esa ocasión sólo se registró a una especie que fue *P. ferrugineus*, a diferencia de *A. mayana* donde su dominancia fue mayor comparada con su diversidad ($1-\lambda$) ya que la cantidad de organismos de la especie *P. ferrugineus* superaba por cientos a la minoría en número de *C. planatus*.

Terminando la cuarta salida con valores de dominancia muy similares entre las dos especies de acacias pero siendo esta mayor en *A. cornigera*, por otra parte en *A. mayana* tuvo mayor diversidad ($1-\lambda$) comparada con la otra especie de acacia por la adición de *Monomorium* sp., asimismo con valores muy parecidos a los registrados en la primera salida por el alto número de organismos como una equitativa cantidad entre sus poblaciones. Esto es debido a que este índice se ve afectado principalmente por las abundancias más comunes en las especies (Bravo-Nuñez, 1991).

Equidad - Shannon–Wiener (H’).

La diversidad para la primera salida fue mayor en *A. cornigera* que en *A. mayana* con valores muy similares calculados con el programa Past, mientras que con Excel y en escala de 0 a 1 tuvo una diferencia más notable entre ambos resultados, el índice calculado con la fórmula de Josh (2006) hace aún más apreciable la diferencia entre estos datos, solamente en este índice de diversidad obtenido es menor en *A. cornigera* que en *A. mayana* mediante el programa EstimateS.

En la segunda salida la diversidad fue mucho mayor en *A. mayana* comparada con la de *A. cornigera* calculada con los cuatro métodos propuestos del índice y que se ve reforzada con el número de individuos registrados por cada acacia, esto debido por la enorme diferencia entre las poblaciones de hormigas previamente mencionadas en esta fecha para ambas especies de árboles.

Para la tercera salida se tuvieron los valores más bajos de los índices, pero de igual modo esta fue mayor en *A. mayana* que en *A. cornigera*, reflejo también de los bajos números de individuos recolectados en ese tiempo, el motivo del índice nulo en *A. cornigera* a través de los programas Past y Excel es debido a que la presencia de una especie no representa la diversidad de ese sistema, y cuando este valor 0 se eleva empleando la fórmula de Josh (2006) su resultado es 1, mostrándonos una aproximación más real que se ve también reflejada en la riqueza específica como en el índice de Simpson para esta misma salida, sólo el valor calculado con EstimateS es mayor pero es debido a que hace sumatorias previas de los resultados anteriores (Pla, 2006)

Ya en la cuarta salida la mayor diversidad también fue hallada en *A. mayana* contrario a *A. cornigera*, pero sin mucha variación entre los cuatro métodos propuestos, resultados que se ven reflejados en las recolecciones de cada taxa de acacia y el tamaño poblacional de los formícidos que las habitaban.

Es esa la razón de la fluctuación tan variables entre los valores del índice de Shannon-Wiener, ya que estiman tanto la proporción muestreada como la que no es influenciada fuertemente por el tamaño de la muestra (Bravo-Núñez, 1991). Considerando que está basada en la cantidad de entropía nos arroja apenas una muestra incierta de las especies y no el número completo de especies en la comunidad, algo en lo cual Josh (2006) recomienda mejor reportar el número de especies, como lo hace la riqueza específica (S), en lugar del nivel de entropía como lo da el índice, siendo así que la diversidad de especies puede ser de $S=3$ y el índice dar $H^{\prime}=0.69$ como la primera salida en *A. cornigera* por ejemplo.

Aquí es donde el índice de especies reales o número efectivo de especies $exp(H^{\prime})$ complementa las deficiencias entre los otros índices de Shannon y el de Simpson, continuando con el ejemplo de la primera salida en *A. cornigera*, al elevarse a su valor exponencial el resultado del índice de Shannon se tiene un valor de $exp H^{\prime}= 2.00$ especies efectivas, lo que significaría que en una comunidad hipotética donde todas las especies tuvieran la misma abundancia, la diversidad de la primera salida para esa especie de acacia sería de 2.00 especies. Mostrando las magnitudes en las diferencias de la diversidad entre dos o más comunidades para cada salida (Moreno *et al.*, 2011).

Caracterización de domacios

Las muestras de la tercera salida para *A. mayana* fueron: 24 domacios con *P. ferrugineus*, y de la cuarta salida para *A. cornigera*: 15 domacios con *P. ferrugineus* y 14 domacios con *P. gracilis*. Las comparaciones entre las especies de hormigas y los árboles que habitaban mostraron que las distancias en la perforación de entrada con *P. ferrugineus* y *A. cornigera* fue la mayor con 0.68 cm, y la misma especie *P. ferrugineus* en *A. mayana* el menor promedio 0.32 cm. La distancia entre la punta a la perforación fue mayor en *A. mayana* con 0.78 cm posiblemente por las costillas del domacio. El mayor grosor fue de los domacios en *A. cornigera* habitados por *P. ferrugineus* con 0.13 cm, quienes al cuidar mejor a la planta se ve reflejado en la dureza de los domacios que dan una mayor protección para la colonia de las hormigas. Los domacios de *A. mayana* tuvieron la mayor distancia entre punta y punta con 6.34 cm, como también las distancias de las puntas izquierda (3.48 cm) y derecha al centro (3.73 cm), atribuible también la presencia de sus costillas dorsales que los hacen ser más rectos que los domacios de *A. cornigera*.

La mayor altura interna de los domacios fueron los habitados por *P. ferrugineus* en *A. cornigera* con 1.22 cm del lado izquierdo y 1.29 cm del lado derecho, contrario a los más anchos que fueron los de *A. mayana* ocupados igual por dicha especie, y es que esa forma triangular dada por las costillas laterales en los domacios de *A. mayana* con 0.56 cm a la izquierda y 0.58 cm a la derecha se ve reflejada mejor en estas dos mediciones de altura y anchura, algo que los domacios de *A. cornigera* no tiene. La mayor profundidad interna fue igualmente en los domacios de *A. mayana* ocupados por *P. ferrugineus* con 2.80 cm el lado izquierdo y 2.92 el lado derecho, pues son más rectos que los domacios de *A. cornigera*, los que tienden a curvarse a su forma característica como cuernos de toro.

En cuanto a la preferencia por perforar una punta u otra, el mayor número de veces en la punta izquierda que en la punta derecha fue sólo para *P. ferrugineus* en *A. mayana* y *P. gracilis* en *A. cornigera*, puesto que *P. ferrugineus* en *A. cornigera* tuvo el mismo número de perforaciones por cada punta. Esto podría estar relacionado con el tamaño de la punta, ya que estos resultados sugieren que las espinas más pequeñas eran regularmente donde hacían su entrada, quizás para tener acceso más rápido al interior del domacio, mientras las más grandes eran destinadas a la progenie.

Debido a la alta presión de la herbivoría, como también a la pérdida de las hormigas mutualistas, las plantas mirmecófilas tienden a responder produciendo un mayor número de domacios y de mayor tamaño (Moraes y Vasconcelos, 2009), además bajo experimentos controlados, en África con *Acacia seyal*, Milewski y colaboradores en 1991 reportaron evidencia que determinaba la existencia de domacios más grandes y en mayor número en ramas que habían consumido jirafas.

La mayoría de los domacios son en comparación pequeños y separados en las ramas laterales como en el tronco central (domacios tipo A), pero en menor número las ramas más cortas poseen domacios mucho más grandes y resistentes (domacios tipo B) (Janzen, 1973). Los domacios tipo B son inmunes a ataques de aves insectívoras mientras que los domacios tipo A son fácilmente abiertos por estos iniciando desde la perforación de entrada y hacia lo largo del domacio, tomando de su interior probablemente los estadios más inmaduros como huevos y larvas (Janzen 1969; Janzen, 1974).

González-Teuber y Heil, (2010) hacen énfasis en que los domacios son las estructuras menos estudiadas de las acacias implicadas en esta relación mutualista de árboles y sus hormigas, acentúan la importancia que implica el conocer más sobre estas estípulas modificadas, su evolución y su función como hogar.

Determinación de artrópodos

Insectos.

Las acacias no son un recurso exclusivo para las hormigas que en ellas residen. Además de fungir como hogar también lo puede hacer de alimento o sitio temporal de resguardo, lo cual apoya la hipótesis planteada en este trabajo de que, al presentar vulnerabilidades por parte de las hormigas mutualistas estos árboles pueden ser explotados o aprovechados por otros insectos o invertebrados (Young y Stubblefield, 1997; Hocking, 1970; Davidson y Mckey, 1993).

La herbivoría como tal tiene sus primeros indicios sobre el planeta a finales de cretácico y principios del eoceno, momento en el cual las plantas comienzan a diversificarse y también aparecen los primeros insectos fitófagos, desde entonces comenzó una carrera armamentista en especies vegetales y animales para defenderse, una de esas tácticas fue reclutar ejércitos de hormigas con el único propósito de hacer frente a las demás líneas de insectos, como todo sistema presenta debilidades y las acacias de este estudio son otro ejemplo de ello (Moreau *et al.*, 2006; Del Val y Dirzo, 2004).

En el continente americano Janzen y Schoener (1968) han enlistado con anterioridad la presencia de pequeños insectos asociados las acacias mirmecófilas, en especial de escarabajos, arañas, larvas de micro lepidópteros y pequeñas abejas *Hylaeus* spp. tanto en el interior de los domacios como sobre los folíolos de las acacias, calculado índices de diversidad para mostrar, en valores relativos, como se agrupaban espacialmente una diversidad de insectos en las acacias. Un detalle su método de muestreo es que ellos sólo consideraron insectos visibles, y el presente trabajo incluyó aquellos insectos no visibles, tanto en los domacios como bajo sus hojas (Janzen, 1967; Janzen, 1973).

Por otra parte en la región etiópica del este de África Hocking estudiaba los insectos asociados en *A. drepanolobium* ocupadas por hormigas *Crematogaster*, entre dichos artrópodos también se encontraron desplazándose sobre sus ramas y troncos arácnidos, tisanópteros, ortópteros, isópteros, psocópteros hemípteros, coleópteros, lepidópteros, dípteros e himenópteros conviviendo además de las hormigas en los interiores de los domacios, en ramas muertas, y alimentándose tanto de hojas como de flores (Hocking, 1970).

En medida de que los fitófagos presentan casos especiales en las acacias, la existencia de estos es perjudicial para las mismas, ya que ciertos dípteros, himenópteros y lepidópteros pueden robar el néctar; y los ortópteros y larvas de diversos órdenes de insectos defoliar sus hojas. Incluso hay los que destruyen sus semillas como brúquidos y curculiónidos a los cuales las hormigas no atacan. Estos últimos curculiónidos mostraron una marcada preferencia a estar dentro de los domacios, en donde se hallaban los adultos el interior de los domacios tenían gotas de resina de color marrón, y en donde se hallaron pupas dichos domacios tuvieron la peculiaridad de no estar perforado ni por hormigas ni por escarabajos. Posiblemente cuando emergen son quienes hacen los hoyos adicionales en los domacios en otros sitios alejados de las puntas. Se había registrado la actividad de escarabajos en *A. cornigera* anteriormente, y ataques en *A. mayana*, pero solamente de brúquidos, sin algún un caso reportado con curculiónidos (Janzen, 1966; Janzen, 1974).

Aunque el mayor número de invertebrados fue en la cuarta salida puede atribuírsele al mayor número de muestras y una mejor y más efectiva manera de recolectar domacios. Además de usarlos como protección por insectos durante sus estadios vulnerables, especialmente en temporadas de secas habitando *A. cornigera*. Rathet y Bronstein (1987) enlistaron artrópodos de tres clases y 11 órdenes, muchos de ellos fueron arañas depredadoras a bajas alturas, escarabajos, ciempiés y microlarvas de lepidópteros (herbívoros), además de tisanópteros y psicópteros (detritívoros) que tienden a ocupar los domacios de mayor volumen por el microhábitat favorable en su anterior.

Incluso hubo domacios atacados por aves posiblemente buscando extraer las larvas de las hormigas u otros insectos como fuente proteica, Janzen (1973) encontró que los domacios tipo A (**Figura 2-E1**) eran más frecuentemente abiertos para ello contrario a los domacios tipo B (**Figura 2-E2**), señalando que estos últimos eran inmunes a los ataques de las aves. En la **Figura 16-R** un domacio tipo B se encontró abierto probablemente para consumir a sus hormigas y a su progenie.

La manera en como estos herbívoros frustran el ataque de las hormigas que protegen a las acacias puede deberse a tres cosas: 1) crean un camuflaje químico a nivel cuticular para pasar desapercibidos, 2) tienen glándulas para defenderse químicamente de los ataques, ambas son específicas pero costosas, y 3) algo llamado «insignificancia química» donde los organismos reducen sus niveles químicos hasta hacerse esencialmente indetectables para las hormigas. Así, de este modo larvas como en las **Figura 16-H, P y Q**, además de la pupa (**Figura 16-I**) usen probablemente a la acacia como refugio durante sus estadios más vulnerables antes de poder metamorfosear, vulnerando así la seguridad de las hormigas mutualistas y completar sus estadios en las acacias empleando algunas de las estrategias antes mencionadas por Whitehead (2014).

Quelicerados.

La lista de insectos fitófagos presentes en temporadas de lluvias, como heterópteros, homópteros, y larvas de microlepidópteros en hojas pasan desapercibidos para las hormigas, pero no para los arácnidos. Algunas arañas orbiculares como *Nephila clavipes* encontradas entre ramas de *A. mayana* (*Obs. pers.* en la primera salida) puede explicarse debido a que en estadios juveniles, aparte de consumir presas, también se alimentan del polen y esporas de hongos para completar su dieta, en especial cuando la abundancia de insectos es baja, para lo cual suelen tejer su red en árboles capaces de polinizarse por viento y se mantienen ahí hasta la adultez (Eggs y Sanders, 2013). Entre las familias de arañas asociadas a acacias están incluidos ulobóridos y saltícidos además de otros grupos hermanos de arácnidos. Es posible que aniden en las acacias debido a la protección conferida de las hormigas y visto como un comportamiento oportunista por parte de las arañas (Hessleberg y Triana, 2010).

Para responder cómo es que evitan ser atacados por los formícidos Garcia y Styrsky, (2013) descubrieron que para evadir ataques por las hormigas que patrullan las acacias tienen más de una alternativa: 1) ser más activas durante la noche, 2) moverse el mínimo para pasar desapercibidas mientras están cerca de la vista de las hormigas, 3) evitar enfrentamientos colgándose de su seda hasta que dejen de buscarla o escondiéndose en la misma planta. Durante el presente trabajo ninguno de los arácnidos identificados presentó en sus redes o nidos indicio alguno de depredar a estas hormigas mutualistas que son casi básicamente herbívoras, siendo así, son las arañas quienes al ser en mayor medida omnívoras cazan a los demás invertebrados en las acacias mirmecófilas.

Los saltícidos fueron los únicos que presentaron el comportamiento de evitar enfrentamientos anteriormente registrado por Meehan y colaboradores (2009), donde las arañas saltaban para esquivar a las hormigas siempre que estas se aproximaban a ellas, además tendían a ser encontradas en domacios donde el patrullaje era menos activo o nulo en las *A. cornigera* de la vegetación del pastizal, aun así no se les encontraron cerca de cuerpos Beltianos que dieran indicios de herbivorismo por parte de estos arácnidos, considerando así la posibilidad de que son capaces de depredar las larvas de las hormigas.

Moluscos.

Los domacios incluso después de ser abiertos por las aves y abandonados por las hormigas han mostrado servir como refugio para otros tipos de invertebrados, en este caso moluscos terrestres, en la vertiente norte del estado de Veracruz se tiene la existencia de dos subclases: Prosobranchia con pocas especies representadas, y Pulmonada que son mucho más exitosos. Estos moluscos pueden ser encontrados desde la hojarasca del suelo hasta el dosel de los árboles si hay suficiente humedad en el entorno (Araiza y Naranjo-García, 2013). Entre ellos existen los llamados micromoluscos (de 5 a 25 mm) comunes en vegetación con suelo húmico, hábitats sombreados y mayormente frescos durante el año (Correa-Sandoval, 2000).

Son tanto presas como depredadores, su ocupación en los domacios pudo ser atribuida por la humedad y sombra en su interior, los moluscos terrestres norteamericanos son solitarios y el encontrar dos de ellos habitando un domacio es seguramente sólo por la disponibilidad, aquel que compartía parte de la colonia de hormigas puede ser debido a la búsqueda de detritos dentro del domacio (**Figura 9-C**). Su presencia puede deberse a que participan en la rotación de materia orgánica y el reciclaje de nutrientes, son hermafroditas y aquellos con hábitos arborícolas depositan sus huevos en el dosel justo en las bifurcaciones de ramas que colectan agua, para lo cual los domacios son ideales y en medios pobres en calcio se han encontrado relacionados con árboles capaces de concentrarlo (Naranjo-García, 2014). Se espera que esta información aporte más datos sobre su ecología y su comportamiento.

Conclusiones

- Las acacias mirmecófilas en Los Tuxtlas pueden presentar más de una interacción simbiótica y una especie de formícido relacionado a estas.
- El mayor número de organismos se registró en la cuarta salida, en especial de huevos para las especies tres de hormigas establecidas en las acacias mirmecófilas.
- En cuanto alturas, las especies de hormigas mutualistas tienden a distribuirse a lo alto del árbol pero ocupar más domacios en las ramas con mayor follaje y cuerpos Beltianos. El resto de los formícidos suelen estar presentes donde no existan muchas hormigas mutualistas o hayan abandonado los domacios ocupados.
- De acuerdo con los índices de biodiversidad, hay un número mayor de especies y organismos en las acacias de la selva que aquellas en el potrero.
- La caracterización de los domacios mostró que aquellos ocupados por *P. ferrugineus* en *A. mayana* eran de mayor promedio y estaban visiblemente en mejores condiciones.
- La presencia de invertebrados no formícidos indica que la protección establecida por las hormigas mutualistas es vulnerable.

Prospectivos

- Procurar, en medida de lo posible, recolectar el mismo número de muestras a determinadas alturas por cada árbol de acacia.
- Considerando que no todas las especies forrajean en un mismo horario, ampliar el tiempo de observación al crepúsculo y al anochecer. Una alternativa a esto es poner trampas con sebos dulces en los árboles y examinarlas posteriormente.
- Consultar la colección de artrópodos y el herbario de la Estación de Biología Tropical «Los Tuxtles» en cuanto a acacias mirmecófilas y hormigas nos compete.
- Revisar la capacidad de procreación en una colonia de hormigas obreras sin la necesidad una reina al igual que hacen algunas abejas cuando abandonan una colmena.
- Realizar investigaciones sobre la toxicidad del veneno fórmico tanto en animales vertebrados (humanos, vacas, aves) como en invertebrados.
- Profundizar más en las maneras de comunicación y comportamiento entre hormigas de una misma colonia al igual que entre otras especies.
- Indagar con mayor detenimiento en el tamaño y distribución de los domacios en el árbol y su relación con las especies aparte de fungir como un sitio de resguardo (almacén, letrinas, cementerio, criadero, cuarteles).
- Estudiar con mayor detenimiento los papeles que pueden desempeñar los otros insectos, quelicerados y moluscos (invertebrados no formícidos) en el desarrollo de las acacias.
- Ver el número de domacios ocupados totales comparado con el número de ellos vacíos censando una acacia.
- Conocer si existe un número mínimo de domacios y foliolos a recolectar sin que se perjudique la acacia y la colonia de hormigas.

Literatura citada

- Aguirre, A., Coates, R., Cumplido-Barragán, G., Campos-Villanueva, A. y Díaz-Castelazo, C. (2013). Morphological characterization of extrafloral nectaries and associated ants in tropical vegetation of Los Tuxtlas, Mexico. *ElServier. Flora* 208: 147-156.
- Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G. Gast, F., Humberto, M., Ospina, M., Umaña, A. M., y Villarreal, H. (2004). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogota, Colombia. pp. 238.
- Andersen, N. A. (2000). Global Ecology of Rainforest Ants: Funcional Groups in Relation to Environmental Stress and Disturbance. pp. 25-34. En: Agosti, D., Majer, J. D., Leeanne, A. y Schultz, T. R. (Eds.) *Ants: standar methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington, USA. pp. 208.
- Andrle, R. F. (1964). A biogeographical investigation of the Sierra de Tuxtlas in Veracruz. Tesis Doctorado Louisiana State University, University Microfilms, Ann Arbor, Michigan. pp. 248.
- Araiza, V. y Naranjo-García, E. (2013). Lista sistemática de la malacofauna terrestre del municipio de Atoyac, Veracruz. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 765-773.
- Bentley, B. L. (1977). Extrafloral nectaries and the protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407-427.
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W. y Barthlott, W. (2000). How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125: 229-240.
- Bolton, B. (1997). Identification guide to the Ant Genera of the World. 2da ed. Ed. Harvard University Press. London, England. pp. 232.
- Borgesen, L. W. (2000). Nutritional function of replete workers in the pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L.). *Insectes Sociaux* 47: 141-146.
- Borror, J. D. y White, E. R. (1970). A Field Guide to Insects America north of Mexico. Ed. Houghton Mifflin Company, Boston, New York. pp. 452.
- Bravo-Nuñez, E. (1991). Sobre la cuantificación de la diversidad ecológica. *Hidrobiología* 1(1): 87-93.

- Campbell, H., Fellowes, M. D. E. y Cook, J. M. (2013). Arboreal thorn-dwelling ants coexisting on the savannah ant-plant, *Vachellia erioloba*, use domatia morphology to select nest sites. *Insectes Sociaux* 60. pp. 373-383.
- Carlin, N. F. y Hölldobler, B. (1986). The kin recognition system of carpenter ants (*Camponotus* spp.) *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 123-134.
- Chávez, L. R. y Rocha, R. A. (2011). Hábitat. Descripción y Análisis Ecológico. Facultad de Estudios Superiores campus Iztacala, UNAM, Tlalnepantla, México. pp. 432.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Estimator of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- CONABIO. (2008). 80. Los Tuxtlas. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Última modificación realizada el viernes, 19 de diciembre de 2008.
- CONABIO. (2008). La diversidad biológica de México. Consultado en: http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_internacional/doctos/db_mexico.html el 31-III-2016.
- CONANP. (2006). Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, México. Ed. CONANP/SEMARNAT. Tlalpan, Méx. pp. 299.
- CONANP. (2006). Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Ed. CONABIO. México, D. F. pp. 293.
- Coronado-Blanco, J. M., Ruíz-Cancino, E., Du-bovikoff, D. A. y Vásquez-Bolaños, M. (2015). Notas sobre *Pseudomyrmex gracilis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae) en el noreste de México. pp. 101-107. En: Castaño-Meneses, G., Vásquez-Bolaños, M., Navarrete-eredia, J. L. Quiroz-Rocha, G. A., Alcalá-Martínez, I. (Coord.) Avances de Formicidae de México. Ed. Astra Editorial SA de CV. Guadalajara, Jalisco, México. pp. 210.
- Correa-Sandoval, A. (2000). Gastrópodos Terrestres del Norte de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 79: 1-9.
- Curtis, H., Barnes, N. S., Schnek, A. y Massarini, A. (2008). Biología. 7ma ed. Ed. Médica Panamericana. México, D. F. pp. 1,009.

- Dejean, A., Corbara, B., Roux, O. y Orivel, J. (2013). The antipredatory behaviours of Neotropical ants towards army raids (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 19: 17-24.
- Devries, P. J. (1992). Singing Caterpillars, Ants and Symbiosis. *Scientific American* 267(4): 56-62.
- Dumpert, K. y Hohnson, E. (1981). The Social Biology of Ants. Ed. Pitman Publishing Inc. Great Britain. pp. 298.
- Eggs, B. y Sanders, D. (2013). Herbivory in Spiders: The Importance of Pollen for Orb-Weavers. *Public Library of Science ONE* 8(11): e82637. doi:10.1371/journal.pone.0082637.
- Del Val, E. de S. G. y Dirzo, R. (2004). Mirmecofilia: Las plantas con ejército propio. *Interciencia* 29(12): 673-679.
- Escalante-Jiménez, A. L. y Vásquez-Bolaños, Miguel. (2015). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la localidad “Las Peñitas” municipio de la Unión de Isidro Montes de Oca del Estado de Guerrero, México. pp. 21-26. En: Castaño-Meneses, G., Vásquez-Bolaños, M., Navarrete-eredia, J. L. Quiroz-Rocha, G. A., Alcalá-Martínez, I. (Coord.) Avances de Formicidae de México. Ed. Astra Editorial SA de CV. Guadalajara, Jalisco, México. pp. 210.
- Fernández, F. (2003). Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Ed. Instituto de Investigación de Recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. pp. 398.
- Ferreira, R. S., Poteaux, C., Delabie, J. H. C., Fresneau, D. y Rybak, F. (2010). Stridulation Reveal Cryptic Speciation in Neotropical Sympatric Ants. *Public Library of Science ONE* 5(12): e15363. doi:10.1371/journal.pone.0015363.
- García, L. C. y Styrsky, J. D. (2013). An orb-weaver spider eludes plant-defending acacia ants by hiding in plain sight. *Ecological Entomology* 38: 230-237.
- Gaume, L., McKey, D. y Ansett, M. C. (1997) Benefits conferred by ‘timid’ ants: anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia* 112: 209-216.

- Golden, T. M. J. y Hill, P. S. M. (2016). The evolution of stridulatory communication in ants, revisited. *Insectes Sociaux* DOI 10.1007/s00040-016-0470-6.
- Gómez, A. S. L. (2010). Estudio comparativo de las tasas de diversificación de los subgéneros neotropicales de *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae) en México. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología, UNAM. México. pp. 143.
- Gómez-Acevedo, S., Rico-Arce, L., Delgado-Salinas, A., Magallón, S. y Eguiarte, L. E. (2010). Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomyrmex*: Phylogeny and divergence time. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 393-408.
- González, S. E., Dirzo, R. y Vogt, C. R. (1997) Historia natural de Los Tuxtlas. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. Coyoacan, D. F. México. pp. 647.
- Gonzalez, T. M. y Heil, M. (2015). Comparative anatomy and physiology of myrmecophytes: ecological and evolutionary perspective. *Dovepress* 4: 21-33.
- González-Teuber, M. y Heil, M. (2010). *Pseudomyrmex* ants and *Acacia* host plant join efforts to protect their mutualism from microbial threats. *Plant Signaling & Behavior* 5 (7): 890-892.
- Google Maps. (2016). Estación de Biología Tropical Los Tuxtla, Veracruz. México. Consultado el lunes 27 de junio de 2016 en: <https://www.google.com.mx/maps/place/Estaci%C3%B3n+de+Biolog%C3%ADa+Tropical+Los+Tuxtla+IB-UNAM/@18.5849054,-95.0761209,17z/data=!3m1!4m5!3m4!1s0x85c2786f617292ab:0x35081923d08339e2!8m2!3d18.5849003!4d-95.0739322>.
- Graham, A. (1975). Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, Mexico. *Evolution* 29:723-735.
- Guevara, S. J., Meave, P., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., y Castillo, S. (1994). Vegetación y flora de los potreros en la Sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana* 28: 1-27.
- Guevara, S. Laborde, J., Liesenfeld, D. y Barrera, O. (1997). Potreros y ganadería. En: González-Soriano, E., R., Dirzo, R y Vogt, R. (eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM-CONABIO, México D.F. pp. 44-58.

- Guevara, S. y Laborde, J. (1992). Uso de árboles aislados para el manejo de pastizales tropicales: su coordinación al mantenimiento de la diversidad de especies de la selva. En: Atelier sur l'aménagement et la conservation de l'écosystème forestier tropical humide. Études de cas (Cayena, Guayana Francesa, 12-16 de marzo de 1990.) MAB/UNESCO.MAB/France, IUFRO-FAO.
- Gürtler, R. (2002). Estimación de Abundancia. Introducción al muestreo de poblaciones. Departamento de Ecología, Genética y Evolución. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Argentina. pp. 81.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4(1): 9 pp.
- Heil, M. González-Teuber, M., Clement, L. W., Kautz, S., Verhaagh, M. y Silva, B. J. C. (2009). Divergent investment strategies of *Acacia* myrmecophytes and the coexistence of mutualist and exploiters. *Proceedings of the National Academy of Sciences* Vol. 106 (43): 18091-18096.
- Heil, M. Rattke, J. y Boland, W. (2005). Postsecretory Hydrolysis of Nectar Sucrose and Specialization in Ant/Plant Mutualism. *Science* 308: 560-563.
- Hessleberg, T. y Triana, E. (2010). The web acacia orb-spider *Eustala illicita* (Araneae: Araneidae) with notes on its natural history. *The Journal of Arachnology* 32: 21-26.
- Hickling, R. y Brown R. L. (2000). Analysis of acoustic communication by ants. *Acoustical Society of America* 108(4): 1920-1929.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-435.
- Hill, R. W. (2007). Fisiología animal comparada. Ed. Reverté. Barcelona, España. pp. 910.
- Hocking, B. (1970). Insect associations with the swollen thorn acacias. *Ecological Entomology* 122(7): 211-255.
- Hocking, B. (1975). Ant-Plant Mutualism: Evolution and Energy. pp. 78-90. En: Gilbert, E. L. y Raven, H. P. (Eds.) *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press. Austin, Texas. USA. pp. 263.

- Hoffmann, S., & Hoffmann, A. (2006). True diversities: A comment on Lou Jost's "Entropy and diversity". *Working Paper*, Otto-von-Guericke-University Magdeburg. pp. 1-11
- Hölldobler, B. y Wilson, O. E. (1994). *Journey to the Ants: A Story of Scientific Exploration*. Ed. Harvard University Press. Cambridge, MA. pp. 304.
- Hölldobler, B., y Wilson, O. E. (1990). *The Ants*. Ed. Linotron Platino. USA. pp. 734.
- Ibarra-Manríquez, G. y Dirzo, R. (1990). Plantas mirmecófilas arbóreas de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 38(1): 79-82.
- Jaffé, C. K. (2004). *El mundo de las hormigas*. 2da edición. Ed. Equinoccio. Caracas, Venezuela. pp. 148.
- Janzen, D. H. (1966). Coevolution of Mutualism Between Ants and Acacias in Central America. *Evolution* 20(3): 249-275.
- Janzen, D. H. (1967). Interaction of the Bull's Horn Acacia (*Acacia cornigera* L.) with an Ant Inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in Eastern Mexico. *University of Kansas Science Bulletin* 47: 315-558.
- Janzen, D. H. (1973). Evolution of the polygynous obligate acacia-ants in western Mexico. *Journal of Animal Ecology* 42(3): 727-750.
- Janzen, D. H. y Schoener, T. W. (1968). Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*. 49(1): 96-110.
- Janzen, H. D. (1974). *Swollen-Thorn Acacias of Central America*. Ed. Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. pp. 135.
- Johnson, B. R., Borocwiec, M. L., Chiu, J. C., Lee, E. K., Atallah, J. y Ward, P. S. (2013). Phylogenomics Resolves Evolutionary Relationship among Ants, Bees and Wasps. *Current Biology* 23: 2058-2062.
- Jolivet, P. (1998). *Interrelationship between insects and plants*. CRC. EEUU. pp. 309.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-357.
- Kautz, S. (2009). *Acacia-inhabiting Pseudomyrmex ants – Integrating physiological, behavioral, chemical and genetic data to understand the maintenance of ant-plant mutualisms*. PhD. Thesis, Department of General Botany, Universität Duisburg-Essen. pp. 166.

- Krantz, W.G. (1978). A Manual of Acarology. Oregon State University. pp. 509.
- Lach, L., Parr, L. C., Abbott, L. K. (2010). Ant Ecology. Ed. Oxford University Press Inc, New York. USA. pp. 429.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Leeanee, A. E. (1998). Spatial and Temporal Variation in the Ant Occupants of Facultative Ant-Plant. *Biotropica* 30(2). pp. 201-213.
- Llata, L. Ma. D. (2006). Ecología y medio ambiente. 2da ed. Ed. Progreso S. A. de C. V. México, D. F. pp. 232.
- Mackay, W. P., Mackay, E. E. (1989). Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). Department of Biological Sciences. Laboratory for Environmental Biology. El Paso, University of Texas. TX 79968. pp. 36.
- Maclaurin, J. y Sterelny, K. (2008). What is biodiversity? The University of Chicago Press, Chicago. p. 224. En: Moreno, C. E., Barragan, F., Pineda, E., y Pavón, P. N. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 1249-1261.
- Maeterlinck, M. (1974). La vida de las hormigas. 2da edición. Ed. S.C. L. La Prensa. México, D. F. pp. 188.
- Magurran, A. E. (1988). Ecological diversity and its measurement. Ed. Princeton University Press, New Jersey. pp. 179.
- Markl, H. (1973). The evolution of stridulatory communication in ants. En: International Union for the Study of Social Insects (7th), Proceedings. London. pp. 258–265.
- Mayer, P. R. (1962). Estudio vulcanológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería, UNAM. México. pp. 45.
- Meehan, C. J. Olson, E. J. Reundink, M. W. Kyser, T. K. y Curry, R. L. (2009). Herbivory in a spider through exploitation of an ant-plant mutualism. *Current Biology* 19(19): R892-R893.

- Milewski, A. V., Young, T. P. y Madden, D. (1991). Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia* 86: 70-75.
- Miranda, F. (1959). Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América tropical (Afinidades de la flora arbórea de regiones húmedas del sureste de México). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 30: 117-150.
- Moraes, S. C. y Vasconcelos, H. L. (2009). Long-term persistence of a Neotropical ant-plant population in the absence of obligate plant-ants. *Ecology* 90(9): 2375-2383.
- Moreau, C. S., Bell, C. D., Vila, R., Archibald, S. B. y Pierce, N. E. (2006). Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. *Science* 312: 101-104.
- Moreno, C. E., Barragan, F., Pineda, E., y Pavón, P. N. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249-1261.
- Moreno, E. C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 1 Zaragoza, España. pp. 84.
- Naranjo-García, E. (2014). Biodiversidad de moluscos terrestres en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Suplemento. 85: S431-S440.
- Odum, E. P. (1986). Ecología: El Vínculo entre las Ciencias Naturales y Sociales. 8va ed. Ed. Continental S. A. de C. V. México. pp. 295.
- Oyama, K., 2012. Coevolución. pp. 204-233. En: Val, Ek del, y Boegue, K. (Eds.) Ecología y evolución de las especies bióticas. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. pp. 275.
- Padilla, R. J., S. Stanford C., M. P. Ibarra G., A. Morales M., R. Montoya A. y Barral, C. J. A. (1995). Introducción al Estudio de los Artrópodos Vol. I. 2ª ed. Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. pp. 106.
- Pla, L. (2006) Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia* 31(8): 583-590.
- Rabeling, C., Brown, J. M. y Verhaagh, M. (2008). Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(39): 14,913-14,917.

- Raine, E. N., Gammans, N., Macfadyen, J. I., Scrivner, K. G. y Stone, N. (2004). Guards ant thieves: antagonistic interactions between two ant species coexisting on the same ant-plant. *Ecological Entomology* 29: 345-352.
- Ramírez, M. J. (1999). Orden Araneae. pp. 39-59. En: El ABC en la determinación de artrópodos. Claves para especímenes presentes en la Argentina I. F.A., Iglesias, M. S., y Valverder, A. C. (Eds.). Editorial CCC Educando. Buenos Aires, Argentina. pp. 107.
- Rathet, I. y Bronstein, J. L. (1987). Dead Acacia Thorns: An Undescribed Arthropod Habitat. *American Midland Naturalist* Vol. 118(1): 205-210.
- Raven, P. H. y Axelrod, D. I. (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annual Report Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.
- Reinhardt, B. K. (1991). Volcanology of the younger volcanic sequence and volcanic hazards study of the Tuxtla volcanic field, Veracruz, Mexico. M.S. Thesis, Tulane University, New Orleans. pp. 147.
- Reynoso-Campos, J. J., Rodríguez-Garza, J. A. y Vásquez-Bolaños, M. (2015). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la Isla Cozumel, Quintana Roo, México. pp. 27-39. En: Castaño-Meneses, G., Vásquez-Bolaños, M., Navarrete-eredia, J. L. Quiroz-Rocha, G. A., Alcalá-Martínez, I. (Coord.) Avances de Formicidae de México. Ed. Astra Editorial SA de CV. Guadalajara, Jalisco, México. pp. 210.
- Rico-Arce, Ma. de L. (2007). A Checklist and Synopsis of American Species of Acacia (Leguminosae: Mimosoideae). Ed. Redacta, S.A. de C.V. México, D. F. pp. 207.
- Ríos-Casanova, L. (2014). Biodiversidad de hormigas en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 392-398.
- Ríos-Macbeth, F. (1952). Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geólogos Petroleros* 4: 315-377.
- Rocha, O. M. (2009). Estructura de dos comunidades de insectos indicadores sobre un gradiente de perturbación y área en dos paisajes de la reserva de los Tuxtlas, Veracruz, México. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. pp. 69.

- Rocha, R. A., Chávez, L. R., Ramírez, R. A., y Cházaro, O. S. (2012). Comunidades. Métodos de estudio. Facultad de Estudios Superiores campus Iztacala, UNAM, Tlalnepantla, México. pp. 248.
- Rzedowski, J. (1991a). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Rzedowski, J. (1991b). El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Sánchez, H. (2004). Manual Tecnológico del Maíz Amarillo Duro y de Buenas Prácticas Agrícolas. Ed. IICA. Lima, Peru. pp. 140.
- Sánchez-Galván, I. R. y Rico-Gray, V. (2011). La fuerza del amor en el Neotrópico: Contraste en la eficiencia defensiva de dos especies de hormigas del género *Pseudomyrmex* sobre plantas de *Acacia cornigera*. (Parte I, II y III). *Cuadernos de Biodiversidad* pp. 1-7.
- Savage, J. M. (1979). Evolución. Ed. Continental S. A. México, D. F. pp. 175.
- Schmidt, C. A. y Shattuck, S. O. (2014). The higher Classification of the Ant Subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a Review of Ponerine Ecology and Behavior. *Zootaxa* 3817(1): 001-242.
- Schönrogge, K., Barbero, F., Casacci, L. P. Settele, J. y Thomas, J. A. (2016). Acoustic communication within ant societies and its mimicry by mutualistic and socially parasitic myrmecophiles. *Animal Behaviour*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.031>
- Schultz, R. T. (2000). In search on the ant ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* 97(26): 1-2.
- Skaife, S. H. (1964). Las hormigas. Ed. Aguilar, S. A. Madrid, España. pp. 221.
- Soto, M. (2004). El clima, pp. 195-198 En: Guevara S., Laborde, J., Sánchez-Ríos, G. Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, Xalapa. México. pp. 195-198.
- Soto, M. y L. Gama. (1997). Climas. En: González-Soriano, E., R. Dirzo., y R. Vogt. (eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM-CONABIO, México D.F. pp. 7-23.
- Stanton, M. L., Palmer, M. T., Young, T. P., Evans, A. y Turner, M. L. (1999). Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant-ant. *Nature* 401: 578-581.

- Tamayo, J. L. (1993). Geografía moderna de México. Ed. Trillas. México. pp. 544.
- Tarnita, C. E., Palmer, T. M. y Pringle, R. M. (2014). Colonization and competition dynamics can explain incomplete sterilization parasitism in ant-plant symbioses. *Ecology Letters* 17:1290-1298.
- Thomas, J. A., Elmes, G. W., Wardlaw, J. C. y Woyciechowski, M. (1989). Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nest. *Oecologia* 79: 452-457.
- Toledo, M. V. (2011). La biodiversidad de México. Inventarios, manejos, usos, informática, conservación e importancia cultural. Ed. Fondo de Cultura Económica. México. pp 356.
- Toledo, V. M. (1982). Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. En. Prance, G. T. Ed. Biological Diversification in the tropics. Columbia University Press. N.Y. pp. 93-111.
- Tripehorn, A. C. y Johnson, F. N. (2005). Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects. 7ma ed. Ed. Thomson. USA. pp. 881.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
- Ubick, D., Paquin, P., Cushing, P. E., y Roth, V. (2005). Spiders of North America: an identification manual. *American Arachnological Society USA*. pp. 384
- Ulanowicz, R. E. (2001). Information theory in ecology. *Computers and Chemistry* 25: 393-399.
- Val, E. (2012). Herbivoría. pp. 43-74. En: Val, Ek del, y Boegue, K. (Eds.) Ecología y evolución de las especies bióticas. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. pp. 275.
- Vásquez, T. M., Armenta, M. S., Campos, J. J. y Carvajal, H. C. (2010). Árboles de la región de Los Tuxtlas. Ed. Secretaría de Educación – Gobierno del Estado de Veracruz. Xalapa, México. pp. 202.
- Vásquez-Bolaños, M. (2007). Ants of North America: a guide to the genera. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 285.
- Vásquez-Bolaños, M. (2011). Lista de especies de hormigas (Hymenoptera:Formicidae) para México. *Dugesiana* 18(1): 95-133.

- Vásquez-Bolaños, M., Castaño-Meneses, G., Cisneros-Caballero, A., Quiroz-Rocha, G. A. y Navarrete-Heredia, J. L. (2013). Formicidae de México. Ed. Orgánica editores. Guadalajara, Jalisco. México. pp. 163.
- Ward, P. S. (1993). Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *Journal of Hymenoptera Research* 2: 117-168.
- Ward, P. S. (2007). Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 1668: 549-563.
- Ward, S. P. (1985). Ants of the Subfamily Pseudomyrmecinae: The *Pseudomyrmex ferrugineus* group. Keys to the Nearctic species of *Pseudomyrmex*. pp. 10. Consultado en: <https://wardlab.wordpress.com/research/pseudomyrmecinae/pseudomyrmex/nearctic-key/>.
- Ward, P. S. (1990). The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15(4): 449-489.
- Whitehead, S. R., Reid, E., Sapp, J., Poveda, K., Royer, A. M., Posto, A. L. y Kessler, A. (2014). A Specialist Herbivore Uses Chemical Camouflage to Overcome the Defenses of Ant-Plant Mutualism. *Public Library of Science ONE* 9(7): e102604. doi:10.1371/journal.pone.0102604
- Young, T. P., Stubblefield, C. H., y Isbell, L. A. (1997). Ants on swollen-thorn acacias: species coexistence in a simple system. *Oecologia* 109: 98-107.

Apéndices

Apéndice I. Lista de *A. cornigera* del Estado de Veracruz consultadas en el MEXU.

No. Registro	Recolector(es)	No. De recolecta	Fecha de recolecta	Localidad	Tipo de vegetación	Altura msnm	Latitud (N)	Longitud (O)	Observaciones
394428	Guillermo Ibarra Manríquez y Santiago Sinaca Salín	1001	9-nov- 1983	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Borde (+)	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Arbol 8 m. Vainas rojas, armadas en el ápice. Semillas agregadas en sustancia blanca
430970	Guillermo Ibarra Manríquez	364	25-oct- 1982	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Vestigios	160	0	0	Árbol 8 m. Armado, mirmecófilo, vainas cilíndricas, rojizas
576242	Guillermo Ibarra Manríquez	1001	3-jul- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	160	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Estadio joven (25 cm). Estípulas punzantes, incipientes.
576245	Guillermo Ibarra Manríquez	1375	28-feb- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	200	18° 34'-36'	95° 04' -09"	Plántula epigea, raíz con olor desagradable.
576246	Guillermo Ibarra Manríquez	1001	15-may- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	160	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Estadio joven (10-15 cm). Foliolos oscuros. Germ. Sol (x)
683460	J. van Rooden	786	30-abr- 1980	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	-	0	0	0	Árbol 3 m. Inflorescencia y antesis amarillas.

Continuación... Apéndice 1.

402009	Guillermo Ibarra Manríquez y Santiago Sinaca Salín	2004	22-sep- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Borde (+)	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Arbusto 4 m. Estípulas redondeadas al corte transversal.
402267	Guillermo Ibarra Manríquez y Santiago Sinaca Salín	1001	9-nov- 1983	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Borde (+)	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 8 m. 13-16 semillas agregadas, negras y brillantes.
426854	M. Nee y K. Taylor	26442	5-abr- 1983	Pixixiapan, Santiago Tuxtla	Selva alta perennifolia	35	18° 20'	95° 26'	Remante de bosque y pastura, desmontado para agricultura.
402009	Guillermo Ibarra Manríquez y Santiago Sinaca Salín	2004	22-sep- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Borde (+)	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Arbusto 4 m. Recolección de hormigas para su determinación.
718948	Guillermo Ibarra Manríquez	586	5-ene- 1983	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Borde (+)	250	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 8 m. Espigas amarillas, mirmecófila.

Apéndice II. Lista de *A. mayana* del Estado de Veracruz consultadas en el MEXU.

No. Registro	Recolector(es)	No. De recolecta	Fecha de recolecta	Localidad	Tipo de vegetación	Altura msnm	Latitud (N)	Longitud (O)	Observaciones
430415	Guillermo Ibarra Manríquez	2639	18-sep-1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 6 m. Vainas rojas. Determinación de hormigas.
402010	Guillermo Ibarra Manríquez y Santiago Sinaca Salín	2007	22-sep-1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 8 m. Corteza lisa pálida. Determ. de hormigas.
402682	Guillermo Ibarra Manríquez	1624	10-may-1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Ruderal (+)	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 8m y 10 cm d.a.p. Colecta Xiloteca. Frutos incipientes.
402011	Guillermo Ibarra Manríquez	2008	22-sep-1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 5 m y 10 cm d.a.p. Corteza pálida lisa. Determ. de hormigas.
457478	Tom Wendt, H: Hernández G. y H. Collins	5276	09-may-1986	Mpio. Minatitlan	Bosque tropical perennifolio	130	17° 21'	94° 27'	Árbol 6 m. Cañada, entre piedras, espinas con hormigas agresivas.
402060	Guillermo Ibarra Manríquez	1449	03-abr-1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia - Borde (+)	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 8 m. Estípulas incipientes, triangulares al corte transversal.

Continuación... Apéndice 2.

402117	Guillermo Ibarra Manríquez y Santiago Sinaca Salín	2009	22-sep- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 5 m. Corteza lisa, para determinación de hormigas.
430158	Guillermo Ibarra Manríquez	2641	18-sep- 1985	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	200	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 4 m. Para determinación de hormigas.
1262647*	Tom Wendt, H. Hernández G. y K. Collins	5276	9-sep- 1986	Mpio. Minatitlán	Bosque tropical perennifolio	130	17° 21'	94° 27'	Árbol 6 m, entre piedras; frutos rojos subidos.
105502	Mario Souza	3088	26-may- 1967	15 km NE de La Palma, Pontecomapa	Selva alta perennifolia	90	-	-	Árbol 1.80 m.
576243	Guillermo Ibarra Manríquez	1449	15-may- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	160	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Sem.: 03-abr-1984. Germ.: 01-may- 1984. Sombra (x). Germ. Epígea.
576244	Guillermo Ibarra Manríquez	1449	3-jul- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	160	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Estadio joven 20 cm. Raíz de olor desagradable.
570571	Guillermo Ibarra Manríquez	1449	15-may- 1984	Estación Biol. Trop. Los Tuxtlas	Selva alta perennifolia	160	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Sem.: 05-abr-1984. Germ.: 01-may- 1984. Sol (x). Germ. Epígea.
847611	Santiago Sinaca Salín y E. Aparicio	70	17-abr- 1985	Balzapote 3 km NE	Selva alta perennifolia - Borde (+)	160	18° 34' y 18° 36'	95° 04' y 95° 09'	Árbol 4 m. Corteza verde grisácea. Inflorescencias rosadas.

