



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

ANÁLISIS DE LA REMOCIÓN DE PARTÍCULAS POR *Dorymyrmex insanus*
(BUCKLEY, 1866) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) A TRAVÉS DEL ESTUDIO DE
LOS BASUREROS DE SUS NIDOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. CECILIA SALAZAR REYES

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LETICIA RIOS CASANOVA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. ZENÓN CANO SANTANA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, Enero 2021



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

ANÁLISIS DE LA REMOCIÓN DE PARTÍCULAS POR *Dorymyrmex insanus*
(BUCKLEY, 1866) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) A TRAVÉS DEL ESTUDIO DE
LOS BASUREROS DE SUS NIDOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. CECILIA SALAZAR REYES

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LETICIA RIOS CASANOVA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ZENÓN CANO SANTANA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, Enero 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
OFICIO CPCB/774/2020
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **14 de septiembre de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **SALAZAR REYES CECILIA**, con número de cuenta **309321268** con la tesis titulada **"Análisis de la remoción de partículas por *Dorymyrmex insanus* (Buckley, 1866) (Hymenoptera: Formicidae) a través del estudio de los basureros de sus nidos."**, realizada bajo la dirección de la **DRA. LETICIA RÍOS CASANOVA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
Vocal: DRA. ALICIA CALLEJAS CHAVERO
Secretario: DR. ZENON CANO SANTANA
Suplente: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA
Suplente: DR. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 19 de noviembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por permitirme cursar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme la beca para la realización de mis estudios de maestría.

A mi tutora Dra. Leticia Ríos Casanova y al comité tutor: Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses y Dr. Zenón Cano Santana.

Agradecimientos personales

A mis padres, Rosa Reyes Teodoro y Catarino Salazar Vásquez, quienes me dieron la vida. Sin su trabajo y confianza no habría llegado hasta aquí. Gracias por haberme forjado, por ayudarme a ser la persona que soy hoy en día.

A mi hermano Javier, no tengo palabras para agradecerte toda la felicidad que me has dado, gracias por nunca soltarme, por hacerme sonreír aún en mis peores momentos. Gracias por tu amor incondicional.

A mi hermano José, a pesar de nuestras diferencias me has enseñado muchas cosas, gracias por todo el camino que hemos recorrido.

A David, por tu amor, las pláticas sin fin, por el apoyo que me has dado durante todos estos años, por estar en las buenas, pero sobre todo en las peores que es cuando más te he necesitado.

A los miembros del jurado de examen: Dra. Alicia Callejas Chavero, Dr. Leopoldo Daniel Vázquez Reyes, Dra. Patricia Dávila Aranda, Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza y Dr. Zenón Cano Santana; gracias por ser parte del jurado, todos sus comentarios y sugerencias me sirvieron para enriquecer y mejorar el escrito de la tesis.

A la Dra. Leticia Ríos Casanova, por aceptarme para llevar a cabo este proyecto, por sus enseñanzas, consejos y orientación. Por darme ánimos para seguir adelante y confiar en mi capacidad para concluir este trabajo.

Al personal del Banco de Semillas FESI-UNAM, en especial a Lilia García Rojas y Carlos Hiram Rodarte Sánchez por el tiempo y apoyo que me dieron para la identificación de semillas.

A mi amiga AlmaDeli, por ser la persona que hizo que en los momentos más estresantes mantuviera la calma, eres única y agradezco tu apoyo incondicional. Gracias por tu amistad, que es invaluable para mí.

A mi amigo Oscar, aunque no somos los amigos más cercanos, quiero darte las gracias por brindarme una palabra de aliento cuando la necesite, por confiar siempre en mi capacidad.

Índice

Resumen	1
Introducción	3
Hipótesis	10
Objetivos	11
Materiales y métodos	12
Área de estudio	12
Sistema de estudio.....	12
Caracterización de nidos y remoción de partículas.....	13
Pruebas de germinación	15
Análisis de datos	16
Resultados	19
Caracterización de los nidos y remoción de partículas	19
Germinación de semillas de <i>Tagetes micrantha</i>	31
Discusión	35
Conclusión	42
Referencias	43
APÉNDICE 1	56
Extracción de semillas de muestras de suelo	56

Resumen

La remoción de semillas por hormigas afecta la dinámica y estructura de las comunidades vegetales. La participación de las hormigas omnívoras como removedoras de semillas es poco conocida, por ello en el presente estudio investigamos la remoción de partículas por la especie omnívora *Dorymyrmex insanus*, así como el efecto que la remoción puede tener en la germinación de las semillas. El estudio se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, en la Ciudad de México. Estudiamos 10 colonias de *D. insanus* durante 12 meses para analizar dos temporadas contrastantes (lluvia y sequía). De cada nido se tomaron muestras de las partículas descartadas por las hormigas del área conocida como basurero, dichas partículas se clasificaron en a) semillas, b) restos vegetales y c) insectos. Se calculó la diversidad de semillas presente en la temporada de lluvia y sequía. Además, se comparó la germinación de semillas de *Tagetes micrantha* (Asteraceae) removidas por hormigas con la de semillas maduras provenientes directamente de las plantas. Encontramos que *D. insanus* remueve semillas de 19 especies de plantas vasculares, diferentes restos vegetales y partes desmembradas de cuatro Ordenes de insectos. Registramos mayor diversidad de semillas durante las lluvias (3.97 especies efectivas) que durante la sequía (2.67). Finalmente, la tasa de germinación de *Tagetes micrantha*, fue mayor para aquellas semillas manipuladas por las hormigas que para las no manipuladas. Se concluye que *D. insanus* es un elemento activo en la remoción y germinación de semillas en este ecosistema.

Abstract

Seed removal by ants affects the dynamics and structure of plant communities. The participation of omnivorous ants as seed removers is little known, therefore in the present study, we investigated the removal of particles by the omnivorous species *Dorymyrmex insanus*, as well as the effect that removal may have on seed germination. The study was carried out in the Pedregal de San Angel Ecological Reserve, in Mexico City. We studied 10 colonies of *D. insanus* over 12 months to analyze two contrasting seasons (rain and dry). Samples of the particles discarded by the ants from the area known as refuse piles were taken from each nest, these particles were classified into a) seeds, b) plant remains and c) insects. The diversity of seeds present in the rainy and dry season was calculated. Furthermore, the germination of seeds of *Tagetes micrantha* (Asteraceae) removed by ants was compared with that of mature seeds directly from the plants. We found that *D. insanus* removes seeds from 19 species of vascular plants, different plant debris, and dismembered parts from four Orders of insects. We recorded a greater diversity of seeds during the rains (3.97 effective species) than during the drought (2.67). Finally, the germination rate of *Tagetes micrantha* was higher for those seeds manipulated by ants than for those not manipulated. It is concluded that *D. insanus* is an active element in the removal and germination of seeds in this ecosystem.

Introducción

Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) son insectos eusociales de los que se han descrito 16,462 especies, las cuales están ampliamente distribuidas en el mundo (AntWeb, 2020). Se consideran elementos fundamentales de los ambientes terrestres, ya que cumplen diversas funciones, entre las que se encuentran la modificación de las propiedades del suelo, la infiltración del agua, el reciclaje de nutrientes, además del establecimiento de muchas interacciones con otros organismos (Agosti *et al.*, 2000; Beattie y Hughes, 2009). Un ejemplo de ello es la fuerte relación que pueden tener con las plantas, pues las hormigas pueden fungir como herbívoros, polinizadores, mutualistas defensivos y removedores y dispersores de semillas (Buckley, 1982; Beattie y Hughes, 2009; De Vega y Gómez, 2014; Delnevo *et al.*, 2020).

Los formícidos se encuentran entre los insectos que comúnmente remueven semillas (VanderWall *et al.*, 2005). Cuando las semillas son localizadas por las hormigas, puede ocurrir que éstas sean consumidas o transportadas a los nidos donde son almacenadas (Meiners y LoGiudice, 2003; Jansen *et al.*, 2004). Durante el transporte existe la posibilidad de que las semillas sean reubicadas de forma indirecta o que sean abandonadas en un estado viable (Levey y Byrne, 1993).

La remoción de semillas se define como la manipulación que ejercen los depredadores sobre las diásporas sin que se tenga certeza del destino final de éstas (Corzo, 2007; Perea *et al.*, 2014). Se reconocen dos tipos principales de remoción: la pre dispersión y la post dispersión. En el caso de la pre dispersión, los frutos o semillas se encuentran en la planta progenitora y son manipulados por los animales antes de caer al suelo (Fedriani y Manzaneda, 2005). Por su parte la remoción post dispersión implica que las semillas se han desprendido de la planta madre y son removidas cuando se localizan en el suelo (Fenner, 1985). La mayor parte de los estudios enfocados a la remoción post dispersión señalan que la interacción hormiga-semilla, tiene por resultado final la muerte de las semillas, ya que éstas serán finalmente consumidas; no obstante, una parte de éstas semillas puede ser

almacenada y, en caso de no ser consumidas, se desechan en sitios que pueden potencialmente ser favorables para su establecimiento (Jansen *et al.*, 2004).

Generalmente los estudios sobre remoción de semillas por hormigas se encuentran enfocados a las especies granívoras, mismas que colectan semillas para almacenarlas, lo cual tiene fuertes efectos en la abundancia de éstas en sitios cercanos a sus nidos (Pirk y López de Casenave, 2006; Pol, 2008; Ríos-Casanova *et al.*, 2012; Ramírez, 2016). Por otra parte, varias especies de hormigas consideradas omnívoras también pueden exhibir esta interacción con las semillas (Escobar-Ramírez *et al.*, 2012; Cares *et al.*, 2013; Morales-Linares *et al.*, 2018; Vergara-Torres *et al.*, 2018).

Algunas especies de hormigas, como las granívoras *Pogonomyrmex occidentalis* y *P. pronotalis*, muestran preferencia por establecer sus nidos en caminos o senderos, con suelos normalmente desnudos. Esto se debe a que dichos sitios cuentan con menor humedad y mayor temperatura del suelo, lo cual favorece su actividad de forrajeo, ya que estas hormigas son más activas en temperaturas del suelo de 35-45°C, la cual sería difícil de alcanzar en zonas con cobertura vegetal (Terranella *et al.*, 1999; Pirk *et al.*, 2004). Esta característica probablemente no es exclusiva de las granívoras. Por ejemplo, la especie omnívora *Dorymyrmex insanus* (Buckley, 1866) tiene preferencia por establecer sus nidos en sitios con suelo desnudo (Cuezzo y Guerrero, 2012).

El estudio de la remoción de semillas se considera muy importante, debido a que puede tener implicaciones en la dinámica y estructura de la comunidad vegetal (Davidson *et al.*, 1985; Schupp *et al.*, 2010). Por ejemplo, las plantas se benefician de la remoción de semillas por diferentes razones, entre las que se encuentran la reducción de la competencia entre la planta madre y las plántulas, la disminución de la depredación, la dispersión a micrositios más favorables y aumento en la tasa de germinación (Rico-Gray y Oliveira, 2007).

Por otra parte, los eventos de remoción se encuentran asociados a algunas características morfológicas de las semillas, tales como su tamaño, forma, ornamentaciones, peso, y textura, entre otros rasgos (Escobar-Ramírez *et al.*, 2012; Almeida *et al.*, 2013). Por ejemplo, las hormigas suelen tener preferencia por semillas alargadas y con proyecciones en contraste con las redondas y lisas (Pulliam y Brand, 1975). También, existe una relación entre el tamaño de las obreras y la carga que transportan, ya que hormigas pequeñas prefieren semillas pequeñas y las de mayor tamaño, semillas grandes (Kaspari, 1996). No obstante, se reporta que *Pogonomyrmex badius*, puede remover semillas de diferentes tamaños, las cuales usa diferencialmente, ya que consume las semillas más pequeñas y almacenan las de mayor tamaño (Tschinkel y Kwapich, 2016).

Las características nutricionales también resultan ser otro factor decisivo en la selección de semillas por hormigas. En general, las hormigas prefieren semillas con un alto contenido nutritivo (Kelrick *et al.*, 1986; Azcárate *et al.*, 2005), aunque también pueden remover semillas de bajo contenido nutricional, las cuales pueden ser consumidas en caso de presentarse condiciones adversas (Tschinkel y Kwapich, 2016).

Gran parte de los estudios de la interacción de semillas con hormigas se ha enfocado a plantas que presentan adaptaciones especializadas como la presencia de arilos (envoltura carnosa de las semillas rica en carbohidratos) o de eleosomas (estructuras ricas en lípidos que se encuentran unidas a las semillas) y que resultan atractivos para las hormigas (Herrera, 1989). Sin embargo, estas recompensas nutritivas no son indispensables para que el transporte ocurra (VanderWall *et al.*, 2005; Escobar *et al.*, 2007; Escobar-Ramírez *et al.*, 2012).

El uso de semillas por hormigas puede afectar la biología de las diásporas y el establecimiento de las plántulas (Hanzawa *et al.*, 1988). En general, se piensa que todo el recurso colectado por las hormigas es consumido. No obstante, algunas semillas pueden ser almacenadas en los nidos o bien son descartadas luego de consumir las recompensas alimenticias asociadas a las semillas en pilas de desecho denominadas basureros (Ohkawara y Higashi, 1994; Retana *et al.*, 2004).

Los basureros de especies granívoras como *Messor barbarus* y *Pogonomyrmex barbatus*, presentan mayor cantidad de materia orgánica y nutrientes, lo cual puede resultar favorable para la germinación (Dauber y Wolters, 2000; Wagner *et al.*, 2004). Sin embargo, ya que las raíces y cotiledones necesitan penetrar la materia orgánica acumulada, las semillas difícilmente tienen posibilidad de establecerse en estos sitios (Azcárate y Peco, 2007).

Diferentes especies de hormigas granívoras y omnívoras influyen de forma positiva sobre las diásporas ya que las semillas introducidas al nido se encuentran protegidas de otros depredadores y de condiciones ambientales adversas (Handel y Beattie, 1990; Escobar-Ramírez *et al.*, 2012). En algunos estudios, se ha sugerido que las semillas almacenadas podrían ser utilizadas con otros fines además de la alimentación. Hasta ahora, se sugiere que las semillas al ser higroscópicas, representan una fuente importante de agua para las hormigas (Morton y MacMiller, 1981; Christian y Lederle, 1984). Aunque se desconoce sobre el tema, podría ser que el agua almacenada en las semillas influye la regulación de humedad y temperatura en los nidos.

Hasta ahora, las ventajas de la remoción de semillas se han enfocado a la reubicación de las diásporas y la protección dentro de los nidos (Jansen *et al.*, 2004), sin embargo, la manipulación de semillas por hormigas puede tener un papel clave en la germinación. En diferentes trabajos se ha encontrado un aumento en la tasa de germinación de semillas que han sido manipuladas por hormigas tanto granívoras como omnívoras (Leal *et al.*, 2007). Una explicación para dicho aumento, es la escarificación hecha con las mandíbulas (incisiones y eliminación de eleosoma) o bien, la acción de procesos químicos al rociarlas con secreciones de las glándulas exocrinas, las cuales disminuyen el riesgo de infección por hongos y otros patógenos (Ohkawara y Akino, 2005; Hurtado *et al.*, 2012; Santana *et al.*, 2013).

Las hormigas granívoras son consideradas el grupo de removedores más importante en Sudamérica (Marone *et al.*, 2000; Whitford, 2002), mientras que para

Norteamérica se ha considerado que los roedores, y recientemente también se propone que las hormigas, son los principales removedores (Morton, 1985; Marone *et al.*, 2000; Whitford, 2002). En el caso de México, los estudios sobre remoción son escasos, sin embargo, hasta ahora las evidencias apuntan a que las hormigas son un grupo muy activo en la remoción de semillas. Por ejemplo, para varias especies de la Familia Cactaceae existen algunas evidencias de la importancia de las hormigas como removedoras de sus semillas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2002; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Ríos-Casanova *et al.*, 2012; Álvarez-Espino *et al.*, 2016)

Las hormigas remueven semillas en muchos sitios, de los cuales no se tienen detalles. Este es el caso de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), ubicada en la Ciudad de México, la cual, por sus características se considera un área natural urbana que está en presión constante por el crecimiento urbano (Castillo- Argüero, *et al.*, 2007). Esta zona se caracteriza por su vegetación de tipo matorral xerófilo (Rzedowski, 1954).

Los sitios fragmentados o con vegetación dispersa, parecen ser poco atractivos para los organismos removedores de semillas en comparación con los sitios conservados (Flores, 2000). La remoción de semillas por hormigas en dichos hábitats afecta la dinámica poblacional de la comunidad vegetal al limitar o favorecer el establecimiento de especies particulares (Leal *et al.*, 2013), por ello analizar esta interacción en zonas perturbadas resulta fundamental.

Debido a la complejidad de la REPSA, se han realizado varios estudios asociados a su dinámica y diversidad (Lot y Cano-Santana, 2009). Se tiene documentada la diversidad de aves, hormigas y mamíferos presentes en la REPSA (Lot y Cano-Santana, 2009; Ríos-Casanova, *et al.*, 2017). Hasta el momento se tienen datos de dispersión de semillas por el conejo castellano, *Sylvilagus floridanus* en la comunidad vegetal de la reserva (Glebskiy, 2019).

Sin embargo, no se tienen datos sobre las semillas u otras partículas que pueden ser removidas por otros grupos como las hormigas. El único trabajo previo que se encuentra disponible de la interacción hormiga-planta en la REPSA, señala

que 10 especies de hormigas se encuentran interactuando con plantas en búsqueda de fuentes de carbohidratos (Valentín, 2015).

La REPSA presenta una marcada estacionalidad ya que tiene dos temporadas bien diferenciadas, la de lluvias que va de junio a octubre, y la de sequía que abarca de noviembre a mayo (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). Se ha visto que la biomasa vegetal disponible en el sitio, varía dependiendo de la estación, siendo la temporada de lluvias donde se da el mayor incremento (Cano-Santana, 1994). Respecto a los patrones de fructificación de la comunidad vegetal de la REPSA, se ha señalado que ésta se presenta para la mayor parte de las plantas, al final de la temporada de lluvias (septiembre y octubre) y al inicio de la época de sequía (noviembre y diciembre). Por lo cual se sabe que en dichos periodos existe una mayor disponibilidad de semillas para consumo de diferentes organismos (César-García, 2000).

Hasta el momento se conoce que en la REPSA habitan 37 especies de hormigas, de las cuales ocho son granívoras y al menos 16 son omnívoras, por lo que éstas podrían estar removiendo semillas potencialmente (González, 2017; Ríos-Casanova *et al.*, 2017), aunque no se tienen datos de esta posible interacción.

Dorymyrmex insanus es una especie omnívora que puede remover semillas de Asteraceae y Papaveraceae (Carney *et al.*, 2003; Alba-Lynn y Henk, 2010). Además, se sabe que pueden remover otras partículas de forma común, como lo son algunos restos vegetales (hojas, ramas, raíces) (Cuezzo y Guerrero, 2012). Aunque no se sabe con exactitud el uso que se les da, podría ser que estas partículas sean impregnadas con hidrocarburos los cuales funcionan para el reconocimiento de nidos (Grasso *et al.*, 2005; Lenoir *et al.*, 2009). Por otra parte, se ha observado que estas hormigas actúan como depredadoras, y atacan frecuentemente a diferentes grupos de invertebrados o bien, pueden llegar a consumir carroña de algunos vertebrados (Hung, 1974; Nickerson, 1976) principalmente durante la época reproductiva, en la cual requiere de mayores cantidades de proteína (Trager, 1988; Cares *et al.*, 2003).

Esta hormiga está presente en la REPSA y sus nidos son fácilmente identificables, pues forma basureros que rodean la entrada al nido, lo cual facilita el estudio de las partículas que remueve (obs. pers.). No obstante, no sé sabe si *D. insanus* tiene algún papel en la remoción de semillas en la REPSA, ni los efectos que puede tener la remoción sobre la germinación.

Debido a que la REPSA representa un área natural urbana, consideramos importante saber si la remoción de semillas por hormigas está presente en el sitio. Por ello, en el presente estudio se realizó un análisis para determinar si la hormiga *D. insanus* se encuentra removiendo semillas y otras partículas en la REPSA, mediante el análisis del basurero que se encuentra alrededor del nido. Para lograr esto, primero se realizó la caracterización de los nidos y de los basureros asociados. También se exploró el posible cambio en la composición de semillas presentes en sus nidos, entre las dos temporadas contrastantes de la REPSA (lluvia y sequía). Finalmente, se realizaron pruebas para comparar la tasa de germinación de las semillas de la especie más abundante y frecuente en los basureros de los nidos y las colectadas directamente de individuos en pie de dicha especie. En el presente estudio llamamos partículas a cualquier carga transportada por las hormigas y que fue depositada en los basureros.

Hipótesis

Las hipótesis que se formulan en esta tesis son las siguientes:

1. Dado que las hormigas omnívoras remueven semillas, se espera que, entre las partículas que *D. insanus* remueve, se incluyan semillas de diferentes especies.
2. Si la fructificación de las plantas se ve afectada por la estacionalidad, se espera una mayor diversidad de semillas en basureros de *D. insanus*, una vez que la temporada de lluvias ha pasado, ya que es la época en la que existe una mayor disponibilidad de recursos.
3. Dado que la manipulación de semillas por hormigas favorece la germinación, se espera que las semillas manipuladas por *D. insanus* tengan una tasa de germinación mayor que las provenientes directamente de plantas.

Objetivos

El objetivo general de esta tesis es conocer las partículas removidas por *Dorymyrmex insanus*, a través del análisis de la composición de los basureros presentes en sus nidos en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y conocer, el efecto que dicha remoción pudiera tener en la germinación de las semillas. Por otra parte, los objetivos particulares son los siguientes:

1. Describir la morfología externa de los nidos.
2. Conocer las especies de las semillas removidas por *D. insanus*.
3. Determinar las diferencias de partículas removidas entre temporadas durante un año.
4. Conocer el tamaño de las semillas removidas (largo y ancho) y con ello determinar la medida promedio que utiliza *D. insanus*.
5. Comparar la tasa de germinación de semillas provenientes de plantas en pie con las encontradas en los basureros de los nidos.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se desarrolló en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), ubicada al Suroeste de la Ciudad de México (19 °31´N, 99°19´O) (De la Fuente, 2005). El sitio presenta clima templado subhúmedo (García, 1988), con temperatura media anual de 15.5 °C y una precipitación promedio anual de 835 mm (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). La vegetación dominante es matorral xerófilo, y se presentan asociaciones con otras plantas. En la zona se ha documentado una riqueza taxonómica de hasta 340 especies vegetales (Rzedowski, 1954; Cano-Santana *et al.*, 2008). La búsqueda de nidos de *Dorymyrmex insanus* se realizó en la zona núcleo poniente de la reserva en donde se han detectado varios caminos internos (senderos), los cuales funcionan como acceso peatonal a diferentes puntos del sitio.

Sistema de estudio

Dorymyrmex Mayr (Figura 1) es uno de los géneros más diversos y complejos de la subfamilia Dolichoderinae, el cual presenta una distribución estrictamente americana en las regiones Neártica y Neotropical (AntWiki, 2020; Cuezco y Guerrero, 2012). *Dorymyrmex insanus* es una de varias especies conocidas como hormigas locas, por los movimientos rápidos y frenéticos que exhiben durante el forrajeo, esta especie prefiere anidar en áreas abiertas arenosas, aunque también es común encontrarla en caminos de paso u otras áreas con vegetación escasa (Cuezco y Guerrero, 2012). Las obreras tienden a ser muy activas, incluso en condiciones de calor extremo; de hecho, tienen mayor tolerancia al calor que otras especies con las que coexiste (Wilson, 1964; Cuezco y Guerrero, 2012). Es una especie omnívora que requiere de mucha energía para mantener las colonias, por lo que se les ha visto asociadas a nectarios extraflorales y en sus nidos se han encontrado algunas estructuras florales (Nickerson, 1976). Asimismo, se ha

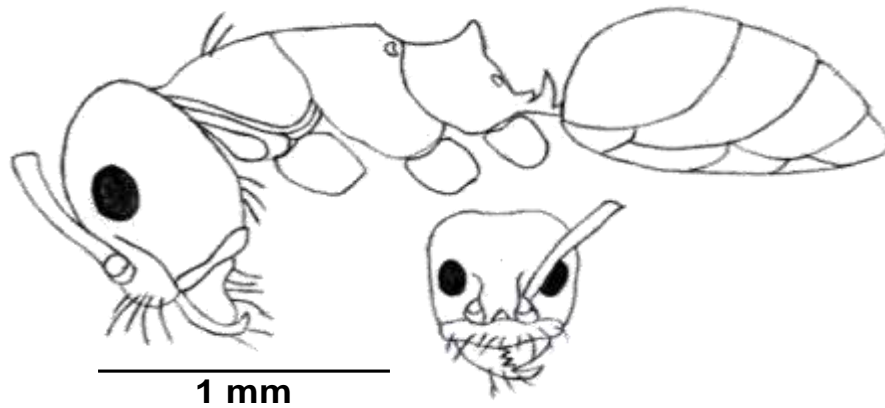


Figura 1. Esquema general de una obrera de *Dorymyrmex insanus*. Ilustración de Cecilia Salazar Reyes, modificado de AntWeb.org.

Caracterización de nidos y remoción de partículas

Para analizar las partículas que son removidas por *D. insanus*, se utilizó el estudio de los “basureros” o “pilas de descarte” que rodean al nido pues ya se ha demostrado que el estudio de los basureros es igual de eficiente que el método manual (quitar a las hormigas la carga que llevan en las mandíbulas) y el análisis de granarios (almacenes que se encuentran dentro del nido), además el análisis de los basureros, refleja de forma similar a los otros métodos, la composición y riqueza de partículas utilizados por las hormigas. Permite estudiar varios nidos simultáneamente y no es un método destructivo (Pirk, 2007; Pirk *et al.*, 2007)

Se realizaron 12 visita, aproximadamente mensuales (diciembre 2018 a febrero de 2020), al sitio de estudio para ubicar nidos de *D. insanus*. Una vez localizados, se midieron, con un vernier digital marca Steren, el diámetro del orificio de entrada al nido, el diámetro de la circunferencia que rodea la entrada del nido y

la altura del montículo. Asimismo, se colectaron ejemplares de las hormigas (10 organismos por nido) utilizando un aspirador entomológico, los cuales se almacenaron en frascos plásticos con etanol al 70% para su posterior identificación en el laboratorio. Para la selección de nidos de *D. insanus*, se verifico que los nidos estuvieran activos (que presentaran entrada y salida de hormigas).

En 10 nidos encontrados, se colectaron las partículas removidas por las hormigas a sus basureros. Para ello, y con la finalidad de abarcar todas las áreas del basurero, el exterior de cada uno de los nidos fue dividido en cuatro ejes correspondientes a los puntos cardinales (N, S, E, O). En cada punto se tomaron muestras de material presente en los basureros utilizando como medida una cuchara cafetera de 5 ml de capacidad (Andersen *et al.*, 2000).

Para la separación de material orgánico se siguió el método de Malone (1967), el cual consiste en el uso de varias sales que permiten, por flotación, la separación de materia orgánica de la inorgánica. Los desechos flotantes son extraídos de la solución utilizando un tamiz y son colocados en hojas de papel para su secado a temperatura ambiente (Apéndice 1).

El material, una vez separado y analizado, se dividió en tres categorías: a) semillas, b) invertebrados y c) partes vegetales (raíces, ramas, hojas). En este trabajo se usará el término “semilla” para hacer referencia a la unidad reproductiva completa más pequeña de una planta removida por las hormigas, aunque en ocasiones se trate de frutos, tales como los aquenios de las asteráceas.

Las semillas se cuantificaron y determinaron a nivel de familia, género y, en los casos que fue posible, a nivel de especie con la ayuda del trabajo de Castillo-Argüero *et al.*, (2002) y con apoyo del personal del banco de semillas de la Unidad de Biotecnología y Prototipos (UBIPRO) de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

Con el fin de analizar las características de las semillas, una vez que fueron identificadas, se fotografiaron utilizando un microscopio estereoscópico. Las

imágenes obtenidas se procesaron con el programa Motic Images Plus 3.0 y para cada semilla se midió el largo y ancho mayor (Figura 2).

Para aquellas diásporas que presentaban aristas o vilano, la medición del largo de la semilla no considero a dichas estructuras ya que en muchos casos estas proyecciones se encontraban incompletas. Por lo anterior, para la medida del largo se consideró únicamente la longitud del eje mayor (Núñez-Colín *et al.*, 2011; Figura 2). Para conocer el peso de las semillas, se utilizó como referencia la información disponible en la base de datos Millenium Seed Bank (<https://data.kew.org/sid/>).

Pruebas de germinación

Para examinar los posibles efectos de la remoción por hormigas sobre la germinación de semillas, se llevaron a cabo pruebas de germinación en dos tratamientos. Estas pruebas se hicieron, con la finalidad de conocer si la manipulación ejercida por *D. insanus* modifica el porcentaje de germinación o el número de semillas infectadas por hongos, en comparación con aquellas provenientes directamente de plantas en pie. En ambos tratamientos se seleccionaron semillas de tamaño similar v que no presentaron daños o falta de alg

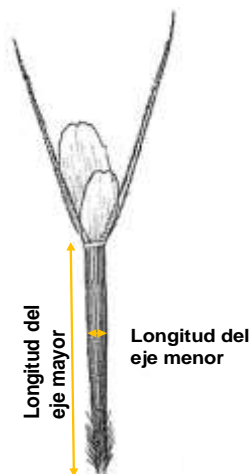


Figura 2. Medidas tomadas en las semillas (aquenios) de *Tagetes micrantha* Cav. Modificado de Villarreal-Quintanilla, (2008).

Se llevó a cabo la identificación de la especie vegetal de donde proviene la semilla más abundante en los basureros de *D. insanus* y se identificaron ejemplares en pie, en la época de floración durante noviembre de 2019 para su posterior recolección en enero de 2020. Las semillas se recolectaron directamente de los frutos maduros disponibles (20 frutos de 10 ejemplares), los cuales se introdujeron en bolsas de papel de estraza para ser almacenados en condiciones de obscuridad para su posterior uso en los experimentos de germinación. Por su parte, para la recolección de semillas asociadas a los basureros de *D. insanus*, se colectaron muestras de la totalidad de nidos (n=10), siguiendo la técnica de análisis de basureros, las cuales fueron almacenadas en bolsas de papel glassine. Una vez en el laboratorio, las semillas se separaron de las muestras de forma manual con el uso del microscopio estereoscópico.

Para cada tratamiento, se utilizaron 20 cajas de Petri con gasa de algodón, colocando 10 semillas en cada caja (60 x 15 mm), para analizar un total de 200 semillas por tratamiento. Las cajas de Petri se mantuvieron en temperatura ambiente y con luz natural. La gasa de algodón fue humedecida con 5 ml de agua purificada para cada caja. Para evitar la pérdida de humedad en las cajas, se añadieron 2 ml de agua purificada a diario. Las semillas fueron monitoreadas diariamente durante 40 días para registrar el porcentaje de germinación. La germinación se registró una vez que la semilla experimento emergencia de la radícula (Fenner y Thompson, 2005).

Análisis de datos

Se hizo un listado de las especies a las que pertenecen las semillas presentes en los basureros de los nidos de *D. insanus*, así como la temporada en que fueron registradas (lluvia o sequía). Se utilizó la prueba de *U* Mann-Whitney para determinar si existían diferencias en la abundancia de semillas, restos vegetales e insectos en ambas temporadas (esta prueba se realizó para cada tipo de partícula)

utilizando el programa PAST 3.0 (Hammer et al., 2001). La diversidad de semillas existente para la temporada de lluvia y sequía, se evaluó utilizando el índice de diversidad verdadera de orden 1 (1D) correspondiente al exponencial del índice de entropía de Shannon (Jost, 2006), que fue calculado con el programa SPADE (Chao y Shen, 2010).

Se determinó la eficiencia del muestreo mediante curvas de acumulación de especies, usando los estimadores no paramétricos Chao 1 y ACE, los cuales se basan en datos de abundancia y permiten estimar el número de especies esperadas a través de las colectas realizadas. Ambos estimadores utilizan datos de especies raras en la muestra y tienen un buen desempeño cuando las muestras son pequeñas (Chazdon *et al.*, 1998; Hortal *et al.*, 2006). Las curvas se obtuvieron haciendo 200 iteraciones en el programa EstimateS, versión 9.1 para Windows (Colwell, 2011).

Se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para evaluar las partículas presentes en las temporadas de lluvia y sequía. Se utilizó la abundancia de especies en cada temporada para obtener una matriz de similitud de Bray-Curtis.

Para detectar las diferencias en la composición de las partículas presentes en los nidos en cada temporada de muestreo, se realizó un análisis de similitud ANOSIM y para conocer la contribución de cada especie a la similitud o disimilitud entre temporadas, se aplicó una prueba SIMPER. Estos análisis se calcularon mediante la distancia de Bray-Curtis.

Para conocer los patrones de distribución de la abundancia de las especies de semillas presentes en los basureros en cada temporada, se construyeron curvas de rango-abundancia. Para analizar la relación entre el tamaño de las semillas y su abundancia en los nidos, se hicieron correlaciones lineales. En ambos análisis, los datos de abundancia de las semillas obtenidas fueron transformados utilizando el logaritmo natural con la finalidad de disminuir la distancia entre los valores.

Para las pruebas de germinación se utilizó como variable de respuesta al porcentaje de semillas germinadas, el cual fue transformado mediante la función arcoseno $\sqrt{(\% \text{ de germinación} / 100)}$ (Hurtado *et al.*, 2012). La transformación de datos por arcoseno normaliza la distribución de datos y estabiliza las varianzas (Minitab, 2020). Con el fin de identificar si existían diferencias significativas entre la germinación de las semillas provenientes de los tratamientos de plantas en pie y las encontradas en nidos, se hizo una prueba de ANDEVA de un factor. Por su parte, se analizó la cantidad de semillas infectadas por hongos en diásporas manipuladas por hormigas (basureros) y las no manipuladas (provenientes de plantas en pie) y se aplicó una prueba de *t*. Todos los análisis antes descritos se llevaron a cabo con el programa PAST 3.0.

Resultados

Caracterización de los nidos y remoción de partículas

Los 10 nidos de *Dorymyrmex insanus* estudiados estuvieron asociados a senderos y se encontraron en zonas abiertas, alejadas de la vegetación que cubre los caminos por al menos 10 cm y con una incidencia alta de luz directa. Las entradas de los nidos tienen una forma circular, con un diámetro promedio de $1.3 \pm e. e. 0.11$ mm. Las entradas están rodeadas por piedras que forman una estructura cónica, correspondiente a los basureros. El diámetro del disco de los basureros fue de 37.05 ± 2.49 mm, mientras que su altura fue de 7.81 ± 0.61 mm; Figura 3).



Figura 3. Basurero de *Dorymyrmex insanus*. El círculo en color blanco representa la extensión del basurero.

Las semillas representaron el 50.55% de las partículas removidas, seguido por restos vegetales (49.09%) y por último los insectos (0.35%). De acuerdo a las pruebas de Mann-Whitney, el número de semillas removidas por nido en la época de sequía fue significativamente mayor en comparación con la temporada de lluvia ($Z = -2.078$, $P = 0.037$). Por su parte, el número de partes vegetales fue mayor para la temporada de lluvia ($Z = -3.743$, $P < 0.001$), en tanto que no hubo diferencia entre la cantidad de invertebrados presentes en ambas temporadas ($Z = -1.805$, $P = 0.071$).

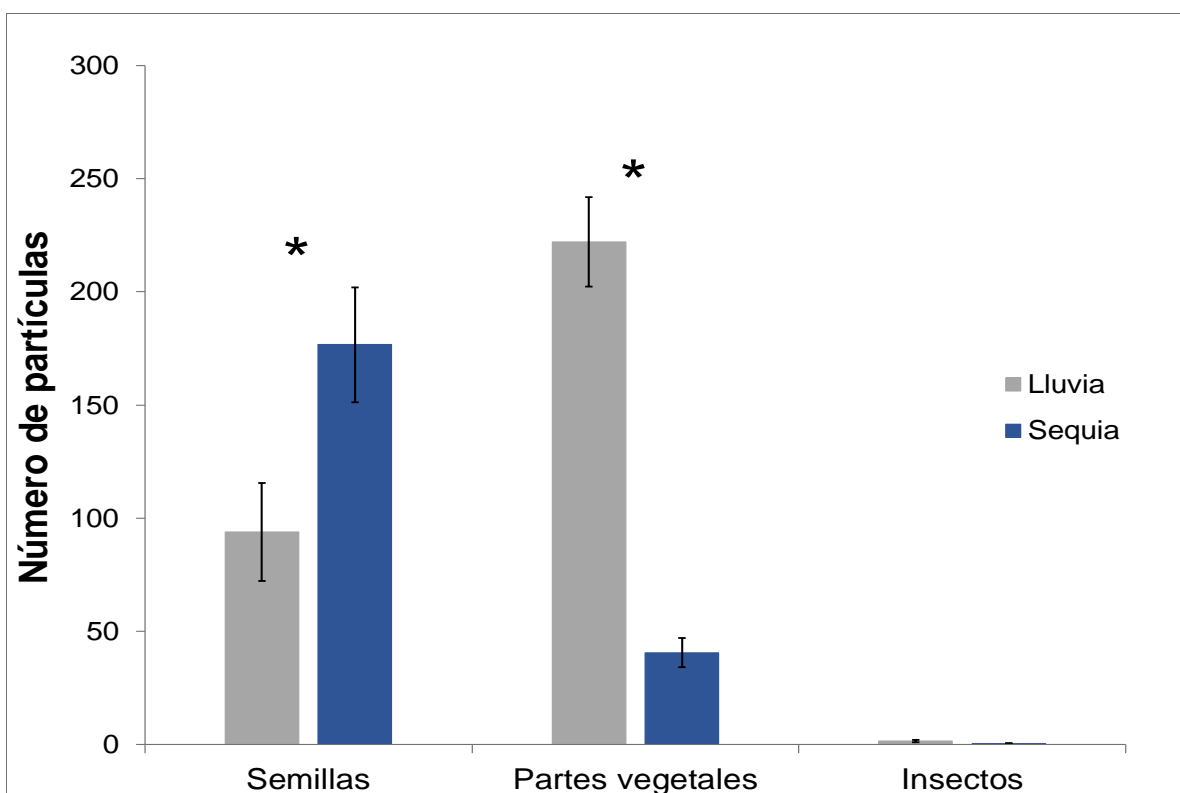


Figura 4. Número de partículas por nido (\pm E. E.) registradas en basureros de nidos de *Dorymyrmex insanus* en la temporada de lluvia y sequía. (* = diferencias significativas con una $P < 0.05$), $N = 10$.

Se encontraron en total 2705 semillas pertenecientes a 19 especies y a al menos 11 familias (una especie no pudo ser identificada ni a este nivel). La familia Poaceae presentó el mayor número de especies (cinco), seguido de Asteraceae (cuatro), mientras que las nueve familias restantes presentaron solo una especie.

Las semillas de al menos nueve especies se presentaron en la época de lluvias y la de sequía, de ellas *Tagetes micrantha* Cav. (Asteraceae), fue registrada en todos los meses de muestreo; en contraste, las semillas de seis especies se presentaron únicamente en la época de lluvia y cuatro fueron exclusivas de la temporada de sequía (Cuadro 1).

Respecto a otras partículas, se registraron restos vegetales (hojas, ramas y raíces) y partes corporales de diferentes grupos de insectos, como Coleoptera, Formicidae (Hymenoptera), Hemiptera y Orthoptera. La mayor cantidad de restos de Hymenoptera corresponden a cabezas de la hormiga *Solenopsis geminata*, las cuales fueron más abundantes durante la temporada de lluvia.

Los valores del índice de diversidad verdadera de orden 1 (1D), mostraron una diferencia entre las temporadas de lluvia y sequía, el valor para la temporada de lluvias fue mayor (3.97) comparado con la temporada de sequía (2.67), lo cual nos indica que en la temporada de lluvia se presentan al menos dos especies más que en la temporada de sequía.

Respecto a las curvas de acumulación de especies, los índices de Chao 1 y ACE muestran que se logró coleccionar entre 79 y 67 % de tipos de partículas esperadas por el modelo. En ambas curvas, calculadas y observadas se puede apreciar que éstas se encuentran lejos de llegar a la asíntota (Figura 5).

La curva de rango-abundancia muestra que, durante la temporada de lluvia, las partículas dominantes fueron restos vegetales, en segundo lugar, semillas de *T. micrantha* y en tercer lugar las de *Verbena carolina* L. En contraste, las partículas raras fueron semillas de *Panicum* sp., morfoespecie 4, y *Solanum* sp., así como Hemiptera y “tórax de ortóptero” al presentarse solo un espécimen para cada uno. Durante la sequía, las partículas dominantes fueron las semillas de *T. micrantha*, seguida por “restos vegetales” y semillas de *V. carolina*. Además, se registraron cuatro partículas raras con un solo ejemplar de cada una: semillas de *Echeveria gibbiflora* DC., *Bulbostylis capillaris* (L.) C.B. Clarke, *Oxalis corniculata* L. y de la morfoespecie 5 (Figura 6).

De acuerdo al análisis NMDS, se formaron dos grupos: uno correspondiente a la temporada de lluvia y otro a la de sequía (Figura 7). El análisis de similitud ANOSIM, indicó una diferencia significativa entre la composición de partículas presentes en las temporadas de lluvia y sequía ($R = 0.75$; $P = 0.0001$). De acuerdo a la prueba de SIMPER, la diferencia en la composición entre temporadas fue de 64.99 %. Las partículas que contribuyeron mayormente a la disimilitud entre temporadas corresponden a restos vegetales (51.63 %), y semillas de *T. micrantha* (28.75 %) y *V. carolina* (8.47 %).

Cuadro 1. Familias y especies de las semillas encontradas durante cada mes de muestreo en los basureros de nidos de *Dorymyrmex insanus* en la REPSA. Amarillo= sequía, Azul= lluvia.

	2018			2019					2020				
	Dic	Mar	Abr	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	
Asteraceae													
<i>Bidens aurea</i> (Aiton)	■			■							■		
<i>Dyssodia papposa</i> (Vent.) Hitchc									■		■		
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav.	■		■							■		■	
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	■			■								■	
Convolvulaceae													
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth				■									
Crassulaceae													
<i>Echeveria gibbiflora</i> DC.				■									
Cyperaceae													
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B. Clarke				■		■							
Fabaceae													
<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	■				■						■		
Onagraceae													
Onagraceae Morfoespecie 1	■			■				■		■			
Oxalidaceae													
<i>Oxalis corniculata</i> L.				■		■							
Poaceae													
<i>Panicum</i> sp.				■									
<i>Paspalum</i> sp.				■									
Poaceae Morfoespecie 2	■			■									
Poaceae Morfoespecie 3	■												
Poaceae Morfoespecie 4				■									
Portulacaceae													
<i>Portulaca pilosa</i> L.						■							
Solanaceae													
<i>Solanum</i> sp.				■									
Verbenaceae													
<i>Verbena carolina</i> L.	■		■								■		
Otros													
Morfoespecie 5	■												

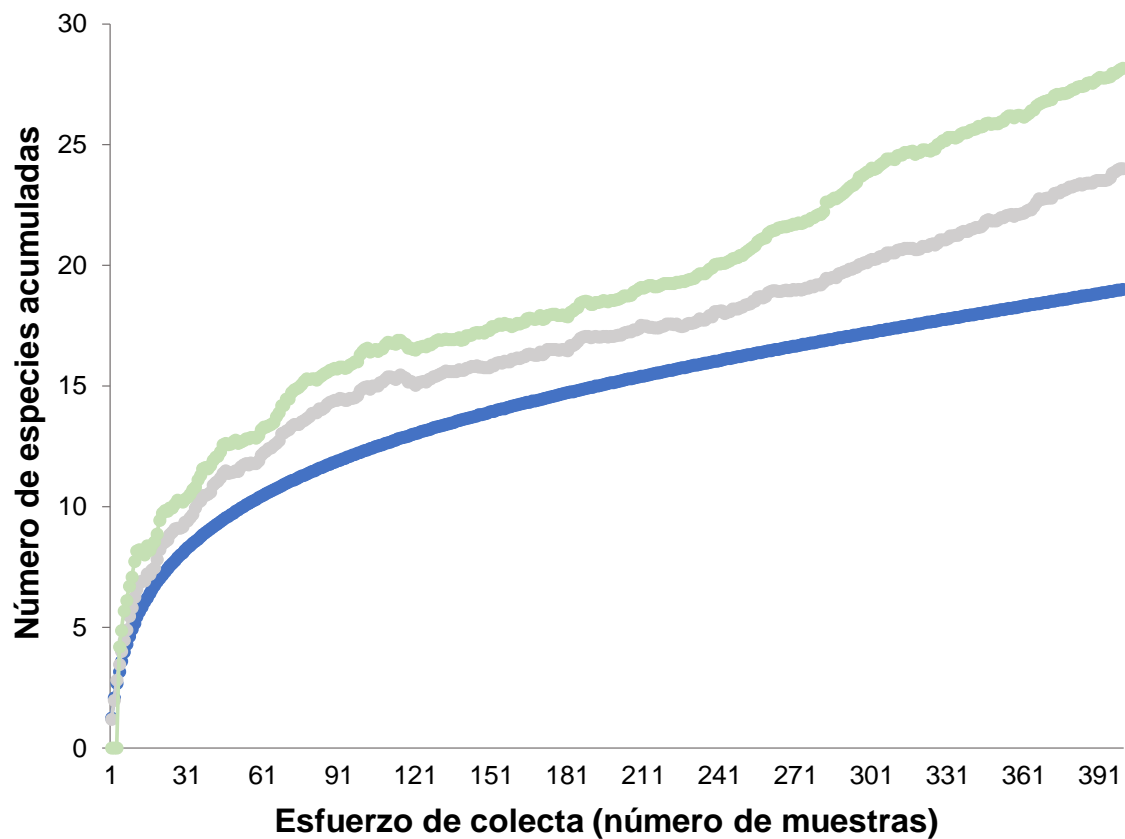


Figura 5. Curva de acumulación de especies de semillas presentes en nidos de *Dorymyrmex insanus* en la REPSA. Los puntos azules indican la curva de especies observadas, los puntos grises la curva esperada con índice Chao 1 y los puntos verdes la curva esperada con índice ACE.

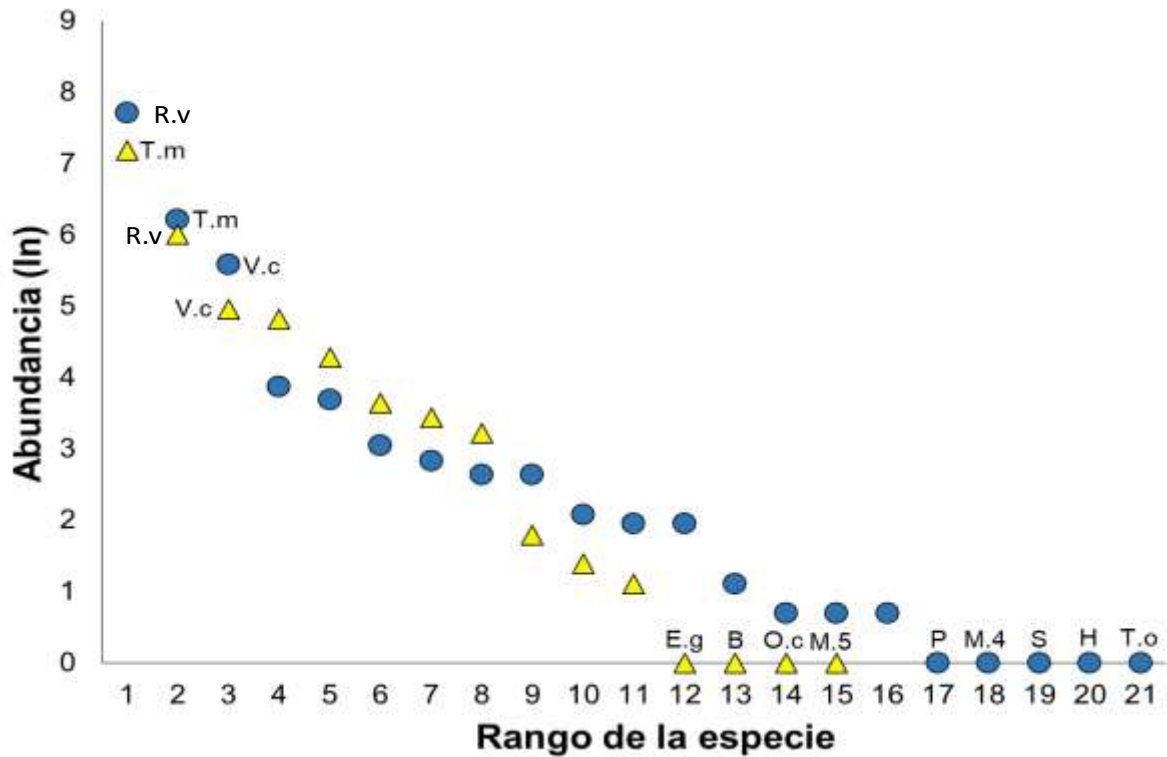


Figura 6. Curva de rango-abundancia para las partículas removidas por *Dorymyrmex insanus* en la REPSA. Los triángulos representan a la temporada de sequía y los círculos a la de lluvia. T.m= *Tagetes micrantha*, V.c.=*Verbena carolina*, E.g.=*Echeveria gibbiflora*, B.c.=*Bulbostylis capillaris*, O.c.=*Oxalis corniculata*, M.5= morfoespecie 5, R.v.= restos vegetales, P= *Panicum* sp., M.4.= morfoespecie 4, S= *Solanum* sp., H= hemiptera, T.o.= tórax ortóptero.

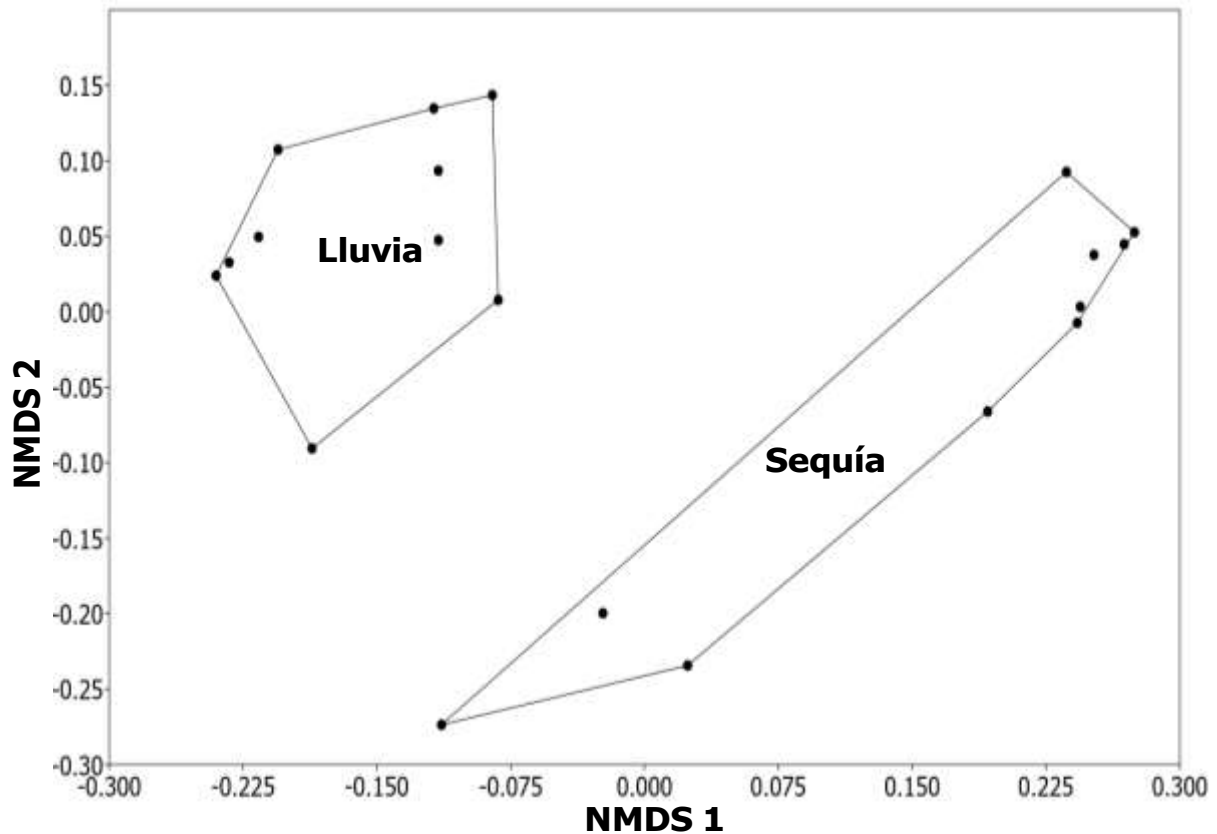


Figura 7. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para las partículas removidas por *Dorymyrmex insanus*. Los polígonos representan las temporadas de muestreo.

Características físicas de las semillas

El tamaño de las semillas fue muy variable. Su ancho varió, de 0.3 (en *E. gibbiflora*) a 1.08 mm (en *B. aurea* Aiton) (Figura 8), mientras que su largo varió entre 0.45 (en *B. capillaris*) y 10.53 mm (en *B. aurea*) (ver Figura 9). El peso de las semillas, de acuerdo con la base de datos *Millenium Seed Bank*, varió entre 0.01 (en *E. gibbiflora*) y 27.5 mg (en *I. purpurea* (L.) Roth) (solo se encontraron datos para 11 especies).

Con respecto a las dos semillas más abundantes, las semillas de *T. micrantha* presentaron un ancho promedio de 0.73 mm y largo de 8.51 mm, mientras que *V. carolina* tuvo un ancho de 0.94 mm y 2.22 mm de largo (Figura 8 y 9). En relación a su peso, se tuvieron valores de 0.76 g y 0.5 g para *T. micrantha* y *V. carolina* respectivamente.

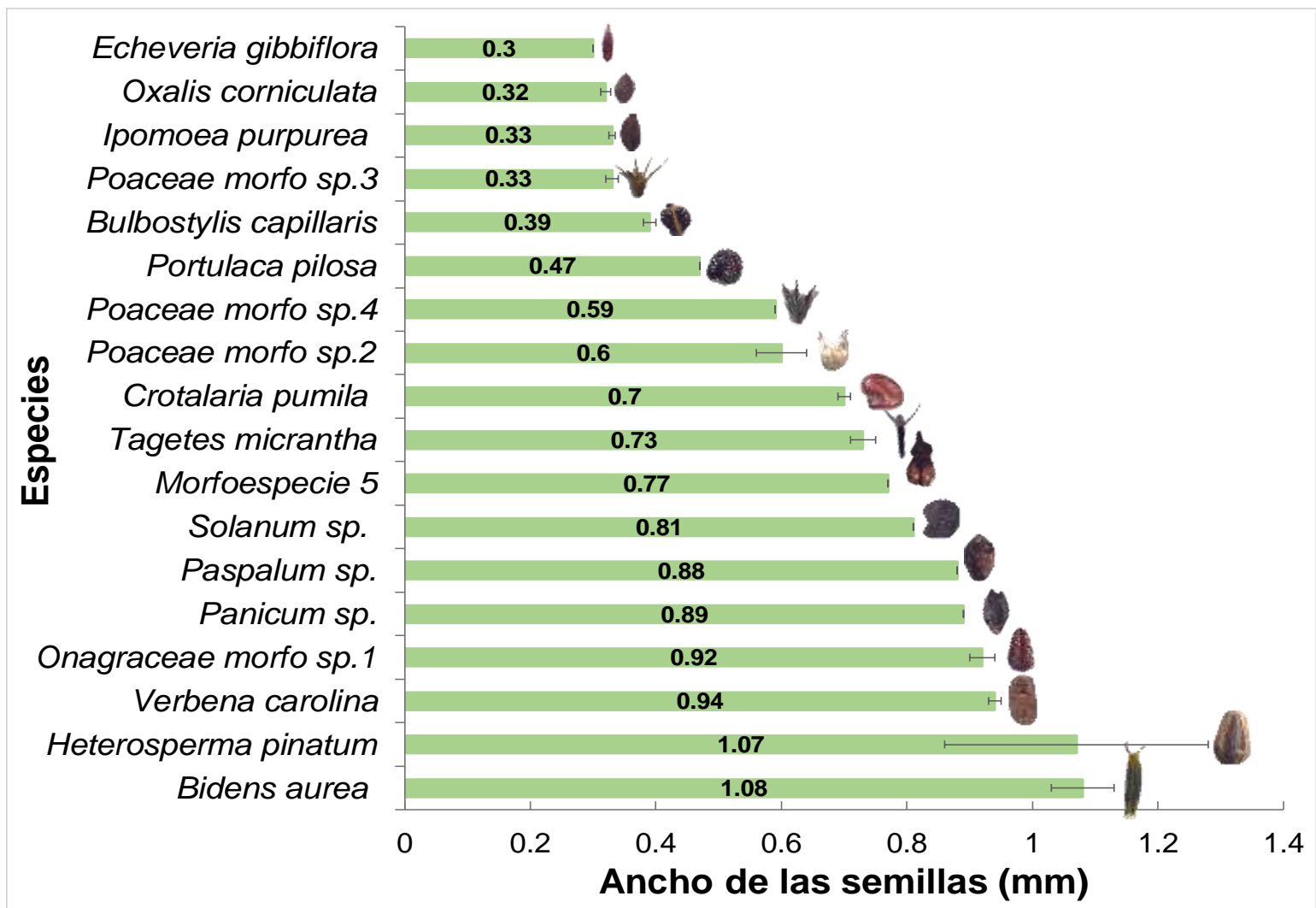


Figura 8. Ancho promedio \pm E. E. de las semillas encontradas en los basureros de los nidos de *Dorymyrmex insanus*.

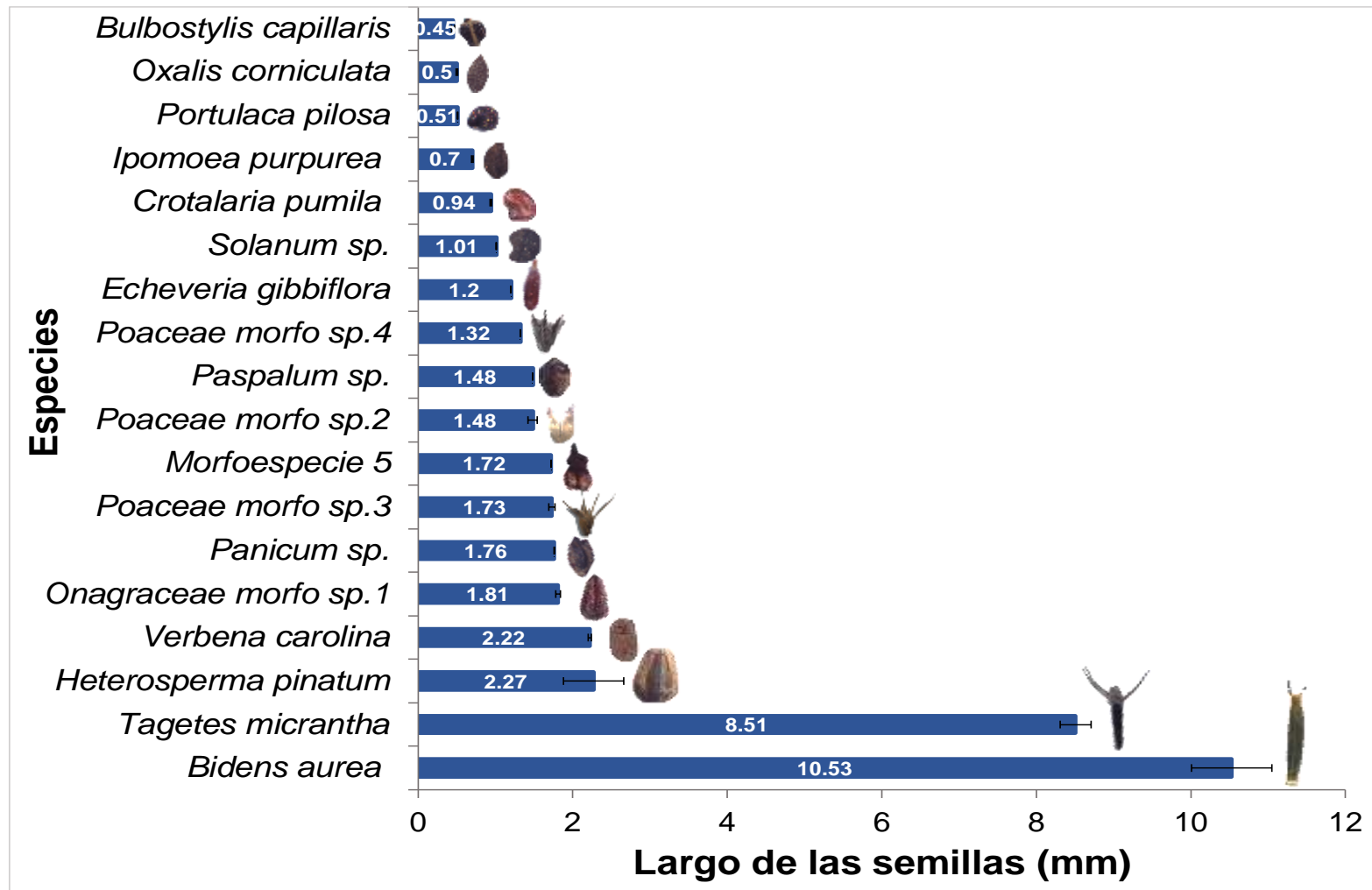


Figura 9. Largo promedio \pm E. E. de las semillas registradas en los basureros de *Dorymyrmex insanus*.

No se encontró correlación significativa entre el ancho de las semillas, y el peso de las mismas con su abundancia (ln) en los basureros de *D. insanus* (ancho: $R^2 = 0.06$, $P = 0.28$; peso: $R^2 = 0.002$, $P = 0.80$). Sin embargo, al relacionar el largo de las semillas y su abundancia (ln), se obtuvo una correlación positiva y significativa ($R^2 = 0.24$, $P = 0.02$; Figura 10).

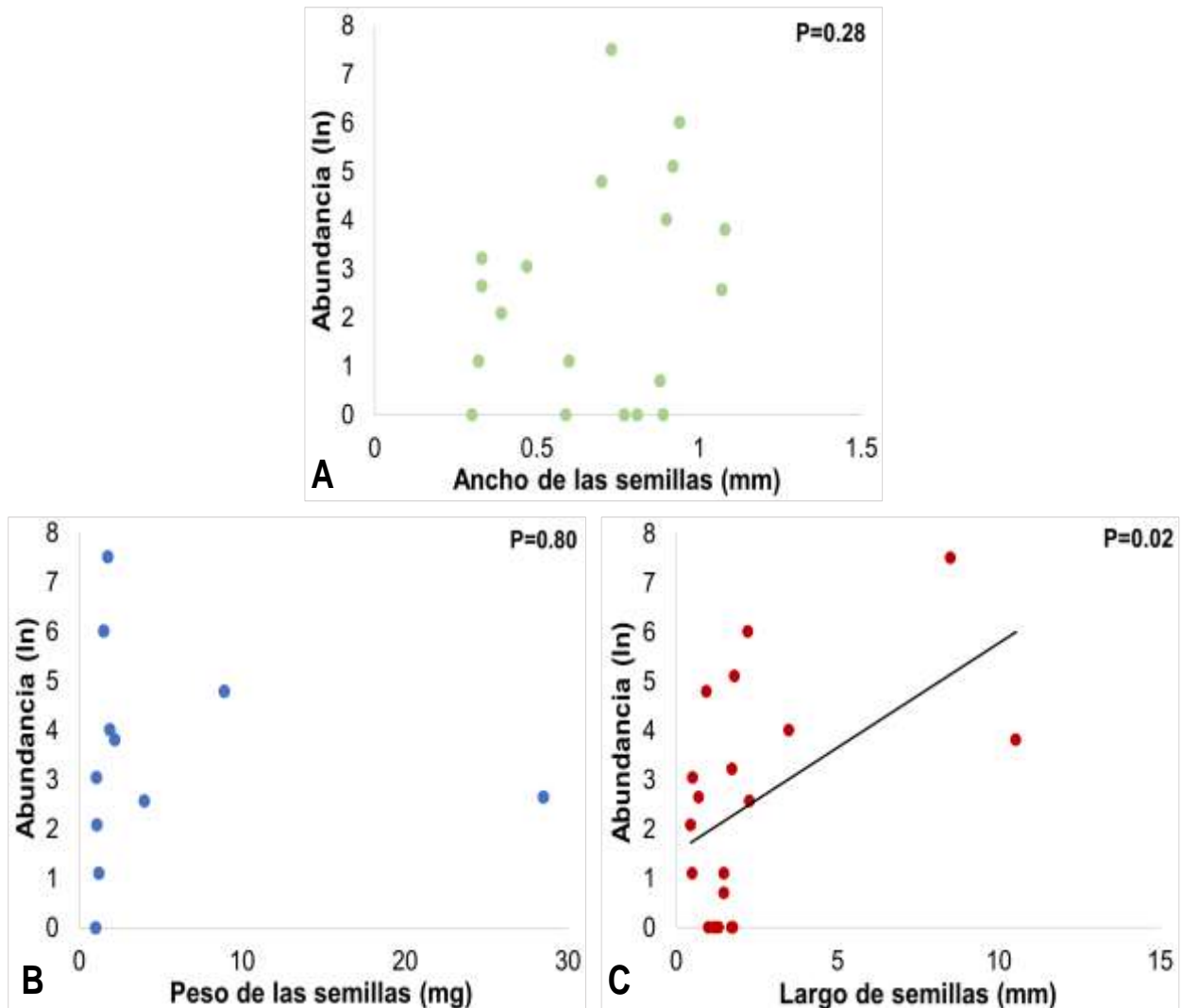


Figura 10. Relación entre la abundancia de semillas encontradas en los nidos de *D. insanus*, con sus características físicas. A) ancho, B) peso y C) largo.

Germinación de semillas de *Tagetes micrantha*

Las semillas de *T. micrantha* estuvieron presentes en los nidos de *D. insanus* durante todo el estudio. La frecuencia más baja de esta semilla fue del 70% en julio, agosto y diciembre del 2019 (Cuadro 2). En cuanto a su abundancia relativa, ésta varió entre 20.9% (septiembre) a 90% (marzo) (Cuadro 2).

Las semillas de *T. micrantha* manipuladas por hormigas registraron una significativa mayor fracción de germinación (0.47 ± 0.039) que las provenientes directamente de las plantas en pie (0.27 ± 0.031 ; $F = 16.16$, g.l.= 1, 39, $P = 0.0002$; Figura 12). Entre las semillas no germinadas, se presentó significativamente una



Figura 11. Semillas germinadas de *T. micrantha*. A) manipuladas por hormigas y b) provenientes de plantas.

Cuadro 2. Frecuencia de nidos con *Tagetes micrantha* (% de nidos; n = 10) y abundancia relativa (% de semillas) de *T. micrantha* en los nidos de *Dorymyrmex insanus* en la REPSA durante los meses de estudio. Datos de diciembre de 2018 a febrero de 2020.

	2018			2019						2020		
	Dic	Mar	Abr	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb
Frecuencia (%) N = 10	100	100	100	90	70	70	70	80	80	70	90	80
Abundancia (% de partículas; N = 2705)	81.9 (211)	90.0 (252)	74.0 (247)	62.9 (259)	43.6 (119)	42.7 (194)	20.8 (125)	72.3 (242)	67.0 (580)	69.6 (198)	80.6 (155)	69.9 (123)

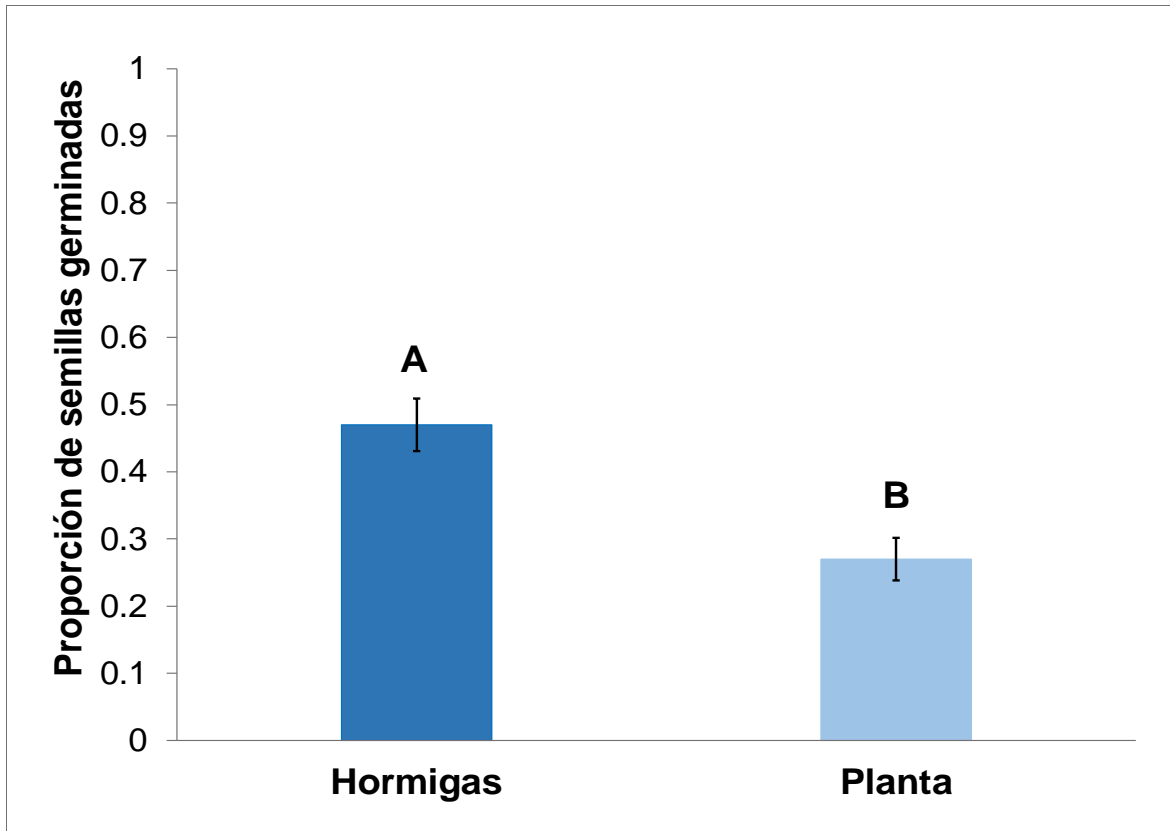


Figura 12. Fracción promedio (\pm E. E.) de semillas de *T. micrantha* germinadas a los 40 días provenientes de los basureros de los nidos de *Dorymyrmex insanus* o directamente de frutos maduros de las plantas. Letras diferentes denotan diferencias significativas. ANDEVA de una vía; $F = 16.16$, g.l.= 1, 39, $P < 0.05$.

El tiempo de inicio de la germinación de las semillas de *T. micrantha* fue similar para las provenientes de basureros y de plantas en pie, ya que éstas presentaron emergencia de la radícula a partir del día 2 y 3 respectivamente (Figura 13). Asimismo, el mayor número de semillas germinadas en los basureros, ocurrió en el día 3, mientras que en las provenientes de las plantas en pie ocurrió un día más tarde. Las semillas de plantas en pie dejaron de germinar en el día 12, en tanto que las depositadas en los basureros lo hicieron hasta el día 24 (Figura 13).

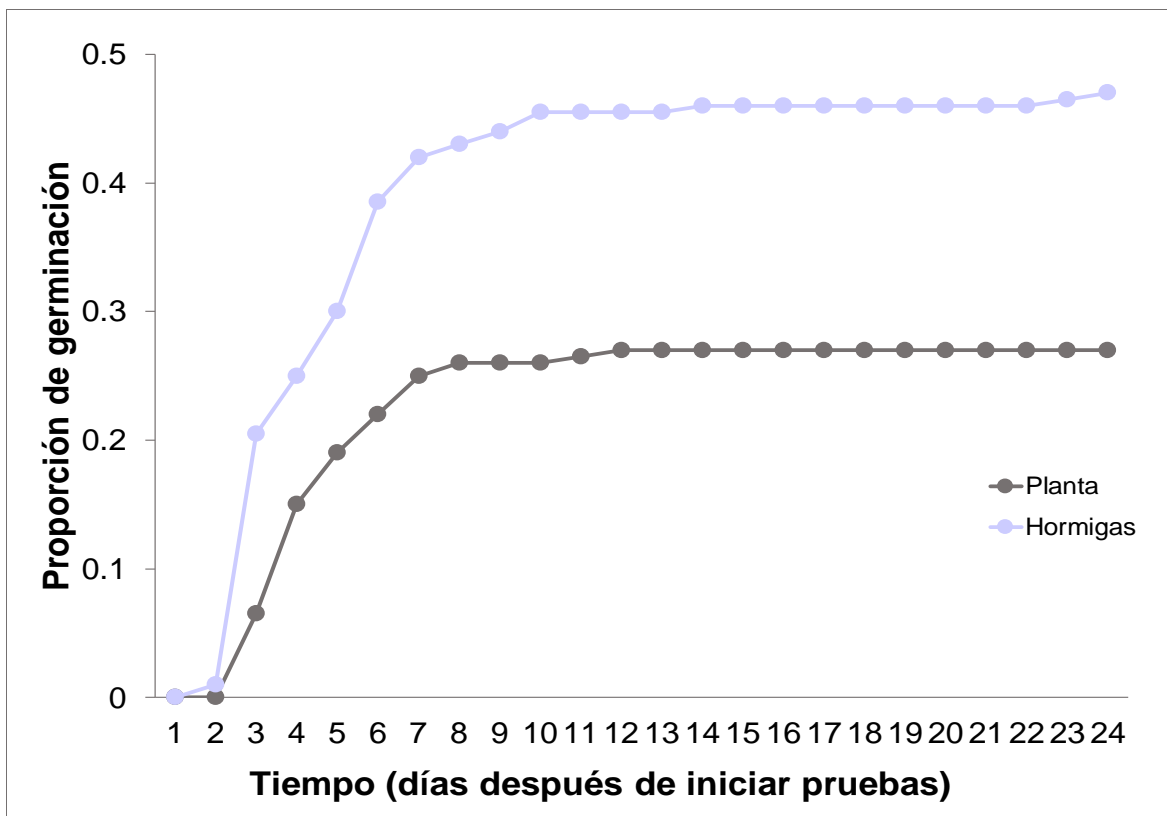


Figura 13. Patrón de germinación de semillas de *Tagetes micrantha* recogidas en plantas en pie (Planta, puntos y línea oscuros) y obtenidos de basurero de *Dorymyrmex insanus* (Hormigas, punto y línea claros) durante 24 días.

Discusión

En el presente estudio se registraron una gran variedad de partículas en los basureros de *D. insanus*, entre las que se encuentran, como se espera en una especie omnívora, insectos, restos vegetales, y semillas de 19 especies de plantas (Cuadro 1), lo cual corrobora nuestra hipótesis. También se registraron diferencias en la diversidad de partículas depositadas en los basureros entre temporadas de muestreo, pues en la época de lluvia se obtuvo el mayor valor de este parámetro (Figura 4). Además, se encontró una mayor tasa de germinación en las semillas provenientes de los basureros de los nidos, con respecto a las de las plantas en pie (Figura 12).

Las semillas encontradas con mayor frecuencia en nidos de hormigas granívoras y de especies omnívoras pertenecen a las familias Asteraceae y Poaceae (Cuadro 1) (Andersen *et al.*, 2000; Lai *et al.*, 2018; Pirk y López de Casenave, 2011). Esto concuerda con los resultados obtenidos en el presente estudio, ya que la mayor cantidad de especies asociadas a basureros de *D. insanus* pertenecieron a estas familias de plantas. Por otro lado, la mayor parte de las especies presentes en la REPSA, pertenecen a las familias Asteraceae (27.85%), Poaceae (6.89%) y Fabaceae (5.30%) (César-García, 2002), lo cual podría ser una explicación de la preferencia de las hormigas por estas familias de plantas.

Muchas especies vegetales de la REPSA fructifican en los dos últimos meses de la temporada de lluvia (septiembre y octubre) y al comienzo de la temporada de sequía (noviembre) (Castillo-Argüero *et al.*, 2009). Esto podría ser una explicación de la diversidad de semillas presentes en nidos de *D. insanus*, la cual fue mayor durante la época de lluvias en contraste con la de sequía. Además, las especies que se presentaron exclusivamente en las temporadas de lluvia (*Ipomoeae purpurea*, *Panicum* sp., *Paspalum* sp., *Portulaca pilosa*) y de sequía (*Echeveria gibbiflora*), tienen correspondencia con su época de fructificación y de remoción por *D. insanus*, según datos de César-García (2002).

Las características morfológicas de los nidos de *D. insanus*, así como su ubicación espacial coinciden con las descripciones previas, en las cuales se señala que los nidos de esta especie se establecen en zonas secas y abiertas, en lugares con poca cobertura vegetal y alta temperatura del suelo (Cuezzo y Guerrero, 2012). También se corroboró que rodeando el orificio de entrada de cada uno de los nidos presenta un montículo asemejando un cráter como ya había sido descrito previamente, al cual se le denomina “basurero” (Cuezzo y Guerrero, 2012; AntWiki, 2020).

En los basureros se presentaron partes corporales de diferentes grupos de insectos, como Coleoptera, Formicidae (Hymenoptera), Hemiptera y Orthoptera, lo cual es concordante, en lo general, con el trabajo realizado por Hung (1974). En este estudio Hung, registró partes desmembradas de Hemiptera, Coleoptera y Formicidae en los nidos de *D. insanus*. También encontró cabezas, de al menos siete especies de hormigas (Formicidae): *Crematogaster ashmeadi*, *D. insanus*, *Monomorium minimum*, *Nylanderia parvula*, *Pheidole metallescens*, *Solenopsis invicta* y *S. molesta*, mientras que en el presente estudio se registraron cabezas de *S. geminata* en los basureros de *D. insanus*. En trabajos previos se sugiere que la depredación que ejerce *D. insanus* sobre *S. geminata*, se debe principalmente a la competencia por sitios de anidación y forrajeo (Hung, 1974; Nickerson *et al.*, 1975; Smith, 1965).

La mayor cantidad de restos (cabezas) de *S. geminata* se encontraron en la temporada de lluvias, como otros trabajos lo han señalado (Hung, 1974, Nickerson *et al.*, 1975, Nickerson, 1976). Las observaciones indican que las obreras de *D. insanus* llevan los cuerpos a sus nidos, donde son desmembrados y las cabezas son colocadas en los basureros.

En estudios realizados previamente en otras localidades se ha encontrado que *D. insanus* remueve semillas de *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) en la Reserva Natural de Torrey Pines, California, Estados Unidos (Carney *et al.*, 2003), así como de *Carduus nutans* (Asteraceae) en el Área Natural Protegida de Fort Collins, Colorado, Estados Unidos (Alba-Lynn y Henk, 2010). Las semillas de estas

especies de plantas carecen de eleosomas, pero presentan arilos, los cuales resultan atractivos como fuente alimenticia y actúan como una proyección que facilita su transporte, lo cual coincide con lo dicho en trabajos previos en los que se sugiere que las hormigas tienen preferencia por semillas alargadas y con proyecciones que posibilitan su manejo (Pulliam y Brand, 1975; Ríos-Casanova *et al.*, 2012). Hasta antes de este trabajo, no existía en la literatura información sobre la remoción de semillas de *T. micrantha* (Asteraceae) por hormigas. Una posible explicación de la frecuencia elevada de semillas de *T. micrantha* en nidos de *D. insanus*, puede ser que estas semillas presentan proyecciones que podrían permitir el transporte de las diásporas.

Un factor que afecta la preferencia de las hormigas por sus recursos, es el contenido nutricional (Kelrick *et al.*, 1986). En diferentes estudios se ha señalado la preferencia de las hormigas por alimentos que presentan ácido oleico y ácido palmítico, los cuales estimulan la respuesta de forrajeo y favorecen la remoción de semillas que presentan dichos compuestos (Boulay *et al.*, 2006; Turner y Frederickson, 2013). Se sabe que una especie de *Tagetes* (*T. minuta*) contiene ácidos grasos en sus semillas, en particular los ácidos palmítico, linoleico y linolénico (Rezaei *et al.*, 2018). Aunque en el presente estudio no se midieron variables químicas de las semillas, puede ser que *T. micrantha* presente alguno de estos ácidos grasos lo cual podría explicar su alta frecuencia en los nidos de *D. insanus*. Debido a ello consideramos importante que se realicen análisis químicos de los compuestos presentes en las semillas aquí registradas.

En este trabajo se encontró que las semillas acumuladas en los basureros de *D. insanus* son rechazadas para su consumo por parte de las hormigas. Una posible explicación de esto es el cambio en la preferencia de las hormigas acorde a la disponibilidad de recursos, tal como se ha encontrado en otros sistemas de estudio. Por ejemplo, en las hormigas *Pheidole* sp. y *Pogonomyrmex owyheeii* se encontró que remueven activamente semillas de diferentes plantas anuales, sin embargo, en años secos el suministro de éstas disminuye y existe un mayor porcentaje de semillas provenientes de plantas perennes (como los pastos), las cuales remueven

y almacenan (Willard y Crowell, 1965; Brieese y Macauley, 1981). Más tarde, cuando la disponibilidad de semillas de plantas anuales aumenta, las hormigas descartan los recursos antes colectados, por lo que se pueden encontrar semillas de pastos en los basureros y alrededor de sus nidos

La presencia de infecciones fúngicas en semillas altera la selección de este recurso por aves, hormigas y roedores ya que tienden a descartar las semillas infectadas una vez que las detectan a pesar de haberlas colectado y almacenado (Hammon y Faeth, 1992).

Por otra parte, se sabe que las hormigas remueven semillas, en función de la cantidad disponible de éstas. Así, si detectan un parche con recursos abundantes, pueden tratar de explorar esta fuente, aunque más tarde descubran que no son útiles para su consumo (Mull, 2003; Oliveras *et al.*, 2008). La hormiga omnívora *Tetramorium tsushimae* puede remover y almacenar semillas de *Oenothera biennis* (Onagraceae), *Portulaca oleracea* (Portulacaceae) y *Sporobolus fertilis* (Poaceae). No obstante, luego de unos días descarta las semillas de *P. oleracea* ya que presentan porcentajes bajos de proteína y ácidos grasos (Ohtsuka *et al.*, 2019). En el presente estudio, *D. insanus* descarto cantidades elevadas de *T. micrantha* y *V. carolina*. Las semillas de estas especies, podrían presentar alguna característica química que genera que las hormigas no utilicen el recurso y terminen por desecharlas.

En este trabajo, encontramos partes vegetales (ramas, raíces y restos de hojas) en basureros de *D. insanus*. Esto concuerda con datos previos en los cuales se reporta la remoción de restos vegetales por diferentes hormigas omnívoras (Brieese y Macauley, 1981). Aunque se desconoce el uso que se les da a estas partículas, se sugiere que pueden ser impregnadas con hidrocarburos que ayudan al reconocimiento de nidos (Lenoir *et al.*, 2009). Durante las observaciones en campo, pudimos percatarnos de que las obreras de *D. insanus* acarreaban piedritas, ramitas y raíces, mismas que mantenían en sus mandíbulas antes de colocarlas en los basureros, lo que podría indicar que rocían estas partículas con alguna secreción que funciona para reconocimiento de nidos.

En estudios de análisis de la correspondencia de las semillas que son removidas por hormigas y las presentes en basureros, en relación con las plantas que se encuentran en fructificación, se ha encontrado que las hormigas granívoras presentes en el Desierto Mojave en California, tienen preferencia por los recursos recientemente producidos durante la lluvia de semillas y evitan las diásporas que pueden estar parcialmente descompuestas de temporadas anteriores, por lo que se sugiere que existe una sincronía entre los recursos disponibles y los explotados por hormigas (Price y Joyner, 1997).

Por otra parte, puede existir una asincronía entre las semillas en fructificación y las removidas por hormigas, ya que, en el caso de *P. barbatus*, se reportó que tuvo preferencia por semillas de *Bouteloua aristidoides* (Poaceae), las cuales habrían fructificado al menos de 10 -11 meses antes del periodo en que fueron examinados los basureros (Gordon, 1993). Asimismo, la mayor parte de semillas recolectadas no provenían de la vegetación que se encontraba en fructificación. Por lo anterior, se considera que los basureros no son un reflejo de la fenología de las plantas, ya que las hormigas pueden coleccionar recursos producidos en temporadas anteriores. En el presente estudio se pudo observar que ocurre algo similar con *T. micrantha*, ya que su época de fructificación ocurre durante el último mes de lluvia (octubre) y sobre todo durante los meses de sequía (noviembre a enero). Sin embargo, sus semillas estuvieron presentes en ambas temporadas de muestreo. Una posible explicación a este hecho puede estar dada por la cantidad de semillas que es capaz de producir una planta, ya que una vez que las diásporas son dispersadas por factores mecánicos (aire y agua), se pueden formar parches que pueden ser forrajeados posteriormente por las hormigas, fuera de temporada, tal como lo encontraron Price y Reichman (1987) en una zona desértica de Arizona.

En este trabajo, encontramos que *D. insanus* tiene preferencia por las semillas de *T. micrantha* una de las especies de mayor tamaño. De acuerdo a Pirk (2007) ante la oferta de semillas de diferentes tamaños, las más grandes pueden ser preferidas por las hormigas, debido a que ofrecen mayores beneficios en términos de la cantidad de biomasa y nutrientes, lo cual podría asociarse a los

resultados obtenidos, no obstante, se necesitan análisis químicos de las semillas para corroborar esta idea. Por su parte, la especie *Dorymyrmex brunneus* es capaz de remover semillas de *Cnidoscolus quercifolius* (Euphorbiaceae) que exhiben una longitud promedio de 13.5 mm (Leal *et al.*, 2007), la cual es mayor a la longitud promedio de *T. micrantha* (8.51 mm). Aunque en el presente estudio *D. insanus* removió semillas de 10.53 mm (*Bidens aurea*), estas semillas no se encontraron entre las preferidas, lo cual podría indicarnos que *D. insanus* probablemente tiene un límite en el tamaño de las semillas que remueve preferentemente.

En el presente estudio, se encontró experimentalmente que las semillas de *T. micrantha*, las semillas encontradas con mayor frecuencia en los basureros, presentan mayor capacidad germinativa comparadas con aquéllas que provienen directamente de las plantas en pie. Ese resultado sugiere que la manipulación de *D. insanus* mejora las capacidades germinativas debido a que probablemente las escarifica mediante procesos físicos lo que permite que las diásporas sean más permeables al agua y al intercambio gaseoso (Traveset y Verdú, 2002). Sin embargo, las semillas recién cosechadas podrían presentar poca germinación debido a la inmadurez del embrión (Sandoval-Rangel *et al.*, 2018), por falta de escarificación o bien porque entran en latencia (Baskin y Baskin, 2014).

En condiciones en las que se ha puesto a germinar semillas con el sustrato de los montículos en invernadero, se ha identificado que el sustrato de los basureros de hormigas granívoras y omnívoras dentro del género *Dorymyrmex*, como *D. bicolor* y *D. brunneus*, es muy fértil (Leal *et al.*, 2007; Salazar-Rojas *et al.*, 2012). En estos estudios se ha encontrado que las muestras del suelo de los basureros contienen una alta disponibilidad de nutrientes, lo cual brinda una oportunidad mayor para la germinación de semillas. No obstante, la germinación in situ en los montículos no es posible, debido a que su suelo suele ser seco, lo cual disminuye la posibilidad de capturar los micronutrientes disponibles (Culver y Beattie, 1983; Dean *et al.*, 1997). A pesar de lo anterior, estas condiciones no han sido analizadas en los nidos de *Dorymyrmex insanus*, por lo que no sabemos cuál sea capacidad germinativa de semillas en dichos sitios.

Algunos efectos adicionales relacionados con la manipulación de semillas por diferentes hormigas omnívoras, incluyen la aplicación de sustancias antifúngicas (secretadas por las glándulas metapleurales) (Tarsa *et al.*, 2018; Ferreira *et al.*, 2019). Aunque no se analizó si *D. insanus* impregna con alguna secreción a las semillas con las que interactúa, en este trabajo se encontró que las semillas de *T. micrantha* provenientes directamente de la planta en pie, presentaron infecciones por hongos más frecuentemente en comparación con las depositadas en los basureros. Esto sugiere que las semillas depositadas en los basureros pudieron haber sido rociadas con alguna sustancia antifúngica, pero esta observación requiere ser corroborada.

Debido a que se carece de información con respecto a la distancia a la cual se trasladan las hormigas en busca de recursos, así como de la cantidad de nutrientes, metabolitos secundarios y de otras características físicas (dureza) que presentan las semillas registradas en el presente trabajo, se considera importante realizar estudios sobre *D. insanus* relacionados con esta temática, ya que la literatura que existe sobre su interacción con semillas es escasa.

Conclusión

En el presente trabajo, se registró por primera vez la presencia de partes vegetales, restos de insectos y 19 especies de semillas en nidos de *D. insanus*. Como se esperaba, hubo mayor diversidad de semillas removidas por esta especie al final de la época de lluvia, periodo en el cual existe un aumento considerable en la disponibilidad de recursos. Además, identificamos que la manipulación por *D. insanus* favorece la germinación de semillas de *Tagetes micrantha* presentes en los basureros. En general, se puede concluir que *Dorymyrmex insanus* a pesar de no ser granívora, es un elemento activo en la remoción de semillas de la REPSA, principalmente de la especie *T. micrantha*.

Referencias

- Alba-Lynn C, Henk S (2010) Potential for ants and vertebrate predators to shape seed-dispersal dynamics of the invasive thistles *Cirsium arvense* and *Carduus nutans* in their introduced range (North America). *Plant Ecol* 210:291-301
- Almeida FS, Mayhé-Nunes AJ, Queiroz JM (2013) The importance of Poneromorph ants for seed dispersal in altered environments. *Sociobiology* 60:229-235
- Álvarez-Espino R, Ríos-Casanova L, Godínez-Álvarez H (2016) Seed removal in a tropical North American desert: an evaluation of pre-and post-dispersal seed removal in *Stenocereus stellatus*. *Plant Biol* 19:469-474
- Agosti D, Majer JD, Alonso LE, Schultz TR (2000) *Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Andersen A, Azcárate FM, Cowie DI (2000) Seed selection by an exceptionally rich community of harvester ants in the Australian seasonal tropics. *J Anim Ecol* 69:975-984
- AntWeb. Versión 8.41. California Academy of Science, disponible en: <https://www.antweb.org>. Fecha de consulta: 16 de julio de 2020
- AntWeb. Versión 8.41. California Academy of Science, disponible en: <https://www.antweb.org/bigPicture.do?name=casent0005319&number=1&shot=h>. Fecha de consulta: 11 de agosto de 2020
- AntWiki. Disponible en: https://www.antwiki.org/wiki/Dorymyrmex_insanus. Fecha de consulta: 15 de agosto de 2020
- Azcárate FM, Arqueros L, Sánchez AM, Peco B (2005) Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbatulus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Funct Ecol* 19:273-283

- Azcárate FM, Peco B (2007) Harvester ants (*Messor barbarus*) as disturbance agents in Mediterranean grasslands. *J Veg Sci* 18:103-110
- Baskin CC, Baskin JM (2014) Seeds ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Elsevier, San Diego
- Beattie AJ, Hughes L (2009) Ant-plant interactions. En: Herrera CM, Pellmyr O (eds) Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Willey-Blackwell, Oxford, pp 211-247
- Boulay R, Coll-Toledano J, Cerdá X (2006) Geographic variations in *Helleborus foetidus* elaiosome lipid composition: implications for dispersal by ants. *Chemoecology* 16:1-7
- Briese DT, Macauley BJ (1981) Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Aust J Ecol* 6:1-19
- Buckley CB (1982) Ant-plant interactions: a world review. En: Buckley CB (ed) Ant-plant interactions in Australia. Dr. W. Junk Publishers, La Haya, pp 111-114
- Cano-Santana Z (1994) Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera:Acrididae) y productividad primaria neta en una comunidad xerófila. Tesis de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Cano-Santana Z, Castillo-Argüero S, Martínez-Orea Y, Juárez-Orozco S (2008) Análisis de la riqueza vegetal y el valor de conservación de tres áreas incorporadas a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal (México). *Bol Soc Bot Méx* 82:1-14
- Cares RA, Medel R, Botto-Mahan C (2013) Frugivoría en *Echinopsis chiloensis* (Caryophyllales:Cactaceae). *Rev Chil Hist Nat* 86:89-91
- Carney SE, Brooke BM, Holway DA (2003) Invasive Argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) in California, USA. *Oecologia* 135:576-582

Castillo-Argüero S, Guadarrama P, Martínez Y, Mendoza-Hernández PE, Nuñez-Castillo O, Romero-Romero MA, Sánchez-Gallén I (2002) Diásporas del Pedregal de San Ángel. Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México

Castillo-Argüero S, Guadarrama P, Martínez Y, Mendoza-Hernández PE, Nuñez-Castillo O, Romero-Romero MA, Sánchez-Gallén I, Núñez-Castillo O (2004) Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Bol Soc Bot Méx 74:51-75

Castillo-Argüero S, Martínez-Orea Y, Romero-Romero M, Guadarrama-Chávez P, Núñez-Castillo O, Sánchez-Gallén I, Meave JA (2007) La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Aspectos florísticos y ecológicos. Universidad Nacional Autónoma de México, México

Castillo-Argüero S, Martínez-Orea Y, Meave JA, Hernández-Aponilar M, Nuñez-Castillo O, Santibañez-Andrade G, Guadarrama-Chávez P (2009) Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot A y Cano-Santana Z (eds) Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 107-33

César-García SF (2002) Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México

Chao A, Shen TJ (2010) Program SPADE (Species prediction and diversity estimation). Disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/>. Fecha de consulta: 16 de agosto de 2020

Chazdon RL, Colwell RK, Denslow JS, Guariguata MR (1998) Statistical Methods for estimating species richness of Woody regeneration in primary and secondary rain forests of Northeastern Costa Rica. En: Dallmeier F, Comiskey JA (eds) Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies. The Parthenon Publishing Group, Carnforth, pp 285-309

- Christian DP, Lederle PE (1984) Seed properties and water balance in desert granivores. *Southwest Nat* 29:181-188
- Colwell RK (2011) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Fecha de consulta: 22 de enero de 2020
- Corzo DA (2007) Efecto de la remoción de semillas en el reclutamiento de plántulas en diferentes ambientes sucesionales en la región Lacandona, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Cuezzo F, Guerrero RJ (2012) The ant genus *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Psyche* 2012:1-24
- Culver DC, Beattie JA (1983) Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology* 64:485-492
- Dauber J, Wolters V (2000) Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biol Biochem* 32:93-99
- Davidson DW, Samson DA, Inouye RS (1985) Granivory in the Chihuahuan Desert: interactions within and between trophic levels. *Ecology* 66:486-502
- Dean JRW, Milton JS, Klotz S (1997) The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. *Biodivers Conserv* 6:1293-1307
- De la Fuente R (2005) Acuerdo por el que se rezonefica, delimita e incrementa la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. *Gaceta UNAM* 3813:14-15
- Delnevo N, Van Etten EJ, Clemente N, Fogu L, Pavarini E, Byrne M, Stock WD (2020) Pollen adaptation to ant pollination—a case study from the Proteaceae. *Ann Bot* 126:377-386
- De Vega C, Gómez JM (2014) Polinización por hormigas: conceptos, evidencias y futuras direcciones. *Ecosistemas* 23:48-57

Escobar S, Armbrecht I, Calle Z (2007) Transporte de semillas por hormigas en bosques y agroecosistemas ganaderos de los andes colombianos. *Agroecología* 2:65-74

Escobar-Ramírez S, Duque S, Henao N, Hurtado-Giraldo A, Armbrecht I (2012) Removal of nonmyrmecochorous seeds by ants: role of ants in cattle grasslands. *Psyche*. <https://doi.org/10.1155/2012/951029>

Fedriani JM, Manzaneda AJ (2005) Pre and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behav Ecol* 16:1018-1024

Fenner M (1985) *Seed ecology*. Chapman and Hall, Nueva York

Fenner M, Thompson K (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press

Ferreira SB, Azevedo FHI, Mayhé-Nunes A, Breier T, Nunes de Freitas AF (2019) Ants promote germination of the tree *Guarea guidonia* by cleaning its seeds. *Floram* 26:1-7

Flores GLM (2000) Remoción de semillas en fragmentos de Matorral Espinoso Tamaulipeco, Linares, N.L. Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Nuevo León, México

García E (1988) *Modificaciones al sistema climático de Köppen*. Editado por la autora, México

Glebskiy Y (2019) Efecto del conejo castellano (*Sylvilagus floridanus*) sobre la comunidad vegetal del Pedregal de San Ángel. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México

Godínez-Álvarez H, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A (2002) The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629

González BL (2017) Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a la hojarasca en el Pedregal de San Ángel, D.F., México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México

- Gordon DM (1993) The spatial scale of seed collection by harvester ants. *Oecologia* 95:479-487
- Grasso DA, Sledge MF, Le Moli F, Mori A, Turillazzi S (2005) Nest-area marking with faeces: a chemical signatura that allows colony-level recognition in seed harvesting ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc* 52:36-44
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron* 4:1-9
- Hammon KE, Faeth SH (1992) Ecology of plant-herbivore communities: a fungal component?. *Nat Toxins* 1:197-208
- Handel SN, Beattie AJ (1990) Semillas dispersadas por hormigas. *Investigación y Ciencia* 263:76-83
- Hanzawa FM, Beattie AJ, Culver DC (1988) Directed dispersal: demographic analysis of an ant seed mutualism. *Am Nat* 131:1-13
- Herrera CM (1989) Seed dispersal by animals: a role in Angiosperm diversification? *Am Nat* 133:309-322
- Hortal J, Borges PAV, Gaspar C (2006) Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to simple grain size. *J Anim Ecol* 75:274-287
- Hung ACF (1974) Ants recovered from refuse pile of pyramid ant *Conomyrma insana* (Buckley) (Hymenoptera: Formicidae). *Ann Entomol Soc Am* 67:522-523
- Hurtado A, Escobar S, Torres AM, Armbrrecht I (2012) Explorando el papel de la hormiga generalista *Solenopsis geminata* (Formicidae: Myrmicinae) en la germinación de semillas de *Senna spectabilis* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Caldasia* 34:127-137
- Jaffé K, Ramos C, Lagalla C, Parra L (1990) Orientation cues used by ants. *Insectes Soc* 37:101-115
- Jansen AP, Bongers F, Hemerik L (2004) Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecol Monogr* 74:569-589

- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-385
- Kaspari M (1996) Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105:397-404
- Kelrick MI, MacMahon JA, Parmenter RR, Sisson DV (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: their relationships seed attributes and seed use. *Oecologia* 68:327-337
- Knoch RT, Faeth HS, Arnott LD (1993) Endophytic fungi alter foraging and dispersal by desert seed-harvesting ants. *Oecologia* 95:470-473
- Lai L, Chiu M, Tsai C, Wu W (2018) Composition of harvested seeds and seed selection by the invasive tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in Taiwan. *Arthropod Plant Interact* 12:623-632
- Leal RN, Wirth R, Tabarelli M (2007) Seed dispersal by ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil. *Ann Bot* 99:885-894
- Leal LC, Andersen AN, Leal RI (2013) Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia* 174:173-181
- Lenoir A, Depickere S, Devers S, Christides JP, Detrain C (2009) Hydrocarbons in the ant *Lasius niger*: from the cuticle to the nest and home range marking. *J Chem Ecol* 35:913-921
- Levey DJ, Byrne M (1993) Complex ant-plant interactions: rainforest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74:1802-1812
- Lot A, Cano-Santana Z (2009) Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Malone CR (1967) A rapid method for enumeration of viable seeds in soils. *Weeds* 15:381-382

Marone L, López de Casenave J, Cueto VR (2000) Granivory in Southern South American Deserts: Conceptual Issues and Current Evidence. *BioScience* 50:123-132

Meiners JS, LoGiudice K (2003) Temporal consistency in the spatial patterns of seed predation across a forest-old field edge. *Plant Ecol* 168:45-55

Millenium Seed Bank. Disponible en: <https://data.kew.org/sid/>. Fecha de consulta: 13 de noviembre de 2019

Minitab. Disponible en: <https://support.minitab.com/es-mx/minitab/18/help-and-how-to/calculations-data-generation-and-matrices/calculator/calculator-functions/trigonometry-calculator-functions/arcsine-function/>. Fecha de consulta: 21 de octubre de 2020

Morales-Linares J, García-Franco JG, Flores-Palacios A, Valenzuela-González JE, Mata-Rosas M, Díaz-Castelazo C (2018) Orchid seed removal by ants in Neotropical ant-gardens. *Plant Biol* 20:525-530

Morton SR, MacMillen RE (1981) Seeds as resources of preformed water for desert-dwelling granivores. *J Arid Environ* 5:61-67

Morton SR (1985) Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66:1859-1866

Mull FJ (2003) Dispersal of sagebrush-steppe seeds by the western harvester ant (*Pogonomyrmex occidentalis*). *West N Am Nat* 63:358-362

Munguía-Rosas MA, Jácome-Flores ME, Sosa VJ, Quiroz-Cerón LM (2009) Removal of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae) seeds by ants and their potential role as primary seed dispersers. *J Arid Environ* 73:578-581

Nickerson JCE (1976) Ecology and Behaviour of *Conomyrma insana*. Tesis de doctorado. University of Florida, Gainesville, Florida

- Nickerson JCE, Whitcomb WH, Bhatkar AP, Naves MA (1975) Predation on founding queens of *Solenopsis invicta* by workers of *Conomyrma insana*. Fla Entomol 58:75-82
- Núñez-Colín C, Serrato-Cruz MA, Santos-Cortés MT, Luna-Morales CC, Martínez-Solís J, Cuevas-Sánchez JA (2011) Caracterización de *Tagetes filifolia* del centro-sur de México por morfometría de los aquenios. Rev Mex Biodiv 82:539-549
- Ohkawara K, Akino T (2005) Seed cleaning behavior by tropical ants and its anti-fungal effect. J Ethol 23:93-98
- Ohkawara K, Higashi S (1994) Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae). Oecologia 100:135-140
- Ohtsuka S, Hada Y, Nakamura K, Yamawo A, Tagawa J (2019) Seed dispersal by the omnivorous ant *Tetramorium tsushimae* Emery (Formicidae) in three common weed species. Arthropod Plant Interact. 14:251-261
- Oliveras J, Gómez C, Bas MJ, Espadaler X (2008) Mechanical defence in seeds to avoid predation by a granivorous ant. Naturwissenschaften 95:501-506
- Perea R, Venturas M, Gil L (2014) Seed predation on the ground or in the tree? size-related differences in behavior and ecology of granivorous birds. Acta Ornithol 49:119-130
- Pirk GI (2002) Dieta de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex pronotalis* y *Pogonomyrmex rastratus* en el Monte Central. Tesis de licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- Pirk GI (2007) Granivoria por hormigas del género *Pogonomyrmex* en el Monte Central: consumo de semillas e impacto sobre el banco de suelo. Tesis de doctorado. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina
- Pirk GI, López de Casenave J, Pol RG (2004) Asociación de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex pronotalis*, *P. rastratus*, *P. inermis* con caminos en el Monte Central. Ecol Austral 14:65-76

Pirk GI, López de Casenave J (2006) Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the Central Monte Desert, Argentina. *Insectes Soc* 53:119-125

Pirk GI, López de Casenave J, Marone L (2007) Evaluation of three techniques for study of harvester ant (*Pogonomyrmex* spp.) diet. *Environ Entomol* 36:1092-1099

Pirk GI, López de Casenave J (2011) Seed preferences of three harvester ants of the genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera:Formicidae) in the Monte Desert: are they reflected in the diet? *Ann Entomol Soc Am* 104:212-220

Pirk GI, López de Casenave J (2017) Ant interactions with native and exotic seeds in the Patagonian steppe: influence of seed traits, disturbance levels and ant assemblage. *Plant Ecol* 218:1255-1268

Pol RG (2008) Granivoría por hormigas del género *Pogonomyrmex* en el Monte Central: respuestas funcionales a las variaciones en la disponibilidad de semillas. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina

Price MV, Joyner JW (1997) What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78:764-773

Price MV, Reichman OJ (1987) Distribution of seeds in Sonoran desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68:1797-1811

Pulliam HR, Brand MR (1975) The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56:1158-1166

Retana J, Picó XF, Rodrigo A (2004) Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecochorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105:377-385

Rezaei F, Rashid J, Heidari R (2018) Evaluation of volatile profile, fatty acids composition and in vitro bioactivity of *Tagetes minuta* growing wild in Northern Iran. *Adv Pharm Bull* 8:115-121

- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. The University of Chicago Press, Chicago
- Ríos-Casanova L, Godínez-Álvarez HO, Martínez MG (2012) Remoción de semillas en hábitats transformados: *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) y cinco especies de cactáceas del Centro de México. *Sociobiology* 59:49-65
- Ríos-Casanova L, Baltazar K, Cano-Santana Z, González L, García P, Jiménez C, Trejo R, Valentin J, Vásquez-Bolaños M (2017) Species richness of ants of the Pedregal de San Ángel, an Ecological Reserve in Mexico City. *Southwest Entomol* 42:923-926
- Rzedowski J (1954) Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *An Esc Nac Cienc Biol* 8:59-129
- Salazar-Rojas B, Rico-Gray V, Canto A, Cuautle M (2012) Seed fate in the myrmecochorous Neotropical plant *Turnera ulmifolia* L., from plant to germination. *Acta Oecol* 40:1-10
- Sandoval-Rangel A, Tapia GA, Cabrera de la Fuente M, González FJA, Benavides-Mendoza A (2018) Edad, beneficio y ácido giberélico afectan la germinación y producción chile piquín. *Rev Mex Cienc Agric* 9: 4199-4209.
- Santana FD, Cazetta E, Delabie JHC (2013) Interactions between ants and non myrmecochorous diaspores in a tropical wet forest in southern Bahia, Brazil. *J Trop Ecol* 29:71-80
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytol* 188:333-353
- Smith MR (1965) House-infesting ants of the Eastern United States. Entomology Research Division, Washington
- Tarsa C, McMillan A, Warren RJ (2018) Plant pathogenic fungi decrease in soil inhabited by seed-dispersing ants. *Insectes Soc* 60:275-402

- Terranella AC, Ganz L, Ebersole JJ (1999) Western harvester ants prefer nest sites near roads and trails. *Southwest Nat* 44:382-384
- Traveset A, Verdú M (2002) A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: Levey DJ, Silva WR, Galetti M (eds) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Nueva York, pp 339-350
- Trager, CJ (1988) A revisión of *Conomyrma* (Hymenoptera:Formicidae) from the Southeastern United States, especially Florida, with keys to the species. *Fla Entomol* 71:11-29
- Tschinkel RW, Kwapich CL (2016) The Florida harvester ant *Pogonomyrma badius*, relies on germination to consume large seeds. *PLoS One* 11:1-34
- Turner MK, Frederickson EM (2013) Signals can trump rewards in attracting seed-dispersing ants. *PLoS ONE* 8:1-9
- Valentín CFJ (2015) redes de interacción hormiga-planta en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México
- VanderWall SB, Kuhn KM, Beck MJ (2005) Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86:801-806
- Vergara-Torres CA, Corona-López AM, Díaz-Castelazo C, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A (2018) Effect of seed removal by ants on the host-epiphyte associations in a tropical dry forest of Central México. *AoB Plants* 10:1-11
- Villarreal-Quintanilla JA (2008) Asteraceae tribu Tageteae. En: Villarreal-Quintanilla JA, Villaseñor-Ríos JL, Medina-Lemus R (eds) *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Wagner D, Bones JB, Gordon DM (2004) Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. *Soil Biol Biochem* 36:797-804

Whitford WG (2002) Ecology of desert systems. Academic Press, San Diego, California

Wilson EO (1964) The ants of Florida Keys. *Breviora* 210:1-14

Willard JR, Crowell HH (1965) Biological activities of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheeii* in Central Oregon. *J Econ Entomol* 58:484-489

APÉNDICE 1

Extracción de semillas de muestras de suelo

El método de Malone (1967) consiste en la desfloculación de muestras de 100 g de suelo que son agregados a una solución de 10 g de hexametáfosfato de sodio (Calgón), 5 g de bicarbonato de sodio y 25 g de sulfato de magnesio (Epsom) disueltos en 200 ml de agua.

Cada muestra de suelo fue colocada con la solución salina en un vaso de precipitados de 500 ml, la cual fue agitada manualmente por dos minutos para que la materia orgánica flotara. Pasado ese tiempo las muestras se decantaron con un tamiz de 0.48 mm y se lavaron con agua. Todos los pasos se repitieron tres veces con el fin de separar la mayor cantidad de materia orgánica.

Los residuos se colocaron sobre hojas de papel y se secaron al aire libre durante 5 días; una vez secos se procedió al recuento y separación de semillas, partes vegetales y restos de insectos con ayuda de un microscopio estereoscópico. Las partículas extraídas se almacenaron en bolsas de papel glassine.