



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

“Estructura de la población de hormigas asociadas a acacias mirmecófilas en dos poblaciones de México”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

Bióloga

P R E S E N T A

Cecilia Salazar Reyes



Directora de tesis: Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. de México, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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

A mis padres por darme la vida y apoyarme durante todo este tiempo. Gracias por todo.

A mi hermano José, gracias por mostrarme que no todo se basa en alegrías y que la fortaleza viene de superar los malos momentos.

A mi hermano Javier, por ser mi mejor amigo, compañero de aventuras, confidente, por cada risa y momento compartido.

A David, por siempre estar a mi lado, por todo el camino que hemos recorrido en estos nueve años, gracias por nunca dejarme sola, por estar en las buenas, malas y peores. Te amo infinitamente.

A mis amigos Laura, Kenia, Omar, Oscar y Silvana que siempre estuvieron presentes en mi vida y a los cuales tuve la fortuna de conocer.

A ti Hugo (Huguish) porque la vida me permitió conocerte, por lo mucho que has hecho por mí, por escucharme y estar ahí para darme ánimos. Gracias por tu apoyo en la elaboración de mapas de las localidades de muestreo.

A la Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo, por todas las enseñanzas y apoyo, por los momentos compartidos en laboratorio y en campo, porque sin usted no habría logrado concluir este trabajo.

A mis revisores de tesis: Mtro. Fernando Tapia Pastrana, Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez, Dra. Leticia Ríos Casanova y Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza, por sus valiosos comentarios, por su tiempo y ánimos.

A la Dra. Patricia Dávila Aranda, por ser siempre un ejemplo a seguir, por sus consejos y por darme la fortaleza necesaria para llegar hasta aquí.

Agradecimientos institucionales

Investigación realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM IA203515, “Estudio integral del mutualismo *Acacia cornigera*-*Pseudomyrmex* en Veracruz y Oaxaca”. Agradezco a la DGAPA-UNAM la beca recibida.

Se agradece también el apoyo financiero otorgado por el programa “FESI-DIP-PAPCA-2014-28”.

Se agradece el apoyo de la Biól. Rosamond Coates y del M. en C. Álvaro Campos por todo el apoyo brindado para la colecta del material en la Reserva de Biología Tropical “Los Tuxtles”, en Veracruz.

Índice

Resumen.....	5
Introducción.....	6
Asociación planta-insecto	7
Mutualismo planta-hormiga.....	8
Acacias mirmecófilas	10
Sistema <i>Acacia-Pseudomyrmex</i>	13
Justificación.....	20
Hipótesis	22
Objetivos	22
Objetivo general.....	22
Objetivos particulares	22
Materiales y métodos	23
Área de estudio.....	23
Obtención de muestras.....	25
Fase de laboratorio	27
Análisis de datos.....	28
Resultados	29
Riqueza de especies por localidad.....	32
EBT	32
SPN	32
Composición de la colonia de hormigas por localidad.....	38
EBT	38
SPN	41
Asociación tamaño de entrada a domacio – tamaño especie de hormiga	44
Discusión	47
Composición taxonómica	47
Riqueza de especies por localidad.....	48
Hormigas mutualistas y no mutualistas presentes en <i>A. cornigera</i> y <i>A. hindsii</i> ..	50
Composición de la colonia de hormigas por localidad.....	54
Asociación tamaño de entrada domacio- especie de hormiga	56
Conclusiones.....	57
Referencias	58
ANEXOS	70

Resumen

Las interacciones mutualistas se caracterizan por la obtención de beneficios para sus participantes, uno de los ejemplos clásicos para el estudio de dichas interacciones es el que se presenta en el sistema neotropical *Acacia-Pseudomyrmex*, para el cual durante mucho tiempo se consideró que solo las especies mutualistas se encontraban habitando individuos de acacia. Sin embargo se ha reportado de manera reciente la presencia de especies de hormigas no mutualistas que se encuentran habitando a las mirmecófilas *Acacia cornigera* y *Acacia hindsii*, por lo que el objetivo del presente estudio fue realizar un análisis de la mirmecofauna presente en individuos de acacia en las localidades de Los Tuxtlas, Veracruz y Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca. Los resultados obtenidos indican un total de 19 especies de hormigas pertenecientes a 11 géneros y cinco subfamilias, de dichas especies, solo dos correspondieron al complejo mutualista mientras que las 17 restantes son consideradas no mutualistas. A pesar de ello en ambas localidades se observó la predominancia de las especies mutualistas *P. ferrugineus* y *P. mixtecus* al tener un mayor tamaño de colonia en contraste a las demás hormigas. Finalmente, se realizó la asociación entre el tamaño del orificio de entrada al domacio respecto al tamaño de hormiga residente en el que se consideró a la mutualista *P. ferrugineus* y a la no mutualista *P. gracilis*, encontrando un menor tamaño del orificio en domacios habitados por la mutualista, y un mayor tamaño en los utilizados por la no mutualista.

Introducción

En estructuras complejas como las comunidades, las diferentes especies que la componen establecen relaciones e interacciones entre ellas. Estas interacciones se han clasificado en dos grupos: intraespecíficas, definidas como la asociación entre organismos de una misma especie y ejemplo de ello es la asociación gregaria, la cual se forma por varios organismos con un fin determinado como defensa, búsqueda de alimento, emigraciones o migraciones (De la Llata, 2003). El otro tipo de relación es interespecífica, e involucra organismos de diferentes especies. Estas interacciones pueden ser: a) parasíticas en donde una de las especies (parásito) vive a expensas de otro (huésped) pero no lo lleva a la muerte (+, -); b) comensalistas, en cuyo caso una de las especies se ve favorecida mientras la segunda no se favorece o afecta (+, 0) y c) interacciones mutualistas en donde ambas especies participantes se ven favorecidas (+,+) (Borrego et al., 1994; Andrade, 2014).

De las tres interacciones antes mencionadas, la más estudiada ha sido el mutualismo, cuya definición corresponde a la asociación simbiótica que se presenta entre dos especies en la que ambas obtienen beneficios en términos de sobrevivencia, crecimiento o reproducción. De acuerdo a su grado de dependencia, se presenta el mutualismo facultativo en el que ambas especies pueden desarrollarse de manera independiente, como es el caso de la polinización (Badii et al., 2013), el mutualismo obligatorio por su parte, requiere que ambos participantes estén presentes para lograr su sobrevivencia, en este rubro se agrupa al mutualismo defensivo, en donde una de las especies participantes actúa como un mecanismo de defensa en contra de depredadores, mientras que la segunda ofrece recompensas alimenticias o bien espacios para anidación (Jaksic y Marone, 2007; Erazo y Cárdenas, 2013).

Asociación planta-insecto

Las plantas e insectos tienen un tiempo de registro semejante (plantas: 490-443 M.a., insectos: 420-410 M.a.), por ello la interacción entre dichos organismos es un proceso ampliamente estudiado en términos de coevolución. Adicionalmente se ha sugerido que los insectos han sido un factor determinante para la invasión de las plantas en el ambiente terrestre, esto a través de procesos de polinización. Asimismo, la presión ejercida por herbívoros ha favorecido la evolución de mecanismos de defensa como lo son los metabolitos secundarios (Delabie et al., 2003).

La asociación entre plantas y herbívoros representa un panorama ecológico y evolutivo el cual resulta importante estudiar, ya que la selección natural ha actuado en dichos organismos llevando a que las plantas generen defensas químicas (producción de metabolitos secundarios) y mecánicas (estructuras externas como espinas, glándulas o pelos, presentes en flores, tallos, hojas y frutos) para lograr su sobrevivencia y reproducción en convivencia con los herbívoros. Estos últimos por su parte han evolucionado mecanismos que les permiten neutralizar la defensa de las plantas (consumo de partes menos tóxicas, aumento en su espectro de alimentación, así como especialización en mecanismos de detoxificación), esto para reproducirse y competir con otros organismos por el recurso (Del Val, 1999; Granados-Sánchez et al., 2008).

Además de las estrategias antes mencionadas, las plantas pueden seguir un proceso evolutivo con diferentes organismos, siendo más frecuente su asociación con insectos (principalmente con hormigas), generando lo que se conoce como defensa biótica, en la cual los insectos proveen una defensa contra herbívoros y la planta ofrece refugio o alimento a sus residentes (Jolivet, 1998).

Mutualismo planta-hormiga

Las hormigas son consideradas uno de los grupos de insectos más comunes, diversos y abundantes ya que presentan un rango de distribución muy amplio (registradas en casi todos los hábitats del mundo) (Beattie y Hughes, 2009), así se ha calculado un aproximado de 12,500 especies en el mundo, las cuales se distribuyen en 290 géneros pertenecientes a 21 subfamilias. En México se encuentran al menos 973 especies, representando cerca del 8 % de la totalidad de hormigas presentes en el planeta (Ríos-Casanova, 2014).

Debido a que ocupan diversos hábitats, es común que cumplan diferentes funciones en el medio donde se desarrollan y que establezcan asociaciones con diferentes especies (Beattie y Hughes, 2009); ejemplo de ello es la interacción defensiva que puede darse entre los linajes participantes, por lo tanto son consideradas de interés ecológico y evolutivo (Frías, 1996). De acuerdo con Rico-Gray y Oliveira (2007), las subfamilias que presentan un mayor número de asociaciones con plantas son Dolichoderinae, Myrmicinae y Formicinae.

La asociación que establecen estos organismos puede considerarse mutualista, siempre y cuando la hormiga no actúe como un herbívoro y ofrezca algún tipo de beneficio para la planta con la que interactúa (Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1990). Esta relación puede ser de carácter facultativo (las hormigas solo acuden a la planta en búsqueda de alimento) o bien establecer una interacción obligada en donde no puede establecerse la colonia de hormigas si la planta no está presente (Del Val y Dirzo, 2004).

Las hormigas pueden dispersar semillas, defender plantas contra herbívoros y polinizar, aunque la efectividad de esta última función ha sido cuestionada, ya que algunos factores como su tamaño, la poca adherencia de polen debido a su integumento suave, así como su constante limpieza corporal han provocado que varios autores consideren a estos

organismos malos polinizadores (Armstrong, 1979; Fritz y Morse, 1981; Ness, 2006). A pesar de ello, algunas observaciones realizadas en la planta parásita *Cytinus hypocistis* (Cytinaceae) indican que es polinizada de manera efectiva por la especie *Camponotus pilicornis* (Formicidae) dado que esta hormiga realiza visitas constantes a las estructuras florales (Del Val y Dirzo, 2004; De Vega y Gómez, 2014). Esta relación establecida entre plantas-hormigas es conocida también con el nombre de mirmecofilia, las asociaciones mirmecófilas involucran al menos 465 especies de plantas (hierbas, arbustos, árboles y lianas) y 40 especies de hormigas, que se desarrollan comúnmente en ambientes tropicales (Jolivet, 1998; Whitehead et al., 2014).

De acuerdo a Jolivet (1998), la mirmecofilia es más común en el Nuevo Mundo, siendo esta región la que presenta una mayor cantidad de plantas mirmecófilas con 250 de las especies a nivel mundial, seguido por Asia con 150 y África con cerca de 65 especies.

Las plantas que funcionan como hospedantes de las hormigas presentan estructuras especializadas consideradas recompensas que pueden ser utilizadas con diversos fines por dichos organismos. Estas partes transformadas se asocian normalmente a fuentes de refugio/anidación como los domacios, que se desarrollan en diferentes partes de la planta, estos pueden ser cavidades en troncos, ramas, espinas o peciolos modificados. Adicionalmente otras recompensas ofrecidas por la planta hospedante son las fuentes alimenticias, ejemplo de ello son los nectarios extraflorales y una diversidad de cuerpos nutritivos (beltianos, müllerianos, beccarianos y perlados) compuestos normalmente por proteínas, lípidos y/o carbohidratos (Delabie et al., 2003; Del Val y Dirzo, 2004; Kattan, et al., 2008).

Como ya es bien conocido, la mayoría de las hormigas se distinguen por sus hábitos carnívoros, por ello la adaptación al consumo de cuerpos beltianos y néctar es considerada una evidencia de los mecanismos de adaptación de las plantas para lograr mantener una asociación efectiva con hormigas (Bentley, 1977; Jolivet, 1986). El grado

de sofisticación presente en el género *Acacia* (Leguminosae), particularmente en las especies del grupo mirmecófilo neotropical, muestra que los cuerpos beltianos producidos por estas acacias contienen glucógeno, polisacárido generalmente producido solo por animales y su presencia muestra la modificación del metabolismo en las acacias mirmecófilas (Rickson, 1969; Jolivet, 1986).

La cantidad de plantas mirmecófilas es más abundante en la región ecuatorial en contraste con las zonas templadas, esto posiblemente se asocia a las características de las plantas en cuanto a requerimientos para su desarrollo, ya que son demandantes de luz-espacio; tienen un rápido crecimiento; se desarrollan en lugares con abundancia de recursos y son consideradas plantas pioneras. Debido a dichas características se ha propuesto que destinan la mayor cantidad de recursos a su crecimiento y designan poco a los mecanismos de defensa, por lo que la asociación con hormigas resulta una alternativa efectiva ya que el costo de su mantenimiento es relativamente bajo (Del Val y Dirzo, 2004; Fuster, 2012).

Acacias mirmecófilas

En el neotrópico se conocen cerca de 230 especies mirmecófilas que se distribuyen en aproximadamente 47 familias, como: Melastomataceae, Cecropiaceae, Rubiaceae y Leguminosae, solo por citar algunas. Singularmente, dentro de esta última se encuentra un grupo particular de plantas pertenecientes al género *Acacia*, el cual es considerado de distribución pantropical, ya que además de la región tropical de América se encuentra presente en todos los continentes con excepción de Europa, así en África se registran solo cuatro especies mirmecófilas, mientras que en la región neotropical el grupo está integrado por 15 (*A. allenii*, *A. cedilloi*, *A. chiapensis*, *A. cookii*, *A. cornigera*, *A. collinsii*, *A. gentlei*, *A. globulifera*, *A. hindsii*, *A. hirtipes*, *A. janzenii*, *A. mayana*, *A. melanoceras*, *A. ruddiae* y *A. spheroccephala*) (Janzen, 1974; Rico-Arce, 2003, 2011; Gómez-Acevedo

et al., 2010; Fuster, 2012), de las cuales *A. cornigera* y *A. hindsii* presentan una mayor distribución geográfica (Rico-Arce, 2001; Gómez-Acevedo, 2010).

Acacia cornigera se distribuye desde México hasta Costa Rica, es un árbol o arbusto de 2-8 m, con hojas compuestas de 5-15 cm de largo; estípulas de 7 cm modificadas en forma de espinas; flores amarillas y frutos de 6-10 cm de color rojo a marrón, florece y fructifica durante los meses de enero a julio. Se caracteriza por su glándula peciolar cimbiforme, presenta espinas triangulares al realizar un corte transversal y se ha asociado con vegetación secundaria así como con lugares con una gran incidencia de luz (Rico-Arce, 2001). Esta planta es conocida en México con el nombre “Cornezuelo” y es utilizada en algunos estados de la República Mexicana con fines medicinales, por ejemplo, en Veracruz se utiliza la raíz endulzada con azúcar para controlar la diarrea, mientras que en Oaxaca se implementa la maceración de raíz para disentería y el fruto se considera comestible (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1996; Rico-Arce, 2001).

Acacia hindsii se distribuye desde México hasta Nicaragua; es un árbol o arbusto de 2-6 m, con hojas de 8-19 cm de largo, estípulas de 7 cm transformadas en espinas, flores amarillas y frutos de 6-8 cm de color café oscuro; florece y fructifica de diciembre a mayo. Se caracteriza por sus espinas aplanadas ventralmente, con glándulas peciolares no cilíndricas (Rico-Arce, 2001). En México se conoce bajo los siguientes nombres, “Carretadera”, “Cornezuelo”, “Escanol”, “Huisache costeño” y “Palo espinoso”, en Yucatán la madera es utilizada como leña, la raíz para elaborar trampas para tuzas y el fruto es comestible (Martínez, 1979; Rico-Arce, 2001; Arellano et al., 2003).

En términos generales se ha registrado que las acacias mirmecófilas de la región neotropical se desarrollan en los claros selváticos, así como en sitios con algún grado de perturbación, como pueden ser los bordes de carreteras, pastizales y campos destinados a la agricultura (Janzen, 1974; Del Val y Dirzo, 2004).

Las hormigas arborícolas del género *Pseudomyrmex* (Figura 1) se encuentran ampliamente distribuidas en la región neotropical. Existen más de 200 especies en el mundo, aunque de ellas solo 40 se encuentran asociadas a plantas mirmecófilas que poseen estructuras especializadas como los domacios (Ward, 2017).

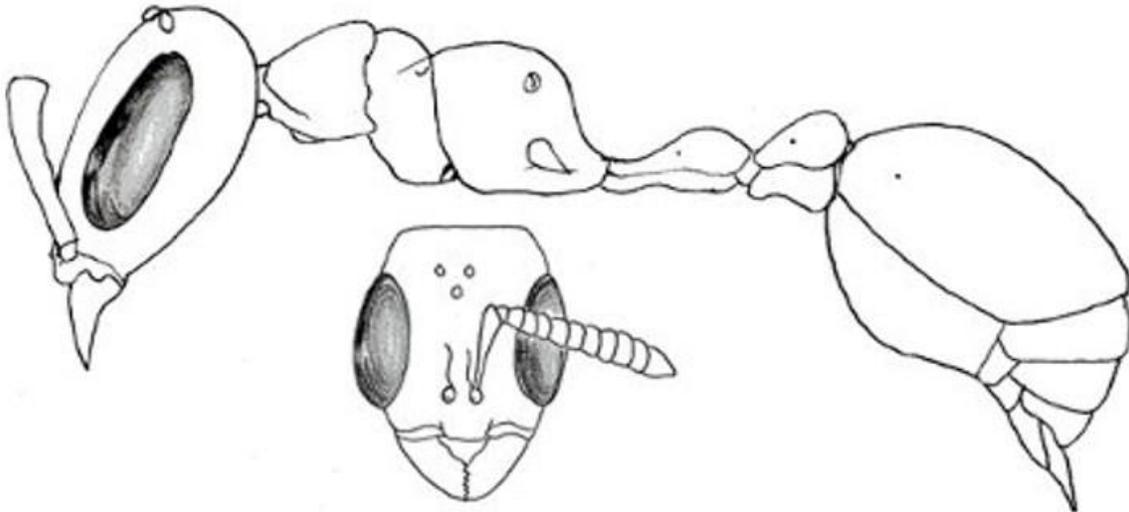


Figura 1. Esquema general de una obrera del género *Pseudomyrmex* (dibujo Cecilia Salazar Reyes), modificado de Ward, 2003.

Uno de los ejemplos más conocidos es el que presentan las hormigas que se desarrollan en México y Centroamérica, las cuales mantienen una asociación mutualista con las especies mirmecófilas y que corresponden al grupo *Pseudomyrmex ferrugineus*, que incluye 10 especies (*P. ferrugineus*, *P. flavicornis*, *P. janzenii*, *P. mixtecus*, *P. nigrocinctus*, *P. particeps*, *P. peperii*, *P. satanicus*, *P. spinicola* y *P. veneficus*), las cuales presentan un intervalo de distribución similar a la de sus plantas hospederas, sin embargo las que presentan un rango de ubicación más amplio corresponden a *P. ferrugineus* (México-Guatemala) y *P. peperii* (México-Nicaragua) (Ward, 1993).

Sistema *Acacia-Pseudomyrmex*

El naturalista Francisco Hernández (1651), fue uno de los pioneros en la observación del sistema *Acacia-Pseudomyrmex* al mencionar que *A. cornigera* mantenía una asociación con “hormigas muy feroces” (Jolivet, 1987), por otra parte las primeras ilustraciones fueron elaboradas por el biólogo William Morton Wheeler a principios del siglo XX (Del Val y Dirzo, 2004) y es a partir de los trabajos de Janzen (1966) que se empezaron a realizar extensas observaciones y registros de esta asociación.

De acuerdo a Janzen (1966) el grado de herbivoría presente en *A. cornigera* aumenta considerablemente en ausencia de *P. ferrugineus*, ya que al remover la colonia de hormigas de la planta observó el deterioro de la misma, por lo que se atribuyó el adecuado y satisfactorio crecimiento de la planta al cuidado brindado por dichos organismos.

Adicionalmente se sabe que las acacias mirmecófilas no invierten energía en mecanismos de defensa químico en contraste con aquellos considerados no mirmecófilos, los cuales presentan una estrategia contra herbívoros asociada a metabolitos secundarios (Rehr et al., 1973).

La asociación que se presenta entre plantas del género *Acacia* y hormigas del grupo *Pseudomyrmex* es uno de los ejemplos más representativos de la interacción entre plantas y hormigas. Las acacias presentan domacios formados a partir de la modificación de estípulas, los cuales son perforados por las hormigas generando así orificios de entrada para establecer sus colonias. Las recompensas alimenticias ofrecidas son los nectarios extraflorales de los cuales se alimentan las obreras y los cuerpos beltianos que son estructuras destinadas a la alimentación principalmente de larvas y cuya composición química está integrada por carbohidratos (3-11 % peso seco), lípidos (1-10 % peso seco), proteínas (8-14 % peso seco) y agua (Heil et al., 2004) (Figura 2), es importante señalar que los cuerpos beltianos son propios de las mirmecófilas neotropicales ya que están

ausentes en las especies mirmecófilas africanas. Las hormigas por su parte presentan un comportamiento agresivo, dicha conducta corresponde a una defensa indirecta para la planta en contra de insectos que pueden llegar a la acacia en búsqueda de alimento (López y López, 2013). Asimismo, las hormigas presentan características particulares en su intestino, como la carencia de la actividad enzimática de la invertasa, la cual es necesaria para la degradación de la sacarosa, ya que el néctar secretado por las acacias contiene en su composición dicha enzima (Heil et al., 2004).



Figura 2. *Acacia cornigera*, A= domacios, B= nectarios extraflorales y C= cuerpos beltianos en ápice de los folíolos.

Puesto que los estudios relacionados con interacciones mirmecófilas se basan mayormente en la comprobación de la defensa ejercida por las hormigas dentro de acacias maduras (Heil et al., 2004), son pocas las observaciones o seguimiento de ejemplares en etapa juvenil, no obstante, algunos datos registrados en la región neotropical para poblaciones de *Acacia collinsi* en Nicaragua, indican que existe relación entre tamaño de acacia y la efectividad defensiva de la hormiga mutualista *Pseudomyrmex spinicola*, esto se debe a que durante la etapa inmadura de dicha planta mirmecófila se produce una cantidad menor de recompensas (cuerpos beltianos, domacios y néctar) en comparación con individuos maduros, lo cual afecta el tamaño de colonia de la especie residente, ya que la cantidad de hormigas que puede sostener una plántula es menor y la protección de la misma resulta menos eficiente en contraste con plantas adultas (Davis et al., 2012).

De igual manera datos obtenidos en la mirmecófila *Acacia mayana*, señalan que la especie no mutualista *Camponotus planatus* habita ejemplares más pequeños que aquellos ocupados por la especie mutualista *Pseudomyrmex ferrugineus*, debido a que el tamaño de colonia presente en las mismas no es suficientemente grande para llevar a cabo un patrullaje intensivo (Raine et al., 2004).

Debido a todas las características antes mencionadas y a observaciones realizadas con anterioridad (Janzen, 1966, 1967, 1974), se ha considerado durante mucho tiempo que sólo las hormigas mutualistas tienen la capacidad de desarrollarse y explotar los recursos ofrecidos por las acacias mirmecófilas. Sin embargo las recompensas generadas por dichas plantas provocan que otros grupos de hormigas no mutualistas se vean atraídos y puedan aprovechar los recursos brindando una mínima o nula defensa para la planta hospedera. Hasta el momento las especies que se han reportado cohabitando con las especies mutualistas son: *Pseudomyrmex gracilis* (L. Fabricius), *Pseudomyrmex nigropilosus* (L. Emery), *Pseudomyrmex subtilissimus* (L. Emery) y *Camponotus planatus*

(L. Roger) (Raine et al., 2004; Castaño-Meneses et al., 2008; Clement et al., 2008; Gómez-Acevedo et al., 2010; Heil et al., 2013).

Particularmente, se ha encontrado que las mirmecófilas *Acacia mayana* (L. Lundell) en Veracruz, *Acacia chiapensis* (L. Saff), *Acacia collinsii* (L. Saff), *Acacia cornigera* (L. Willd) y *Acacia mayana* en Oaxaca pueden estar habitadas tanto por hormigas mutualistas (~76%), como por otras especies de hormigas (~24%). Asimismo, *Acacia cedilloi* (L. Rico) en Quintana Roo, representa hasta el momento la única mirmecófila neotropical en donde se ha registrado un mayor número de hormigas no mutualistas, pertenecientes incluso a géneros distintos de *Pseudomyrmex*, como *Cephalotes* y *Crematogaster* (Ward, 1993; Raine et al., 2004; Clement et al., 2008; Gómez-Acevedo, 2010).

Algunos de los beneficios obtenidos por las especies que explotan el sistema mutualista, son un espacio libre de enemigos, reducción en la competencia interespecífica y una fuente accesible de alimentos (Hernández, 2013). Debido a la conducta defensiva de las hormigas del grupo *Pseudomyrmex ferrugineus*, se han propuesto hipótesis que permiten explicar los posibles mecanismos a través de los cuales diferentes organismos pueden infiltrarse en la asociación *Acacia-Pseudomyrmex*. Entre estas se consideran dos principales mecanismos de entrada, el primero en el cual se propone el parecido químico de los organismos y el segundo donde hay un posible comportamiento evasivo (Hernández, 2013).

Además de otras hormigas no mutualistas, se ha registrado la presencia de algunos artrópodos como la araña *Bagheera kiplingi*, la cual se caracteriza por su consumo mayormente herbívoro, esta se alimenta de cuerpos beltianos y néctar, su presencia ha sido identificada en las especies mirmecófilas *Acacia collinsi* y *Acacia cornigera* de Costa Rica y México. Observaciones del comportamiento de esta especie indican que se posicionan en las ramas más viejas de la planta donde hay un menor patrullaje, además

cuando detectan un posible ataque de las hormigas residentes evitan enfrentamientos cambiando de sitio (Meehan et al., 2009; Styrsky, 2014).

Por otro lado, también se ha estudiado el comportamiento de otras especies de hormigas que consumen cuerpos beltianos, néctar y que además se encuentran nidificando en domacios de acacias mirmecófilas de la región neotropical. El caso más representativo se encuentra asociado a *P. gracilis* y *P. nigropilosus*. Se ha observado el establecimiento de ambas hormigas en ejemplares de *A. chiapensis*, *A. collinsi*, *A. cornigera* y *A. hindsii*, mientras que *P. gracilis* se ha encontrado también en *A. cedilloi* (Clement et al., 2008; Gómez-Acevedo, 2010).

Por su parte la especie *Camponotus planatus* ha sido observada en ejemplares de *A. mayana* en la localidad de Los Tuxtlas, Veracruz. Su comportamiento muestra que las obreras no realizan patrullaje dentro de la planta y procuran acudir directamente a nectarios extraflorales para evitar posibles enfrentamientos con las hormigas residentes, además se propone que puede presentarse mimetismo químico ya que probablemente su composición química cuticular es similar a la presente en *Pseudomyrmex ferrugineus* y debido a esto las hormigas mutualistas no detectan a dicha especie en la acacia, aunque aún no hay un estudio donde se verifique este mecanismo (Clement et al., 2008).

De acuerdo a datos obtenidos en *A. collinsi* la especie *P. nigropilosus* presenta un comportamiento evasivo, el cual consiste en detenerse completamente, aumentar su velocidad de desplazamiento o bien cambiar de dirección al caminar (Amador-Vargas, 2012). Este comportamiento también se presenta en la especie *P. gracilis*, ya que se ha detectado que evitan los enfrentamientos con las hormigas habitantes (Clement et al., 2008).

El análisis de la estructura y tamaño de colonias de las hormigas habitantes en ejemplares de acacia ha sido poco estudiado, algunos de los datos más extensos han sido publicados por Janzen en 1967, en donde menciona la etapa de reproducción de las hormigas mutualistas durante la temporada de lluvias así como la posible asociación entre tamaño de acacia y número de hormigas presentes en la planta, ya que ejemplares pequeños presentan un menor tamaño de colonia y este aumenta conforme la acacia crece.

Usualmente se considera que las colonias de *P. ferrugineus* establecidas en ejemplares de *Acacia cornigera* son monogínicas (una sola reina por colonia) y además hay un cambio en el comportamiento de las hormigas conforme aumenta su tamaño poblacional, ya que solo cuando se alcanza un número promedio de entre 200 y 400 individuos hay un patrullaje intensivo así como un comportamiento más agresivo hacia organismos invasores (Janzen, 1967).

Adicionalmente, Heil y colaboradores (2009) reportaron los porcentajes de ocupación de las especies mutualistas *P. ferrugineus*, *P. mixtecus* y *P. peperi*, así como de las no mutualistas *P. gracilis* y *P. nigropilosus* en cuatro acacias mirmecófilas, obteniendo dominancia de la especie *P. ferrugineus* y *P. gracilis* sobre las hormigas restantes. Por su parte Kautz y colaboradores (2009) realizaron un análisis de la ocupación de tres especies de acacia, en el cual se registró un comportamiento similar a los datos encontrados por Heil et al., 2009 ya que en ambos estudios *P. ferrugineus* y *P. gracilis* fueron las especies más abundantes.

Asimismo algunos datos obtenidos en la especie mirmecófila africana *Vachellia erioloba* (= *Acacia erioloba*), muestran una posible asociación entre el tamaño corporal de las hormigas habitantes, tanto mutualistas (*Crematogaster* sp.) como no mutualistas (*Cataulacus intrudens* y *Tapinoma subtile*), con el orificio de entrada que realizan en domacios para el establecimiento de sus colonias, los resultados indican que las

hormigas pequeñas como *Crematogaster* sp. realizan entradas a domacios en promedio menores en contraste con aquellas de mayor tamaño (Campbell et al., 2013, 2015).

Justificación

Las relaciones mutualistas entre plantas y hormigas tienen un interés ecológico y evolutivo, debido a que permiten apreciar los mecanismos mediante los cuales puede impactarse la adecuación individual de los organismos participantes en la asociación (Frías, 1996; Del Val, 1999; Andrade, 2014).

Las interacciones planta-hormiga, involucran un número singular de especies que presentan modificaciones y especialización en su morfología como el sistema *Acacia-Pseudomyrmex*. Dentro del grupo mirmecófilo neotropical, *Acacia cornigera* y *Acacia hindsii* presentan un rango de distribución más amplio (Rico-Arce, 2001), asimismo estudios previos de estas especies se han realizado en los estados Oaxaca y Veracruz, por ello resulta importante llevar a cabo un registro actualizado de las hormigas presentes en estas plantas mirmecófilas.

Adicionalmente a la fecha son pocos los estudios que registran la presencia de otros grupos de hormigas en acacias mirmecófilas, así como la posible relación entre el tamaño de orificio de entrada a domacio y el tamaño corporal de la especie de hormiga que lo realiza, ya que a pesar de que se ha demostrado que *Pseudomyrmex ferrugineus* es la única especie que realiza orificios de entrada en domacios para anidar, se ha observado a la especie no mutualista *Pseudomyrmex gracilis* realizando sus propios orificios, en lugar de utilizar los ya perforados por *P. ferrugineus*.

Por otra parte, los recursos alimenticios y de anidación presentes en las acacias mirmecófilas, podrían estar favoreciendo la presencia de especies no mutualistas que tienen un comportamiento generalista/oportunista, por ello es importante analizar si estas hormigas afectan el adecuado desarrollo de las especies mutualistas que habitan plantas hospederas mirmecófilas. Razón por la cual el presente estudio tiene por objetivo el análisis de la mirmecofauna presente en dos poblaciones de acacias mirmecófilas de

México con la finalidad de verificar la presencia de especies mutualistas así como de no mutualistas, y si el tamaño de entrada a domicilio se encuentra relacionado con la presencia de una u otra especie.

Hipótesis

Si el grupo mirmecófilo de acacias de la región neotropical representa un recurso alimenticio y de anidación, entonces además de las hormigas mutualistas del grupo *Pseudomyrmex ferrugineus*, se presentaran otras especies no mutualistas que buscan explotar los recursos ofrecidos por tales plantas.

Objetivos

Objetivo general

Realizar un registro actualizado de las especies de hormigas mutualistas y no mutualistas que pueden estar habitando a las mirmecófilas *Acacia cornigera* en Oaxaca-Veracruz y *Acacia hindsii* en Oaxaca, así como las condiciones que podrían estar permitiendo el desarrollo de las especies no mutualistas.

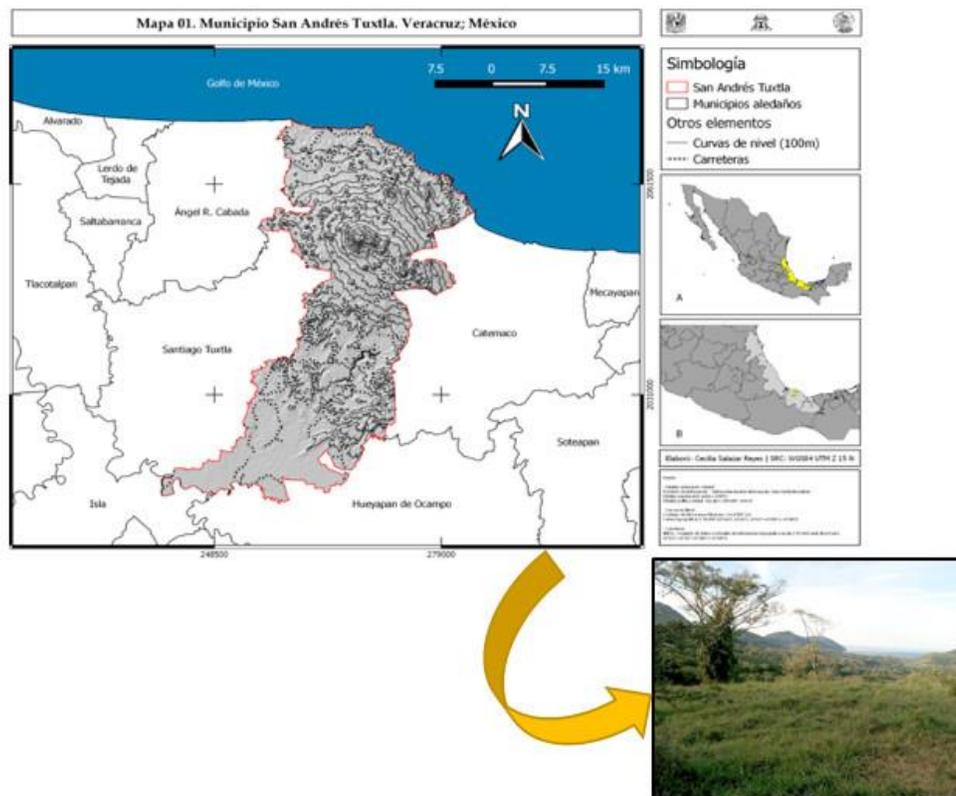
Objetivos particulares

- Colectar los mismos ejemplares de *Acacia cornigera* y *Acacia hindsii* durante todo el estudio.
- Identificar las especies de hormigas mutualistas y no mutualistas presentes en la totalidad de ejemplares colectados de ambas especies de acacias mirmecófilas.
- Estimar el tamaño de colonia de las hormigas habitantes (mutualistas y no mutualistas) mediante el porcentaje de organismos correspondiente a cada estadio de desarrollo (inmaduros, obreras y reproductores) presentes en la totalidad de individuos muestreados de *A. cornigera* y *A. hindsii*.
- Analizar si existe una relación entre el tamaño de orificio de entrada en los domacios con el tamaño de las hormigas que los habitan.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical (EBT) Los Tuxtlas, Veracruz y en Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca (SPN). La EBT se localiza a 95° 04' - 95° 09' longitud Oeste, 18° 34' - 18° 36' latitud Norte (Figura 3), con un intervalo altitudinal de 150-700 msnm (Campos-Villanueva, 2004). El clima de la EBT es cálido húmedo; la temperatura promedio oscila entre los 24.5 °C y 26 °C, la precipitación anual es de 4725 mm. Este sitio se encuentra integrado por zonas conservadas en las cuales la vegetación corresponde a selva alta perennifolia (Campos-Villanueva, 2014) y zonas alteradas debido a actividades humanas, principalmente por el establecimiento de potreros, en ellos crecen mayormente pastos. El área seleccionada para llevar a cabo la colecta fue un potrero, en el cual estaba presente un mayor número de individuos de *A. cornigera*. Asimismo se colectaron ejemplares cercanos a la reserva



La localidad de SPN se ubica en las coordenadas 98°03' longitud Oeste, 16°20' latitud Norte (Figura 4) y a una altura de 200 msnm. El clima en la región es cálido subhúmedo; la temperatura media anual de 26.2 °C y la precipitación promedio es de 1,237.5 mm (García-Mendoza et al., 2004). La vegetación característica de la localidad en zonas conservadas corresponde a selva baja caducifolia (García-Mendoza et al., 2004). Sin embargo, los puntos de muestreo elegidos se encuentran en zonas perturbadas, de las cuales se seleccionaron dos áreas, una utilizada con anterioridad como pista de aterrizaje y una cancha de fútbol. Dichos sitios se encuentran separados por al menos 1km de distancia y la vegetación observada en estos es principalmente de pastos. Las especies mirmecófilas presentes en el área fueron *Acacia cornigera* y *Acacia hindsii*.

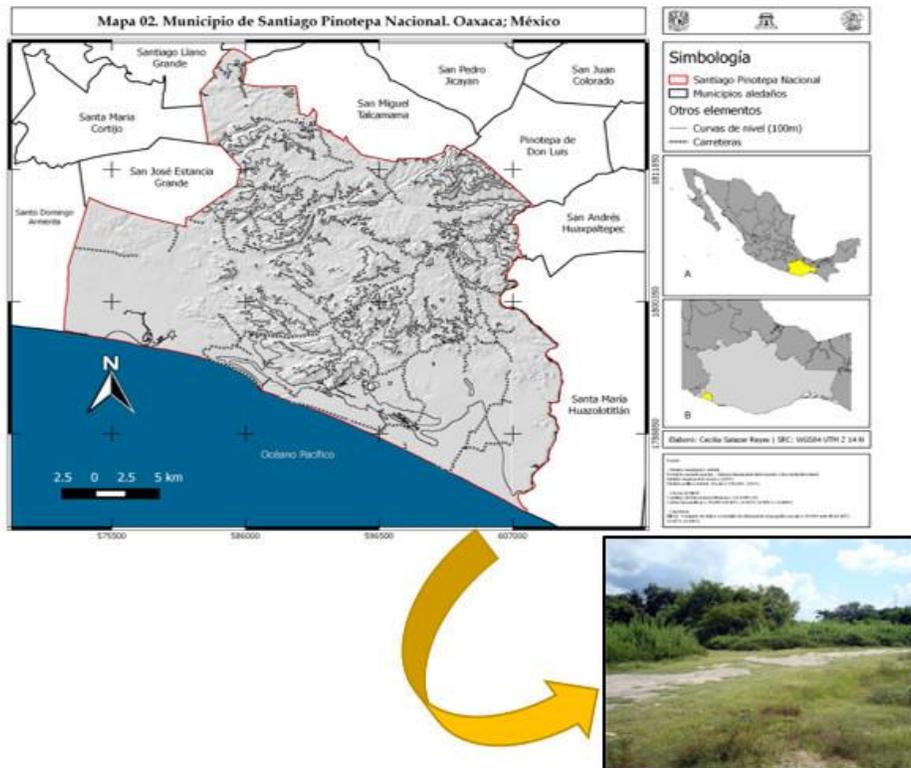


Figura 4. Ubicación de Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca.

Obtención de muestras

Se procedió a la búsqueda de individuos de *Acacia* en ambas localidades. Asimismo, se realizaron colectas de hormigas los meses de septiembre, octubre del 2015 y marzo del 2016 en la EBT, con duración de 2 días por salida. Se obtuvo un total de 35 individuos de *A. cornigera* que estuvieron distribuidos de la manera siguiente, 23 en una zona de potrero y 12 en un camino de vereda cercano a la EBT (Anexo I). La especie *A. hindsii* no se distribuye en Veracruz, por ello no se trabajaron ejemplares de esta planta. Las colectas se efectuaron a la misma hora, iniciando entre 9:00 y 10:00 am.

En la localidad de SPN, las colectas se llevaron a cabo durante junio, septiembre y octubre del 2015, con duración de 2 días por salida. En dicha zona se registraron las especies mirmecófilas *Acacia cornigera* y *A. hindsii*, las cuales de manera conjunta sumaron un total de 34 individuos que se ubicaron en dos áreas, que serán referidas como pista y cancha, en la primera zona se obtuvieron 10 individuos de *A. cornigera* y dos de *A. hindsii*, y en la segunda 11 ejemplares de *A. cornigera* y 11 de *A. hindsii* (Anexo I). Las colectas se realizaron a la misma hora, iniciando entre 9:00 – 10:00 am.

Las hormigas que se desarrollan en la región neotropical realizan el vuelo nupcial normalmente en la temporada de lluvia (Jaffé, 2004), así tanto en la EBT como en SPN, la temporada de lluvias está considerada desde junio hasta noviembre (Prontuario de información geográfica de los Estados Unidos Mexicanos, s.f.; Janzen, 1967) coincidiendo con los muestreos realizados en ambas localidades. La temporada de secas en Veracruz está considerada de marzo a mayo (García-Martínez, 2012). En el presente estudio, se realizó un muestreo en la EBT durante marzo.

Es importante señalar que se realizó un esfuerzo por hacer un seguimiento de todos los individuos de acacia trabajados, por ello durante todas las salidas se procuró coleccionar muestras de las mismas plantas. Sin embargo esto no fue posible en todos los casos debido a que estas especies son consideradas como malezas por los lugareños por lo

que en algunas ocasiones los ejemplares fueron eliminados de las zonas trabajadas. Por otra parte, en las zonas perturbadas al ser visitadas durante épocas de lluvia se observó un crecimiento importante de pastos, lo que representó un problema para ubicar a los individuos colectados, por ello cuando identificamos que alguno de los ejemplares fue cortado o bien era imposible ubicarlo se procedió a la búsqueda de nuevos individuos en la misma zona.

Una vez ubicados los individuos de acacia, para cada uno se procedió a la medición de la altura total y diámetro de tronco con cinta métrica de 2 m, en cuanto a la obtención de hormigas, se realizó una observación previa al corte de domacios con duración aproximada de 15-20 minutos por ejemplar, esto con la finalidad de identificar la presencia de las colonias mutualistas o si coexistían con otras especies, posterior a ello se procedió al corte de domacios utilizando pinzas de jardinero a tres alturas de la planta siendo estas, base, media y apical (ocho domacios por cada una, seleccionados al azar), cuando alguno de los individuos estaba en etapa de plántula, todos los domacios fueron cortados (el número de domacios fue diferente para cada plántula, obteniendo algunas veces menos de los ocho domacios considerados). Dichos domacios y las hormigas colectadas fueron almacenados en frascos plásticos con etanol al 70%.

Fase de laboratorio

En esta fase, se procedió a la apertura de todos los domacios colectados para extraer a las hormigas y se contabilizó el número de organismos inmaduros (larvas y pupas), obreras y reproductores (machos y reinas). Asimismo, se tomaron medidas de cada domacio obtenido, utilizando un Vernier digital marca OBI, las dimensiones consideradas fueron apertura total (punta-punta), ancho de domacio y largo de orificio de entrada de las hormigas (Figura 5).

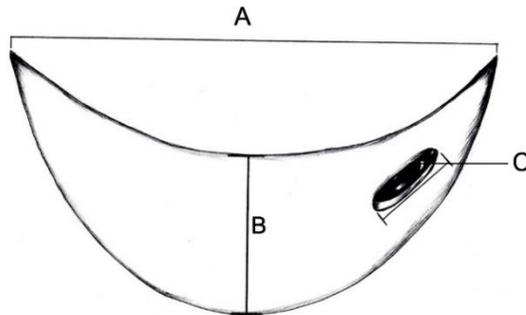


Figura 5. Medidas tomadas de domacios colectados, A= apertura total, B=ancho de domacio y C= largo de orificio de entrada de las hormigas (Dibujo Cecilia Salazar Reyes).

Los ejemplares fueron identificados empleando tanto la clave taxonómica para hormigas de México (MacKay y MacKay, 1989), como la clave especializada para el grupo de hormigas asociadas a acacias mirmecófilas (Ward, 1993), con ayuda de un microscopio estereoscópico LABOMED Luxeo 4Z, posteriormente se procedió a la toma de fotografías de los individuos utilizando una cámara digital Canon SX710 HS. Las especies encontradas fueron clasificadas en términos del tipo de relación mutualista y no mutualista que establecen con las especies *A. cornigera* y *A. hindsii*.

Análisis de datos

Para medir la diversidad se calculó el índice de diversidad de Shannon para *A. cornigera* y *A. hindsii*, utilizando la siguiente formula:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde: H' = índice de diversidad de Shannon, p_i = la abundancia proporcional de la especie i .

Asimismo, para determinar si existían diferencias significativas entre la diversidad de ambas especies de *Acacia*, se realizó una prueba de t para índices de diversidad utilizando el programa PAST 3.0 (Magurran, 1988).

Para evaluar si hubo diferencias significativas en el tamaño de orificio de entrada realizado por *Pseudomyrmex ferrugineus* y *Pseudomyrmex gracilis*, se hizo una prueba de t de las medidas de entrada elaboradas por ambas especies, esta prueba se realizó con el programa estadístico Minitab 15.

Las proporciones entre los estadios de desarrollo de *P. ferrugineus* - *P. gracilis* de la EBT y *P. ferrugineus* - *P. mixtecus* de SPN, se analizaron en cada mes con una prueba de chi-cuadrada (χ^2), con la finalidad de observar si existían diferencias significativas usando el programa GraphPad Prism 7. Estas especies se seleccionaron debido a que presentaron todos los estadios de desarrollo en cantidad considerable.

Resultados

Se registró un total de 19 especies de hormigas obtenidas en ambos sitios de colecta, que corresponden a 11 géneros y cinco subfamilias, de las cuales Myrmicinae presentó el mayor número de géneros (cinco) y especies (siete), seguida de Dolichoderinae (tres géneros y tres especies), mientras que de las subfamilias restantes, Formicinae, Pseudomyrmecinae y Ponerinae, se registró un solo género con tres, cinco y una especie respectivamente (Figura 6).

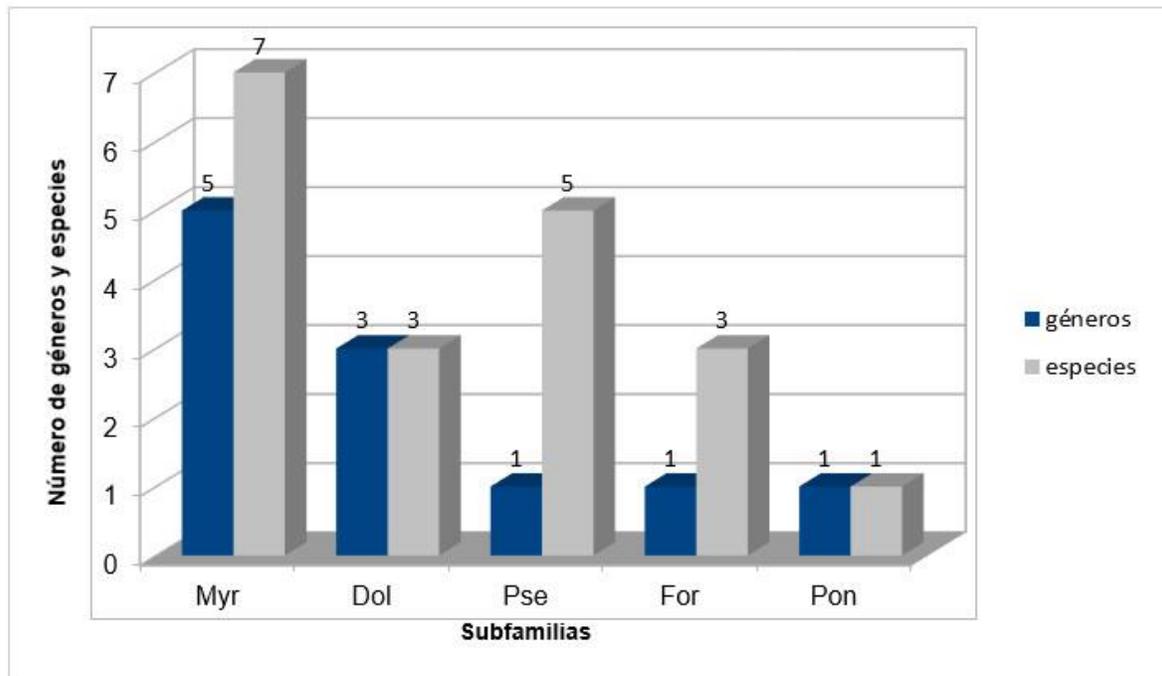


Figura 6. Riqueza de géneros y especies totales en cada subfamilia. Myr= Myrmicinae; Dol= Dolichoderinae; Pse= Pseudomyrmecinae; For= Formicidae; Pon= Ponerinae.

De los 11 géneros encontrados, *Pseudomyrmex* contó con una mayor cantidad de especies (cinco), seguido de *Camponotus* y *Monomorium* con tres especies respectivamente, mientras que los ocho géneros restantes presentaron solo una especie cada uno (Figura 7).

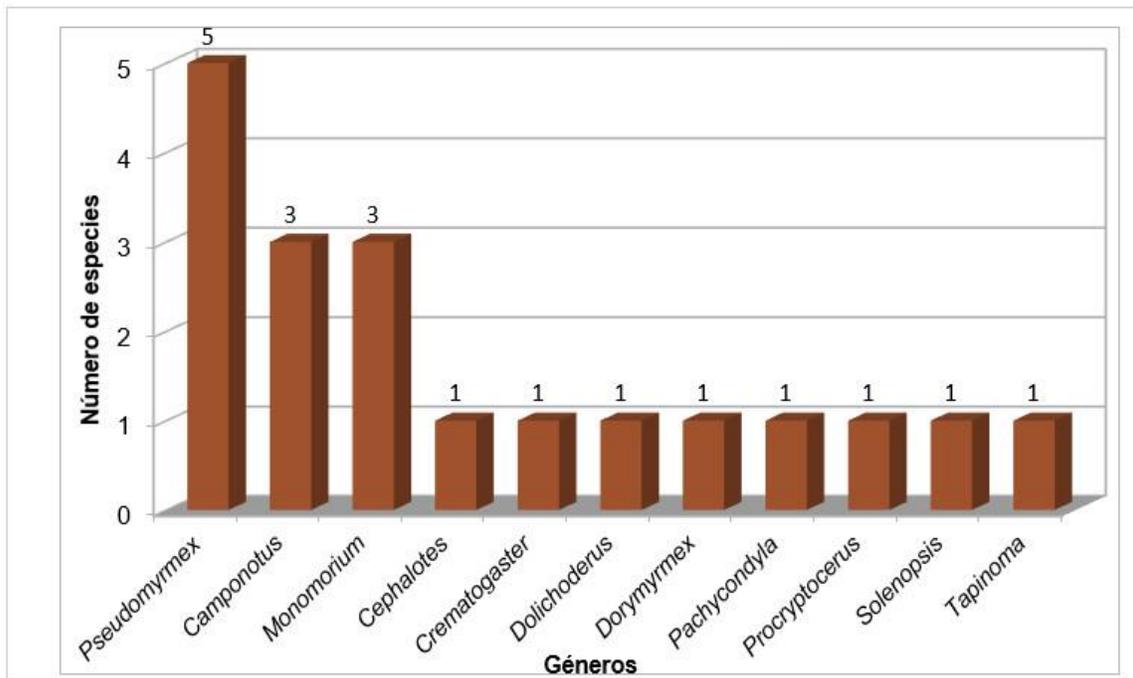


Figura 7. Riqueza de especies por cada género.

Del total de las 19 especies antes mencionadas, solo dos pertenecen al grupo mutualista: *P. ferrugineus* y *P. mixtecus*, mientras que las 17 restantes son consideradas no mutualistas: *Camponotus planatus*, *Camponotus rectangularis*, *Camponotus* sp., *Cephalotes multispinosus*, *Crematogaster* sp., *Dolichoderus bispinosus*, *Dorymyrmex bicolor*, *Monomorium floricola*, *Monomorium* sp. 1, *Monomorium* sp. 2, *Pachycondyla* sp., *Procryptocerus scabriusculus*, *Pseudomyrmex gracilis*, *Pseudomyrmex nigropilosus*, *Pseudomyrmex pallidus*, *Solenopsis invicta* y *Tapinoma* sp. Estas se encuentran representadas en la Tabla 1 durante cada mes de colecta.

Tabla 1. Riqueza de la mirmecofauna en las especies *Acacia cornigera* y *Acacia hindsii* de SPN y *Acacia cornigera* de la EBT.

Especies de hormigas	Junio 2015		Septiembre 2015			Octubre 2015		Marzo 2016	
	SPN		SPN		EBT	SPN		EBT	EBT
	<i>A. cornigera</i>	<i>A. hindsii</i>	<i>A. cornigera</i>	<i>A. hindsii</i>	<i>A. cornigera</i>	<i>A. cornigera</i>	<i>A. hindsii</i>	<i>A. cornigera</i>	<i>A. cornigera</i>
Mutualistas									
Subfamilia Pseudomyrmecinae									
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>									
<i>Pseudomyrmex mixtecus</i>									
No mutualistas									
Subfamilia Dolichoderinae									
<i>Dolichoderus bispinosus</i>									
<i>Dorymyrmex bicolor</i>									
<i>Tapinoma</i> sp.									
Subfamilia Formicinae									
<i>Camponotus planatus</i>									
<i>Camponotus rectangularis</i>									
<i>Camponotus</i> sp.									
Subfamilia Myrmicinae									
<i>Cephalotes multispinosus</i>									
<i>Crematogaster</i> sp.									
<i>Monomorium floricola</i>									
<i>Monomorium</i> sp.1									
<i>Monomorium</i> sp.2									
<i>Procryptocerus scabriusculus</i>									
<i>Solenopsis invicta</i>									
Subfamilia Ponerinae									
<i>Pachycondyla</i> sp.									
Subfamilia Pseudomyrmecinae									
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>									
<i>Pseudomyrmex nigropilosus</i>									
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>									

Riqueza de especies por localidad

EBT

Se registró un total de 11 especies de hormigas, de las cuales sólo una corresponde al grupo mutualista (*Pseudomyrmex ferrugineus*), las 10 especies restantes son consideradas no mutualistas (*Camponotus planatus*, *Cephalotes multispinosus*, *Crematogaster* sp., *Dolichoderus bispinosus*, *Monomorium floricola*, *Pachycondyla* sp., *Procryptocerus scabriusculus*, *Pseudomyrmex gracilis*, *Pseudomyrmex pallidus* y *Tapinoma* sp.).

En la Tabla 2, Figuras 8 y 9 se muestran las hormigas presentes en *A. cornigera* por área de colecta, encontrando a *C. planatus*, *C. multispinosus*, *Crematogaster* sp., *M. floricola*, *P. scabriusculus*, *P. pallidus* y *Tapinoma* sp. en potrero, mientras que en reserva se identificó a *D. bispinosus* y *Pachycondyla* sp., hallándose en ambos sitios a *P. ferrugineus* y *P. gracilis*.

SPN

De acuerdo a los datos obtenidos se identificaron 10 especies de hormigas, de las cuales dos son mutualistas (*P. ferrugineus* y *P. mixtecus*) y las restantes son no mutualistas (*Camponotus rectangularis*, *Camponotus* sp., *Dorymyrmex bicolor*, *Monomorium* sp. 1, *Monomorium* sp. 2, *Pseudomyrmex gracilis*, *Pseudomyrmex nigropilosus* y *Solenopsis invicta*).

En la zona de pista, se encontró a *C. rectangularis*, *Camponotus* sp., *P. mixtecus* y *P. nigropilosus* en *A. cornigera* y *D. bicolor* en *A. hindsii*, en ambas mirmecófilas se encontró a *P. ferrugineus* y *P. gracilis* (Tabla 2 y Figura 10). En cuanto a la zona de cancha; *C. rectangularis*, *Monomorium* sp. 1, *Monomorium* sp. 2, *P. nigropilosus* y *S. invicta* se obtuvieron en *A. cornigera*, así como *P. mixtecus* en *A. hindsii*, siendo *P. ferrugineus* y *P. gracilis* especies compartidas en ambas acacias mirmecófilas (Tabla 2, Figuras 10 y 11).

Se calculó el índice de diversidad de Shannon para *A. cornigera* ($H' = 1.24$), el cual fue mayor en contraste con *A. hindsii* ($H' = 0.91$), ya que se presentaron diferencias significativas entre ambos valores ($t = 10.09$, g.l. = 681, $P < 0.0001$).



Figura 8. Vista frontal y lateral de los ejemplares registrados en la zona de potrero de la EBT. **Mutualista:** A-B *Pseudomyrmex ferrugineus*. **No mutualistas:** C-D *Camponotus planatus*, E-F *Cephalotes multispinosus*, G-H *Crematogaster* sp., I-J *Monomorium floricola*, K-L *Procryptocerus scabriusculus*, M-N *Pseudomyrmex pallidus*, O-P *Pseudomyrmex gracilis*., Q-R *Tapinoma* sp.

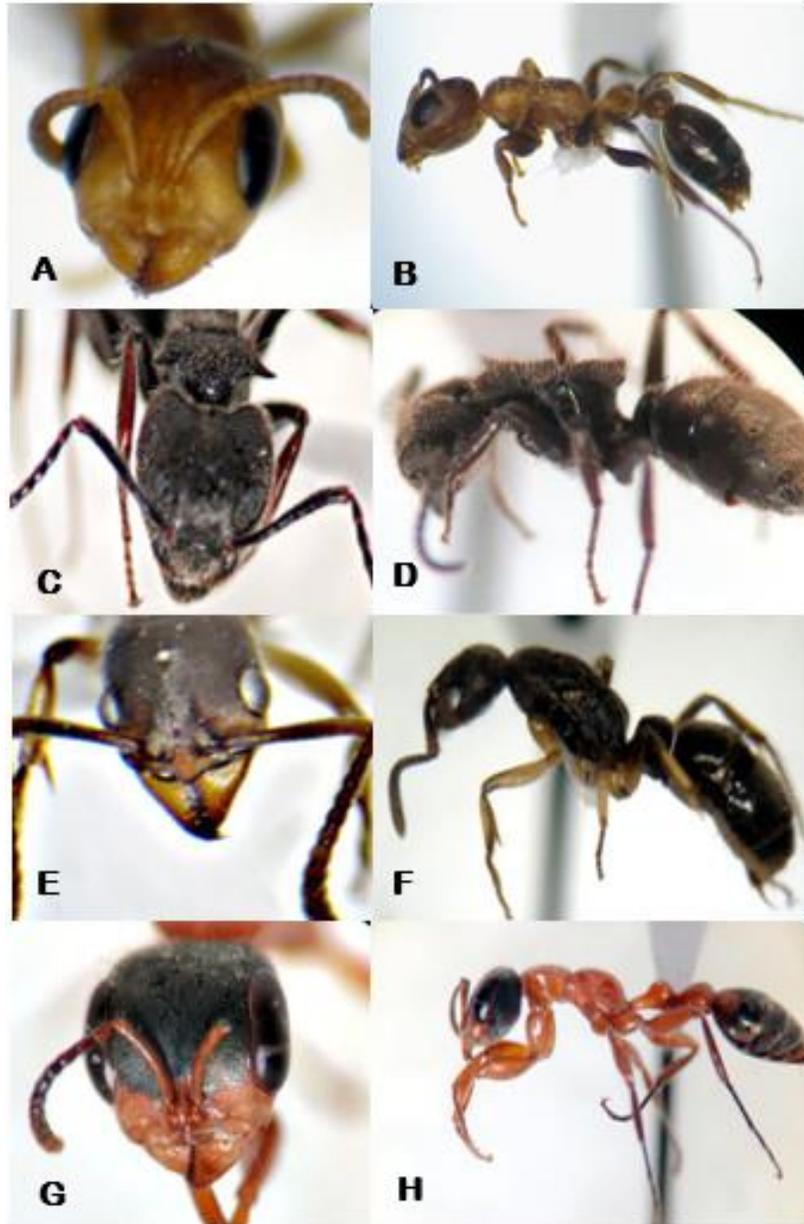


Figura 9. Vista frontal y lateral de los ejemplares registrados en la zona de reserva de la EBT. **Mutualista:** A-B *Pseudomyrmex ferrugineus*. **No mutualistas:** C-D *Dolichoderus bispinosus*, E-F *Pachycondyla* sp., **G-H** *Pseudomyrmex gracilis*



Figura 10. Vista frontal y lateral de los ejemplares registrados en la zona de pista de SPN. **Mutualistas:** **A-B** *Pseudomyrmex ferrugineus*, **C-D** *Pseudomyrmex mixtecus*. No mutualistas **E-F** *Camponotus rectangularis*, **G-H** *Camponotus* sp., **I-J** *Dorymyrmex bicolor*, **K-L** *Pseudomyrmex gracilis*, **M-N** *Pseudomyrmex nigropilosus*.

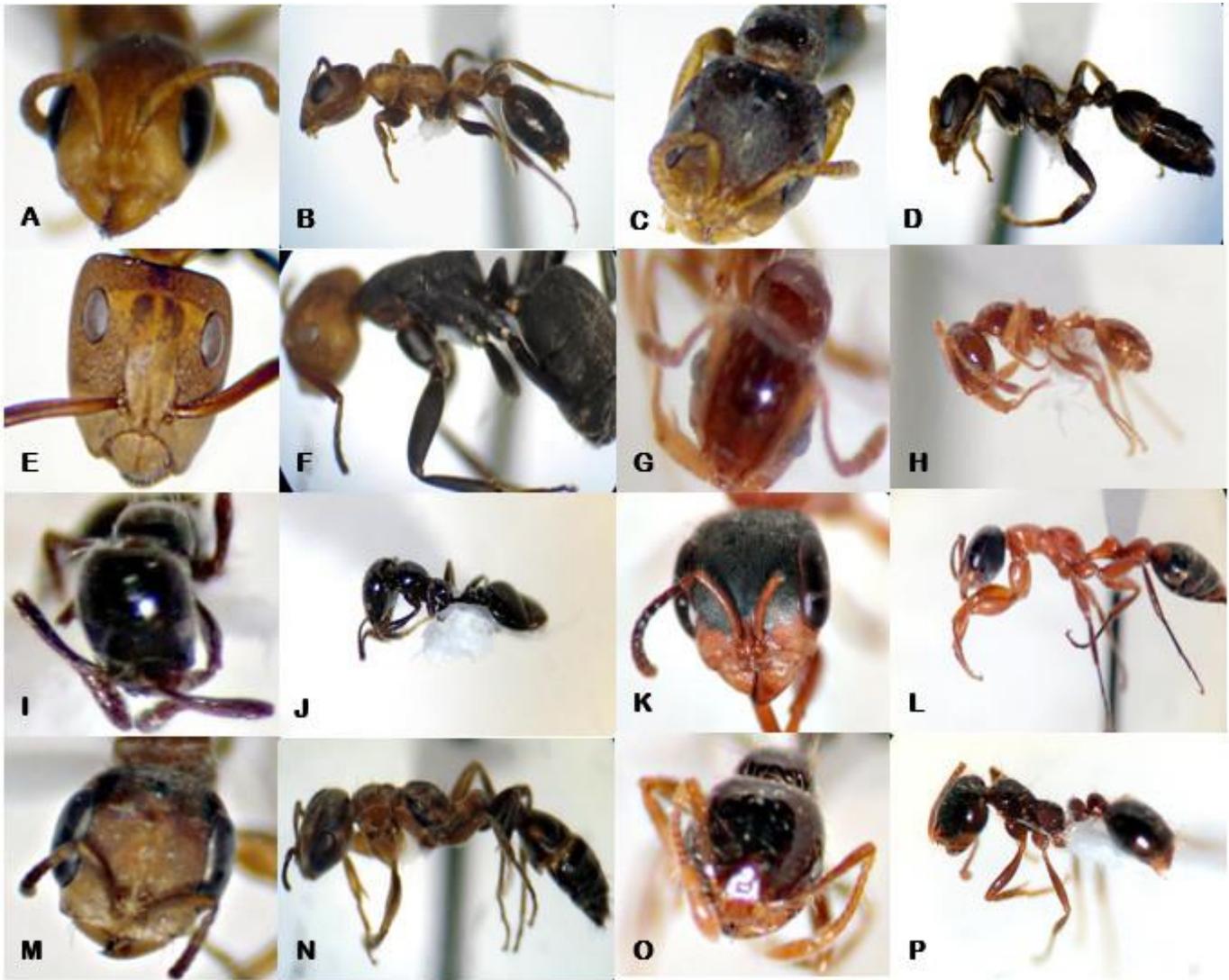


Figura 11. Vista frontal y lateral de los ejemplares registrados en la zona de cancha de SPN. **Mutualistas:** A-B *Pseudomyrmex ferrugineus*, C-D *Pseudomyrmex mixtecus*. No mutualistas E-F *Camponotus rectangularis*, G-H *Monomorium* sp.1, I-J *Monomorium* sp. 2, K-L *Pseudomyrmex gracilis*, M-N *Pseudomyrmex nigropilosus*, O-P *Solenopsis invicta*.

Tabla 2. Mirmecofauna presente en las mirmecófilas estudiadas en la EBT y SPN a lo largo de todos los muestreos.

Especie de hormiga Especie de acacia	EBT		SPN			
	<i>A. cornigera</i>		<i>A. cornigera</i>		<i>A. hindsii</i>	
	Potrero	Reserva	Pista	Cancha	Pista	Cancha
Mutualistas						
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>						
<i>Pseudomyrmex mixtecus</i>						
No mutualistas						
<i>Camponotus planatus</i>						
<i>Camponotus rectangularis</i>						
<i>Camponotus</i> sp.						
<i>Cephalotes multispinosus</i>						
<i>Crematogaster</i> sp.						
<i>Dolichoderus bispinosus</i>						
<i>Dorymyrmex bicolor</i>						
<i>Monomorium floricola</i>						
<i>Monomorium</i> sp.1						
<i>Monomorium</i> sp.2						
<i>Pachycondyla</i> sp.						
<i>Procryptocerus scabriusculus</i>						
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>						
<i>Pseudomyrmex nigropilosus</i>						
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>						
<i>Solenopsis invicta</i>						
<i>Tapinoma</i> sp.						

Composición de la colonia de hormigas por localidad

EBT

El número de organismos totales registrados durante los tres muestreos y considerando los tres estadios reproductivos fue de 10,673, la mayor proporción correspondió a las obreras con 5,483 individuos (51.37%), seguido de inmaduros con 4,873 (45.66%), y finalmente los reproductores con 317 (2.97%). De las especies reportadas solo dos presentaron todos los estadios de desarrollo (*P. ferrugineus* y *P. gracilis*), mientras que para *Tapinoma* sp. y *Crematogaster* sp. se registraron inmaduros y obreras. Para las especies restantes solo se observaron obreras (Figuras 12, 13 y 14). Las especies de hormigas y sus respectivos estadios de desarrollo en las áreas potrero y reserva se muestran en el Anexo II. Se consideraron las especies y etapas de desarrollo para cada mes de colecta, durante septiembre se registraron 3,076 individuos, la mayor abundancia estuvo representada por la especie mutualista *P. ferrugineus* (2,723) y por la especie no mutualista *P. gracilis* (339), mientras que las especies *M. floricola*, *C. planatus* y *C. multispinosus* registraron de forma conjunta un total de 14 obreras (Figura 12). La prueba de chi-cuadrada para comparar las proporciones entre estadios de *P. ferrugineus* y *P. gracilis* mostró diferencias significativas ($\chi^2= 36.67$, g.l.= 2, $P < 0.0001$).

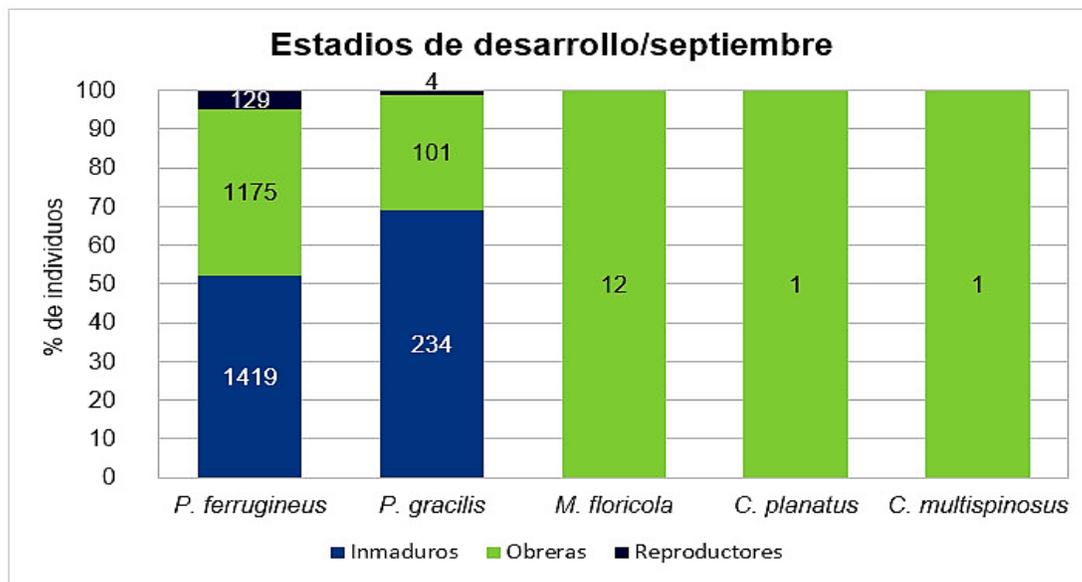


Figura 12. Porcentaje de individuos de cada estadio de desarrollo para las especies de hormigas encontradas en *A. cornigera* en septiembre.

Durante octubre se presentó el mayor número de individuos con un total de 4,385, la proporción de organismos fue similar a la colecta de septiembre al ser *P. ferrugineus* (3,469) y *P. gracilis* (435) las especies más abundantes, se registró a *Tapinoma* sp. en la colecta obteniendo un total de 316 individuos, de las especies restantes *M. floricola* y *C. planatus* sumaron en conjunto un total de 162 obreras, en cuanto a *Pachycondyla* sp., *Procryptocerus scabriusculus* y *Pseudomyrmex pallidus* contaron con la menor cantidad de individuos al registrar una obrera cada una (Figura 13). La prueba de chi-cuadrada para *P. ferrugineus* y *P. gracilis* arrojó diferencias significativas entre los estadios de desarrollo de ambas especies ($\chi^2= 62.47$, g.l.= 2, $P < 0.0001$).

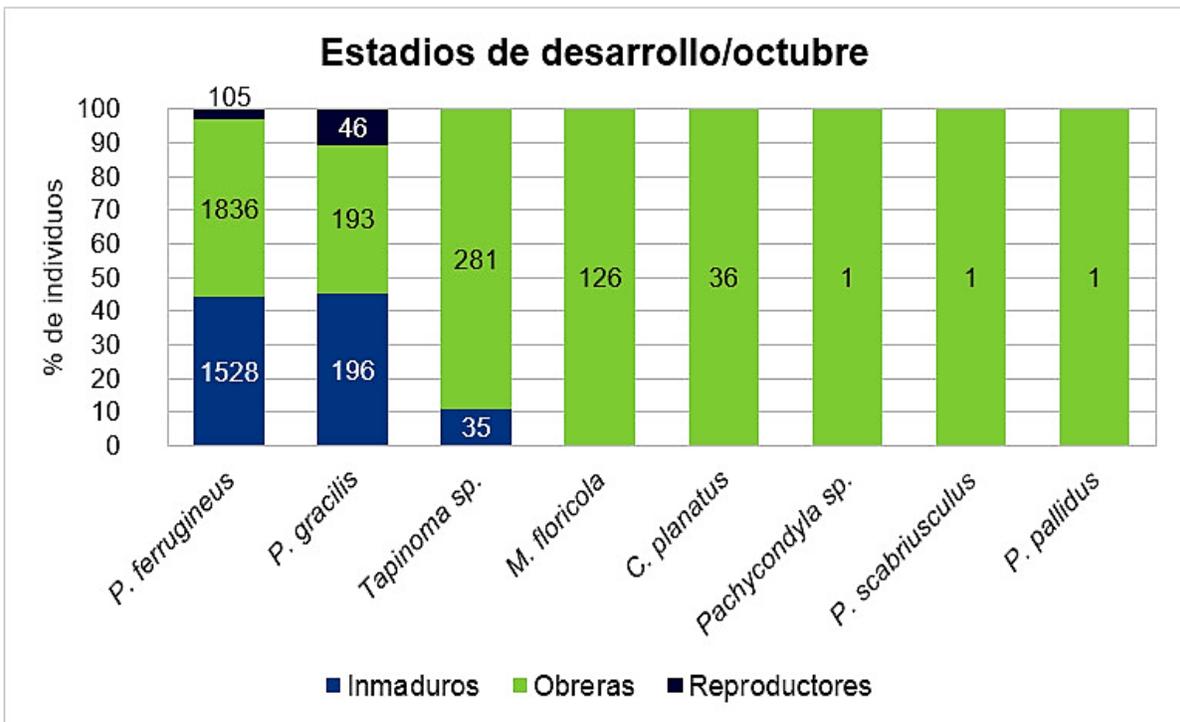


Figura 13. Porcentaje de individuos de cada estadio de desarrollo para las especies de hormigas encontradas en *A. cornigera* en octubre.

La colecta de marzo representó el segundo muestreo más abundante, se registraron 3,212 individuos. Las especies más representativas fueron *P. ferrugineus* (2,865), *P. gracilis* (214) y *Tapinoma* sp. (90), la hormiga *Crematogaster* sp. sumó 39 individuos, en cuanto a *Dolichoderus bispinosus* (tres) y *Camponotus planatus* (una) presentaron los valores más bajos con cuatro obreras en conjunto (Figura 14). El valor de chi-cuadrada entre los estadios de desarrollo de *P. ferrugineus* y *P. gracilis* indica diferencias significativas ($\chi^2= 14.89$, g.l.= 2, P= 0.0006).

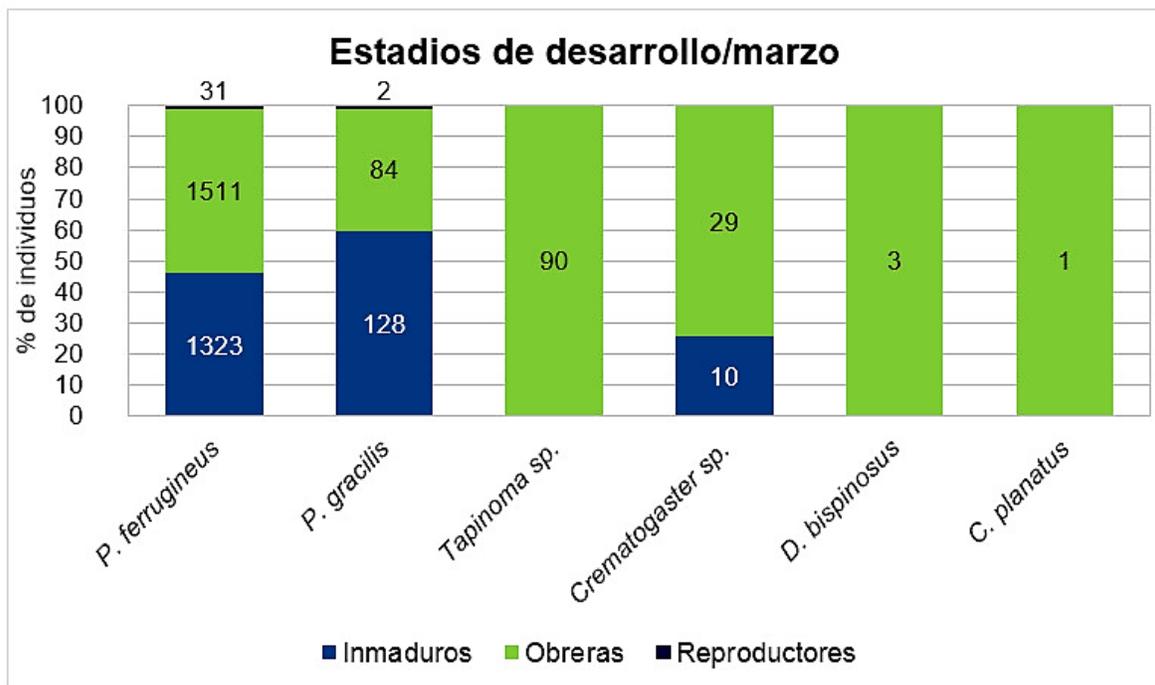


Figura 14. Porcentaje de individuos de cada estadio de desarrollo para las especies de hormigas encontradas en *A. cornigera* en marzo.

SPN

Se registró un total de 6,549 individuos; 3231 individuos inmaduros (49.34%), 3194 obreras (48.77%) y 124 reproductores (1.89%). Las especies mutualistas *P. ferrugineus* y *P. mixtecus* además de la no mutualista *P. nigropilosus* presentaron todos los estadios de desarrollo, mientras que en las especies *Monomorium* sp. 2 y *P. gracilis* se observaron al menos dos de las etapas de desarrollo, las hormigas restantes fueron únicamente obreras (*Camponotus* sp., *Camponotus rectangularis*, *Dorymyrmex bicolor*, *Monomorium* sp. 1 y *Solenopsis invicta*) (Figuras 15,16 y 17). La cantidad de organismos que utilizaron a *A. cornigera* y *A. hindsii* para el establecimiento de colonias se muestra en el Anexo III.

Los registros de las especies y sus respectivas etapas de desarrollo, fueron analizados durante cada mes de colecta. En junio se recolectó la menor cantidad de organismos (1130). Se presentaron dos especies mutualistas en la localidad (*P. ferrugineus* y *P. mixtecus*), las cuales representaron la mayor abundancia con *P. mixtecus* (871) seguido de *P. ferrugineus* (203). Durante el muestreo se identificó la ausencia de los estadios inmaduros de *P. gracilis* (27) y las cantidades menores estuvieron dadas por obreras de las especies *Monomorium* sp. 1 (11), *D. bicolor* (nueve) y *S. invicta* (nueve) (Figura 15). De acuerdo al valor de chi-cuadrada obtenido, se presentaron diferencias significativas entre los estadios de desarrollo de *P. ferrugineus* y *P. mixtecus* ($X^2= 59.91$, g.l.=2, $P < 0.0001$).

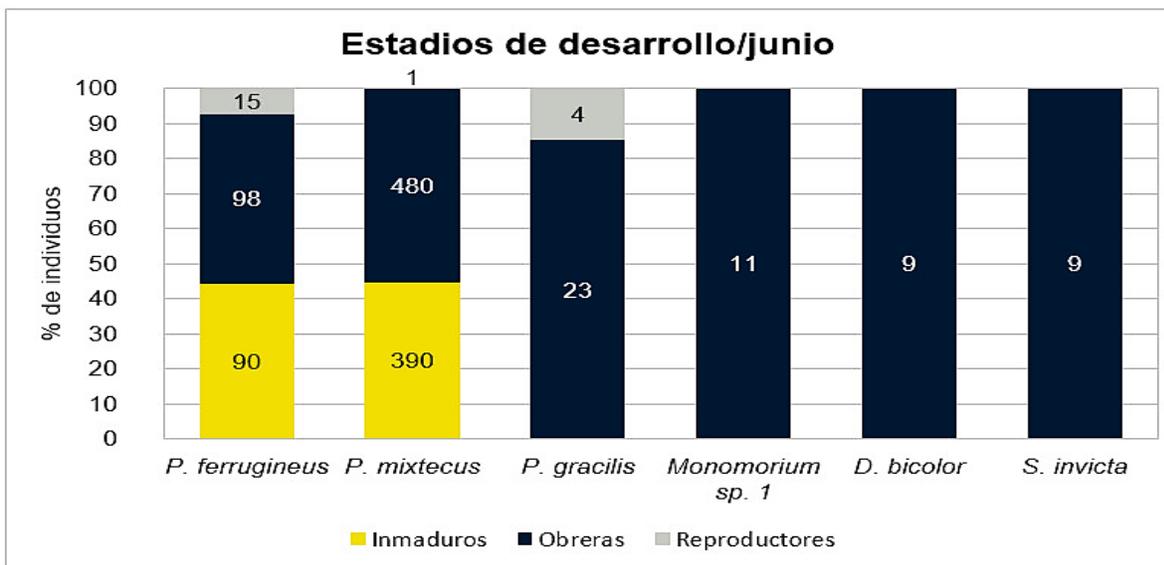


Figura 15. Porcentaje de individuos de cada estadio de desarrollo para las especies de hormigas encontradas en *A. cornigera* y *A. hindsii* en junio.

Durante septiembre se recolectó el mayor número de organismos; 2792, siendo las especies *P. mixtecus* (1473) y *P. ferrugineus* (762) las más representativas. Durante este mes la especie no mutualista *Monomorium* sp. 2 (512) ocupó el tercer lugar de abundancia seguido de *P. gracilis* (34). Las especies restantes, *Camponotus* sp., *C. rectangularis* y *P. nigropilosus* sumaron en conjunto 11 obreras (Figura 16). La prueba chi-cuadrada para *P. ferrugineus* y *P. mixtecus* mostró diferencias significativas entre los estadios de desarrollo de ambas especies ($\chi^2= 82.69$, g.l.= 2, $P < 0.0001$).

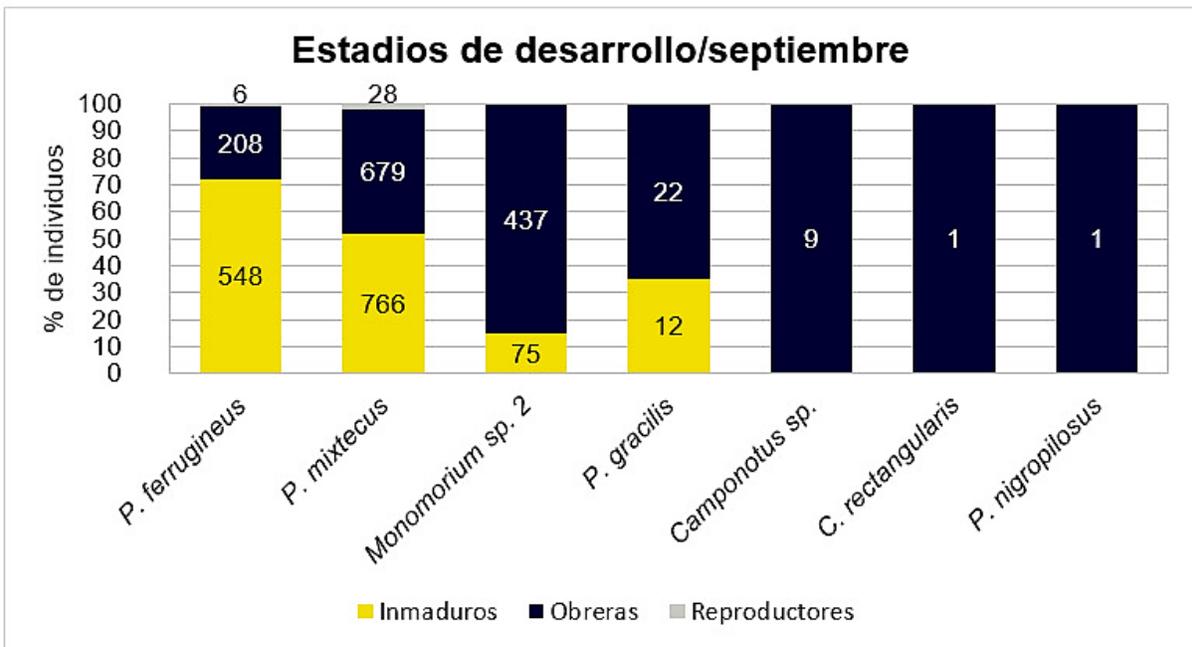


Figura 16. Porcentaje de individuos de cada estadio de desarrollo para las especies de hormigas encontradas en *A. cornigera* y *A. hindsii* en septiembre.

Durante octubre, se registró el segundo muestreo más abundante al contar con 2627 organismos, de los cuales 1845 individuos fueron de *P. mixtecus*, seguido por *P. ferrugineus* (750), *P. nigropilosus*, con 12 organismos presentó todos los estadios de desarrollo mientras que se recolectaron 18 obreras de *P. gracilis* y 2 *C. rectangularis* (Figura 17). La prueba chi-cuadrada entre estadios de desarrollo de *P. ferrugineus* y *P. mixtecus* arrojó diferencias significativas ($X^2= 8.85$, g.l.= 2, $P= 0.012$).

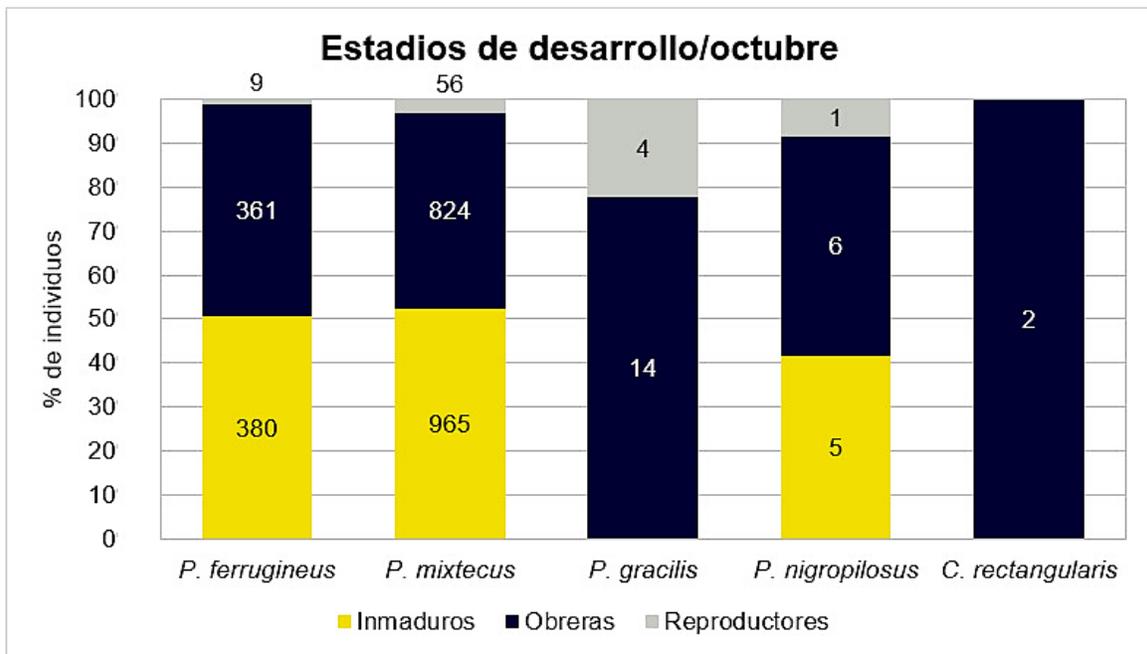


Figura 17. Porcentaje de individuos de cada estadio de desarrollo para las especies de hormigas encontradas en *A. cornigera* y *A. hindsii* en octubre.

Asociación tamaño de entrada a domacio – tamaño especie de hormiga

En total se midieron 1460 domacios, de los cuales 681 se colectaron en SPN y 779 en la EBT, las medidas obtenidas de los domacios para ambas localidades se encuentran expresadas en los Anexos IV y V. La cantidad de domacios utilizados por hormigas fue de 718 (49.17%), de ellos 503 corresponden a EBT y 215 a SPN, así los 742 domacios restantes (50.83%) se encontraban desocupados (Figura 18).

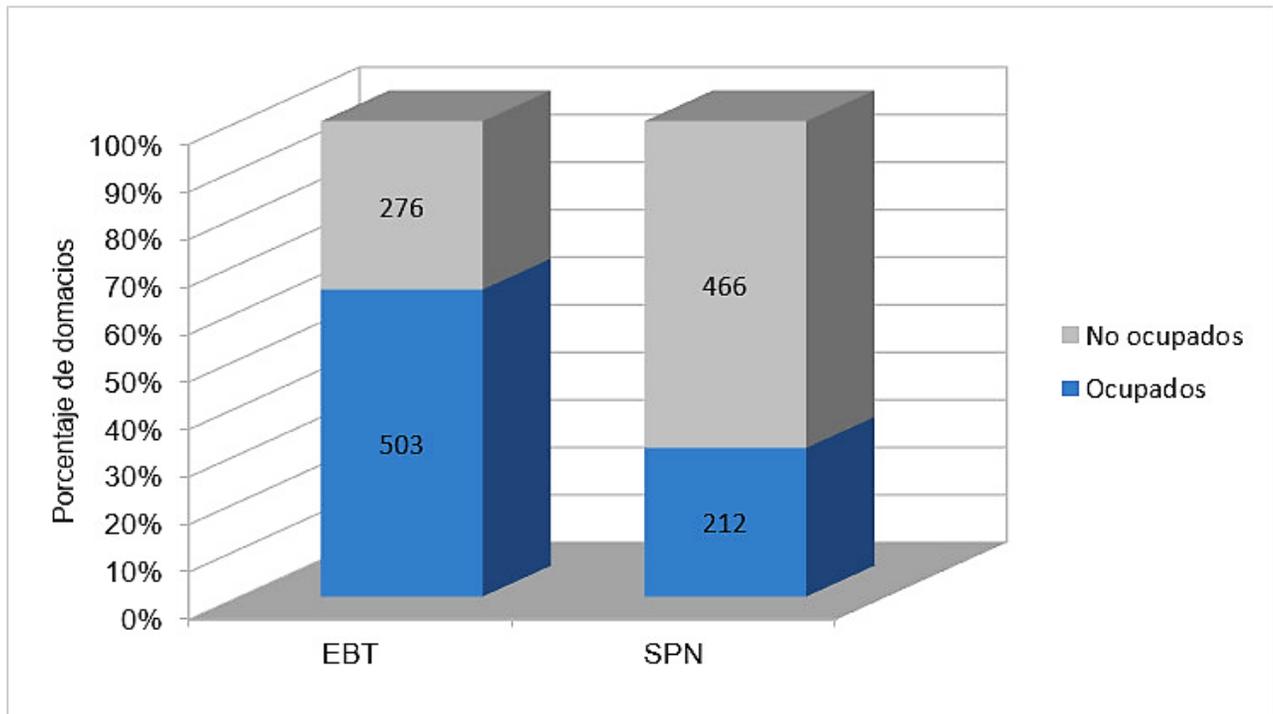


Figura 18. Proporción de domacios ocupados y no ocupados en ambas localidades.

A partir de observaciones realizadas en campo, se encontró que solo las especies mutualistas así como *P. gracilis* realizaban orificios en los domacios, por ello se consideró a estas especies para asociarlas con su respectivo tamaño de entrada obteniendo lo siguiente:

En la EBT, 503 domacios se encontraron habitados por hormigas, así, en 412 se encontró a *P. ferrugineus* y en 84 a *P. gracilis*, en esta localidad se registró el mayor tamaño promedio (\pm E.E) de entrada a domacios de ambas especies 2.59 ± 0.09 mm y 5.12 ± 0.43 mm respectivamente, siendo esta diferencia estadísticamente significativa ($t = -15.76$, g.l.= 495, $P < 0.0001$) (Figura 19). Los siete domacios restantes estuvieron ocupados por *C. planatus* (cuatro), *M. floricola* (dos) y *Tapinoma* sp. (uno).

De los 215 domacios utilizados por hormigas en SPN, 169 se obtuvieron de *A. cornigera* y de ellos 32 fueron ocupados por *P. ferrugineus* y nueve por *P. gracilis*, el tamaño promedio de entrada realizado por dichas especies fue de 2.23 ± 0.15 mm y 2.20 ± 0.35 mm respectivamente, aunque la diferencia entre ambas no fue significativa ($t = 0.16$, g.l.= 39, $P = 0.86$). Las hormigas presentes en los 128 domacios restantes fueron *P. mixtecus* (118), *Monomorium* sp. 2 (seis), *P. nigropilosus* (tres) y *S. invicta* (uno).

Los 46 restantes pertenecieron a *A. hindsii*, obteniendo que la proporción de domacios utilizados fue de 26 para la especie mutualista y siete en el caso de la no mutualista, la medida de orificio correspondiente para cada hormiga fue de 2.09 ± 0.25 mm y 2.69 ± 0.54 mm, presentándose diferencia significativa entre ambas ($t = -2.13$, g.l.= 31, $P = 0.04$) (Figura 19). La especie mutualista *P. mixtecus* se encontró habitando en 13 domacios.

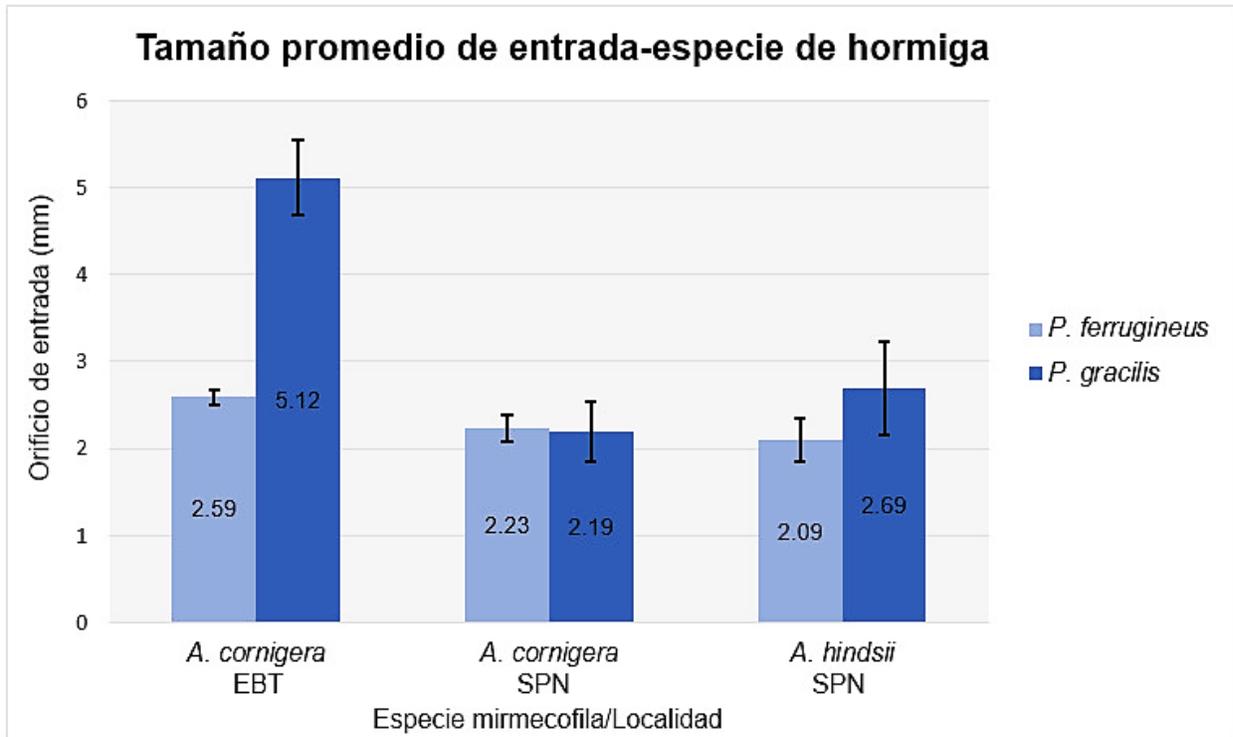


Figura 19. Tamaño promedio (\pm E.E) de orificio de entrada en los domacios de las mirmecófilas estudiadas.

Discusión

Composición taxonómica

De las ocho regiones zoogeográficas en las cuales se reconoce la presencia de hormigas, la región neotropical es la que cuenta con el mayor número de géneros (118) y especies (2358) (Bolton, 1994; Rojas, 2001). Acorde a datos obtenidos mediante la revisión de trabajos acerca de la mirmecofauna de México Ríos-Casanova en 2014 reporta 12 subfamilias de hormigas de las cuales cinco fueron registradas durante el presente estudio (Figura 6).

Myrmicinae y Dolichoderinae presentaron la mayor cantidad de géneros y especies identificadas (Figura 6), esto corresponde con datos anteriores en los cuales se señala que éstas se encuentran entre las cuatro subfamilias más diversas (Toro y Ortega, 2006; Ríos-Casanova, 2014). Las especies y géneros encontrados en las localidades de muestreo (Figura 7) representaron 0.8% y 9.32% respectivamente de la totalidad reportada para la región neotropical.

De los géneros identificados, *Pseudomyrmex* contó con la mayor cantidad de especies (Figura 7), esto puede ser atribuido a que las colectas se realizaron en el estrato arbóreo de *Acacia*, que es donde se espera encontrar a *Pseudomyrmex* (Vergara et al., 2007; Cerpa et al., 2015).

Los géneros *Camponotus*, *Cephalotes*, *Crematogaster* y *Procryptocerus* son considerados principalmente arborícolas, mientras que *Monomorium* muestra afinidad por diversos estratos (suelo, madera y debajo de rocas), sin embargo se ha mencionado que especies de dichos géneros, explotan recursos de algunas plantas como los nectarios extraflorales, lo que podría asociarse a la presencia de estas hormigas en las plantas colectadas (Wetterer y Wetterer, 2003; Vergara et al., 2007; Vásquez-Bolaños et al., 2015).

Los géneros *Dolichoderus*, *Dorymyrmex*, *Solenopsis* y *Tapinoma* se caracterizan por sus hábitos arborícolas y su comportamiento forrajero, el cual está asociado a fuentes de azúcar (Lanza et al., 1993; Ortiz y Fernández, 2011; Branstetter y Sáenz, 2012) como puede ser el néctar secretado por las acacias mirmecófilas, lo que podría explicar su registro en los ejemplares *A. cornigera* y *A. hindsii* trabajados durante el presente estudio. Por su parte el género *Pachycondyla* tiene una dieta mayormente carnívora (Vergara et al., 2007), sin embargo su presencia en las plantas colectadas puede relacionarse a que se ha reportado anidando principalmente en árboles, no obstante en el presente estudio se registró sólo una obrera de *Pachycondyla* sp.

Riqueza de especies por localidad

La fauna de hormigas de México ha sido estimada en un total de 993 especies, de las cuales los mayores porcentajes se localizan en los estados Chiapas, Veracruz e Hidalgo, siendo Oaxaca menor en contraste a dichos sitios (Ríos-Casanova, 2014). En el presente estudio se registraron nueve especies en Veracruz y ocho en Oaxaca (Tablas 1 y 2) siendo similares en cuanto a número de especies.

Camponotus planatus y *Camponotus rectangularis* se registraron en Veracruz y Oaxaca respectivamente (Tablas 1 y 2), coincidiendo con reportes previos para ambos estados de la República Mexicana (Raine et al., 2004; Varela et al., 2016), adicionalmente las especies del género *Camponotus* son indicadoras de sitios con algún tipo de impacto humano (Vasconcelos, 1999; Ribas et al., 2012), lo que explicaría su presencia en los sitios de muestreo.

La especie *Dorymyrmex bicolor* se caracteriza por anidar preferentemente en sitios secos, perturbados o bien con poca cobertura vegetal (Cuezzo y Guerrero, 2012) lo que concuerda con su registro en la zona de muestreo (Tabla 2). *Dorymyrmex bicolor* se distribuye en nueve estados de la República Mexicana incluyendo Oaxaca (Vásquez-

Bolaños, 2011; Varela et al., 2016) siendo esta última la localidad en donde se encontró a esta hormiga en el presente trabajo.

Algunas especies del género *Monomorium*, como *M. floricola* y *M. ebeninum* tienen amplia distribución en el trópico y se consideran perjudiciales para el cultivo de la palmera de coco, adicionalmente estas especies se encuentran asociadas a zonas con algún grado de perturbación como pastizales y potreros (Wetterer, 2010), lo cual coincide con la identificación de *M. floricola* en el área de potrero de la EBT (Tablas 1 y 2), además esta especie se encuentra dentro de su rango de distribución geográfica (García, 2012). Aunque *Monomorium* sp. 1 y *Monomorium* sp. 2 no fueron identificadas a nivel de especie, su presencia en SPN (Tablas 1 y 2) podría estar relacionada a la información anterior respecto a su preferencia por sitios perturbados.

Por otra parte, *C. multispinosus*, *Crematogaster* sp., *D. bispinosus*, *Pachycondyla* sp., *P. scabriusculus* y *Tapinoma* sp. han sido reportadas tanto en ambientes conservados como perturbados (Wild, 2005; Ortiz y Fernández, 2011; Sharaf et al., 2012; Price et al., 2014; Vásquez-Bolaños et al., 2015; Sonune y Chavan, 2016), estas hormigas se encontraron en la EBT (Tablas 1 y 2) coincidiendo también con su área de distribución en la República Mexicana (Brandão, 1991; MacKey, 1993; Longino y Snelling, 2002; Castaño-Meneses et al., 2008; Vásquez-Bolaños, 2015; Pérez-Toledo et al., 2016).

Pseudomyrmex ferrugineus se distribuye desde el Este y Sur de México hasta El Salvador y Honduras (Ward, 1993) y *P. mixtecus* en el Sur de México (Ward, 1993), siendo concordante a su presencia en la EBT y SPN (Tablas 1 y 2). Por su parte las especies *P. gracilis*, *P. nigropilosus* y *P. pallidus* registradas en el presente estudio (Tablas 1 y 2) se encuentran dentro de su rango de distribución geográfica y son consideradas hormigas generalistas asociadas a nectarios extraflorales (Ward, 1985; Ward, 1993; Kautz et al., 2009).

Solenopsis invicta; es una especie no nativa de México, por ello su distribución en la República Mexicana es escasa, ya que sólo ha sido identificada en los Estados Coahuila, Nuevo León (Sánchez-Peña et al., 2009) y Tamaulipas (Quezada-Martínez et al., 2009), sin embargo su registro en Oaxaca (Tablas 1 y 2) amplía el intervalo de distribución conocido hasta ahora. Por otra parte dicha especie ha sido asociada a lugares que presentan modificación en el hábitat natural, algunos sitios donde ha sido encontrada son: canchas de béisbol, pastizales, plantaciones y en campos utilizados como estacionamiento (Wetterer y Snelling, 2006), esto concuerda con su registro en el presente estudio al ser encontrada en la zona de cancha en SPN (Tabla 2).

Hormigas mutualistas y no mutualistas presentes en *A. cornigera* y *A. hindsii*

Las especies mirmecófilas, se caracterizan por su asociación mutualista con hormigas del grupo *Pseudomyrmex ferrugineus*, de las 15 especies registradas para dicho grupo, se presentaron dos, de las cuales *Pseudomyrmex ferrugineus* se estableció tanto en *A. cornigera* como *A. hindsii* (Tablas 1 y 2), este comportamiento ha sido reportado con frecuencia por otros autores (Ward, 1993; Kautz et al., 2009; González-Teuber et al., 2013).

Respecto a la especie mutualista *P. mixtecus*, se desarrolló de manera particular en Oaxaca (Tablas 1 y 2), en ambas especies de *Acacia*, coincidiendo con reportes anteriores en los cuales se indica su presencia en *A. collinsii*, *A. cornigera* y *A. hindsii*, en los estados Guerrero, Oaxaca y Veracruz (Kautz, 2009; Gómez-Acevedo et al., 2010), los datos obtenidos en cuanto a tamaño de colonia de las hormigas en ambas especies mirmecófilas indican que el nido de *P. mixtecus* es menor en contraste con los nidos establecidos por *P. ferrugineus* en la EBT (Figuras 12-17).

En cuanto a especies no mutualistas, dentro de los individuos registrados, *P. gracilis* es una de las más frecuentes, a pesar de que esta hormiga puede establecerse en diferentes plantas, se ha encontrado anidando en domacios de las especies *A. cornigera*, *A. mayana* y *A. hindsii* (Ward, 1993), concordando con las observaciones y resultados obtenidos durante el presente trabajo (Tablas 1 y 2). A pesar de que *P. nigropilosus* ha sido vista en *A. collinsii*, *A. cornigera* y *A. hindsii* (Janzen, 1974), durante los muestreos se encontró únicamente en *Acacia cornigera* de Oaxaca (Tablas 1 y 2).

Respecto a las especies del género *Camponotus*, una de ellas ha sido asociada a la acacia no mirmecófila *A. farnesiana* en la región noroeste de Costa Rica, dicha hormiga fue *C. rectangularis* (Traveset, 1990), sin embargo esta especie se observó en *A. cornigera* en la localidad de SPN, coincidiendo con los registros para ocho estados de la República Mexicana, incluyendo Oaxaca (Centro de investigación en Biodiversidad y Conservación, 2011; Vásquez-Bolaños, 2011; Varela-Hernández et al., 2016). *Camponotus planatus* por su parte se ha registrado particularmente en *A. mayana* (Raine et al., 2004) a pesar de ello estuvo presente en *A. cornigera* de Los Tuxtlas, Veracruz siendo el primer reporte en dicha especie mirmecófila (Tablas 1 y 2).

De manera general, tanto *P. gracilis* como *C. planatus* han sido consideradas especies que explotan los recursos ofrecidos por acacias mirmecófilas, principalmente nectarios extraflorales y espacios de anidación en domacios, a pesar de ello la defensa que ofrecen a las plantas hospederas es mínima o nula (Raine et al., 2004; Clement et al., 2008; Aguirre et al., 2013). Los mecanismos que presentan estas especies para engañar a las hormigas mutualistas se asocian a que no realizan patrullaje dentro de la planta para evitar enfrentamientos con las hormigas residentes, además se ha reportado que tienen un comportamiento evasivo el cual consiste en detenerse completamente o bien al aumentar su velocidad de desplazamiento a fin de no ser detectados (Clement et al., 2008; Amador-Vargas, 2012).

El género *Crematogaster* ha sido reportado en la especie mirmecófila africana *Acacia drepanolobium*, ya que, *Crematogaster mimosae*, *Crematogaster nigriceps* y *Crematogaster sjostedti* mantienen una asociación mutualista con esta planta (Palmer, 2003). En la región neotropical, Martínez en 2017 identificó a *Crematogaster larrea* y *Crematogaster* sp. en *A. hindsii*; por su parte Castaño-Meneses y colaboradores en 2008 identificaron dos especies de *Crematogaster* en *A. cornigera*, esto último concuerda con lo obtenido en la EBT ya que se registró a *Crematogaster* sp. en un ejemplar de *A. cornigera* (Tablas 1 y 2).

De las tres especies de *Monomorium* reportadas en ambas localidades de muestreo, se ha establecido que *M. floricola* habita en domacios de *A. cornigera* y *A. sphaerocephala* (Wetterer y Wetterer, 2003) teniendo un registro similar en *A. cornigera* de Veracruz (Tablas 1 y 2). Aunque no se tienen indicios de otras especies asociadas a acacias, la presencia de *Monomorium* puede estar relacionada a los recursos alimenticios, como los nectarios extraflorales (Vergara et al., 2007).

Hasta el momento, las especies *Dorymyrmex smithi* y *Dorymyrmex* sp. han sido asociadas a la búsqueda de nectarios extraflorales de *Acacia hindsii* (Castaño-Meneses et al., 2008; Martínez, 2017), por ello se considera que la presencia de *Dorymyrmex bicolor* en un ejemplar de *A. hindsii* (Tablas 1 y 2) puede deberse a que es una hormiga visitante ocasional que forrajea en nectarios.

Las especies *D. bispinosus*, *Pachycondyla* sp., *P. scabriusculus*, *P. pallidus* no habían sido observadas forrajeando ejemplares de *A. cornigera* (Tablas 1 y 2) asimismo *S. invicta* no cuenta con reportes previos en *A. hindsii*, por lo que se considera el primer registro en estas plantas mirmecófilas (Tablas 1 y 2). Adicionalmente estas especies presentan un comportamiento generalista, han sido observadas en zonas de potrero o perturbadas; normalmente asociadas a búsqueda de fuentes alimenticias como nectarios extraflorales o bien de algunos insectos (Alatorre-Bracamontes y Vásquez-Bolaños, 2010; Cruz-Meza

et al., 2012; Pérez-Toledo et al., 2016), esto concuerda con la presencia de estas hormigas en las zonas de muestreo y en las acacias colectadas (Tablas 1 y 2).

De acuerdo al estudio de Ghazoul en 2001, la especie *Cephalotes multispinosus* ha sido observada forrajeando cerca de las inflorescencias de *Acacia collinsii*, siendo el único registro previo de esta hormiga en acacias mirmecófilas, sin embargo la presencia de *C. multispinosus* en *A. cornigera* (Tablas 1 y 2) puede deberse a que esta hormiga busca fuentes alimenticias en flores y nectarios extraflorales, considerándose una especie visitante ocasional.

Por su parte, el género *Tapinoma* se ha identificado en la especie mirmecófila africana *Vachellia erioloba* (= *Acacia erioloba*) (Campbell et al., 2013, 2015), mientras que en la región neotropical se ha reportado en *A. hindsii* en el estado de Oaxaca (Martínez, 2017), esto difiere a lo encontrado en la EBT, ya que *Tapinoma* sp. se encontró en *A. cornigera* (Tablas 1 y 2) siendo el primer registro de asociación con dicha acacia.

Heil y colaboradores en 2009 determinaron que *A. collinsii* y *A. cornigera* tienen una mayor producción de domacios, cuerpos beltianos y néctar en contraste con *A. chiapensis* y *A. hindsii*, estas características se asocian a una mejor protección de las hormigas mutualistas hacia *A. cornigera* al tener un mayor número de hormigas patrullándola, por ello la cantidad de especies no mutualistas que podrían habitar esta planta mirmecófila es menor en comparación con *A. hindsii*. De igual forma, Gómez-Acevedo y colaboradores en 2015 encontraron una mayor cantidad de especies en *Acacia hindsii* en comparación con *Acacia cornigera*, sin embargo los datos obtenidos en el presente estudio difieren a lo antes mencionado, ya que *A. cornigera* tuvo un mayor número de especies no mutualistas en contraste con *A. hindsii* (Tablas 1 y 2), lo cual podría estar asociado a que las zonas perturbadas se caracterizan por la complejidad presente en su estructura vegetal, la diversidad de plantas presentes en dichas zonas favorece el aumento en la cantidad de animales generalistas, como las hormigas, las cuales pueden aprovechar estos recursos (Farfán, 2016), aunado a ello es importante

señalar que se colectó un mayor número de ejemplares de *A. cornigera* y una menor cantidad de individuos de *A. hindsii*, lo cual pudo afectar a las especies encontradas en ambas acacias mirmecófilas.

Algunos géneros de hormigas reportados por Gómez-Acevedo y colaboradores en 2015 (*Camponotus*, *Cephalotes*, *Crematogaster* y *Pseudomyrmex*), se registraron en los sitios de muestreo (Tablas 1 y 2). Hasta el momento, la cantidad de especies registradas para acacias mirmecófilas en SPN y la EBT, es la mayor con respecto a análisis previos (Heil et al., 2009; Gómez-Acevedo et al., 2015).

Composición de la colonia de hormigas por localidad

El tamaño de colonia por especie de hormiga, fue diferente en ambas localidades de muestreo, sin embargo las colonias más grandes correspondieron a las especies mutualistas *P. ferrugineus* y *P. mixtecus* (Figuras 12-17), este comportamiento puede asociarse a algunos datos en donde se indica que las especies mirmecófilas requieren de un mayor tamaño de colonia debido a la defensa y patrullaje que deben realizar las obreras en toda la planta (Gaume et al., 1998; Heil et al., 2001), ya que se ha reportado de manera general que dichas especies ejercen una defensa más efectiva que aquellas que presentan una colonia de menor tamaño (Fonseca, 1993).

Adicional a ello, se ha asociado la cantidad de recursos alimenticios así como los espacios disponibles para anidación con el tamaño de colonia de las especies mutualistas, siendo posible que exista una limitación o aumento del tamaño de colonia acorde a la cantidad de recompensas ofrecidas por la planta hospedera en un tiempo determinado (Fonseca, 1993,1999).

Dentro de las especies no mutualistas, *P. gracilis* presento el mayor tamaño de colonia (Figuras 12-17) aunque fue menor en contraste con las hormigas mutualistas, esto es concordante con análisis previos en los cuales se reportó el mismo patrón al comparar la

estructura en nidos establecidos por *P. gracilis* y *P. ferrugineus* (Kautz et al., 2012; Clement et al., 2008), algunos datos atribuyen un menor tamaño de colonia en individuos no mutualistas debido a que las reinas buscan varias plantas hospederas en lugar de restringirse a un solo individuo (Clement et al., 2008). Adicionalmente *P. gracilis* es una especie de mayor tamaño (1.48 cm) en comparación con *P. ferrugineus* (0.91 cm) y *P. mixtecus* (0.96 cm) (Ward, 1993), por ello su menor tamaño de colonia puede ser asociado a que las especies más grandes tienen en promedio colonias más pequeñas (Ríos-Casanova, 2014).

Asimismo este comportamiento es similar al registrado en la planta *Korthalsia furtadoana* (Arecaceae) que mantiene una asociación mutualista con hormigas del género *Camponotus* en la que se presentan especies oportunistas como *Crematogaster* sp. y al realizar un análisis de abundancia de especies, los porcentajes más altos corresponden a la mutualista *Camponotus* y el porcentaje menor a *Crematogaster* sp. (Edwards et al., 2010).

Las especies del género *Crematogaster*, *Monomorium* y *Tapinoma* encontradas en el presente estudio, tuvieron proporciones elevadas en cuanto al tamaño de colonia (Figuras 12-17), esto se debe a que de manera general las hormigas más pequeñas establecen colonias grandes y de forma contraria los individuos de mayor talla presentan un menor número de progenie (Ríos-Casanova, 2014).

Adicionalmente, observaciones realizadas en las mirmecófilas *Acacia chiapensis*, *Acacia collinsii*, *A. cornigera* y *A. hindsii* en Oaxaca, indican que la mayor cantidad de reinas fundadoras de *P. ferrugineus* y *P. gracilis* se presenta en los meses septiembre y octubre (Clement et al., 2008), lo cual está acorde con los datos registrados durante el presente estudio (Anexos II y III).

Asociación tamaño de entrada domacio- especie de hormiga

La relación entre una especie de hormiga y el tamaño de orificio que realiza, se observó durante el presente estudio, sin embargo esta asociación solo se visualizó de una manera clara en la EBT (Figura 19), y en *A. cornigera* de SPN, ya que en el caso de *A. hindsii* se registró un tamaño similar de entrada a domacio de las especies involucradas, la mutualista *P. ferrugineus* y la no mutualista *P. gracilis*, esta última fue considerada debido a que ha sido observada realizando el orificio de entrada a los domacios para establecer sus sitios de anidación (Wetterer y Wetterer, 2003).

La correlación entre el tamaño de orificio de entrada a domacios y la especie que lo realiza, ha sido muy poco estudiada, sin embargo se ha observado una correspondencia entre estas variables en la especie mirmecófila africana *Vachellia erioloba* (= *Acacia erioloba*) que presenta una asociación mutualista con hormigas del género *Crematogaster*, no obstante se ha observado que al igual que en el sistema *Acacia-Pseudomyrmex* se presentan especies oportunistas como *Tapinoma subtile* y *Cataulacus intrudens*, de ellas las especies más pequeñas (*T. subtile*) tienen tendencia a realizar orificios de entrada en promedio menores, mientras que los individuos más grandes (*Crematogaster* sp. y *Cataulacus intrudens*) presentan orificios de entrada mayores (Campbell et al., 2013, 2015). Esto puede ser asociado a los patrones observados durante el presente trabajo, ya que *P. ferrugineus* realiza orificios de entrada a domacios de menor tamaño al ser contrastado con *P. gracilis* que elabora agujeros en promedio más grandes (Figura 19).

Conclusiones



Se registró un total de 19 especies de hormigas, de las cuales dos correspondieron al grupo mutualista *Pseudomyrmex ferrugineus*. El mayor número de especies fueron no mutualistas (17), a pesar de ello la abundancia de individuos es mayor para las especies mutualistas *P. ferrugineus* y *P. mixtecus*.



El mayor número de especies, se registró en la mirmecófila *A. cornigera* con 15 especies exclusivas en contraste con *A. hindsii*, en la cual se identificó solo una especie exclusiva, asimismo tres especies fueron compartidas en ambas acacias.



Las especies de hormigas mutualistas y no mutualistas registradas en el presente estudio es la mayor hasta el momento para acacias mirmecófilas en los estados Oaxaca y Veracruz.



El tamaño de colonia de las hormigas identificadas fue mayor para las especies *P. ferrugineus* y *P. mixtecus*, considerándose dominantes sobre los organismos no mutualistas, siendo este el primer trabajo que muestra datos acerca de la estructura de colonia de las especies que se encuentran asociadas a *A. cornigera* y *A. hindsii*.



La asociación entre especie de hormiga y tamaño de orificio, mostró que en *A. cornigera* de EBT y *A. hindsii* de SPN, los orificios realizados por *P. ferrugineus* son menores en contraste a *P. gracilis*, en cuanto a *A. cornigera* de SPN el tamaño de entrada de *P. ferrugineus* fue similar al de *P. gracilis*.

Referencias

- Aguirre, A., Coates, R., Cumplido-Barragán, G., Campos-Villanueva, A., Díaz-Castelazo, C. (2013). Morphological characterization of extrafloral nectaries and associated ants in tropical vegetation of Los Tuxtlas, Mexico. *Flora*, 208:147-156.
- Alatorre-Bracamontes, C.E., Vásquez-Bolaños, M. (2010). Lista comentada de las hormigas (Hymenoptera-Formicidae) del norte de México. *Dugesiana*, 17(1):9-36.
- Amador-Vargas, S. (2012). Run, robber, run: parasitic acacia ants use speed and evasion to steal food from ant-defended trees. *Physiological Entomology*, 37:323–329.
- Andrade, A. (2014). Procesos eco-evolutivos dirigen el surgimiento y dinámica de las interacciones interespecíficas. (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 95 p.
- Armstrong, J.A. (1979). Biotic pollination mechanisms in the Australian flora – a review. *New Zealand Journal of Botany*, 17:467–508.
- Arellano, J.A., Flores, J.S., Garrido, J.T., Bojórquez, M.M. (2003). Nomenclatura, forma de vida, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. Yucatán, México: Universidad Autónoma de Yucatán. 815 p.
- Badii, M.H., Rodríguez, H., Cerna, E., Valenzuela, J., Landeros, J., Ochoa, Y. (2013). Coevolución y Mutualismo: Nociones conceptuales. *Daena*, 8:23-31.
- Beattie, A.J., Hughes, L. (2009). Ant–plant interactions. En: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (eds.), Plant–animal interactions: an evolutionary approach. Estados Unidos: Wiley Blackwell. 211-247.
- Bentley, B.L. (1977). Extrafloral nectaries and the protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8:407-427.
- Bolton, B.O. (1994). Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 232 p.

- Borrego, J., García-Doncel, R., García, S., Pérez, M., Pérez, J.A., Cobos, R., Arjona, M.C. (1994). Ciencias de la Naturaleza. Sevilla, España: Universidad de Sevilla. 249 p.
- Brandão, C.R.F. (1991). Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 35(2):319-412.
- Branstetter, G.M., Sáenz, L. (2012). Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Guatemala. En: Cano, B.E. y Schuster, J.C (eds), *Biodiversidad de Guatemala Volumen 2*. Guatemala: Universidad del Valle de Guatemala. 221-268.
- Campos-Villanueva, A., Kelly, L.M., Delgado, A. (2004). Bejucos y otras trepadoras de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Distrito Federal, México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y The New York Botanical Garden. 155 p.
- Campbell, H., Fellowes, M.D.E., 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*, 60:373-382.
- Campbell, H., Fellowes, M.D.E., Cook, J.M. (2015). The curious case of the camelthorn: competition, coexistence, and nest-site limitation in a multispecies mutualism. *The American Naturalist*, 186(6):172-181.
- Castaño-Meneses, G., Gómez-Acevedo, S.L., Eguiarte-Frums, L.E. (2008). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a acacias mirmecófilas (Leguminosae: Mimosoideae) en México y Centroamérica. *Entomología mexicana*, 7:105-110.
- Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. (2011). "Extendiendo la conservación de la selva seca en la cuenca del Rio Balsas: Propuesta para un área natural protegida en la Mixteca baja Poblana". Recuperado de: http://poramoralplaneta.com/ganadores/2009/ganadores_2009.html.

- Cerpa, P., Medrano, F., Segura, B. (2015). Introducción a la ecología de las hormigas de la Región Metropolitana. *Ciencia y Naturalismo*, (19): 4-20.
- Clement, L.W., Köppen, S.C., Brand, W.A., Heil, M. (2008). Strategies of a parasite of the ant-*Acacia* mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62:953-962.
- Cruz-Meza, M.C. (2012). Comportamiento depredador de la hormiga *Pachycondyla apicalis* frente a diferentes especies de escarabajos del estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) como presas potenciales. *Entomología mexicana*, 1:628-635.
- Cuezzo, F., Guerrero, R.J. (2012) The ant genus *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Psyche A Journal of Entomology*, (2012):1-24.
- Davis, S.T., Foote, E.N., Grady, C.K. (2012). Tree size but not forest basal area influences ant colony response to disturbance in a neotropical ant-plant association. *International Journal of Tropical Insect Science*, 32(2):116–121.
- Delabie, J.H.C., Ospina, M., Zabala, G. (2003). Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En: Fernández, F (ed), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 167-180.
- De la Llata, L.M.D. (2003). *Ecología y Medio ambiente*. México, México: Progreso. 233 p.
- Del Val, E. (1999). Defensa química y por hormigas durante la ontogenia de *Cecropia peltata* (Cecropiaceae) en la Selva Lacandona. (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 77 p.
- Del Val, E., Dirzo, R. (2004). Mirmecofilia: Las plantas con ejército propio. *Interciencia*, 29:673-679.
- De Vega, C., Gómez, J.M. (2014). Polinización por hormigas: conceptos, evidencias y futuras direcciones. *Ecosistemas*, 23(3):48-57.

- Edwards, P.D., Ansell, A.F., Woodcock, P., Fayle, T.M., Chey, V.K., Hamer, C.K. (2010). Can the failure to punish promote cheating in mutualism?. *Oikos*, 119(1):45-52.
- Erazo, P.M., Cárdenas, R.R. (2013). Ecología: Impacto de la problemática ambiental actual sobre la salud y el ambiente. Colombia. Ecoe. 248 p.
- Farfán, B.M.E. (2016). Estructura de la comunidad de artrópodos en sitios conservados, perturbados y sujetos a restauración ecológica en el Pedregal de San Ángel, D.F., México. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 67 p.
- Fonseca, C.R. (1993). Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos*, 67:473-82.
- Fonseca, C.R. (1999). Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 15:807–25.
- Frías, R.A. (1996). Ecología del mutualismo defensivo de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae) por hormigas del género *Azteca* en la selva de Los Tuxtlas. (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 118 p.
- Fritz, R.S., Morse, D.H. (1981). Nectar parasitism of *Asclepias syriaca* by ants: effect on nectar levels, pollinia insertion, pollinaria removal, and pod production. *Oecologia*, 50:316–319.
- Fuster, A. (2012). Especies de hormigas asociadas a *Prosopis ruscifolia* Griseb. en ambientes salinos del Chaco Semiárido. *Quebracho*, 20(1):29-38.
- García-Martínez, M.A. (2012). Respuesta de la mirmecofauna a la transformación del hábitat en un paisaje tropical de Veracruz, México. (Tesis de Maestría). Instituto Nacional de Ecología, México. 64 p.
- García-Mendoza, A., Ordoñez, M.J., Briones-Salas, M. (2004). Biodiversidad de Oaxaca. México: Universidad Nacional Autónoma de México. 605 p.

- Gaume, L., McKey, D., Terrin, S. (1998). Ant plant- homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proceedings of the Royal Society of London*, 265:596-75.
- Ghazoul, J. (2001). Can floral repellents pre-empt potential ant-plant conflicts?. *Ecology Letters*, 4:295-299.
- Gómez-Acevedo, S.L. (2010). Estudio comparativo de las tasas de diversificación de los subgéneros neotropicales de *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae) en México. (Tesis de Doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 128 p.
- Gómez-Acevedo, S.L., Rico-Arce, L., Delgado-Salinas, A., Magallón, S., Eguiarte, L.E. (2010). Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomyrmex*: phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56:393-408.
- Gómez-Acevedo, S.L., Trujillo, L.O., Castaño-Meneses, G., Martínez, J., Callejas-Chavero, A., Cueva Del Castillo, R., Tapia-Pastrana, F. (2015). Mirmecofauna asociada a acacias mirmecófilas en Veracruz y Oaxaca, México. En: Castaño-Meneses, G., Vásquez-Bolaños, M., Navarrete-Heredia, J.L., Quiroz-Rocha, G.A., Alcalá-Martínez, I (eds), *Avances de Formicidae de México*. Guadalajara, México: Universidad Nacional Autónoma de México. 171-176.
- González-Teuber, M., Kaltenpoth, M., Boland, W. (2013). Mutualistic ants as an indirect defence against leaf pathogens. *New Phytologist*, 202:640-650.
- Granados-Sánchez, D., Ruíz-Puga, P., Barrera-Escorcia, H. (2008) Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 14(1):51-64.
- Heil, M., Barajas-Barron, A., Orona-Tamayo, D., Wielsch, N., Svatos, A. (2013). Partner manipulation stabilizes a horizontally transmitted mutualism. *Ecology Letters*, 17:185-192.
- Heil, M., Baumann, B., Krüger, R., Linsenmair, E.K. (2004). Main nutrient compounds in food bodies of Mexican *Acacia* ant-plants. *Chemoecology*, 14:45-52.

- Heil, M., González-Teuber, M., Clement, L.W., Kautz, S., Verhaagd, M., Silva, J.C. (2009). Divergent investment strategies of *Acacia* myrmecophytes and the coexistence of mutualists and exploiters. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(43):18091-18096.
- Heil, M., Hilpert, A., Fiala, B., Linsenmair, K.E. 2001. Nutrient availability and indirect (biotic) defence in a Malaysian ant-plant. *Oecologia*, 126:404–8.
- Hernández, A.R. (2013). Hallazgo de mirmecofilia en *Acacia* spp. (Fabaceae), en la Región Central de Cuba. Agentes asociados. (Tesis de Diploma). Universidad Central “Marta Abreu” de las Villas, Cuba. 114 p.
- Ibarra-Manríquez, G., Dirzo, R. (1990). Plantas mirmecófilas arbóreas de la Estación de Biología “Los Tuxtlas”, Veracruz, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 38(1):79-82.
- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, C.S. (1996). Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical*, 44(1):41-60.
- Jaffé, C.K. (2004). El mundo de las hormigas. Venezuela: Equinoccio. 148 p.
- Jaksic, F., Marone, L. (2007). Ecología de comunidades. Santiago, Chile: Universidad Católica de Chile. 336 p.
- Janzen, D.H. (1966). Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. *Evolution* 20:249- 275.
- Janzen, D.H. (1967). Interaction of the bulls-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Kansas University Science Bulletin*, 47:315-558.
- Janzen, D.H. (1974). Swollen-thorn acacias of Central America. *Smithsonian Contributions to botany*, 13:1-131.

- Jolivet, P. (1986). Les fourmis et les plantes, un exemple de coévolution. Paris: Boubee. 254 p.
- Jolivet, P. (1987). Nouvelles observations sur les plantes a fourmis. Réflexions sur la myrmécophilie. *L'Entomologiste* 43:39-52.
- Jolivet, P. (1998). Interrelationship between insects and plants. Boca Raton, Florida: CRC Press. 336 p.
- Kattan, G.H., Murcia, C., Aldana, R.C., Usma, S. (2008). Relaciones entre hormigas y Melastomatáceas en un bosque lluvioso del Pacífico Colombiano. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 9(1):1-10.
- Kautz, S. (2009). Acacia-inhabiting *Pseudomyrmex* ants-Integrating physiological, behavioral, chemical and genetic data to understand the maintenance of ant-plant mutualisms. (Ph.D. Thesis). Universität Duisburg-Essen, Germany.
- Kautz, S., Pauls, S.U., Ballhorn, D.J., Lumbsch, H.T., Heil, M. (2009). Polygynous supercolonies of the acacia-ant *Pseudomyrmex pepereri*, an inferior colony founder. *Molecular Ecology*, 18:5180-5194.
- Kautz, S., Ballhorn, D.J., Kroiss, J., Pauls, S.U., Moreau, S.C., Eilmus, S., Strohm, E., Heil, M. (2012). Host Plant Use by Competing Acacia-Ants: Mutualists Monopolize While Parasites Share Hosts. *PLoS ONE*, 7(5):1-10.
- Lanza, J., Vargo, L.E., Pulim, S., Chang, Y.Z. (1993). Preferences of the Fire Ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) for Amino Acid and Sugar Components of Extrafloral Nectars. *Environmental Entomology*, 22(2):411-417.
- Longino, J.T., Snelling, R.R. (2002). A taxonomic revision of the *Procryptocerus* (Hymenoptera: Formicidae) of Central America. *Contributions in Science*, 495:1-30.

- López, J.C., López, S. (2013). Señales químicas en la interacción *Acacia cornigera*-*Pseudomyrmex ferruginea*: una demostración de campo en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Lacandonia*, 7(2):59-66.
- MacKay, W.P., MacKay E. (1989). Clave para los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). En: Quiroz, L. N. y Garduño, L.M.P. (Eds.), *Memorias II Simposio Nacional de Insectos Sociales*. Morelos. 82 p.
- MacKay, W.P. (1993) A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22: 1–148. WP MacKay 1993A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 22:1-148.
- Magurran, E.A. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press. 179 p.
- Martínez, M. (1979). *Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas*. México, D.F. Fondo de Cultura Económica. 1248 p.
- Martínez, T.J. (2017). *Hormigas asociadas a Acacia cornigera y Acacia hindsii (LEGUMINOSAE-MIMOSOIDEAE) en Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca*. (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 43 p.
- Meehan, C.J., Olson, E.J., Reudink, M.W., Kyser, T.K., Curry, R.L. (2009). Herbivory in a spider through exploitation of an ant-plant mutualism. *Current Biology*, 19:892–893.
- Ness, J.H. (2006). A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos*, 113:506–514.
- Ortiz, M.C., Fernández, F. (2011). *Hormigas del género Dolichoderus Lund (Formicidae: Dolichoderinae) en Colombia*. Bogotá, Colombia: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. 118 p.
- Palmer, T.M. (2003). Spatial habitat heterogeneity influences competition and coexistence in an African acacia ant guild. *Ecology*, 84:2843-2855.

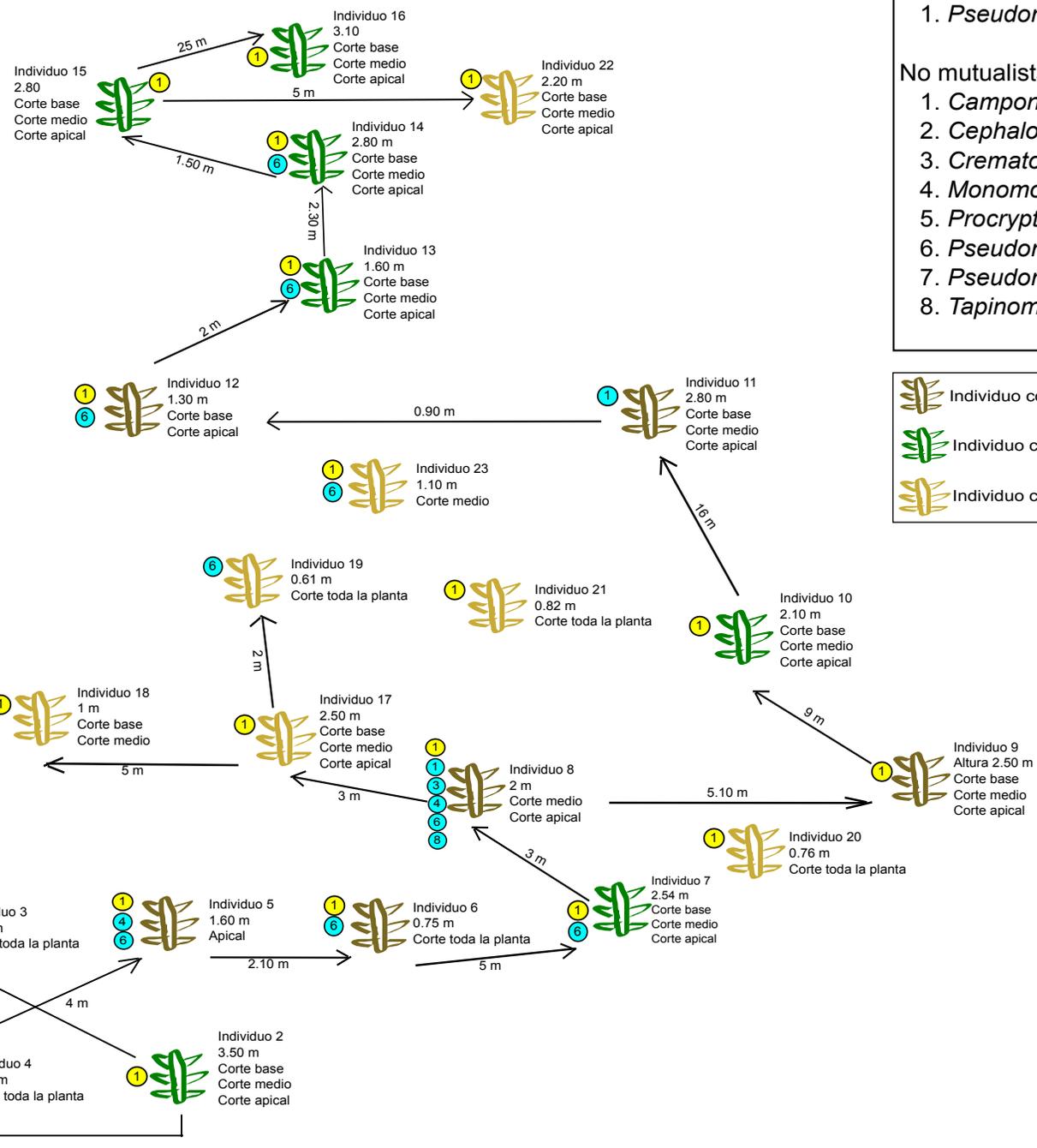
- Pérez-Toledo, G.R., Valenzuela-González, J.E., Flores-Galván, C., Gallardo-Hernández, C., Vásquez-Reyes, V., García-Martínez, M.A. (2016). Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociadas a tres tipos de vegetación de un paisaje agropecuario en Veracruz. *Entomología Mexicana*, 3:582-588.
- Price, S.L., Powell, S., Kronauer, D.J.C., Tran, L.A.P., Pierce, N.E., Wayne, R.K. (2014). Renewed diversification is associated with new ecological opportunity in the Neotropical turtle ants. *Journal of Evolutionary Biology*, 27:242-258.
- Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. (s.f.). Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca. Recuperado de <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/20/20482.pdf>. Fecha de consulta: 10 de febrero 2017.
- Quezada-Martínez, J., Sánchez-Peña, S., Delgado-García, E.M., Díaz-Solís, H., Calixto, A.A. (2009). Análisis multivariado de la fauna de hormigas y su asociación con *Solenopsis invicta* Buren en Matamoros, Tamaulipas, México. *Entomología Mexicana*, 8:229-234.
- Raine, N.E., Gammans, N., MacFadyen, I.J., Scrivner, G.K., Stone, G.N. (2004). Guards and thieves: antagonistic interactions between two ant species coexisting on the same ant-plant. *Ecological Entomology*, 29:345-352.
- Rehr, S.S., Feeny, P.P., Janzen, D.H. (1973). Chemical defense in Central American non-ant Acacias. *Journal of Animal Ecology*, 42:405-416.
- Ribas, C.R., Campos, R.B.F., Schmidt, F.A., Solar, R.R.C. (2012). Ants as Indicators in Brazil: A Review with Suggestions to Improve the Use of Ants in Environmental Monitoring Programs. *Psyche: A Journal of Entomology*, (2012)1-23.
- Rickson, F. R. (1969). Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian bodies of *Acacia cornigera*. *American Journal of Botany*, 56(2):195-200.

- Rico-Arce, M. de L. (2001). El género *Acacia* (leguminosae, mimosoideae) en el Estado de Oaxaca, México (Parte A). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 58(2):251-275.
- Rico-Arce, M. de L. (2003). Geographical patterns in Neotropical *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). *Australian Systematic Botanic*, 16:41-48.
- Rico-Arce, M. de L. (2011). Novedades sobre el polen de *Acacia mayana*, especie poco conocida (Leguminosae: Mimosoideae: Acacieae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(1):275-280.
- Ríos-Casanova, L. (2014). Biodiversidad de hormigas en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85:392-398.
- Rico-Gray, V., Oliveira, P.S. (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. The University of Chicago Press, Chicago. 331p.
- Rojas, P. (2001). Las hormigas del suelo en México: Diversidad, Distribución: e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana*, (1):189-238.
- Sánchez-Peña, S.R., Chacón-Cardosa, M.C., Resendes-Perez, D. (2009). Identification of the fire ants (Hymenoptera: Formicidae) from Northeastern Mexico with morphology ants molecular markers. *Florida Entomologist*, 92(1):107-115.
- Sharaf, M.R., Aldawood, A.S., El-Hawagry, M.S. (2012). A new ant species of the genus *Tapinoma*(Hymenoptera, Formicidae) from Saudi Arabia with a key to the Arabian species. *ZooKeys*, 212:35-43.
- Sonune, B.V., Chavan, R.J. (2016). Distribution and diversity of ants (Hymenoptera:Formicidae) around Gautala Autramghat Sanctuary, Aurangabad Maharashtra, India. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4(2):361-364.
- Styrsky, J.D. (2014). An orb-weaver spider exploits an ant-acacia mutualism for enemy-free space. *Ecology and Evolution*, 4:276–283.

- Toro, E., Ortega, E.O. (2006). Composición y diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en algunas áreas protegidas del Valle de Aburrá. *Revista Colombiana de Entomología*, 32(2):214-220.
- Traveset, A., (1990). Bruchid egg mortality on *Acacia farnesiana* caused by ants and abiotic factors. *Ecological Entomology*, 15:463-467.
- Varela-Hernández, F., Riquelme, F., Reyes-Prado, H., Jones, W.R. (2016). New Records of Ants From Oaxaca, Southern Mexico. *Southwestern Entomologist*, 41(3):705-714.
- Vasconcelos, H.L. (1999). Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 8:409–420
- Vásquez-Bolaños, M. (2011). Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. *Dugesiana*, 18(1):95-133.
- Vásquez-Bolaños, M., Villalvazo-Palacios, M., Pérez-Domínguez, J.F. (2015). Primer registro de *Procryptocerus scabriusculus* (Forel, 1899) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) para Jalisco, México. *Dugesiana*, 22(2):95-96.
- Vergara, E.V., Echavarría, H., Serna, F.J. (2007). Hormigas (Hymenoptera Formicidae) asociadas al arboretum de la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, (40):497-505.
- Ward, P.S. (1985). The nearctic species of the genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Questiones Entomologicae*, (21):209-246.
- Ward, P.S. (1993). Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *Hymenopteral Research*, 2:117-168.
- Ward, P.S. (2003). Subfamilia Pseudomyrmecinae. En: Fernández, F (ed), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 331-333.

- Ward, P.S. (2017). A review of the *Pseudomyrmex ferrugineus* and *Pseudomyrmex goeldii* species group: acacia-ants and relatives (Hymenoptera:Formicidae). *Zootaxa*, 4227(4):524-542.
- Wetterer, J.K., Wetterer, A.L. (2003). Ants (Hymenoptera: Formicidae) on non-native neotropical ant-acacias (Fabales: Fabaceae) in Florida. *Florida Entomologist*, 86:460-463.
- Wetterer, J.K., Snelling, R. R. 2006. The red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, in the Virgin Islands (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, 89:431-434.
- Wetterer, J.K. (2010). Worldwide spread of the flower ant. *Monomorium floricola* (Hymenopter: Formicidae). *Mirmecological news*, 19-27.
- Whitehead, S.R., Reid, E., Sapp, J., Poveda, K., Royer, A.M., Posto, A.L., Kessler, A. (2014). Specialist Herbivore Uses Chemical Camouflage to Overcome the Defenses of an Ant-Plant Mutualism. *Plos One*, 9(7):1-8.
- Wild, A.L. (2005). Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 834:1–25.

ANEXO I. Seguimiento de los ejemplares de *A. cornigera* muestreados en potrero en Los Tuxtlas, Veracruz. Se muestra altura de las acacias, tipo de corte (base, medio, apical), distancia entre individuos, así como las especies de hormigas presentes en cada uno.



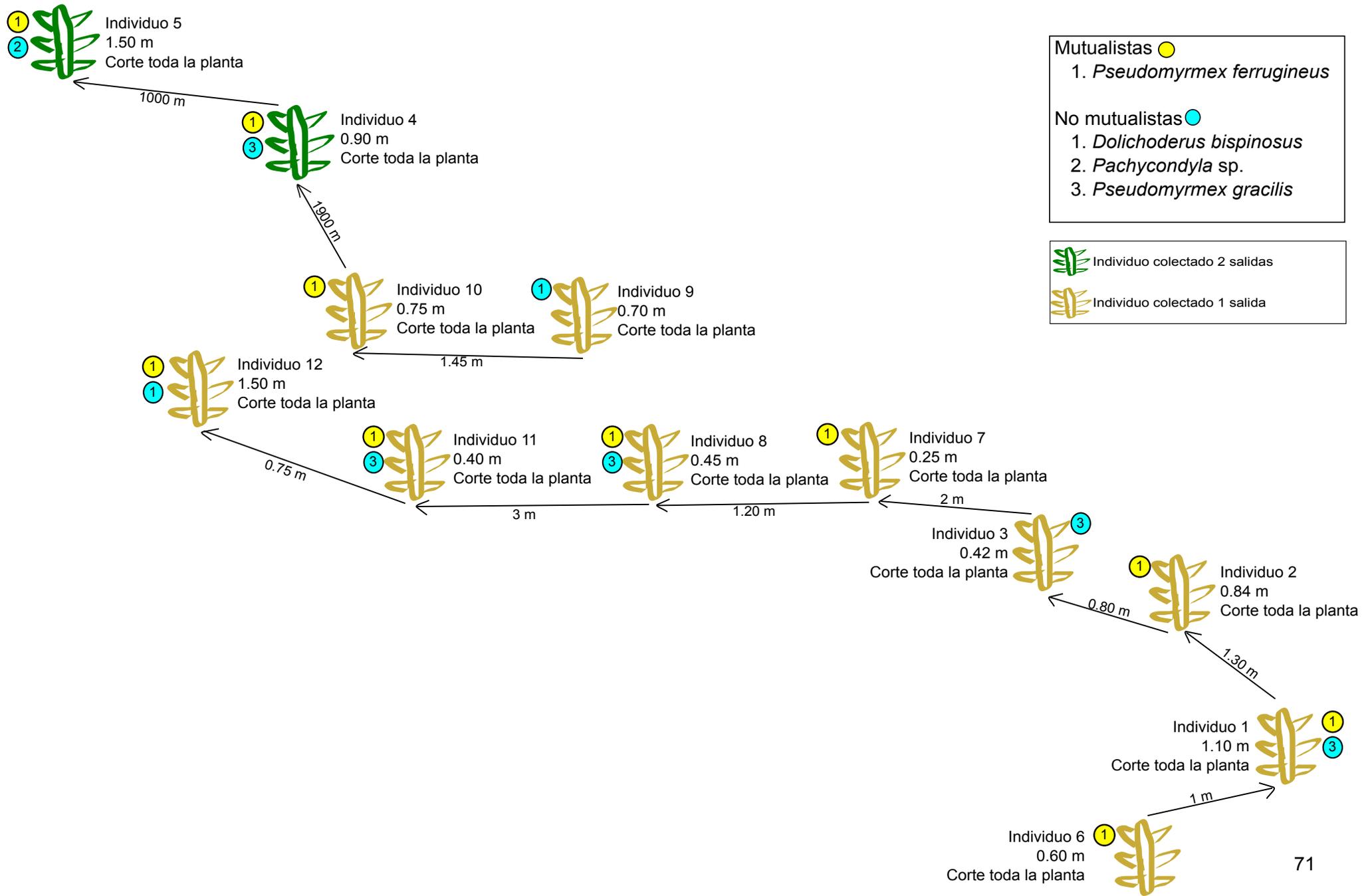
- Mutualistas ●
1. *Pseudomyrmex ferrugineus*
- No mutualistas ●
1. *Camponotus planatus*
 2. *Cephalotes multispinosus*
 3. *Crematogaster* sp.
 4. *Monomorium floricola*
 5. *Procryptocerus scabriusculus*
 6. *Pseudomyrmex gracilis*
 7. *Pseudomyrmex pallidus*
 8. *Tapinoma* sp.

● Individuo colectado 3 salidas

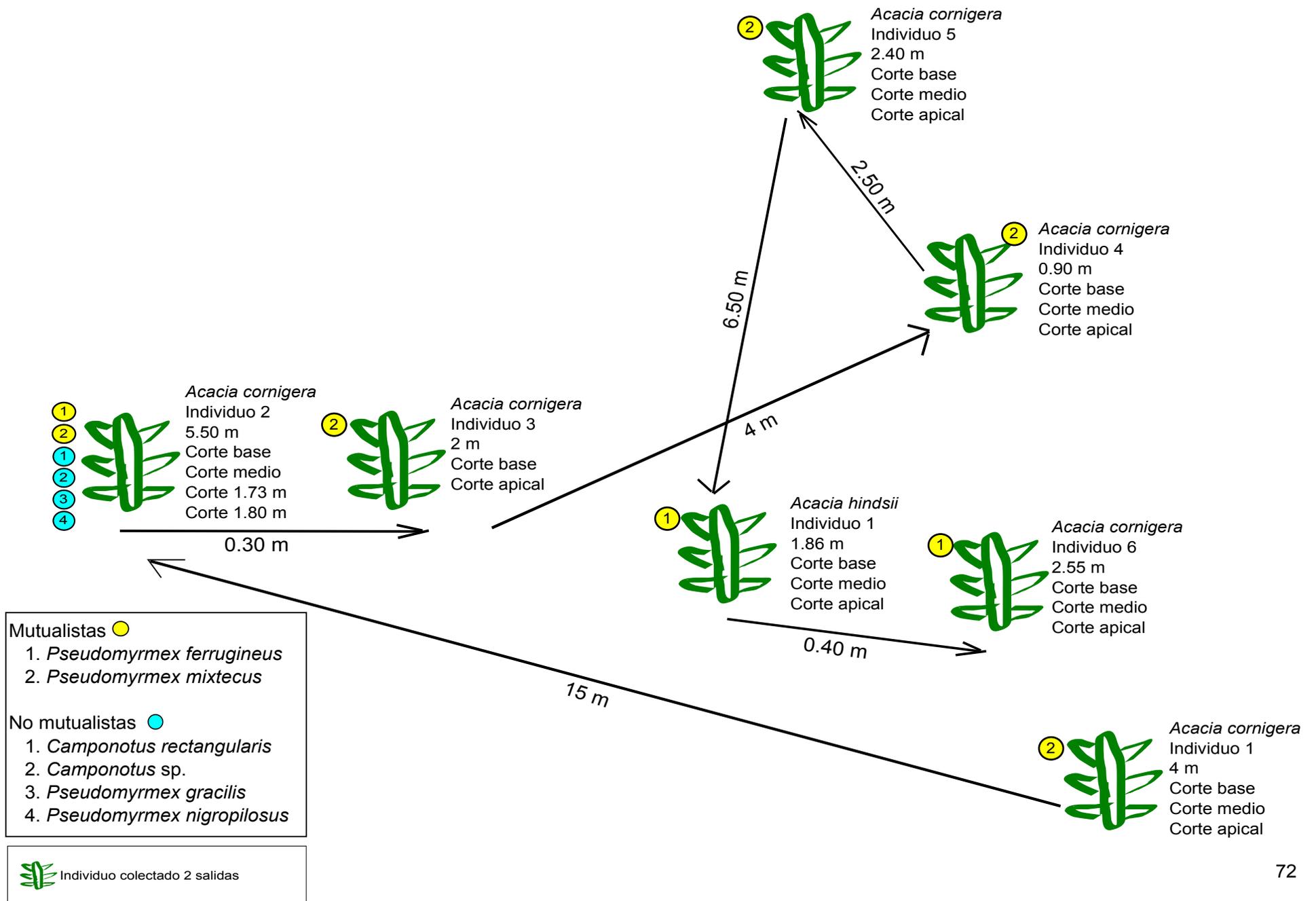
● Individuo colectado 2 salidas

● Individuo colectado 1 salida

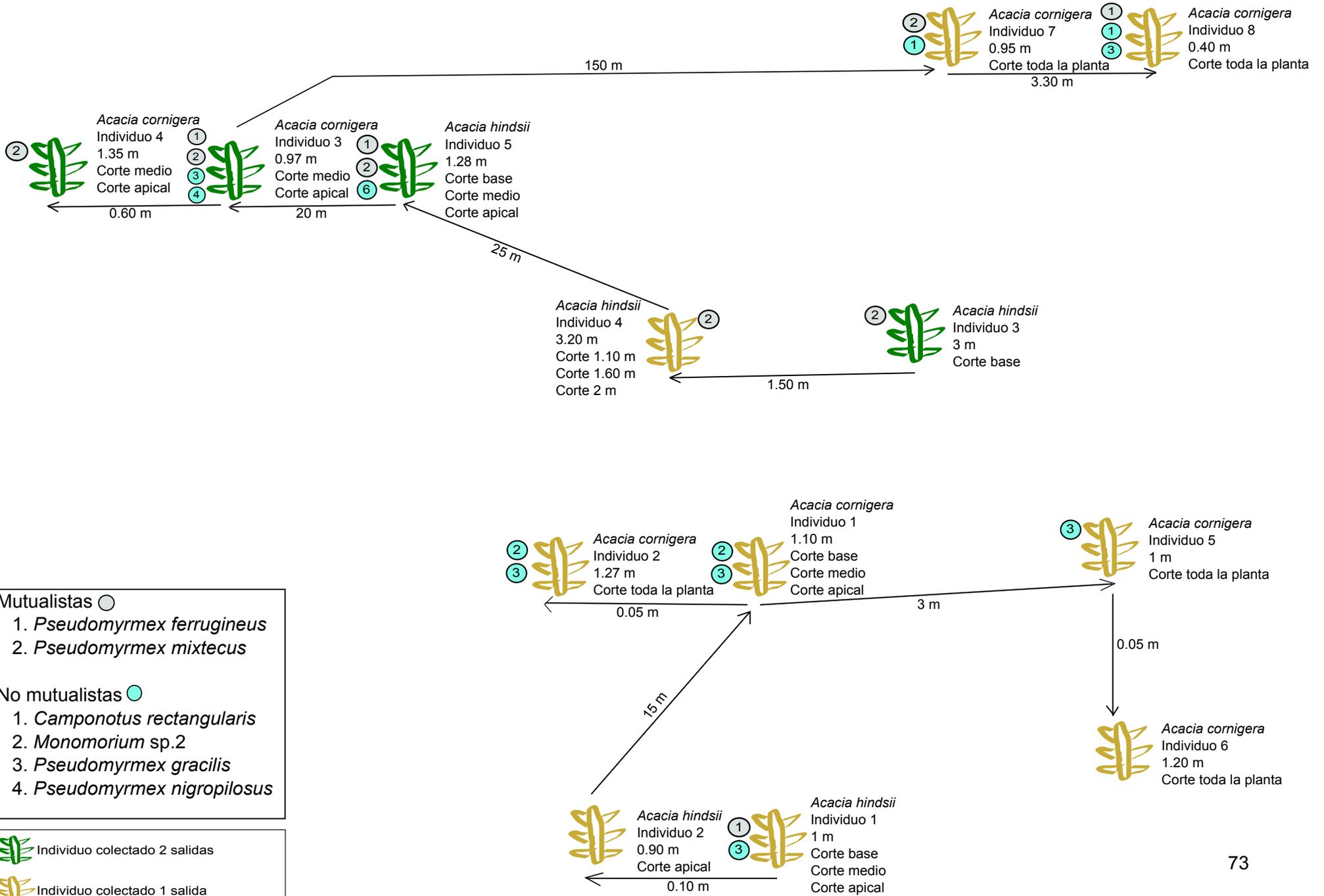
Seguimiento de los ejemplares de *A. cornigera* muestreados cerca de la reserva en Los Tuxtlas, Veracruz. Se muestra altura de las acacias, tipo de corte (base, medio, apical), distancia entre individuos, así como las especies de hormigas presentes en cada uno.



Seguimiento de los ejemplares de *A. cornigera* y *A. hindsii* muestreados en pista en Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca. Se muestra altura de las acacias, tipo de corte (base, medio, apical), distancia entre individuos, así como las especies de hormigas presentes en cada uno.



Seguimiento de los ejemplares de *A. cornigera* y *A. hindsii* muestreados en cancha en Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca. Se muestra altura de las acacias, tipo de corte (base, medio, apical), distancia entre individuos, así como las especies de hormigas presentes en cada uno.



ANEXO II. Número total de hormigas presentes en ambos sitios de la EBT durante cada mes de colecta. I= inmaduros, O= obreras y R= reproductores.

	Septiembre						Octubre						Marzo					
	Potrero			Reserva			Potrero			Reserva			Potrero			Reserva		
	I	O	R	I	O	R	I	O	R	I	O	R	I	O	R	I	O	R
Mutualistas																		
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	1412	1175	125	7	-	4	1401	1674	105	127	162	-	1219	1332	11	104	179	20
No mutualistas																		
<i>Camponotus planatus</i>	-	1	-	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Cephalotes multispinosus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crematogaster</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	29	-	-	-	-
<i>Dolichoderus bispinosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-
<i>Monomorium floricola</i>	-	12	-	-	-	-	-	126	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pachycondyla</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Procryptocerus scabriusculus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	234	98	4	-	3	-	174	169	45	22	24	1	85	60	1	43	24	1
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tapinoma</i> sp.	-	-	-	-	-	-	35	281	-	-	-	-	-	90	-	-	-	-

ANEXO III. Número total de hormigas presentes en las especies mirmecófilas estudiadas en Santiago Pinotepa Nacional, durante cada mes de colecta
I= inmaduros, O= obreras y R= reproductores.

	Junio						Septiembre						Octubre					
	<i>A. cornigera</i>			<i>A. hindsii</i>			<i>A. cornigera</i>			<i>A. hindsii</i>			<i>A. cornigera</i>			<i>A. hindsii</i>		
	I	O	R	I	O	R	I	O	R	I	O	R	I	O	R	I	O	R
Mutualistas																		
<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	90	95	13	-	3	2	277	105	1	271	103	5	170	193	7	210	168	2
<i>Pseudomyrmex mixtecus</i>	330	398	-	60	82	1	658	618	21	108	61	7	888	777	56	77	47	-
No mutualistas																		
<i>Camponotus rectangularis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Camponotus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dorymyrmex bicolor</i>	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monomorium sp.1</i>	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monomorium sp.2</i>	-	-	-	-	-	-	75	437	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	-	15	-	-	8	4	9	9	-	3	13	-	-	12	-	-	2	4
<i>Pseudomyrmex nigropilosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	5	6	1	-	-	-
<i>Solenopsis invicta</i>	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

ANEXO IV. Medidas de domacios (promedio \pm error estándar) de *A. cornigera* de la EBT. N= número de domacios por mes de colecta

DO= Domacios ocupados y DNO= Domacios no ocupados

Los Tuxtlas, Veracruz						
	Septiembre N= 242		Octubre N= 307		Marzo N= 230	
	DO	DNO	DO	DNO	DO	DNO
Cantidad de domacios	148	94	200	107	155	75
Apertura (punta-punta)	49.52 \pm 1.23 mm	45.65 \pm 1.37 mm	47.72 \pm 1.20 mm	41.16 \pm 1.30 mm	36.91 \pm 1.29 mm	38.68 \pm 1.87 mm
Ancho domacio	3.37 \pm 0.09 mm	2.95 \pm 0.08 mm	3.31 \pm 0.04 mm	3.01 \pm 0.07 mm	3.40 \pm 0.05 mm	3.16 \pm 0.08 mm
Largo de entrada	3.07 \pm 0.12mm	3.27 \pm 0.23 mm	3.38 \pm 0.14 mm	2.90 \pm 0.17 mm	2.55 \pm 0.12 mm	3.17 \pm 0.29 mm

ANEXO V. Medidas de domacios (promedio \pm error estándar) de las especies mirmecófilas estudiadas en SPN. N= número de domacios por mes de colecta y especie de acacia. DO= Domacios ocupados y DNO= Domacios no ocupados.

Santiago Pinotepa Nacional, Oaxaca												
	Junio N= 164				Septiembre N= 289				Octubre N= 228			
	<i>A. cornigera</i> N= 118		<i>A. hindsii</i> N= 46		<i>A. cornigera</i> N= 190		<i>A. hindsii</i> N= 99		<i>A. cornigera</i> N= 177		<i>A. hindsii</i> N= 51	
	DO	DNO	DO	DNO	DO	DNO	DO	DNO	DO	DNO	DO	DNO
Cantidad de domacios	15	103	5	41	80	110	21	78	74	103	17	34
Apertura total	58.31 \pm 3.30 mm	45.01 \pm 1.40 mm	46.54 \pm 1.77 mm	43.16 \pm 1.67 mm	54.51 \pm 1.22 mm	51.23 \pm 1.57 mm	52.64 \pm 2.43 mm	45.68 \pm 1.20 mm	60.17 \pm 2.31 mm	57.53 \pm 1.93 mm	52.37 \pm 2.59 mm	44.17 \pm 1.34 mm
Ancho domacio	3.85 \pm 0.21 mm	3.27 \pm 0.11 mm	4.01 \pm 0.37 mm	3.67 \pm 0.17 mm	3.35 \pm 0.09 mm	3.34 \pm 0.08 mm	4.25 \pm 0.16 mm	3.69 \pm 0.10 mm	3.31 \pm 0.09 mm	2.98 \pm 0.09 mm	4.01 \pm 0.18 mm	3.56 \pm 0.15 mm
Largo de entrada	2.63 \pm 0.14 mm	2.24 \pm 0.09 mm	2.06 \pm 0.24 mm	2.11 \pm 0.15 mm	2.11 \pm 0.08 mm	2.02 \pm 0.06 mm	2.24 \pm 0.15 mm	2.36 \pm 0.09 mm	2.52 \pm 0.36 mm	2.08 \pm 0.06 mm	2.24 \pm 0.13 mm	2.31 \pm 0.23 mm