



Variación espacial y temporal de la diversidad de hormigas en el Jardín Botánico del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla

Spatial and temporal variation of the diversity ants in the Botanic Garden from Zapotitlán de las Salinas Valley, Puebla

Rafael Guzmán-Mendoza^{1*}, Gabriela Castaño-Meneses² y María del Carmen Herrera-Fuentes³

¹Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apartado postal 55-535, 09340 México, D.F., México.

²Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-474, 04510 México, D.F., México.

³Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apartado postal 55-535, 09340 México, D.F., México.

*Correspondencia: rgzmz@yahoo.com.mx

Resumen. Debido al escaso conocimiento que se tiene de las hormigas de las zonas áridas de México, se evaluó la biodiversidad de este taxón en el Jardín Botánico de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Se realizaron 2 colectas, una en época de lluvias (agosto de 2004) y otra en la temporada de secas (febrero de 2005). En ambas ocasiones se seleccionaron 2 sitios contrastantes en estructura vegetal y se colocaron 10 trampas de caída para cada sitio. La captura fue más abundante en temporada de lluvias. El sitio con menor diversidad y cobertura vegetal mostró una mayor diversidad de hormigas durante el estudio. Comparado con otras zonas áridas de México, el valle de Zapotitlán de las Salinas resultó ser una de las zonas semiáridas con mayor riqueza en especies de hormigas; con 12 nuevos registros se incrementó a 27 el número de especies, sólo una por debajo de otras localidades cercanas al valle. Los datos sugieren que con un mayor esfuerzo de muestreo y la aplicación combinada de otras técnicas de recolección, la riqueza de especies en el área podría elevarse considerablemente.

Palabras clave: zonas áridas, biodiversidad, estacionalidad, Formicidae, México, riqueza de especies.

Abstract. The knowledge about ants of arid zones of Mexico is very poor. For this reason we assessed the biodiversity of this taxon in 2 sites with different vegetation structure. Ten pitfall traps were placed in each site, and 2 surveys were conducted, 1 in August (rainy season, 2004) and another in February (dry season, 2005). The capture was more abundant in the rainy season; however, during the study, a higher ant diversity was observed in the site with low vegetation cover and few plant diversity. Compared with other arid zones of Mexico, the Zapotitlán de las Salinas Valley is the site with the highest ant species richness. The new records have increased richness to 27 ant species, which is very close to the number of species registered in other localities near Zapotitlan. Our data suggest that increasing sampling effort and application of different sampling techniques, the ant richness species could be increased.

Key words: arid zones, biodiversity, seasonality, Formicidae, Mexico, species richness.

Introducción

Las hormigas están consideradas uno de los grupos más exitosos en los ecosistemas terrestres, con más de 12 000 especies descritas (Agosti y Johnson, 2005). Su éxito ecológico y evolutivo es multifactorial, derivado de modificaciones sociales como la división de labores dentro de la colonia y el trabajo cooperativo (Schultz, 2000; Wilson y Hölldobler, 2005), además de sus estrategias de forrajeo, biomasa, abundancia y riqueza de especies (Kaspari, 2000; Phillips y Willis, 2005).

Desde el punto de vista antropocéntrico, las hormigas son un elemento importante que puede proporcionar fertilización orgánica a los campos de cultivo, debido a su actividad de construcción de nidos y hábitos de forrajeo (Fortanelli y Montoya, 2002; Hernández-Ruiz y Castaño-Meneses, 2006), siendo bioindicadoras de la calidad del hábitat y controladoras biológicas de plagas (Philpott y Armbrrecht, 2006). Se les considera ingenieras del ambiente, por sus actividades mecánicas que mantienen y restauran el suelo e influyen en los flujos de energía de los ecosistemas, lo que conlleva efectos en cascada que se reflejan sobre la composición y estructura de las comunidades vegetales (Folgarait, 1998; Cammeraat y

Risch, 2008). Al modificar la abundancia, así como la distribución espacial de las semillas, se convierten en un factor primordial en la dinámica de la comunidad (Quintana-Ascencio y González- Espinoza, 1990; Mull y MacMahon, 1997; Wilby y Shachak, 2000) que repercute sobre propiedades del ecosistema que dependen de la identidad de las especies (Naeem et al., 1999; Guzmán, 2004).

En trabajos recientes se ha demostrado que en zonas desérticas existe una sorprendente diversidad y abundancia de hormigas, contrario a la idea tradicional de escasez específica de formícidos en estos ambientes (MacKay, 1991; Rojas y Fragoso, 2000). Particularmente en las zonas áridas de México, poco se ha estudiado este grupo y son escasos los estudios con métodos estandarizados que permitan entender los patrones en la distribución de la biodiversidad (Bestelmeyer y Schooley, 1999). Para la región del valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde se ubica el valle de Zapotitlán de las Salinas, sólo 4 trabajos se han realizado (Rico-Gray et al., 1998; Zavala-Hurtado et al., 2000; Ríos-Casanova et al., 2004; Guzmán y Castaño-Meneses, 2007). La presente investigación tuvo como finalidad evaluar los cambios en la diversidad y composición de la comunidad de hormigas en función del tipo del hábitat y la estacionalidad; así como proporcionar un listado de las especies encontradas de acuerdo con los hábitos alimenticios reportados en la literatura.

Materiales y métodos

Zona de estudio. Las muestras fueron tomadas dentro del valle de Zapotitlán de las Salinas que tiene una altitud que va de los 1280 a 2720 m, se considera una subcuenca del valle de Tehuacán, localizada en su límite SO (18° 11' - 18° 25' N- 97° 39' - 97° 22' O), en el estado de Puebla. El clima es seco con 2 periodos de lluvia, uno entre mayo y junio y otro en septiembre, que en promedio representan 400 mm anuales; la temperatura media anual va de los 18°C a 22°C. La condición de aridez presente en el sitio se debe al efecto de sombra de lluvia provocado por la sierra Madre Oriental, que intercepta la humedad de los vientos que provienen del golfo de México (Zavala-Hurtado, 1982). La vegetación es matorral xerófilo (Rzedowski, 1978), pudiéndose reconocer diferentes modalidades fisonómicas de acuerdo con variaciones en las condiciones medioambientales locales que se expresan en diferentes arreglos en la vegetación (Zavala-Hurtado, 1982).

Recolección. El periodo de recolección se realizó tanto durante la temporada de lluvias, donde se ha observado un incremento en la actividad de forrajeo de las hormigas en el área (Rico-Gray et al., 1998), como en la temporada de

sequía. El trapeo se llevó a cabo en 2 sitios contrastantes en cobertura, abundancia y diversidad vegetal (Guzmán, 2004), dentro del Jardín Botánico, que tiene una extensión de 10 ha. El sitio llamado Jardín presentó valores más altos en los parámetros considerados, en comparación con el Llano; ninguno presenta modificación antropogénica. En cada sitio se utilizaron 10 trampas de caída, de 8.5 cm de altura y 5.5 cm de diámetro cada una, llenadas a la mitad con anticongelante para autos, con etileno-propileno, sustancia no tóxica que evita la evaporación, aún cuando las temperaturas al nivel de suelo exceden los 60°C. Se añadieron unos granos de detergente, con la finalidad de disminuir la tensión superficial y facilitar el hundimiento de las hormigas (Bestelmeyer et al., 2000). Las trampas fueron enterradas al nivel del suelo, minimizando el disturbio sobre la superficie, y permanecieron en el sitio por 4 días durante agosto de 2004 (temporada de lluvias) y febrero de 2005 (temporada de secas). La distancia entre cada trampa fue de 10 m formando una línea recta a lo largo del transecto, lo que cubrió una extensión de 100 m lineales en cada sitio, los cuales tienen una área promedio de 100 m². Las hormigas capturadas se lavaron con agua corriente y se guardaron en frascos con alcohol al 70% para su posterior identificación en laboratorio utilizando las claves de Mackay y Mackay (2005). Una vez identificadas a nivel específico, las especies fueron agrupadas por hábitos alimenticios, de acuerdo con Hölldobler y Wilson (1990).

Análisis. Se calculó el índice de diversidad de Shannon y el índice de Simpson para cada sitio y temporada de colecta con el fin de permitir la comparación de los datos. Los resultados obtenidos con el índice de Shannon, fueron comparados mediante la prueba de *t* propuesta por Hutcheson (1970). Para determinar la eficiencia en la colecta de especies se estimaron curvas de acumulación mediante *Jackknife 1*, que se basa en la frecuencia de especies únicas observadas (Krebs, 1999). La similitud entre sitios y temporadas, se determinó mediante un análisis *cluster*, para el cual se utilizó la medida de disimilitud de Bray-Curtis y el método de agrupación del vecino más cercano. Para los análisis se empleó el programa BioDiversity Professional Ver. 2 (McAleece, 1997).

Resultados

Comparación entre estaciones. Los individuos encontrados durante el estudio fueron 1024 pertenecientes a 27 especies de 19 géneros y 6 subfamilias (Cuadro 1). De las 27 especies, 12 identificadas resultaron registros nuevos para la región. El mayor número de especies pertenecen a Myrmicinae. *Dorymyrmex* sp. (Dolichoderinae) fue la especie más

Cuadro 1. Registro de especies, de abundancia y datos de presencia-ausencia de hormigas, en los 2 sitios y estaciones de muestreo. Se muestra el hábito alimenticio de cada especie. D= depredadoras , G= granívoras, Ge= generalistas, Mi= micófagas, C= carroñeras, P= parasíticas (Mackay y Mackay 2005)

Subfamilias	Hábito alimenticio	Abundancia	Sitios de muestreo	
			jardín	llano
Ponerinae				
<i>Odontomachus clarus</i> (Roger)	D	17	x	x
Myrmicinae				
<i>Aphaenogaster</i> sp. *	G	13	x	x
<i>Atta mexicana</i> (Smith)	Mi	11	x	x
<i>Cardiocondyla emeryi</i> (Forel)*	Ge	13		x
<i>Leptothorax</i> sp. 1	Ge	2		x
<i>Leptothorax</i> sp. 2	Ge	13	x	x
<i>Leptothorax</i> sp. 3	Ge	5	x	
<i>Temnothorax</i> sp.*	Ge	31	x	x
<i>Temnothorax punctithorax</i> (Mackay)*	Ge	25	x	x
<i>Megalomyrmex</i> sp.*	Mi,P	16	x	x
<i>Pheidole</i> sp.	G	145	x	x
<i>Pogonomyrmex barbatus</i> (Smith)	G	72	x	x
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius)	Ge	21		x
<i>Trachymyrmex</i> sp.*	Mi	1	x	
<i>Tetramorium</i> sp.	G,C	10	x	
Dolichoderinae				
<i>Dorymyrmex</i> sp.	Ge	494	x	x
<i>Dorymyrmex flavus</i> (McCook)	Ge	6	x	x
<i>Dorymyrmex bureni</i> (Trager)*	Ge	1		x
Formicinae				
<i>Brachymyrmex depilis</i> (Emery)*	Ge	50	x	x
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith)	Ge	3		x
<i>Camponotus declivus</i> (Santschi)*	Ge	1		x
<i>Camponotus</i> sp. 1	Ge	12	x	x
<i>Camponotus</i> sp. 2	Ge	34	x	x
<i>Myrmecocystus mendax</i> (Wheeler)*	D	9	x	
<i>Paratrechina arenivaga</i> (Wheeler)*	Ge	12	x	x
Pseudomyrmecinae				
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	D	1		x
Ecitoninae				
<i>Neivamyrmex nigrescens</i> (Cresson)*	D	6	x	

*Registros nuevos para el valle de Zapotitlán de las Salinas.

abundante durante las 2 temporadas de muestreo. *Pheidole* sp. (Myrmicinae) y *Pogonomyrmex barbatus* (Smith) (Myrmicinae) registraron la mayor abundancia únicamente durante la época de lluvias. En secas la abundancia de prácticamente todas las especies (excepto *Dorymyrmex* sp.) disminuyó considerablemente (Fig. 1). A pesar de que no se encontró diferencia significativa en la abundancia promedio de hormigas capturadas (22.2 ± 44.2 en lluvias

y 15.6 ± 59.3 en secas $t_{0.05(2)52}=0.468$, $p=0.642$), se aprecia una marcada disminución de la diversidad asociada con la estacionalidad y una mayor dominancia $J-1=0.56$ (Cuadro 2). El resultado de las curvas de acumulación para las estaciones sugiere un mayor esfuerzo de muestreo, debido a que ninguna de las curvas llega a una asíntota. Lo anterior fue más evidente para la temporada seca (Fig. 2)

Comparación entre sitios. Durante la temporada de lluvias

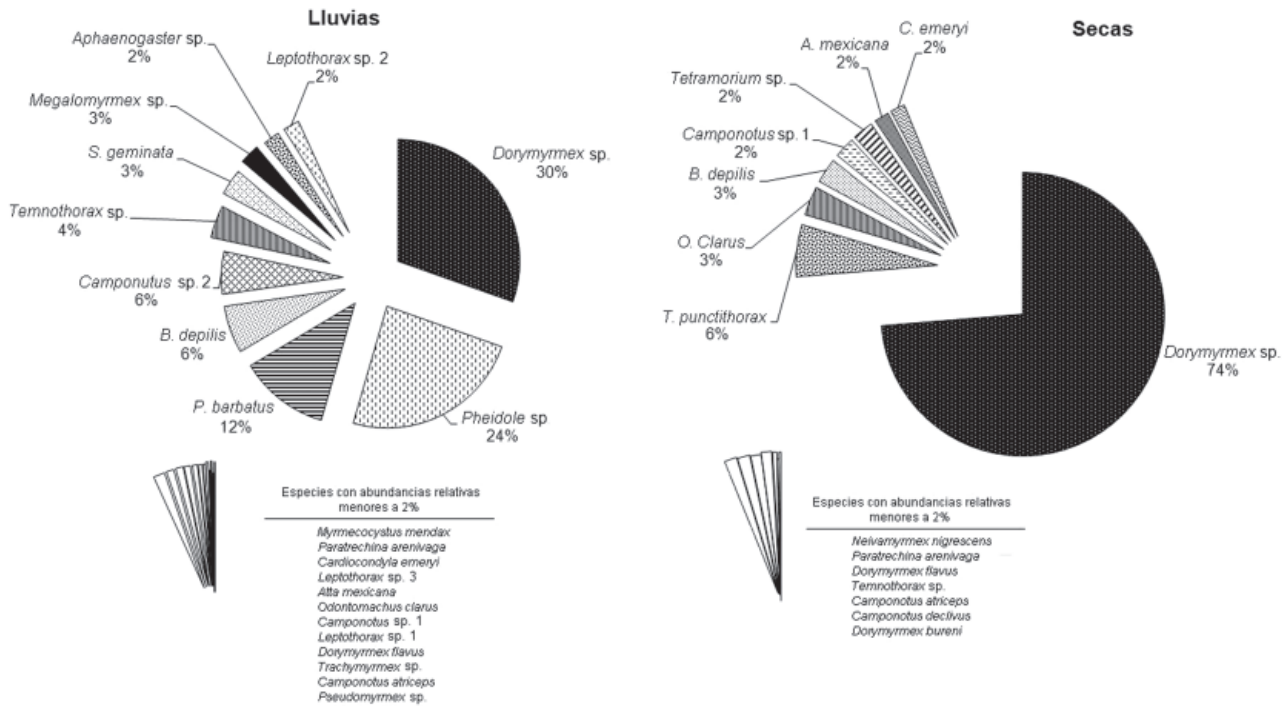


Figura 1. Comparación de la composición y abundancia relativa de la comunidad de hormigas de acuerdo con la estacionalidad.

Cuadro 2. Comparaciones de la biodiversidad de hormigas entre estaciones y entre sitios. 1-D= Índice de Simpson H' = Índice de Shannon; J = Equitatividad; t = valor de t ; p = Probabilidad. El nivel de significancia fue $\alpha=0.05$

Comparaciones	(1-D)	H'	J	t	p
Estaciones					
Lluvias	0.82	0.93	0.69	$t_{(2)730.9}=10.77$	0.0001
Secas	0.44	0.52	0.44		
Sitios-Estación					
Jardín (lluvias)	0.70	0.70	0.59	$t_{(2)601.0}=6.68$	0.0001
Llano (lluvias)	0.85	0.95	0.77		
Jardín (secas)	0.32	0.36	0.36	$t_{(2)173.4}=7.94$	0.0001
Llano (secas)	0.78	0.84	0.75		

la riqueza en el sitio el Llano ($S=17$) fue mayor que en el Jardín ($S=15$) (Cuadro 3). El análisis de *cluster* señala diferencias importantes en la comunidad (menos del 50% de similitud), tanto para los 2 sitios dentro de una misma estación, como para el mismo sitio en diferente estación, por lo que la composición y estructura de la comunidad mostró diferencias substanciales a lo largo del año (Fig. 3). Por otro lado, la diversidad y equitatividad de la comunidad de hormigas fue mayor en el sitio el Llano que para el Jardín durante las lluvias (Cuadro 2). En secas el sitio el Llano continuó con una mayor riqueza, diversidad y equitatividad en su comunidad mirmecológica con 13

especies, mientras que en el Jardín sólo fueron capturadas 10 especies (Cuadro 3).

En cuanto a hábitos alimenticios, en el Jardín durante las lluvias la comunidad se encontró dominada por hormigas generalistas (Ge) y granívoras (G) (Fig. 4). *Dorymyrmex* sp. (Ge) y *Pheidole* sp. (G) fueron importantes en términos de abundancia en la época de lluvias en el Jardín; en el Llano, durante esta misma época, *Dorymyrmex* sp. fue la generalista más conspicua. Sin embargo, a diferencia del Jardín, *P. barbatus* fue la granívora más abundante (Cuadro 3). En la época seca las hormigas granívoras sólo fueron capturadas en el Jardín, con *Tetramorium* sp., una hormiga

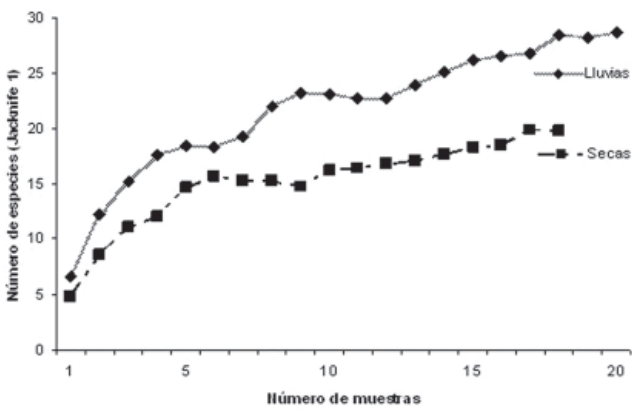


Figura 2. Comparación de la riqueza de especies observadas en 2 épocas contrastantes del año. Estimación de acuerdo con Jackknife 1.

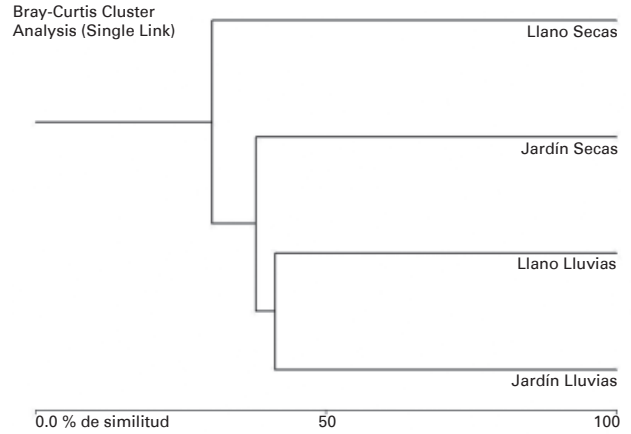


Figura 3. Comparación de la comunidad de hormigas en época de lluvias y secas en 2 sitios de muestreo.

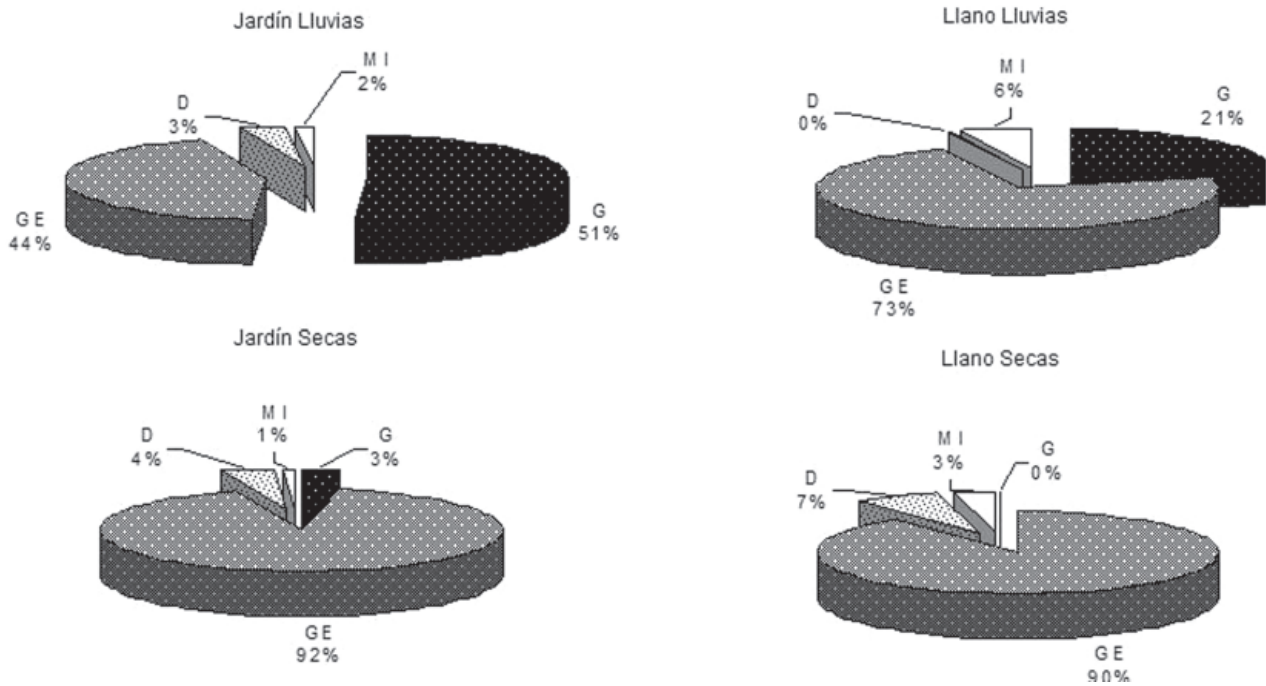


Figura 4. Estructura de la comunidad con base en los principales hábitos alimenticios. D= depredadoras, G= granívoras, Ge= generalistas, Mi= micófagas (Mackay y Mackay, 2005).

no capturada en ningún sitio durante las lluvias (Cuadro 3, Fig. 4). Por otro lado, a pesar de que *Dorymyrmex* sp. fue muy abundante en ambos sitios, *Temnothorax punctithorax* (Mackay), otra hormiga generalista, fue también numerosa (Cuadro 3).

Discusión

A pesar de que los resultados sugieren la necesidad de incrementar el esfuerzo de muestreo (tanto temporal como espacial), el número de especies registradas para la zona

Cuadro 3. Registro de abundancia de acuerdo con la estacionalidad, sitio y los principales hábitos alimenticios de las hormigas capturadas. D= depredadoras, G= granívoras, Ge= generalistas, Mi= micófagas (Mackay y Mackay, 2005)

G	LLUVIAS		G	SECAS	
	jardín	llano		jardín	llano
<i>Aphaenogaster</i> sp.	11	2	<i>Tetramorium</i> sp.	10	-
<i>Pheidole</i> sp.	140	5			
<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	24	48			
GE			GE		
<i>Cardiocondyla emeryi</i>	-	6	<i>Cardiocondyla emeryi</i>	-	7
<i>Leptothorax</i> sp. 1	-	2	<i>Temnothorax</i> sp.	4	1
<i>Leptothorax</i> sp. 2	10	3	<i>Temnothorax punctithorax</i>	10	15
<i>Leptothorax</i> sp. 3	5	-	<i>Dorymyrmex</i> sp.	275	36
<i>Temnothorax</i> sp.	7	19	<i>Dorymyrmex flavus</i>	-	5
<i>Solenopsis geminata</i>	-	21	<i>Dorymyrmex bureni</i>	-	1
<i>Dorymyrmex</i> sp.	112	71	<i>Brachymyrmex depilis</i>	11	1
<i>Dorymyrmex flavus</i>	1	-	<i>Camponotus atriceps</i>	-	2
<i>Brachymyrmex depilis</i>	6	32	<i>Camponotus declivus</i>	-	1
<i>Camponotus atriceps</i>	-	1	<i>Camponotus</i> sp. 1	5	5
<i>Camponotus</i> sp. 1	-	2	<i>Paratrechina arenivaga</i>	2	4
<i>Camponotus</i> sp. 2	1	33			
<i>Paratrechina arenivaga</i>	-	6			
D			D		
<i>Odontomachus clarus</i>	3	-	<i>Odontomachus clarus</i>	8	6
<i>Myrmecocystus mendax</i>	9	-	<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	6	-
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	-	1			
MI			MI		
<i>Atta mexicana</i>	2	2	<i>Atta mexicana</i>	4	3
<i>Megalomyrmex</i> sp.	3	13			
<i>Trachymyrmex</i> sp.	1	-			

ha aumentado de las 13 reconocidas por Rico-Gray et al. (1998) a 27 especies. Además, en comparación con otras localidades cercanas a Zapotitlán de las Salinas, como San Rafael Coxcatlán, el sitio de estudio puede llegar a ser el más diverso del valle de Tehuacán. Ríos-Casanova et al. (2004), con un esfuerzo de muestreo de 400 trampas de caída, obtuvieron 28 especies pertenecientes a 14 géneros y 5 subfamilias en un área de 5km². Con un esfuerzo de 40 trampas de caída (20 para 2 sitios por 2 estaciones) en el presente estudio, se obtuvieron 27 especies de 19 géneros y 6 subfamilias en 200 metros lineales. De acuerdo con Ríos-Casanova et al. (2004), en el valle de Tehuacán existen 35 especies; con los datos presentados aquí, 12 nuevos registros se suman para dar un total de 47 especies, lo que coloca a esta zona semiárida, con respecto a los

principales desiertos de México (el desierto sonorense y el desierto chihuahuense), como la más biodiversa del país. El valle de Tehuacán, podría ser la zona semiárida más rica en especies del mundo. Andersen (1997), por ejemplo, contabiliza 30 especies en un estudio comparativo de grupos funcionales en zonas áridas de América del Norte y Australia. Por otro lado, Bestelmeyer (2005) registra de 39 a 43 especies en curvas de acumulación en un estudio realizado en el extremo norte del desierto chihuahuense, en Nuevo México, y de 33 a 40 especies en diferentes tipos de hábitat del mismo desierto chihuahuense (Bestelmeyer y Wiens 2001). Sin embargo, para zonas semiáridas del hemisferio sur de América, los datos muestran al valle de Tehuacán muy por debajo del número de especies encontrado por Bestelmeyer y Wiens (1996) en el Chaco,

Argentina, con 104 especies y 34 géneros.

La diversidad de hormigas de Zapotitlán de las Salinas podría aumentar si se combinan distintos métodos de colecta, tales como colecta manual y sacos *winkler*; lo que junto a las trampas de caída aumenta la eficacia de la captura y el conocimiento de la mirmecofauna del lugar (Delabie et al., 2000), lo que sería de utilidad para coleccionar aquellas especies que por sus hábitos no pueden ser capturadas por las trampas. La biodiversidad se ha correlacionado con procesos que determinan el funcionamiento de los ecosistemas, como la productividad (Naeem et al., 1999). Algunos estudios señalan que la mayor diversidad vegetal conduce a una mayor productividad (Naeem et al., 1995; Loreau et al., 2001; Tilman et al., 2001). Un aspecto interesante de los resultados es la alta diversidad, tanto en lluvias como en secas, en el sitio el Llano, un lugar con escasa diversidad y cobertura vegetal y de recursos, en comparación con el Jardín (Guzmán, 2004). Sin embargo, una amplia gama de factores, como la influencia de los consumidores y de los disturbios, la escala espacial, la secuencia de los ensambles, la composición de las comunidades y la heterogeneidad espacio-temporal del hábitat pueden explicar estos resultados (Polis y Strong, 1996; Loreau et al., 2001; Cardinale et al., 2004). No obstante, para proponer qué factor o factores son importantes en la estructura espacio-temporal de la comunidad de hormigas, es necesario incrementar el esfuerzo de muestreo por un lado, y por otro aplicar una variedad de aproximaciones que incluyan el monitoreo de especies en la naturaleza, la manipulación de comunidades naturales en el campo y el ensamble sintético de comunidades bajo condiciones experimentales (Díaz et al., 2003), además de los análisis que relacionen la biodiversidad de hormigas con las características del ambiente (Speigh et al., 2008). Lo anterior abre una puerta importante e interesante para la investigación ecológica y la bioconservación.

Una característica de la comunidad de hormigas de Zapotitlán de las Salinas es la redundancia trófica, sobre todo entre generalistas (Ge) y granívoras (G). El primer grupo fue abundante durante las 2 épocas y los 2 sitios; en contraste, las granívoras desaparecieron prácticamente de las muestras para el Llano durante la temporada seca, lo que sugiere la influencia de la fenología y estructura de la vegetación. En este sentido, los resultados proponen que la estructura de la comunidad de hormigas no sólo es diferente en cuanto a la composición de especies, sino también en la intensidad y tipo de interacciones que pueden estar influenciadas por la estructura de la comunidad vegetal, la productividad ambiental y la disponibilidad de los recursos (Fukami y Morin, 2003). Desde el punto de vista de grupos funcionales (Andersen 1991, 1997), la comunidad de hormigas presenta elementos dominantes (*Dorymyrmex*

sp. y *Pheidole* sp.), especialistas de climas cálidos (*P. barbatus* y *S. geminata*), especialistas de climas fríos (*Tetramorium* sp.), crípticos (*O. clarus*) y subordinados (*C. atriceps*). Sin embargo, el análisis detallado de los grupos funcionales requerirá de estudios puntuales, con el fin de conocer aspectos biológicos y ecológicos específicos como requerimientos de hábitat y conducta (Andersen 1997) y que aún son muy escasos para las hormigas de la región neotropical (Arcila y Lozano-Zambrano 2003).

Agradecimientos

A Pedro Miranda por su ayuda en el trabajo de campo y a José Alejandro Zavala-Hurtado por sus comentarios a la primera versión del trabajo y el apoyo para el trabajo de campo. A los revisores anónimos, quienes enriquecieron en gran medida la publicación.

Literatura citada

- Agosti, D. y N. F. Johnson. 2005. Antbase. World Wide Web electronic publication. Org, version; V.2005; último acceso: 21.VI.2010.
- Andersen A. N. 1991. Parallels between ants and plants: implications for community ecology. *In* Ant-plant interactions, C. Huxley y D. F. Cutler (eds.). Oxford Science Publications. p. 539-558.
- Andersen A. N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North America ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24:433-460.
- Arcila C. A. M. y F. H. Lozano-Zambrano. 2003. Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo. *In* Introducción a las hormigas de la región neotropical, F. Fernández (ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. p. 159-166.
- Bestelmeyer, B. T. y J. A. Wiens. 1996. The effects of land use of the structure of ground foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6:1225-1240.
- Bestelmeyer, B. T. y R. L. Schooley. 1999. The ants of the southern sonoran desert: community structure and the role of trees. *Biodiversity and Conservation* 8:643-657.
- Bestelmeyer, B. T., D. Agosti, L. E. Alonso, C. R. F. Brandao, W. L. Brown Jr., J. H. C. Delabie y R. Silvestre. 2000. Field techniques for study of ground-dwelling ants: an overview, description and evaluation. *In* Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity, D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p. 122-144.
- Bestelmeyer, B. T. y J. A. Wiens. 2001. Local and regional-scale responses of ant diversity to a semiarid biome transition. *Ecography* 24:381-392.
- Bestelmeyer, B. T. 2005. Does the desertification diminish biodiversity? Enhancement of ant diversity by shrub invasion

- in southwestern USA. *Diversity and Distribution* 11:45-55.
- Cammeraat, E. L. H. y A. C. Risch. 2008. The impact of ants on mineral soils properties and processes at different spatial scales. *Journal of Applied Entomology* 132:285-294.
- Cardinale, B. J., A. R. Ives y P. Ichausti. 2004. Effects of species diversity on the primary productivity of ecosystems: extending our spatial and temporal scales of inference. *Oikos* 104: 437-450.
- Delabie, J. H. C., B. L. Fisher, J. D. Majer, y I. W. Wright. 2000. Sampling effort and choice of methods. *In* *Ants standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p. 145-154.
- Díaz, S., A. J. Symstad, F. S. Chapin III, D. A. Wardle y L. F. Huenneke. 2003. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology and Evolution* 18:140-146.
- Folgarait, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244.
- Fortanelli, M. J. y M. E. S. Montoya. 2002. Desechos de hormiga arriera (*Atta mexicana* Smith), un abono orgánico para la producción hortícola. *Terra* 20:153-160.
- Fukami, T. y P. J. Morin. 2003. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424:423-426.
- Guzmán, M. R. 2004. Patrones de actividad de forrajeo de *Pogonomyrmex barbatus* en el valle semiárido de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis, maestría Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F. 116 p.
- Guzmán, M. R. y G. Castaño-Meneses. 2007. Selected foraging activity of *Camponotus rubrithorax* Forel (Hymenoptera: Formicidae) in the Zapotitlán Salinas Valley, Puebla. *Sociobiology* 50:435-448.
- Hernández-Ruiz, P. y G. Castaño-Meneses. 2006. Ants (Hymenoptera: Formicidae) diversity in agricultural ecosystems at Mezquitlan valley, Hidalgo, Mexico. *European Journal of Soil Biology* 42:208-212.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Belknap Press, Harvard University. Cambridge, Massachusetts. 732 p.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29:151-154.
- Kaspari, M. 2000. A primer on ant ecology. *In* *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds.). Smithsonian Institution Press Washington, D.C. p. 9-24.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*, segunda edición, Benjamin Cummings, Menlo Park. California. 620 p.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman y D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808.
- Mackay, W. P. 1991. The role of ants and termites in desert communities. *In* *The ecology desert communities*, G. A. Polis (ed.). University of Arizona Press, Tucson. p. 113-150.
- Mackay, W. y E. Mackay. 2005. *The ants of North America*. <http://www3.utep.edu/leb/antgenera.htm>
- McAleece, N. 1997. *Biodiversity Professional Beta*. Version 2.0. The Natural History Museum and The Scottish Association for Marine Science.
- Mull, J. F. y J. A. MacMahon. 1997. Spatial variation in rates of seed removal by harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis*) in a shrub-steppe ecosystem. *The American Midland Naturalist* 138:1-13.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton y R. M. Woodfin. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 347:249-262.
- Naeem, S., Chair F. S. Chapin III, R. Constanza, P. R. Ehrlich, F. B. Golley, D. U. Hooper, J.H. Lawton, R. V. O'Neill, H. A. Mooney, O. E. Sala, A. J. Symstad y D. Tilman. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning: Maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology* 4:2-11.
- Phillips, I. D. y C. K. R. Willis. 2005. Defensive behavior of ants in a mutualistic relationship with aphids. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:321-325.
- Philpott, S. M. y I. Armbrecht. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*: 31:369-377.
- Polis, G. A. y D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The America Naturalist* 147:813-846.
- Quintana-Ascencio, P. F. y M. González-Espinoza. 1990. Variación estacional en la dieta de *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) en nopaleras del centro de México. *Folia Entomológica Mexicana* 80:245-261.
- Rico-Gray, V., M. Palacios-Ríos, J. G. García-Franco y W. P. Mackay. 1998. Richness and seasonal variation of ant-plant associations mediated by plant-derived food resources in the semiarid Zapotitlan Valley, México. *American Midland Naturalist* 140:21-26.
- Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet y V. Rico-Gray. 2004. Las hormigas del valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* 20:37-54.
- Rojas, P. y C. Frago. 2000. Composition, diversity, and distribution of chihuahuan desert ant community (Mapimí, México). *Journal of Arid Environments* 44:213-227.
- Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 432 p.
- Schultz, T. R. 2000. In search of ant ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:14028-14029.
- Speight, M. R., M. D. Hunter y A. D. Watt. 2008. *Ecology of insects: concepts and applications*, segunda edición, Wiley-Blackwell, Singapur. 628 p.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke y C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 224:843-845.
- Wilby, A. y M. Shachak. 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* 125:495-503.
- Wilson, E. O. y B. Hölldobler. 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explication. *Proceedings of the*

National Academy of Sciences 102:7411-7414.

Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica* 7:99-120.

Zavala-Hurtado, J. A., P. L. Valverde, M. C. Herrera-Fuentes y A. Díaz-Solís. 2000. Influence of leaf-cutting ants (*Atta mexicana*) on performance and dispersion patterns of perennial desert shrubs in an inter-tropical region of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 46:93-102.