



**Acta Botanica
Mexicana**

Listado de angiospermas epífitas que conforman jardines de hormigas de *Azteca gnava* (Formicidae) en el sureste de México

Checklist of epiphytic angiosperm that constitute ant-gardens of *Azteca gnava* (Formicidae) in southeastern Mexico

Jonas Morales-Linares^{1,5} , Alejandro Flores-Palacios² , Michelle Ramos-Robles³ , Miguel Vásquez-Bolaños⁴ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El dosel de las selvas húmedas alberga una gran diversidad de plantas epífitas y hormigas arborícolas. Estos grupos biológicos suelen ser estudiados individualmente sin considerar sus interacciones, pero pueden establecer mutualismos complejos y especializados como los jardines de hormigas, los cuales son un ensamble particular de angiospermas epífitas cultivadas por hormigas. El objetivo de este trabajo fue presentar el primer listado comentado y los mapas de distribución de las epífitas y una especie de hormiga que se asocian en jardines de hormigas reportados en el sureste de México.

Métodos: Se recopilaron registros de ocurrencia de las especies de angiospermas epífitas y hormigas en la literatura especializada, registros de herbario y fotografías disponibles en bases de datos en línea nacionales e internacionales, así como observaciones en campo.

Resultados clave: Un total de ocho especies de epífitas pertenecientes a seis familias de angiospermas y la hormiga *Azteca gnava*, fueron documentados en el sureste de México (de Veracruz a Quintana Roo), siendo los límites entre los estados de Tabasco y Chiapas en donde se concentra la mayor diversidad. *Epidendrum flexuosum* fue la especie más representativa de los jardines de hormigas en el sureste de México.

Conclusiones: Los jardines de hormigas son sistemas más complejos y su estudio en México es incipiente, por lo que se espera que este trabajo incentive tanto el estudio como la conservación de las especies del dosel y sus mutualismos.

Palabras clave: distribución geográfica, dosel, interacción planta-hormiga, mutualismo, orquídeas.

Abstract:

Background and Aims: The humid tropical forest canopy hosts a great diversity of epiphytic plants and arboreal ants. These biological groups are usually studied individually without considering their interactions. Still, they can establish complex and specialized mutualisms such as ant-gardens, a particular assembly of epiphytic angiosperms cultivated by ants. This work aimed to present the first annotated checklist and the distribution maps of the epiphytes and one ant species associated with ant-gardens in southeastern Mexico.

Methods: We compiled occurrence records of the angiosperm epiphytes and ant species in specialized literature, herbarium records and photographs in national and international online databases, as well as field observations.

Key results: We reported a total of eight species of epiphytes belonging to six angiosperm families and the ant *Azteca gnava*, distributed in southeastern Mexico (Veracruz to Quintana Roo) and with the highest diversity on the border between the states of Tabasco and Chiapas. *Epidendrum flexuosum* was the most representative species of the ant-gardens in southeastern Mexico.

Conclusions: The ant-gardens are complex systems, and their study in Mexico is incipient, so we hope this work will encourage their research and the conservation of canopy species and their mutualisms.

Key words: ant-plant interaction, canopy, geographical distribution, mutualism, orchids.

¹Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Facultad de Ciencias Biológicas, Blvd. Valsequillo y Av. San Claudio s/n. Col. Jardines de San Manuel, 72570 Puebla, Puebla, México.

²Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Avenida Universidad 1001, Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos, México.

³Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Departamento de Botánica, Calzada Antonio Narro 1923, Buenavista, 25315 Saltillo, Coahuila, México.

⁴Universidad de Guadalajara, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, km. 15.5 Carretera a Nogales, Las Agujas, 45100 Zapopan, Jalisco, México.

⁵Autor para la correspondencia: jonasml1@gmail.com

Recibido: 7 de septiembre de 2022.

Revisado: 14 de octubre de 2022.

Aceptado por Rosario Rendonda-Martínez: 10 de marzo de 2023.

Publicado Primero en línea: 30 de marzo de 2023.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 130 (2023).

Citar como: Morales-Linares, J., A. Flores-Palacios, M. Ramos-Robles y M. Vásquez-Bolaños. 2023. Listado de angiospermas epífitas que conforman jardines de hormigas de *Azteca gnava* (Formicidae) en el sureste de México. Acta Botanica Mexicana 130: e2129. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm130.2023.2129>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

El dosel de las selvas y bosques, concebido como el conjunto de las copas de los árboles (Parker, 1995), alberga alrededor de 40% de todas las especies existentes en la Tierra (Ozanne et al., 2003), las cuales pueden mostrar patrones de distribución vertical y horizontal, además de conformar redes complejas de interacciones interespecíficas (Nakamura et al., 2017; Spicer y Woods, 2022). A diferencia de los bosques templados, el dosel de las selvas húmedas suele albergar una gran abundancia y diversidad tanto de plantas epífitas como de hormigas (Floren et al., 2014; Spicer et al., 2020), tal como ocurre en el sureste de México (Antoniazzi et al., 2020; Dáttilo et al., 2020; Guzmán-Jacob et al., 2020; Krömer et al., 2020; Espejo-Serna et al., 2021). No obstante, los estudios acerca de la diversidad de especies involucradas en interacciones hormiga-epífita en el dosel son escasos y generalmente realizados a una escala local (Dejean et al., 1995; Yanoviak et al., 2011; DaRocha et al., 2016; Volp y Lach, 2019).

El grado de asociación en las interacciones mutualistas entre epífitas y hormigas puede ser facultativo, como aquellas mediadas por nectarios extraflorales, o especializado, en donde las epífitas han desarrollado estructuras huecas (domacios) que son habitadas por las hormigas (Mayer et al., 2014; Chomicki y Renner, 2015). No obstante, un caso especial de interacción compleja y especializada entre epífitas y hormigas son los jardines de hormigas, los cuales se pueden definir como un ensamble particular de angiospermas epífitas cultivadas por algunas especies de hormigas arborícolas en sus nidos de cartón (Orivel y Leroy, 2011; Corbara, 2021; Fig. 1). En este sentido, la conformación de los jardines inicia cuando las hormigas seleccionan la rama de un árbol hospedero para construir su nido de consistencia similar al cartón (sustrato) en donde dispersan las semillas y protegen a las epífitas de insectos herbívoros; mientras que las epífitas benefician a las hormigas y a su nido al enraizar y crecer en el sustrato del jardín proporcionando alimento (nectarios extraflorales, elaiosomas y pulpa de frutos), soporte estructural (raíces) y regulación térmica o protección contra las lluvias mediante sus hojas (Orivel y Leroy, 2011; Corbara, 2021). Sin embargo, las epífitas y hormigas pueden habitar exclusivamente en los jardines u ocuparlos de manera esporádica, definiéndose como

especies mutualistas o facultativas de jardines de hormigas, respectivamente (Orivel y Leroy, 2011; Morales-Linares et al., 2021a).

El término "jardín de hormigas" fue acuñado por Ule (1901), quién realizó las primeras observaciones y descripciones de las especies asociadas y sus interacciones mutualistas en Sudamérica (Brasil). Actualmente, se sabe que estos jardines se distribuyen en las selvas húmedas del Neotrópico y el Paleotrópico, exceptuando África (Orivel y Leroy, 2011; Chomicki et al., 2017; Corbara, 2021; Morales-Linares et al., 2021a). La diversidad de especies de hormigas y epífitas asociadas en los jardines se ha analizado principalmente a escala local, generalmente en Sudamérica (Madison, 1979; Davidson, 1988; Paolucci et al., 2016) y Centroamérica (Catling, 1995), y a escala regional en el sureste asiático (Kaufmann y Maschwitz, 2006) y el noreste de Australia (Chomicki et al., 2017). Asimismo, se ha estudiado la diversidad y estructura de la red de interacciones hormiga-epífita en los jardines a nivel Neotropical (Morales-Linares et al., 2021a, b). En México, se ha documentado recientemente la presencia de los jardines debido a las orquídeas asociadas que poseen flores vistosas (Hágsater et al., 2015; Morales-Linares et al., 2015). No obstante, el estudio enfocado a la diversidad de los jardines que se distribuyen en México es incipiente, desde una escala local (Morales-Linares et al., 2016), considerando diferentes tipos de vegetación y plantaciones agrícolas, o regional (Morales-Linares et al., 2021c) incluyendo factores ambientales como la elevación, temperatura y precipitación.

Los esfuerzos para recopilar y documentar a las especies que establecen mutualismos incrementan nuestro conocimiento acerca de la arquitectura de la biodiversidad y su relevancia es aún mayor en regiones altamente diversas y bajo amenaza por las actividades antropogénicas como son las regiones tropicales (Laurance et al., 2014). En el caso de los jardines de hormigas, este tipo de investigaciones permite conocer la identidad y estructura de la diversidad asociada a sistemas mutualistas del dosel en las selvas de México. Esto resulta útil para incentivar el estudio de las especies y sus interacciones ecológicas, y al mismo tiempo contar con mejores argumentos para su conservación. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue generar el primer listado comentado de angiospermas epífitas y la hormiga





Figura 1: Jardín de hormigas del sureste de México conformado por *Azteca gnava* Forel, 1906 y *Aechmea tillandsioides* Baker (flecha amarilla), *Epidendrum flexuosum* G. Mey. (flecha roja) y *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (flecha azul) sobre un árbol hospedero de *Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn en Catemaco, Veracruz.

que conforman los jardines de hormigas con distribución en el sureste de México.

Materiales y Métodos

El área de estudio abarcó el sureste de México, ya que la búsqueda de registros de ocurrencia se restringió a las especies mutualistas de jardines de hormigas con base en estudios previos realizados en esta zona (Orivel y Leroy, 2011; Morales-Linares et al., 2016; 2018; 2021a), considerando únicamente a aquellas epífitas y la hormiga que viven exclusivamente en estos jardines.

Todos los registros de ocurrencia de jardines de hormigas, angiospermas epífitas y hormigas asociadas, fueron recopilados utilizando distintas fuentes de información: 1) literatura (Soto-Arenas, 1986; Salazar y Hágater, 1997; Vásquez-Bolaños, 2015; Morales-Linares et al., 2016;

2021a, c; Dáttilo et al., 2020; Espejo-Serna et al., 2021); 2) registros de herbario disponibles en bases de datos en línea pertenecientes a la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB, 2020), Sistema Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF, 2020), AntMaps.org (Janicki et al., 2016) y 3) registros fotográficos disponibles en Naturalista (Naturalista, 2022). Adicionalmente, de marzo a mayo de 2018, se realizaron salidas de campo a las localidades previamente conocidas de los jardines de hormigas en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz (Morales-Linares et al., 2021c), para obtener fotografías de los jardines de hormigas y las especies asociadas a ellos. La información recopilada de los registros de ocurrencia fue depurada considerando únicamente aquellos que estuvieran georreferenciados con coordenadas de latitud y longitud dentro del sureste de México,

excluyendo duplicados e inconsistencias entre los nombres de localidades y coordenadas, además de la descripción y/o fotografía acorde a las especies (Castillo et al., 2014). La superficie territorial de México se dividió en 3151 celdas de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ para evaluar la distribución y áreas con mayor número de especies considerando los registros de ocurrencia. También se obtuvo el valor de la elevación a través del modelo digital GMTED2010 (Danielson y Gesch, 2011), así como el tipo de vegetación mediante mapas de uso de suelo y vegetación de México (CONABIO, 1999) para todos los registros de ocurrencia de las especies.

Posteriormente, se elaboró una lista de angiospermas epífitas y la hormiga asociada a los jardines de hormigas en el sureste de México, incluyendo fotografías de los autores y descripciones morfológicas basadas en Flora Mesoamericana (TROPICOS, 2022a, b, e), Flora de Panamá (TROPICOS, 2022c, d) y publicaciones especializadas (Martínez-Colín et al., 2006; Longino, 2007; Hágsater y Sánchez-Saldaña, 2008; Ibarra-Manríquez et al., 2012; Viccon-Esquivel et al., 2021). También se discutieron las interacciones ecológicas (Kleinfeldt, 1978; Madison, 1979; Davidson, 1988; Holthe et al., 1992; Arditti y Ghani, 2000; Cota-Sánchez y Abreu, 2007; Schmit-Neuerburg y Blüthgen, 2007; Youngsteadt et al., 2008, 2009; Pinheiro y Cozzolino, 2013; Crayn et al., 2015; Meisel et al., 2015; Morales-Linares et al., 2017, 2018; Viccon-Esquivel et al., 2021) y distribución geográfica (Hágsater y Sánchez-Saldaña, 2008; Youngsteadt et al., 2009; Krömer et al., 2014; Morales-Linares et al., 2016, 2017, 2021a, b; Vergara-Rodríguez et al., 2017) de las especies que intervienen en la formación de los jardines de hormigas.

La recopilación, depuración, análisis y presentación en mapas de los registros de ocurrencia fueron realizados en el programa R v. 4.0.3 (R Core Team, 2020) utilizando los paquetes ggplot2 (Wickham, 2016), raster (Hijmans, 2023), rgdal (Bivand et al., 2023) y sp (Bivand et al., 2013).

Resultados

Se reportan 16 localidades con presencia de jardines de hormigas en el sureste de México, entre las coordenadas extremas 16.89° - 20.5° N y 87.7° - 96.8° O, las cuales están separadas por una distancia mínima de 12.5 km y máxima de 957.5 km, encontrándose principalmente en la vertiente

del Atlántico en los estados de Veracruz, Tabasco, Campeche y Quintana Roo, así como algunas zonas del istmo en Oaxaca y el norte de Chiapas (Fig. 2).

Los taxones asociados a jardines de hormigas fueron ocho angiospermas epífitas pertenecientes a seis familias y una hormiga (Dolichoderinae; Cuadro 1) con un total de 529 registros de ocurrencia (Fig. 3A), los cuales fueron generalmente acordes a los registros de ocurrencia de los jardines. Las epífitas ocuparon 3.55% (112) de las 3151 celdas de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ en que se dividió al país, siendo los alrededores de Teapa (Tabasco), Yaxchilán (Chiapas) y Los Tuxtlas (Veracruz), en donde se encontró el mayor número de registros de epífitas con 68, 58 y 38, respectivamente (Fig. 3A). Las celdas con mayor número de epífitas (ocho y siete, respectivamente) se ubicaron en los alrededores de Teapa y Oxolotán (Tabasco), colindando con el norte de Chiapas, mientras que tanto hacia el oeste (centro de Veracruz) como el este (Quintana Roo), la diversidad disminuyó gradualmente (Fig. 3B).

A continuación, se describen las epífitas agrupadas por familia, así como la hormiga asociada a los jardines de hormigas presentes en el sureste de México, incluyendo aspectos ecológicos y de distribución, tanto para las plantas como para la hormiga.

Angiospermas epífitas

Bromeliaceae

Aechmea tillandsioides Baker, J. Bot. 17: 134. 1879. Cuadro 1; Fig. 4A.

Hierba epífita, en flor hasta 70 cm de alto, rosetas tipo tanque, acaules; hojas triangulares, 34 - 96×1.3 - 3 cm, margen espinoso-dentado, glabras; vainas elípticas, enteras, 5 - 8 cm de ancho; escapo erecto con brácteas rojizas, 30 - 53 cm de largo; inflorescencia digitado a pinnado compuesta con 3 - 13 ramas, cada una con 9 - 12 flores sésiles, sépalos 7 - 9 mm de longitud, pétalos amarillos 13 - 16 mm de longitud; fruto una baya elipsoide, carnosa, morada al madurar, 7 - 10 mm de largo; semillas pardo claro, oblongas, ca. 3.4 mm de longitud con apéndice mucilaginoso de 1 cm de largo (TROPICOS, 2022a).



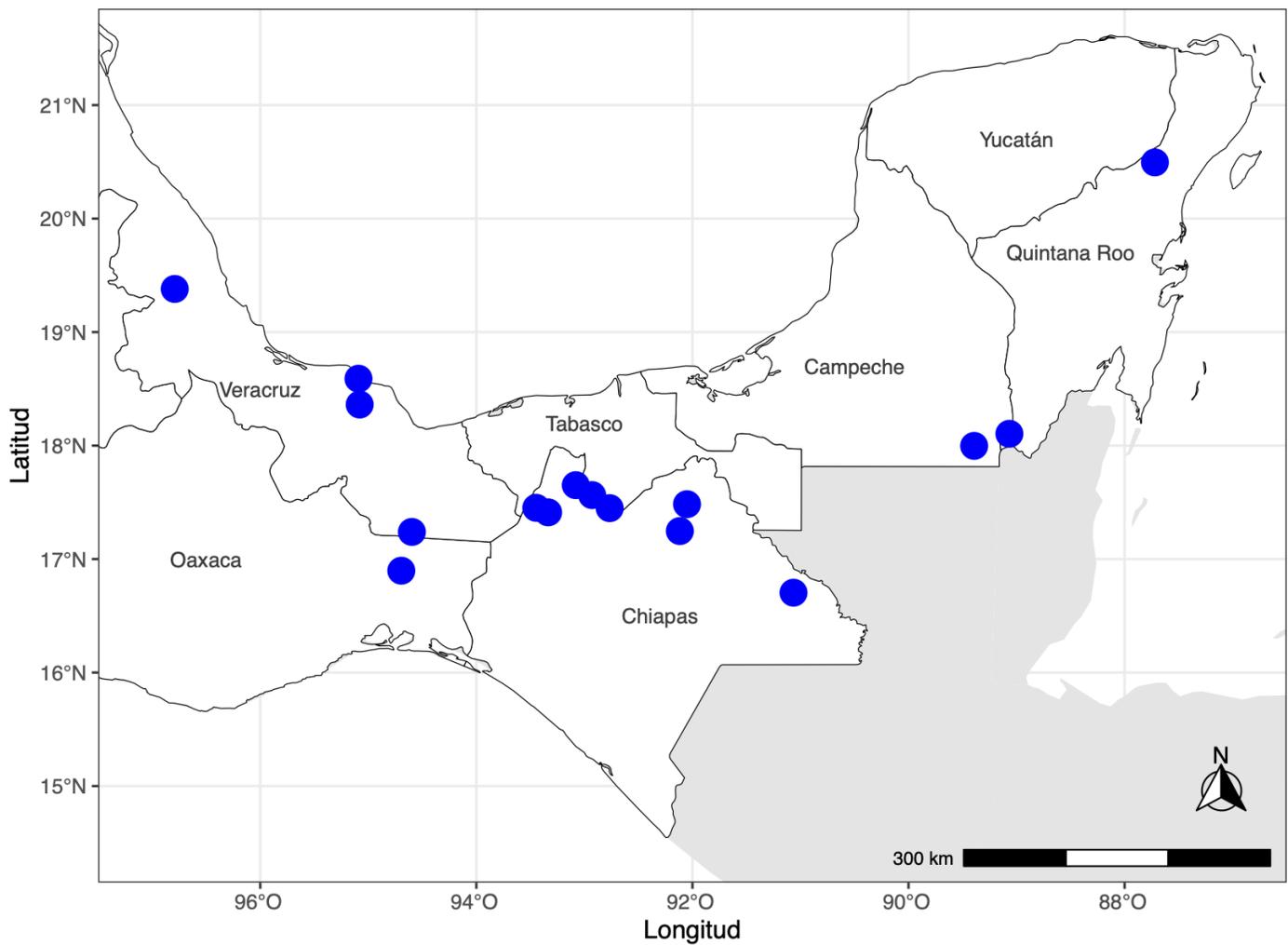


Figura 2: Distribución conocida de los jardines de hormigas elaborados por *Azteca gnava* Forel, 1906 en el sureste de México.

Ecología: el sistema radical de esta bromelia es reducido, pero le permite anclarse adecuadamente al sustrato de “cartón” de los jardines de hormigas, principalmente en la zona superior de los mismos (Morales-Linares et al., 2017). Sus hojas son xeromórficas y presentan metabolismo CAM (Crayn et al., 2015), que favorece su adaptación a condiciones de sequía (Schmit-Neuerburg y Blüthgen, 2007). En la base de sus hojas se han observado ootecas e individuos de cucarachas, probablemente del género *Latiblattella* Hebard, 1917 (C. Sormani, com. pers.), los cuales no son atacados por las hormigas del jardín. La coloración de sus frutos podría favorecer su consumo por aves, tal como ha sido sugerido para otras especies del género *Aechmea* Ruiz & Pav., asociadas a jardines que se encuentran en la Amazonía (Madison, 1979). Evidencia experimental muestra que sus

semillas son reconocidas por *Azteca gnava* Forel, 1906, una especie de hormiga que construye jardines de hormigas, ya que las obreras las seleccionan y dispersan preferentemente, mientras que descartan las de otras epífitas no asociadas a jardines de hormigas (Morales-Linares et al., 2018). De este modo, localmente suele ser abundante y relevante en el proceso de conformación de los jardines de hormigas en México (Morales-Linares et al., 2017; 2021c).

Distribución: Neotropical, desde el sureste de México hasta Brasil y Bolivia (Krömer et al., 2014; Morales-Linares et al., 2021a). En México ocupó el tercer lugar con respecto a las demás epífitas en cuanto al número de registros y celdas ocupadas (100 y 40, respectivamente), distribuyéndose en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo,

Cuadro 1: Registros de las especies de angiospermas epífitas y hormigas asociadas a jardines de hormigas de México. Los registros y celdas corresponden al número de puntos de ocurrencia (latitud, longitud) y el número de celdas ocupadas en la cuadrícula de 0.25° × 0.25° por cada especie. En distribución por estados, CAM=Campeche, CHP=Chiapas, OAX=Oaxaca, ROO=Quintana Roo, TAB=Tabasco y VER=Veracruz. En rango altitudinal se muestra el valor promedio y los máximos y mínimos de la altitud a la que se encuentran las especies, m s.n.m.=metros sobre el nivel del mar. Se indican los tipos de vegetación (CONABIO, 1999), así como las plantaciones (Morales-Linares et al., 2016) en la que es más frecuente encontrar cada especie, es decir, aquellos que agruparon alrededor de 90% de los registros. SAPyS=selva alta perennifolia y subperennifolia, SMPyS=selva mediana perennifolia y subperennifolia, SBCyS=selva baja caducifolia y subcaducifolia, y plantaciones=Manejo agrícola, pecuario y forestal.

Taxones	Registros/Celdas	Distribución (estados)	Rango altitudinal (m s.n.m.)	Tipo de vegetación
Angiospermas epífitas				
Bromeliaceae				
<i>Aechmea tillandsioides</i> Baker	100/40	CAM, CHP, OAX, ROO, TAB y VER	168.11 (8-693)	SAPyS, SMPyS y plantaciones de naranja, cacao y mango
Cactaceae				
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	132/69	CAM, CHP, OAX, ROO, TAB y VER	249.23 (0-1200)	SAPyS, SMPyS, SBCyS y plantaciones de naranja, cacao y mango, además de manglar, popal y tular (Morales-Linares et al., 2016)
Gesneriaceae				
<i>Codonanthesis uleana</i> (Fritsch) Chautems & Mat. Perret	38/16	CAM, CHP, ROO, TAB y VER	161.29 (10-393)	SAPyS, SMPyS y plantaciones de mango, cacao y naranja
Moraceae				
<i>Ficus paraensis</i> Miq.	19/10	CHP, OAX, TAB y VER	152.63 (66-300)	SAPyS, SMPyS y plantaciones de naranja, cacao y mango
Orchidaceae				
<i>Coryanthes picturata</i> Rchb. f.	50/22	CAM, CHP, OAX, ROO, TAB y VER	202.88 (27-638)	SAPyS, SMPyS y plantaciones de mango, naranja y cacao
<i>Epidendrum flexuosum</i> G. Mey.	103/47	CAM, CHP, OAX, ROO, TAB y VER	182.76 (3-646)	SAPyS, SMPyS y plantaciones de naranja, mango y cacao
<i>Epidendrum pachyrachis</i> Ames	9/4	CHP, OAX, TAB y VER	208.33 (98-544)	SAPyS y plantaciones de naranja, mango y cacao
Piperaceae				
<i>Peperomia macrostachyos</i> (Vahl) A. Dietr.	78/27	CHP, OAX, TAB y VER	337.92 (1-1146)	SAPyS y plantaciones de cacao
Hormiga				
Formicidae/Dolichoderinae				
<i>Azteca gnava</i> Forel, 1906	24/11	CAM, CHP, ROO, TAB y VER	201.71 (21-646)	SAPyS, SMPyS y plantaciones de naranja, cacao y mango

Tabasco y Veracruz (Cuadro 1; Fig. 4B). *Aechmea tillandsioides* se ha encontrado tanto en áreas conservadas de selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias, así como en plantaciones de naranja, cacao y mango (en orden de abundancia), gene-

ralmente por debajo de 200 m s.n.m. (Cuadro 1; Morales-Linares et al., 2016; 2017; 2021c).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Tabasco, municipio Teapa, en el Jardín Botánico de la Universidad Autónoma



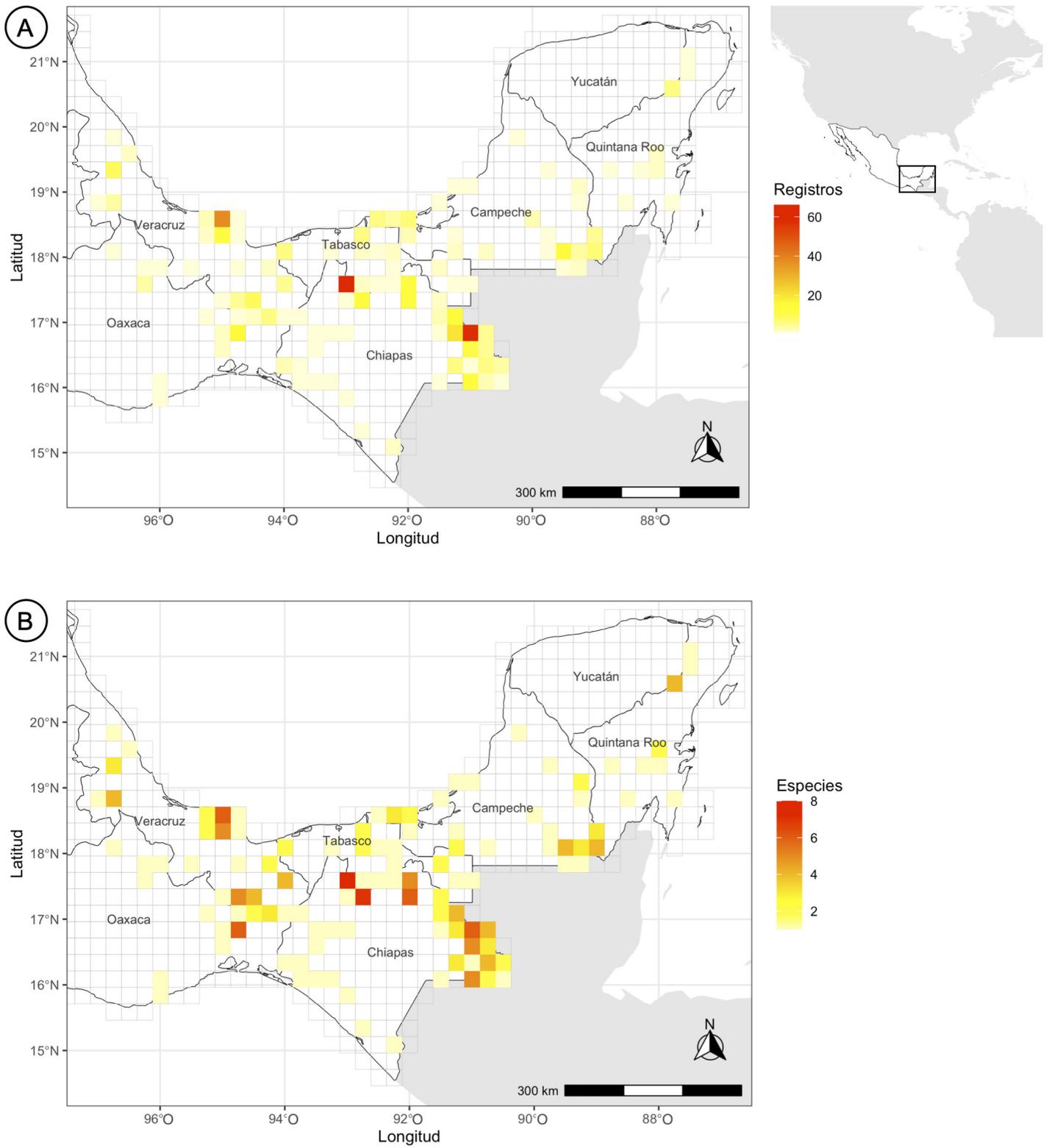


Figura 3: Registros de las angiospermas epífitas asociadas a jardines de hormigas en el sureste de México. A. distribución del número de registros; B. número de especies de angiospermas epífitas en celdas de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$.

de Chapingo, 17°31'34"N, 92°55'44"W, 30.I.2002, *J. Calónico 21164* (MEXU).

Cactaceae

Epiphyllum phyllanthus (L.) Haw., Syn. Pl. Succ. 197. 1812.

Cuadro 1; Fig. 4C.

Arbusto epífita a trepador, hasta 2 m de largo; filocladio principal de hasta 1 m de largo, frecuentemente córneo en el margen, obtuso en el ápice; filocladios secundarios lineares a obtusos, péndulos, margen crenado a serrado, 25-50 × 4-5 cm; flores hipocrateriformes, blanquecinas a verdosas, 10-29 cm de largo, perianto sepaloide, verticilos linear-lanceolados, 25-40 × 3-5 mm; fruto elipsoide, pulpa blanca, 30-80 × 15-35 mm; semillas negras, ovado-reniformes, 2-4 mm de largo (TROPICOS, 2022b).

Ecología: cactácea epífita que suele establecerse en el sustrato de los jardines de hormigas después de especies como *A. tillandsioides* y *Epidendrum flexuosum* G. Mey. (Morales-Linares et al., 2017). Sus semillas también son reconocidas y dispersadas por las hormigas de jardín *Camponotus femoratus* Fabricius, 1804 y *A. gnava* (Davidson, 1988; Morales-Linares et al., 2018), e incluso pueden germinar dentro del fruto (Cota-Sánchez y Abreu, 2007). Es una especie adaptada a períodos cortos de sequía, por lo cual suele permanecer en jardines deteriorados o abandonados por las hormigas (Schmit-Neuerburg y Blüthgen, 2007).

Distribución: Neotropical (Morales-Linares et al., 2021a), en el sureste de México concentró el mayor número de registros (132) y amplia distribución (69 celdas) entre las epífitas de los jardines de hormigas, registrándose en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz en áreas conservadas de selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias; así como plantaciones de naranja, cacao y mango (Cuadro 1; Fig. 4D), aunque también se ha documentado su presencia en manglar, popal y tular (Morales-Linares et al., 2016). No obstante, aunque se registró en elevaciones promedio de 250 m s.n.m., algunos

individuos se encuentran por arriba de 1000 m s.n.m., en selvas bajas caducifolias y en la Costa del Pacífico, lo cual no fue observado para la mayoría de angiospermas epífitas asociadas a los jardines de hormigas de *A. gnava*, excepto *Peperomia macrostachyos* (Vahl) A. Dietr., que tampoco coincide con la distribución de los jardines de hormigas en México. Esto podría deberse a que *E. phyllanthus* constituye un complejo taxonómico (TROPICOS, 2022b), y algunos registros atribuidos a esta especie podrían pertenecer a taxones no relacionados con los jardines de hormigas.

Ejemplar examinado: MÉXICO. Veracruz, municipio San Andrés Tuxtla, Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, cerca del herbario, 18°35'N, 92°04'W, 120 m, 16.XII.2005, T. Krömer y A. Acebey 2737 (MEXU).

Gesneriaceae

Codonanthis uleana (Fritsch) Chautems & Mat. Perret, Selbyana 31(2): 153. 2013. Cuadro 1; Fig. 4E.

Arbusto o subarbusto epífita, 50 cm o más de alto; tallos erectos, ascendentes o péndulos, tornándose leñosos con la edad; hojas lanceoladas a obovadas, 2.5-7 × 1.0-3.5 cm, dentadas en el margen, frecuentemente rojizas, glabras; flores 1-3, blancas, 2.5-4.5 × 0.7-1 cm; fruto una cápsula carnosa ovoide, roja a morada, ca. 10 mm de diámetro; semillas color marrón oscuro, oblongas, estriadas, ca. 2.5 mm de largo (TROPICOS, 2022c).

Ecología: los tallos colgantes de esta gesneriácea suelen cubrir gran parte del sustrato de los jardines de hormigas. En el envés de las hojas y cerca del cáliz de las flores presenta nectarios extraflorales que son atendidos por las hormigas de los jardines; además, las características de sus frutos también podrían favorecer su consumo por aves (Kleinfeldt, 1978; Madison, 1979). Sus semillas también son reconocidas y dispersadas rápidamente por las hormigas de los jardines, *A. gnava* y *C. femoratus* (Davidson, 1988; Morales-Linares et al., 2018).

Distribución: Neotropical, desde el sur de Veracruz, México hasta Brasil (Morales-Linares et al., 2021a). En el



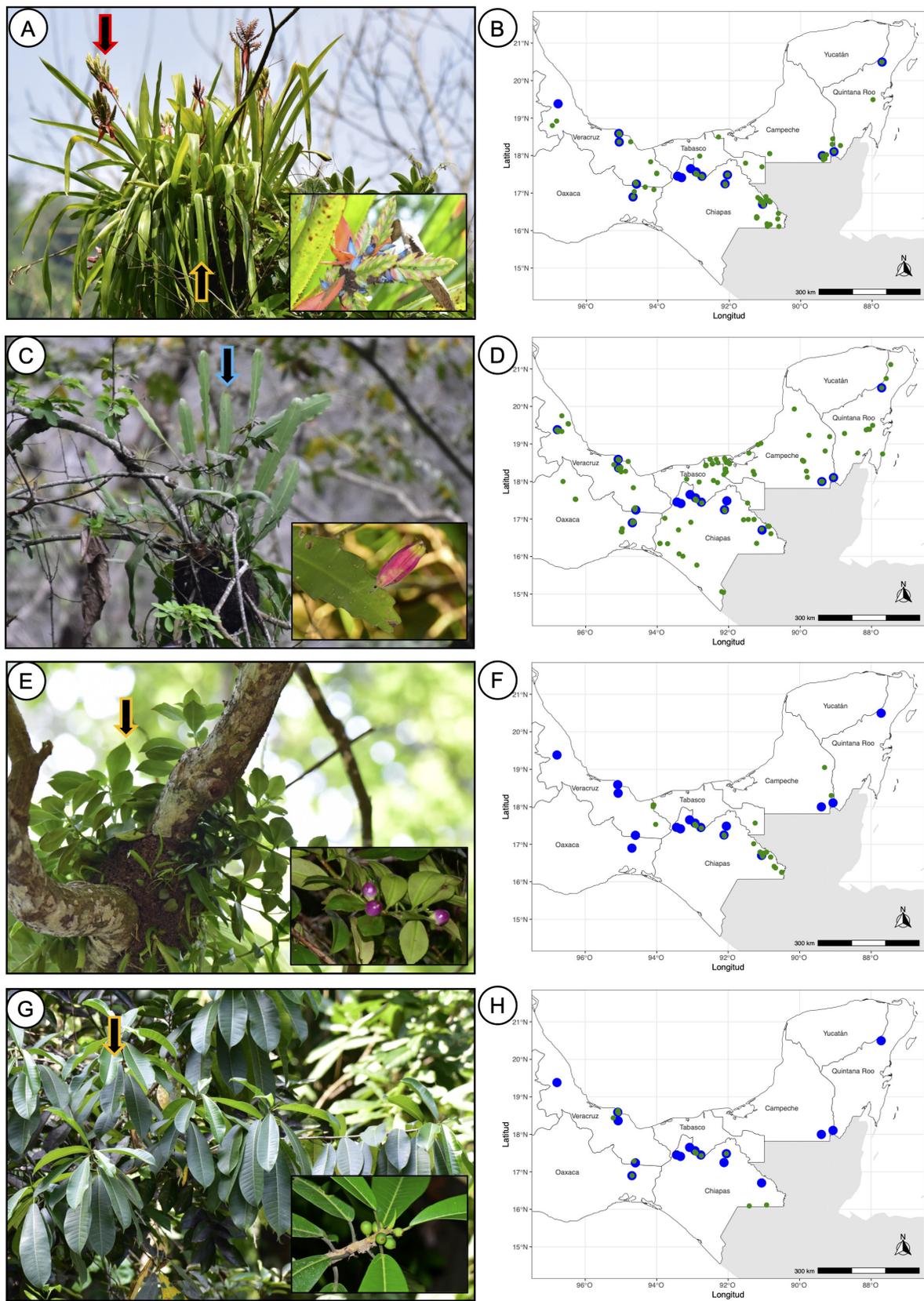


Figura 4: Angiospermas epífitas asociadas a jardines de hormigas y su distribución en el sureste de México. A, B. *Aechmea tillandsioides* Baker (Bromeliaceae); C, D. *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Cactaceae); E, F. *Codonanthesis uleana* (Fritsch) Chautems & Mat. Perret (Gesneriaceae); G, H. *Ficus paraensis* Miq. (Moraceae). En los paneles de la izquierda, las flechas color amarillo indican las hojas, la de color azul los filocladios (ramas aplanadas) y la de color rojo, así como los recuadros, las estructuras reproductivas (flores y frutos) de cada especie. En los paneles de la derecha, los registros de cada especie se muestran en círculos pequeños de color verde, mientras que los registros de jardines de hormigas en círculos grandes de color azul.



sureste de México hubo pocos registros (38), mostrando una distribución relativamente restringida (16 celdas) con respecto a las otras epífitas de jardines de hormigas, está presente en los estados de Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz, tanto en selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias, como en plantaciones de mango, cacao y naranja en tierras bajas (<400 m s.n.m., Cuadro 1; Fig. 4F), en zonas con precipitaciones generalmente mayores a 2000 mm al año (Morales-Linares et al., 2016; 2021c).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Quintana Roo, municipio Othón P. Blanco, Ejido Caobas, Sabana del Jaguactal, 12 km carretera de terracería al E de la carretera hacia Tres Garantías, unos 21 km al sur de la carretera principal de Xpujil - Chetumal, 18°18'N, 89°07'W, 21.III.2001, *J. L. Tapia M. et al. 1185* (MEXU).

Moraceae

Ficus paraensis Miq., Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi 3: 298. 1867. Cuadro 1; Fig. 4G.

Árbol hemiepifítico, estrangulador, 4-20 m de alto; hojas obovadas o elípticas, redondeadas en la base, acuminadas en el ápice, 4.5-20 × 3-7 cm, glabras, subcoriáceas; siconos subsféricos a elipsoidales, verdes a pardo obscuro, 8-15 × 8-15 mm, sésiles con brácteas basales medianamente conspicuas, 2-3.5 × 2-3.5 mm, ostiolo circular, 1.5-3 × 1.5-3 mm; semillas color marrón claro, oblongas, 0.5 mm de largo (Ibarra-Manríquez et al., 2012; TROPICOS, 2022d).

Ecología: aunque es considerado un árbol hemiepifito, los individuos observados en jardines de hormigas generalmente no sobrepasan los 2 m de altura y están enraizados totalmente en el sustrato de jardines grandes, por lo que puede considerarse una epífita de sucesión tardía (Davidson, 1988; Morales-Linares et al., 2017). Sus semillas también son reconocidas y dispersadas por la hormiga de jardín *C. femoratus*, aún después de pasar por el tracto digestivo de murciélagos (Davidson, 1988).

Distribución: Neotropical, desde el sureste de México hasta Brasil y Bolivia (Morales-Linares et al., 2021a). En México se conoce como una especie de distribución restringida y está poco representada en los herbarios (Ibarra-Manríquez et al., 2012), lo cual coincide con los resultados (19 registros y 10 celdas), que muestran su presencia en los estados de Chiapas, Oaxaca, Veracruz, y por primera vez en Tabasco (Cuadro 1; Fig. 4H). Se ha encontrado en selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias, también en plantaciones de naranja, cacao y mango en tierras bajas (<300 m s.n.m., Cuadro 1) y con precipitaciones generalmente mayores a 2000 mm al año (Morales-Linares et al., 2016; 2021c).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Veracruz, municipio San Andrés Tuxtla, Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", 18°34'N, 95°04'W, 200 m, 29.X.1983, *G. Ibarra M. 949* (MEXU).

Orchidaceae

Coryanthes picturata Rchb. f., Bot. Zeitung (Berlin) 22: 332. 1864. Cuadro 1; Fig. 5A.

Hierba epífita, hasta 70 cm de alto sin inflorescencia; pseudobulbos oblongos con canales prominentes, 7-15 × 1.5 cm; hojas 2-4 por pseudobulbo, elípticas a linear-lanceoladas con nervaduras visibles, 35-55 × 2-6 cm; inflorescencia péndula, 30-55 cm de largo; flores 2-5, fragrantas, resupinadas, anaranjadas a amarillas con manchas rojizas, sépalos reflexos, 2.5-8 × 2.5-4 cm, pétalos, 3-4 × 5-8 cm, labelo muy modificado, 8.5 cm de largo; fruto una cápsula elipsoide, 10-12 × 3.5-4.5 cm; semillas amarillas o blancas, elipsoides, 1.5 mm de largo (Morales-Linares et al., 2018; Viccon-Esquivel et al., 2021).

Ecología: esta orquídea se establece principalmente en la zona superior del sustrato de los jardines de hormigas (Morales-Linares et al., 2017). Su sistema de raíces sirve de soporte estructural para el sustrato de los jardines y las hormigas se alimentan de los nectarios extraflorales presentes



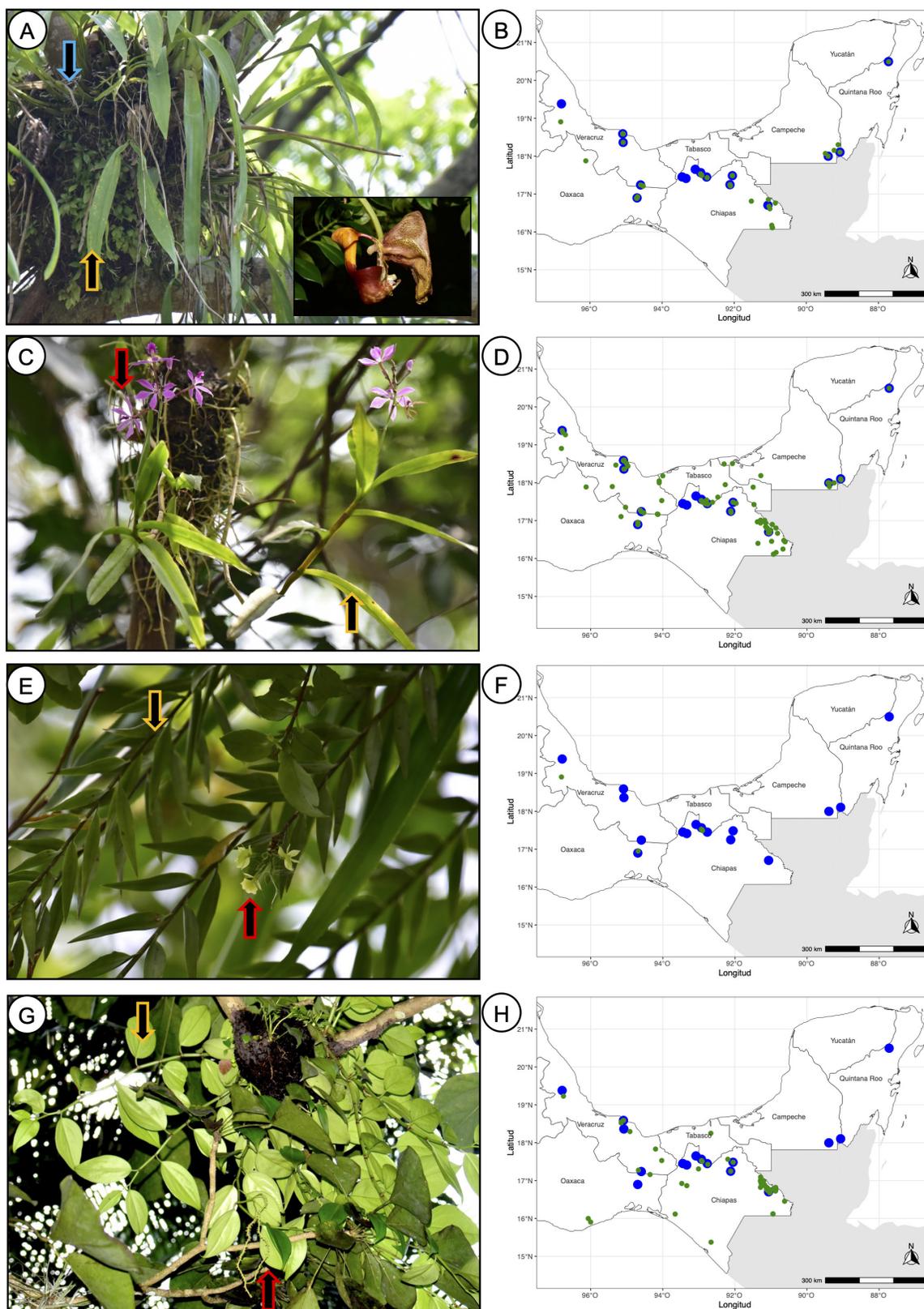


Figura 5: Angiospermas epífitas asociadas a jardines de hormigas y su distribución en el sureste de México. A, B. *Coryanthes picturata* Rchb. f.; C, D. *Epidendrum flexuosum* G. Mey.; E, F. *Epidendrum pachyrachis* Ames (Orchidaceae); G, H. *Peperomia macrostachyos* (Vahl) A. Dietr. (Piperaceae). En los paneles de la izquierda, las flechas color amarillo indican las hojas, la de color azul los pseudobulbos (estructura de almacenamiento de agua y nutrientes) y la de color rojo, así como el recuadro, las estructuras reproductivas (flores y frutos) de cada especie. En los paneles de la derecha, los registros de cada especie se muestran en círculos pequeños de color verde, mientras que los registros de jardines de hormigas en círculos grandes de color azul.



en las brácteas de las inflorescencias, botones florales y frutos. Sus flores grandes (ca. 10 cm de largo) vistosas y fragantes son polinizadas por abejas euglosinas mediante un elaborado sistema de trampa (Vicco-Esquivel et al., 2021). Durante la antesis, los nectarios extraflorales no segregan néctar, lo que evita que las hormigas del jardín patrullen las inflorescencias y las abejas polinizadoras sean repelidas. No obstante, los frutos vuelven a presentar nectarios extraflorales que son atendidos por obreras de *A. gnava*, las cuales también reconocen y dispersan sus semillas (Morales-Linares et al., 2018).

Distribución: del sureste de México hasta Centroamérica (Morales-Linares et al., 2021a). En el sureste de México se tienen pocos registros (ca. 50) y una distribución relativamente restringida (22 celdas) con respecto a las otras epífitas de jardines de hormigas, pero se reporta en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz (Cuadro 1; Fig. 5B). Se ha registrado en selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias, así como plantaciones de mango, naranja y cacao ubicadas entre 27 y 638 m s.n.m. (Cuadro 1), en zonas con precipitaciones generalmente mayores a 1200 mm al año (Morales-Linares et al., 2016; 2021c).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Campeche, municipio Calakmul, a 0.6 km al O del poblado Plan de Ayala, 18°4'9"N, 89°28'6"W, 264 m, 08.VII.2003, D. Álvarez 5994 (MEXU).

Epidendrum flexuosum G. Mey., Prim. Fl. Esseq. 260. 1818. Cuadro 1; Fig. 5C.

Hierba epífita, hasta 1.1 m de alto incluyendo la inflorescencia; tallos erectos, 30-93.5 × 0.5-0.96 cm, comprimidos; hojas 8-20 por tallo, lanceoladas, coriáceas, 10-12.5 × 1.2-2 cm; inflorescencia terminal recta, racemosa, 31 cm de largo; flores 20-70, no resupinadas, morado claro a magenta, 3 cm de diámetro, sépalos ligeramente reflexos, 16-17 × 4-6 mm, pétalos elíptico-ovados, 15.5-17.5 × 3.5-7.5 mm; fruto una cápsula elipsoide, 5-5.5 × 1.5-2 cm; semillas blancas, elipsoides, 7.43-10 mm de largo (Morales-Linares et al., 2018; Viccon-Esquivel et al., 2021).

Ecología: esta orquídea, al igual que *C. picturata*, se ubica generalmente en la zona superior del sustrato de los jardines de hormigas (Morales-Linares et al., 2017), y presenta un amplio sistema radical que favorece su estructura. Posee nectarios extraflorales en las brácteas de las inflorescencias y en los frutos. Sus flores son vistosas, y durante el año es frecuente ver frutos, aunque se desconoce si las mariposas son sus polinizadores, tal como se ha mencionado en otras especies de *Epidendrum* L., con flores similares (Pinheiro y Cozzolino, 2013). Sus semillas también son reconocidas y dispersadas por *A. gnava*; al medir cerca de 1 cm de largo, se encuentran entre las más grandes de la familia Orchidaceae cuyo valor promedio es de 0.85 mm de largo (Arditti y Ghani, 2000; Morales-Linares et al., 2018).

Distribución: Neotropical, desde el sureste de México hasta Brasil (Morales-Linares et al., 2021a). Fue la segunda especie con mayor número de registros (103) y celdas (47) con respecto a las otras epífitas documentadas en este trabajo, se encontró en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz (Cuadro 1; Fig. 5D). *Epidendrum flexuosum* es probablemente la especie más representativa y ecológicamente importante de los jardines de hormigas del sureste de México, ya que ocurre en todas las localidades conocidas de los mismos y podría favorecer el establecimiento de las demás epífitas durante su conformación (Cuadro 1; Morales-Linares et al., 2016; 2017; 2021c). Se encuentra presente en selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias, además de plantaciones de naranja, mango y cacao, desde 3 hasta 646 m s.n.m. (Cuadro 1; Morales-Linares et al., 2016; 2017; 2021c), en zonas con precipitaciones desde 1000 mm al año (Morales-Linares et al., 2017).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Tabasco, municipio Teapa, en arroyo Mogoshpa a 3 km del CRUSE-UACH, San José Puyacatengo, 17°30.248'N, 92°54.452'W, 6.V.1995, M. A. Guadarrama O. y G. Ortiz G. 95.5.97 (MEXU).

Epidendrum pachyrachis Ames, Schedul. Orchid. No. 2: 32. 1923. Cuadro 1; Fig. 5E.



Hierba epífita, simpodial, cespitosa, 1.2 m de alto incluyendo la inflorescencia; tallos erectos, teretes, 32 × 0.2-0.5 cm; hojas 15-20 por tallo, lanceoladas, coriáceas 3-7 × 0.6-1.7 cm; inflorescencia terminal erecta, racemosa, 2-8 cm de largo; flores 9-18, sucesivas, resupinadas, suculentas, verdes, sépalos libres, 6.3-8.5 × 3.2-4.5 mm, pétalos elípticos, 6-8.4 × 1.2-1.9 mm; fruto una cápsula elipsoide, 3.5 × 1.5 cm; semillas blancas, elipsoides, 2.59 mm de largo (Hágsater y Sánchez-Saldaña, 2008; Morales-Linares et al., 2018).

Ecología: esta orquídea generalmente se encuentra en la zona media del sustrato de los jardines de hormigas (Morales-Linares et al., 2017), sus raíces suculentas y extendidas le proporcionan soporte estructural. En plantas adultas los tallos cuelgan y algunas veces desarrollan keikis (palabra de origen hawaiano que significa “bebé”), es decir, brotes vegetativos que se forman en las inflorescencias (Meisel et al., 2015). Se desconoce su sistema de polinización, aunque las inflorescencias a menudo son visitadas por hormigas, probablemente debido a la presencia de nectarios florales o extraflorales. Entre las tres orquídeas presentes en los jardines de hormigas del sureste de México, las semillas de *E. pachyrachis* tienen tamaño intermedio, también son reconocidas y dispersadas por individuos de *A. gnava* (Morales-Linares et al., 2018).

Distribución: desde el sureste de México a Panamá (Hágsater y Sánchez-Saldaña, 2008), existen pocos registros de herbario; en el sureste de México hubo nueve y cuatro celdas, que incluyen los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz (Cuadro 1; Fig. 5F). *Epidendrum pachyrachis* se ha reportado en selvas altas perennifolias y subperennifolias, además de plantaciones de naranja, mango y cacao (Cuadro 1; Morales-Linares et al., 2016). La elevación máxima reportada para esta especie era de 300 m s.n.m. (Hágsater y Sánchez-Saldaña, 2008), aunque recientemente se ha recolectado a 544 m s.n.m. en Veracruz (Cuadro 1).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Veracruz, municipio Atoyac, en Río Atoyac ca. 2 km en línea recta al NO de Potrero Nuevo a partir de Transbordo, 18°57'57.24"N, 96°49'10.2714"W, 524 m, 18.III.2015, G. A. Salazar et al. 9798 (MEXU).

Piperaceae

Peperomia macrostachyos (Vahl) A. Dietr., Sp. Pl., ed. 6. 1: 149. 1831. Cuadro 1; Fig. 5G.

Hierba epífita o rupícola, ca. 60 cm de largo; tallos radicantes en la mayoría de los nudos, 50 cm de extensión; hojas ovadas a elíptico-ovadas u oblongas, 2.5-7 × 1.0-3.5 cm, suculentas, glabras con pocos tricomas marginales blancos; inflorescencias racemoso-espigadas, 2-6 cm de largo; flores verdes, densamente agrupadas; frutos oblongos a obovoides, 25 × 10 mm; semillas de color marrón claro, elipsoides, ca. 16 mm de largo (Martínez-Colín et al., 2006; TROPICOS, 2022e).

Ecología: esta piperácea ha sido más estudiada en los jardines de hormigas elaborados por *C. femoratus* en Perú, donde suele ser la epífita dominante; sus semillas liberan señales químicas (olores) que atraen a *C. femoratus* para favorecer su reconocimiento y dispersión (Davidson, 1988; Youngsteadt et al., 2008, 2009). Adicionalmente, la presencia de hojas suculentas y metabolismo CAM (Holthe et al., 1992) favorece su adaptación a sitios expuestos a la radiación solar tal como se ha sugerido para *E. phyllanthus* (Schmit-Neuerburg y Blüthgen, 2007).

Distribución: Neotropical, desde el sureste de México hasta Perú y Brasil (Morales-Linares et al., 2021a). En el sureste de México, está regularmente representada (78 registros) y mostró una distribución relativamente reducida (27 celdas) con respecto a otras epífitas de jardines de hormigas, registrándose en los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz (Cuadro 1). *Peperomia macrostachyos* se ha registrado en selvas altas perennifolias y subperennifolias, así como en plantaciones de cacao (Cuadro 1; Morales-Linares et al., 2016). Generalmente se encuentra entre 340 m s.n.m., del lado de la vertiente del Atlántico, pero algunos registros se ubicaron a los 1146 m s.n.m. y/o del lado de la Costa del Pacífico (Cuadro 1; Fig. 5H), lo cual difiere de la distribución conocida para los jardines en México. De este modo, aun cuando su frecuencia y abundancia han sido relacionadas estrictamente con los jardines de hormigas en Sudamérica (Davidson, 1988; Youngsteadt et al., 2009), es



necesario hacer más investigación relacionada con el grado de asociación de *P. macrostachyos* a los jardines de hormigas presentes en el sureste de México (Vergara-Rodríguez et al., 2017; Morales-Linares et al., 2021c).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Chiapas, municipio Ocosingo, a 6.28 km al SE de Frontera Corozal, 16°45'42.5"N, 90°51'35.5"W, 118 m, 20.X.2004, G. Aguilar 11695 (MEXU).

Hormiga

Formicidae

Dolichoderinae

Azteca gnava Forel, Ann. Soc. Ent. Belg. 50: 225-249. 1906.

Cuadro 1; Fig. 6A.

Hormiga arborícola, obreras de 3-5 mm de largo; fórmula palpal 6,4; cuerpo de color marrón claro a oscuro; cabeza con lados fuertemente convexos, 1.24 mm de largo; escapo con abundantes sedas erectas, 0.94 mm de largo; mandíbula con superficie dorsal lisa y brillante cerca del margen masticatorio; tibia media y posterior con prominente espolón apical pectinado; pronoto, mesonoto y cara dorsal del propodeo con abundantes sedas largas, las de la cara dorsal del propodeo a veces más cortas, dispersas, menos erectas que las del pronoto y mesonoto (Longino, 2007).

Etología: *Azteca gnava* construye jardines de hormigas con un sustrato de hasta 50 cm de diámetro, aunque generalmente sus colonias integran uno o dos jardines grandes con varios más pequeños formando un “archipiélago” en el árbol hospedero (Longino, 2007). Es una especie muy agresiva y patrulla constantemente el área de los jardines, así como las ramas del árbol hospedero. No obstante, en México y Costa Rica las obreras de *A. gnava* pueden atender a cóccidos (Hemiptera: Coccoomorpha), para obtener secreciones azucaradas, los cuales pueden estar alojados tanto en las ramas de los árboles hospederos o rara vez en algunas epífitas del jardín, tal como *Ficus paraensis* (Longino, 2007; Morales-Linares et al., 2016).

Ecología: evidencia experimental muestra que *A. gnava* reconoce y dispersa las semillas de epífitas del jardín, pero no las semillas de especies que no están asociadas a ellos (Morales-Linares et al., 2018).

Distribución: Neotropical, desde el sureste de México hasta el norte de Sudamérica (Morales-Linares et al., 2021a, b). En el sureste de México existen pocos registros (24) y muestran una distribución restringida (11 celdas) correspondiente a los estados de Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz (Cuadro 1; Fig. 6B). No obstante, las colectas de hormigas en jardines de distintas localidades sugieren que es la única especie que construye jardines de hormigas en el país (Morales-Linares et al., 2021c). Se distribuye en un rango altitudinal de 21 a 646 m s.n.m., incluyendo selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias, así como plantaciones de naranja, cacao y mango (Cuadro 1; Morales-Linares et al., 2016; 2021c).

Ejemplar examinado: MÉXICO. Chiapas, municipio Amatán, Arroyo Mogoshpa, 17°30'13.83"N, 92°54'28.41"W, 19.VI.2013, J. Morales s.n. (IEXA).

Discusión

Estudios a una escala regional o local que documenten la diversidad de especies de plantas y hormigas que mantienen mutualismos son escasos (Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1990; Ramírez et al., 2001), siendo aún menos frecuentes aquellos enfocados al dosel de las selvas (Dejean et al., 1995; Damon y Pérez-Soriano, 2005; DaRocha et al., 2016), y en particular los que abordan mutualismos especializados como son los jardines de hormigas. Por lo tanto, esta contribución proporciona por primera vez un listado de las angiospermas epífitas presentes en los jardines y sus interacciones ecológicas que ocurren principalmente en el dosel de las selvas húmedas (selva alta perennifolia y subperennifolia, selva mediana perennifolia y subperennifolia), así como en plantaciones de cacao, naranja y mango, en el sureste de México, el cual constituye el límite norte de su distribución en el Neotrópico (Morales-Linares et al., 2021a).



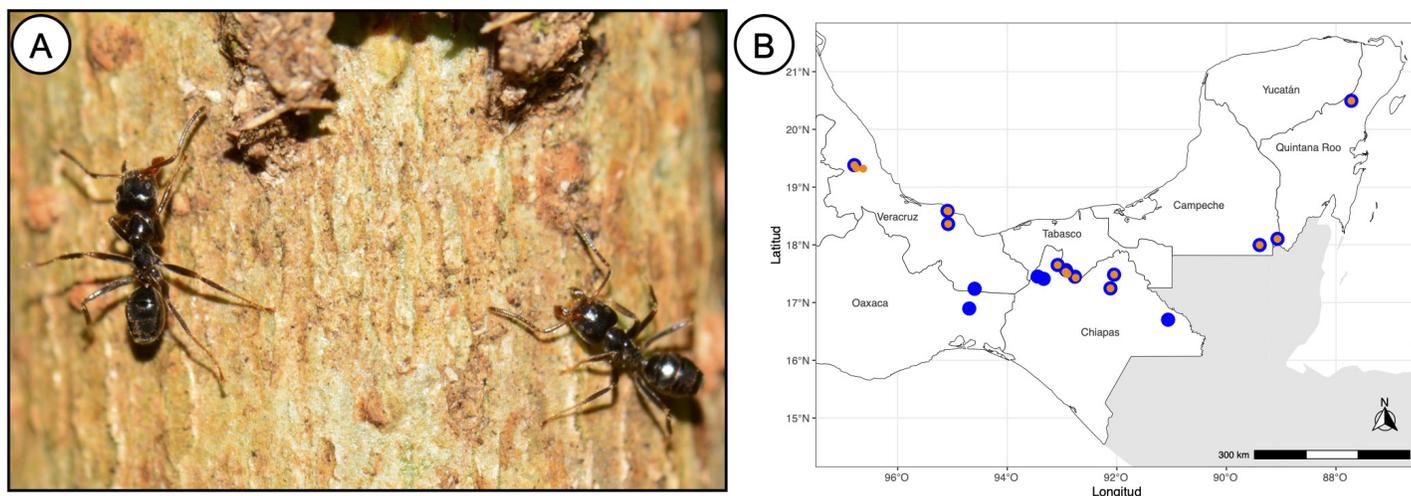


Figura 6: *Azteca gnava* Forel, 1906 (Dolichoderinae), hormiga formadora de los jardines de hormigas del sureste de México. A. obreras; B. distribución en el sureste de México. En el panel de la derecha, los registros de la hormiga se muestran en círculos pequeños de color anaranjado, mientras que los registros de jardines de hormigas en círculos grandes de color azul.

De las 16 especies de angiospermas epífitas más representativas de los jardines de hormigas del Neotrópico (Morales-Linares et al., 2021a), 44% de ellas se encuentra en México, además de la orquídea *E. pachyrachis* reportada aquí. Mientras que de las seis especies de hormigas que construyen jardines a lo largo del Neotrópico, en México únicamente se ha reportado a *A. gnava* (Morales-Linares et al., 2021a). Los jardines de hormigas que se encuentran en el sureste de México albergan alrededor de 37% de especies de hormigas y epífitas del Neotrópico, siendo aquellos que se ubican en Sudamérica los más diversos. Considerando que los listados de epífitas vasculares y hormigas más actuales para México indican la presencia de 1813 especies de epífitas (Espejo-Serna et al., 2021) y 887 especies de hormigas (Dáttilo et al., 2020), es evidente que los jardines de hormigas se constituyen de una diversidad especializada y extremadamente reducida (menos de 0.5%) de las epífitas y hormigas encontradas en el país. Además, la distribución en el sureste de México de esta diversidad peculiar de especies puede explicarse por factores ambientales, como la precipitación, ya que se encontró un gradiente de disminución del número de registros y riqueza de especies desde sitios con alta precipitación anual como Teapa, Tabasco (alrededor de 2500 a 3000 mm) hacia el oeste (centro de Veracruz) o al este (Quintana Roo), en donde el patrón general de la precipi-

tación es disminuir gradualmente (Morales-Linares et al., 2021c).

Los registros de las localidades de jardines de hormigas aquí presentados están basados en la revisión de literatura (Soto-Arenas, 1986; Salazar y Hágsater, 1997; Morales-Linares et al., 2021c), trabajo de campo realizado en las localidades previamente conocidas de los jardines de hormigas (Morales-Linares et al., 2021c) y la obtención de fotografías de los jardines y las especies asociadas a ellos. Los resultados muestran que la distribución de los jardines de hormigas en México se ubica en la vertiente del Atlántico, principalmente en selvas altas perennifolias y subperennifolias, selvas medianas perennifolias y subperennifolias, además de plantaciones de cacao, naranja y mango, en elevaciones por debajo de los 650 m s.n.m. (Morales-Linares et al., 2021c).

Las especies de epífitas asociadas a los jardines de hormigas de México tienen una distribución a lo largo del Neotrópico, con excepción de las orquídeas *C. picturata* y *E. pachyrachis* cuya distribución abarca el sureste de México y Centroamérica, lo que sugiere un origen sudamericano de estos jardines (Morales-Linares et al., 2021b). *Epidendrum flexuosum* es la epífita mejor representada en los jardines de hormigas del sureste de México (Morales-Linares et al., 2021c); su avistamiento en campo es un buen indicador de la presencia de estos sistemas mutualistas (Morales-Linares

et al., 2021a, b). No obstante, a una escala local, especies como *A. tillandsioides* pueden ser importantes considerando su abundancia en los jardines y en su proceso de conformación (Morales-Linares et al., 2016; 2017; 2021c). Aunque la distribución de *E. flexuosum* y *A. tillandsioides* sea Neotropical, estos taxones no son frecuentes en Sudamérica probablemente debido a la existencia de más y distintas especies de hormigas formadoras de jardines (Orivel y Leroy, 2011; Leroy et al., 2017; Morales-Linares et al., 2021c). Por el contrario, *E. pachyrachis* tiene una distribución reducida, con pocos registros en México y Centroamérica (Hágsater y Sánchez-Saldaña, 2008); localmente puede ocurrir únicamente en 3.5% de los jardines (Morales-Linares et al., 2016).

A diferencia de la mayoría de las epífitas formadoras de jardines de hormigas, *E. phyllanthus* y *P. macrostachyos* se registraron también en la vertiente de la Costa del Pacífico, lo cual difiere de la distribución de los jardines en México. Esto podría deberse a que ambas especies presentan una asociación relativamente facultativa con respecto a los jardines, o que aún falta incrementar la revisión taxonómica de complejos de especies, además de verificar que la identificación de ejemplares sea correcta. También cabe señalar que *Codonanthopsis crassifolia* (H. Focke) Chautems & Mat. Perret (Gesneriaceae), considerada epífita de los jardines Neotropicales (Orivel y Leroy, 2011; Morales-Linares et al., 2021a), se ha reportado en México, pero su asociación podría ser facultativa debido a que frecuentemente se encuentra enraizada fuera del sustrato de los jardines (Morales-Linares et al., 2016). Aunque es conocido que algunas especies epífitas de jardines pueden eventualmente encontrarse fuera de este sustrato, su abundancia y crecimiento es mayor cuando están enraizadas en ellos (Kleinfeldt, 1978; Leroy et al., 2017). No obstante, algunas epífitas pueden aprovechar de manera oportunista o parasítica el sustrato rico en nutrientes de los jardines (Davidson, 1988; Blüthgen et al., 2001). Tal es el caso de *Anthurium scandens* (Aubl.) Engl. (Araceae), algunas especies del género *Tillandsia* L., *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromeliaceae), *Rhipsalis baccifera* (Sol.) Stearn, representantes de *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose (Cactaceae), y *Peperomia rotundifolia* (L.) Kunth (Piperaceae) reportadas en México (Morales-Linares et al., 2016; 2021c).

En el sureste de México, *A. gnava* es la especie que inicia la conformación de los jardines de hormigas, la cual ha sido reportada en Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz, estados en donde se han registrado los jardines de hormigas, excepto en la región de los Chimalapas, Oaxaca, aunque su ocurrencia en esta área ha sido sugerida por modelos de distribución potencial (Morales-Linares et al., 2021a). Es interesante destacar que en México solo se conocen jardines elaborados por *A. gnava*, lo cual contrasta con casos de parabiosis reportados en Sudamérica; es decir, que dos o más especies de hormigas habitan en el mismo sustrato del jardín, tal como ocurre con *Camponotus femoratus* y *Crematogaster levior* Longino, 2003 (Davidson, 1988; Dejean et al., 2000). Sin embargo, aún deberían realizarse más estudios de las hormigas del dosel para buscar otras especies que potencialmente puedan construir jardines de hormigas. Es común que los jardines abandonados por *A. gnava* sean ocupados por otras hormigas oportunistas como *Dolichoderus bispinosus* Olivier, 1792 (Morales-Linares et al., 2021c), lo cual también ocurre en otras localidades del Neotrópico (Davidson, 1988). Esto indica que la presencia del sustrato del jardín representa eventualmente un microhábitat para otras hormigas del dosel.

Por lo tanto, los jardines de hormigas representan un número relativamente reducido de especies mutualistas de epífitas y hormigas, pero son un sistema ecológicamente importante para la diversidad exclusiva del dosel de las selvas húmedas del sureste de México. Este tipo de estudios permiten apreciar, no solo su distribución, sino que también proporcionan una perspectiva de cómo se estructura la diversidad. No obstante, aún se requiere de mayor investigación relacionada con las interacciones ecológicas que modulan la diversidad y estructura de las comunidades de hormigas y epífitas del dosel (Morales-Linares et al., 2021b), así como determinar aquellas especies funcionalmente importantes (Morales-Linares et al., 2021c) que permitan proponer estrategias adecuadas para su conservación. En este sentido, aún quedan incógnitas acerca de la distribución de los jardines de hormigas en México, debido a la presencia de algunos registros de epífitas de jardín en la Costa del Pacífico. Además se deben analizar otras interacciones hormiga-epífita, tales como la polinización, así



como la influencia de estos mutualismos para el resto de la diversidad del dosel.

Contribución de autores

JML concibió y diseño el estudio. JML, AFP, MRR y MVB contribuyeron en la recopilación y análisis de la información, así como en la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio se financió principalmente con recursos propios y parcialmente con el Programa para el Desarrollo Profesional Docente en Educación Superior (PRODEP 511-6/17-8702).

Agradecimientos

Agradecemos las facilidades de los dueños de los predios visitados y las autoridades de áreas naturales protegidas por permitirnos fotografiar las especies asociadas a los jardines de hormigas. También a Gerardo Torres Cantú por sus comentarios acerca de orquídeas asociadas a hormigas en el centro de Veracruz.

Literatura citada

- Antoniazzi, R., J. García-Franco, M. Janda, M. Leponce y W. Dáttilo. 2020. Diurnal foraging ant-tree co-occurrence networks are similar between canopy and understorey in a Neotropical rain forest. *Biotropica* 52(4): 717-729. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12773>
- Arditti, J. y A. K. A. Ghani. 2000. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145(3): 367-421. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>
- Bivand, R., T. Keitt y B. Rowlingson. 2023. rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. Ver. 1.6 -5. <http://CRAN.R-project.org/package=rgdal> (consultado marzo de 2023).
- Bivand, R., E. Pebesma y V. Gómez-Rubio. 2013. Applied spatial data analysis with R. Second edition. Spring. New York, USA. 405 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78171-6>
- Blüthgen, N., V. Schmit-Neuerburg, S. Engwald y W. Barthlott. 2001. Ants as epiphyte gardeners: comparing the nutrient quality of ant and termite canopy substrates in a Venezuelan lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 17(6): 887-894. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467401001651>
- Castillo, M., L. Michán y A. L. Martínez. 2014. La biocuración en biodiversidad: Proceso, aciertos, errores, soluciones y perspectivas. *Acta Botanica Mexicana* 108: 81-103. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm108.2014.199>
- Catling, P. M. 1995. Evidence for partitioning of Belezan ant nest substrate by a characteristic flora. *Biotropica* 27(4): 535-537. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388970>
- Chomicki, G. y S. S. Renner. 2015. Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant-plants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. *New Phytologist* 207(2): 411-424. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13271>
- Chomicki, G., M. Janda y S. S. Renner. 2017. The assembly of ant-farmed gardens: mutualism specialization following host broadening. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284(1850): 20161759. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1759>
- CONABIO. 1999. Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO, escala 1:1,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F., México.
- Corbara, B. 2021. Ant Gardens. In: Starr, C. K. (ed.). *Encyclopedia of Social Insects*. Springer. Cham, Germany. Pp. 1-4. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-90306-4_7-1
- Cota-Sánchez, J. H. y D. D. Abreu. 2007. Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *Journal of Experimental Botany* 58(14): 3865-3873. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erm232>
- Crayn, D. M., K. Winter, K. Schultze y J. A. C. Smith. 2015. Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178(2): 169-221. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12275>
- Damon, A. y A. Pérez-Soriano. 2005. Interaction between ants and orchids in the Soconusco region, Chiapas, Mexico. *Entomotropica* 20(1): 59-65.
- Danielson, J. J. y D. B. Gesch. 2011. Global multi-resolution terrain elevation data 2010 (GMTED2010): Open-File Report 2011-1073. US Geological Survey. Virginia, USA. 26 pp.
- DaRocha, W. D., F. S. Neves, W. Dáttilo y J. H. C. Delabie. 2016. Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant-bromeliad interactions in agroforestry



- system canopies. *Forest Ecology and Management* 372: 128-136. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.011>
- Dáttilo, W., M. Vásquez-Bolaños, D. A. Ahuatzin, R. Antoniazzi, E. Chávez-González, E. Corro, P. Luna, R. Guevara, F. Villalobos, R. Madrigal-Chavero, J. C. de Faria Falcão, A. Bonilla-Ramírez, A. R. García Romero, A. de La Mora, A. Ramírez-Hernández, A. L. Escalante-Jiménez, A. P. Martínez-Falcón, A. I. Villarreal, A. García Colón Sandoval, B. Aponte, B. Juárez-Juárez, C. Castillo-Guevara, C. E. Moreno, C. Albor, D. L. Martínez-Tlapa, E. Huber-Sannwald, F. Escobar, F. J. Montiel-Reyes, F. Varela-Hernández, G. Castaño-Meneses, G. Pérez-Lachaud, G. R. Pérez-Toledo, I. Alcalá-Martínez, I. S. Rivera-Salinas, I. Chairez-Hernández, I. A. Chamorro-Florescano, J. Hernández-Flores, J. M. Toledo, J.-P. Lachaud, J. L. Reyes-Muñoz, J. E. Valenzuela-González, J. V. Horta-Vega, J. D. Cruz-Labana, J. J. Reynoso-Campos, J. L. Navarrete-Heredia, J. A. Rodríguez-Garza, J. F. Pérez-Domínguez, J. Benítez-Malvido, K. K. Ennis, L. Sáenz, L. A. Díaz-Montiel, L. A. Tarango-Arámbula, L. N. Quiroz-Robedo, M. Rosas-Mejía, M. Villalvazo-Palacios, M. Gómez-Lazaga, M. Cuautle, M. J. Aguilar-Méndez, M. L. Baena, M. Madora-Astudillo, M. Rocha-Ortega, M. Pale, M. A. García-Martínez, M. A. Soto-Cárdenas, M. M. Correa-Ramírez, M. Janda, P. Rojas, R. Torres-Ricario, R. W. Jones, R. Coates, S. L. Gómez-Acevedo, S. Ugalde-Lezama, S. M. Philpott, T. Joaqui, T. Marques, V. Zamora-Gutierrez, V. Martínez Mandujano, Z. Hajian-Forooshani e I. MacGregor-Fors. 2020. Mexico ants: incidence and abundance along the Nearctic-Neotropical interface. *Ecology* 101(4): e02944. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.2944>
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of Neotropical ant gardens. *Ecology* 69(4): 1138-1152. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941268>
- Dejean, A., I. Olmsted y R. R. Snelling. 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27(1): 57-70. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388903>
- Dejean, A., B. Corbara, J. Orivel, R. R. Snelling, J. H. C. Delabie y M. Belin-Depoux. 2000. The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35(3): 425-439.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, A. Mendoza-Ruiz, J. García-Cruz, J. Ceja-Romero y B. Pérez-García. 2021. Mexican vascular epiphytes: Richness and distribution. *Phytotaxa* 503(1): 1-124. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.503.1.1>
- Floren, A., W. Wetzel y M. Staab. 2014. The contribution of canopy species to overall ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in temperate and tropical ecosystems. *Myrmecological News* 19: 65-74.
- GBIF. 2020. Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (The Global Biodiversity Information Facility). <https://www.gbif.org> (consultado septiembre de 2020).
- Guzmán-Jacob, V., G. Zotz, D. Craven, A. Taylor, T. Krömer, M. L. Monge-González y H. Kreft. 2020. Effects of forest-use intensity on vascular epiphyte diversity along an elevational gradient. *Diversity and Distributions* 26(1): 4-15. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.12992>
- Hágsater, E. y L. Sánchez-Saldaña. 2008. The genus *Epidendrum*, part 7, Species new & old in *Epidendrum*. *Icones Orchidacearum* 11 (pls. 1101-1200). Instituto Chinoín. México, D.F., México. 234 pp.
- Hágsater, E., M. Á. Soto-Arenas, G. A. Salazar, R. Jiménez-Machorro, M. López-Rosas y R. Dressler. 2015. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín. México, D.F., México. 302 pp.
- Hijmans, R. J. 2023. raster: geographic data analysis and modeling. Ver. 3.6-20. <http://CRAN.R-project.org/package=raster> (consultado marzo de 2023).
- Holthe, P. A., A. Patel y I. P. Ting. 1992. The occurrence of CAM in *Peperomia*. *Selbyana* 13: 77-87.
- Ibarra-Manríquez, G. y R. Dirzo. 1990. Plantas mirmecófilas arbóreas de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 38(1): 79-82.
- Ibarra-Manríquez, G., G. Cornejo-Tenorio, N. González-Castañeda, E. M. Piedra-Malagón y A. Luna. 2012. El género *Ficus* L. (Moraceae) en México. *Botanical Sciences* 90(4): 389-452. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.472>
- Janicki, J., N. Narula, M. Ziegler, B. Guénard y E. P. Economo. 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics* 32: 185-193. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.02.006>
- Kaufmann, E. y U. Maschwitz. 2006. Ant-gardens of tropical Asian rainforests. *Naturwissenschaften* 93: 216-227. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0081-y>
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59(3): 449-456. DOI: <https://doi.org/10.2307/1936574>



- Krömer, T., A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferrari, A. R. Acebey, J. García-Cruz y G. Mathieu. 2020. Las angiospermas epífitas del estado de Veracruz, México: diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91: e913415. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3415>
- Krömer, T., P. L. Ibsch, R. Vásquez, M. Kessler, B. Holst y H. E. Luther. 2014. Bromeliaceae. In: Jørgensen, P. M., M. H. Nee y S. G. Beck (eds.). *Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia - Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, Vol. 127. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, USA. Pp. 418-439.
- Laurance, W. F., J. Sayer y K. G. Cassman. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution* 29(2): 107-116. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.12.001>
- Leroy, C., F. Petittlerc, J. Orivel, B. Corbara, J.-F. Carrias, A. Dejean y R. Céréghino. 2017. The influence of light, substrate and seed origin on the germination and establishment of an ant-garden bromeliad. *Plant Biology* 19(1): 70-78. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12452>
- Longino, J. T. 2007. A taxonomic review of the genus *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica and a global revision of the *aurita* group. *Zootaxa* 1491(1): 1-63. DOI: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1491.1.1>
- Madison, M. 1979. Additional observations on ant-gardens in Amazonas. *Selbyana* 5(2): 107-115.
- Martínez-Colín, M. A., E. M. Engleman y S. D. Koch. 2006. Contribución al conocimiento de *Peperomia* (Piperaceae): fruto y semilla. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 83-94. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1722>
- Mayer, V. E., M. E. Frederickson, D. McKey y R. Blatrix. 2014. Current issues in the evolutionary ecology of ant-plant symbioses. *New Phytologist* 202(3): 749-764. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12690>
- Meisel, J. E., R. S. Kaufmann, y F. Pupulin. 2015. *Orchids of Tropical America: An Introduction and Guide*. First edition. Cornell University Press. New York, USA. 276 pp.
- Morales-Linares, J., A. M. Corona-López, V. H. Toledo-Hernández y A. Flores-Palacios. 2021a. Ant-gardens: a specialized ant-epiphyte mutualism capable of facing the effects of climate change. *Biodiversity and Conservation* 30: 1165-1187. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02138-2>
- Morales-Linares, J., A. Flores-Palacios, A. M. Corona-López y V. H. Toledo-Hernández. 2021b. Structure and robustness of the Neotropical ant-gardens network under climate change. *Insect Conservation and Diversity* 14(5): 635-646. DOI: <https://doi.org/10.1111/icad.12497>
- Morales-Linares, J., A. Flores-Palacios, A. M. Corona-López y V. H. Toledo-Hernández. 2021c. Diversity and interactions of the epiphyte community associated with ant-gardens are not influenced by elevational and environmental gradients. *Journal of Vegetation Science* 32(5): e13076. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.13076>
- Morales-Linares, J., T. Toledo-Aceves, A. Flores-Palacios, T. Krömer y J. G. García-Franco. 2015. Registros nuevos de Orchidaceae para el estado de Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(4): 1083-1088. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.05.013>
- Morales-Linares, J., J. G. García-Franco, A. Flores-Palacios, J. E. Valenzuela-González, M. Mata-Rosas y C. Díaz-Castelazo. 2016. Vascular epiphytes and host trees of ant-gardens in an anthropic landscape in southeastern Mexico. *The Science of Nature* 103: 96. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1421-9>
- Morales-Linares, J., J. G. García-Franco, A. Flores-Palacios, J. E. Valenzuela-González, M. Mata-Rosas y C. Díaz-Castelazo. 2017. Spatial structure of ant-gardens: vertical distribution on host trees and succession/segregation of associated vascular epiphytes. *Journal of Vegetation Science* 28(5): 1036-1046. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12559>
- Morales-Linares, J., J. G. García-Franco, A. Flores-Palacios, J. E. Valenzuela-González, M. Mata-Rosas y C. Díaz-Castelazo. 2018. Orchid seed removal by ants in Neotropical ant-gardens. *Plant Biology* 20(3): 525-530. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12715>
- Nakamura, A., R. L. Kitching, M. Cao, T. J. Creedy, T. M. Fayle, M. Freiberg, C. N. Hewitt, T. Itioka, L. P. Koh, K. Ma, Y. Malhi, A. Mitchell, V. Novotny, C. M. P. Ozanne, L. Song, H. Wang y L. A. Ashton. 2017. Forests and their canopies: achievements and horizons in canopy science. *Trends in Ecology & Evolution* 32(6): 438-451. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.020>
- Naturalista. 2022. *Naturalista*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Cd.



- Mx., México. <http://www.naturalista.mx> (consultado febrero de 2022).
- Orivel, J. y C. Leroy. 2011. The diversity and ecology of ant gardens (Hymenoptera: Formicidae; Spermatophyta: Angiospermae). *Myrmecological News* 14: 73-85.
- Ozanne, C. M. P., D. Anhuf, S. L. Boulter, M. Keller, R. L. Kitching, C. Körner, F. C. Meinzer, A. W. Mitchell, T. Nakashizuka, P. L. S. Dias, N. E. Stork, S. J. Wright y M. Yoshimura. 2003. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science* 301(5630): 183-186. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1084507>
- Paolucci, L. N., R. R. C. Solar y L. C. Leal. 2016. Proximity shapes similarity in epiphytic composition of Neotropical ant gardens. *Journal of Tropical Ecology* 32(4): 325-329. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467416000298>
- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman, M. D. y N. M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic Press. San Diego, USA. Pp. 73-106.
- Pinheiro, F. y S. Cozzolino. 2013. *Epidendrum* (Orchidaceae) as a model system for ecological and evolutionary studies in the Neotropics. *Taxon* 62(1): 77-88. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.621007>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org> (consultado noviembre de 2020).
- Ramírez, M., P. Chacón de Ulloa, I. Armbrecht y Z. Calle. 2001. Contribución al conocimiento de las interacciones entre plantas, hormigas y homópteros en bosques secos de Colombia. *Caldasia* 23(2): 523-536.
- REMIB. 2020. Red Mundial de Información sobre Biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Cd. Mx., México. <http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remibnodosdb.html> (consultado septiembre de 2020)
- Salazar, G. A. y E. Hågsater. 1997. Diversidad y conservación de orquídeas de la región de Chimalapa, Oaxaca, México-Reporte final del proyecto G-024. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F., México. 114 pp.
- Schmit-Neuerburg, V. y N. Blüthgen. 2007. Ant-garden epiphytes are protected against drought in a Venezuelan lowland rain forest. *Ecotropica* 13(2): 93-100.
- Soto-Arenas, M. Á. 1986. Orquídeas de Bonampak, Chiapas. *Orquídea* (Méx.) 10: 113-122.
- Spicer, M. E. y C. L. Woods. 2022. A case for studying biotic interactions in epiphyte ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 54: 125658. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125658>
- Spicer, M. E., H. Mellor y W. P. Carson. 2020. Seeing beyond the trees: a comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution. *Ecology* 101(4): e02974. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.2974>
- TROPICOS. 2022a. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Missouri, USA. <http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=4300053&projectId=3> (consultado mayo de 2022).
- TROPICOS. 2022b. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Missouri, USA. <https://www.tropicos.org/docs/meso/cactaceae.pdf> (consultado mayo de 2022).
- TROPICOS. 2022c. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Missouri, USA. <http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=14000492&projectId=56> (consultado mayo de 2022).
- TROPICOS. 2022d. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Missouri, USA. <http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=21300223&projectId=56> (consultado mayo de 2022).
- TROPICOS. 2022e. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Missouri, USA. <http://legacy.tropicos.org/NamePage.aspx?nameId=25000214&projectId=3> (consultado mayo de 2022).
- Ule, E. 1901. Ameisengärten im Amazonasgebiet. *Engler's Botanische Jahrbücher* 30: 45-52.
- Vásquez-Bolaños, M. 2015. Taxonomía de Formicidae (Hymenoptera) para México. *Métodos en Ecología y Sistemática* 10(1): 1-53.
- Vergara-Rodríguez, D., G. Mathieu, M.-S. Samain, S. Armenta-Montero y T. Krömer. 2017. Diversity, distribution, and conservation status of *Peperomia* (Piperaceae) in the state of Veracruz, Mexico. *Tropical Conservation Science* 10: 1940082917702383. DOI: <https://doi.org/10.1177/1940082917702383>
- Viccon-Esquivel, J., M. Castañeda Zárate, R. Castro-Cortés y W. Cetzalix. 2021. Las orquídeas de Veracruz: Fichas sinópticas de las especies (complemento del libro en versión digital). Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana. Xalapa, México. 850 pp. <https://books.apple.com/mx/book/las->



- [orqu%C3%ADdeas-de-veracruz/id1549438001](https://doi.org/10.1093/ee/nvz083) (consultado noviembre de 2021).
- Volp, T. M. y L. Lach. 2019. An epiphytic ant-plant mutualism structures arboreal ant communities. *Environmental Entomology* 48(5): 1056-1062. DOI: <https://doi.org/10.1093/ee/nvz083>
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer Nature. New York, USA. 260 pp.
- Yanoviak, S. P., S. M. Berghoff, K. E. Linsenmair y G. Zotz. 2011. Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. *Biotropica* 43(6): 731-737. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00764.x>
- Youngsteadt, E., J. Alvarez Baca, J. Osborne y C. Schal. 2009. Species-specific seed dispersal in an obligate ant-plant mutualism. *PLoS ONE* 4(2): e4335. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004335>
- Youngsteadt, E., S. Nojima, C. Häberlein, S. Schulz y C. Schal. 2008. Seed odor mediates an obligate ant-plant mutualism in Amazonian rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(12): 4571-4575. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0708643105>

