

Nest density of the 'escamolera' ant (*Liometopum apiculatum* Mayr) and its relationship with scrubland habitat

Densidad de nidos de la hormiga escamolera (*Liometopum apiculatum* Mayr) y su asociación con el hábitat en vegetación de matorral

José D. Cruz-Labana¹; Luis A. Tarango-Arámbula^{2*}; José L. Alcántara-Carbajal¹; Saúl Ugalde-Lezama³; Adriana Delgado-Alvarado⁴; María M. Crosby-Galván¹

¹Colegio de Postgraduados, Posgrado en Ganadería. km 36.5 carretera México- Texcoco, Montecillo. C. P. 56230. Texcoco, Estado de México, México.

²Colegio de Postgraduados, Posgrado de Innovación en Manejo de Recursos Naturales. Iturbide 73. C. P. 78620. Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí, México.

³Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Suelos. km 38.5 carretera México-Texcoco, Chapingo. C. P. 56230. Texcoco, Estado de México, México.

⁴Colegio de Postgraduados, Posgrado en Estrategias para el Desarrollo Agrícola Regional. Bulevar Forjadores de Puebla 205, Santiago Momoxpan. C. P. 72760. San Pedro Cholula, Puebla, México.

*Corresponding author: ltarango@colpos.mx; tel.: +52 496 963 0448.

Abstract

Introduction: The ant *Liometopum apiculatum* Mayr is an insect of economic interest in Mexico, since its larvae are extracted for human consumption.

Objective: We aimed to estimate the density of *L. apiculatum* nests and to identify habitat variables associated with the presence of the insect in scrubland vegetation in north-central area of Mexico.

Materials and methods: The coordinates of 201 nests and a vegetation layer were used to create a distribution map of *L. apiculatum* in crassicle scrub, desert microphyll scrub and rosetophyll scrub. The density of nests was estimated in 27 transects of 200 m, on which circular plots were located in which 19 habitat variables were measured. The association between these and the presence of nests was determined with a canonical correspondence analysis.

Results and discussion: Crassicle scrub had the highest density of nests with 4.8 nests-ha⁻¹, while in the desert microphyll scrub and rosetophyll scrub had 2.2 and 2.3 nests-ha⁻¹. The presence of nests is associated with slope direction (northwest), rock, bare soil, and soil type (eutric leptosol + lithic leptosol [medium texture]), but not with the presence of agaves. It is likely that the occurrence of nests is explained by the availability of resources by vegetation type.

Conclusions: Nest density is heterogeneous depending on the type of vegetation. The ecological information collected from *L. apiculatum* is relevant and useful to conduct future experiments with artificial nests that contribute to sustainable use in the north-central region of Mexico.

Keywords: social insect; crassicle scrub; desert microphyll scrub; desert rosetophyll scrub; soil type.

Resumen

Introducción: Un insecto de interés económico en México es la hormiga *Liometopum apiculatum* Mayr, ya que sus larvas son extraídas con fines alimenticios para el hombre.

Objetivo: Estimar la densidad de nidos de *L. apiculatum* e identificar las variables del hábitat asociadas a la presencia del insecto en vegetación de matorral en el centro-norte de México.

Materiales y métodos: Con las coordenadas de 201 nidos y una capa de vegetación se obtuvo un mapa de distribución de *L. apiculatum* en vegetación de matorral crasicale, matorral desértico micrófilo y rosetófilo. La densidad de nidos se estimó en 27 transectos de 200 m, sobre los cuales se ubicaron parcelas circulares en las que se midieron 19 variables del hábitat. La asociación entre estas y la presencia de nidos se determinó con un análisis de correspondencia canónica.

Resultados y discusión: El matorral crasicale tuvo la mayor densidad de nidos con 4.8 nidos-ha⁻¹, mientras que en el matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo tuvieron 2.2 y 2.3 nidos-ha⁻¹. La presencia de nidos está asociada a la dirección de la pendiente (noroeste), roca, suelo desnudo y tipo de suelo (Leptosol éutrico + Leptosol lítico [textura media]), pero no con la presencia de agaves. Es probable que la ocurrencia de nidos se explique por la disponibilidad de recursos por tipo de vegetación.

Conclusiones: La densidad de nidos es heterogénea por tipo de vegetación. La información ecológica obtenida de *L. apiculatum* es relevante y útil para conducir experimentos futuros con nidos artificiales que contribuyan al aprovechamiento sustentable en el centro-norte de México.

Palabras clave: insecto social; matorral crasicale; matorral desértico micrófilo; matorral desértico rosetófilo; tipo de suelo.

Introduction

Ants are social insects distributed in several ecosystems (Szewczyk & McCain, 2018). One of these species is *Liometopum apiculatum* Mayr, commonly known as the 'escamolera' ant (*escamoles* are the larval stages of males and females), a species that has successfully colonized some environments of riparian vegetation, pine forest and deserts in North America (Lara-Juárez et al., 2015). In Mexico, *L. apiculatum* is distributed in 24 states with diverse ecosystems; for example, deserts and rainforests (Berumen Jiménez et al., 2021; Lara-Juárez et al., 2015). In semi-arid areas, *L. apiculatum* is located from 1800 to 3000 m in subterranean nests (Melo-Ruiz et al., 2016) in crassicle scrub, desert microphyll scrub and rosetophyll scrub (Cruz-Labana et al., 2014; Figueroa-Sandoval et al., 2018). As with other ants, for *L. apiculatum*, ground nesting provides it with a microhabitat suitable for rearing its larvae and shelters a population of up to 250 000 individuals per nest (Hoey-Chamberlain et al., 2013). The life cycle of nests is divided into four stages: foundation, growth, reproduction and disappearance (Lara, 2013). Nest foundation occurs after the mating flight, in the first rain of March to April; the fertilized females that fall to the ground burrow and oviposit the first generation of workers (Lara-Juárez et al., 2015). A nest of *L. apiculatum* can reach 40 years of longevity or 12 years on average and produce up to 3.54 kg of *escamoles* (80 164 individuals) in preserved or well-managed nests; in central Mexico, the collection season is before the mating flight (Lara-Juárez et al., 2015; Ramos-Elorduy et al., 1984).

In San Luis Potosí and Zacatecas, *L. apiculatum* nests at the base of *Agave* spp., *Opuntia* spp. and *Yucca* spp. (Cruz-Labana et al., 2014; Figueroa-Sandoval et al., 2018; Hernández-Roldan et al., 2017), where hemiptera are found on which the ant feeds via trophobiosis (Cruz-Labana et al., 2018; Lara-Juárez et al., 2015). The habitat where the ant nests has cover of 12.1 to 13.8 % rocky soil, 26 to 56.4 % bare soil, 14.6 to 16.3 % basal area (vegetation), 46.9 to 11.7 % mulch, and edaphic differences and plant physiognomy (favorable and unfavorable conditions) associated with the presence of nests in areas of desert scrub (Lara-Juárez et al., 2016). The interaction of ground covers, nesting plants and food availability (hemiptera) and other habitat variables are important for insect populations (Cruz-Labana et al., 2014; 2018; Hernández-Roldan et al., 2017; Lara-Juárez et al., 2016). For example, deserts have reported 3.8 nests·ha⁻¹ (Hernández-Roldan et al., 2017) under conserved habitat conditions, 2.25 to 4.14 nests·ha⁻¹ under disturbed conditions (Figueroa-Sandoval et al., 2018) and even densities of up to 14 nests·ha⁻¹.

Introducción

Las hormigas son insectos sociales que se distribuyen en varios ecosistemas (Szewczyk & McCain, 2018). Una de estas especies es *Liometopum apiculatum* Mayr, conocida comúnmente como la hormiga escamolera (*escamoles* son los estados larvales de machos y hembras), especie que ha colonizado con éxito algunos entornos de vegetación riparia, bosque de pino y matorrales xerófilos en América del Norte (Lara-Juárez et al., 2015). En México, *L. apiculatum* se distribuye en 24 estados con diversos ecosistemas; por ejemplo, desiertos y selvas (Berumen Jiménez et al., 2021; Lara-Juárez et al., 2015). En las zonas semiáridas, *L. apiculatum* se ubica desde los 1800 a 3000 m en nidos subterráneos (Melo-Ruiz et al., 2016) de matorral crasicale, matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo (Cruz-Labana et al., 2014; Figueroa-Sandoval et al., 2018). Como sucede en otras hormigas, para *L. apiculatum*, la anidación en el suelo le ofrece un microhábitat apto para la cría de sus larvas y le da refugio a una población de hasta 250 000 individuos por nido (Hoey-Chamberlain et al., 2013). El ciclo de vida de los nidos se divide en cuatro etapas: fundación, crecimiento, reproducción y desaparición (Lara, 2013). La fundación del nido ocurre después del vuelo de apareamiento, en la primera lluvia de marzo a abril; las hembras fecundadas que caen al suelo escarban y ovipositan la primera generación de obreras (Lara-Juárez et al., 2015). Un nido de *L. apiculatum* puede alcanzar 40 años de longevidad o 12 años en promedio y producen hasta 3.54 kg de *escamoles* (80 164 individuos) en nidos conservados o bien manejados; en el centro de México, la temporada de recolecta es antes del vuelo de apareamiento (Lara-Juárez et al., 2015; Ramos-Elorduy et al., 1984).

En los estados de San Luis Potosí y Zacatecas, *L. apiculatum* anida en la base de *Agave* spp., *Opuntia* spp. y *Yucca* spp. (Cruz-Labana et al., 2014; Figueroa-Sandoval et al., 2018; Hernández-Roldan et al., 2017), donde se encuentran hemípteros de los cuales la hormiga se alimenta vía trofobiosis (Cruz-Labana et al., 2018; Lara-Juárez et al., 2015). El hábitat donde la hormiga anida tiene cobertura de 12.1 a 13.8 % de suelo rocoso, 26 a 56.4 % de suelo desnudo, 14.6 a 16.3 % de área basal (vegetación), 46.9 a 11.7 % de mantillo y diferencias edáficas y fisionomía vegetal (condiciones favorables y desfavorables) asociadas a la presencia de nidos en áreas de matorral desértico (Lara-Juárez et al., 2016). La interacción de las coberturas del suelo, las plantas donde anida y la disponibilidad de alimento (hemípteros) y otras variables del hábitat son importantes para las poblaciones del insecto (Cruz-Labana et al., 2014; 2018; Hernández-Roldan et al., 2017; Lara-Juárez et al., 2016). Por ejemplo, en el matorral xerófilo se han documentado 3.8 nidos·ha⁻¹ (Hernández-

The semi-arid ecosystems of north-central Mexico, where *L. apiculatum* is distributed, are agricultural and livestock pastures with diversified activities such as *Agave* spp. harvest for commercial purposes (Hernández-Roldan et al., 2017; Lara-Juárez et al., 2016). In this scenario, *escamoles* are extracted excessively for culinary preparations (Berumen Jiménez et al., 2021). On the other hand, the collection of *L. apiculatum* larvae in rural areas of high marginalization represents complementary economic income (Melo-Ruiz et al., 2016), which has caused an overexploitation of this natural resource. This trend is aggravated by other factors such as the absence of legal guidelines for the extraction of *escamoles* (Lara-Juárez et al., 2015), non-standardized collection practices, and lack of information on the ecology and biology of the ant. Therefore, the objective of this research was to estimate nest density according to vegetation type and to identify habitat variables associated with nest presence. The hypothesis was that nest density is homogeneous for crassicaule scrub, desert microphyll scrub and rosetophyll scrub and that the variables related to occurrence may be the presence of agaves and soil type. This research complements the existing information on the 'escamolera' ant in north-central region of Mexico, to contribute to its sustainable use.

Materials and Methods

The study area was located in the limits of San Luis Potosí and Zacatecas, northwest of the Mexican Altiplano region. Specifically in the communities of Villas de Aqualulco (22° 26' 56.53" N and 101° 13' 29.84" W), Ipiña (22° 27' 1.40" N and 101° 18' 35.15" W) and Santa Teresa (22° 20' 9.71" N and 101° 21' 48.70" W) in the municipality of Aqualulco in San Luis Potosí; Tolosa (22° 30' 18.05" N and 101° 22' 4.94" W) and Santiago (22° 27' 49.99" N and 101° 27' 50.06" W) in the municipality of Pinos, and two private properties (22° 37' 59.664" N and 101° 58' 57.042" W and 22° 38' 16.37" N and 101° 58' 7.735" W) in the municipality of Villa González Ortega in Zacatecas (Figure 1).

The region is made up of highlands, plains and valleys with altitudes between 1000 and 2500 m in the so-called Mesa Central (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI], 2021). The climate is semi-arid with BS-BW classifications, passing through subtypes BS₁kw as temperate, BS₁ the least dry and BS₀ as the driest, with an average annual precipitation of 240 to 770 mm with rainfall in summer (Comisión Nacional del Agua [CONAGUA], 2017; INEGI, 2013). The vegetation corresponds, for the most part, to crassicaule scrub (CS) with species such as *Opuntia rastrera* F. A. C. Weber, *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) F. M. Knuth, *Cylindropuntia tunicata* (Lehm.) F. M. Knuth, *Yucca carnerosana* (Trel.) McKelvey and *Yucca filifera* Chabaud; desert microphyll

Roldan et al., 2017) en condiciones de hábitats conservados, 2.25 a 4.14 nidos-ha⁻¹ en los perturbados (Figuroa-Sandoval et al., 2018) e incluso densidades de hasta 14 nidos-ha⁻¹ (Lara-Juárez et al., 2016).

Los ecosistemas semiáridos del centro-norte de México, donde *L. apiculatum* se distribuye, son agostaderos de uso agrícola y ganadero con actividades diversificadas como la explotación de *Agave* spp. con fines comerciales (Hernández-Roldan et al., 2017; Lara-Juárez et al., 2016). En este escenario, los escamoles son extraídos en exceso para preparaciones culinarias (Berumen Jiménez et al., 2021). Por otra parte, la recolecta de las larvas de *L. apiculatum* en zonas rurales de alta marginación representa ingresos económicos complementarios (Melo-Ruiz et al., 2016), lo que ha ocasionado una sobreexplotación de dicho recurso natural. Esta tendencia se agrava por otros factores como la ausencia de directrices legales para la extracción de escamoles (Lara-Juárez et al., 2015), prácticas de recolecta no estandarizadas y falta de información sobre la ecología y biología de la hormiga. Por ello, el objetivo de esta investigación fue estimar la densidad de nidos por tipo de vegetación e identificar las variables del hábitat asociadas con la presencia de nidos. La hipótesis fue que la densidad de nidos es homogénea para matorral crasicaule, matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo y que las variables relacionadas con su ocurrencia pueden ser la presencia de agaves y el tipo de suelo. Esta investigación complementa la información existente sobre la hormiga escamolera en el centro-norte de México, para contribuir a su aprovechamiento sustentable.

Materiales y métodos

El área de estudio se ubicó en los límites de San Luis Potosí y Zacatecas, al noroeste de la región del Altiplano Mexicano. Específicamente en las comunidades de Villas de Aqualulco (22° 26' 56.53" N y 101° 13' 29.84" O), Ipiña (22° 27' 1.40" N y 101° 18' 35.15" O) y Santa Teresa (22° 20' 9.71" N y 101° 21' 48.70" O) en el municipio de Aqualulco en San Luis Potosí; Tolosa (22° 30' 18.05" N y 101° 22' 4.94" O) y Santiago (22° 27' 49.99" N y 101° 27' 50.06" W) en el municipio de Pinos, y dos predios privados (22° 37' 59.664" N y 101° 58' 57.042" O y 22° 38' 16.37" N y 101° 58' 7.735" W) del municipio de Villa González Ortega en Zacatecas (Figura 1).

La región está constituida por serranías, planicies y valles con altitudes entre los 1000 y 2500 m en la denominada Mesa Central (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI], 2021). El clima es semiárido con clasificaciones BS-BW, pasando por los subtipos BS₁kw como templado, BS₁ el menos seco y BS₀ como el más seco, con una precipitación promedio anual de 240 a

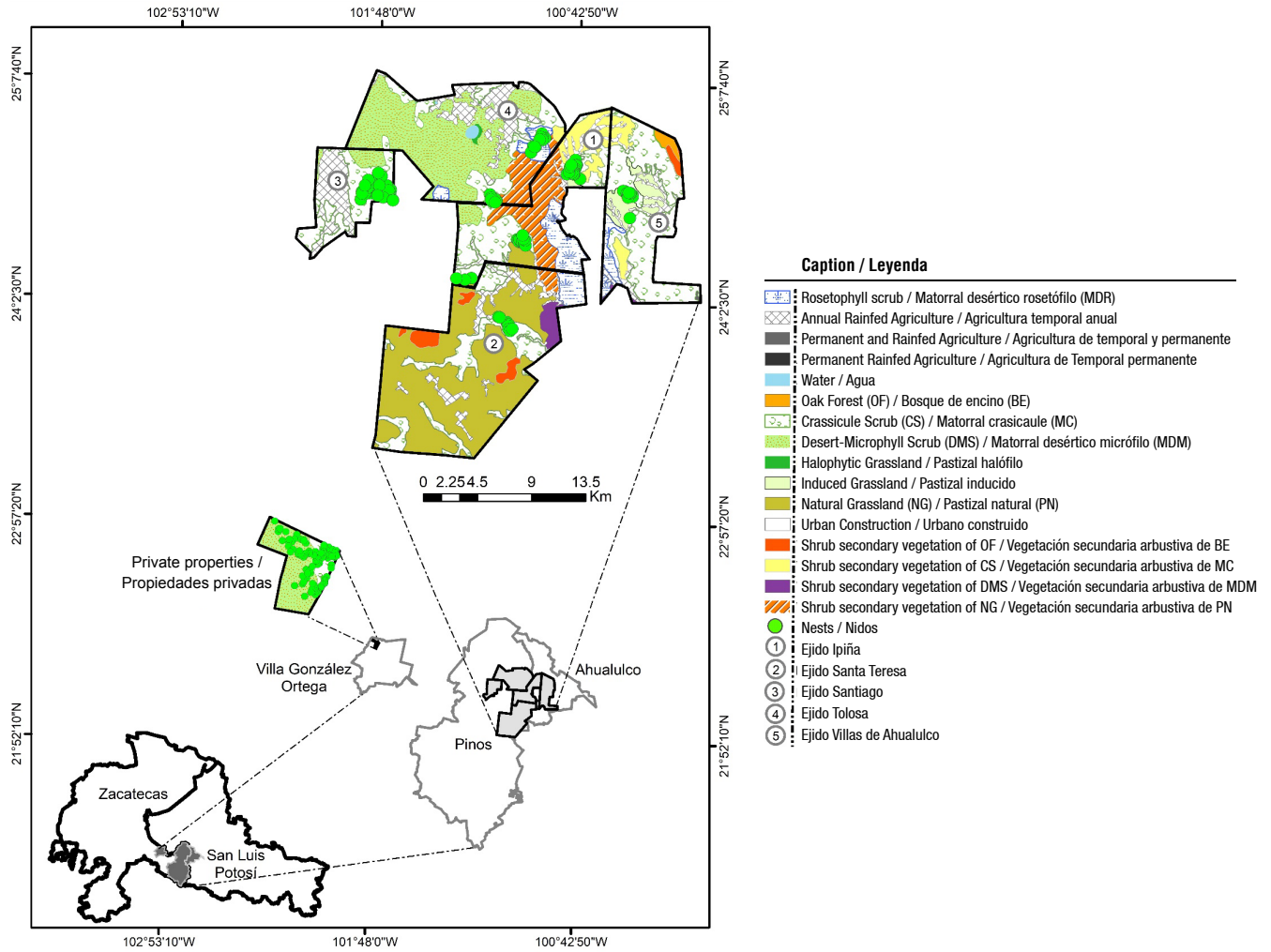


Figure 1. Vegetation types and land use with presence of *Liometopum apiculatum* nests in north-central Mexico.

Figura 1. Tipos de vegetación y uso del suelo con presencia de nidos de *Liometopum apiculatum* en el centro-norte de México.

scrub (DMS) with colonies of *Larrea tridentata* (Sessé & Moc. ex DC.) Coville and rosetophyll scrub (RS) with *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck, *Y. carnerosana* and *Y. filifera* as the most common species (INEGI, 2014a; Zavala-Hurtado & Jiménez, 2020).

The density of *L. apiculatum* nests according to vegetation type was estimated during January and February 2016 by means of field trips with the support of local guides (*escamoles* collectors). The activity consisted of recording with a GPS the largest number of nests (subject to *escamoles* extraction or without extraction), avoiding any type of land preferences (easy access or areas close to villages) to reduce bias. At the end of the field work, 201 nests were identified with their coordinates. With this information and a Geographic Information System (GIS) ArcMap 10.5.1 (Environmental System Research Institute [ESRI], 2017) the spatial points of the nests were created and projected on a vegetation and land use map at a scale of 1: 250 000 (Figure 1).

770 mm con lluvias en verano (Comisión Nacional del Agua [CONAGUA], 2017; INEGI, 2013). La vegetación corresponde, en su mayoría, a matorral crasicuale (MC) con especies como *Opuntia rastrera* F. A. C. Weber, *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) F. M. Knuth, *Cylindropuntia tunicata* (Lehm.) F. M. Knuth, *Yucca carnerosana* (Trel.) McKelvey y *Yucca filifera* Chabaud; matorral desértico micrófilo (MDM) con colonias de *Larrea tridentata* (Sessé & Moc. ex DC.) Coville y matorral desértico rosetófilo (MDR) con *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck, *Y. carnerosana* y *Y. filifera* como las especies más comunes (INEGI, 2014a; Zavala-Hurtado & Jiménez, 2020).

La densidad de nidos de *L. apiculatum* por tipo de vegetación se estimó durante enero y febrero del 2016 mediante recorridos con el apoyo de guías locales (recolectores de *escamoles*). La actividad consistió en el registro con un GPS de la mayor cantidad de nidos (sujetos a la extracción de *escamoles* o sin extracción), evitando cualquier tipo de preferencias del terreno (acceso fácil o zonas cercanas a los poblados) para

Based on the distribution map (Figure 1), the vegetation types with the highest number of nests were selected. Using this criterion, the spatial points of the nests were superimposed and gridded grids (200 × 200 m cells) were created, stratifying the study area into the three vegetation types: CS = 87 cells, DMS = 35 cells and RS = 18 cells (Figure 2).

In December 2016 and January 2017, habitat variables were measured, and nest density was estimated using stratified random sampling (SRS). These activities were performed with the geospatial information in Figure 2, which was transformed to a spreadsheet to count the number of nests per cell and calculate their population variance according to vegetation type. Using SRS with

disminuir el sesgo. Al término de los recorridos se identificaron 201 nidos con sus coordenadas. Con esta información y un Sistema de Información Geográfica (SIG) ArcMap 10.5.1 (Environmental System Research Institute [ESRI], 2017) se crearon los puntos espaciales de los nidos y se proyectaron en un mapa de vegetación y uso de suelo a una escala de 1: 250 000 (Figura 1).

Con el mapa de distribución (Figura 1) se eligieron los tipos de vegetación con mayor número de nidos. Con este criterio se superpusieron los puntos espaciales de los nidos y se construyeron mallas cuadrículas (celdas de 200 × 200 m), estratificando el área de estudio en los tres tipos de vegetación: MC = 87 celdas, MDM = 35 celdas y MDR = 18 celdas (Figura 2).

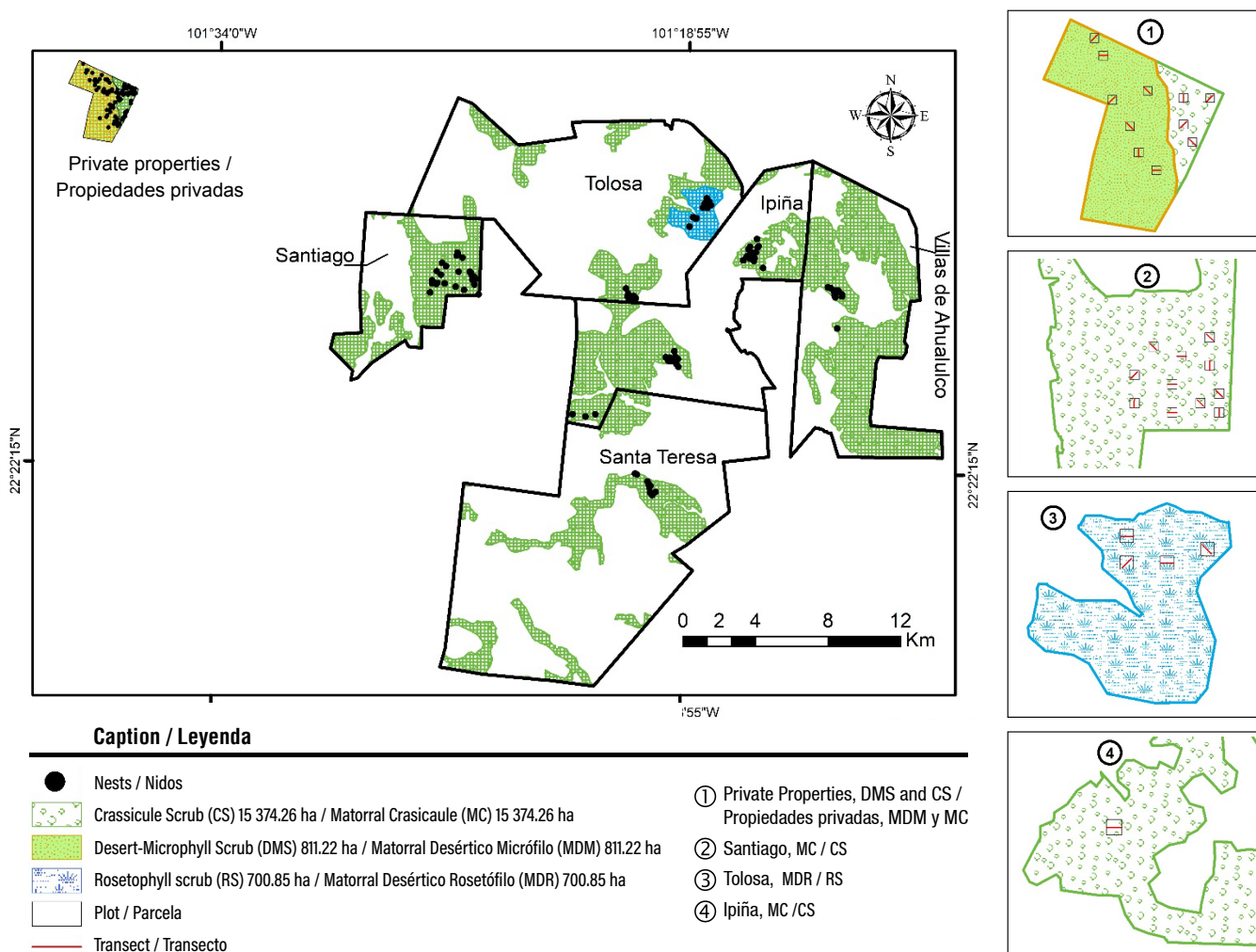


Figure 2. Distribution of *Liometopum apiculatum* nests, cells and sampling transects used for nest density estimates and measurement of habitat variables in three shrubland vegetation types in north-central Mexico.

Figura 2. Distribución de nidos de *Liometopum apiculatum*, celdas y transectos de muestreo utilizados para la estimación de la densidad de nidos y medición de las variables del hábitat en tres tipos de vegetación de matorral en el centro-norte de México.

proportional allocation, 95 % probability and 0.2 % standard error (Calderón et al., 2019; García-García et al., 2013), we obtained a total size of 27 cells distributed across vegetation types and a size between strata in CS = 16, DMS = 7 and RS = 4. A 200 m line was drawn to each cell in a random direction (cardinal: N, S, E, W and ordinal: NW, NE, SW and SE; Figure 2). Habitat variables were measured on the 27 lines drawn in the cells, collecting information on 19 habitat variables (Table 1) in circular plots of 20 m in diameter at distances of 0, 50, 100, 150 and 200 m. Sampling was complemented by estimating ground cover using 10 m long Canfield lines established in north, south, east and west directions (Figure 3) (Canfield, 1941; Hernández-Roldan et al., 2017).

Nest density was estimated along the lines (200 m) where habitat variables were measured (CS = 16, DMS = 7 and RS = 4); 100 m to the left and 100 m to the right of the transect centerline were considered and their distances perpendicular to this line were recorded. Nest density was calculated with Distance 7.2 Release 1 software by selecting the best model, using Akaike's minimum ranking criterion (Buckland et al., 2015).

En diciembre del 2016 y enero del 2017 se midieron las variables del hábitat y se estimó la densidad de nidos a través de un muestreo aleatorio estratificado (MAE). Estas actividades se realizaron con la información geoespacial de la Figura 2, la cual se transformó a una hoja de cálculo para contar el número de nidos por celda y calcular su varianza poblacional por tipo de vegetación. Aplicando el MAE con asignación proporcional, probabilidad del 95 % y error estándar del 0.2 % (Calderón et al., 2019; García-García et al., 2013), se obtuvo un tamaño total de 27 celdas distribuidas en los tipos de vegetación y un tamaño entre los estratos en MC = 16, MDM = 7 y MDR = 4. A cada celda se le dibujó una línea de 200 m en una dirección aleatoria (cardinales: N, S, E, O y ordinales: NO, NE, SO y SE; Figura 2). Las variables del hábitat se midieron sobre las 27 líneas dibujadas en las celdas, colectando la información de 19 variables del hábitat (Cuadro 1) en parcelas circulares de 20 m de diámetro a distancias de 0, 50, 100, 150 y 200 m. El muestreo se complementó con la estimación de la cobertura del suelo a través de líneas de Canfield de 10 m de largo establecidas en las direcciones norte, sur, este y oeste (Figura 3) (Canfield, 1941; Hernández-Roldan et al., 2017).

Table 1. *Liometopum apiculatum* habitat variables evaluated in random cells according to vegetation type (crassicaule scrub, desert microphyll scrub and rosetophyll scrub) in north-central Mexico.

Cuadro 1. Variables del hábitat de *Liometopum apiculatum* evaluadas en celdas aleatorias por tipo de vegetación (matorral crassicaule, matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo) en el centro-norte de México.

Variable	Evaluation method/Método de evaluación
Type of vegetation (INEGI, 2013)/ Tipo de vegetación (INEGI, 2013)	Stratification based on the highest concentration of nests according to vegetation type/ Estratificación con base en la mayor concentración de nidos por tipo de vegetación
Elevation/Elevación	GPS (GARMIN®, GPSmap® 60CSx)
Slope (%)/Pendiente (%)	Clinometer (Suunto®, PM-5/360) / Clinómetro (Suunto®, PM-5/360)
Slope direction/Dirección de la pendiente	Compass (Brunton®, 8099 Eclipse)/Brújula (Brunton®, 8099 Eclipse)
Type of soil/Tipo de suelo	Overlay of the edaphological series layer (INEGI, 2014b) with the sampling cells/ Sobreposición de la capa de serie edafológica (INEGI, 2014b) con las celdas de muestreo
Land cover: herbaceous, grasses, bare soil, rock, woody material, shrubs, cacti and rosette plants/ Cobertura del suelo: herbáceas, pasto, suelo desnudo, roca, material leñoso, arbustivas, cactáceas y rosetófilas	10 m Canfield lines (Canfield, 1941) distributed along the transects at 0, 50, 100, 150 and 200 m in four directions (N, S, E and W)/ Líneas de Canfield de 10 m (Canfield, 1941) distribuidas a lo largo de los transectos a 0, 50, 100, 150 y 200 m en cuatro direcciones (N, S, E y O)
Number of plants <i>Agave</i> spp., <i>Opuntia</i> spp., <i>Yucca</i> spp., <i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd and <i>Prosopis glandulosa</i> Torr./ Número de plantas <i>Agave</i> spp., <i>Opuntia</i> spp., <i>Yucca</i> spp., <i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd y <i>Prosopis glandulosa</i> Torr.	Plant counts along the Canfield lines established in the circular plots ($\varnothing = 20$ m)/ Cuento de plantas a lo largo de las líneas de Canfield establecidas en las parcelas circulares ($\varnothing = 20$ m)

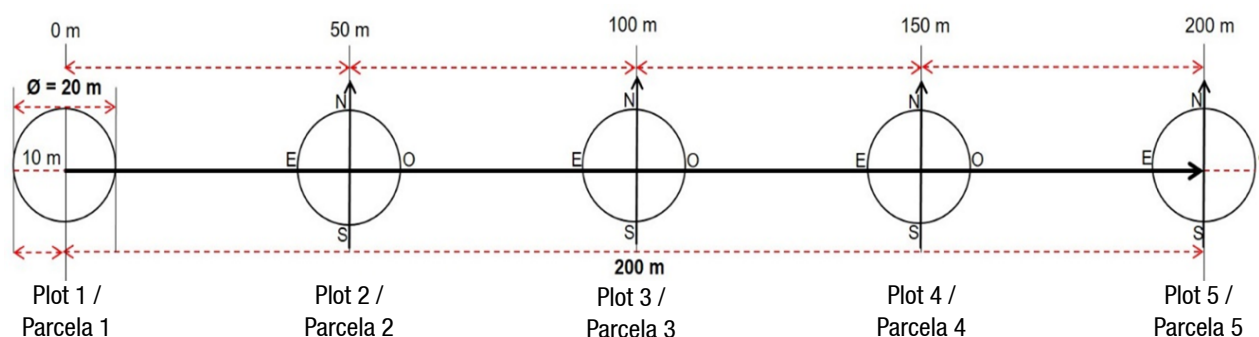


Figure 3. Circular plots distributed along 200 m lines for the measurement of *Liometopum apiculatum* habitat variables according to shrubland vegetation type in north-central Mexico.

Figura 3. Parcelas circulares distribuidas a lo largo de líneas de 200 m para la medición de las variables del hábitat de *Liometopum apiculatum* por tipo de vegetación de matorral en el centro-norte de México.

Habitat variables that had the highest relationship with the presence of *escamolera* ant nests were identified with a Canonical Correspondence Analysis (CCA) with XLSTAT 2018.5 software (Addinsoft, 2018). This multivariate analysis technique (Liang et al., 2015) allowed the analysis of the correlation between the set of variables (discrete and nominal) and the occurrence data (nests) by creating canonical variables, presented graphically to facilitate the interpretation of the results.

Results and Discussion

Nest density

The nest density of *L. apiculatum* was 4.8 nests·ha⁻¹ in CS, 2.2 nests·ha⁻¹ in DMS and 2.3 nests·ha⁻¹ in RS ($P = 0.05$, AIC = 2.72). In this regard, Lara-Juárez et al. (2016) reported densities of 6 nests·ha⁻¹ in a scrub with favorable edaphic conditions and plant physiology (associated with the number of active nests). The difference in nest density between the two studies can be attributed to sampling strategies. In this research, grids with nests coordinates were used in which they drew random transects, while Lara-Juárez et al. (2016) used the point-centered quarter on the closest plant stratum with nests present; however, the results are not so contrasting, since the method for measuring vegetation is similar (transects), and the land use and ownership are the same (ejido rangeland and private properties). Figueroa-Sandoval et al. (2018) reported 2.25 nests·ha⁻¹ classified based on their conservation status (preserved vs. disturbed nests), using a modified relative density equation in Pinos and Ahualulco. This result is similar to that observed in DMS (2.2 nests·ha⁻¹) and RS (2.3 nests·ha⁻¹); both investigations coincided in data collection in two ejidos (Santiago and Ipiña) with the same vegetation classification (microphilous shrub, crasicaule shrub and rosetophilous scrub) (Figure 1).

La densidad de nidos se estimó a lo largo de las líneas (200 m) donde se midieron las variables del hábitat (MC = 16, MDM = 7 y MDR = 4); se consideraron 100 m a la izquierda y 100 m a la derecha de la línea central del transecto y se registraron sus distancias perpendiculares a dicha línea. La densidad de nidos se calculó con el programa Distance 7.2 Release 1 seleccionando el mejor modelo, mediante el criterio de clasificación del mínimo de Akaike (Buckland et al., 2015).

Las variables del hábitat que tuvieron mayor relación con la presencia de nidos de la hormiga escamolera se identificaron con un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) con el software XLSTAT 2018.5 (Addinsoft, 2018). Esta técnica de análisis multivariado (Liang et al., 2015) permitió el análisis de la correlación entre el conjunto de variables (discretas y nominales) y los datos de ocurrencia (nidos) creando variables canónicas, presentadas de forma gráfica para facilitar la interpretación de los resultados.

Resultados y discusión

Densidad de nidos

La densidad de nidos de *L. apiculatum* fue 4.8 nidos·ha⁻¹ en MC, 2.2 nidos·ha⁻¹ en MDM y 2.3 nidos·ha⁻¹ en MDR ($P = 0.05$, AIC = 2.72). Al respecto, Lara-Juárez et al. (2016) reportaron densidades de 6 nidos·ha⁻¹ en un matorral de condiciones edáficas y fisiología vegetal favorables (asociadas al número de nidos activos). La diferencia de densidad de los nidos entre ambos estudios puede atribuirse a las estrategias de muestreo. En esta investigación se utilizaron cuadrículas con coordenadas de nidos en las que trazaron transectos aleatorios, mientras que Lara-Juárez et al. (2016) utilizaron el método de cuadrante centrado del estrato vegetal más cercano con presencia de nidos; sin embargo, los resultados no son tan contrastantes,

Differences in *L. apiculatum* ant nest density among vegetation types may be due to plants regulating the amount and composition of resources available from the soil biota (Kardol et al., 2013). One of these resources is food; for example, *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) has been reported to provide extrafloral nectar to *L. apiculatum* (Avila-Argáez et al., 2019). It can also be assumed that nest density is affected by trophic interactions with plants (plant- ant). As an example, *L. apiculatum* controls the population of hemiptera on which it feeds (via trophobiosis), in return, the plants get as a benefit a pest control. In other species this behavior has already been described by Rosumek et al. (2009) and Wurst et al. (2018), who mention that formicides reduce the population of nematodes that feed on plants, so ant-free plants have 50 % more herbivory compared to those that grown with ants.

Predation by arthropods considered pests affects plant yield (reduction in biomass production up to 24 %) with cascading effects on trophic levels (Rosumek et al., 2009; Wurst et al., 2018). Anthropogenic events can cause high levels of hemipteran infestation and as a consequence impair biomass production in plants and modify vegetation structure leading to declines in Formicidae populations. Anthropogenic activities in the semiarid zones of central Mexico are agriculture, livestock, firewood extraction and mescal production, which has modified the vegetation structure and decreased the native species subject to exploitation (Hernández-Roldan et al., 2017; Lara-Juárez et al., 2016; Ríos-Casanova et al., 2012) to the detriment of *L. apiculatum* populations.

Hernández-Roldan et al. (2017) and Cruz-Labana et al. (2014) estimated the density of *escamolera* ant nests (presence records) in transects of CS, DMS and RS vegetations in semi-desert areas and two land uses (private property and ejido), the authors modeled the data with the program Distance (Buckland et al., 2015) and measured habitat variables in circular plots. Hernández-Roldan et al. (2017) reported 5.5 nests·ha⁻¹ in an area near the private properties where data were taken for this research (Unidad de Manejo El Milagro, 4.5 to 5.0 km to the southeast) and documented that nest density was associated with CS, agave density, and shrub density. In this context, Cruz-Labana et al. (2014) estimated a density of 6.8 nests·ha⁻¹ in Charcas, San Luis Potosí, and reported that the occurrence was explained by agaves (pineapple width and percentage of agaves infested with scale insects), woody plants, land cover, and slope of the land. In this study, the CCA indicated a weak association of nest density with agaves, so this variable was not a good predictor. This contrasts with that reported by several authors, as this succulent plant is one of the main nesting and foraging substrates of *L. apiculatum* (Rafael-Valdez et al., 2017, 2019). Agaves were counted in circular plots (absolute frequencies) and *L.*

ya que el método para medir la vegetación es similar (transectos), y el uso y propiedad de las tierras son iguales (agostaderos ejidales y propiedades privadas). Por su parte, Figueroa-Sandoval et al. (2018) reportaron 2.25 nidos·ha⁻¹ clasificados con base en su estado de conservación (nidos conservados vs. perturbados), utilizando una ecuación modificada de densidad relativa en Pinos y Ahualulco. Dicho resultado es similar a lo que se observó en MDM (2.2 nidos·ha⁻¹) y MDR (2.3 nidos·ha⁻¹); ambas investigaciones coincidieron en la toma de datos en dos ejidos (Santiago y Ipiña) con la misma clasificación de vegetación (matorral micrófilo, crasicaule y rosetófilo) (Figura 1).

Las diferencias en la densidad de hormigueros de *L. apiculatum* en los tipos de vegetación puede deberse a que las plantas regulan la cantidad y composición de los recursos disponibles de la biota del suelo (Kardol et al., 2013). Uno de estos recursos es el alimento; por ejemplo, se ha reportado que *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) le ofrece néctar extrafloral a *L. apiculatum* (Ávila-Argáez et al., 2019). También se puede suponer que la densidad de nidos se ve afectada por las interacciones tróficas con las plantas (planta-hormiga). A manera de ejemplo, *L. apiculatum* controla la población de hemípteros de los que se alimenta (vía trofobiosis), a cambio, las plantas obtienen como beneficio un control de plagas. En otras especies este comportamiento ya ha sido descrito por Rosumek et al. (2009) y Wurst et al. (2018), quienes mencionan que los formícidos reducen la población de nemátodos que se alimentan de las plantas, por lo que las plantas libres de hormigas tienen 50 % más herbivoría, comparadas con aquellas que crecen con hormigas.

La depredación que ejercen los artrópodos considerados plaga afecta el rendimiento de las plantas (reducción en la producción de biomasa hasta 24 %) con efectos de cascada en los niveles tróficos (Rosumek et al., 2009; Wurst et al., 2018). Los eventos antrópicos pueden causar niveles altos de infestación por hemípteros y como consecuencia perjudicar la producción de biomasa en las plantas y modificar la estructura de la vegetación provocando la disminución de poblaciones de formícidos. Las actividades antrópicas en las zonas semiáridas del centro de México son la agricultura, la ganadería, la extracción de leña y la producción de mezcal, lo que ha modificado la estructura de la vegetación y disminuido las especies nativas sujetas a aprovechamiento (Hernández-Roldan et al., 2017; Lara-Juárez et al., 2016; Ríos-Casanova et al., 2012) en detrimento de las poblaciones de *L. apiculatum*.

Hernández-Roldan et al. (2017) y Cruz-Labana et al. (2014) estimaron la densidad de nidos de la hormiga *escamolera* (registros de presencia) en transectos de vegetaciones de MC, MDM y MDR en zonas semidesérticas y dos usos de la tierra (propiedad privada y ejidal), los autores modelaron los datos con el programa Distance (Buckland et al.,

apiculatum nesting substrates were not recorded as a variable, so it is likely that the results of the statistic could detect a substantial correlation with such plants by including this information.

Differences in nest densities can also be attributed to site effects and habitat condition, as well as land use history (Lara-Juárez et al., 2016). Agriculture and livestock have caused changes in the edaphic soil component and as a consequence have increased bare soil, which has greater susceptibility to erosion and solar radiation (Ríos-Casanova et al., 2012), which can negatively affect ant foraging activity and ant nest density.

Habitat variables associated with the presence of nests

The first two axes of the CCA reached values of 0.188 and 0.094, explaining 93.6 % of the cumulative variance of nest presence and its association with vegetation type (Figure 4). The inertias between axes indicate that the dimensional analysis was a good predictor between the relationships of habitat variables, number of plants and sampling sites. The CCA shows that the variables associated with the presence of nests according to vegetation type (CS, DMS and RS) are slope direction, rock, bare soil and the soil unit eutric leptosol + lithic leptosol medium texture.

Slope direction

At the sampling sites, the northwest slope direction was the most frequent. This agrees with that observed by Rafael-Valdez et al. (2019), who place this direction as a usual direction of *L. apiculatum* foraging paths in a DMS. It is possible that this direction is associated with thermal regulation processes inside the nests. Microclimatic factors caused by ant activity, should provide temperature and humidity thresholds that facilitate larval care and ensure their growth (Römer et al., 2018). In this regard, it has been documented that the temperature and relative humidity (annual) inside the nests (trabeculae) of *L. apiculatum* in xerophytic scrub are higher (20.8 °C and 88.4 %, respectively) than those recorded in the environment (18 °C and 53 %; Cruz-Labana et al., 2014; Lara-Juárez et al., 2015), so it is very likely that the ant conforms a favorable microclimate for the development of its larvae.

In other formicids, it has been pointed out that the direction and inclination of the land offer greater opportunities for sunlight use. Ants as thermophilic organisms use this energy in foraging (Nobua-Behrmann et al., 2017; Sondej et al., 2018). Cedeño et al. (1999) studied the spatial distribution of nine ant species in a rainforest in Venezuela and found that

2015) y midieron las variables del hábitat en parcelas circulares. Hernández-Roldan et al. (2017) informaron sobre 5.5 nidos·ha⁻¹ en un área cercana a las propiedades privadas donde se tomaron datos de esta investigación (Unidad de Manejo El Milagro, 4.5 a 5.0 km al sureste) y documentaron que la densidad de nidos se asociaba a MC, densidad de agaves y arbustos. En este contexto, Cruz-Labana et al. (2014) estimaron una densidad de 6.8 nidos·ha⁻¹ en Charcas, San Luis Potosí, y reportaron que la ocurrencia era explicada por agaves (ancho de la piña y porcentaje de agaves infestados con insectos escama), plantas leñosas, cobertura del suelo y pendiente del terreno. En el presente trabajo, el ACC indicó una asociación débil de la densidad de nidos con los agaves, por lo que esta variable no fue un buen predictor. Esto contrasta con lo reportado por diversos autores, ya que esta planta suculenta es uno de los principales sustratos de anidación y forrajeo de *L. apiculatum* (Rafael-Valdez et al., 2017, 2019). Los agaves se contabilizaron en parcelas circulares (frecuencias absolutas) y los sustratos de anidación de *L. apiculatum* no se registraron como una variable, por lo que es probable que los resultados del estadístico pudieran detectar una correlación sustancial con dichas plantas al incluir esta información.

Las diferencias de densidades de nidos también se pueden atribuir a efectos de sitio y la condición del hábitat, así como la historia del uso de las tierras (Lara-Juárez et al., 2016). La agricultura y la ganadería han provocado cambios en el componente edáfico y como consecuencia se ha incrementado el suelo desnudo, el cual tiene mayor susceptibilidad a la erosión y radiación solar (Ríos-Casanova et al., 2012), lo que puede afectar negativamente la actividad de forrajeo de las hormigas y la densidad de hormigueros.

Variables del hábitat asociadas a la presencia de nidos

Los primeros dos ejes del ACC alcanzaron valores de 0.188 y 0.094, lo que explica 93.6 % de la varianza acumulada de la presencia de nidos y su asociación con el tipo de vegetación (Figura 4). Las inercias entre los ejes indican que el análisis dimensional fue un buen predictor entre las relaciones de las variables del hábitat, número de plantas y los sitios de muestreo. El ACC muestra que las variables asociadas a la presencia de nidos por tipo de vegetación (MC, MDM y MDR) son dirección de la pendiente, roca, suelo desnudo y la unidad de suelo Leptosol éutrico + Leptosol lítico de textura media.

Dirección de la pendiente

En los sitios de muestreo, la dirección de la pendiente noroeste fue la más frecuente. Esto concuerda con lo observado por Rafael-Valdez et al. (2019), quienes ubican esta dirección como un rumbo habitual de

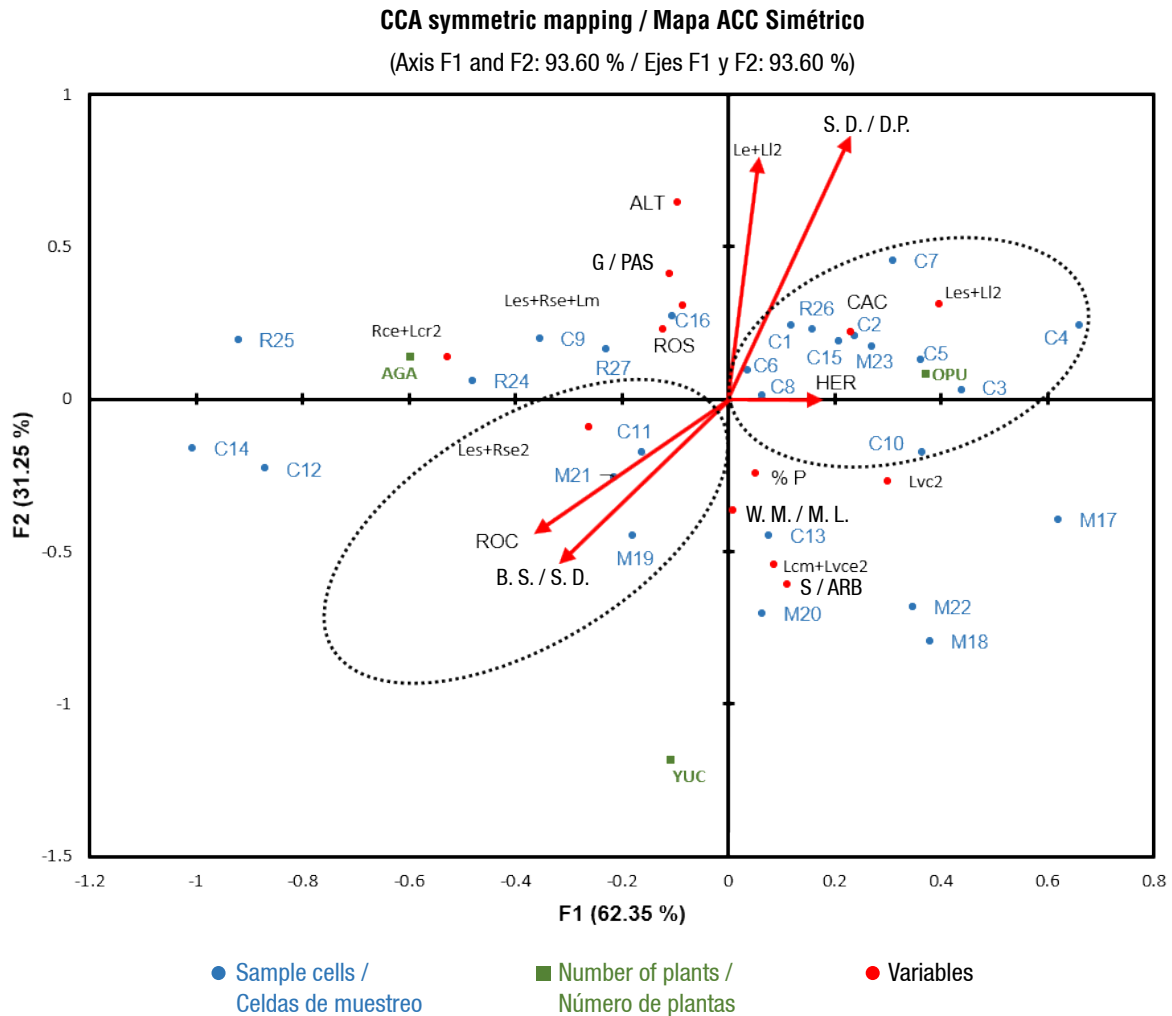


Figure 4. Canonical Correspondence Analysis (CCA) between habitat variables and the presence of *Liometopum apiculatum* nests. Vegetation types: C1:C16 = crassicaule scrub; M17:M23 = desert microphyll scrub; R24, R25, R26 and R27 = rosetophyll scrub. Plants: AGA = *Agave* ssp., OPU = *Opuntia* ssp., YUC = *Yucca* ssp. Habitat: %P = slope steepness, ALT = altitude, S. D. = slope direction, HER = herbs, G = Grass, B. S. = bare soil, ROC = rock, W. M. = woody material, S = shrubs, CAC = cacti, ROS = rosette plants, and seven soil units (Les + Ll2 = eutric [skeletic] Leptosol + medium-textured lithic Leptosol; Les + Rse2 = eutric [skeletic] Leptosol + medium-textured [epileptic] skeletic Regosol; Les + Rse + Lm = eutric [skeletic] Leptosol + skeletic [epileptic] Regosol + medium-textured mollic Leptosol; Lvc2 = medium-textured chromic Luvisol; Lcm + Lvce2 = calcareic [mollic] Leptosol + medium-textured chromic [epileptic] Luvisol; Rce + Lcr2 = calcareic [epileptic] Regosol + medium-textured calcareous [rendzic] Leptosol; Le + Ll2 = eutric Leptosol + medium-textured lithic Leptosol).

Figura 4. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) entre las variables del hábitat y la presencia de nidos de *Liometopum apiculatum*. Tipos de vegetación: C1:C16 = matorral crasicaule; M17:M23 = matorral desértico micrófilo; R24, R25, R26 y R27 = matorral desértico rosetófilo. Plantas: AGA = *Agave* ssp., OPU = *Opuntia* ssp., YUC = *Yucca* ssp. Hábitat: %P = inclinación de la pendiente, ALT = altitud, D. P. = dirección de la pendiente, HER = hierbas, PAS = pasto, S. D. = suelo desnudo, ROC = roca, M. L. = material leñoso, ARB = arbustivas, CAC = cactáceas, ROS = rosetófilas, y siete unidades de suelo (Les + Ll2 = Leptosol éutrico [esquelético] + Leptosol lítico de textura media; Les + Rse2 = Leptosol éutrico [esquelético] + Regosol esquelético [epiléptico] de textura media; Les + Rse + Lm = Leptosol éutrico [esquelético] + Regosol esquelético [epiléptico] + Leptosol mólico de textura media; Lvc2 = Luvisol crómico de textura media; Lcm + Lvce2 = Leptosol calcárico [mólico] + Luvisol crómico [epiléptico] de textura media; Rce + Lcr2 = Regosol calcárico [epiléptico] + Leptosol calcárico [réndzico] de textura media; Le + Ll2 = Leptosol éutrico + Leptosol lítico de textura media).

they have abiotic relationships (nesting, foraging, seed dispersal, and nutrient flow affectations) with four plant families (Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae, and Gesneriaceae) and identified ant hillsides with northwest direction, mean annual temperature of 26 °C, and solar radiation of 227.1 W·m⁻².

The results of Cedeño et al. (1999) have some similarity with that pointed out by Hernández-Roldán et al. (2017), who reported that, in a crassicaule scrub, *L. apiculatum* travels its foraging paths with an average solar radiation of 282 W·m⁻² and temperature of 17 °C. This author points out the possibility that the northwesterly direction offers suitable conditions for the ant to travel to its feeding areas without facing risk of dehydration.

Rocky cover

Rocky ground provides thermal cover for *L. apiculatum* during the hours of highest solar radiation (Lara-Juárez et al., 2015). Hoey-Chamberlain et al. (2013) describe that the foraging activity of *L. apiculatum* is inhibited at temperatures ≤ 8 °C to ≥ 38 °C. Possibly, the ants find temporary refuge from the higher temperatures in the rocks during foraging activity.

For the *escamolera* ant, a butyric acid odor has been reported in their foraging paths. This compound is possibly part of a pheromone that induces recruitment and tracking of chemical trails (Hoey-Chamberlain et al., 2013); however, these may volatilize so ants may use another guidance system. For example, *Temnothorax albipennis* Curtis uses rocks on the ground as panoramic landmarks during their transfers from the nest to feeding sites and vice versa (Hunt et al., 2018).

Bare soil

Bare soil is a frequent variable interacting with the distribution of *L. apiculatum* according to vegetation type. This result is similar to that described by Cruz-Labana et al. (2014) and Hernández-Roldán et al. (2017), who mention that the possibility of finding ant nests decreases with increasing areas of bare soil. A terrain with these characteristics can cause a negative effect on foraging patterns because the lack of protection from high temperatures decreases the performance of ant workers to gather food, to the detriment of the production and development of larvae (Ramos-Elorduy et al., 1986). The ant *L. apiculatum* has foraging paths in several directions (Rafael-Valdez et al., 2019), so it is likely to set a course on bare ground, as it represents the optimal route to food sources.

Type of soil

The eutric leptosol soil was identified as a variable associated with the presence of nests in the CCA. Many

los caminos de forrajeo de *L. apiculatum* en un MDM. Es posible que esta dirección se asocie a los procesos de regulación térmica en el interior de los nidos. Los factores microclimáticos causados por la actividad de las hormigas deben proporcionar umbrales de temperatura y humedad que faciliten el cuidado de las larvas y aseguren su crecimiento (Römer et al., 2018). En este sentido, se ha documentado que la temperatura y humedad relativa (anual) en el interior de los nidos (trabéculas) de *L. apiculatum* en matorral xerófilo son mayores (20.8 °C y 88.4 %, respectivamente) que las registradas en el ambiente (18 °C y 53 %; Cruz-Labana et al., 2014; Lara-Juárez et al., 2015), por lo que es muy probable que la hormiga conforme un microclima favorable para el desarrollo de sus larvas.

En otros formicidos se ha señalado que la dirección e inclinación del terreno ofrecen oportunidades mayores para el aprovechamiento de la luz solar. Las hormigas como organismos termófilos usan esta energía en la búsqueda de alimentos (Nobua-Behrmann et al., 2017; Sondej et al., 2018). Cedeño et al. (1999) estudiaron la distribución espacial de nueve especies de hormigas en un bosque lluvioso en Venezuela y encontraron que estas tienen relaciones abióticas (anidación, obtención de alimento, dispersión de semillas y afectaciones en el flujo de nutrientes) con cuatro familias de plantas (Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae y Gesneriaceae) e identificaron a los hormigueros en laderas con dirección noroeste, temperatura promedio anual de 26 °C y una radiación solar de 227.1 W·m⁻².

Los resultados de Cedeño et al. (1999) tienen cierta similitud con lo señalado por Hernández-Roldán et al. (2017), quien reportó que, en un matorral crassicaule, *L. apiculatum* recorre sus caminos de forrajeo con una radiación solar promedio de 282 W·m⁻² y temperatura de 17 °C. Este autor señala la posibilidad de que la dirección noroeste ofrezca condiciones adecuadas a la hormiga para desplazarse a sus zonas de alimentación sin enfrentar riesgo de deshidratación.

Cobertura rocosa

El suelo rocoso ofrece cobertura térmica a *L. apiculatum* en las horas de mayor radiación solar (Lara-Juárez et al., 2015). Al respecto, Hoey-Chamberlain et al. (2013) describen que la actividad de forrajeo de *L. apiculatum* se inhibe a temperaturas ≤ 8 °C a ≥ 38 °C. Posiblemente, las hormigas encuentran en las rocas un refugio temporal a las temperaturas altas durante su actividad de forrajeo.

En el caso de la hormiga *escamolera* se ha reportado un olor a ácido butírico en sus caminos de forrajeo. Este compuesto posiblemente forme parte de una feromona que induce el reclutamiento y seguimiento de rastros químicos (Hoey-Chamberlain et al., 2013); sin embargo, estos pueden volatilizarse por lo que

ant species build their nests in soil, because it provides necessary habitat for larval development, as well as offering protective cover for their castes (Halboth & Roces, 2017).

Information on *L. apiculatum* and its relationship with the edaphic component is scarce. However, it is known that the beginning of the excavation and the foundation of the nest by the queen take place in moist soil (Ramos-Elorduy et al., 1984). Nest architecture depends on soil type, moisture gradients, textural properties, food availability, and the increasing size of the anthill (Guimarães et al., 2018; Kwapich et al., 2018). For example, *Atta sexdens rubropilosa* Forel and *Atta vollenweideri* Forel prefer moist soils because they are easier to excavate (Pielström & Roces, 2014; Swanson et al., 2019). The queen of *L. apiculatum* begins nest construction with a conical chamber 4.0 to 5.5 cm in major diameter, 3.5 to 4.5 cm in minor diameter and 1.5 cm in height (Ramos-Elorduy et al., 1984), therefore, moist soil conditions are likely to make it easier for her to excavate and transport material (jaw-sized aggregates) to the outside of the nest.

After nest foundation, the first and second generation of *L. apiculatum* (worker caste) initiate the construction of the brood chamber (trabeculae) and nest expansion. Cardoso et al. (2021) mention that soil texture is one of the factors that impact ant nest architecture and excavation habits. In this regard, it has been documented that *L. apiculatum* selects soils (in addition to certain plant materials) with textural properties of 50 to 70 % sand, 10 to 35 % silt, 15 to 20 % clay and 26 to 31 % organic matter content for trabeculae construction (Ramos-Elorduy et al., 1984).

The soils with greatest presence in the study area were eutric leptosol, cambisol leptosol, calcaric regosol and chromic luvisol (INEGI, 2014b). This result is similar to that reported by Lara-Juárez et al. (2015), who identified leptosol, feozem and regosol as the soil units occupying the largest area in CS, DMS, RS, chaparral, oak forest, pine forest and pine-oak forest with nests of *L. apiculatum* distributed in the Altiplano potosino. Eutric leptosols (high saturation in most of the profile) and cambisol (poorly developed, intermediate between other soil units) are shallow soils (<25 cm) and of high stoniness (Palma-López et al., 2017). The leptosol, regosol and luvisol are medium textured soils characterized by being moderately compact with significant presence of aggregates. It is possible that these properties facilitate the construction of chambers, galleries and tunnels, decrease the effort of soil and debris removal, and provide stability throughout the architecture of the nest of *L. apiculatum* (Lara-Juárez et al. (2015).

las hormigas pueden utilizar otro sistema guía. Por ejemplo, *Temnothorax albipennis* Curtis usa las rocas del terreno como puntos de referencia panorámica durante sus traslados del nido hacia los sitios de alimentación y viceversa (Hunt et al., 2018).

Suelo desnudo

El suelo desnudo es una variable frecuente que interactúa con la distribución de *L. apiculatum* por tipo de vegetación. Este resultado es similar al descrito por Cruz-Labana et al. (2014) y Hernández-Roldán et al. (2017), quienes señalan que la posibilidad de encontrar nidos de hormiga disminuye al aumentar las áreas de suelo desnudo. Un terreno con estas características puede provocar efecto negativo en los patrones de forrajeo pues la falta de protección a las temperaturas altas disminuye el rendimiento de las obreras en la obtención de alimento, en detrimento de la producción y desarrollo de las larvas (Ramos-Elorduy et al., 1986). La hormiga *L. apiculatum* tiene caminos de forrajeo en varias direcciones (Rafael-Valdez et al., 2019), por lo que es probable que fije un rumbo en el terreno desnudo, por representar la ruta óptima hacia las fuentes de alimentación.

Tipo de suelo

El tipo de suelo leptosol éutrico se identificó como una variable asociada a la presencia de nidos en el ACC. Muchas especies de hormigas construyen sus nidos en el suelo, ya que les provee un hábitat necesario para el desarrollo de las larvas, además de ofrecerles cobertura de protección a sus castas (Halboth & Roces, 2017).

La información de *L. apiculatum* y su relación con el componente edáfico es escasa. No obstante, se tiene conocimiento que el inicio de la excavación y la fundación del nido por la reina se realizan en suelo humedecido (Ramos-Elorduy et al., 1984). La arquitectura de los nidos depende del tipo de suelo, gradientes de humedad, propiedades texturales, disponibilidad del alimento y el aumento de tamaño del hormiguero (Guimarães et al., 2018; Kwapich et al., 2018). Por ejemplo, *Atta sexdens rubropilosa* Forel y *Atta vollenweideri* Forel prefieren los suelos húmedos por ser más fáciles de excavar (Pielström & Roces, 2014; Swanson et al., 2019). La reina de *L. apiculatum* comienza la construcción de un nido con una cámara cónica de 4.0 a 5.5 cm de diámetro mayor, 3.5 a 4.5 cm de diámetro menor y 1.5 cm de altura (Ramos-Elorduy et al., 1984), por tanto, es probable que las condiciones húmedas del suelo le faciliten excavar y transportar el material (agregados del tamaño de las mandíbulas) al exterior del nido.

Después de la fundación del nido, la primera y segunda generación de *L. apiculatum* (casta obrera) inician la

Conclusions

There are 4.8 nests·ha⁻¹ in the crassicaule scrub, while 2.2 and 2.3 nests·ha⁻¹ were found in the desert microphyll scrub and rosetophyll scrub, respectively, showing that nest density is heterogeneous according to vegetation type. Slope direction, rocky cover, bare soil, and soil type (eutric leptosol + lithic leptosol [medium texture]) are variables associated with the presence of nests; canonical correspondence analysis showed weak correlation with agaves. This research identified some of the conditions that sites should meet for the establishment and development of the nest life cycle and contribute to their sustainable use. With the current knowledge of the habitat of *L. apiculatum*, research can be directed to establish artificial nests in the distribution areas of the species, in Wildlife Conservation Management Units, and even in properties and facilities that manage wildlife.

Acknowledgments

The authors thank the Colegio de Postgraduados, campus San Luis Potosí, for providing the facilities for the development of this research. To CONACYT for awarding grant no. 391791. To the group of *escamoles* collectors, especially to C. Carlos Rivera and C. Margarito Alfaro for their collaboration in the development of this research.

End of English version

References

- Addinsoft (2018). XLSTAT software. XLSTAT for Windows Release 2018.5. Copyright Addinsoft 1994-2018. Lumivero. <https://www.xlstat.com/es/>
- Ávila-Argáez, M., Yáñez-Espinosa, L., Badano, E., Barragán-Torres, F., & Flores, J. (2019). Extrafloral nectaries of *Cylindropuntia imbricata* (Cactaceae) in the southern Chihuahuan Desert: anatomy and interaction with ants. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(3), 401–409. <https://doi.org/10.1007/s11829-018-9656-3>
- Berumen Jiménez, M., Valdez Cepeda, R. D., Méndez Gallegos, S. de J., Cadena Íñiguez, J., Esparza Orozco, A., & Tarango Arámbula, L. A. (2021). Determination of the conservation status of the “escamolera” ant (*Liometopum apiculatum* Mayr) in Mexico by the species risk assessment methodology – Mer. *Agrociencia*, 55(6), 539–555. <https://doi.org/10.47163/agrociencia.v55i6.2558>
- Buckland, S. T., Rexstad, E. A., Marques, T. A., & Oedekoven, C. S. (2015). *Distance sampling: Methods and applications*. Springer Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-19219-2>
- Calderón, J. C., Astudillo, M., & Romero, M. H. (2019). Caracterización epidemiológica de la infección por *Leptospira* spp. en caballos de trabajo y en personas ocupacionalmente expuestas en seis

construcción de la cámara de cría (trabécula) y la expansión del nido. Cardoso et al. (2021) mencionan que la textura del suelo es uno de los factores que impactan la arquitectura de los nidos de hormigas y los hábitos de excavación. En este sentido, se ha documentado que *L. apiculatum* selecciona suelos (además de ciertos materiales vegetales) con propiedades texturales de 50 a 70 % de arena, 10 a 35 % de limo, 15 a 20 % de arcilla y 26 a 31 % de contenido de materia orgánica para la construcción de la trabécula (Ramos-Elorduy et al., 1984).

Los suelos con mayor presencia en el área de estudio fueron leptosol éutrico, leptosol cambisol, regosol calcárico y luvisol crómico (INEGI, 2014b). Este resultado es similar a lo reportado por Lara-Juárez et al. (2015), quienes identificaron a leptosol, feozem y regosol como las unidades de suelo que ocupan la mayor área en MC, MDM, MDR, chaparral, bosque de encino, bosque de pino y bosque de pino-encino con nidos de *L. apiculatum* distribuidos en el Altiplano potosino. Los leptosoles éutricos (saturación alta en la mayor parte del perfil) y cambisol (poco desarrollado, intermedio entre otras unidades de suelo) son suelos pocos profundos (<25 cm) y de pedregosidad alta (Palma-López et al., 2017). Los tipos leptosol, regosol y luvisol son de textura media que se caracterizan por ser moderadamente compactos con presencia importante de agregados. Es posible que estas propiedades faciliten la construcción de cámaras, galerías y túneles, disminuyan el esfuerzo de remoción de tierra y escombros, y brinden estabilidad en toda la arquitectura del nido de *L. apiculatum* (Lara-Juárez et al. (2015).

Conclusiones

En el matorral crassicaule existen 4.8 nidos·ha⁻¹, mientras que en el matorral desértico micrófilo y matorral desértico rosetófilo se encontraron 2.2 y 2.3 nidos·ha⁻¹, respectivamente, lo que demuestra que la densidad de nidos es heterogénea por tipo de vegetación. La dirección de la pendiente, cobertura rocosa, suelo desnudo y el tipo de suelo (Leptosol éutrico + Leptosol lítico [textura media]) son variables asociadas con la presencia de nidos; el análisis canónico de correspondencias mostró correlación débil con agaves. En esta investigación se identificaron algunas de las condiciones que deben reunir los sitios para el establecimiento y desarrollo del ciclo de vida de nidos y contribuir con su aprovechamiento sustentable. Con el conocimiento actual del hábitat de *L. apiculatum* se pueden dirigir investigaciones para establecer nidos artificiales en las áreas de distribución de la especie, en Unidades de Manejo para la Conservación de Vida Silvestre e incluso en predios e instalaciones que manejan vida silvestre.

- unidades de la Policía Nacional de Colombia. *Biomédica*, 39(1), 19–34. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v39i1.4475>
- Canfield, R. H. (1941). Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry*, 39(4), 388–394. <https://doi.org/10.1093/jof/39.4.388>
- Cardoso, D. C., Cristiano, M. P., Borges-Silva, A. B., & Carneiro, M. A. A. (2021). Could soil granulometry and permeability drive the occurrence of the dune-dwelling ants from the genus *Mycetophylax*? *Insectes Sociaux*, 68(2–3), 181–189. <https://doi.org/10.1007/s00040-021-00812-w>
- Cedeño, A., Merida, T., & Zegarra, J. (1999). Ant gardens of Surumoni, Venezuela. *Selbyana*, 20(1), 125–132. <http://www.jstor.org/stable/41760015>
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). (2017). *Red de estaciones climatológicas por estación*. <http://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica>
- Cruz-Labana, J. D., Crosby-Galván, M. M., Delgado-Alvarado, A., Alcántara-Carbajal, J. L., Cuca-García, J. M., & Tarango-Arámbula, L. A. (2018). Nutritional content of *Liometopum apiculatum* Mayr larvae ("escamoles") by vegetation type in north-central Mexico. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 21(4), 1239–1245. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2018.09.008>
- Cruz-Labana, J. D., Tarango-Arámbula, L. A., Alcántara-Carbajal, J. L., Pimentel-López, J., Ugalde-Lezama, S., Ramírez-Valverde, G., & Méndez-Gallegos, S. J. (2014). Habitat use by the "escamolera" ant (*Liometopum apiculatum* Mayr) in central Mexico. *Agrociencia*, 48(6), 569–582. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952014000600001
- Environmental System Research Institute (ESRI). (2017). *ArcGIS desktop: Release 10.5.1*. <https://support.esri.com/en-us/patches-updates/2017/arcgis-10-5-1-desktop-engine-server-spatial-analyst-int-7551>
- Figueroa-Sandoval, B., Ugalde-Lezama, S., Pineda-Pérez, F. E., Ramírez-Valverde, G., Figueroa Rodríguez, K., & Tarango-Arámbula, L. A. (2018). Producción de la hormiga escamolera (*Liometopum apiculatum* Mayr 1870) y su hábitat en el altiplano potosino-zacatecano, México. *Agricultura, Sociedad y Desarrollo*, 15(2), 235–245. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-54722018000200235&lng=es&tlng=es
- García-García, J. A., Reding-Bernal, A., & López-Alvarenga, J. C. (2013). Cálculo del tamaño de la muestra en investigación en educación médica. *Investigación en Educación Médica*, 2(8), 217–224. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-50572013000400007&lng=es&tlng=es
- Guimarães, I. C., Pereira, M. C., Batista, N. R., Rodrigues, C. A. P., & Antonialli, W. F. J. (2018). The complex nest architecture of the Ponerinae ant *Odontomachus chelifer*. *PLoS ONE*, 13(1), e0189896. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189896>
- Halboth, F., & Roces, F. (2017). Underground anemotactic orientation in leaf-cutting ants: perception of airflow and experience-dependent choice of airflow direction during digging. *The Science of Nature*, 104, 82. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1504-2>
- Hernández-Roldan, E., Tarango-Arámbula, L. A., Ugalde-Lezama, S., & Hernández-Juárez, A., Cortez-Romero, C., Cruz-Miranda, Y., & Morales-Flores, F. J. (2017). Hábitat y densidad de nidos de la hormiga escamolera (*Liometopum apiculatum* Mayr)

Agradecimientos

Al Colegio de Postgraduados, Campus San Luis Potosí, por brindar las facilidades para el desarrollo de esta investigación. Al CONACYT por otorgar la beca núm. 391791. Al grupo de recolectores de escamoles, especialmente a C. Carlos Rivera y C. Margarito Alfaro por su colaboración en el desarrollo de esta investigación.

Fin de la versión en español

- en una UMA de Zacatecas, México. *Agroproductividad*, 10(5), 10–17. <https://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/1012>
- Hoey-Chamberlain, R., Rust, M. K., & Klotz, J. H. (2013). A review of the biology, ecology and behavior of velvety tree ants of North America. *Sociobiology*, 60(1), 1–10. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i1.1-10>
- Hunt, E. R., Kendall, C., Stanbury, E., Sendova-Franks, A. B., & Franks, N. R. (2018). Complementary landmarks facilitate ant navigation. *Behavioural Processes*, 157, 702–710. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.004>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2013). Conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación escala de 1: 250 000, serie V (capa unión) (2.ª ed.). Recursos Naturales. <https://www.inegi.org.mx/app/mapas/>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2014a). Conjunto de datos vectoriales de uso del suelo y vegetación escala 1:250 000, Serie V. <https://www.inegi.org.mx/app/mapas/>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2014b). Conjunto de datos vectorial edafológico escala 1: 250 00, serie II. Continuo Nacional. Recursos Naturales. <http://www.inegi.org.mx/app/mapas/>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2021). *Mapas de fisiografía*. <https://www.inegi.org.mx/temas/fisiografia/#Mapa>
- Kardol, P., De Deyn, G. B., Laliberté, E., Mariotte, P., & Hawkes, C. V. (2013). Biotic plant-soil feedbacks across temporal scales. *Journal of Ecology*, 101(2), 309–315. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12046>
- Kwapich, C. L., Valentini, G., & Hölldobler, B. (2018). The non-additive effects of body size on nest architecture in a polymorphic ant. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1753). <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0235>
- Lara-Juárez, P., Aguirre Rivera, J. R., Castillo Lara, P., & Reyes Agüero, J. A. (2015). Biología y aprovechamiento de la hormiga de escamoles, *Liometopum apiculatum* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 31(2), 251–264. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372015000200012&lng=es&tlng=es
- Lara-Juárez, P., Castillo-Lara, P., Tristán-Patiño, F. de M., Rendón-Huerta, J. A., & Aguirre-Rivera, J. R. (2016). Range site and condition effects on "escamoles" ant (*Liometopum apiculatum* Mayr) nest density. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales*

- y del Ambiente, 22(3), 285–302. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2015.04.016>
- Liang, J., Hua, S., Zeng, G., Yuan, Y., Lai, X., Li, X., Wu, H., Huang, L., & Yu, X. (2015). Application of weight method based on canonical correspondence analysis for assessment of Anatidae habitat suitability: A case study in East Dongting Lake, Middle China. *Ecological Engineering*, 77, 119–126. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.01.016>
- Melo-Ruiz, V., Sánchez-Herrera, K., Sandoval-Trujillo, H., Díaz-García, R., & Quirino-Barreda, T. (2016). Influence of environmental conditions on insect reproduction and chemical composition of escamoles (*Liometopum apiculatum* M.). *Journal of Insects as Food and Feed*, 2(1), 61–65. <https://doi.org/10.3920/JIFF2015.0093>
- Nobua-Behrmann, B. E., López de Casenave, J., Milesi, F. A., & Farji-Brener, A. (2017). Coexisting in harsh environments: temperature-based foraging patterns of two desert leafcutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Myrmecological News*, 25, 41–49. https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_025:041
- Palma-López, D. J., Zavala-Cruz, J., Bautista-Zúñiga, F., Morales-Garduza, M. A., López-Castañeda, A., Shirma-Torres, E. D., Sánchez-Hernández, R., Peña-Peña, A. J., & Tinal-Ortiz, S. (2017). Clasificación y cartografía de suelos del estado de Campeche, México, 10(12), 71–78. <https://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/40>
- Pielström, S., & Roces, F. (2014). Soil moisture and excavation behavior in the chaco leaf-cutting ant (*Atta vollenweideri*): Digging performance and prevention of water inflow into the nest. *PLoS ONE*, 9(4), e95658. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095658>
- Rafael-Valdez J., Tarango-Arámbula L. A., Ugalde-Lezama S., Cruz-Labana J. D., Clemente-Sánchez F., & Cadena-Iñiguez J. (2019). Amplitud forrajera de la hormiga escamolera (*Liometopum apiculatum* Mayr, Hymenoptera: Formicidae) en una zona semiárida del altiplano zacatecano. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 18(1), 5–19. <https://doi.org/10.5154/r.rchsza.2018.03.009>
- Rafael-Valdez, J. R., Tarango-Arambula, L. A., Ugalde-Lezama, S., Lozano-Cavazos, E. A., Ruiz-Vera, V. M., & Bravo-Vinaja, Á. (2017). Sustratos forrajeros y de anidación de la hormiga escamolera (*Liometopum apiculatum* Mayr, Hymenoptera: Formicidae) en Villa González Ortega, Zacatecas, México. *Agrociencia*, 51(7), 755–769. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30253291005>
- Ramos-Elorduy, J., Darchen, B., Flores, R. A., Sandoval, C. E., & Cuevas, C. S. (1986). Estructura del nido de *Liometopum occidentale* var. *luctuosum* manejo y cuidado de estos en los núcleos rurales de México de las especies productoras de escamol (*L. apiculatum* M. y *L. occidentale* var. *luctuosum* W.) (Hymenoptera-Formicidae). *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*, 57(2), 333–342.
- Ramos-Elorduy, J., Delage Darchen, B., Cuadriello Aguilar, J. I., Galindo Miranda, N., & Pino Moreno, J. M. (1984). Ciclo de vida y fundación de las sociedades de *Liometopum apiculatum* M. (Hymenoptera, Formicidae). *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Zoología*, 54(1), 161–176.
- Ríos-Casanova, L., Godínez-Álvarez, H., & Martínez, M. G. (2012). Remoción de semillas en hábitats transformados: *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) cinco especies de cactáceas del centro de México. *Sociobiology*, 59(1), 49–65. <https://doi.org/10.13102/sociobiología.v59i1.666>
- Römer, D., Halboth, F., Bollazzi, M., & Roces, F. (2018). Underground nest building: the effect of CO₂ on digging rates, soil transport and choice of a digging site in leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux*, 65, 305–313. <https://doi.org/10.1007/s00040-018-0615-x>
- Rosumek, F. B., Silveira, F. A. O., De S. Neves, F., Newton, N. P., Diniz, L., Oki, Y., & Cornelissen, T. (2009). Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, 160, 537–549. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x>
- Sondej, I., Domisch, T., Finér, L., & Czechowski, W. (2018). Wood ants in the Białowieża Forest and factors affecting their distribution. *Annales Zoologici Fennici*, 55(1-3), 103–114. <https://doi.org/10.5735/086.055.0110>
- Swanson, A. C., Schwendenmann, L., Allen, M. F., Aronson, E. L., Artavia-León, A., Dierick, D., Fernandez-Bou, A. S., Harmon, T. C., Murillo-Cruz, C., Oberbauer, S. F., Pinto-Tomás, A. A., Rundel, P. W., & Zelikova, T. J. (2019). Welcome to the Atta world: A framework for understanding the effects of leaf-cutter ants on ecosystem functions. *Functional Ecology*, 33(8), 1386–1399. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13319>
- Szewczyk, T. M., & McCain, C. M. (2018). Disentangling elevational richness: a multi-scale hierarchical Bayesian occupancy model of Colorado ant communities. *Ecography*, 42, 977–988. <https://doi.org/10.1111/ecog.04115>
- Wurst, S., Sonnemann, I., & Zaller, J. G. (2018). Soil macro-invertebrates: Their impact on plants and associated aboveground communities in temperate regions. In T. Ohgushi, S. Wurst, & S. N. Johnson (Eds.), *Aboveground-belowground community ecology* (pp. 175–200, vol. 234). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91614-9_8
- Zavala-Hurtado, J. A., & Jiménez, M. (2020). Diversity and uniqueness at its best: Vegetation of the Chihuahuan Desert. In M. Mandujano, I. Pisanty, & L. Eguiarte (Eds.), *Plant diversity and ecology in the Chihuahuan Desert. Cuatro Ciénegas basin: An endangered hyperdiverse oasis* (pp. 1–17). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-44963-6_1