



**Universidad Autónoma Metropolitana**  
*Iztapalapa*

**“Patrones de actividad de forrajeo de *Pogonomyrmex barbatus* en el valle  
semiárido intertropical de Zapotitlán Salinas, Puebla”**

TESIS

Que para tener el grado de  
Maestro en Biología

P R E S E N T A

Rafael Guzmán Mendoza

Diciembre de 2004



Casa abierta al tiempo

Universidad Autónoma Metropolitana

*Iztapalapa*

**“Patrones de actividad de forrajeo de *Pogonomyrmex barbatus* en el valle  
semiárido intertropical de Zapotitlán Salinas, Puebla”**

TESIS

Que para tener el grado de

Maestro en Biología

PRESENTA

Rafael Guzmán Mendoza



Diciembre de 2004

La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al  
Padrón de Postrados de Excelencia del CONACYT

El jurado designado por la  
**División de Ciencias Biológicas y de la Salud**  
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Rafael Guzmán Mendoza

El día 14 de Diciembre del año de 2004

*Comité Tutorial*

Tutor: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Asesor: Dr. Jorge Leonel León Cortés

Asesor: Dr. Santiago Zaragoza Caballero

Asesor: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Sinodal: Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses

A TODOS, los que hicieron posible este día, mi agradecimiento absoluto, siempre,  
por siempre...

A ustedes, ofrezco este trabajo como tributo al esfuerzo compartido, y lo que significó  
para mí el sueño que fue dialogar, al menos por un instante, con la vida...

*Uno a uno voy reuniendo tus cantos,*

*cual jades los voy engarzando,*

*con ellos hago un collar,*

*el oro de sus cuentas es resistente,*

*¡Adórnate con ellos!*

*Son tu riqueza en la región de las flores...*

*Son tu riqueza aquí sobre la Tierra...*

En la Tierra solo hemos venido a soñar y este sueño bien pronto se acaba; nuestro ser es  
como la yerba, nuestro corazón da flores, pero también muy pronto éstas se secan...

Tochihuitzin Coyolchiuhqui. (n. fines del s. XIV – m. mediados del s. XV). Fuente: nuestros poetas  
aztecas, Miguel León-Portilla.

## Resumen:

Fue estudiado el patrón de forrajeo de *Pogonomyrmex barbatus* en dos ambientes contrastantes en cuanto a diversidad y cobertura vegetal. Los resultados muestran que la amplitud de nicho trófico se ve afectado por una relación entre la abundancia y diversidad de los recursos disponibles en el hábitat, donde el mayor grado de amplitud no necesariamente corresponde con situaciones donde hay poca abundancia de recursos como lo señala la hipótesis del forrajeo óptimo. La dinámica de abundancia y diversidad de recursos fue diferente en cada sitio lo que apoya la idea de que los desiertos son ambientes muy heterogéneos a escalas espacio-temporales pequeñas. El amplio hábito alimenticio generalista de estas hormigas indica que están inmersas de manera intrincada dentro de la red trófica, asumiendo diferentes papeles ecológicos y siendo una vía importante en el flujo de energía de los ecosistemas terrestres.

## Abstract:

The foraging patterns of *Pogonomyrmex barbatus* were studied under conditions of high and low plant cover and diversity. Results showed that the trophic niche breadth is influenced by a relationship between abundance and diversity of available resources in the habitat. The highest observed niche breadth is not necessarily correlated with conditions of low resource abundance as the optimal foraging hypothesis states. The idea that deserts are highly heterogeneous environments at small spatial and temporal scales is supported by the observed differences in the dynamics of resources abundance and diversity among the studied sites. The broad generalist foraging habit of *P. barbatus* indicates that it is intricately embedded inside the desert trophic web. So, this species assumes different ecological roles, becoming an important pathway in the terrestrial ecosystems flux of energy.

## Índice general.

### **1) Introducción**

1.1) La heterogeneidad de los desiertos.....	10
1.2) Productividad primaria.....	11
1.3) La importancia de las hormigas en ambientes áridos.....	13
1.4) Estrategias de forrajeo en hormigas.....	15
1.5) El papel de <i>Pogonomyrmex barbatus</i> en los ambientes áridos.....	18

<b>2) Antecedentes y justificación.....</b>	<b>20</b>
---	-----------

<b>3) Hipótesis.....</b>	<b>22</b>
--------------------------	-----------

<b>4) Objetivos.....</b>	<b>23</b>
--------------------------	-----------

<b>5) Área de estudio.....</b>	<b>24</b>
--------------------------------	-----------

### **6) Métodos**

6.1) Caracterización del sistema	
A) sitios de observación.....	26
B) selección de las colonias.....	26
C) distribución espacial de las colonias.....	28
D) estimación de la abundancia de alimento.....	28
E) colección de referencia de semillas, flores y frutos.....	30
6.2) Análisis numérico de la caracterización del sistema	
A) sitios de observación.....	30
B) selección de las colonias.....	31
C) distribución espacial de las colonias.....	31
D) estimación de la abundancia de alimento.....	33

6.3) Observaciones de la actividad de <i>Pogonomyrmex barbatus</i>	
A) intensidad de forrajeo .....	35
B) utilización de recursos .....	36
C) distancia y orientación de forrajeo .....	37
6.4) Análisis numérico de la actividad de <i>Pogonomyrmex barbatus</i>	
A) intensidad de forrajeo .....	38
B) utilización de recursos .....	38
C) distancias de forrajeo.....	42
D) orientaciones de forrajeo .....	42

## 7) Resultados

7.1) Caracterización del sistema	
A) sitios de observación .....	43
B) selección de las colonias .....	45
C) distancia entre las colonias .....	47
D) abundancia de alimento .....	48
** estimación de la abundancia de alimento dentro de los sitios (el Jardín y el Llano)	
* El Jardín.....	51
* El Llano.....	53
** estimación de la abundancia de alimento dentro de las estaciones (Lluvias y secas)	
* Lluvias.....	54
* Secas.....	56
** diversidad de recursos dentro de los sitios (Jardín-Llano) .....	58
** diversidad de recursos dentro de las estaciones (Lluvias-Secas) .....	59

7.2) Observaciones de la actividad de <i>Pogonomyrmex barbatus</i>	
A) intensidad de forrajeo .....	61
B) utilización de recursos .....	63
** Comparación de la utilización y preferencias de recursos entre las estaciones (Lluvias-Secas)	
* Lluvias .....	64
* Secas .....	68
C) distancias de forrajeo .....	72
D) orientaciones de forrajeo .....	74
<b>8) Discusión y conclusión</b>	
8.1) Caracterización del sistema	
A) sitios de observación, abundancia y diversidad de recursos .....	77
B) selección y distancia entre colonias.....	79
8.2) Actividad de <i>Pogonomyrmex barbatus</i>	
A) intensidad de forrajeo .....	82
B) utilización y preferencias de recursos .....	85
C) distancias y orientaciones de forrajeo .....	89
8.3) Consideraciones finales.....	92
<b>9) Bibliografía.....</b>	<b>95</b>
<b>10) Apéndice.....</b>	<b>107</b>

## **1) Introducción.**

### **1.1) *La heterogeneidad de los desiertos.***

Intrínsecamente, los ecosistemas no son homogéneos, y tanto los organismos como los recursos, están distribuidos heterogéneamente en el espacio y el tiempo (Wilby & Shachak 2000). En los desiertos, esta heterogeneidad espacio-temporal se debe a la limitada, esporádica e impredecible precipitación (Noy-Meir 1973, Whitford 1975), a las características edáficas y a las marcadas fluctuaciones en la temperatura (Ayyad 1981), entre otros factores.

En general las zonas áridas son descritas como ambientes extremos, por el estrés hídrico y la limitación estacional de recursos, donde la pérdida anual de agua por evapotranspiración, puede exceder a la obtenida por precipitación, promoviendo que la productividad primaria esté por debajo tres ordenes de la magnitud de otros ecosistemas (Polis 1991a). Esto favorece la idea de que los desiertos son sistemas simples, marcados por su escasa diversidad, expresada no sólo en el número de especies, sino también en la cantidad de interrelaciones bióticas.

Sin embargo, la variabilidad espacio-temporal, en el marco de la austeridad ambiental de las tierras áridas, tiene una importancia significativa, debido a que ligeras irregularidades en un componente del ecosistema, como la precipitación, propician variaciones remarcadas en otros, creando distintos microhábitats (Ayyad 1981, Wilby & Shachak 2000); por ejemplo, factores edáficos como diferencias en la erosión, patrones de drenaje, composición del sustrato, viento, e influencias biológicas (como la construcción de nidos por parte de las hormigas, Farji-Brener

1992), pueden ocasionar que la distribución de los nutrientes sea fragmentada (Polis 1991a), afectando drásticamente la distribución y abundancia de las plantas, la productividad, la composición y abundancia de los consumidores primarios y de sus depredadores (Polis 1991a).

### **1.2 ) Productividad primaria.**

La productividad primaria puede ser definida como la cantidad de energía que es fijada por los productores primarios (plantas), disponible para el desarrollo de un ecosistema (Fukami & Morin 2003). Generalmente la diversidad se ha correlacionado con los procesos que determinan la productividad (por ejemplo, la producción vegetal, la descomposición, la lixiviación de nutrientes, y el transporte o pérdida de materia) (Naeem *et al.* 1999), de forma que, a mayor diversidad vegetal se conduce a una mayor productividad (Naeem *et al.* 1995, Tilman *et al.* 2001, Loreau *et al.* 2001).

Sin embargo, debido a que esta consideración se basa en estudios experimentales y de campo que involucran manipulación deliberada de los niveles de diversidad, simplificación de las escalas temporales y espaciales, y que además están sujetos a un sesgo por muestreo, se contraponen a la observación que señala una relación no lineal entre estas dos variables (Schowalter 2000, Loreau *et al.* 2001, Fukami & Morin 2003, Gessner *et al.* 2004).

Otros trabajos han demostrado que, en la naturaleza, es posible encontrar más de un tipo de relación entre diversidad y productividad. Por ejemplo, Fukami & Morin (2003), señalan varios tipos de funciones que pueden tener aproximaciones a la normal, cóncava, lineal positiva, negativa, y no significativa, donde ninguno de

estos patrones predomina. Así mismo, las causas de ésta variación en la relación pueden incluir una amplia gama de factores como la influencia del disturbio, los consumidores, la escala espacial, la secuencia del ensamble y, por lo tanto, la composición de las comunidades, y finalmente, la heterogeneidad temporal y espacial del hábitat (Polis & Strong 1996, Aguilar & Sala 1999, Naeem *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Fukami & Morin 2003, Benton *et al.* 2003, Cardinale *et al.* 2004). Es así que el tratar de entender la relación entre la diversidad de especies y la productividad primaria, se establece como un desafío para la investigación ecológica (Fukami & Morin 2003, Cardinale *et al.* 2004).

En zonas áridas, la productividad primaria ocurre en pulsos, como consecuencia de los patrones estacionales de lluvia (Noy-Meir 1973), y es espacialmente variable, ya que el agua es redistribuida desigualmente dentro del paisaje (Whitford 1975, Yair & Danin 1980, Yair & Shachak 1982). Ésta redistribución del agua, además de la escasez y el carácter azaroso de la precipitación, ocasiona que, en comparación con otros ecosistemas, los desiertos presenten tres ordenes de magnitud por debajo de la productividad observada en otros sistemas (Polis 1991a). Sin embargo, la evidencia indica que los desiertos son sitios sorprendentemente diversos en algunos taxa, con una fuerte heterogeneidad espacio-temporal y una variedad de interacciones bióticas que son a su vez factores que promueven la complejidad (Polis 1991a, Aguilar & Sala 1999).

Un indicador de productividad, en términos de energía disponible, es la abundancia de recursos. Los organismos modifican sus conductas alimenticias en función de la disponibilidad de alimento en el ambiente. Se ha reportado, por

ejemplo, que en situaciones de escasez, las especies tienen un grado de coincidencia importante en la dieta y podrían competir por alimento (Hilderbrand & Kershner 2004). Contrariamente, la especialización ocurre en una situación de abundancia de alimento (Pulliman & Brand 1975, Davidson 1977a 1977b, Begon *et al.* 1996).

Por otro lado, se ha observado que después de perturbaciones intensas, las especies de hábitos generalistas, son las más exitosas durante los primeros estadios de recolonización, y posteriormente, las especialistas (como los detritívoros, insectívoros y herbívoros) llegan a ser más importantes en el ecosistema (De Merona *et al.* 2003).

### **1.3) Importancia de las hormigas en ambientes áridos.**

A pesar de que las zonas áridas han sido consideradas sitios con poca diversidad de hormigas, trabajos recientes han demostrado que existe una sorprendente diversidad y abundancia (Mackay 1991, Rojas & Fragoso 2000, Herrera-Fuentes *et al.* Datos no publicados), donde es posible reconocer una gran variedad de interacciones y hábitos tróficos (por ejemplo, hormigas nectarívoras, depredadoras, fungívoras etc.), que pueden cambiar a través del tiempo.

Sin embargo, la mayoría de los trabajos relacionados con hormigas del desierto, se han enfocado a las granívoras (Rojas & Fragoso 2000), contrariamente a que por el número de especies que representan, y por las interacciones que establecen con otros grupos, puede haber una múltiple cantidad de vías por las

cuales las hormigas afecten los procesos del ecosistema, tales como el reciclaje y la redistribución de nutrientes (Bestelmeyer & Wiens 2003).

Las hormigas, también pueden modificar el ambiente, a través de la fijación de elementos como el nitrógeno (N) y el Fósforo (P), que obtienen a partir de animales muertos, y que son escasos para las plantas del desierto (Bestelmeyer & Wiens 2003), de ésta manera, la actividad detritívora y carroñera junto con la construcción de nidos, pueden modificar las condiciones del suelo promoviendo el crecimiento de las plantas (Farji-Brener 1992, Bestelmeyer & Wiens 2003).

Con la información que se tiene acerca de la actividad granívora y folívora de las hormigas dentro de zonas áridas, se ha establecido que ejercen una influencia importante sobre la distribución, la abundancia y la composición de las comunidades vegetales, y podrían también, ejercer un impacto considerable sobre la productividad primaria de los desiertos, además de afectar la coexistencia entre poblaciones de granívoros (Whitford 1978, Reichman 1979, Hölldobler & Wilson 1990, Zavala-Hurtado *et al.* 2000).

Por otro lado, Hölldobler & Wilson (1990), han destacado varias características en los hábitos de forrajeo, que hacen de las hormigas, organismos exitosos dentro de estos ambientes extremos. Por ejemplo, señalan el caso de colonias de *Veromessor pergandei* en el valle de Coachella en California, que sobrevivieron a 12 años consecutivos de sequía. Las causas de su éxito fue el almacenamiento de grandes cantidades de semillas, y su capacidad de alimentarse completamente de esta fuente de alimento, sin la utilización de otras fuentes alimenticias como insectos o néctar. Ésta especie granívora característica de zonas áridas, debe su éxito a la flexibilidad

de sus estrategias de forrajeo. Primero, se alimenta de grandes cantidades de semillas. Segundo, modifica sus patrones de búsqueda, de individual a columnas, cuando el alimento cambia de baja a alta densidad, respectivamente. Tercero, rotan sus columnas alrededor de la entrada del nido, por lo que repetidamente, se encuentran en nuevos parches que incrementan las zonas de forrajeo dentro de escalas cortas de tiempo. En el último lugar, son capaces de cambiar sus preferencias y obtener semillas menos deseables y otros materiales de origen vegetal, tales como partes florales, hojas y tallos, cuando las semillas deseables son escasas (Hölldobler & Wilson 1990).

#### **1.4) Estrategias de forrajeo en Hormigas.**

Las hormigas son organismos omnívoros importantes en los ecosistemas terrestres. El alimento así como su disponibilidad, heterogeneidad espacio-temporal, densidad, índice de renovación y tipo (Bernstein 1975, Wilby & Shachak 2000, Sanders & Gordon 2003), pueden determinar la estructura de sus comunidades, sobre todo en lugares de baja productividad, o en aquellos sitios donde existen marcadas fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos, como es el caso de los desiertos (Polis 1991a).

Los patrones de búsqueda de alimento, se ven afectados tanto por factores intrínsecos de las colonias de hormigas (el número de individuos; el índice individual de encuentro de alimento; el cambio en el nivel de necesidad de recursos; la edad e índice de sobrevivencia de las colonias etc.; Gordon 1991, MacMahon *et al.* 2000, Waxman 2002), como por factores externos que promueven la variación temporal, y

su efecto sobre la búsqueda de alimento (por ejemplo la distribución, la densidad, la calidad y tamaño del alimento, y las interacciones interespecíficas con otros organismos; Bernstein 1975, Gordon 1991, Sanders & Gordon 2003).

Se han reconocido dos formas de forrajeo: (I) individual, donde las obreras salen del nido y regresan con alimento en forma solitaria, se presenta cuando el alimento se encuentra en baja densidad; y (II) en grupos, donde las obreras forrajean y regresan al nido en columnas, utilizando éste tipo de conducta cuando el alimento se encuentra en alta densidad, (Hölldobler & Wilson 1990, Mackay 1991, MacMahon *et al.* 2000).

Sin embargo, hay otras clasificaciones más puntuales, como la propuesta por Oster & Wilson (1978 en González-Espinoza 1984), y la planteada por Hölldobler & Wilson (1990). La primera, consiste en clasificar las estrategias en búsquedas solitarias y reclutamiento, cuando el peso del recurso excede la capacidad de acarreo; y el establecimiento de vías troncales con feromonas, que guían a las hormigas hasta el sitio de forrajeo donde la búsqueda es individual. La segunda, reúne los elementos más útiles de todas las clasificaciones de forrajeo propuestas, dividiendo, las conductas relacionadas con la búsqueda de alimento (como el reclutamiento, la persistencia al sitio, la rotación, la obtención de recursos, el marcaje con feromonas, etc.) en tres categorías-estado, que corresponden a la cacería, la obtención o recuperación de alimento y la defensa. Cada una de éstas, a su vez, cuanta con subcategorías. La combinación resultante, da un total de 48 posibles técnicas de forrajeo dentro del marco de las tres categorías-estado. De acuerdo a esta clasificación, se puede hacer la descripción de la conducta de especies

individuales, y es posible encontrar los extremos, desde forrajeras completamente solitarias y depredadoras especializadas, hasta forrajeras que cazan en grupo, que obtienen presas grandes, y que tienen hormigas con tareas especiales (Hölldobler & Wilson 1990).

Las estrategias de forrajeo pueden ser una forma de evitar encuentros agresivos con colonias vecinas, como ha sido reportado para *Atta cephalotes*, donde las columnas de forrajeo toman direcciones contrarias a las colonias vecinas, y la exploración del terreno en búsqueda de alimento se lleva a cabo al final de estas columnas, disminuyendo la frecuencia de encuentros agresivos (Farji-Brener & Sierra 1998). También, pueden ser consecuencia de la longevidad de las colonias como sucede con *Acromyrmex octospinosus*, que es una especie de vida corta, de poblaciones pequeñas y errantes cuyo hábito de forrajeo es intenso en áreas muy cercanas a la colonia, por lo que hay una presión natural menor por conservar los recursos dentro de sus territorios (Therrien & McNeil 1990 en Farji-Brener & Sierra 1998).

Estas respuestas diferenciales conducen a la variación del resultado de la competencia, y promueven la coexistencia entre especies. Sanders & Gordon (2003), demostraron que la conducta de forrajeo está fuertemente afectada por la competencia entre *Aphaenogaster cockerelli* y dos especies de *Myrmecocystus* (*M. depilis* y *M. mimicus*), debido a que *A. cockerelli* cambió sus preferencias alimenticias (proteínas de origen vegetal) a colecta de semillas, cuando sus competidoras *M. depilis* y *M. mimicus* estuvieron temporalmente excluidas. Davidson (1977b) por su parte, registra que las hormigas al especializarse sobre diferentes densidades de

semillas y otros objetos al forrajear en columnas (cuando el alimento es más denso), o individualmente (cuando el alimento está en baja densidad), se promueve la división de nicho, y la coexistencia entre especies que son similares en algunos aspectos ecológicos, como en el hábito alimenticio, a través de la forma en como responden a la distribución de sus fuentes de alimento (Hölldobler & Wilson 1990).

De acuerdo con Mackay (1991) y Gordon (1991), éstas estrategias, así como la flexibilidad conductual, tienen consecuencias sobre parámetros ecológicos de las colonias tales como la sobrevivencia, la reproducción, el crecimiento, etc. De esta forma, es posible establecer una relación entre las estrategias y la calidad del hábitat; por ejemplo, los hábitats subóptimos no poseen los recursos necesarios para permitir que las hormigas busquen alimento en grupo, debido al elevado costo energético que esto representa para los organismos, y la posible mortandad causada por la depredación (Mackay 1991). Sin embargo, esta explicación se contrapone a lo que sugieren otros autores (por ejemplo Bernstein 1975), donde el forrajeo en grupo es común bajo condiciones de escasez de alimento, como ha sido observado en *Veromessor pergandei* y en algunas especies de *Pogonomyrmex* (*P. barbatus* y *P. rugosus*) (González-Espinosa 1984).

### **1.5) El papel de *Pogonomyrmex barbatus* en los ambientes áridos.**

Las hormigas granívoras son elementos dominantes en los desiertos, pastizales secos y en las regiones tropicales del mundo, y pueden constituir más de la mitad de las colonias de hormigas en algunas localidades, como en el desierto de Namibia (Hölldobler & Wilson 1990). La mitad de las especies de hormigas granívoras del

mundo pertenecen a *Pogonomyrmex*, un género con 60 especies distribuidas en todo el continente americano, con una longevidad que va de los 15 a 50 años (MacMahon *et al.* 2000). Aunque son especies generalistas, capaces de responder rápidamente a las variaciones en la abundancia de alimento de acuerdo con la estacionalidad, ajustando la intensidad de reclutamiento en función de la disponibilidad y calidad del alimento (González-Espinosa 1984), las semillas son un recurso importante en la dieta. Por ejemplo, *P. barbatus* es una cosechadora de semillas abundante pero escasa en el forrajeo de otro tipo de recursos (Sanders & Gordon 2003).

Se ha calculado que en una hectárea de terreno puede registrarse una densidad de 180,000 hormigas rojas forrajeando (Whitford 1978), y dado que las semillas son parte fundamental de su alimentación, las convierte en un factor primordial en la dinámica de la comunidad de plantas, al modificar la abundancia y composición de las especies vegetales, así como la distribución espacial de las semillas (Quintana-Ascencio & González-Espinoza 1990, Mull & MacMahon 1997, Wilby & Shachak 2000).

Las hormigas del género *Pogonomyrmex* ofrecen muchas posibilidades para realizar estudios ecológicos, primero porque son habitantes típicos de zonas áridas (De Vita 1979, Quintana-Ascencio & González-Espinoza 1990, MacMahon *et al.* 2000), donde la configuración de la vegetación es relativamente simple, facilitando la observación de las hormigas. Por otro lado, son hormigas conspicuas, numerosas y a menudo restringidas a forrajear en el suelo, lo que facilita su identificación y seguimiento, además, es difícil que su conducta se altere ante la presencia de un observador (De Vita 1979).

En particular, *P. barbatus* puede cambiar su modo de forrajeo en grupo a individual, según la abundancia de semillas, lo que les permite aprovechar una amplia gama de densidades del recurso y obtener una cosecha máxima durante los restringidos periodos de actividad de recolección, que en algunos casos, pueden ser de 6 a 7 meses por año (Quintana-Ascencio & González-Espinoza 1990).

## **2) Antecedentes y justificación.**

Muchos de los estudios enfocados a las comunidades de hormigas se han orientado a las relaciones existentes con los componentes de las comunidades vegetales (mutualismo, efectos sobre la vegetación, depredación de semillas, etc.; Rico-Gray *et al.* 1998a; Hughes & Westoby 1990; Whitford 1978; MacMahon *et al.* 2000). Más aún, las hormigas han sido empleadas como indicadores de calidad del hábitat, al relacionarlas con ambientes en distintos estados de perturbación y sucesión, así como modelos de trabajo para explorar el valor de la biodiversidad (Whitford 1978; Ambrecht & Ulloa 1999).

Por otro lado, considerando que los ambientes áridos son complejos en sus relaciones tróficas, ya que hay pocos consumidores especialistas, y muchos generalistas, como las hormigas que son omnívoros importantes (Polis 1991a, Mackay 1991, Rojas & Fragoso 2000), es relevante preguntar si realmente la dinámica de sus poblaciones, se ve afectada por factores bióticos como la productividad primaria, que ha sido considerada como uno de los principales elementos que parecen determinar la forma en cómo se estructuran las comunidades (Polis 1991a).

En este sentido, las hormigas representan un sistema idóneo, dada su diversidad, dominancia, biomasa, hábitos alimenticios, número de especies identificadas, fácil manejo, sensibilidad a cambios ambientales, y por sus funciones dentro de los ecosistemas, entre las que se encuentran simbiosis que mantienen con cerca de 465 especies de plantas de 52 familias, y con varios grupos de artrópodos (áfidos, orugas, arañas, colémbolos, escarabajos, moscas, saltamontes, hormigas, etc.). La mayoría de éstas relaciones simbióticas, son del tipo mutualista (Alonso & Agosti 2000, Schultz & McGlynn 2000).

Las hormigas, también son dispersoras y consumidoras importantes de semillas, herbívoras, fungívoras y depredadoras incluso de otras hormigas (Schultz & McGlynn 2000). Todas éstas características, junto con la variación temporal que exhiben sus especies, las señala como elementos clave en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Alonso & Agosti 2000; Kaspari *et al.* 2000, Lindsey & Skinner 2001).

En los desiertos, a pesar de que se presentan relativamente pocas especies de hormigas, en comparación con otros ambientes como las selvas, corresponden a un grupo taxonómico (Formicidae) relativamente abundante (Rojas & Fragoso 2000), capaz de ejercer una influencia importante sobre los procesos del ecosistema a través de su actividad destacadamente omnívora (Hölldobler & Wilson 1990).

El objetivo principal de este trabajo, es observar cómo las estrategias de forrajeo en *Pogonomyrmex barbatus* pueden ser afectadas por la productividad del ambiente. No obstante, se espera que también pueda brindar una interpretación sobre cómo la depredación, la humedad, la distribución de las colonias y las

interacciones intra e interespecíficas, afectan tales estrategias (MacMahon *et al.* 2000).

Entre los trabajos que se han realizado sobre hormigas en los últimos años dentro de zonas áridas mexicanas, se encuentran estudios sobre la variación estacional y la riqueza de interacciones planta-hormiga en el Valle de Zapotitlán Salinas (Rico-Gray *et al.* 1998b); la dinámica y composición de la comunidad de hormigas en el desierto de Sonora y el Chihuahuense (Bestelmeyer & Schooley 1999; Rojas & Fragoso 2000); la influencia de la actividad de las hormigas sobre la comunidad vegetal en Zapotitlán Salinas (Zavala-Hurtado *et al.* 2000); y la comparación de la riqueza específica y los gremios alimentarios de las hormigas en San Rafael Coxcatlán, una zona ubicada dentro del Valle de Tehuacan, con otras zonas áridas (Ríos-Casanova *et al.* 2004).

Lo anterior resalta el hecho de que hay poco registrado para hormigas, y no hay trabajos con ésta línea de investigación, donde se pretende observar la conducta de forrajeo en relación con la productividad del hábitat. Así, se plantea la pregunta: ¿Cómo está relacionado el espectro trófico de *Pogonomyrmex barbatus* con la productividad del hábitat en una zona semiárida?.

### **3) Hipótesis.**

La productividad puede ser entendida en términos de biodiversidad vegetal y precipitación, lo cual se hace más evidente cuando se manejan grandes escalas geográficas que nos permiten comparar ecosistemas completos. En este sentido, un ecosistema productivamente rico podría estar representado por una selva alta

perennifolia, en tanto que uno relativamente pobre, por un desierto. Por otro lado, se ha planteado en varios estudios sobre hormigas, una relación directa entre diversidad y abundancia de alimento (Davidson 1977a; Davidson 1977b; Brown *et al.* 1979; Polis 1991a; MacMahon *et al.* 2000). A partir de lo anterior, es posible entonces establecer una relación directa entre diversidad, productividad y abundancia de recursos, por lo que la hipótesis que se plantea es la siguiente:

*Hipótesis:*

Si la productividad de un hábitat determinado es relativamente alta, se observarán hábitos alimenticios específicos en *P. barbatus*. Por el contrario, si el hábitat tiene baja productividad, los hábitos alimenticios de esta especie tenderán a ser más generalistas. La diferencia entre hábitat con alta y baja productividad para este trabajo, se define en función de la diversidad vegetal y abundancia de alimento.

**4) Objetivos:**

*Objetivo general:*

Comparar el espectro trófico de *Pogonomyrmex barbatus* bajo condiciones contrastantes de productividad del hábitat, en la región del valle de Zapotitlán, Puebla.

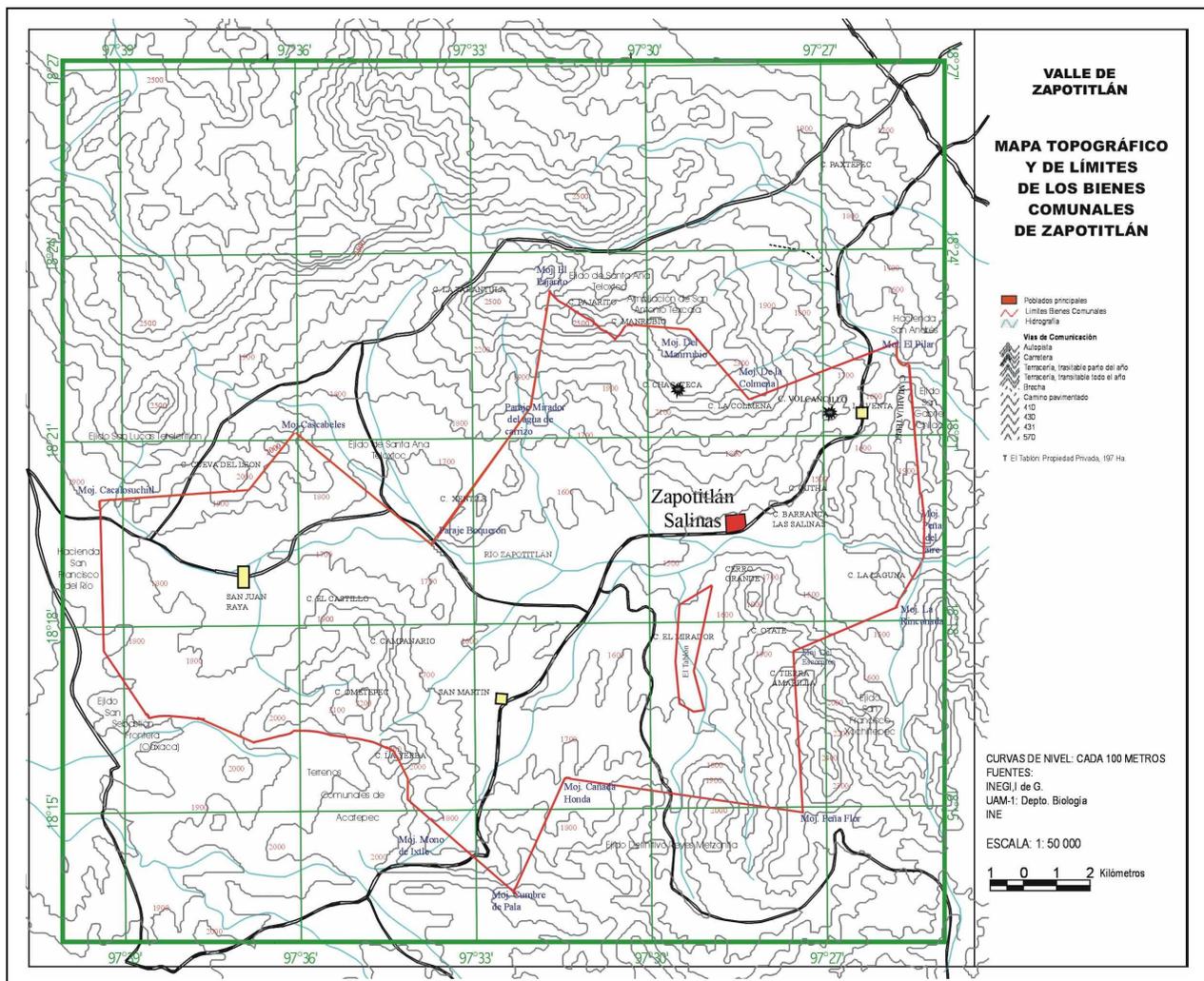
*Objetivos particulares:*

- 1) Analizar los patrones de forrajeo en dos sitios diferentes en cuanto a diversidad vegetal.
- 2) Caracterizar las estrategias de utilización de los recursos por parte de las colonias observadas.

## 5) Área de estudio.

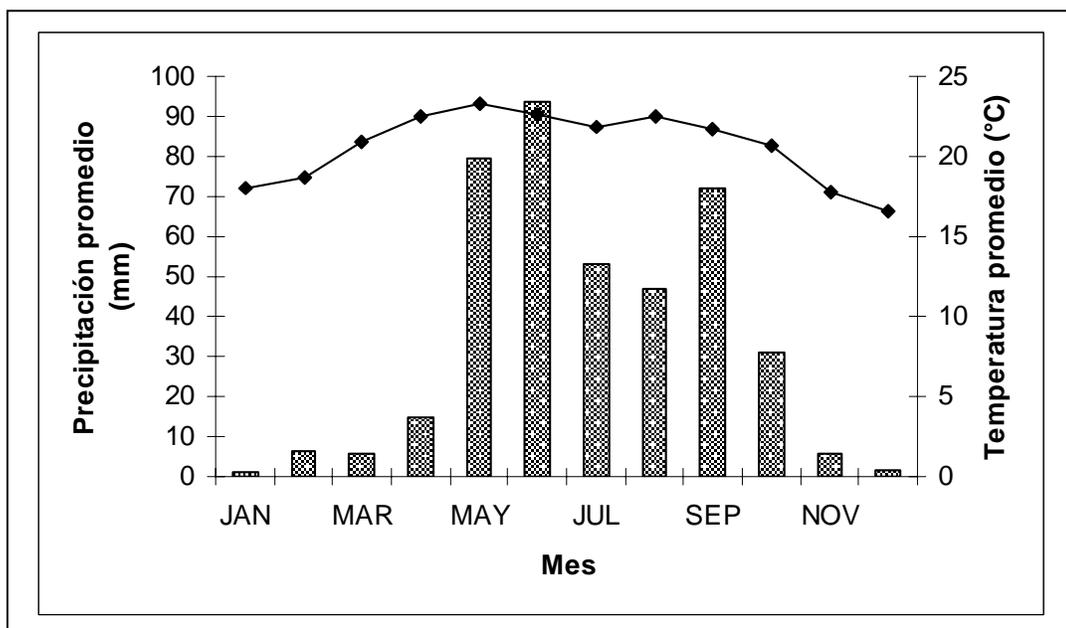
El valle de Zapotitlán tiene una superficie de 413.89 km<sup>2</sup>, con un rango altitudinal que va de los 1280 a los 2720 msnm, y corresponde a una subcuenca (cuenca local) del Valle de Tehuacan, ubicada en el límite SO (18° 11' y 18° 25' de latitud Norte, 97° 39' y 97° 22' de longitud Oeste), en el estado de Puebla (Figura 1).

Figura 1. Mapa del Valle de Zapotitlán, Salinas.



El clima es seco con un periodo de lluvias que se extiende de Mayo a Octubre con dos picos, uno en Junio y el otro en Septiembre, dejando la temporada seca en los meses de Noviembre a Abril (Figura 2). La temperatura media anual es de 18 a 22° C y una precipitación media anual de alrededor de 400 mm/año (Zavala-Hurtado *et al.* 1996, Rico-Gray *et al.* 1998b) (Figura 2). Esta condición de aridez, es provocada por la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental que intercepta la humedad de los vientos que provienen del Golfo de México (Zavala-Hurtado 1982); la vegetación es matorral xerófilo de acuerdo con Rzedowski (1978), pudiéndose reconocer diferentes modalidades fisonómicas de acuerdo a variaciones en las condiciones medioambientales locales que se expresan en diferentes arreglos en la vegetación (Zavala-Hurtado 1982).

Figura 2. Patrones de variación en la precipitación y temperatura media anual para el área de estudio. Datos tomados a partir de 1980 hasta 1993, en la estación meteorológica de Zapotitlán Salinas, Puebla.



## **6 Métodos.**

### **6.1) Caracterización del sistema.**

#### **A) Sitios de observación.**

Dentro del área de influencia del Jardín Botánico “Helia Bravo” del Valle de Zapotitlán, se eligieron dos sitios contrastantes en cuanto a cobertura y diversidad vegetal. “El Jardín” es un lugar con mayor cobertura y diversidad vegetal comparado con “El Llano”, que se encuentra en una zona altamente erosionada (Apéndice).

Por otro lado, el Jardín tiene una altitud promedio de 1526.4 msnm y se encuentra a 18° 19' N y 97° 27' O, mientras que en el Llano la altitud promedio es de 1446.6 msnm, y las coordenadas son 18° 19' N y 97° 27' O.

La distancia lineal entre ellos fue estimada con un GPS en 600 m, aunque para llegar a cualquiera de los sitios de estudio era necesario atravesar un cerro. Con el objetivo de comparar la cobertura y la composición de la comunidad vegetal de los sitios, se instalaron dos transectos de 50 m en cada lugar. Para estimar la cobertura se midió la longitud de la copa de cada individuo interceptada por líneas de 50m. Además se contó el número de individuos de cada especie registrada y se evaluó la similitud entre ambos sitios mediante el índice de Renkonen (1938 en Krebs 1999).

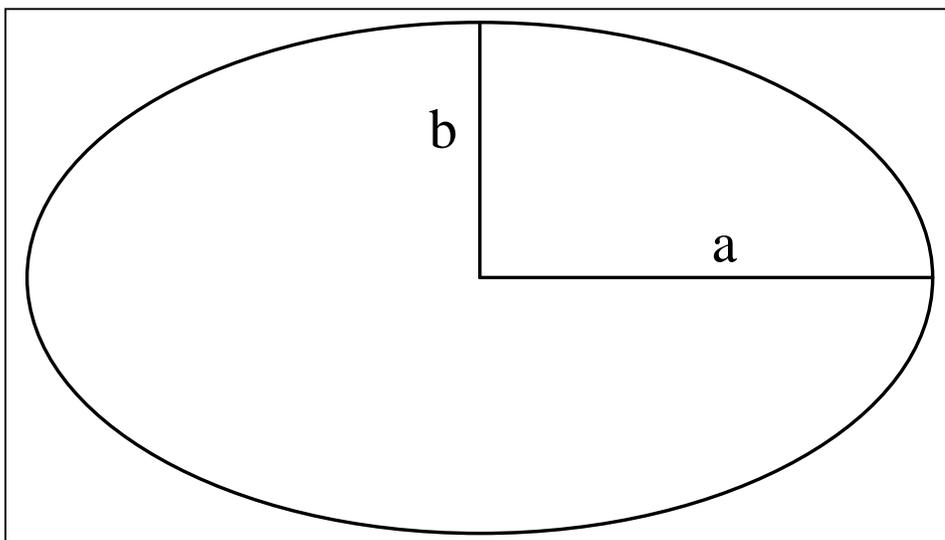
#### **B) Selección de las colonias.**

Fueron seleccionados 22 hormigueros de *Pogonomyrmex barbatus* (11 en cada sitio). Debido a que el tamaño y edad de los hormigueros pueden afectar la conducta de los individuos que forman la colonia, se trató de seleccionar hormigueros similares en estos parámetros.

Para esto se calculó el área del disco que forman las colonias conforme crecen, considerando una forma elíptica (Figura 3), el área de las colonias se comparó con una prueba de *t*-student para muestras independientes. La medición se realizó considerando dos ejes, y utilizando una cinta métrica colocando un extremo en el borde del disco hasta el siguiente borde en línea recta para cada eje perpendicular uno de otro (Figura 3).

La razón de emplear este procedimiento fue que estudios previos, reportan una correlación positiva entre el área del disco con la edad de las colonias (Gordon 1991, Mull & MacMahon 1997, MacMahon *et al.* 2000).

Figura 3. Diagrama de una elipse, **b** = semieje menor y **a** = semieje mayor. Para el cálculo del área se utilizó la fórmula  $A = \pi \cdot a \cdot b$



### **C) Distribución espacial de las colonias.**

La ubicación de las entradas de los 22 hormigueros fue mapeada mediante una transformación de coordenadas polares a cartesianas, a partir de la estimación de distancias y ángulos entre las entradas de los hormigueros, utilizando un Vertex Haglof DME201 y una brújula Brunton, respectivamente.

Estas mediciones fueron realizadas, porque se ha reportado que la distribución espacial, junto con otros factores ya mencionados, influye sobre las estrategias de forrajeo (Bernstein & Gobel 1979, Farji-Brener & Sierra 1998).

### **D) Estimación de la abundancia de alimento.**

Se obtuvieron 40 muestras de suelo (20 para cada sitio) durante Agosto y Octubre de 2004, correspondientes al segundo pico de lluvias, y 20 muestras más (10 para cada sitio) en el mes de Febrero de 2004, correspondiente a la temporada seca. Estas muestras fueron colectadas de manera azarosa, y cada una de ellas consistió de una superficie circular de 70 cm de diámetro y de una profundidad de 1.5 cm, considerando que las hormigas no excavan para obtener los recursos, sino que los obtienen de la superficie del suelo (Hobbs 1985).

Con la finalidad de separar semillas, y otros recursos como flores, excretas e insectos, cada una de estas muestras fue sometida a dos tratamientos subsecuentes: 1) tamiz, se utilizaron dos tamices 0.5 cm y 0.25 cm. Las semillas y otros recursos vegetales y animales fueron separados manualmente y contados. 2) separación por flotación, se utilizó con el propósito de separar semillas y otros recursos menores a 0.25 cm como las semillas de *Mamillaria carnea*, *Eragrostis*

*mexicana*, *Leucophyllum pringlei* etc, y fragmentos de insectos. Esta técnica consistió en colocar aproximadamente 100 g de suelo en un matraz de 1 lt, y aforarlo con agua de la llave. Se sacudió fuertemente el contenido y el agua fue vaciada utilizando un filtro de tela de organza, este proceso fue repetido seis veces hasta que el agua salía relativamente clara. Las semillas y otros recursos contenidos en los filtros fueron contados y separados con un microscopio estereoscópico. Esta prueba ha sido muy utilizada en estudios donde se intenta estimar la abundancia de alimento con una eficacia reportada mayor al 95% (Reichman 1979; Mehlhop & Scott 1983; Pake & Venable 1996).

El propósito de realizar los muestreos de alimento y la observación de los patrones de forrajeo en dos estaciones (lluvias y secas), tiene que ver con la necesidad de observar conductas diametralmente diferentes debido a la fluctuación esperada en la abundancia de recursos. Considerando que la humedad es un factor que determina la abundancia y distribución del alimento (Noy-Meir 1973, Polis 1991a), por su carácter esporádico, y porque no se distribuye de manera homogénea en un área; influye en la composición de la comunidad de plantas anuales y en la producción de semillas de toda la vegetación desértica, ocasionando que no todas las especies de anuales (un componente importante de zonas áridas) se presenten consecutivamente año con año (Whitford 1975, Ayyad 1981). Esto promueve que se formen manchones de distribución de recursos, que cambian constantemente en el espacio y el tiempo.

### ***E) Colección de referencia de Semillas, flores y frutos.***

La colección de referencia se generó por medio de la colecta de plantas con flor y/o fruto encontradas en los sitios de estudio durante la temporada lluviosa y seca del Valle, y que posteriormente fueron identificados en laboratorio. Las semillas, flores y frutos encontrados en las muestras de suelo, y en las muestras de recursos utilizados por las hormigas, fueron comparados con dicha colección.

## **6.2) Análisis Numérico de la caracterización del sistema.**

### ***A) Sitios de observación.***

Con el fin de establecer numéricamente la condición diferencial entre los sitios de observación, estos fueron comparados utilizando el porcentaje de similitud o índice de Renkonen (1938 en Krebs 1999). El Calculo necesita que cada muestra, ya sea de abundancia relativa o cobertura, sea estandarizada en términos de porcentaje, de forma que todas las abundancias relativas sumen 100% en cada muestra. La formula empleada fue la siguiente:

$$P = \sum_i \text{mínimo} (p_{1i}, p_{2i})$$

Donde: **P** = Porcentaje de similitud entre la muestra 1 y 2.

$p_{1i}$  = Porcentaje de la especie  $i$  en la muestra de la comunidad 1.

$p_{2i}$  = Porcentaje de la especie  $i$  en la muestra de la comunidad 2.

El resultado tiene valores que van de 0 (no similitud) a 100 (completa similitud). Por otro lado, se eligió este índice, porque su calculo es sencillo, es uno de

los mejores coeficientes de similitud disponibles, y porque no es afectado, relativamente, por el tamaño de muestra y la diversidad de especies (Krebs 1999).

### ***B) Selección de las colonias.***

Debido a la correlación reportada entre la edad y el tamaño del disco que forma la colonia, fue utilizada una prueba de t-student, con el objeto de comparar el área promedio del disco, entre las colonias del Jardín y del Llano, tomando en cuenta que, los datos de cada sitio son muestras independientes. Al comparar dos medias, o índices, se introduce la distribución de F de Fisher (Zar 1999), con el fin de estimar si las varianzas son iguales.

Si las dos muestras vienen de poblaciones normales, y si las poblaciones tienen varianzas iguales (como es el caso de los datos presentes), el valor de t-student, puede ser calculado con la fórmula:

$$t = (\mu_1 - \mu_2) / S_{(\mu_1 - \mu_2)}$$

Donde  $\mu_1, \mu_2$  = Son las medias de las muestras 1 y 2 respectivamente

$S_{(\mu_1 - \mu_2)}$  = Es el error estándar de la diferencia de las muestras promedio

### ***C) Distribución espacial de las colonias.***

La distribución espacial, es otro de los factores que influye sobre las estrategias de forrajeo, de ésta manera, se obtuvo la ubicación de los nidos en cada sitio a partir del

mapeo de cada nido. Este procedimiento, consistió en la transformación de coordenadas polares a cartesianas, y se realizó utilizando la siguiente formula:

$$\begin{aligned} X' &= D_{i-ii} * \text{Seno}((\theta_{i-ii} * \pi) / 180) \\ Y' &= D_{i-ii} * \text{Coseno}((\theta_{i-ii} * \pi) / 180) \end{aligned}$$

Donde:  $X'$  y  $Y'$  = Coordenadas Cartesianas.

$D_{i-ii}$  = Distancia del punto  $i$  a  $ii$ .

$\theta_{i-ii}$  = Angulo del punto  $i$  a  $ii$ .

Para ubicar las coordenadas cartesianas de cada nido, de manera secuencial (cada uno con respecto al anterior), se aplicó la siguiente fórmula:

$$\begin{aligned} X_0 &= X'_0; X_n = X'_n + X_{n-1} \\ Y_0 &= Y'_0; Y_n = Y'_n + Y_{n-1} \end{aligned}$$

Donde:  $X_0$  y  $Y_0$  = Son los primeros valores en las coordenadas cartesianas  $x$ ,  $y$ .

$X_n$  y  $Y_n$  = Los valores subsecuentes en las coordenadas cartesianas  $x$ ,  $y$ .

Las distancias entre los nidos fueron comparadas con una prueba de t-student no pareada, para evaluar las posibles diferencias entre un sitio y otro.

#### **D) Estimación de la abundancia de alimento.**

Con el objeto de conocer la abundancia de los recursos disponibles, se colectaron datos simultáneamente para dos épocas contrastantes (lluvias y secas), en cada uno de los sitios, y se probó la hipótesis de que las frecuencias de ocurrencia de los recursos en las categorías (semillas, flores, insectos, etc.) de una estación (lluvias), fueron independientes de las frecuencias de la segunda (secas). Lo mismo fue considerado para los dos sitios (Jardín, Llano) (Cuadro 1).

Para tal efecto, se utilizó una prueba de  $\chi^2$  mediante una tabla de contingencia bidimensional, con la finalidad de detectar si existe o no asociación o independencia, entre las frecuencias relativas de los recursos, y la estacionalidad y/o el sitio (Zar 1999).

Cuadro 1. Ejemplo de las matrices utilizadas para el análisis de contingencia con respecto a las estaciones (a) y los sitios (b). Los datos son frecuencias relativas.

a) Estación	Recursos en el sitio (Jardín)			
	Leguminosas	Cactáceas	Asteráceas	Poáceas
Lluvias	0.036	0.043	0.535	0.274
Secas	0.127	0.002	0.274	0.000

b) Sitios	Recursos en la estación (Lluvias)			
	Leguminosas	Cactáceas	Asteráceas	Poáceas
Jardín	0.036	0.043	0.535	0.274
Llano	0.3	0.039	0.403	0.03

Para el presente estudio, la hipótesis nula fue, si las frecuencias relativas de los recursos son las mismas para ambas estaciones o sitios, lo que es equivalente a decir, si las frecuencias relativas en lluvias y secas, o en el Jardín y el Llano, son las mismas para cada recurso (Zar 1999). Debido a que la hipótesis nula fue rechazada para los datos aquí analizados, y dada la naturaleza de las tablas (número de columnas mayor a 2), fue necesario un análisis más detallado para saber donde surge la desviación de la independencia, es decir, la identificación de las categorías responsables de un valor significativo de  $\chi^2$ . Esto se realizó por medio del análisis de residuales estandarizados, propuesto por Haberman (1973 en Everitt 1977), y con el objeto, de encontrar aquellos residuales ajustados significativos, fueron comparados con el valor de la desviación normal estándar de 1.96 (Everitt 1977).

Por otro lado, se empleó el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), con el propósito de evaluar la variedad de recursos disponibles en el ambiente entre sitios y estaciones. El índice  $H'$  se basa en la teoría de la información y utiliza la incertidumbre como medida de diversidad. De esta forma, el estadístico es un índice que describe distribución de frecuencias (observaciones), entre categorías (recursos), en cada una de las estaciones o sitios. Así, una distribución homogénea de las observaciones entre categorías, sería indicativo de una alta diversidad, porque la cantidad de incertidumbre es mayor, y hay pocas posibilidades de predecir cuál será el siguiente tipo de recurso si se toma de una muestra de tamaño ( $n$ ). Por el contrario, si en una serie de observaciones el grueso de los datos está en muy pocas categorías, éstas tienen baja diversidad y menos incertidumbre, por lo que hay más

posibilidades de predecir qué tipo de recurso será el siguiente si se toma de una muestra de tamaño (**n**) (Krebs 1999, Zar 1999). La fórmula es:

$$H' = - \sum_{i=1}^k p_i \log p_i$$

Donde:  $k$  = Número de categorías.

$p_i$  = Proporción de observaciones encontradas en la categoría  $i$ .

Las posibles diferencias entre índices, se evaluaron por medio de una prueba de t-modificada de acuerdo a Zar (1999). El calculo fue a través de la siguiente fórmula:

$$t = (H'_1 - H'_2) / S_{H'_1 - H'_2}$$

Donde  $H'_1$  y  $H'_2$  = Es el valor del índice de diversidad de Shannon para la muestra 1 y 2, respectivamente

$S_{H'_1 - H'_2}$  = Es el valor de la desviación estándar.

### **6.3) Observaciones de la actividad de *Pogonomyrmex barbatus*.**

#### ***A) Intensidad de forrajeo.***

El primer paso realizado sobre una colonia focal, fue la observación de la intensidad de forrajeo, medida en términos del número promedio de hormigas empleadas en las tareas de búsqueda y obtención de recursos. Ésta actividad tuvo una duración de ocho minutos, y consistió en dividir el disco exterior de cada hormiguero en

cuadrantes (NE , SE, SO, NO), empleando periodos de observación de dos minutos por cuadrante.

Las hormigas que salían o entraban a la colonia a través de cada uno de éstos cuadrantes fueron contadas, y para no confundir a las hormigas que estuvieran activas sobre el disco, sólo se tomaron en cuenta aquellas que rebasaban el borde del mismo. Esto permitió distinguir a las hormigas empleadas en el forrajeo, de aquellas ocupadas en otras tareas, como el mantenimiento del nido.

### ***B) Utilización de recursos.***

Con el objeto de estimar la utilización de los recursos disponibles en el ambiente por parte de las hormigas, fueron colectadas todas las forrajeras que regresaban al hormiguero con objetos en sus mandíbulas, durante un tiempo de 20 minutos. Los objetos fueron separados de las hormigas con pinzas entomológicas, y guardados en frascos previamente etiquetados para cada colonia y sitio, con el propósito de identificarlas y agruparlas en categorías respecto del tipo de recursos utilizados.

Con el fin de no interferir con las observaciones, todas las hormigas colectadas en este proceso fueron mantenidas en frascos hasta el término de la última actividad sobre la colonia focal, y en general el orden establecido para las observaciones obedece a esta consideración.

La construcción de las categorías se realizó en el laboratorio, y consistió en clasificar los objetos en semillas, flores, cabezuelas, frutos, fragmentos vegetales (difíciles de determinar), insectos o fragmentos de insectos, excretas y fragmentos de conchas. En la mayor parte de las categorías (sobre todo en semillas) se pudo llegar

a una identificación a nivel específico, y coinciden en lo general con las categorías construidas para la estimación de la abundancia de alimento disponible en el ambiente. No obstante, hubo obstáculos para llegar a una comparación completa entre éstas categorías, como fueron la dificultad para contabilizar líquenes, algas, ramas, y que no todas las semillas en las muestras de utilización de recursos estuvieron presentes en el suelo.

### ***C) Distancia y orientación de forrajeo.***

Se ha planteado que la distancia y la distribución tanto del alimento, como de las colonias vecinas, afectan la longitud y la orientación que las hormigas emplean para la búsqueda y obtención de recursos. Por ésta razón, se siguieron un total de 147 hormigas para el Jardín durante la época de lluvias, y 302 en la temporada seca; en cambio en el Llano, fueron un total de 209 hormigas en lluvias, y en secas 264. En el seguimiento se emplearon 20 minutos de observación.

Para cada una de las hormigas observadas, se marcaron los sitios donde la conducta de búsqueda fue desplegada, posteriormente, para cada uno de estos puntos, se efectuaron las mediciones de distancia (con una cinta métrica de 50 m), y de orientación (con una brújula Brunton), tomando como origen, la entrada del hormiguero. Lo que provocó que el tiempo de observación total, sobre una colonia, aumentara de 50 minutos a una hora con 40 minutos aproximadamente.

Las observaciones de la actividad de forrajeo se realizaron durante dos épocas distintas del Valle de Zapotitlán: la temporada de lluvias (Agosto-Octubre de 2004), y la temporada de secas (Febrero de 2004). Tomando en cuenta que la

actividad de los hormigueros comenzó a partir de las 10 am, y el fin de las actividades a partir de las 4 pm, y que el tiempo invertido en las observaciones por colonia fue de un máximo de 1:40 hrs., cada día fue posible observar de 4 a 5 colonias. Es importante señalar que las colonias se observaron a diferentes horas y en diferentes días, durante un total de 13 días en lluvias, y 10 días en secas.

#### **6.4) Análisis numérico de la actividad de *Pogonomyrmex barbatus*.**

##### ***A) Intensidad de forrajeo.***

Se consideró que la intensidad de forrajeo entre los sitios y las estaciones, puede mostrar diferencias, razón por la que se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA), con el objeto de comparar el número promedio de hormigas empleadas en el forrajeo entre los sitios, y las estaciones.

Debido a que fue analizado el efecto de dos factores (sitios y estaciones), sobre la población media de datos (número promedio de hormigas empleadas en el forrajeo), la prueba consistió en un ANDEVA de dos vías (Zar 1999). En caso de un valor significativo se aplicó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey, para determinar las diferencias específicas entre las muestras.

##### ***B) Utilización de recursos.***

Con el objeto de medir la amplitud de nicho trófico se empleó el índice de Levins (1968, en Krebs 1999), que es uno de los más usados, y que estima la amplitud de nicho midiendo la uniformidad de distribución de los individuos entre los recursos, adquiriendo un valor alto cuando un número igual de individuos ocurre en cada

recurso, así que la especie no discrimina y tiene el más amplio nicho posible; es mínimo cuando los individuos ocurren en un solo recurso estado (Krebs 1999). La fórmula es la siguiente:

$$B = 1/\sum p_j^2$$

Donde: B = Medida de amplitud de nicho de Levin

$P_j$  = Proporción de individuos encontrados o usando el recurso  $j$ , o la fracción de objetos en la dieta que están en la categoría de alimento.

Con el mismo objetivo fue estimada la amplitud de nicho trófico con la medida de Shannon, de manera análoga a lo realizado en Rico-Gray *et al.* (1998a) y Sanders & Gordon (2000):

$$H' = -\sum p_j \log p_j$$

Donde:  $H'$  = Medida de amplitud de nicho Shannon-Wiener

$p_j$  = Proporción de individuos encontrados o usando el recurso  $j$   
( $j = 1,2,3,\dots,n$ ).

$n$  = Número total de recursos.

Ésta segunda medición permitió proporcionar un valor estadístico a la comparación, por medio de la prueba de  $t$  modificada (Zar 1999). De manera que,

fue posible distinguir cuando las hormigas de un sitio fueron más generalistas, con un valor de significancia estadístico, que no puede proporcionar el índice de Levins, pero en cambio, debido a que este último se encuentra en unidades recurso y no en escala logarítmica, permitió la identificación de las categorías alimenticias más utilizadas.

Dentro de cada sitio, las hormigas se enfrentaron a diferentes recursos tanto en tipo como en cantidad. Con el fin de medir la preferencia se utilizó el índice de selección de Cock (1978, en Krebs 1999), en el que un valor por debajo de 1.0 indica evitación y por arriba de 1.0 preferencia.

$$w_i = o_i/p_i$$

Donde  $w_i$  = Proporción de selección o forrajeo para la especie  $i$ .

$o_i$  = Proporción o porcentaje del recurso  $i$  en la dieta.

$p_i$  = Proporción o porcentaje del recurso  $i$  disponible en el ambiente.

Debido a que el índice puede ir de 0 a  $\infty$ , se sugiere presentar el valor como una proporción estandarizada que sume 1.0 para todos los tipos de recurso (Krebs 1999), para tal fin se utilizó la siguiente fórmula:

$$B_i = \hat{w}_i / \sum \hat{w}_i$$

Donde:  $B_i$  = Índice de selección estandarizado para la especie  $i$

$\hat{w}_i$  = Proporción de forraje para la especie  $i$

Finalmente, fue probada la hipótesis nula de que las hormigas seleccionan los recursos al azar, con una prueba de G modificada, de tal manera que toma en cuenta el error en la estimación de la abundancia de alimento, ya que ésta fue calculada a partir de muestras de suelo, y es susceptible a un sesgo por muestreo (Krebs 1999).

$$\chi^2 = 2 \sum_{i=1}^n \left[ u_i \ln(u_i/U p_i) + m_i \ln(m_i/(m_i + u_i M(U+M))) \right]$$

Donde  $u_i$  = Número de observaciones de uso del recurso i.

$m_i$  = Número de observaciones de disponibilidad del recurso i.

U = Total de observaciones de uso de recursos.

M = Total de observaciones de disponibilidad de recursos.

$\chi^2$  = Chi-cuadrada con (n-1) grados de libertad (Ho: selección al azar).

n = Número de categorías de recursos.

Aunque en la literatura no hay acuerdo sobre cual de todos los índices de preferencia disponibles es el mejor, se considero el índice de Cock, porque es una medida sencilla, de fácil manejo y que proporciona una idea válida, apoyada con el estadístico G, acerca de la selectividad en la utilización de los recursos (Krebs 1999).

### **C) Distancias de forrajeo.**

Se aplicó un ANDEVA de dos vías, para comparar la distancia promedio de desplazamiento de las hormigas entre los sitios y las estaciones. El ANDEVA compara medias de más de dos muestras suponiendo que las varianzas son homogéneas, y que los datos vienen de una población con distribución normal. La prueba es robusta aún con una considerable heterogeneidad de varianzas, y la validez del resultado es relativamente poco afectado, aún con una considerable desviación de la normalidad (en sesgo y/o curtosis) (Zar 1999). Con el fin de saber cuál de las medias fue diferente (en caso de significancia) se utilizó la prueba de Tukey:

$$DHS = q_{\alpha, K, glerror} * \sqrt{CMerror/n}$$

Donde:  $q$  = porcentaje del rango studentizado para la DHS de Tukey cola superior de 5%

CM = suma de cuadrados medios del error.

$n$  = número de observaciones.

### **D) Orientaciones de forrajeo.**

Los datos se analizaron con el programa Oriana para Windows, versión 1.01. Además de calcular los estadísticos circulares descriptivos (vector medio, varianza y desviación estándar circular), se calculó la longitud del vector medio ( $r$ ), y la prueba de Rayleigh. Ambas pruebas son importantes dado que proporcionan una idea de la

distribución de los datos, la primera, la longitud del vector medio, es una propiedad del vector medio (la otra es la dirección angular), y es un índice que va de 0 a 1, un valor alto indica que los datos están más agrupados alrededor de la media, y un valor bajo que los datos están dispersos. La prueba de Rayleigh, estima la probabilidad de que los datos se encuentren distribuidos de manera uniforme alrededor del círculo, una probabilidad menor al nivel de significancia de 0.05, indica que los datos no están uniformemente distribuidos, y muestran evidencia de una dirección preferencial.

Finalmente fue calculada la prueba de la F de Watson (Zar 1999), con el objeto de comparar las medias angulares de cada sitio entre las estaciones, y saber si sus ángulos difieren significativamente. El resultado, para los datos aquí analizados, puede proporcionar una idea de la forma en la que las hormigas cambian sus direcciones de búsqueda de alimento, al relacionar este cambio, con la abundancia y distribución de los recursos en las áreas de forrajeo de las colonias bajo observación.

## **7) Resultados.**

### **7.1) Caracterización del sistema.**

#### ***A) Sitios de observación.***

Los dos sitios, donde se realizaron las observaciones del estudio, son lugares contrastantes entre sí. El análisis del índice de similitud de Renkonen, indica que el Jardín y el Llano son diferentes tanto en cobertura, como en la abundancia relativa las especies que forman su comunidad vegetal (12.2% y 18.38% respectivamente).

Por otro lado, el cálculo de riqueza (S) para las especies vegetales, claramente sugiere que el Jardín fue más diverso que el Llano (S= 25 y 16 especies respectivamente) (cuadro 2).

Cuadro 2. Comparación de la comunidad y cobertura vegetal entre los sitios. Jardín (166.36% de cobertura vegetal) y Llano (47.54% de cobertura vegetal).

Especies	% de cobertura		Abundancia relativa	
	Jardín	Llano	Jardín	Llano
<i>Mimosa luisana</i>	42.62	-	0.118	-
<i>Prosopis laevigata</i>	10.1	31.6	0.037	0.137
<i>Cercidium praecox</i>	31.8	0.48	0.044	0.039
<i>Acacia constricta</i>	6.1	3.3	0.014	0.020
<i>Pachycereus hollianus</i>	-	0.25	0	0.020
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	3.96	0.1	0.007	0.020
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	0.45	3.18	0.007	0.333
<i>Opuntia pilifera</i>	1.05	1.58	0.022	0.059
<i>O. tunicata</i>	-	1.17	0	0.118
<i>Ferocactus latispinus</i>	1.92	-	0.015	-
<i>F. robustus</i>	0.8	-	0.007	-
<i>Mammillaria carnea</i>	1.35	-	0.081	-
<i>M. haageana</i>	0.51	0.13	0.037	0.039
<i>Coryphanta palida</i>	0.61	0.03	0.066	0.020
<i>Opuntia sp.</i>	-	1.62	0	0.039
<i>Bursera fagaroides</i>	1.95	-	0.015	-
<i>Ipomoea arborescens</i>	0.6	-	0.007	-
<i>Castela tortuosa</i>	0.45	-	0.007	-

Continuación Cuadro 2. Comparación de la comunidad y cobertura vegetal entre los sitios.

Especies	% de cobertura		Abundancia relativa	
	Jardín	Llano	Jardín	Llano
<i>Cnidoscolus theuacanensis</i>	1.7	-	0.007	-
<i>Nicotiana glauca</i>	-	0.36	0	0.020
<i>Echinopteryx eglandulosa</i>	2.7	-	0.015	-
<i>Agave karwinskii</i>	18.31	-	0.096	-
<i>A. marmorata</i>	0.2	-	0.007	-
<i>Sedum sp</i>	-	0.12	0	0.020
<i>Argemone mexicana</i>	4.4	-	0.059	-
<i>Cordia curassavica</i>	0.55	-	0.007	-
Amaranthaceae	0.5	-	0.007	-
<i>Lantana sp</i>	4.25	-	0.037	-
<i>Sanvitalia fruticosa</i>	9.32	-	0.176	-
Asteraceae 4	20.46	-	0.103	-
<i>Allionia incarnata</i>	-	1.09	-	0.039
No identificada	-	0.45	-	0.020
Poaceae	-	2.08	-	0.059

### **B) Selección de las colonias.**

Para la selección de las colonias, se consideró el área del disco externo de cada hormiguero como criterio para determinar si los sitios a comparar diferían en edad y tamaño, ya que estudios previos refieren que la superficie del disco está

correlacionada con la edad y el tamaño de la colonia (Gordon 1991; MacMahon 2000). Ambos factores afectan la conducta de forrajeo, y en general las colonias jóvenes tienen una conducta más intensa y la interacción con sus vecinos es más violenta (Gordon 1991).

El resultado de la t-student (Cuadro 3), indica que el área promedio de los discos de las colonias de un sitio y otro fue igual. De manera que si la edad determina el tamaño del disco, como ya ha sido reportado, entonces los hormigueros observados se encuentran dentro del mismo rango de edad.

Cuadro 3. Comparación de las áreas del disco entre los sitios. El nivel de significancia para las pruebas **F** y **t** es de (.05).

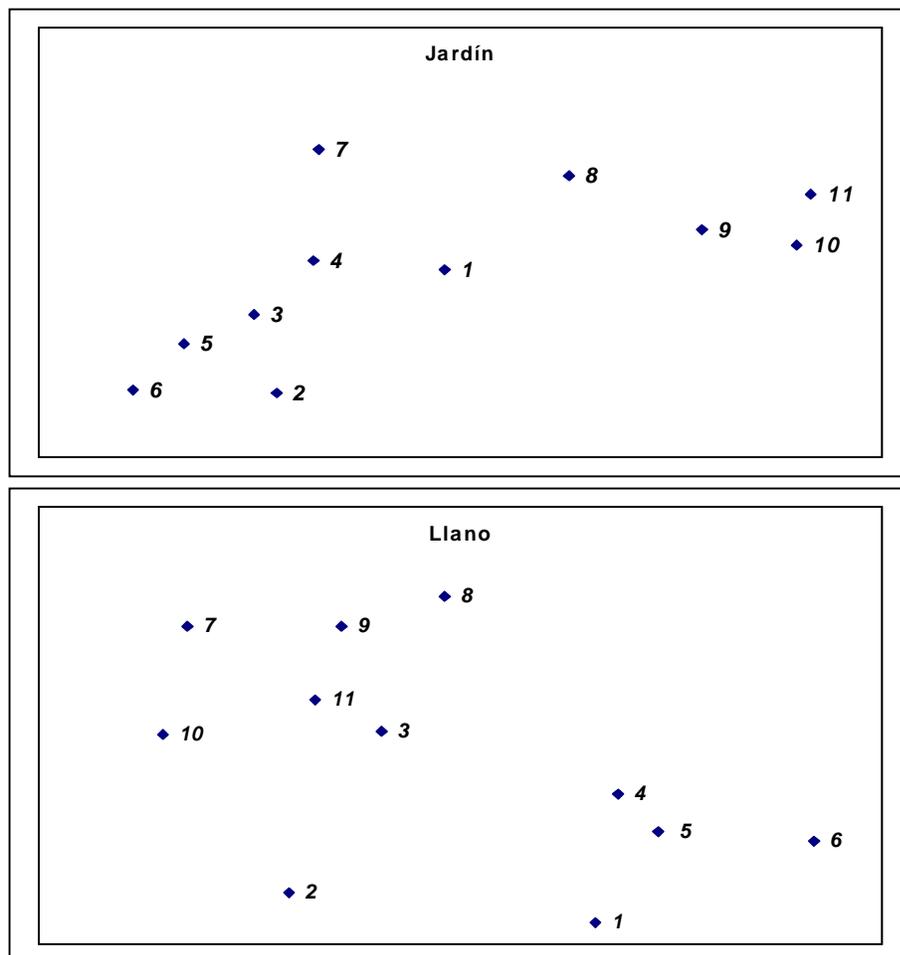
Sitio	Area (m)	F <sub>8,9</sub>	t <sub>(2)17</sub>
El Jardín	1.83 ± 2.13	3.45; <i>p</i> = 0.09	0.4; <i>p</i> = 0.7
El Llano	1.53 ± 1.15		

A pesar de que el resultado refiere una edad similar a las colonias que habitan en los dos sitios, es difícil determinarla con exactitud. Por ejemplo, Gordon (1987), simplemente determinó la edad de las colonias comparando el tamaño del hormiguero, con colonias que ya tenían bien establecidos los nidos, y que contaban con cinco años de observación previa al estudio citado.

### C) Distancia entre las colonias.

Se consideró el patrón espacial de las colonias de *P. barbatus*, porque ha sido reportado como un factor que afecta la conducta de forrajeo en organismos que dependen del mismo recurso, y como un reflejo de competencia y densidad de las colonias (Bernstein 1975, Bernstein y Gobel 1979, Gordon 1991, Sanders y Gordon 2003, Schooley y Wiens 2003).

Figura 4. Distribución espacial de las colonias de *P. barbatus* en el Jardín y el Llano,  $t_{18(0.05)} = 1.40$   $p = 0.18$ . Los números indican el correspondiente a cada colonia observada.

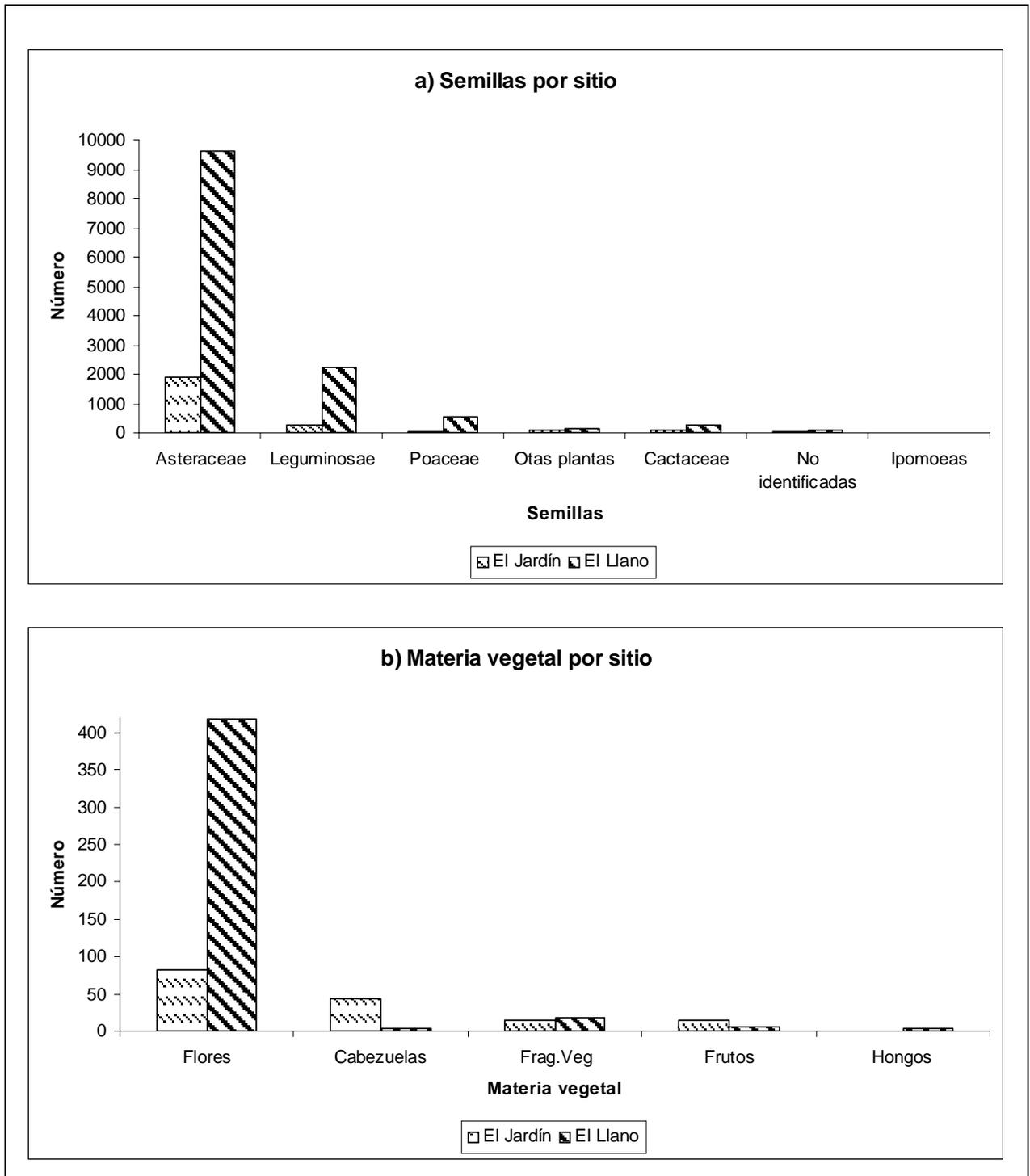


Se obtuvo un resultado similar al de la edad de las colonias. A partir del análisis de la t-student, se establece que la distancia entre las colonias vecinas que se encuentran en el Jardín (20.47,  $\pm 7.43$  m), es en promedio igual a la distancia entre las vecinas que se localizan en el Llano (27.45,  $\pm 13.86$  m) (Figura 4).

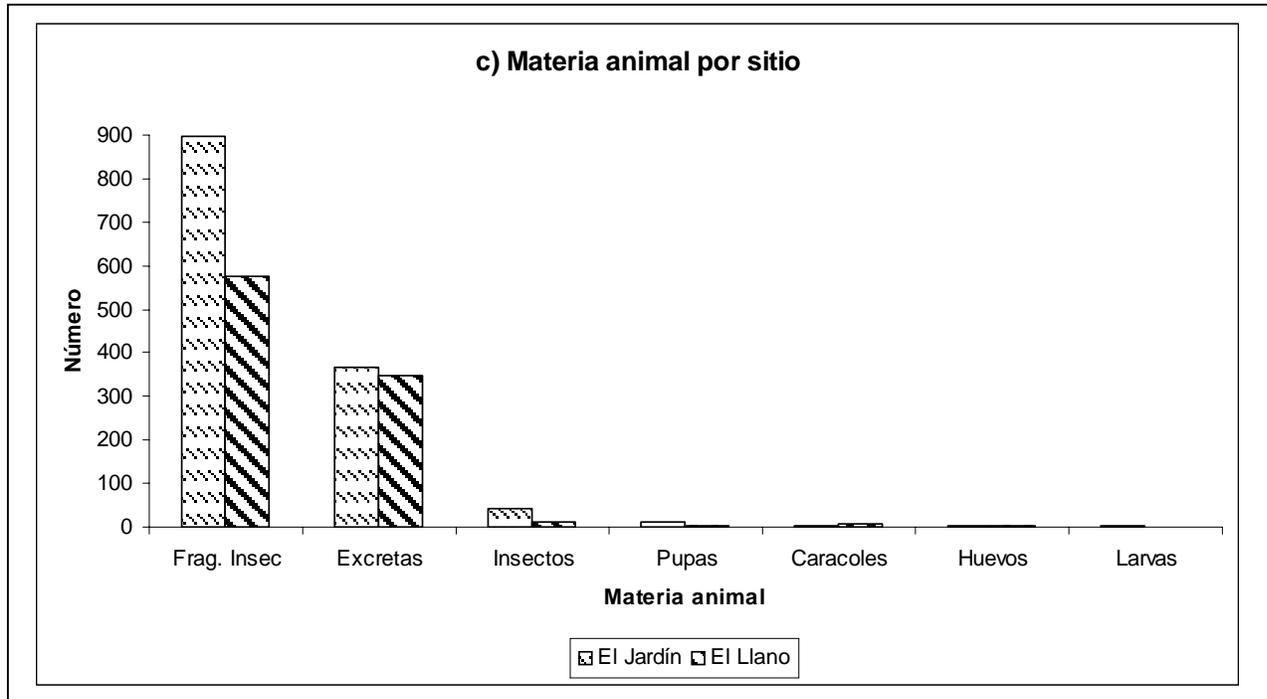
#### ***D) Abundancia de alimento.***

Los recursos encontrados en las muestras de suelo fueron de diversos tipos, y se organizaron en semillas, materia vegetal y materia animal. En la primera categoría se encontraron semillas de diferentes familias, cada una éstas con un número diferente de especies, siendo un total de 33 más 10 no identificadas (Figura 5a). En la segunda, se consideraron las cabezuelas de las Asteraceae o compuestas, de las que se pudo identificar a 2 especies, y una quedó indeterminada. Dentro de ésta categoría también se consideraron las flores (con 7 especies y 2 no identificadas), los frutos (con 4 especies y una sin determinar), los fragmentos vegetales no identificados y los hongos (Figura 5b). Finalmente la materia animal, consistió de insectos (tanto organismos completos como fragmentos), huevos, larvas, pupas y excretas (Figura 5c).

Figura 5. Gráficas de abundancia de recursos encontrados en las muestras de suelo durante el periodo de estudio y agrupados en tres grandes categorías: (a) semillas, (b) materia vegetal y (c) materia animal.



Continuación Figura 5c. abundancia de recursos de origen animal encontrados en las muestras de suelo



Además de que fue notable el número de recursos presentes en las muestras de suelo, lo interesante es que hay algunas categorías que son más conspicuas en el sitio que se supone menos diverso y con poca cobertura vegetal. Tal es el caso de las semillas (sobre todo de la familia Asteraceae), y de las flores (Figura 5a, 5b). En cambio en el Jardín, las categorías consideradas para el material de origen animal fueron las más abundantes (Figura 5c).

**\*\* Estimación de la abundancia de alimento dentro de los sitios (el Jardín y el Llano).**

**\* El Jardín.**

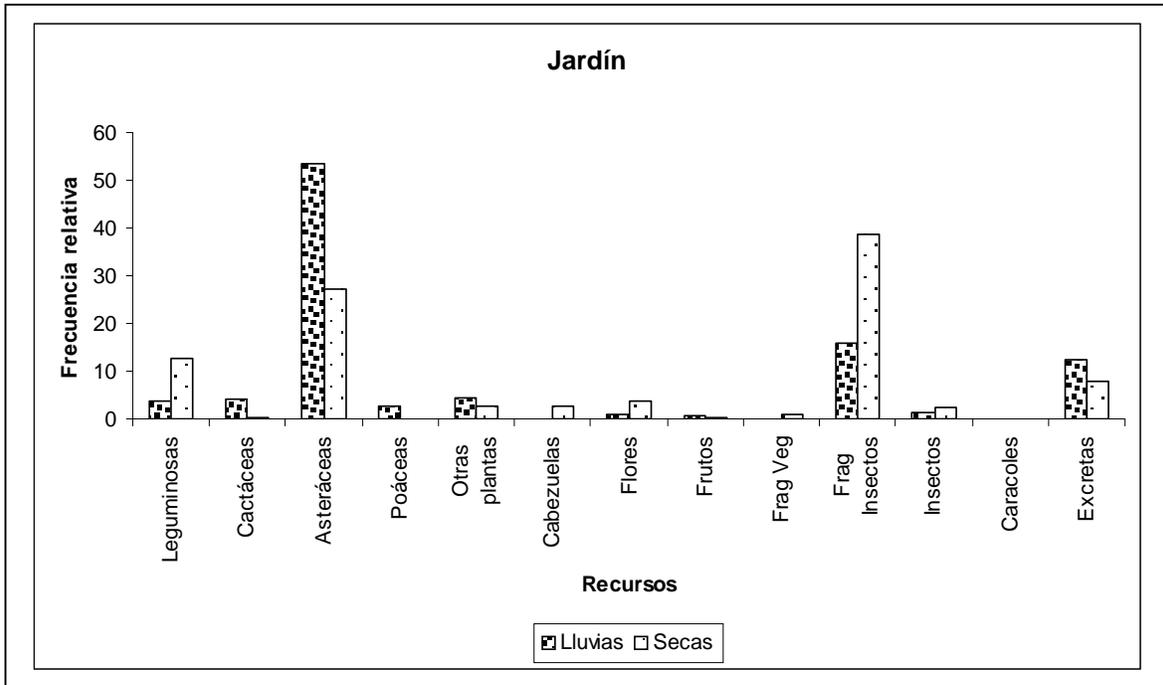
Primero, se hizo una comparación de la abundancia relativa de los recursos disponibles para cada sitio entre las estaciones, posteriormente, se comparó ésta abundancia entre los sitios para cada estación (ver más adelante). El resultado de la primer serie de comparaciones, indica que la cantidad de alimento en el Jardín, en términos de frecuencias relativas, fue diferente entre las estaciones.

Debido a que fue rechazada la hipótesis nula (de independencia), la probabilidad de que una hormiga pudiera obtener un recurso, por ejemplo, insectos, flores o semillas, depende de la estacionalidad ( $\chi^2_{.05,12} = 634.46$ ,  $p < 0.0001$  Figura 6).

El valor encontrado en el análisis de residuales, señala que casi todas las categorías alimenticias fluctuaron considerablemente entre una estación y otra, excepto dos, que fueron los frutos, y los fragmentos de las conchas de caracol (Cuadro 4).

Figura 6. Abundancia de alimento entre estaciones (Lluvias-Secas) dentro del Jardín.

$$\chi^2_{.05,12} = 634.46, p < 0.0001.$$



El rechazo de la hipótesis nula en el Jardín, indica que en este ambiente, las hormigas durante las secas tienen mayores posibilidades de encontrar recursos como flores, semillas de leguminosas y fragmentos de insectos, debido a que en esta época dichos recursos se presentan en mayor frecuencia, comparada con aquella observada en lluvias.

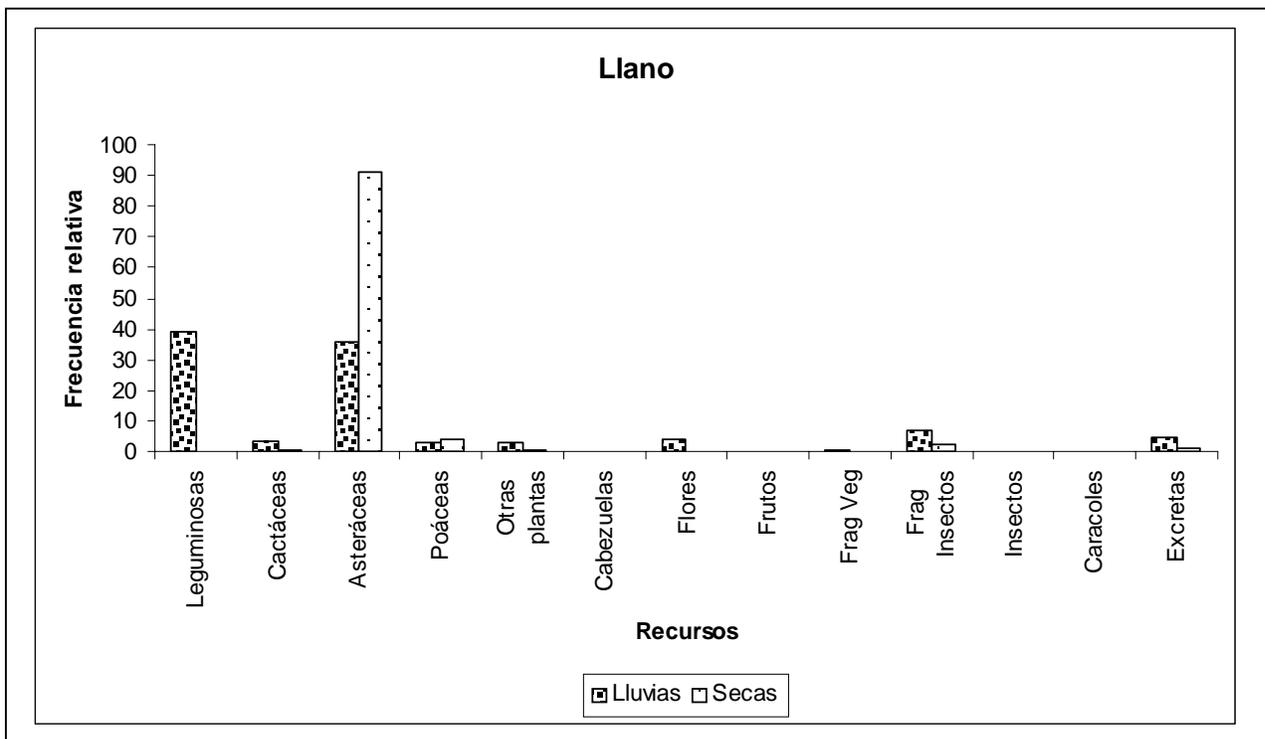
En contraste, durante la época lluviosa las semillas de cactáceas, asteráceas, poáceas y las excretas son, en términos relativos, los recursos que dominan en el ambiente (Figura 6), y por lo tanto, más susceptibles a ser consumidos por las hormigas.

**\* El Llano.**

Los resultados obtenidos para el Llano, fueron análogos a lo encontrado en el Jardín, debido a que se rechazó la hipótesis de independencia ( $\chi^2_{.05,12} = 5663.86$ ,  $p < 0.0001$ ). Se intuye entonces, que una hormiga del Llano se encontraría sujeta a la estacionalidad del sitio para obtener sólo cierto tipo de recursos, ya que, estos fluctúan de acuerdo a la época del año de la misma forma que en el Jardín (Figura 7). Sin embargo, como se muestra más adelante, es importante señalar que la composición de los recursos fue característica de cada sitio, por lo que las hormigas se enfrentan a una gama distinta de fuentes probables de alimento.

Figura 7. Abundancia de alimento entre estaciones (Lluvias-Secas) dentro del Llano.

$\chi^2_{.05, 12} = 5663.86$ ,  $p < 0.0001$ .



El análisis de residuales estandarizados, indica que la significancia de  $\chi^2$  se debe a las marcadas fluctuaciones de la frecuencia relativa de prácticamente todos los recursos, con excepción de los insectos y las cabezuelas (Cuadro 4).

La dependencia de los recursos a la estación, parece revelar que las hormigas del Llano encuentran con más facilidad semillas de leguminosas, cactáceas, flores, fragmentos de insectos y excretas durante las lluvias debido a la abundancia de estos, mientras que en secas, las semillas de asteráceas son más susceptibles a ser encontradas, debido a que son las que dominan el ambiente (Figura 7).

**\*\* Estimación de la abundancia de alimento dentro de las estaciones (Lluvias y Secas).**

**\* Lluvias.**

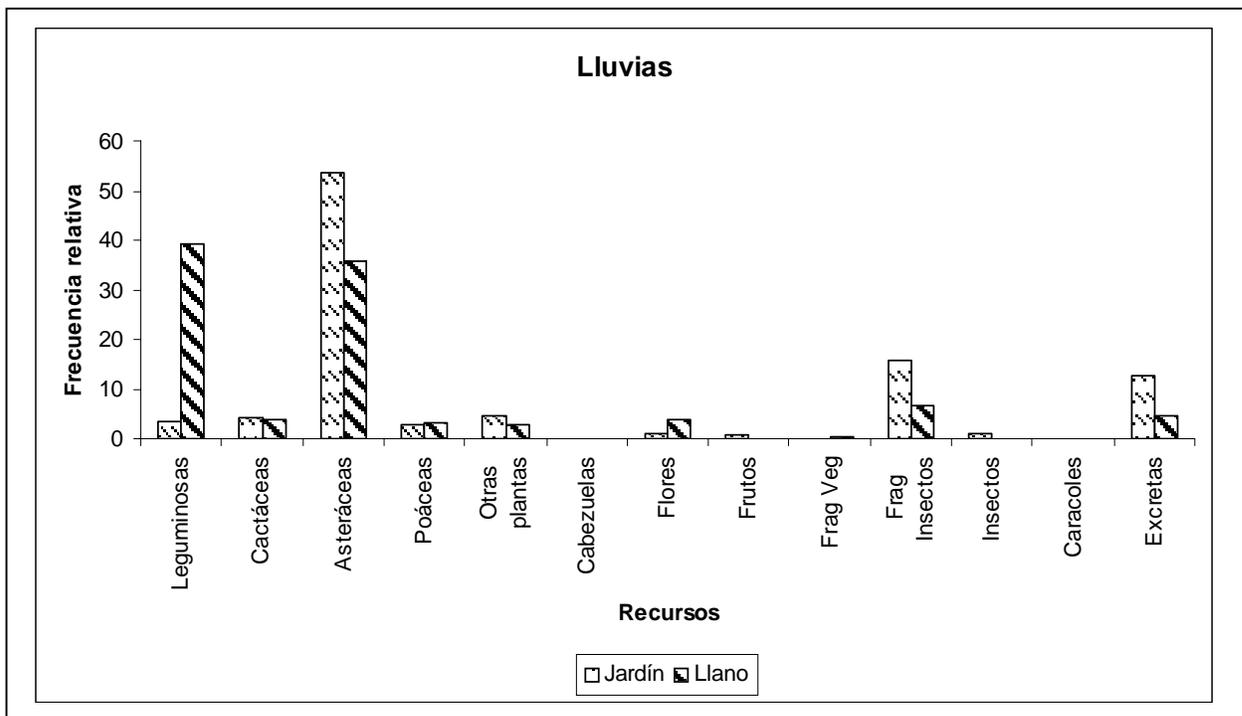
La segunda serie de análisis relacionados con la estimación de la abundancia de alimento, consistió en comparar, para cada estación, la frecuencia relativa de alimento entre los sitios. En este sentido, se realizó un análisis similar a los arriba mencionados, de manera que para una estación, se contrastó la abundancia relativa de los recursos entre los sitios.

El resultado obtenido muestra un valor significativo de  $\chi^2$  ( $\chi^2_{.05,12} = 1141.14$ ,  $p < 0.0001$ ), por lo que la hipótesis de independencia tuvo que ser rechazada. En ésta temporada el valor significativo de  $\chi^2$ , de acuerdo al análisis de residuales estandarizados, se debió a la marcada fluctuación en la frecuencia relativa de

semillas de leguminosas y asteráceas, así como de excretas y fragmentos de insectos (Figura 8, Cuadro 4).

Figura 8. Abundancia de alimento entre sitios (Jardín-Llano) durante las lluvias.

$$\chi^2_{.05,12} = 1141.14, p < 0.0001.$$



La interpretación que se juzga adecuada a los resultados significativos de  $\chi^2$ , indica que los recursos disponibles en el suelo dependen no solo de la estación sino también del sitio. Es decir, que tanto en lluvias como en secas, no se encuentran los mismos recursos en un lugar, y además, en diferentes zonas, la composición en la abundancia de los recursos no es igual dentro de una estación. De esta manera, es

posible suponer que las hormigas se encuentran bajo condiciones ambientales contrastantes.

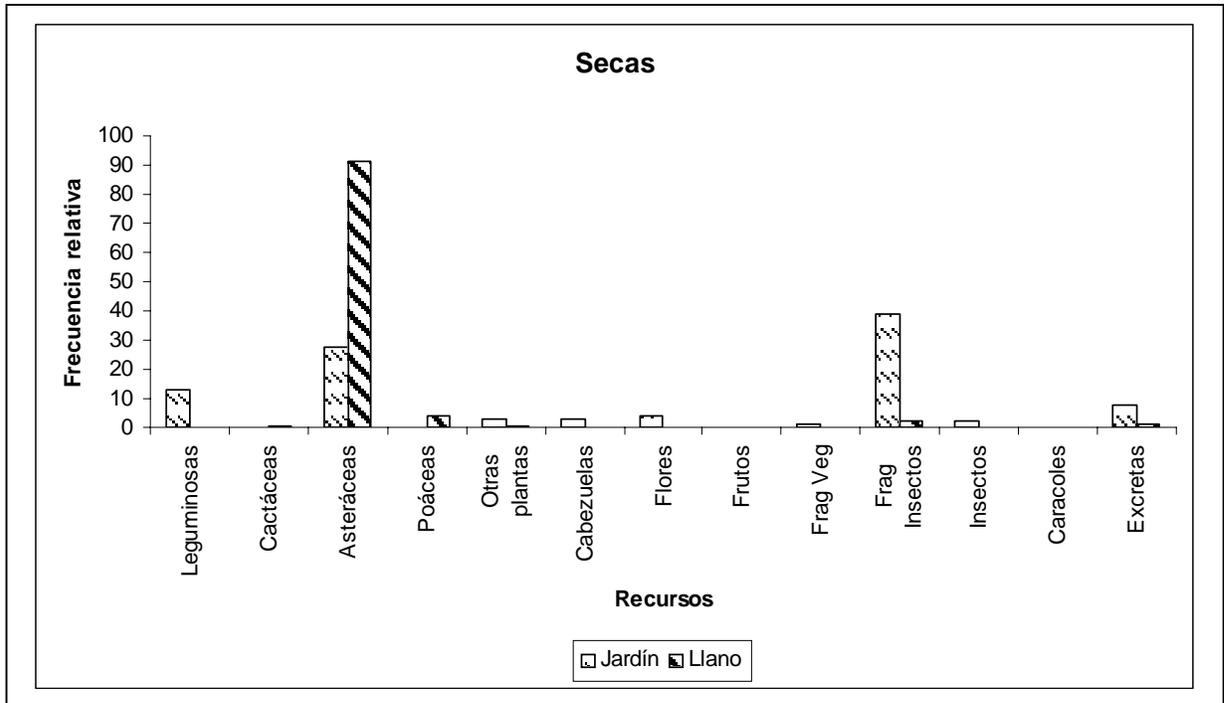
**\* Secas.**

El resultado es consistente con un valor significativo de  $\chi^2$  ( $\chi^2_{0.05,12} = 4805.67$ ,  $p < 0.0001$ ), de manera que se deduce un efecto de la estación seca sobre la abundancia relativa de los recursos presentes en cada uno de los sitios (Figura 9). Con el objeto de permitir la identificación de los recursos que promovieron un valor significativo de  $\chi^2$ , se empleó el análisis de residuales estandarizados. El producto del análisis señala que las semillas de leguminosas y asteráceas, las cabezuelas, las flores, los insectos y las excretas fueron recursos cuyas abundancias relativas cambiaron considerablemente entre un sitio y otro (Figura 9, Cuadro 4).

Los resultados obtenidos proporcionan evidencia de que la abundancia de los recursos, depende tanto de la estacionalidad como del sitio donde se localicen, apoyando la hipótesis de la heterogeneidad de las zonas áridas. Sobre esta base, es posible que las hormigas del Jardín y del Llano, encuentren una composición de recursos diferente, que sea particular a cada sitio.

Figura 9. Abundancia de alimento entre sitios (Jardín-Llano) durante las secas.

$$\chi^2_{0.05,12} = 4805.67, p < 0.0001.$$



El Llano y el Jardín, son lugares diferentes en cuanto a diversidad y cobertura vegetal, y muy probablemente, en lo relacionado con la dinámica de la disponibilidad de los recursos. A pesar de la relativa cercanía de los sitios (600 m lineales, poco más de 80 metros de altitud de diferencia y un cerro de separación), hay factores que promueven la existencia de dos microambientes marcadamente diferentes entre sí.

Cuadro 4. Valores de los residuales estandarizados de las categorías alimenticias en las estaciones (lluvias-secas) y los sitios (Jardín-Llano), (\*) nivel de significancia  $p < 0.05$ .

Recurso	Valores de los residuales estandarizados.			
	Jardín	Llano	Lluvias	Secas
	lluvias/secas	lluvias/secas	Jardín/Llano	Jardín/Llano
Leguminosae	10.01 *	61.61 *	29.66 *	31.04 *
Cactaceae	7.5 *	15.26 *	1.05	0.46
Asteraceae	15.5 *	69.28 *	13.95 *	58.43 *
Poaceae	6.27*	2.78 *	0.7	7.7 *
Otras plantas	2.84*	9.98 *	3.93 *	7.51 *
Cabezuelas	6.71*	1.71	1.74	15.01 *
Flores	5.86*	16.31 *	6.48 *	14.75 *
Frutos	1.66	2.97 *	3.67 *	4.05 *
Frag. Veg.	4.43 *	5.14 *	2.51 *	9.07 *
Frag. Insec.	15.44 *	13.09 *	11.87 *	48.27
Insectos	2.62*	0.62	6.78 *	11.45 *
Caracoles	0.74	2.34 *	2.93 *	0.36
Excretas	4.36*	12.99 *	12.52 *	17.4 *

**\*\* Diversidad de recursos dentro de los sitios (Jardín-Llano).**

Un aspecto que ha sido poco analizado en estudios enfocados sobre la abundancia de alimento, es la diversidad de los recursos que están disponibles en el ambiente. De este modo, se realizó el cálculo de la diversidad de recursos por medio del índice de Shannon ( $H'$ ) (Cuadro 5).

Lo primero que permite deducir el análisis, es que la diversidad de recursos dentro de cada sitio, fue diferente entre las estaciones (Cuadro 5).

Cuadro 5. Comparación del índice de diversidad de Shannon (H') entre las estaciones (Lluvias-secas) dentro de un sitio (Jardín o Llano).

Sitio	Estación	H'	t	p
El Jardín	Lluvias	0.66	$t_{.05, 24.89} = 2.06$	0.00026
	Secas	0.73		
El Llano	Lluvias	0.67	$t_{.05, 17.94} = 2.11$	< 0.0001
	Secas	0.19		

Por otro lado, es evidente un patrón interesante en la fluctuación de la variabilidad de los recursos presentes en cada sitio. Por ejemplo, en el Jardín hubo más diversidad de recursos en secas ( $H'_{secas} = 0.73$  Cuadro 5), que en Lluvias ( $H'_{lluvias} = 0.66$  Cuadro 5). En contraste, el patrón de diversidad observado en el Llano, fue consecuente con la estacionalidad, es decir, que la mayor heterogeneidad de recursos se presentó en lluvias y no en secas ( $H' = 0.67, 0.19$ , respectivamente, Cuadro 5).

**\*\* Diversidad de recursos dentro de las estaciones (Lluvias-Secas).**

Con el fin de conocer las posibles diferencias en la heterogeneidad de los recursos entre los sitios dentro de una estación, se realizó, por medio del índice de Shannon (H') y la prueba de t modificada, una comparación de la diversidad de los recursos entre los sitios, para cada temporada (Cuadro 6).

De acuerdo a uno de los resultados, en lluvias, la diversidad estuvo equitativamente representada en los dos sitios ( $t_{0.05,17.97} = 0.66$ ,  $p = 0.52$  Cuadro 6). Sin embargo, durante la temporada seca, se detectó una diferencia significativa en el índice ( $t_{0.05,17.97} = 44.43$ ,  $p < 0.0001$  Cuadro 6), siendo el Jardín el sitio con mayor diversidad de recursos ( $H' = 0.73$  Cuadro 6).

Cuadro 6. Comparación del índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) para cada sitio (Jardín-Llano) dentro de una estación (lluvias o secas).

Estación	Sitio	$H'$	t	$p$
Lluvias	El Jardín	0.66	$t_{0.05, 17.97} = 0.66$	0.52
	El Llano	0.67		
Secas	El Jardín	0.73	$t_{0.05, 17.97} = 44.43$	< 0.0001
	El Llano	0.19		

A pesar de que la diversidad fue igual en ambos sitios durante las lluvias, las causas de la heterogeneidad no fueron las mismas, ya que de acuerdo a los resultados significativos de  $\chi^2$ , las frecuencias de los recursos dependen no solo de la estación sino también del sitio, por lo que la composición en términos de frecuencias relativas fue diferente ( $\chi^2_{0.05,12} = 1141.14$ ,  $p < 0.0001$  Figura 8), aunque la diversidad sea igual. Por otro lado, la prueba de t modificada analiza muestras independientes y no es capaz de detectar factores (como el sitio o la estación) que estén afectando los resultados.

## 7.2) Observaciones de la actividad de *Pogonomyrmex barbatus*.

### A) Intensidad de forrajeo.

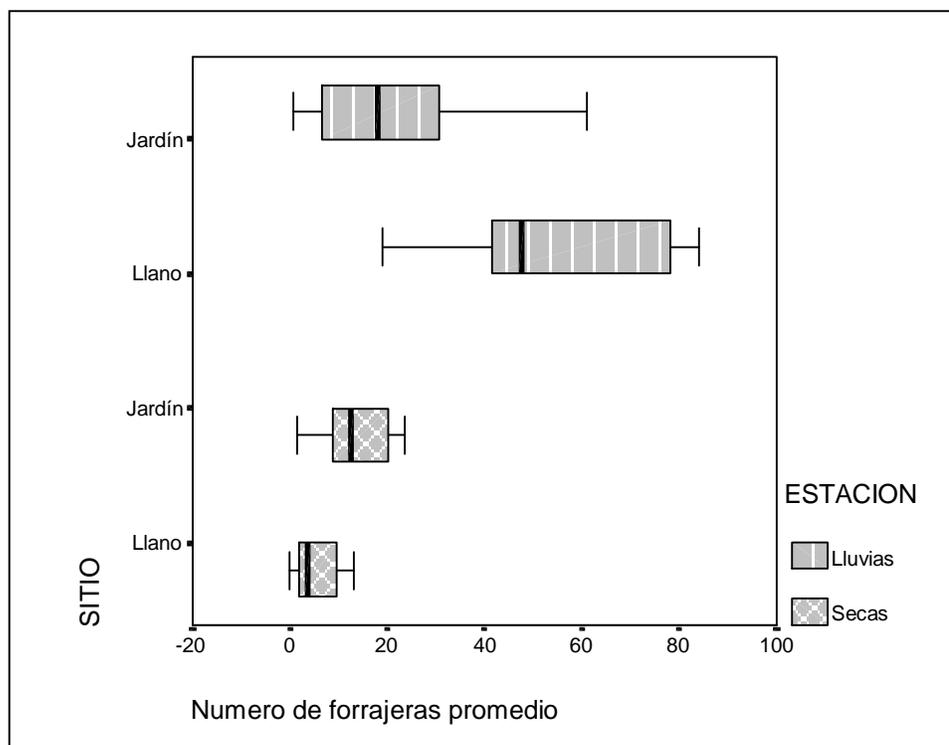
El ANDEVA, revelo que el promedio de hormigas empleadas en el forrajeo, no fue igual entre los sitios ni entre las estaciones (Cuadro 7, Figura 10). Por ejemplo, durante las lluvias las colonias del Llano se valieron de más forrajeras ( $53.5 \pm 22.73$ ), que las colonias del Jardín ( $20.65 \pm 18.96$ ), mientras que en secas, se observó una conducta contrastante, debido a que las colonias del Jardín fueron más activas ( $15.07 \pm 9.73$ ), que las del Llano ( $6.59 \pm 7.17$ ).

Cuadro 7. Efecto del sitio y de la estacionalidad sobre la cantidad promedio de hormigas empleadas en el forrajeo.

Fuente	CM	gl	F
Sitio	5924.57	1	5.99, $p = 0.018$
Estación	40300.04	1	40.75, $p < 0.0001$
Error	51429.46	52	

El resultado de las comparaciones múltiples de Tukey, muestra que las hormigas del Llano, durante las lluvias, fueron las más activas con respecto a las hormigas del Jardín, dentro de la misma temporada y durante lo observado en secas (diferencia promedio (MD)  $\pm$ SE =  $66.23 \pm 12.34$ ,  $p < 0.0001$ ; MD =  $77.40 \pm 11.91$ ,  $p < 0.0001$ , respectivamente, Figura 10).

Figura 10. Cantidad promedio de hormigas activas en el forrajeo entre los sitios (Jardín-Llano) y las estaciones (Lluvias-secas).

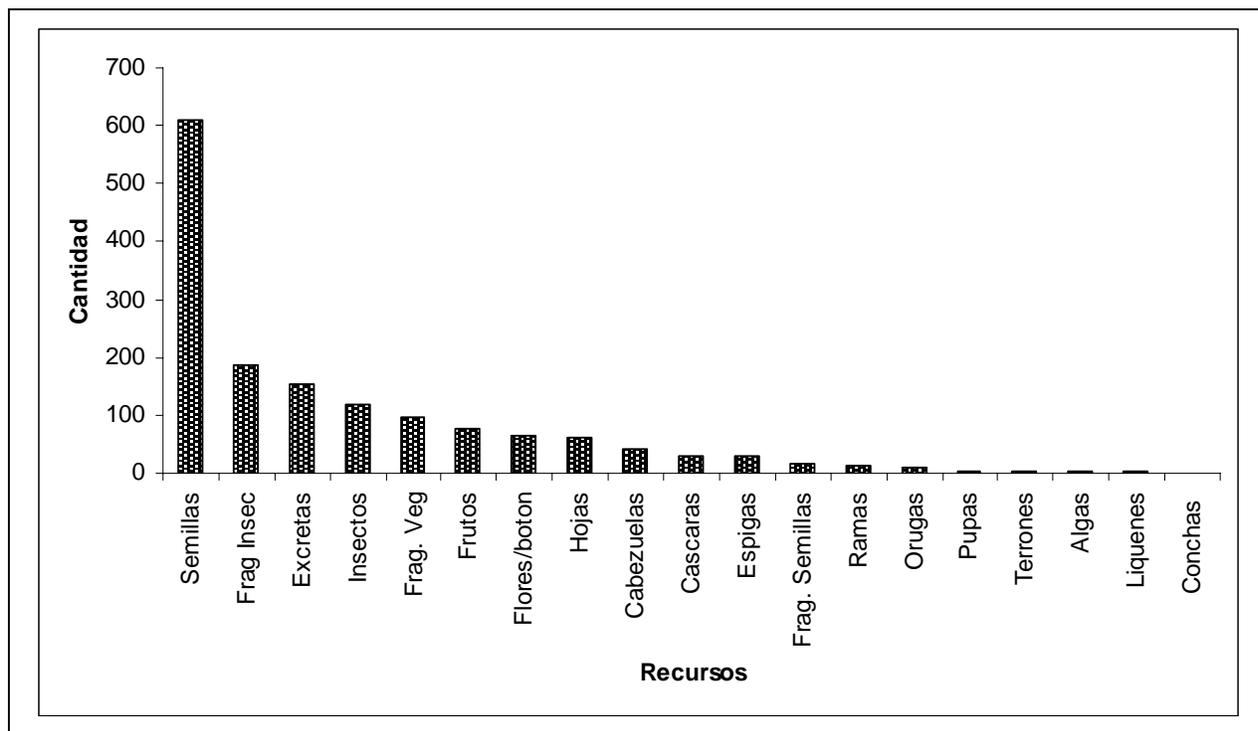


Por otro lado, un rasgo interesante que surge a partir del análisis de comparaciones, es que en las colonias del Jardín no se observaron cambios significativos en la intensidad de forrajeo entre las lluvias y las secas ( $MD \pm SE = 11.17 \pm 11.92$ ,  $p = 0.785$ ). Sin embargo, en el Llano, el número promedio de hormigas forrajeras sí cambio significativamente entre una época y otra ( $MD = 94.35 \pm 11.75$ ,  $p < 0.0001$  Figura 10). En último lugar, es posible notar en términos generales, un número promedio mayor de hormigas forrajeras durante las lluvias, lo que es indicativo de una actividad más intensa (Figura 10).

## **B) Utilización de recursos.**

Los recursos registrados en ambos períodos de observación fueron organizados en 18 categorías: semillas (con 23 especies y 5 no identificadas), fragmentos de semillas (con 3 especies), cáscaras de semillas (con 7 especies), frutos (con 10 especies y una no identificada), flores (con 8 especies y 6 sin determinar), botones (con 2 especies y 2 no identificadas), espigas (con 2 especies y una sin identificar), cabezuelas (con 4 especies y 2 no determinadas), excretas (con insectos o con semillas), fragmentos vegetales (ya sea de frutos o de partes leñosas), algas, hojas, ramas, líquenes, insectos, larvas, pupas, fragmentos de artrópodos y terrones (Figura 11).

Figura 11. Recursos utilizados por las hormigas durante el período de observación para ambos sitios (Jardín, Llano) y estaciones (secas y lluvias).



Con base en la Figura 11, es posible determinar cuáles fueron los recursos más importantes, dada su representatividad en las muestras de alimento. En primer orden de importancia quedarían las semillas, los fragmentos de insectos, las excretas e insectos, posteriormente en segundo orden, los fragmentos vegetales, los frutos, las flores y/o botones y las hojas.

Por otro lado, es posible relacionar ésta importancia, con la abundancia de los recursos disponibles, de esta manera es evidente que las hormigas obtuvieron muchas semillas, porque es el recurso más común en el suelo, pero no así los insectos o las pupas (Figura 5a, 5c).

Tomando en cuenta que algunos recursos fueron muy numerosos en las muestras de alimento, pero no así en el contenido del suelo, no resultaría equivocado, proponer que este tipo recursos fueran más importantes en la dieta de las hormigas, porque consumen mucho de algo de lo que hay poco. Más adelante, los resultados sugieren que las hormigas no seleccionan los recursos al azar.

## **\*\* Comparación de la utilización y preferencias de recursos entre estaciones (Lluvias-Secas).**

### **\* Lluvias.**

Las colonias se enfrentaron a condiciones ambientales contrastantes, que de alguna manera condicionan la abundancia y la composición de los recursos presentes. Fue así que se realizó, por medio del índice de Levins y de Shannon ( $H'$ ), un análisis para comparar la forma en cómo los hormigueros utilizaron los recursos, tomando como base el número de hormigas que llevaban el mismo objeto en sus mandíbulas

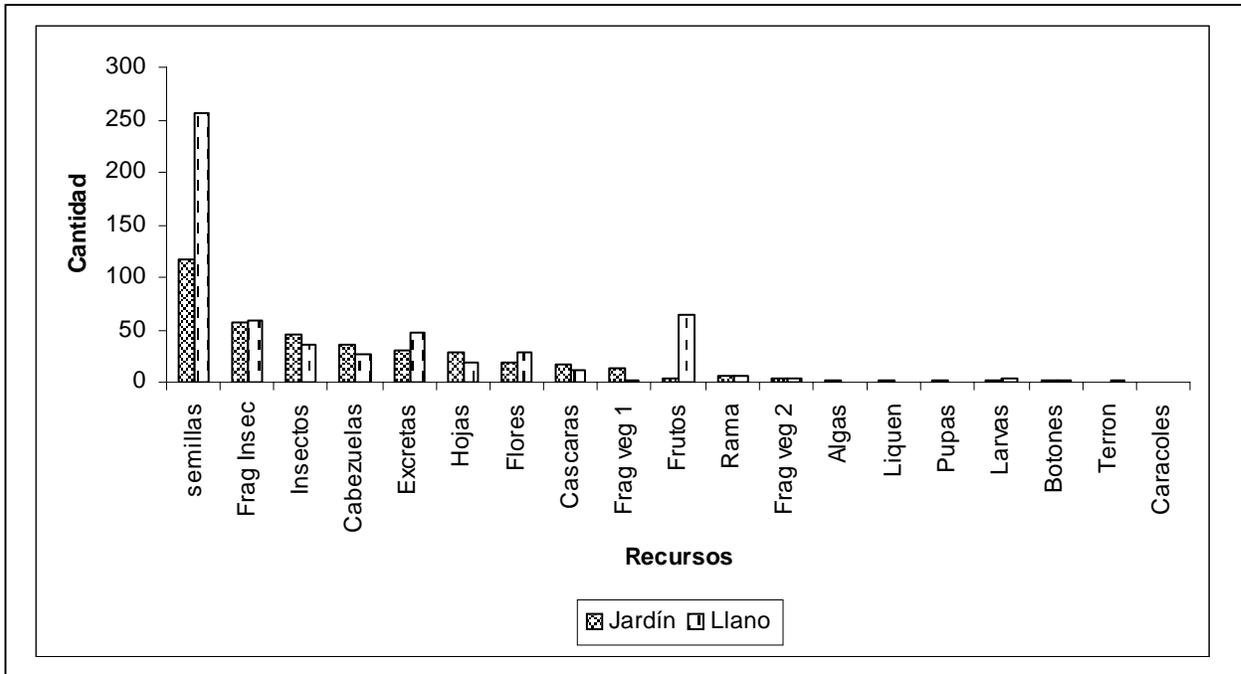
(Cuadro 8, Figura 12). También fue necesario estimar, si las hormigas, a partir de todo lo disponible en el suelo, tomaron los recursos al azar o bien, efectuaron algún tipo de selección.

Cuadro 8. Comparación de la Amplitud de nicho trófico de *P. barbatus* en los dos sitios durante las Lluvias.

Sitio	Índice de Levins	Valor estandarizado	Shannon-Wiener (H')	$t_{.05(44)}$
El Jardín	6.49	0.31	0.95	4.96, $p < 0.0001$
El Llano	4.01	0.17	0.81	

La comparación de la amplitud de nicho trófico, muestra que las colonias del Jardín fueron más generalistas que las del Llano (índice de Levins = 6.49 y 4.01, respectivamente Cuadro 8). Además, esta amplitud de nicho fue estadísticamente significativa ( $t_{.05,44} = 4.96, p < 0.0001$ ). Por otro lado, en los dos sitios, el recurso más utilizado, dado el número de hormigas que se enfocaron en su búsqueda y obtención, fueron las semillas (Figura 12).

Figura 12. Comparación de la utilización de recursos durante las Lluvias en los dos sitios.



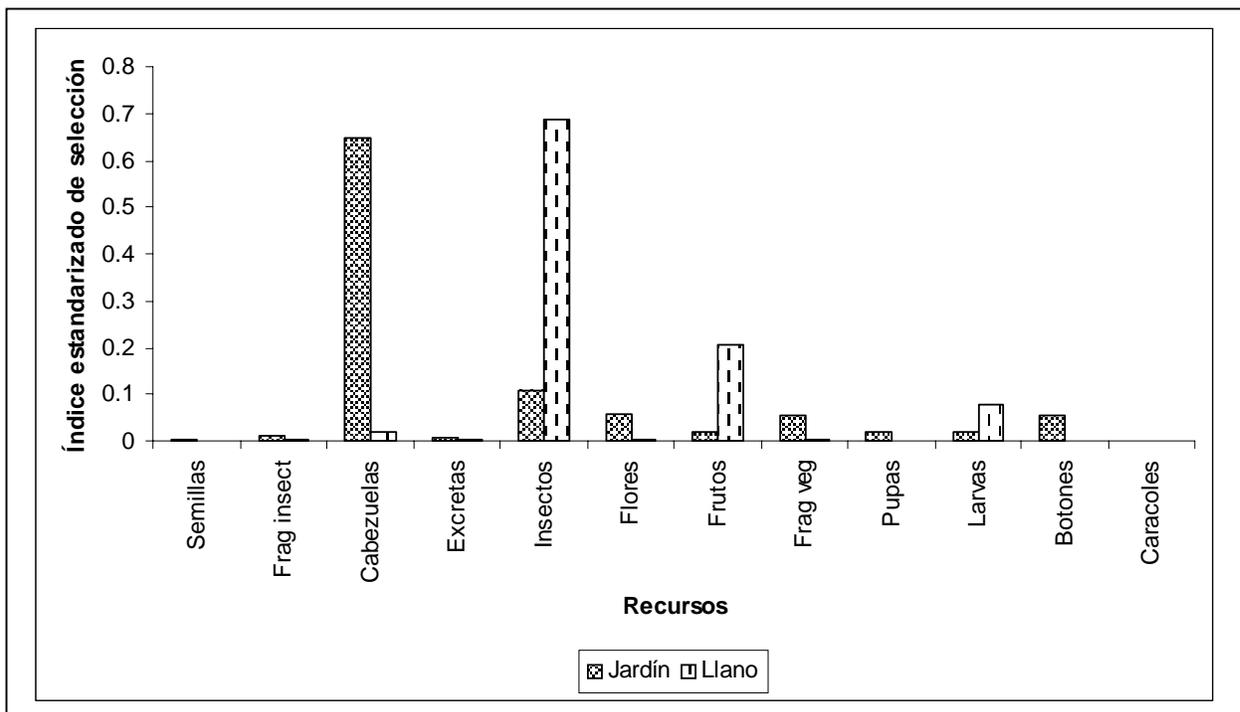
Aunque en lluvias la diversidad de recursos disponibles no mostró diferencias significativas entre los sitios, siendo los dos igualmente heterogéneos ( $t_{0.05,17.97} = 0.66$ ,  $p = 0.52$  Cuadro 6), la amplitud de la dieta, considerando a todos los recursos como exclusivamente alimenticios, fue diferente entre ambos ( $t_{0.05,44} = 4.956$ ,  $p < 0.0001$  Cuadro 8).

A pesar de la amplia gama de recursos utilizados por las colonias (Figura 12), dadas las características del índice de Levins (que está en unidades recurso), en el Jardín la búsqueda se concentró, en orden de utilización, sobre las semillas, los fragmentos de insectos, las cabezuelas, las excretas, las hojas y las flores (índice de Levins= 6.49 Cuadro 8, Figura 12), mientras que en el Llano, la búsqueda se enfocó

sobre las semillas, los fragmentos de insectos, las excretas y los frutos (índice de Levins= 4.01 Cuadro 7, Figura 12). De ésta manera, es posible identificar particularidades en el uso de los recursos, que pueden ser inherentes a cada sitio.

El análisis de preferencias indica que las hormigas, en general, no seleccionaron los recursos al azar, sino que emplearon una conducta selectiva, donde los recursos preferidos, no necesariamente coinciden con los más abundantes en la dieta (Figura 13), siendo los casos evidentemente notables las semillas y los fragmentos de insectos. Por ejemplo, las hormigas del Jardín mostraron alta preferencia sobre cabezuelas, mientras que en el Llano, la preferencia se concentró sobre insectos y marcadamente sobre frutos (Figura 13).

Figura 13. Preferencias alimenticias en el Jardín ( $\chi^2_{.05,11} = 87.73, p < 0.0001$ ) y el Llano ( $\chi^2_{.05,11} = 230.54, p < 0.0001$ ), durante la época lluviosa.



Una razón por la que se pudo haber presentado ésta diferencia en la amplitud de nicho trófico, a pesar de que ambos sitios fueron iguales en diversidad de recursos ( $t_{0.05,17.97} = 0.66$ ,  $p = 0.52$  Cuadro 6), fue tal vez la abundancia, debido a que el Jardín tuvo más recursos que el Llano ( $\chi^2_{0.05,12} = 1141.14$ ,  $p < 0.0001$  Figura 8). Ésta abundancia diferencial de recursos, pudo haber modificado la amplitud de nicho de las hormigas, tal como ha sido reportado en otros taxa, por mencionar, peces (Hilderbrand & Kershner 2004), renacuajos (Bardsley & Beebee 2000), y varias especies de mariposas y de otros animales, presentes durante las primeras etapas de sucesión seguidas de un evento de perturbación (Cleary 2003, De Merona *et al.* 2003), donde las condiciones de alimento limitado, promueven que las especies tengan una mayor sobreposición en la dieta y puedan competir por alimento.

**\* Secas.**

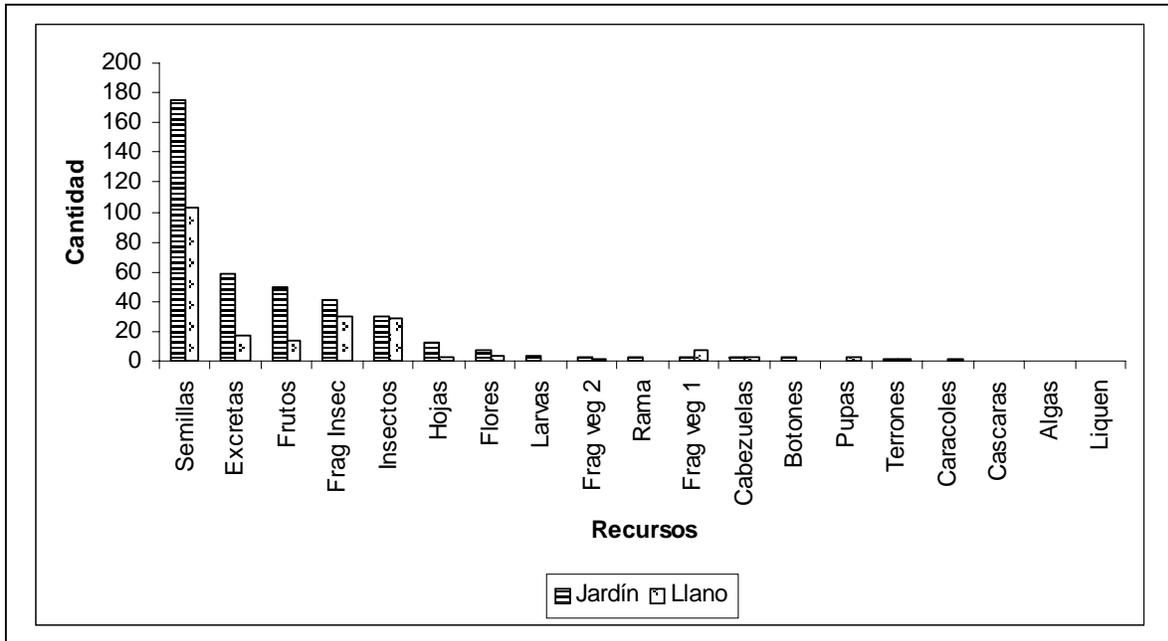
De manera contrastante a lo observado en lluvias, el análisis comparativo de la amplitud de los recursos utilizados en secas, indica que el nicho trófico fue igual para ambos sitios ( $t_{0.05,34} = 0.713$ ,  $p = 0.48$  Cuadro 9), aunque el Jardín fue el lugar más diverso ( $t_{0.05,17.97} = 44.43$ ,  $p < 0.0001$  Cuadro 6) y abundante en recursos ( $\chi^2_{0.05,12} = 4805.67$ ,  $p < 0.0001$  Figura 9).

Cuadro 9. Comparación de la Amplitud de nicho trófico de *P. barbatus* en los dos sitios durante las Secas.

Sitio	Índice de Levins	Valor estandarizado	Shannon-Wiener (H')	$t_{.05(34)}$
El Jardín	3.89	0.16	0.76	0.713, $p = 0.48$
El Llano	3.54	0.14	0.73	

Por otro lado, el nivel de utilización de los recursos, establecido con base al número de hormigas que transportaron el mismo tipo de objeto a la colonia, indica que en un orden jerárquico de mayor a menor grado, los recursos más utilizados por las hormigas del Jardín fueron las semillas, las excretas, los frutos, y los fragmentos de insectos (índice de Levins = 3.84 Cuadro 9, Figura 14), mientras que para el Llano fueron las semillas, los fragmentos de insectos e insectos (Índice de Levins = 3.54 Cuadro 9, Figura 14). Con estos datos, es posible también identificar que el uso de los recursos fue diferente, y que posiblemente reflejen la particularidad de cada lugar y de la estacionalidad.

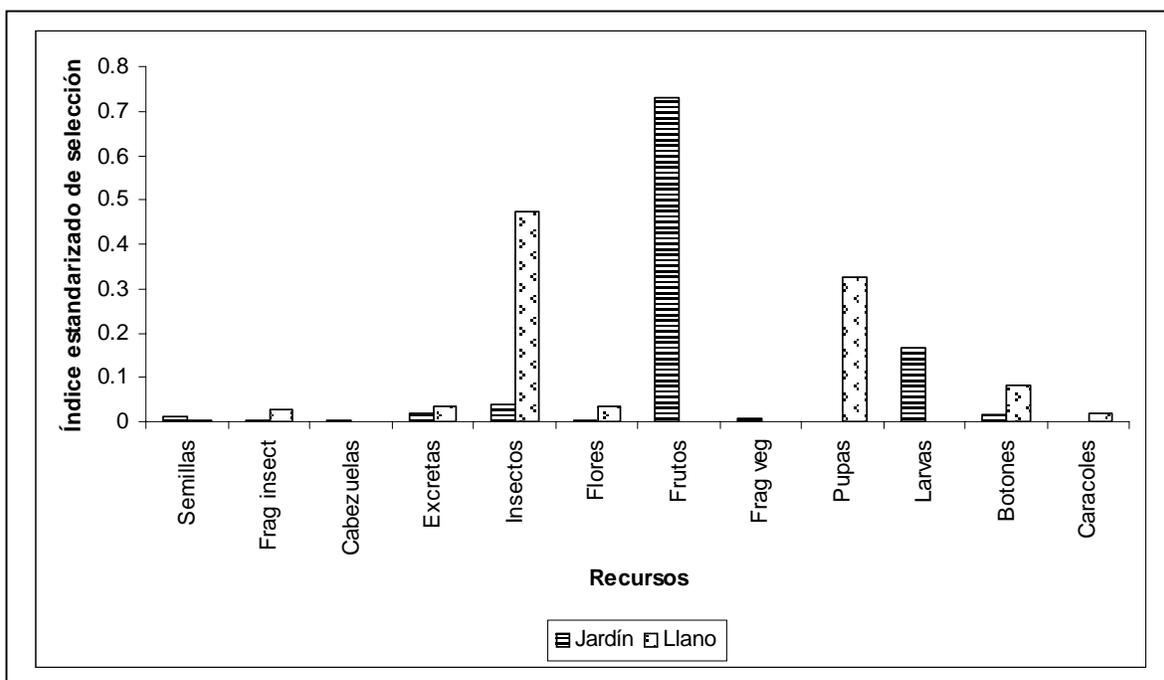
Figura 14. Comparación de la utilización de recursos durante las Secas en los dos sitios.



La preferencia en la selección de recursos fue significativa para cada sitio (Figura 15), por lo que las hormigas ejercieron una selección, al igual que en lluvias, sobre lo disponible en el suelo. Los recursos elegidos selectivamente, no coinciden en todos los casos con los más utilizados, como sucedió con las larvas en el Jardín, y pupas y botones en el Llano, los cuales tienen un valor alto de preferencia y bajo en la utilización (Figura 14, 15).

Consistentemente, las hormigas del Llano mantuvieron sus preferencias alimenticias sobre los insectos, mientras que en el Jardín las preferencias cambiaron considerablemente entre una estación y otra (Figura 13, 15).

Figura 15. Preferencias alimenticias en Jardín ( $\chi^2_{.05,11} = 29.71$ ,  $p = 0.0018$ ) y el Llano ( $\chi^2_{.05,11} = 37.08$ ,  $p = 0.0001$ ), durante la época Seca.



En último lugar, la comparación de la amplitud de nicho en secas, con aquella amplitud observada en lluvias, revela que tanto para el Jardín como para el Llano, ésta fue mayor en el periodo de precipitación (índice de Levins = 6.49, 4.01, respectivamente Cuadro 8). Un análisis sobre la diferencia en la amplitud de nicho trófico al nivel intra-sitio, sugiere que en el Llano, la modificación en la extensión del nicho, se debió a una combinación entre abundancia y diversidad de recursos, ya que la amplitud es menor cuando se registró una baja abundancia y diversidad de recursos ( $H' = 0.19$  Cuadro 5, Figura 7). En cambio en el Jardín, durante ambas estaciones se presentó la misma abundancia de recursos, sin embargo, la

composición no fue la misma, lo que explicaría la significancia de  $\chi^2$ . En este sitio se observa que la baja amplitud de nicho registrada en secas coincidió con un aumento en la diversidad de recursos (  $H' = 0.73$  Cuadro 5, Figura 6).

### **C) Distancias de Forrajeo.**

De acuerdo al resultado del ANDEVA, las hormigas no se desplazaron igual entre los sitios ni entre las estaciones (Cuadro 10). La observación de las distancias promedio, señala que las hormigas del Llano durante las lluvias, caminaron más antes de iniciar el forrajeo ( $6.89 \pm 4.03$  m), que las del Jardín ( $3.26 \pm 1.35$  m). Lo mismo fue observado en la temporada seca, donde las hormigas del Llano recorrieron distancias mayores en búsqueda de alimento ( $5.14 \pm 2.73$  m;  $3.86 \pm 1.86$  m respectivamente).

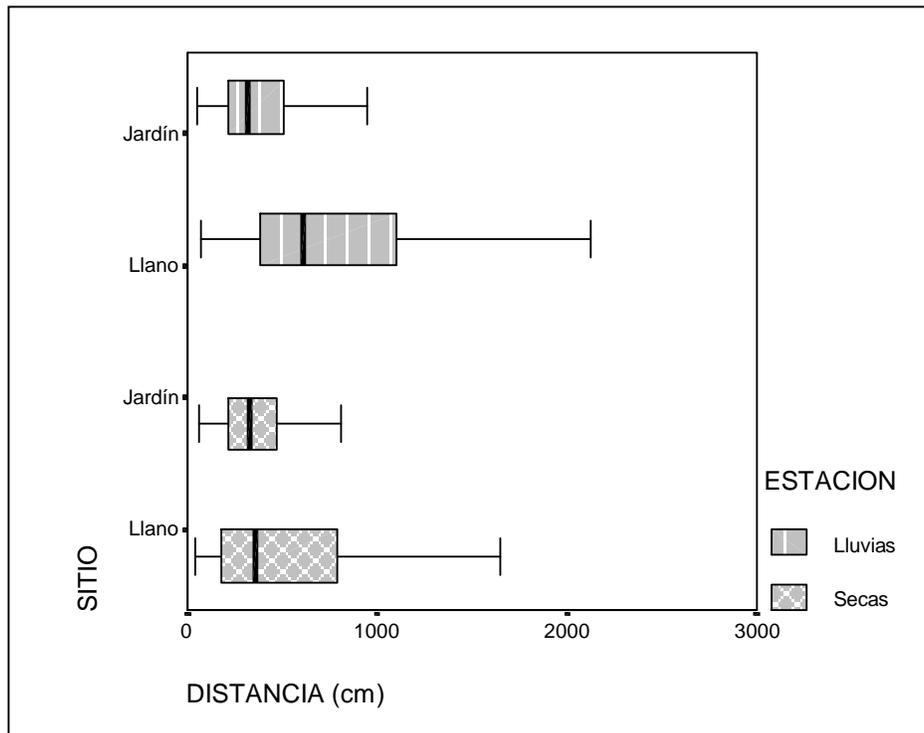
Cuadro 10. Efecto de la estacionalidad (lluvias y secas) y el sitio (Jardín y Llano), sobre la distancia promedio de forrajeo.

Fuente	CM	gl	F
Sitio	1796734	1	52.093, $p < 0.0001$
Estación	4853942.5	1	28.15, $p < 0.0001$
Error	3723975.7	55	

El resultado de la prueba de Tukey, revela que la diferencia se encontró en la distancia promedio registrada en el Llano durante las lluvias, con respecto a lo observado para el Jardín tanto en la misma estación como en secas (MD = 411.78  $\pm$ 44.7,  $p < 0.0001$ ; MD = 390.82  $\pm$ 37.37,  $p < 0.0001$ , respectivamente). Así mismo, las distancias observadas durante las lluvias en el Llano fueron diferentes a las registradas para el mismo sitio en secas (MD = 236.98  $\pm$ 38.45,  $p < 0.0001$ ). Por su parte, las hormigas del Jardín no mostraron diferencia significativa entre las distancias de forrajeo en lluvias y secas (MD = 20.96  $\pm$ 41.76,  $p = 0.959$ ).

En términos generales durante la temporada lluviosa, es en el Llano donde las hormigas se desplazaron más que en cualquier otra época y sitio. En la temporada seca las distancias de forrajeo fueron más largas en el Llano que en el Jardín (MD = 153.84  $\pm$ 34.99,  $p < 0.0001$  Figura 16).

Figura 16. Distancia de forrajeo promedio registrada para cada sitio (Jardín, Llano), con respecto a las estaciones (lluvias y secas) de observación.



***D) Orientaciones de forrajeo.***

El análisis de las orientaciones, muestra una sincronización con lo observado en las distancias de forrajeo, ya que, las hormigas no mostraron la misma orientación de búsqueda entre los sitios, ni entre las estaciones, además, los resultados permiten advertir que las colonias tuvieron una conducta contrastante (Cuadro 11, Figura 17).

Cuadro 11. Resultados del análisis de las orientaciones de forrajeo en el Jardín y el Llano para lluvias (LI.)y secas (S.).

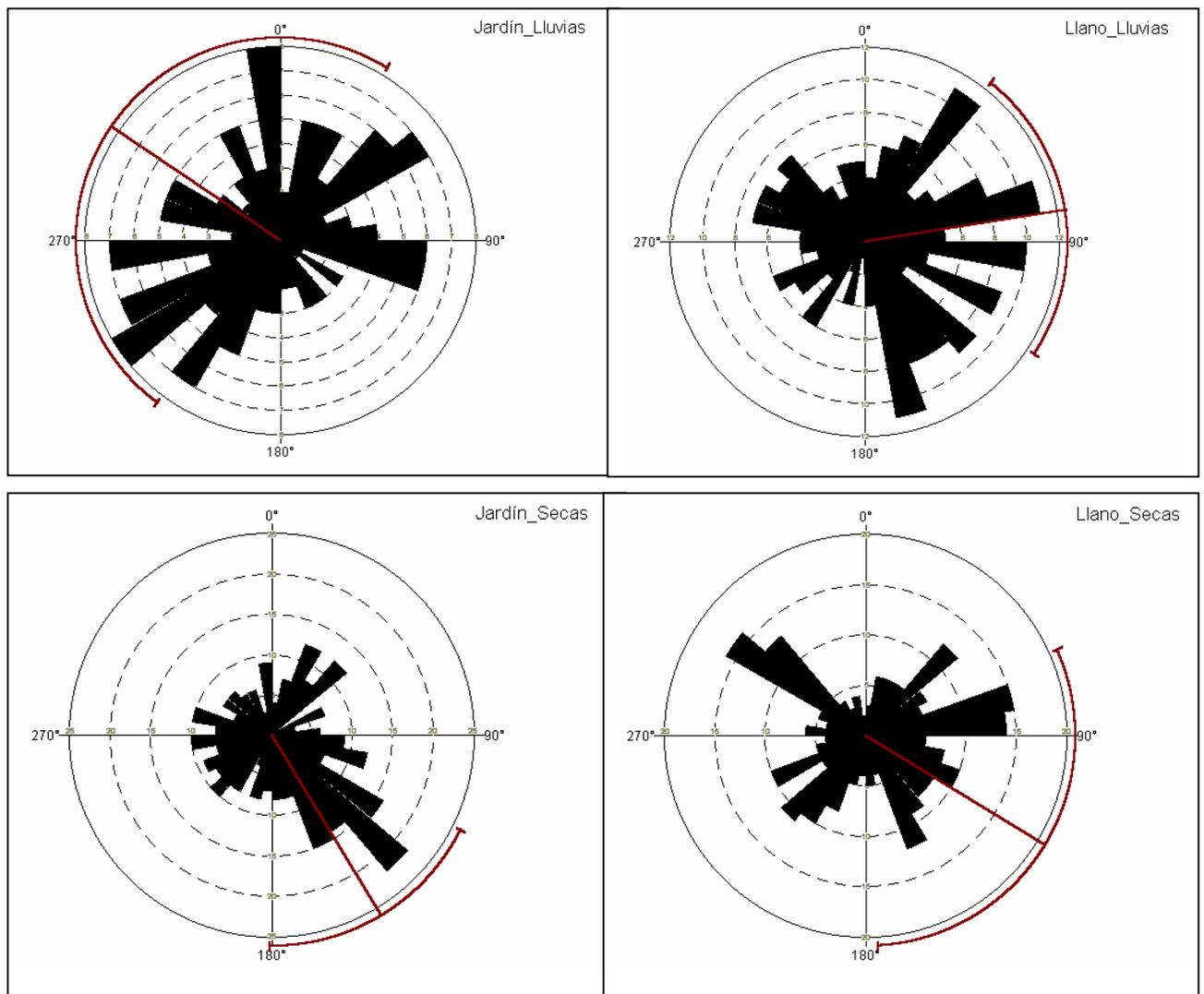
Sitio-Estación	Jardín-LI.	Llano-LI.	Jardín-S.	Llano-S.
Observaciones	147	209	302	264
Vector medio ( $\mu$ )	304.31°	80.83°	148.64°	121.15°
Longitud del vector medio (r)	0.07	0.13	0.14	0.09
Varianza circular	0.93	0.87	0.86	0.91
Desviación estándar circular	130.43°	116.06°	113.17°	126.33°
Prueba de Rayleigh (p)	0.44	0.03	<0.001	0.13

En lluvias las hormigas del Jardín no mostraron una dirección preferencial de búsqueda (Rayleigh  $p = 0.44$ ,  $r = 0.07$  Cuadro 11), y forrajearon de manera individual. Sin embargo, en secas si hubo una dirección preferencial S-E (Rayleigh  $p < 0.001$ ,  $r = 0.14$  Cuadro 11, Figura 17), y el forrajeo fue en columnas. Ambas orientaciones promedio ( $304.31^\circ \pm 0.93^\circ$ ,  $148.64^\circ \pm 0.86^\circ$  respectivamente) fueron significativamente diferentes ( $F_{447} = 63.7$ ,  $p < 0.001$ ).

En el Llano fue observada una orientación preferencial N-E durante las lluvias (Rayleigh  $p = 0.03$ ,  $r = 0.13$  Cuadro 11, Figura 17), que se perdió en secas (Rayleigh  $p = 0.13$ ,  $r = 0.09$  Cuadro 11), y ambas orientaciones promedio ( $80.83^\circ \pm 0.87^\circ$ ,  $121.15^\circ \pm 0.91^\circ$  respectivamente) no fueron las mismas entre las estaciones ( $F_{471} = 9.25$ ,  $p < 0.001$ ). El forrajeo cambió entre una estación y otra, siendo en columnas durante las lluvias, donde además, se observaron grupos de hormigas sobre un mismo objeto, el forrajeo individual se presentó en secas.

Los resultados arrojan evidencia de que *P. barbatus* al igual que otras especies del mismo género (por ejemplo *P. rugosus*), es capaz de utilizar una estrategia de forrajeo mixta (individual y en columnas) en función de la disponibilidad y abundancia de recursos (Davidson 1977b, Hölldobler & Wilson 1990).

Figura 17. Diagramas circulares de dispersión para cada sitio (Jardín, Llano), y estación (lluvias, secas).



La manera en como las columnas fueron formadas en cada uno de los sitios fue diferente, y puede estar influida por las condiciones del hábitat. La condición dispersa de las columnas del Llano, pudo haberse debido a que fue un sitio con muchos espacios abiertos, y la vegetación esta confinada a manchones dentro del sitio, por lo que las hormigas podrían encontrar plantas anuales que hubieran crecido en lugares fuera de estos manchones. Así se aumentaría la probabilidad de encontrar otra fuente de recursos cerca de las amplias columnas, mejorando la eficiencia de forrajeo. En el Jardín, que fue un sitio donde hubo pocos espacios abiertos y no se encontraron anuales, las columnas formadas en secas fueron más estrechas. Esto explicaría la amplia varianza circular observada en la gráfica del Llano durante las lluvias y lo observado en el Jardín durante las secas (Cuadro 11, Figura 17). Un resultado similar fue reportado para *P. occidentalis*, donde se observó un efecto de la estructura de la vegetación sobre la conducta de forrajeo, las hormigas se alejaron más de la columna en sitios donde la cobertura vegetal era menor (Mull & MacMahon 1997).

## **8) Discusión y Conclusión.**

### **8.1) Caracterización del sistema.**

#### **A) Sitios de observación, abundancia y diversidad de alimento.**

El Jardín y el Llano son lugares diametralmente diferentes y relativamente cercanos entre sí (600 m de separación y una diferencia altitudinal de 80 msnm), como lo demuestra el resultado del análisis del índice de Renkonen con un valor de 12% de similitud cuando se utiliza la cobertura, y de 18% cuando se toma en cuenta la

abundancia relativa de las especies vegetales. Sobre esta base, es posible demostrar la validez de la diferencia de los sitios en cuanto a cobertura vegetal y heterogeneidad, cuando se considera que el Jardín tiene más especies vegetales que el Llano.

La producción de recursos, medida en términos de la abundancia relativa, fue mayor para el Jardín que para el Llano en las dos estaciones consideradas (lluvias, y secas). Por otro lado, esta abundancia de recursos mostró un comportamiento diferente dentro de los sitios; en el Jardín hubo la misma abundancia de recursos entre las estaciones, no obstante las frecuencias fueron diferentes entre las categorías, por lo que la composición de los recursos encontrados en lluvias no fue la misma encontrada en secas. En el Llano por su lado, las lluvias significaron una mayor abundancia y un cambio en la composición de recursos en comparación a las secas.

La diversidad de recursos fue diferente entre lluvias y secas para un mismo sitio. Sin embargo, las lluvias no significaron mayor diversidad, ni las secas implicaron menor diversidad para el Jardín. A pesar de que el Jardín fue más productivo que el Llano en la época lluviosa, los dos sitios mantuvieron la misma heterogeneidad de recursos. Por el contrario en la temporada seca, fue observado un cambio significativo de la diversidad entre los sitios, siendo el Jardín más productivo y diverso que el Llano, presentándose éste último, como un lugar más fluctuante, puesto que lo demuestra el cambio en el nivel de diversidad y abundancia de recursos entre una estación y otra.

Estos resultados fortalecen la idea de que las zonas áridas son sitios con una marcada heterogeneidad espacial y temporal (Polis 1991a, Aguilar & Sala 1999), donde las diferencias topográficas están asociadas con la vegetación presente, y con los patrones de distribución en mosaico (Aguilar & Sala 1999). De esta forma, cada sitio (Jardín-Llano), puede tener su propia dinámica de interacciones ecológicas (como competencia, facilitación, producción de semillas, depredación) (Aguilar & Sala 1999), así como a mantener sus propios procesos de productividad, ciclo de nutrientes, etc., debido a que poseen una composición vegetal diferente, y la identidad de las especies que componen la comunidad es uno de los factores que influye sobre los procesos del ecosistema (Naeem *et al.* 1999, Fukami & Morin 2003).

### ***B) Selección y distancia entre colonias.***

La conducta de forrajeo puede ser afectada por múltiples factores, entre los que se consideran la abundancia de alimento, la distancia entre colonias vecinas de la misma o diferente especie, la edad, el ciclo de vida, etc. En este sentido, los datos muestran que al menos en dos de estos componentes (distancia entre vecinas de la misma especie y la edad), las colonias de un sitio y otro son iguales, por lo que pueden ser descartados a la hora de hacer interpretaciones de las diferencias observadas en la estrategia de búsqueda. Las colonias observadas no difieren en cuanto a su edad promedio, y la distancia promedio entre colonias vecinas es igual para ambos sitios, lo que es interesante y requeriría de un análisis más detallado, ya que, algunos estudios han reportado que la densidad de la vegetación puede afectar la distribución de las colonias (Bernstein & Gobel 1979).

La forma en la que el tiempo que puede vivir una colonia, interviene sobre la estrategia de forrajeo, ha sido reportada en especies de vida corta que forrajean en áreas cercanas a la colonia, mientras que especies longevas, establecen sus zonas de forrajeo en sitios alejados a la colonia. Lo anterior ha permitido sugerir que las especies de vida larga, creen una zona de amortiguamiento, donde no se presenta actividad de forrajeo, asegurando así la concentración de recursos que pueden llegar a ser importantes durante las épocas de escasez (Farji-Brener & Sierra 1998). Sin embargo, las condiciones del hábitat deben de ejercer una influencia importante para que especies longevas, como las del género *Pogonomyrmex* (MacMahon *et al.* 2000), tiendan a mantener una zona de amortiguamiento. Tomando en consideración las condiciones del sitio Llano, que son en extremo difíciles debido a que no hay mucha riqueza de especies vegetales y que además presenta menor cobertura, haciendo poco probable que las colonias de hormigas tengan sus propias zonas de amortiguamiento, los hormigueros alternaron periodos de actividad, de tal forma que no todas las colonias estuvieron activas en lluvias y en secas, permitiendo la invasión de los territorios de las colonias inactivas. Sin embargo, el mismo fenómeno de alternancia de actividad fue observado en el Jardín, cuyo sitio fue considerablemente contrastante al Llano.

Por lo anterior, se considera necesario realizar un análisis detallado con el objeto de identificar las causas, a través de las cuales actúa la alternancia de actividad. Es posible que los factores involucrados tengan que ver con la saciedad de recursos, el número de individuos, el índice de sobrevivencia, las características intrínsecas de la especie, la limitación de los recursos, el clima, las perturbaciones, y

la interacción entre las actividades de la colonia, por ejemplo, la exploración, el mantenimiento y el cuidado de las larvas (Gordon 1987, Gordon 1991, Mull & MacMahon 1997, MacMahon 2000, Waxman 2002).

Una de las implicaciones del fenómeno multifactorial de la alternancia de actividad, puede ser la disminución de la competencia intraespecífica, evitando encuentros agresivos, y permitiendo la coexistencia entre co-específicos que son altamente territoriales (Hölldobler & Wilson 1990), colocando en entredicho, la suposición de que la competencia intraespecífica ha causado, en muchas hormigas del desierto, la evolución de mecanismos de espaciamiento, como la defensa del territorio, o un arreglo espacial uniforme (Bernstein & Gobel 1979, Harrinson & Gentry 1981, Schooley & Wiens 2003). En este sentido, resulta evidente que otras causas pueden estar detrás de la distribución espacial de las colonias como la edad, el tamaño, la mortalidad, y las propiedades del suelo, sin descartar, que la competencia es una fuerza importante en la estructura de las comunidades y poblaciones de hormigas (Gordon 1991, Acosta *et al.* 1995, Schooley & Wiens 2003).

Por otro lado, los datos sugieren que las fuerzas (“bottom-up”, “to-down”), que modulan la red trófica y las comunidades, varían en cuanto a intensidad y por lo tanto en cuanto a importancia dentro de una escala espacial corta, lo que explicaría las diferencias observadas en el hábito de forrajeo entre los sitios (Polis & Strong 1996, Kitching 2001). Por ejemplo, en el Jardín, es más probable que los factores que promueven el control “to-down” (como la depredación), sea más influyente sobre la conducta trófica, debido a que fue el lugar más productivo, y con más posibilidades de encontrar depredadores. De hecho solo en las colonias del Jardín fueron

observados depredadores arácnidos, actuando durante la actividad de las hormigas, y una vez que éstas cerraban la colonia. La amplitud de nicho pudo haberse debido a la interacción con los depredadores, más que con la disponibilidad o diversidad de recursos. En contra parte, en el Llano, es posible que las fuerzas “bottom-up” modulen la conducta trófica, y que las hormigas se encuentren estrechamente unidas a la disponibilidad y heterogeneidad de los recursos. Lo que se sustentaría con la notable relación entre la amplitud de nicho trófico, y el cambio en la abundancia y diversidad de recursos disponibles.

## **8.2) Actividad de *Pogonomyrmex barbatus*.**

### ***A) Intensidad de forrajeo.***

El número de hormigas empleadas en el forrajeo, fue diferente entre los sitios, y entre las estaciones y, está correlacionado con la cantidad de recursos introducidos a los hormigueros, es decir que entre más hormigas estuvieron empleadas en la búsqueda, se transportaron más recursos. Por ejemplo, en lluvias la cantidad de hormigas fue mayor en el Llano y, a su vez, ésta se reflejó en una mayor cantidad de recursos obtenidos; en secas ocurrió lo contrario, siendo el Jardín el sitio donde más hormigas fueron empleadas en el forrajeo, pudiéndose observar un efecto en la porción de recursos transportados al hormiguero.

Relacionando este resultado con los valores de amplitud de nicho intra-sitio, se observa que el número de hormigas empleadas en el forrajeo se ajusta a los valores de amplitud de nicho trófico, por ejemplo, en el Llano durante las lluvias hubo una mayor cantidad de hormigas empleadas en el forrajeo, y la amplitud de nicho

trófico fue mayor que aquel observado en secas, cuando se observó una menor cantidad de forrajeras. De alguna manera, la mayor cantidad de hormigas observadas en el Llano, permitiría a cada una de las colonias invertir poco tiempo en la obtención de recursos y enfocarse sobre aquellos que fueron más comunes en las muestras de alimento (por ejemplo, semillas, fragmentos de insectos, excretas y frutos) sin descuidar la búsqueda del recurso preferencial. Además, cabría la posibilidad de que algunas forrajeras buscaran fuentes complementarias de alimento que ampliaran el espectro trófico, y aumentasen la eficacia del forrajeo (Hölldobler y Wilson 1990). En la temporada seca fue observada una disminución considerable en el número promedio de forrajeras, que se ajusta con una disminución en el valor de la amplitud del nicho trófico, y en la abundancia y diversidad de recursos dentro del Llano. Bajo estas condiciones de escasez, las hormigas no ampliaron su generalidad alimenticia, y en cambio disminuyeron su actividad, enfocándose básicamente sobre los mismos recursos utilizados en lluvias, y mantuvieron su preferencia sobre los insectos. De ésta manera, el número invertido de forrajeras permitió el transporte de recursos similares a los encontrados en lluvias, sin descuidar la búsqueda del recurso preferencial. Todo lo anterior no se ajusta a una de las predicciones hechas por la Teoría del Forrajeo Optimo (TFO), que dice que un depredador debe ampliar su dieta en un ambiente no productivo, donde las presas son relativamente raras y el tiempo de búsqueda prolongado, mientras que en un ambiente productivo, el espectro alimenticio debe ser estrecho, ya que, el tiempo de búsqueda es menor (Begon *et al.* 1996), a pesar de que ésta predicción ha sido ampliamente soportada en otros taxa como peces (Begon *et al.* 1996, Hilderbrand & Kershner 2004), aves

(Begon *et al.* 1996), mariposas (Komonen *et al.* 2004) y anfibios (Bardsley & Beebee 2000).

Consistentemente, en el Jardín el número más alto de forrajeras se ajustó con un valor alto de amplitud de nicho trófico, y menos forrajeras con una reducción en la amplitud de nicho. Sin embargo, las causas de ésta modificación pudieron haber sido diferentes a aquellas presentes en el Llano, debido a que lo único que varió, entre lluvias y secas, fue la diversidad de recursos. De ésta manera, las hormigas del Jardín, que se encontraron bajo condiciones de abundancia y alta diversidad, redujeron la amplitud de su nicho trófico y su actividad, siendo ampliamente generalistas cuando la diversidad fue menor. Estos resultados proporcionan evidencia de que la amplitud de nicho trófico no es modificada únicamente por la abundancia de recursos, como lo postula una de las suposiciones de la TFO (Begon *et al.* 1996), sino que es posible que la interacción entre abundancia y diversidad de recursos disponibles, ejerza una influencia importante sobre la amplitud de la dieta.

Por otro lado, la comparación entre estaciones indica que el número mayor de hormigas empleadas en el forrajeo coincidió con una preferencia en la dirección de búsqueda, lo que es interesante ya que los sitios se comportaron de manera inversa entre una estación y otra, empleando más forrajeras cuando se presentó la producción de recursos. La preferencia en la dirección de búsqueda, puede ser un reflejo de que la presencia de las fuentes de alimento fue de manera agrupada y no al azar, coincidiendo con lo propuesto por Whitford 1975 y, Yair & Shachak (1982), en el sentido de que la productividad de las zonas áridas se presenta de manera puntual y que no está homogéneamente distribuida. Probablemente esto se relacione

con condiciones heterogéneas al nivel de microhábitat como pueden ser la topografía, las características del suelo (como la composición mineral y el contenido orgánico), la cantidad diferencial de precipitación recibida para un mismo sitio, etc., que en principio, son factores que determinan la estructura y la composición de la vegetación, así como la productividad (Noy-Meir 1973, Whitford 1975, Ayyad 1981, Polis 1991a, Aguiar & Sala 1999).

### ***B) Utilización y preferencias de recursos.***

Los resultados demuestran el carácter altamente granívoro de la conducta alimenticia de *P. barbatus*, sin embargo, las semillas no forman parte de la preferencia de búsqueda por parte de las hormigas. El análisis acerca de la forma en la que son seleccionados los recursos, indica que no es a la zar, y además sugiere, que en el sitio más productivo, la preferencia en la selección de recursos es variable, por el contrario, en el sitio menos productivo, la preferencia en la selección se mantuvo. Si es posible considerar esta preferencia como una especialización sobre cierto tipo de recurso, entonces los datos parecen contraponerse a lo registrado en la literatura, en el sentido de que las especies son generalistas cuando las condiciones son de escasez (Pulliman & Brand 1975, Davidson 1977a 1977b, Hilderbrand & Kershner 2004), ya que, en el Jardín, el sitio más productivo, se observó un cambio en la selección entre una estación y otra, al contrario en el Llano, el sitio menos productivo, no hubo ningún cambio.

Más evidencia que favorece la contradicción, entre lo aquí reportado y la predicción de la amplitud de nicho trófico de la TFO, surge al comparar la amplitud

del nicho trófico entre las hormigas del Jardín y del Llano. En las lluvias, el Jardín tuvo más recursos que el Llano, pero ambos la misma heterogeneidad. El resultado del análisis de la amplitud de nicho, señala que en el Jardín las hormigas fueron más generalistas que las del Llano, dado que la amplitud de su nicho trófico fue mayor que la de éstas últimas. Parece adecuado suponer, que en un ambiente poco productivo pero medianamente diverso, como lo fue el Llano, las hormigas redujeron su nicho trófico, mientras que en un ambiente productivo y no muy diverso, como el Jardín, las hormigas lo ampliaron.

En la época seca el Jardín continuó siendo el sitio más productivo, y en particular el más heterogéneo en recursos, sin embargo, la comparación de la amplitud de nicho indica que fue igual en ambos casos. Esta similitud en la amplitud de nicho obedece a circunstancias particulares de cada sitio, ya que como ha sido demostrado cada uno tiene su propia dinámica de la composición y diversidad de recursos. En este sentido, las comparaciones al nivel intra-sitio arrojan resultados interesantes. Por ejemplo, el Jardín aunque mantuvo su productividad, la diversidad en lluvias fue menor que en secas, y en la primera estación la amplitud de nicho trófico fue mayor que en la segunda, es decir, que en una situación de abundancia y diversidad baja, las hormigas aumentaron su espectro trófico, y en secas con abundancia y alta diversidad, disminuyeron la amplitud del nicho. Lo particular del Llano fue que la abundancia de alimento cambió al igual que la diversidad, en Lluvias fue más productivo y diverso que en secas, y en la primera estación, la amplitud del nicho trófico fue mayor que en la segunda, una situación de poca abundancia y poca diversidad.

Sobre ésta base, es posible afirmar que la amplitud del nicho trófico puede ser afectada por una relación entre abundancia y diversidad de recursos disponibles, pero no como ha sido reportado en trabajos previos (por ejemplo Davidson 1977b; De Merona *et al.* 2003; Hilderbrand & Kershner 2004; Komonen *et al.* 2004), donde la abundancia afecta la amplitud de nicho trófico, favoreciendo la generalización del hábito alimenticio en situaciones de escasez, y la especialización en condiciones de bonanza (Begon *et al.* 1996).

Aunque no es posible hablar en un sentido estricto de especialización en el hábito alimenticio de las hormigas, ya que son en extremo generalistas y no se alimentan de un solo tipo de presas, la amplitud de su nicho trófico es diferente de acuerdo a la disponibilidad y diversidad de los recursos. Esta amplitud puede ser reflejo de las complejas interacciones que las hormigas establecen con el ambiente y de su flexibilidad trófica (Gordon 1991, Polis 1991b), siendo todo el tiempo granívoras (consumidoras de semillas), depredadoras (al consumir larvas vivas, aunque no insectos), frugívoras (al alimentarse de frutos), carroñeras (al consumir insectos muertos) y detritívoras (al consumir excretas). De esta manera las hormigas del Jardín y del Llano, adquieren importancia al estar interconectadas a diferentes niveles dentro de la red trófica llevando a cabo distintos papeles ecológicos. Representando una vía importante en el flujo de energía de los ecosistemas terrestres a través del reciclaje y redistribución de nutrientes, así como en la fijación de nitrógeno, por medio de su actividad carroñera y detritívora, y al ser consumidas por otros depredadores (Polis 1991b, Polis & Strong 1996, Bestelmeyer & Wiens 2003).

La información obtenida de los hábitos alimenticios de *P. barbatus*, proporciona evidencia de la complejidad de las interacciones dentro de la red trófica de los desiertos (Polis 1991b), debido a que es una especie polífaga, que consume muchos tipos de recursos sin especializarse sobre un nivel trófico, por lo que se encuentra inmersa dentro de una red de múltiples interconexiones tróficas que amplían su espectro de alimentación (Begon *et al.* 1996, Polis & Strong 1996). Ésta amplitud de nicho trófico, le puede ayudar a mantener sus poblaciones durante períodos de escasez, donde los alimentos alternativos adquieren relevancia porque disminuyen la dependencia sobre cualquier otra fuente de alimento, y garantizan una dieta balanceada que se puede mantener variando las preferencias conforme se alteran las circunstancias. Lo que ayuda a evitar la concentración de grandes cantidades de toxinas, producidas por algún tipo de recurso consumido (Begon *et al.* 1996, Polis & Strong 1996). Sin embargo, con los datos disponibles no es posible establecer de manera clara la importancia de cada una de éstas conexiones, en términos de transferencia de energía y de su papel en la adecuación de las colonias, y tampoco la base química de la selectividad de los recursos.

Los resultados son una contribución importante al conocimiento de la complejidad de la red alimenticia, ya que se analiza en detalle el hábito alimenticio de una especie que pertenece a uno de los grupos más abundantes y diversos de los ambientes terrestres, los artrópodos, y que ha sido escasamente analizado en estudios de relaciones alimenticias (Polis 1991b). No obstante, harían falta más observaciones o experimentos de campo, donde se cuantifique la influencia de otros factores sobre la dieta, entre los que se consideran los cambios en la dieta debidos a

la edad, la diversidad de especies, las influencias de la depredación mutua sobre la dinámica poblacional, etc., con el objeto de hacer más completo el análisis del papel de las hormigas en la red alimenticia (Polis 1991b, Polis & Strong 1996).

### **C) Distancias y orientaciones de forrajeo.**

Las hormigas del Llano se caracterizaron, porque durante todo el periodo de estudio recorrieron mayores distancias antes de iniciar la búsqueda de recursos, sobre todo en lluvias. La longitud de los recorridos, bien puede estar afectada por la distribución de los recursos, y también, por la distribución de la vegetación, lo que fue más evidente en el Llano donde las plantas tienen una distribución en parche. Las hormigas del Jardín, tuvieron tramos menores debido a que prácticamente la vegetación en este sitio rodea a todas las colonias. Es posible que bajo las condiciones presentes en el Llano, en términos de la TFO, invertir más forrajeras que recorran distancias mayores para la obtención de recursos mejore el tiempo de forrajeo, promoviendo que varios grupos de hormigas estén sobre un objeto, mientras que otras regresan con alimento al nido, y un número más de ellas busque recursos alternativos que no requieran trabajo en grupo (Begon *et al.* 1996). Mientras que en el Jardín, dadas las características de los recursos que fueron de fácil manejo y las cortas distancias recorridas para conseguirlos, promovieron que las colonias invirtieran un número menor de forrajeras. Esto permitiría que *P. barbatus* al igual que otras especies, como las hormigas faraón (*Monomorium pharaonis*), asigne eficientemente su fuerza de trabajo a través de un mecanismo de regulación del reclutamiento hacia las fuentes de alimento descubiertas, que podría funcionar por

medio de comunicación química (Hölldobler & Wilson 1990, Sumpter & Beekman 2003).

En lluvias, sólo las hormigas del Llano tuvieron preferencia sobre la dirección de forrajeo, sin embargo, en secas éste patrón se invierte y las hormigas del Jardín mostraron preferencia en la dirección de búsqueda. Este patrón pudo haberse debido a la distribución de los recursos, y al hecho de que la productividad en los desiertos ocurre en pulsos que también responden a una distribución en parche (Yair & Shachak 1982). Por ejemplo, en el Llano se debió a la producción de semillas en lluvias, ya que, la mayor parte de los desplazamientos se dirigieron hacia los manchones de vegetación; mientras que en el Jardín en secas, esta preferencia fue promovida por la producción de frutos, principalmente de *Mamillaria carnea*, que es una planta que se distribuye formando parches dentro de la zona de estudio. De esta manera, las columnas favorecieron a que las hormigas se dirigieran hacia los sitios donde era más probable encontrar alimento, tal como ha sido reportado para *P. badius*, y *P. occidentalis* (Harrinson & Gentry 1981, Mull & MacMahon 1997).

Uniando estos resultados con aquellos de la utilización y de la abundancia de recursos, se encuentra que, en lluvias, para el Jardín, la no preferencia en la dirección de forrajeo, posiblemente se debió a que en esta temporada los recursos más comunes fueron: fragmentos de insectos, insectos, excretas y semillas de Asteraceae, sobre todo de *Sanvitalia fruticosa* y *Viguiera dentata*, donde la primera tiene una distribución homogénea dentro del sitio. La preferencia observada en el Llano, como fue mencionado, se debió a la abundancia de semillas, sobre todo de leguminosas como *Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox*, que tienen una

distribución que forma islas de vegetación dentro del sitio, que a su vez puede favorecer el crecimiento de plantas anuales como *Allionia incarnata*, *Flaveria ramossisima*, *Bouteloua barbata*, *Eragrostis mexicana*, cuyas semillas también fueron muy abundantes en ésta época, que además coincide, con una mayor cantidad de recursos obtenidos.

En secas, la preferencia en la dirección observada en el Jardín, coincide también, con una mayor cantidad de recursos obtenidos, y la producción de éstos, sobre todo de semillas de leguminosas (*Caesalpinia melanadenia*, *Prosopis laevigata*, *Acacia constricta*), cactáceas (*Mammillaria carnea*, *Opuntia pilifera*), fragmentos de insectos, insectos y excretas. Por el contrario, la no preferencia en el Llano, se debió a que durante ésta época sólo las semillas de *Asteaceae* (*Viguiera dentata* y *Flaveria ramossisima*, principalmente ésta última), fueron los únicos recursos abundantes para el sitio, y se ajustan con una disminución en la obtención de recursos que es el reflejo de la dificultad por encontrarlos.

La evidencia de que durante una época del año las colonias tuvieron preferencia por una dirección de forrajeo y en otra no, parece indicar que los territorios de *P. barbatus* son dinámicos y que los límites son flexibles, promoviendo la intersección de los caminos de forrajeo entre colonias, causando que las forrajeras se encuentren continuamente, sin que esto implique el inicio de hostilidades entre ellas, y a su vez promoviendo la coexistencia en un ambiente difícil e impredecible (Davidson 1977a, Gordon 1991). Sin embargo, debido a que los límites son establecidos desde la fundación de la colonia, haría falta una observación detallada

cuando esto sucediera, y corroborar si la agresividad para establecer el territorio se cumple para las colonias jóvenes de la zona de estudio.

Finalmente, con relación a la distancia máxima de forrajeo, los valores extremos entre 10 y 20 m registrados para el Llano, parecen indicar que *P. barbatus* sería capaz de llegar incluso hasta los 30 m o más de distancia máxima de forrajeo (de hecho, se midió una distancia de 37 m para una hormiga con respecto a su nido). Dentro de este amplio rango de forrajeo, es muy probable que una hormiga encuentre otras colonias de la misma o diferente especie, al ser altamente exploradoras, deben tener un mapa complejo de la distribución de las colonias vecinas y aún de las que están más alejadas de sus proximidades. Además, es probable que tengan información acerca de los lugares donde sea posible encontrar alimento mucho más allá de sus fronteras, tal como parece suceder con *A. cockerilli* (Sanders & Gordon 2000).

### **8.3) Consideraciones finales.**

Las hormigas de la especie *P. barbatus*, aunque pueden ser escasas en el forrajeo de otros recursos que no sean semillas, tienen un hábito alimenticio extremadamente amplio, y sus preferencias alimenticias no corresponden directamente con ningún tipo de semillas (a excepción de las corolas de las compuestas). La amplitud de su nicho trófico sugiere que las hormigas están interconectadas de forma compleja dentro de la red alimenticia de los desiertos, y que tienen dentro de estos ecosistemas una gran variedad de papeles ecológicos.

Ésta amplitud del nicho trófico se ve afectada por la interacción entre la abundancia y la diversidad de los recursos disponibles en el hábitat. La variedad de relaciones bióticas que pueden establecer las hormigas a través de su espectro trófico, hace evidente la complejidad de la estructura de las relaciones dentro de zonas áridas, que se ven además promovidas por la marcada heterogeneidad espacial característica de los desiertos.

El nicho puede ser definido como el papel que tiene una especie dentro del ambiente en el que se encuentra, sin embargo, este papel puede ser multifactorial, es decir, en términos de qué se puede definir el rol de la especie. Puede ser definido en función del periodo de actividad, el tiempo de vida, el sitio de anidación, o el alimento, donde cada uno de éstos ejes, tiene a su vez una multitud de ejes.

En este trabajo, sólo se considero la alimentación como una forma de definir el nicho de *P. barbatus*. Además de la notable actividad omnívora, los resultados parecen sugerir que el amplio espectro trófico, le puede permitir a *P. barbatus* aprovechar al máximo los recursos, y amortiguar los efectos de la productividad primaria propia del hábitat donde se encuentre. De este modo, puede ser cuestionado el grado en el que la productividad primaria actúa como factor que determina la estructura de las poblaciones y/o comunidades. Sin embargo, harían falta estudios experimentales y de campo, donde sea posible estimar bajo diferentes circunstancias, la producción de recursos propia del sitio, y la contribución de los recursos exóticos, de tal manera que puedan ser evaluados los efectos de éstas fuentes estocásticas de alimento sobre la dieta.

Relacionado con lo anterior, el número de hormigas empleadas en el forrajeo, puede permitirle a *P. barbatus* explotar al mismo tiempo, los recursos más y menos abundantes. En este sentido, los resultados parecen evidenciar que entre las forrajeras, puede haber hormigas especialistas, que se encarguen de buscar aquellos recursos que por su densidad sean difíciles de encontrar, pero que, en términos de energía ganada, sean benéficos para la colonia. Así éstas hormigas, pueden invertir todo el tiempo necesario para encontrar este tipo de recursos, sin que implique una deficiencia en la optimización del forrajeo. También es probable, que este grupo de hormigas, aproveche fuentes de alimento ajenas a la producción intrínseca del ambiente, es decir, aquellas que se presentan de manera esporádica, debido a que dependen de mecanismos de distribución al azar, como el viento o las corrientes.

## 9) Bibliografía.

- \*Acosta F. J., F. López & J. M. Serrano (1995). Dispersed versus central-place foraging: intra- and intercolonial competition in the strategy of trunk trail arrangement of a harvester ant. *The American Naturalist* 145: 389-411.
- \*Aguilar M. R. & O. E. Sala (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Tree* 14: 273-277.
- \*Alonso L. E. & D. Agosti (2000). Biodiversity studies, monitoring, and ants: an overview. In Agosti D., J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (eds.) *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, U.S.A. Smithsonian Institution Press, pp.1-8.
- \*Armbrecht I. & P. U. Chacón (1999). Rareza y diversidad de hormigas en fragmentos de bosque seco colombianos y sus matrices. *Biotropica* 31: 646-653.
- \*Ayyad M. A. (1981). Soil-vegetation-atmosphere interactions. In Goodall D. W., R. A. Perry and K. M. W. Howes (Comps.) *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management* Vol-1, London, Cambridge University Press, pp.9-31.

- \*Bardsley L. & T. J. C. Beebee (2000). Competition between *Bufo* larvae in a eutrophic pond. *Oecologia* 124: 33-39.
- \*Begon M., J. L. Harper & C. R. Townsend (1996). *Ecology, individuals, populations and communities*. Oxford. Blackwell Science.
- \*Benton T. G., J. A. Vickery & J. D. Wilson (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- \*Bernstein R. A. (1975). Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56: 213-219.
- \*Bernstein R. A. & M. Gobbel (1979). Partitioning of space in communities of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 931-942.
- \*Bestelmeyer B. T. & R. L. Schooley (1999). The ants of the southern Sonoran desert: community structure and the role of trees. *Biodiversity Conservation* 8: 643-657.
- \*Bestelmeyer B. T. & J. A. Wiens (2003). Scavenging ant foraging behavior and variation in the scale of nutrient redistribution among semi-arid grasslands. *Journal of Arid Environments* 53: 373-386.

- \*Brown J. H., O. J. Reichman & D. W. Davidson (1979). Granivory in desert ecosystems. *Annual Review Ecology and Systematics*. 10: 201-227.
- \*Cardinale B. J., A. R. Ives & P. Ichausti (2004). Effects of species diversity on the primary productivity of ecosystems: extending our spatial and temporal scales of inference. *Oikos* 104: 437-450.
- \*Cleary D. F. (2003). An examination of scale of assessment, logging and ENSO-induced fires on butterfly diversity in Borneo. *Oecologia* 135: 313-321.
- \*Davidson D. W. (1977a). Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- \*Davidson D. W. (1977b). Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 725-735.
- \*De Merona B., R. Vigouroux & V. Horeau (2003). Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecologica* 24: 147-156.
- \*De Vita J. (1979). Mechanism of interference and foraging among colonies of the hervester ant *Pogonomyrmex californicus* in the Mojave desert. *Ecology* 60: 729-737.

- \*Everitt B. S. (1977). *The análisis of contingency tables*. London, Chapman and Hall.
- \*Farji-Brener A. G. (1992). Modificaciones al suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae: Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. *Ecología Austral* 2: 87-94.
- \*Farji-Brener A. G. & C. Sierra (1998). The role of trunk trails in the scouting activity of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecoscience* 5: 271-274.
- \*Fukami T. & P. J. Morin (2003). Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424: 423-426.
- \*Gessner M. O., P. Inchausti, L. Persson, D. G. Raffaelli & P. S. Giller (2004). Biodiversity effects on ecosystem functioning: insights from aquatic systems. *Oikos* 104: 419-422.
- \*González-Espinoza M. (1984). Patrones de comportamiento de forrajeo de hormigas recolectoras *Pogonomyrmex* spp. en ambientes fluctuantes (Hymenoptera Formicidae). *Folia Entomológica* 61: 147-158.
- \*Gordon D. M. (1987). Group-level dynamics in harvester ants: young colonies and the role of patrolling. *Animal Behaviour* 35: 833-843.

- \*Gordon D. M. (1991). Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *The American Naturalist* 138: 379-411.
- \*Harrison J. S. & J. B. Gentry (1981). Foraging pattern, colony distribution, and foraging range of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology* 62: 1467-1473.
- \*Herrera-Fuentes M. C., R. Guzmán & R. G. Castaño-Meneses (2005). Hormigas del desierto: primer registro de la mirmecofauna del valle de Zapotitlán Salinas, México. (Datos no publicados)
- \*Hilderbrand R. H. & J. L. Kershner (2004). Influence of habitat type on food supply, selectivity, and die overlap of Bonneville Cutthroat Trout and nonnative Brook Trout in Beaver Creek Idaho. *North American Journal of Fisheries Management* 24: 33-40.
- \*Hobbs R. J. (1985). Harvester ant foraging and plant species distribution in annual grassland. *Oecologia* 67: 519-523.
- \*Hölldobler B. & E. Wilson (1990). *The ants*. Cambridge Mass. The Belknap Press of Harvard University Press.

- \*Hughes L. & M. Westoby (1990). Removal rates of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 71: 138-148.
- \*Kaspari M., S. O'donnell & J. R. Kercher (2000). Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist* 155: 280-293.
- \*Kitching R. L. (2001). Food webs in Phytotelmata: "bottom-up" and "to-down" explanations for community structure. *Annual Review Entomology* 46: 729-60.
- \*Krebs C. J. (1999). *Ecological methodology*. 2nd ed. Menlo Park, California. Benjamin/Cummings.
- \*Komonen A., A. Grapputo, V. Kaitala, J. S. Kotiaho & J. Päävinen (2004). The role of niche breadth, resource availability and range position on the life history of butterflies. *Oikos* 105: 41-54.
- \*Lindsey P. A. & J. D. Skinner (2001). Ant composition and activity patterns as determined by pitfall trapping and other methods in three habitats in the semi-arid Karoo. *Journal of Arid Environments* 48: 551-568.

- \*Loreau M., S. Naeem, P. Inchausti, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman & D. A. Wardle (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- \*Mackay W. P. (1991). The role of ants and termites in desert communities. *In* G.A.Polis (ed) *The ecology desert communities*, Tucson, The University of Arizona Press, pp. 113-150.
- \*MacMahon J. A., J. F. Mull & T. O. Crist (2000). Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystems influences. *Annual Review Ecology Systematics* 31: 265-291.
- \*Mehlhop P. & N. J. Scott (1983). Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecological Entomology* 8: 69-85.
- \*Mull J. F. & J. A. MacMahon (1997), Spatial variation in rates of seed removal by harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis*) in a shrub-steppe ecosystem. *The American Midland Naturalist* 138: 1-13.

- \*Naeem S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton & R. M. Woodfin (1995).  
 Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of  
 terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 347: 249-  
 262.
- \*Naeem S., Chair F. S. Chapin III, R. Constanza, P. R. Ehrlich, F. B. Golley, D. U.  
 Hooper, J.H. Lawton, R. V. O'Neill, H. A. Mooney, O. E. Sala, A. J. Symstad &  
 D. Tilman (1999). Biodiversity and ecosystem functioning: Maintaining natural  
 life support processes. *Issues in Ecology* 4: 2-11.
- \*Noy-Meir I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review  
 of Ecology and Systematics* 4: 25-71.
- \*Pake C. E. & L. Venable (1996). Seed banks in desert annuals: implications for  
 persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* 77: 1427-1435.
- \*Polis G. A. (1991a). Desert communities: an overview of patterns and processes. In  
 G. A. Polis (comp.) *The ecology desert communities*, Tucson, The University of  
 Arizona Press, pp. 1-26.
- \*Polis G. A. (1991b). Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of  
 food-web theory. *The American Naturalist* 138: 123-155.

- \*Polis G. A. & D. R. Strong (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* 147: 813-846.
- \*Pulliman H. R. & M. R. Brand (1975). The production and utilization of seeds in plains grassland of southwester Arizona. *Ecology* 56: 1158-1167.
- \*Quintana-Ascencio P. F. & M. González-Espinoza (1990). Variación estacional en la dieta de *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) en nopaleras del centro de México. *Folia Entomológica Mexicana* 80: 245-261.
- \*Reichman O. J. (1979). Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- \*Rico-Gray V., J. G. García-Franco, M. Palacios-Ríos, C. Díaz-Castelazo, V. Parra-Tabla & J. A. Navarro (1998a). Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in México. *Biotropica* 30: 190-200.
- \*Rico-Gray V., M. Palacios-Ríos, J.G. García-Franco & W.P. Mackay (1998b). Richness and seasonal variation of ant-plant associations mediated by plant-derived food resources in the semiarid Zapotitlan Valley, México. *American Midland Naturalist* 140: 21-26.

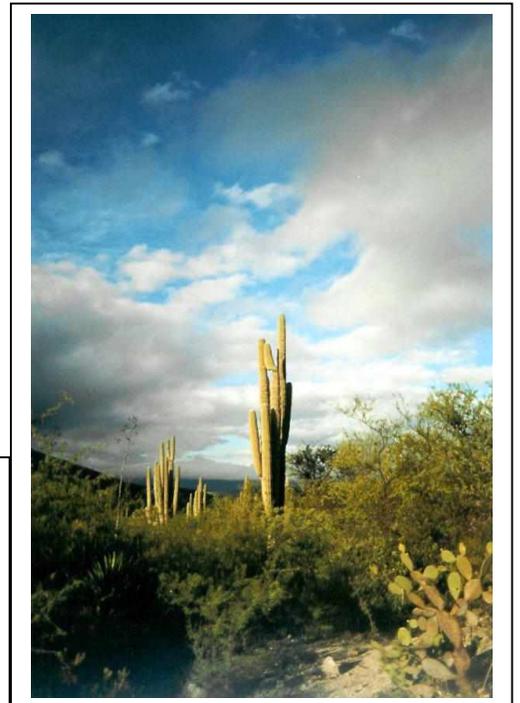
- \*Ríos-Casanova L., A. Valiente-Banuet & V. Rico-Gray (2004). Las hormigas del Valle de Tehuacan: comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 37-54.
- \*Rojas P. & C. Fragoso (2000). Composition, diversity, and distribution of chihuahuan desert ant community (Mapimí, Mexico). *Journal of Arid Environments* 44: 213-227.
- \*Rzedowski J. (1978). *La vegetación de México*. México. Limusa.
- \*Sanders N. J. & D. M. Gordon (2000). The effects of interspecific interactions on resource use and behavior in a desert ant. *Oecologia* 125: 436-443.
- \*Sanders N. J. & D. M. Gordon (2003). Resource-dependent interactions and the organization of desert ant communities. *Ecology* 84: 1024-1031.
- \*Schooley R. L. & J. A. Wiens (2003). Spatial patterns, density dependence, and demography in the harvester ant, *Pogonomyrmex rugosus*, in semi-arid grasslands. *Journal of Arid Environments* 53: 183-196.
- \*Schowalter T. D. (2000). *Insect ecology: an ecosystem approach*. San Diego California, Academic Press.

- \*Schultz T. R. & T. P. McGlynn (2000). The interactions of ants with other organisms. *In* Agosti D., Majer J.D., Alonso L.E. and Schultz T.R. (eds) *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington and London 35-44 p.
- \*Sumpter D. J. T. & M. Beekman (2003). From nonlinearity to optimal: pheromone trail foraging by ants. *Animal Behaviour* 66: 273-280.
- \*Tilman D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke & C. Lehman (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 224: 843-845.
- \*Waxman D. (2002). Ants ordering ants to feed. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 103-104.
- \*Whitford W. G. (1975). Foraging behavior of Chihuahuan Desert harvester ants. *The American Midland Naturalist* 95: 455-458.
- \*Whitford E. G. (1978). Foraging in seed harvester-ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59: 185-189.
- \*Wilby A. & M. Shachak (2000). Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* 125: 495-503.

- \*Yair A. & A. Danin (1980). Spatial variations in vegetations as related to the soil moisture regime over an arid limestone hillside, northern Negev, Israel. *Oecologia* 54: 389-397.
- \*Yair A. & M. Shachak (1982). A case study of energy, water and soil flow chains in arid ecosystem. *Oecologia* 54: 389-397.
- \*Zar J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. 4th ed. New Jersey. Prentice Hall.
- \*Zavala-Hurtado J. A. (1982). Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica* 7: 99-120.
- \*Zavala-Hurtado J. A., P. L. Valverde, A. Díaz Solís & E. Portilla (1996). Vegetation-environment relationships based on a life-forms classification in a semiarid region of tropical México. *Biología Tropical* 44: 581-590.
- \*Zavala-Hurtado J. A., P. L. Valverde, M. C. Herrera-Fuentes & A. Díaz-Solís (2000). Influence of leaf-cutting ants (*Atta mexicana*) on performance and dispersion patterns of perennial desert shrubs in a Inter.-tropical region of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 46: 93-102.

**10) Apéndice.**

**Aspecto de la vegetación dentro del sitio el Jardín, durante las dos épocas de observación. Fotos: J. Alejandro Zavala-Hurtado, Rafael Guzmán.**



**Aspecto de la vegetación dentro del sitio el Llano, durante las dos épocas de observación. Fotos: J. Alejandro Zavala-Hurtado, Rafael Guzmán.**

