

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA

ESCUELA SUPERIOR DE CIENCIAS



SELECCION DE SEMILLAS DE PLANTAS ANUALES POR LAS  
HORMIGAS FORRAJERAS DEL DESIERTO CENTRAL DE BAJA  
CALIFORNIA, MEXICO.

TESIS PROFESIONAL QUE COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

ROCÍO BERENICE MANCILLA MACIEL

ENSENADA, B.C., FEBRERO 1989

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA

ESCUELA SUPERIOR DE CIENCIAS


SELECCION DE SEMILLAS DE LAS PLANTAS ANUALES  
POR LAS HORMIGAS FORRAJERAS DEL DESIERTO CENTRAL  
DE BAJA CALIFORNIA, MEXICO.

T E S I S   P R O F E S I O N A L


QUE PRESENTA:

ROCIO BERENICE MANCILLA MACIEL


APROBADO POR:



M.C. ERNESTO CAMPOS GONZALEZ  
Presidente del Jurado




M.C. JOSE DE JESUS CASTELLON O.  
Secretario



BIOL. JOSE DELGADILLO R.  
1er. Vocal



BIOL. MARCELO RODRIGUEZ MERAZ  
2do. Vocal



M.C. ALAIN MALKOWIAK B.  
3er. Vocal

A la memoria de mi padre, que no tengo palabras para expresar mi agradecimiento por todo lo que me dió.

A mi madre por todo el esfuerzo, apoyo y amor incondicional que siempre me ha dado.

A mi familia por el cariño y confianza que han depositado en mí.

A Humberto por todo lo que significa ser mi compañero.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer todo el apoyo brindado por mi asesor y amigo M.C. Alain M. Walkowiak, quien en todo momento mostró la mayor disponibilidad para que las cosas resultaran mejores, especialmente durante los dos últimos km.

Al M.C. Ernesto Campos G. quiero dar las gracias por las oportunas recomendaciones y críticas para la preparación de este trabajo desde sus inicios.

Mis agradecimientos para todos los sinodales, que dedicaron tiempo y esfuerzo en entender algunos aspectos de las hormigas forrajeras, y aunque dedicados a otras ramas de la ciencia, aportaron valiosas sugerencias que se encuentran de una u otra forma plasmadas en el escrito.

A Didier Genin, quien desinteresadamente revisó y aportó sus conocimientos de forrajeo al manuscrito.

Para todos los amigos con los que compartí experiencias en el desierto: Agustín Ledezma, Arturo Arroyo, Mario Salazar, Mireya Balcazar, Alain Walkowiak, Rodrigo Michel, Ernesto Franco, Humberto León, Alejandro Avendaño, Aracely Loaiza y Manelik. Así como a la gente de Cataviña, que siempre prestó su ayuda cuando lo requerimos.

Aprecio la ayuda brindada por Rodrigo Michel con el manejo de la computadora, a Kenny Walkowiak por la elaboración de gráficas y R. R. Snelling por la corroboración taxonómica de las hormigas.

Al personal administrativo de C.I.C.E.S.E. y E.S.C. U.A.B.C., por brindar su ayuda, y al C.O.N.A.C.Y.T. por la beca otorgada.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Ubicación geográfica de las estaciones de estudio y localización fitogeográfica de las subdivisiones del Desierto Sonorense .....13
- Figura 2. Precipitación media anual en San Luis.....15
- Figura 3. Precipitación media anual en Bahía de Los Angeles.....15
- Figura 4. Matorral sarcófilo en la estación de Cataviña.....16
- Figura 5. Matorral micrófilo en la estación de Los Frailes.....16
- Figura 6. Patrones de actividad forrajera de *P. californicus* en Cataviña durante 1987.....26
- Figura 7. Patrones de actividad forrajera mensual de *M. pergandei* en Cataviña.....27
- Figura 8. Patrones de actividad forrajera mensual de *M. pergandei* en Los Frailes.....30
- Figura 9. Proporción de las diferentes categorías que componen el forrajeo de *M. pergandei* en Los Frailes.....36

Figura 10.	Proporción de las diferentes categorías que componen el forrajeo de <i>M. pergandei</i> en Cataviña.....	37
Figura 11.	Proporción de las diferentes categorías que componen el forrajeo de <i>P. californicus</i> en Cataviña.....	38
Figura 12.	Porcentaje relativo de semillas de anuales, semillas y flores de arbustos en el forrajeo de <i>P. californicus</i> en Cataviña.....	39
Figura 13.	Porcentaje reletivo de semillas de anuales en el forrajeo de <i>M. pergandei</i> en Los Frailes.....	41
Figura 14.	Porcentaje relativo de semillas de anuales en el forrajeo de <i>M. pergandei</i> en Cataviña.....	42
Figura 15.	Fenología de las plantas anuales en Cataviña durante Enero 1988.....	44
Figura 15.	Fenología de las plantas anuales en Los Frailes durante Enero 1988.....	45

## LISTA DE TABLAS

- Tabla I. Composición por especie de la Mirmecofauna de las dos estaciones de estudio .....24
- Tabla II. Relación mensual del número de semillas colectadas durante 3 min y comportamiento forrajero .....34
- Tabla III. Resultados de la correlación de Sperman entre la densidad específica de plantas anuales alrededor de cada hormiguero y su proporción por especie en el forrajeo de *M. pergandei* en Los Frailes y Cataviña .....40

## INDICE

PAGINA DE APROBACION DEL TRABAJO .....	i
DEDICATORIA .....	ii
AGRADECIMIENTOS .....	iii
LISTA DE FIGURAS .....	iv
LISTA DE TABLAS .....	v
RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCION .....	3
ANTECEDENTES .....	6
OBJETIVOS .....	11
AREAS DE ESTUDIO .....	12
Estación Cataviña .....	14
Estación Los Frailes .....	17
METODOLOGIA .....	19
a) Diversidad específica .....	20
b) Actividad y comportamiento forrajero .....	21
c) Composición forrajera .....	21
RESULTADOS .....	24
a) Diversidad específica .....	24
b) Actividad y comportamiento forrajero .....	25
c) Composición forrajera .....	35
DISCUSION .....	46
a) Diversidad específica .....	46
b) Actividad y comportamiento forrajero .....	50

c) Composición forrajera .....	54
CONCLUSION .....	62
RECOMENDACIONES .....	64
LITERATURA CITADA .....	65

## RESUMEN

La Mirmecofauna encontrada en la estación de estudio que recibe influencia mediterránea, con mayor índice de precipitación y uniformidad de ocurrencia, fue más diversa y abundante que la de la estación con menor grado de regularidad y cantidad de lluvias, que se encuentra en la zona de transición entre los dos regímenes climáticos prevaletentes en la península.

*Pogonomyrmex californicus* y *Messor pergandei*, son dos especies de hormigas granívoras que cohabitan en ambas estaciones de estudio, difiriendo en patrón de actividad temporal, comportamiento forrajero y dieta de semillas.

Ambas especies comparten los recursos de espacio, tiempo y alimento, los cuales por una parte son limitados por las condiciones ambientales extremas y heterogéneas, restringiéndose a algunos sustratos adecuados, hora del día y mes con temperatura dentro de la tolerancia fisiológica y disponibilidad de semillas en el suelo.

*M. pergandei* ocupa el nivel jerárquico superior dentro de las comunidades de hormigas estudiadas, sus hábitos territorialistas y plasticidad en el comportamiento forrajero, entre otros factores, le confieren ventajas adaptativas que le permiten utilizar los recursos limitados con mayor eficiencia. Siendo capaz de habitar en regiones con amplia fluctuación en el inicio, duración y modalidad de precipitaciones, y consecuente variabilidad temporal en cantidad y renovación de recursos alimenticios.

## ABSTRACT

The myrmecofauna found at the study location with mediterranean influence with higher precipitation index and predictability, was more abundant and diverse than the location with lower rain quantity and regularity, which lies in the climatic transition zone between the two main peninsular climatic regions.

*Pogonomyrmex californicus* and *Messor pergandei* coexist in both study locations, differing in temporal activity pattern, harvester behaviour and diet composition.

Both species share space, time and food resources, which are limited by extreme and heterogeneous environmental conditions, restricting the establishment of ant colonies to a favourable substrate, activity to a physiological tolerance of diel and seasonal temperature and seed availability in the desert soil. favorable substrate, diel and seasonal

*M. pergandei* has the higher jerarquical level in the ants community studied, its territorial and harvester behaviour plasticity, as well as other factors, enables this species to use limited resources efficiently. Resulting in its capacity to live in the most uncertain environments with high impredictability of food resources renewal.

## INTRODUCCION

Las semillas de las plantas anuales constituyen la etapa latente capaz de dispersarse y resistir las condiciones desfavorables del ambiente. En las regiones áridas mantienen a las poblaciones de especies anuales durante los largos periodos adversos, entre las cortas temporadas de crecimiento vegetativo y reproductivo, posteriores a las lluvias esporádicas notablemente variables.

Es común que las semillas de las especies anuales conformen el 95% del número total de las semillas individuales y más del 80% de la biomasa producida (Nelson y Chew, 1977; Brown et al., 1979).

En los desiertos de Norte América y en la mayor parte de las regiones áridas, los granívoros más importantes son aves, roedores y hormigas. Cada uno de los cuales se ha especializado en varios grados para explotar este recurso (Brown y Davidson, 1977; Mares y Rosenzweig, 1978; Brown et al. op. cit.). El comportamiento forrajero de cada clase depende de las características ecológicas particulares, siendo los patrones de coexistencia y repartición de semillas determinados por la competencia interespecifica (Brown y Ojeda, 1987).

La granivoría trae como consecuencia la disminución en la abundancia de semillas y una modificación en la distribución y composición de la estructura espacial del estrato herbáceo anual.

El consumo selectivo tiene un papel muy significativo en la dinámica poblacional de la comunidad herbácea (Brown et al. 1979; Inouye, et al. 1980; Brown y Ojeda, 1987). La preferencia por algunas semillas de especies anuales está determinada por las características físicas y químicas de las semillas, así como por las condiciones en las que se encuentre en el suelo.

En algunas regiones del Desierto Sonorense de Baja California, e.g. Cataviña, es común encontrar cohabitando diferentes especies de hormigas cosechadoras de semillas como *Pogonomyrmex californicus* (Buckley) y *Messor pergandei* (Mayr). Ambas presentan un tamaño corporal similar, pero difieren en su comportamiento forrajero, *P. californicus* cosecha semillas individualmente y *M. pergandei* lo hace agrupada y en ocasiones individualmente.

El comportamiento forrajero específico se asocia a la especialización para explotar los recursos alimenticios según su abundancia y tipo de distribución en el ambiente (Davidson, 1977a). Así estas diferencias específicas en hábitos forrajeros, composición de la dieta y períodos de actividad, son la base de la coexistencia de estas especies de hormigas y la repartición de las semillas como recurso alimenticio, e.g. segregación de nichos (*sensu* Whittaker, 1973).

\*Anteriormente *Veromessor pergandei*, el género fue puesto en sinonimia con *Messor* por B. Bolton (1982).

El presente estudio tiene como finalidad contribuir al conocimiento ecológico de las zonas áridas, particularmente a las que ocupan la mayor parte de la península de Baja California, que por su diversidad regional de elevación, exposición y configuración topográfica, se establece en ella una diversidad de formas vegetales y animales. Las interacciones entre ambas son variables, y en gran parte determinadas por las condiciones ambientales del medio físico y biológico que les rodea.

*M. pergandei* es un componente importante de mirmecofauna en el Desierto Sonorense, por su abundancia y hábitos granívoros tiene impacto en la estructura de las poblaciones de herbáceas anuales y en la comunidad de hormigas forrajeras. Las variaciones del comportamiento forrajero observadas entre las dos estaciones estudiadas, muestra que esta especie es capaz de modificar su conducta para sobrevivir, aún en medios donde las fluctuaciones ambientales determinan una irregularidad temporal en la renovación y disponibilidad de recursos alimenticios.

## ANTECEDENTES

Las primeras observaciones sobre el comportamiento de las hormigas granívoras en los desiertos de Norte América, fueron realizados por Wheeler (1910). Sus resultados conforman un compendio sobre estructura, desarrollo y hábitos de la Mirmecofauna hasta entonces conocida en el Nuevo Continente. A este trabajo le siguieron el de Cole (1935) y Mallis (1941), enfocados a la descripción del comportamiento de las poblaciones de diferentes especies de hormigas que habitan en las zonas áridas del Sur de los Estados Unidos. Con el mismo carácter descriptivo, Wheeler y Creighton (1934), Creighton (1953) y Wheeler y Rissing (1975), detallaron ampliamente la actividad y comportamiento de *M. pergandei* sin inferir en la importancia ecológica de su presencia en las comunidades desérticas.

En 1958, Tevis estudió a esta misma especie en el Valle de Coachella (California), después que éste sufrió un periodo de sequía de 12 años. Él interpretó que el consumo de semillas fue la principal adaptación de *M. pergandei* para habitar en zonas áridas. Esto debido a que durante los largos periodos de sequía, las semillas representan la fuente alimenticia más confiable en comparación al nectar de las flores u otros artrópodos. Por otro lado, Tevis (op. cit) también analizó la composición de la dieta, en un intento para establecer el tipo de interrelaciones entre plantas anuales y hormigas, sugiriendo que las hormigas

forrajeras tenían escasa influencia en la abundancia y distribución de las plantas individuales y en la composición de la comunidad herbácea. Investigaciones más recientes han demostrado lo contrario (Inouye et al. 1980). Al analizar los efectos del consumo de semillas por diferentes granívoros, mediante la exclusión selectiva de hormigas, roedores o ambas clases, observando un aumento en la densidad total de las plantas en todas las exclusiones. El efecto producido por los roedores fue disminuir aquéllas especies de semillas grandes al consumirlas con mayor intensidad y las hormigas incrementaron la diversidad de especies anuales. Esto por cosechar las semillas más abundantes, alterando el avance de sucesión vegetal creando mosaicos de etapas serales o al prevenir el dominio competitivo de algunas especies climax.

En base a la teoría de estrategias forrajeras de Schoener (1970), Bernstein (1975) analizó la respuesta de las hormigas forrajeras a variaciones en la densidad de semillas, a lo largo de un gradiente altitudinal de 500 a 1500 m snm en el Desierto de Mojave. Correlacionando el incremento de elevación con el aumento en la densidad de semillas y poblaciones de hormigas granívoras. Los resultados observados con *Pogonomyrmex rugosus* (Emery), *P. californicus* y *M. pergandei*, indican que el área de forrajeo de cada especie es inversamente proporcional a la densidad de semillas disponibles y la competencia interespecífica es reducida al regular la distancia entre las diferentes colonias. Este estudio fue realizado durante

la época más productiva del año, limitándose a observar el comportamiento forrajero solamente cuando el recurso es abundante, pasando inadvertidas las modificaciones de conducta estacionales y por tanto la posible variación en respuesta a los cambios de densidad de semillas en el mismo hábitat.

El comportamiento forrajero específico, determina la eficiencia para utilizar semillas que se encuentran distribuidas en el suelo en diferentes densidades. El forrajeo agrupado en columna, utilizado por *M. pergandei* durante algunos meses del año, ha sido interpretado como una especialización para explotar el recurso alimenticio cuando éste es escaso (Bernstein 1975). Esto es contrario a las conclusiones de Davidson (1977a), quien relaciona este comportamiento con la eficiencia para utilizar recursos abundantes, al concentrar un mayor número de individuos en parches con alta densidad de semillas, reduciendo así el gasto energético y aumentando la captación de semillas por unidad de tiempo.

Davidson (op. cit), reconoce la necesidad de estudiar la conducta forrajera de *M. pergandei*, durante un ciclo anual por lo menos, debido a las dificultades encontradas para determinar su comportamiento como agrupado o individual, según sus observaciones en los desiertos de Sonora, Chihuahua y Mojave, durante los meses de mayor disponibilidad de semillas en el suelo. Estos datos obtenidos en regiones con mayor precipitación y por tanto

más productivos, son muy útiles para su comparación con los resultados observados en Cataviña y Los Frailes, donde la cantidad de precipitación anual es menor y la vegetación herbácea menos abundante.

Ha sido sugerido frecuentemente que la competencia por las semillas determina la estructura de las comunidades de granívoros en las zonas áridas (Brown, et al., 1979; Davidson, 1977a), suponiéndose que la preferencia por alguna especie vegetal estará determinada por el tamaño de semilla (Davidson, op. cit.; Lemen, 1978), tamaño del parche del recurso (Frye y Rosenzweig, 1980) y dispersión de las semillas (Davidson, op. cit.; Abramsky, 1983; Bernstein, 1975). Estas variables indudablemente tienen efecto en el tipo de forrajeo; sin embargo, cabe considerar que las semillas presentan muchos otros atributos, como morfología, dureza, textura y composición química, caracteres que pueden influenciar la selección del depredador.

En la mayoría de los casos, estas características no son tomadas en cuenta. Más aún, generalmente en los experimentos sobre selectividad dietética se ofrecen a los granívoros semillas no nativas, por lo que Kelrik et al. (1986), sugieren que se interprete con cautela estos resultados acerca de la selectividad de semillas y repartición de recursos, ya que no es conocida la influencia de los atributos morfo-químicos de éstas. Asimismo, tampoco han sido consideradas las altas variaciones en la distribución espacial y temporal de

especies de semillas y plantas entre microhábitats encontradas por Reichman (1984), y Price y Reichman (1987).

Debido al carácter sésil de las colonias, la oferta de consumo será aquella que se encuentre alrededor del hormiguero. Por esto es necesario analizar conjuntamente la dieta, en términos de demanda alimenticia, y la composición del estrato herbáceo cercano a la entrada del hormiguero, en términos de oferta del medio, para establecer si existe algún grado de preferencia alimenticia.

Las observaciones acerca del comportamiento forrajero a través de las fluctuaciones estacionales en la disponibilidad de recursos, y la selectividad en la dieta, aportarán evidencias de las estrategias adaptativas de estas especies de hormigas forrajeras. Al mismo tiempo se obtendrán elementos para inferir el efecto que pueden producir en la comunidad herbácea anual.

## OBJETIVOS

- 1) Determinar la diversidad específica de hormigas forrajeras de semillas en dos estaciones del Desierto Sonorense.
- 2) Observar el comportamiento forrajero específico de las hormigas a las variaciones de densidad de semillas disponibles.
- 3) Determinar las preferencias selectivas de la cosecha de semillas, según la diversidad y abundancia temporal del recurso alimenticio.
- 4) Comparar la actividad forrajera, comportamiento y selección de semillas de *M. pergandei* entre las estaciones de estudio con diferentes condiciones climáticas y de productividad primaria.

## AREAS DE ESTUDIO

La península de Baja California se ubica al noroeste de la República Mexicana, extendiéndose aproximadamente 1400 km de norte a sur, entre los 32°30' y los 22°50' de latitud norte.

Debido a su posición geográfica, la península presenta dos regímenes climáticos bien diferenciados: al noroeste, prevalece el clima mediterráneo con periodos de lluvias concentrados durante el invierno y sequía estival, y al sureste se presenta un clima tropical, con lluvias predominantemente durante el verano, y de ocurrencia irregular en el invierno (Walkowiak y Solana, 1989).

Espacialmente, entre los regímenes mediterráneo y tropical, se distribuye un gradiente climático que recibe la influencia de ambos climas, resultando un mosaico de regiones con características ambientales diferentes.

Las variaciones de altitud, exposición y relieve topográfico en la península de Baja California, permite que a distancias relativamente cortas, se establezcan comunidades vegetales diferentes. Shreve y Wiggins (1964) subdividen el Desierto Sonorense de la península, en la Región de Vizcaíno (Vizcaino Region), Valle inferior del Colorado (Lower Colorado Valley), Costa Central del Golfo (Central Gulf Coast) y Región de Magdalena (Magdalena Region), basándose en las diferencias florísticas encontradas (Fig. 1).

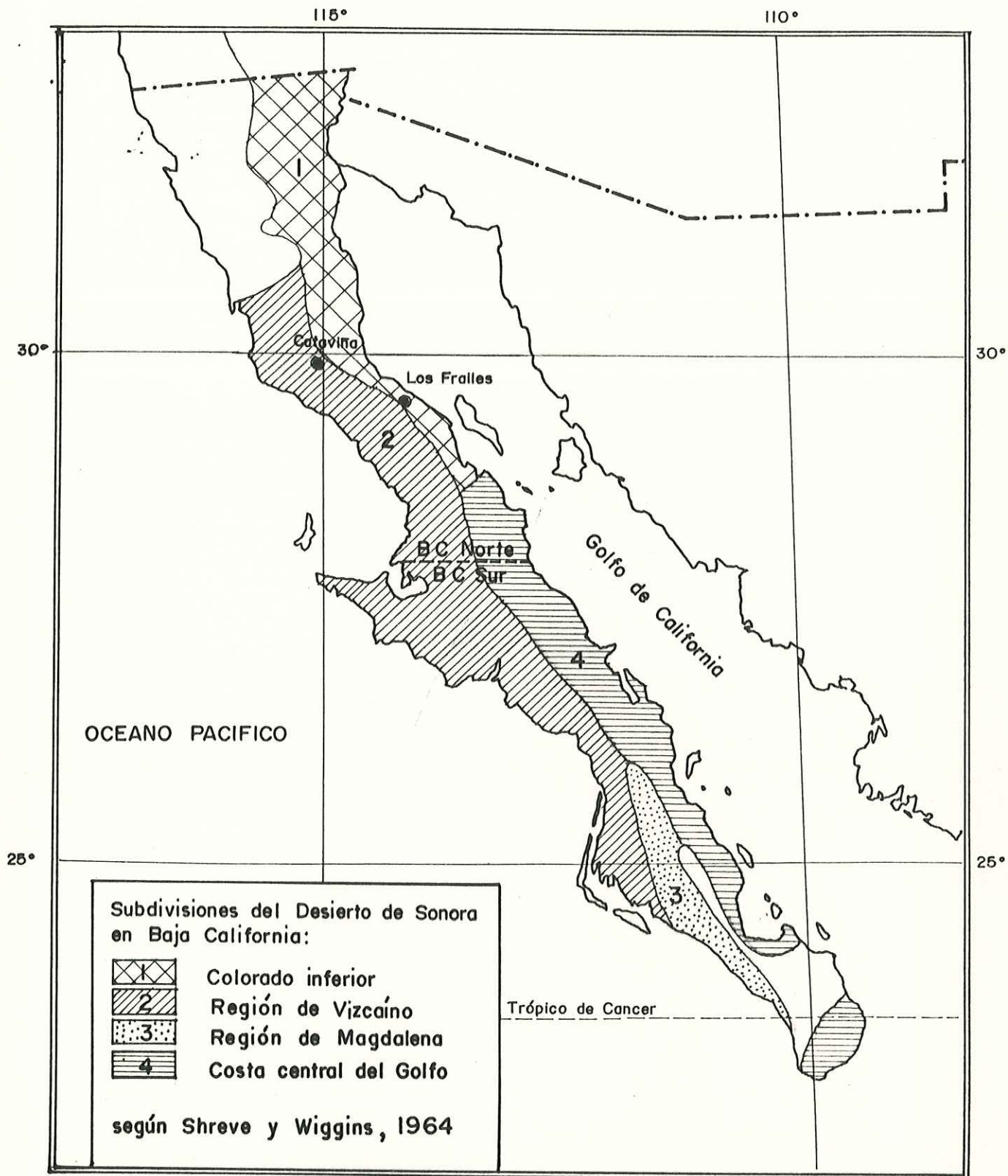


Fig. 1. Ubicación geográfica de las estaciones de estudio y localización fitogeográfica dentro de las subdivisiones del Desierto Sonorense (tomado de MacMahon y Wagner, 1985).

## ESTACION CATAVIRA.

Ubicada en los  $20^{\circ}43'45''$  latitud norte y  $114^{\circ}42'50''$  longitud oeste, a 550 m snm en la Región de Vizcaíno del Desierto de Sonora.

La influencia que recibe del clima mediterráneo es predominante, las lluvias aunque con alta varianza interanual en cantidad, se presentan durante los meses invernales (Fig. 2), con un promedio de precipitación anual de 124 mm y coeficiente de variabilidad de 0.58, según los registros de la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, durante 27 años en la estación más cercana de San Luis.

García (1988), de acuerdo a sus modificaciones al sistema de Köppen, clasifica el clima como BW<sub>hs</sub> (e'), siendo éste seco semicálido, con temperatura media anual de  $19^{\circ}\text{C}$ , y oscilaciones térmicas anuales de  $14.6^{\circ}\text{C}$ .

El suelo está formado por dos horizontes, el primero compuesto por arena granítica de 0-0.58 m de profundidad y pH 6.5, y el segundo comprendido entre 0.58-1 m de material arenoso-franco con pH 6.8.

La vegetación es denominada como matorral sarcófilo (Shreve y Wiggins, 1964), el estrato arbustivo tiene una cobertura del 24.5% predominando *Larrea tridentata*, *Eriogonum fasciculatum*, *Ambrosia dumosa*, *Opuntia molesta*, *Pachycereus pringlei* y *Cercidium microphyllum* (Fig. 4).

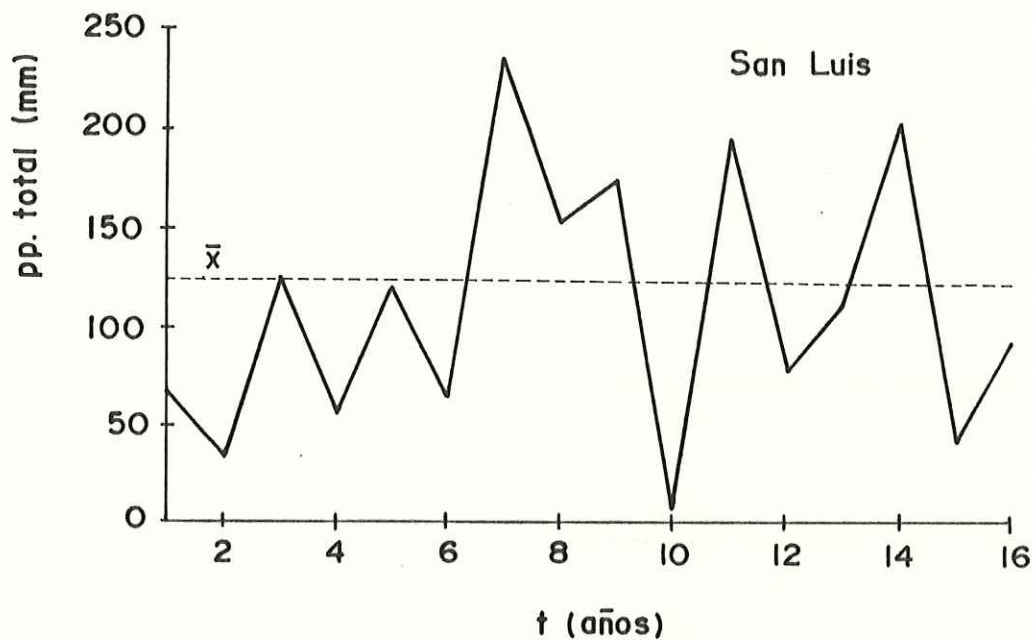


Fig. 2. Precipitación media anual en San Luis, según datos de la S.A.R.H.

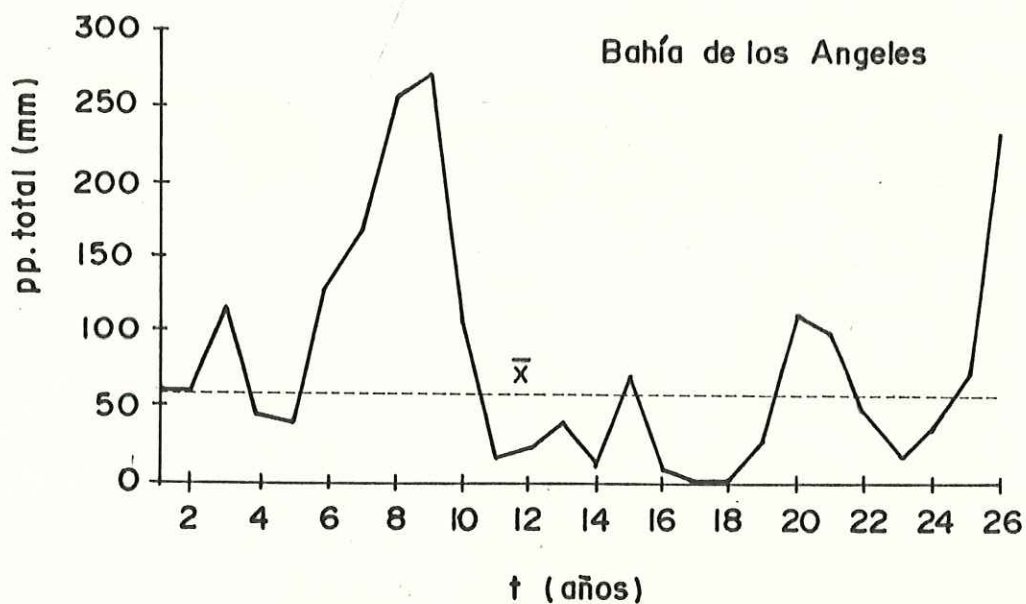


Fig. 3. Precipitación media anual en Bahía de los Angeles, según datos de la S.A.R.H.



Fig. 4. Matorral sarcófilo en la estación de Cataviña.

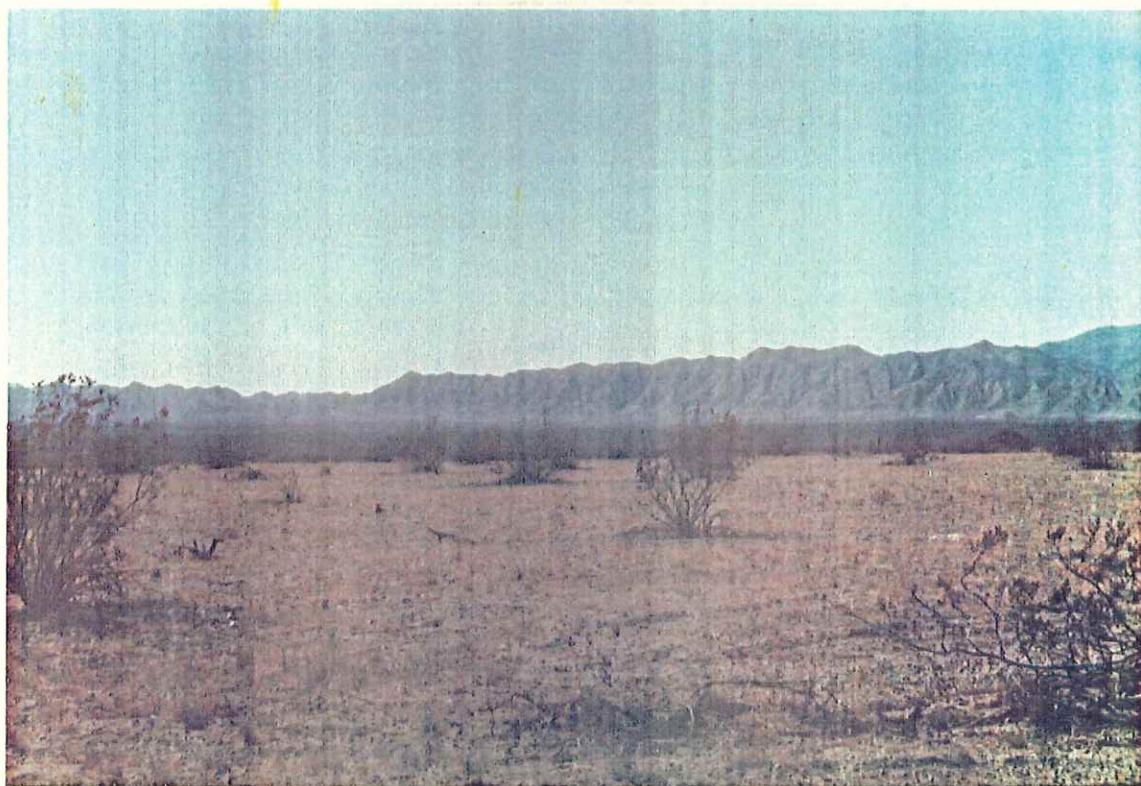


Fig. 5. Matorral micrófilo en la estación de Los Frailes.

## ESTACION LOS FRAILES.

Se localiza en los  $29^{\circ}34'$  latitud norte y  $114^{\circ}12'$  longitud oeste, a 180 m snm, dentro del Desierto Sonorense en la subdivisión del Valle inferior del Colorado.

Su posición geográfica la ubica dentro de la transición de los regímenes climáticos del mediterráneo y tropical, recibiendo influencia del primero con lluvias invernales y del segundo con precipitaciones estivales.

La incidencia de ambos patrones de precipitación, se manifiesta con un alto grado de irregularidad en la frecuencia anual de inicio, abundancia y modalidad de las lluvias (Fig. 3).

La precipitación media anual es de 59.5 mm según registros de la estación meteorológica más cercana de la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos en Bahía de los Angeles, con un coeficiente de variabilidad de 0.98.

El clima según las modificaciones de García (1988) al sistema de Köppen, se clasifica como  $BW(h')hw(x)(e')$ , por ser árido, con temperatura media anual de  $22.7^{\circ}\text{C}$ , veranos cálidos de temperatura media sobre  $33^{\circ}\text{C}$ , mes más frío bajo  $18^{\circ}\text{C}$  y muy extremo, con oscilaciones térmicas anuales mayores de  $14.5^{\circ}\text{C}$ .

El suelo se compone de un sólo horizonte de 0-2.57 m de profundidad, formado de arena granítica con pH 7.1.

El matorral micrófilo (Shreve y Wiggins, 1964) es muy escaso, con 4% de cobertura arbustiva, predominando la presencia de *Larrea tridentata*, *Fouquieria splendens*,

*Fachyermus discolor*, *Encelia farinosa*, *Ambrosia dumosa*,  
*Viscainoa geniculata* y *Lophocereus schottii* (Fig. 5).

## METODOLOGIA

Durante el periodo de Diciembre 1986 a Abril 1987, se realizaron observaciones sobre las condiciones climáticas, topográficas y caracterización de la vegetación, en algunas regiones del Desierto Sonorense en Baja California Norte, con el fin de seleccionar las áreas de estudio que serían muestreadas mensualmente hasta Mayo 1988.

Las estaciones de Cataviña y Los Frailes fueron seleccionadas para estudiar la actividad, comportamiento y composición forrajera de las hormigas granívoras. El criterio de selección se basó parcialmente en el hecho de que estas estaciones presentan suelos de arena y grava granítica similares, así como topografía plana, que es donde se encuentran generalmente las colonias de las hormigas forrajeras. Ambas estaciones se ubican en dos subdivisiones fitogeográficas diferentes del Desierto Sonorense (Shreve y Wiggins, 1964), que varían en el patrón y cantidad de precipitación, conocidos indicadores de la productividad primaria en los desiertos.

A partir de Mayo 1987 se estandarizó el muestreo mensual en ambas estaciones de estudio.

A) Diversidad específica.

Se observaron los hábitos alimenticios de todas las especies de hormigas, colectándose ejemplares que fueron preservados en alcohol etílico al 70% e identificados taxonómicamente con ayuda de estereoscópio.

Los hormigueros fueron escogidos en base a las siguientes características: distancia entre entradas mayor de 30 m, para evitar que se tratase de una misma colonia; madurez del nido, en base a la cantidad de cáscaras de semilla alrededor de la entrada, ya que la probabilidad de muerte de los recién fundados es muy elevada (Rissing y Pollock, 1984; Ryti y Case, 1988 a, b), considerándose este factor para *M. pergandei* únicamente, ya que los hormigueros de *P. californicus* no presentan materiales de desecho fuera de la entrada; y la presencia de colonias de cualquier otra especie que pudiera interferir con las actividades forrajeras.

Los hormigueros seleccionados fueron marcados con estacas, señalándose así en Cataviña 4 colonias de *P. californicus* y 2 de *M. pergandei*, y en Los Frailes 3 de *M. pergandei*.

Durante Mayo 1988 se contaron el número de colonias/ha en ambas estaciones incluyendo los hormigueros marcados, anotando la especie a la que pertenecían y observando el patrón de distribución que presentaban.

### B) Actividad y comportamiento forrajero.

La actividad diaria de cada hormiguero se estimó una vez al mes, contando durante un minuto el número de hormigas que salían a cosechar, las que entraban con carga y sin carga, para detectar el patrón de forrajeo diurno, anotando además la hora y temperatura superficial del suelo, colocando el termómetro directamente en el suelo cubierto de una capa delgada del mismo. Estas mediciones se repetían cada media hora aproximadamente en todas las colonias, durante el periodo en que eran activas, anotándose el tipo de comportamiento forrajero, y datos relevantes como peleas interespecíficas de colonias, obreras que cortaban hojas o semillas directamente de la planta y presencia de hembras aladas y machos, entre otros.

### C) Composición forrajera.

Durante tres min. se tomaban con pinzas a las obreras que transportaban semillas u otros objetos, y se les colocaba en un frasco hasta ser liberados, o cuando la carga era grande se quitaba directamente de las mandíbulas de la hormiga, dejándola en libertad posteriormente. Las muestras se colocaron en frascos separados etiquetados por hora, fecha y hormiguero, llevando a cabo la identificación en el laboratorio.

En los meses de Marzo, Abril y Mayo 1988, se contaron e identificaron las especies de plantas anuales cercanas a la entrada de los hormigueros, hasta una distancia de 20 m, utilizándose un cuadrante de 20 x 20 cm, que se colocaba

paralelo a la columna de forrajeo en cada medición de actividad. Considerando que la composición del estrato herbáceo anual alrededor de cada hormiguero, debe ser la principal oferta disponible, dado que las colonias son sésiles y el territorio de forrajeo se restringe al área circundante de la entrada al nido. De esta manera se obtuvieron en Los Frailes 48, 45 y 37 repeticiones para los hormigueros 1, 2 y 3 respectivamente, mientras que en Cataviña sólo se logró el conteo de 21 cuadrantes para los dos hormigueros de *M. pergandei*. Estos datos no se revisaron alrededor de los hormigueros de *P. californicus*, debido a que cuando ésta empezó a forrajear las plantas estaban casi secas y no reconocibles, además de que esta especie cambia frecuentemente la entrada a su colonia.

Tomando en cuenta lo anterior, durante Abril 1988, se registró el número de individuos por especie anual, en los cuadrantes de 20 x 20 cm, realizando 120 réplicas para cada hormiguero, las cuales se distribuían a intervalos regulares de 50 cm sobre dos líneas de 30 m cuyo centro cruzaba exactamente sobre la entrada al hormiguero, colocando alternadamente los cuadrados sobre el lado derecho e izquierdo de las líneas.

Para determinar si *M. pergandei* presenta selectividad en el forrajeo de semillas de plantas anuales, se analizaron estadísticamente, la proporción específica de semillas en el forrajeo y la composición relativa de herbáceas cercana a la entrada. Evaluando la intensidad de

asociación entre ambas variables por hormiguero y para cada especie de herbácea.

Su grado de covariación o independencia fue determinado utilizando la prueba no paramétrica de correlación de rangos de Spearman (Zar, 1974).

Se diseñó una oferta artificial con semillas plantas anuales para confirmar las preferencias por algunas especies anuales en la dieta de *M. pergandei* en las dos estaciones de estudio.

El experimento consistió en ofrecer montones de 200 semillas de composición específica conocida, a 1, 5 y 10 m de la entrada del hormiguero, una vez que la columna de forrajeo tenía una dirección definida, colocándose a un lado de ésta. Las pruebas se realizaron durante Abril y Mayo 1988 y en ellas se utilizaron semillas de las especies que frecuentemente cosechan las hormigas, tomándose las muestras directamente de la estación en la que se ofrecieron, para evitar que no fueran reconocidas por las obreras.

Durante 1987, se observó que después de las lluvias algunas especies de plantas efímeras maduraban rápidamente, floreciendo y fructificando antes que las otras, por lo que sus semillas durante el primer mes de producción, predominaban en el forrajeo. Suponiendo que éste factor puede influir en la cosecha de estas especies al inicio de la temporada forrajera, se registró durante Enero 1988 su fenología en las dos áreas de estudio, a través de 4 transectos con 5 cuadrantes de  $0.25 \text{ m}^2$  cada uno.

## RESULTADOS

### A) Diversidad específica.

Las comunidades de hormigas en ambas estaciones, difieren principalmente en el número de especies, número de hormigueros/ha y especie dominante (Tabla I).

En la estación de Cataviña, son más abundantes las colonias/ha, dominando el número de *Pheidole tucsonica* Wheeler, la cual no se encuentra en Los Frailes, donde *M. pergandei* predomina con hormigueros regularmente espaciados.

Considerando la dificultad para obtener muestras de pequeñas semillas transportadas por *Ph. tucsonica*, y el número de éstas que se perdía cuando las obreras las liberaban, confundiéndose entre la arena, se decidió no incluirlas en este estudio, por no poder obtener datos confiables.

Tabla I. Composición específica de la Mirmecofauna en las estaciones de estudio. NHH: Número de hormigueros/ha. CF: Comportamiento forrajero (G en grupo, I individual). TC: Tamaño corporal de las obreras en mm, según Wheeler y Wheeler (1973).

ESTACION	ESPECIE	NHH	CF	TC
Cataviña	<i>M. pergandei</i>	12	G, I	2.5 - 7
	<i>P. californicus</i>	12	I	5.5 - 6.7
	<i>P. tenuispinus</i>	1	G	7.5
	<i>Ph. tucsonica</i>	120	G	2.5
Los Frailes	<i>M. pergandei</i>	78	G, I	2.5 - 7
	<i>P. californicus</i>	1	I	5.5 - 6.7

Así mismo, no fue posible registrar suficientes datos con *Pogonomyrmex tenuispinus* Forel, por habersele encontrado hasta Septiembre 1987, siendo ésta la única observación. Por lo tanto, se considera sólo a *P. californicus* y *M. pergandei* en Cataviña, y *M. pergandei* en Los Frailes, debido a que en esta estación ocurrió algo similar al caso de *P. tenuispinus* en Cataviña, encontrando una sola colonia de *P. californicus* en Agosto 1987, la cual tenía muy pocos individuos y presentaba un patrón muy irregular de actividad forrajera.

#### B) Actividad y comportamiento forrajero.

Los patrones de actividad forrajera de *P. californicus* y *M. pergandei* en Cataviña, son diferentes, variando en el rango de temperaturas en el que se lleva a cabo, así como en período anual y diurno (Figs. 6 y 7).

*M. pergandei* en ambas estaciones desarrolla actividades de colecta cuando la temperatura superficial del suelo se encuentra entre los 14<sup>o</sup> y 42<sup>o</sup>C, realizando ésta durante casi todo el año, excepto en Noviembre en ambas estaciones y Diciembre en Cataviña. La colecta diaria puede ser bimodal o unimodal (Figs. 7 y 8), en el primer caso evitando las horas de máxima temperatura y volviendo a iniciarse al atardecer; en el segundo caso, el forrajeo principia un poco más tarde en la mañana y prosigue hasta poco después del mediodía. Las colonias de Los Frailes utilizaron durante un período mayor el patrón unimodal de

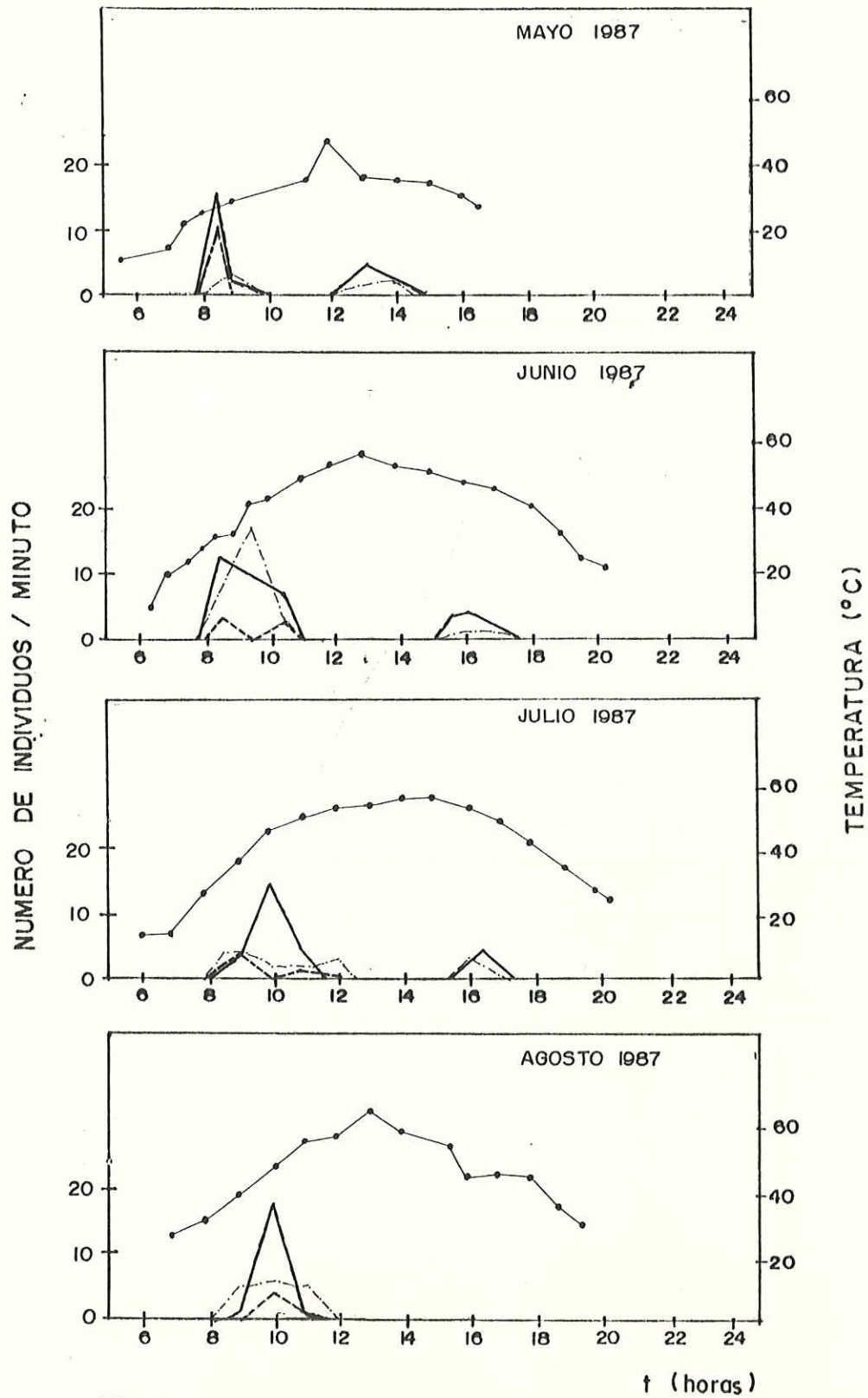


Fig. 6. Patrones de actividad forrajera de *P. californicus* en Cataviña durante 1987.

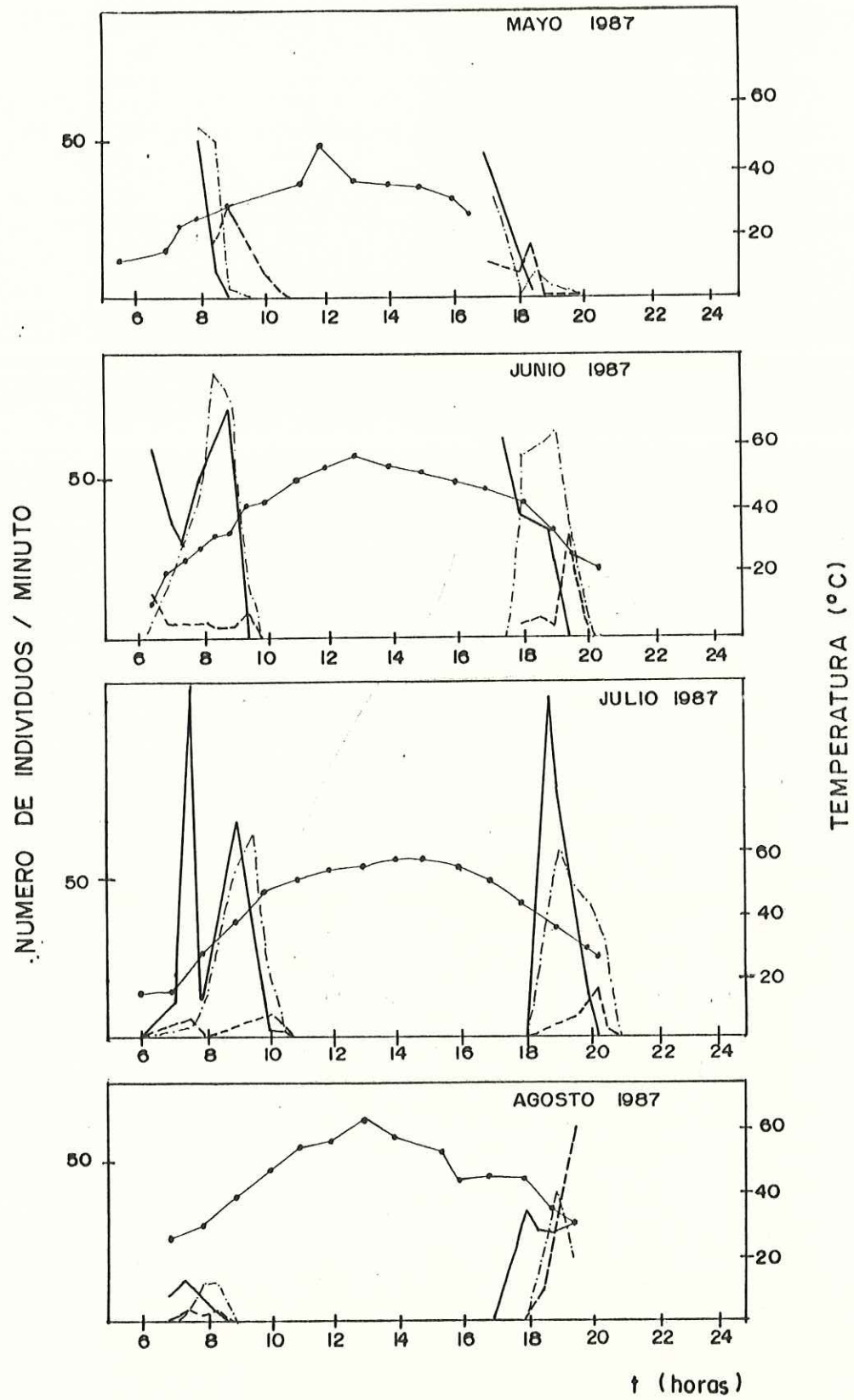


Fig. 7. Patrones de actividad forrajera mensual de *M. pergandei* en la estación de Cataviña.

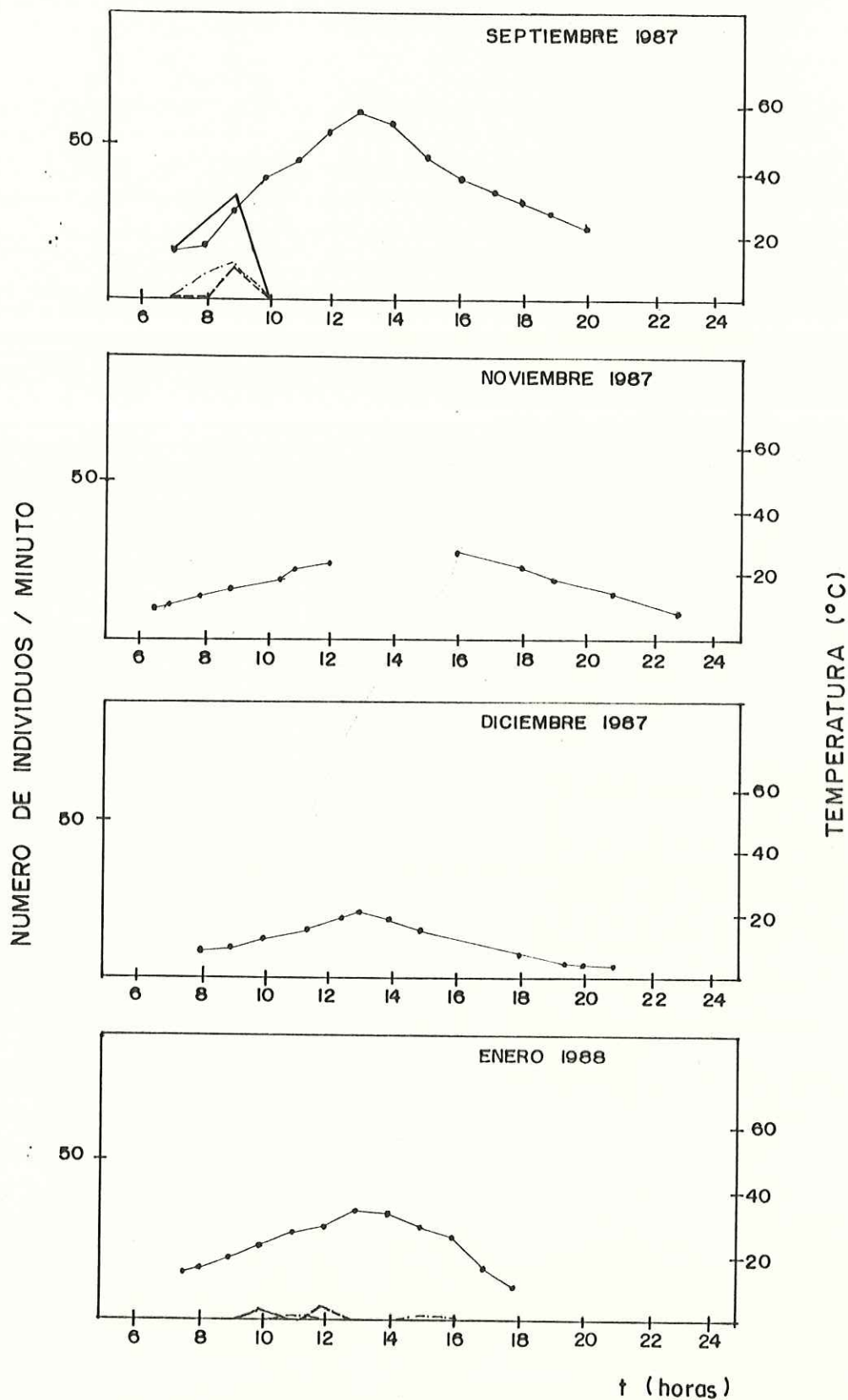


Fig. 7. continuación

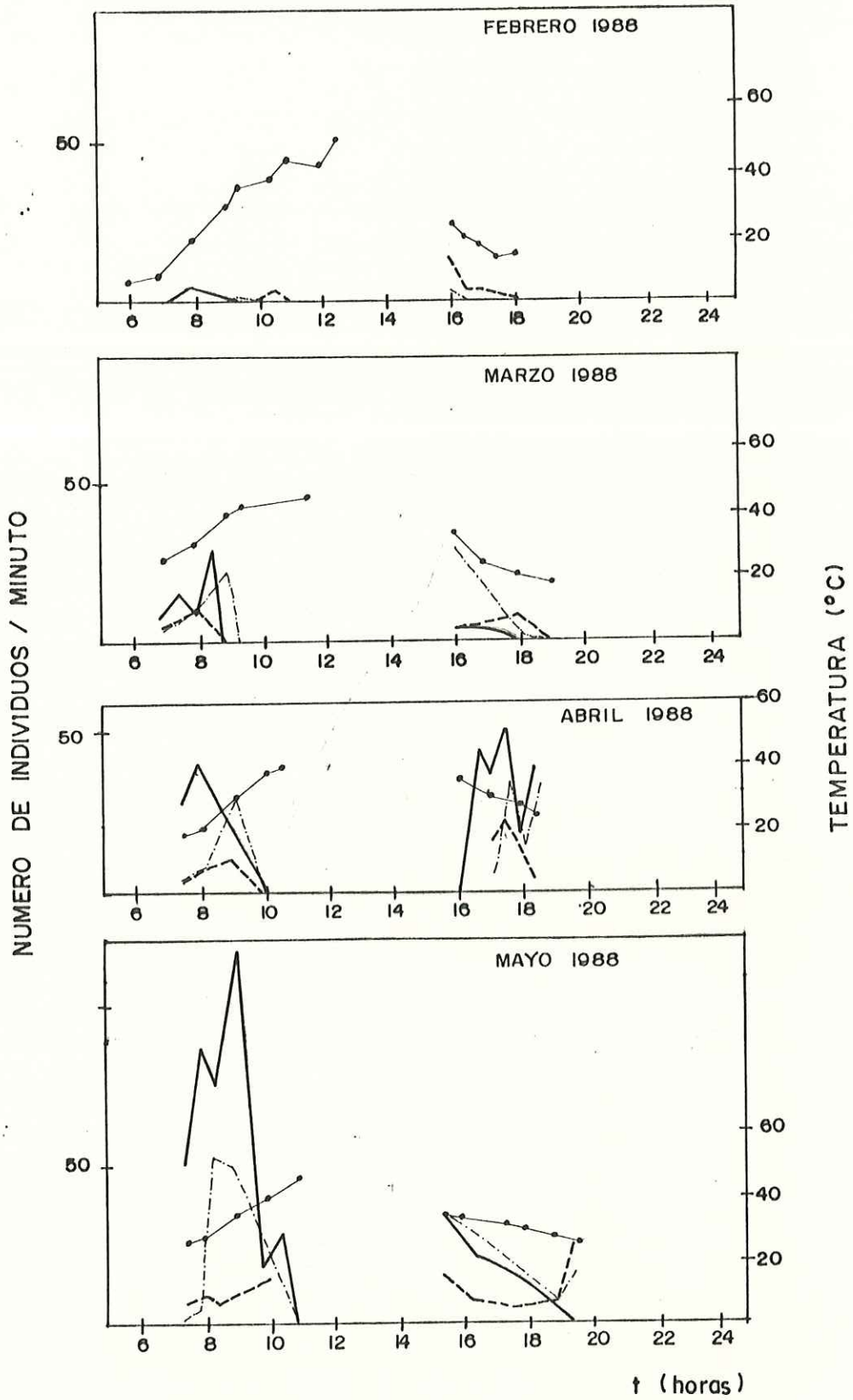


Fig. 7. continuación

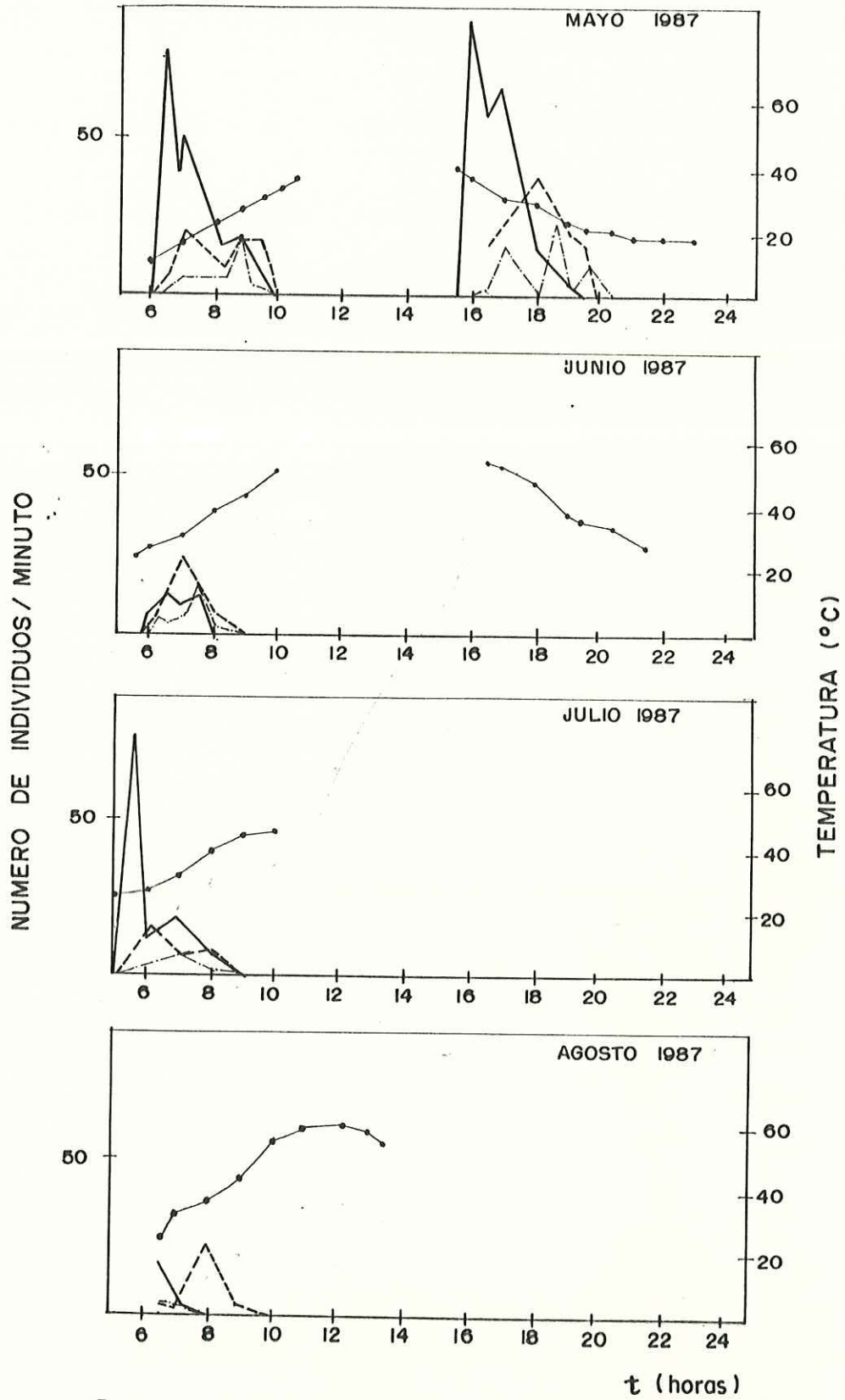


Fig. 8. Patrones de actividad forrajera mensual de *M. pergandei* en la estación de Los Frailes.

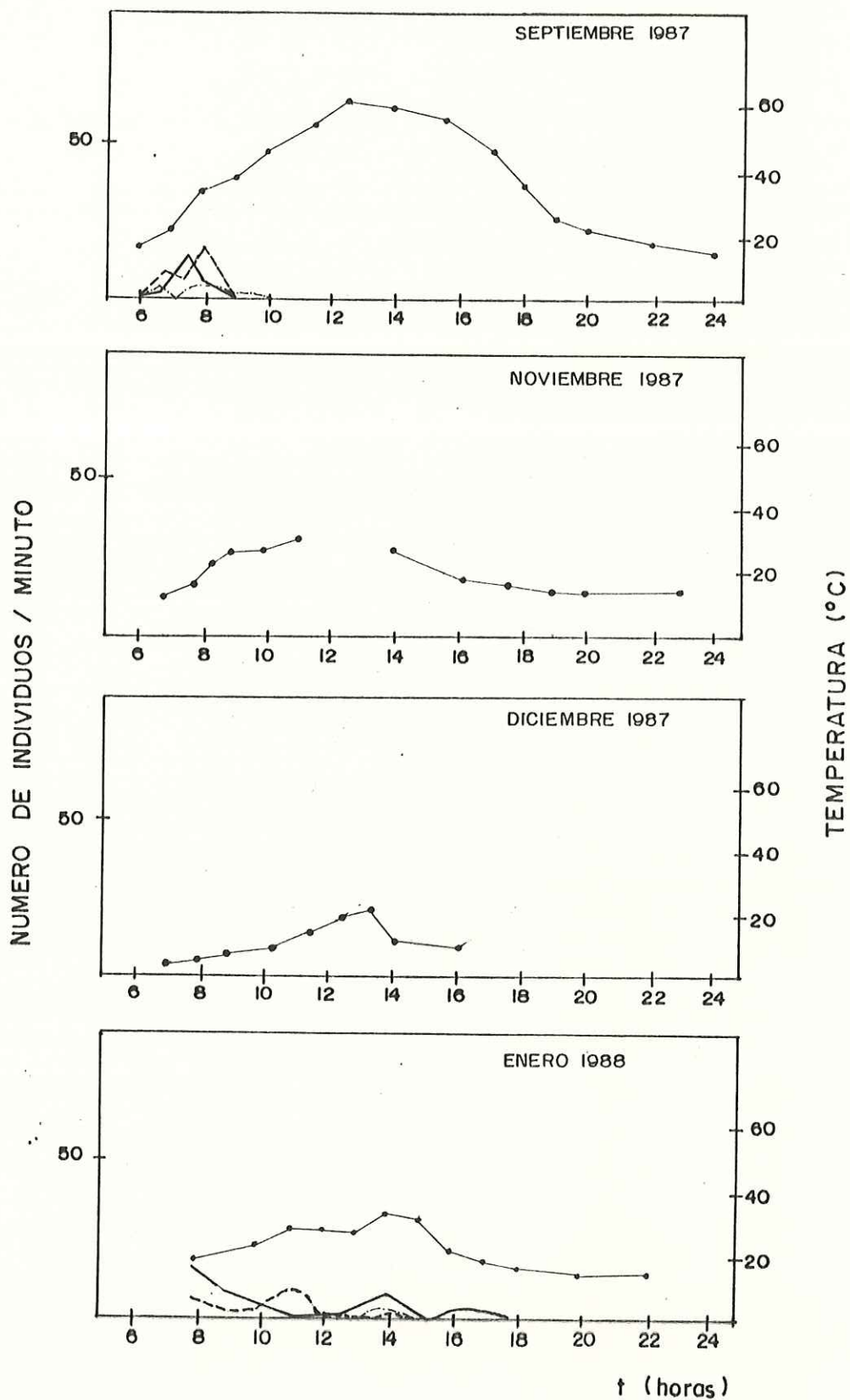


Fig. 8. continuación

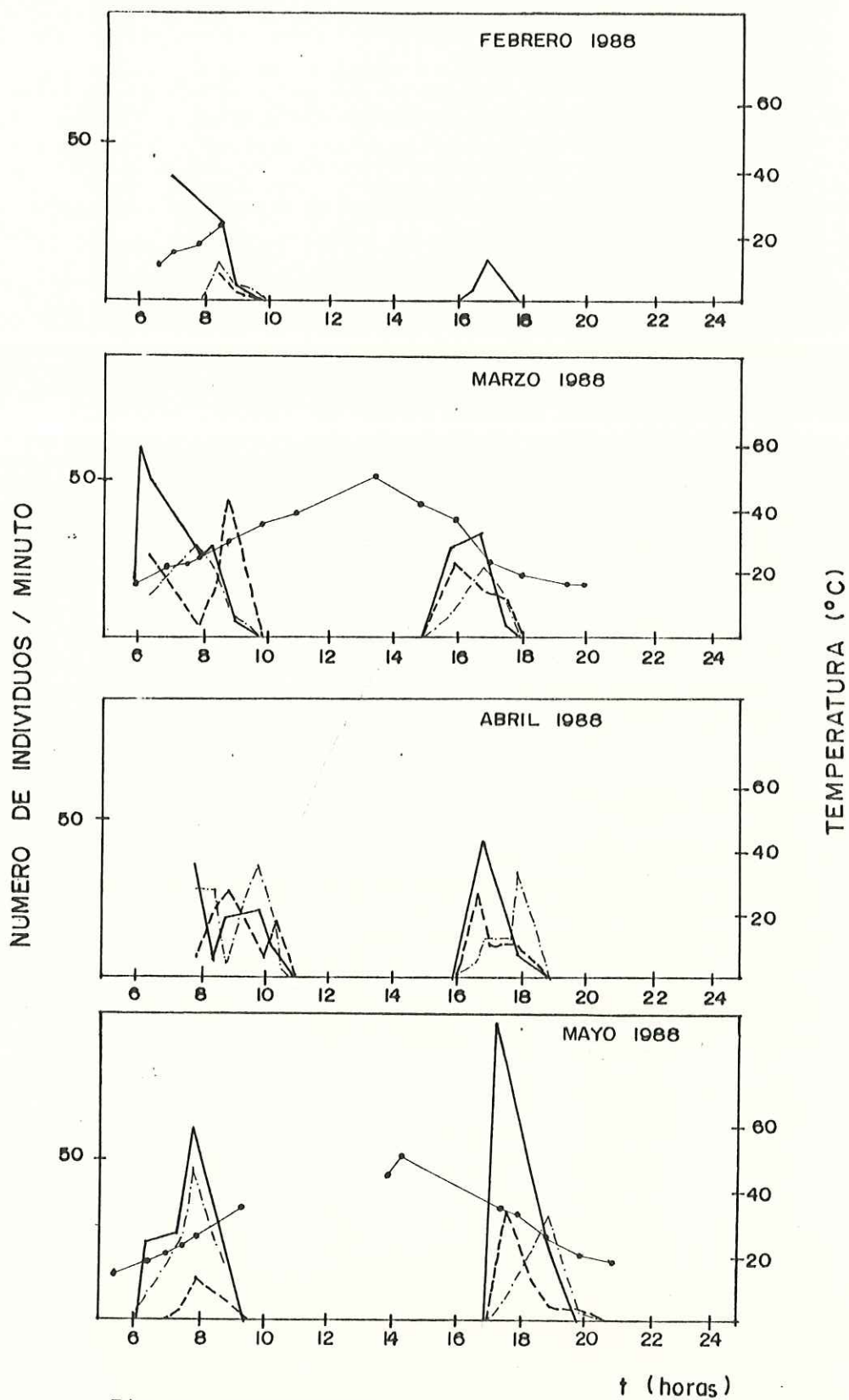


Fig. 8. continuación

actividad, dedicando más tiempo al trabajo de nido, que consiste en sacar piedrecillas, cáscaras de semillas y desechos.

La actividad forrajera de *P. californicus* (Fig.6), se desarrolla entre los meses de Mayo a Septiembre 1987, cuando la temperatura superficial del suelo oscila entre los 27<sup>o</sup> y 54<sup>o</sup>C, evitando también las horas de máxima temperatura durante el mediodía. Los meses de mayor rendimiento de cosecha son Julio y Agosto 1987 en cuanto a abundancia se refiere.

La actividad forrajera diaria, no siempre refleja la cantidad de semillas obtenidas. En el caso de *M. pergandei* en Cataviña (Fig. 7), las hormigas que regresan con carga, son por lo general más abundantes que las que entran sin ella. Por el contrario, en Los Frailes (Fig. 8), aunque muchas hormigas salen a coleccionar, el número de obreras sin carga es mayor que las que logran obtener algo, excepto en Abril 1988. Los meses de mayor rendimiento en ambos años son Marzo, Abril y Mayo en Los Frailes, y Mayo, Junio y Julio en Cataviña.

La conducta forrajera de ambas especies no es igual, *P. californicus* colecciona semillas individualmente, cada obrera sale del hormiguero y busca en una dirección y distancia diferente, sin comunicación aparente durante el período de forrajeo. Cuando encuentra algo que le atrae, lo transporta al nido siguiendo distintas rutas a las que utilizó de salida, dando varias vueltas antes de entrar.



C) Composición forrajera.

El forrajeo de *M. pergandei* y *P. californicus*, incluye además de semillas de especies anuales, semillas de arbustos, partes de flores, hojas, ramas secas e insectos, los cuales son transportados al nido en diferentes proporciones (Figs. 9, 10 y 11), variando ampliamente a lo largo del año.

En Los Frailes el transporte de otros objetos y semillas de arbustos es más frecuente que en Cataviña, componiéndose la dieta por 70% de semillas anuales, 9% semillas de arbustos y 21% objetos (Fig. 9), mientras que en la segunda localidad las semillas de anuales conforman el 87.5%, semillas de arbustos 12% y objetos 0.5% (Fig. 10). La mayor variación en la alimentación granívora se observa en la dieta de *P. californicus*, en la cual, semillas de anuales representan el 41%, semillas de arbustos 11% y otros objetos 48%, de la composición total registrada a lo largo del período anual de colecta (Fig. 11).

La composición dietética de *P. californicus* se muestra en la Fig. 12, notándose la predominancia de flores y semillas de arbustos, así como el consumo relativo de las semillas de cada especie anual durante los meses que éstas son cosechadas.

En Los Frailes, la composición dietética muestra un patrón más uniforme en cuanto a la diversidad mensual por especie, en todos los meses se colecta *Aristida adscensionis* y *Crypthanta* spp., que varían ampliamente en

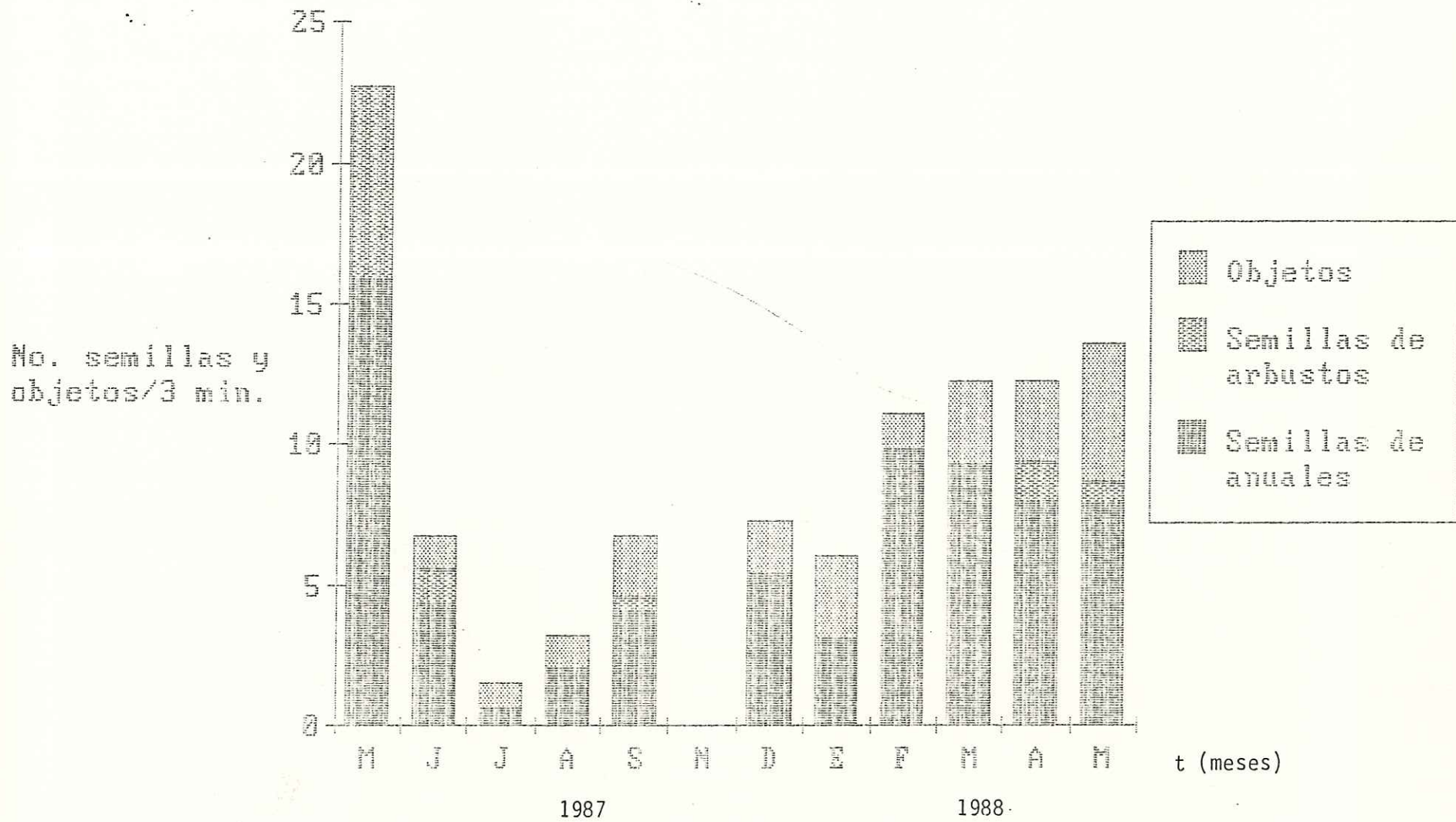


Fig. 9. Proporción de las diferentes categorías que componen el forrajeo de *M. pergandei* en Los Frailes.

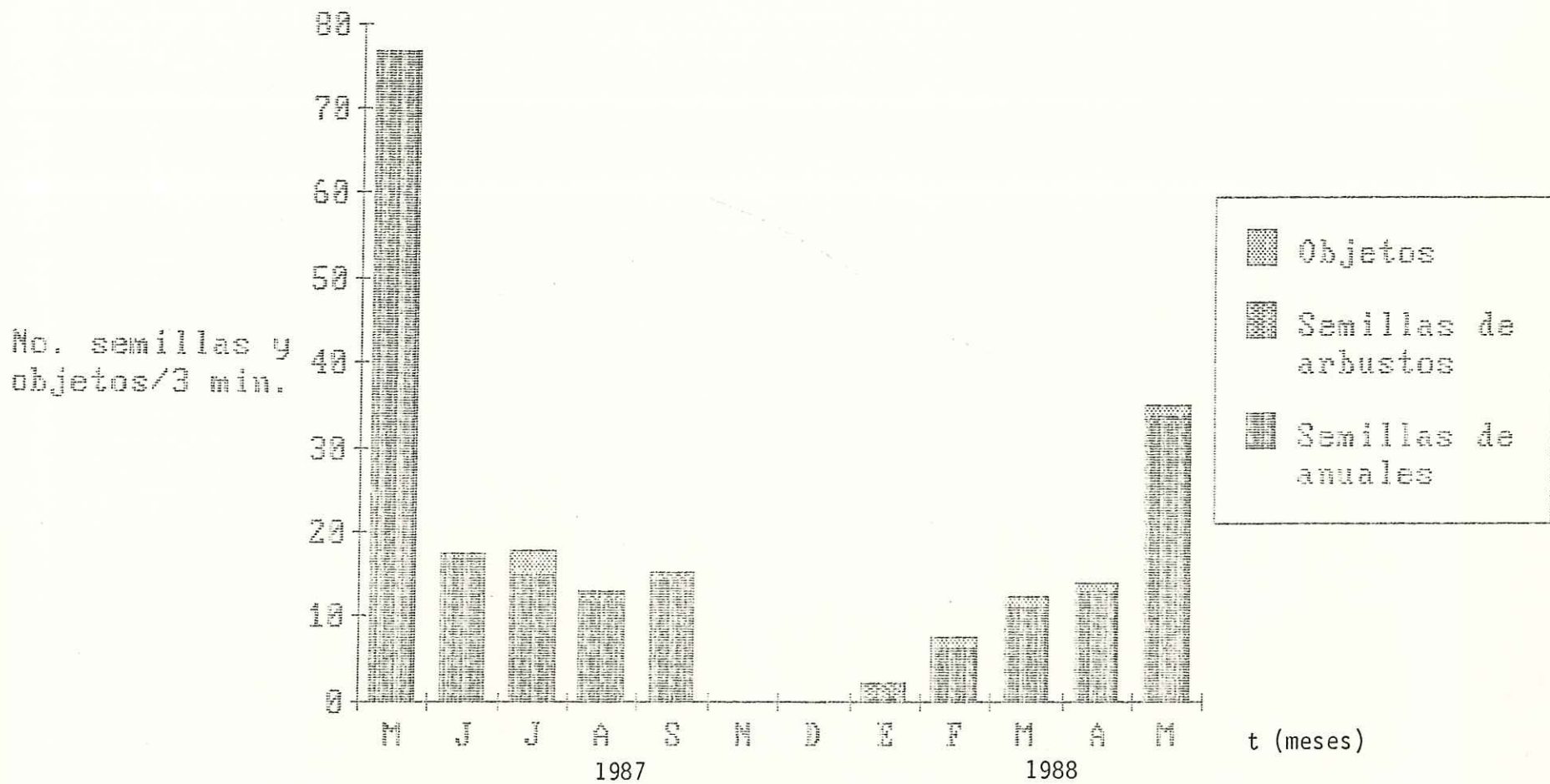


Fig. 10. Proporción de las diferentes categorías que componen el forrajeo de *M. pergandei* en Cataviña.

No. de semillas  
y objetos/3min.

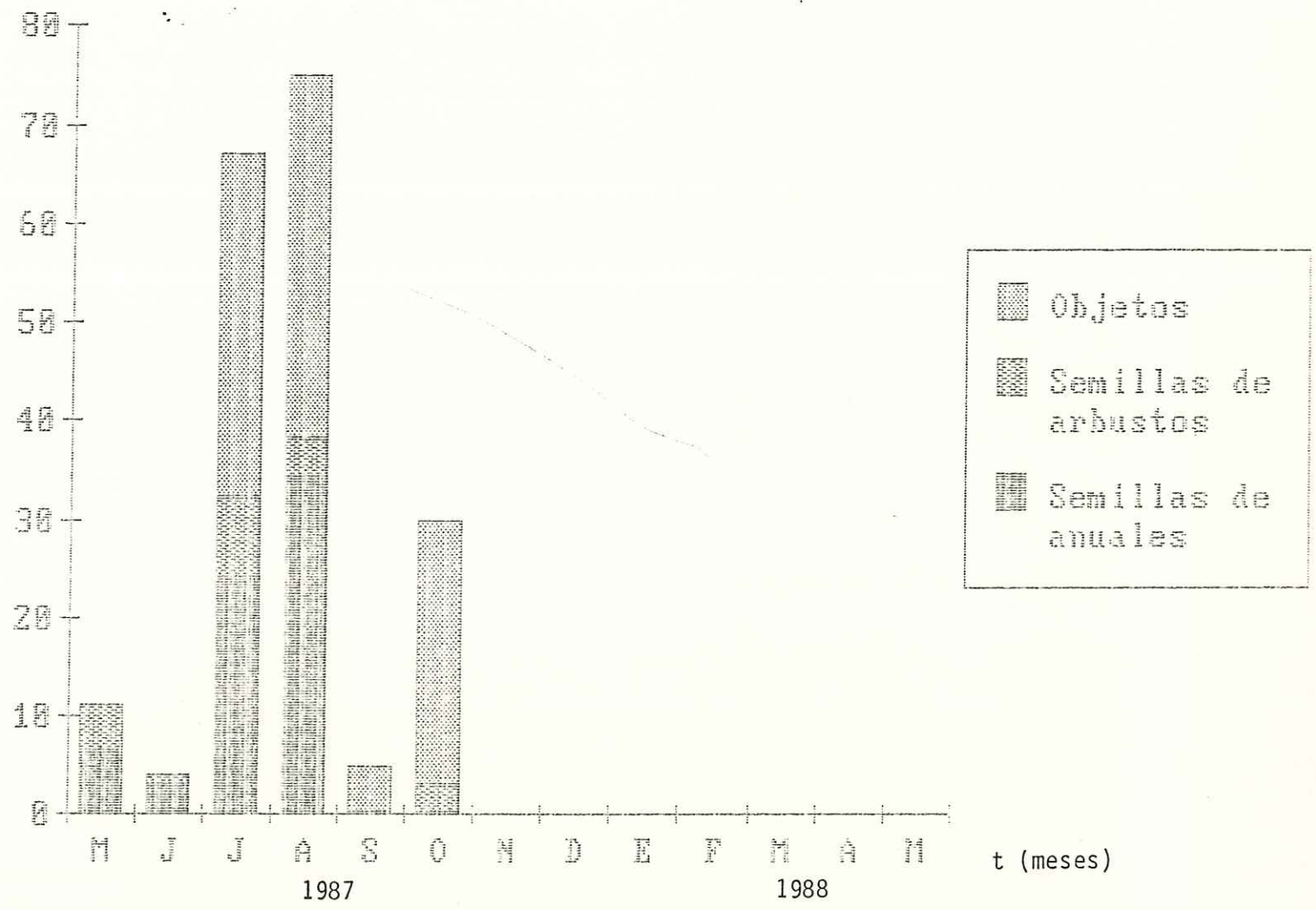


Fig. 11. Proporción de las diferentes categorías que componen el forrajeo de *P. californicus* en Cataviña.

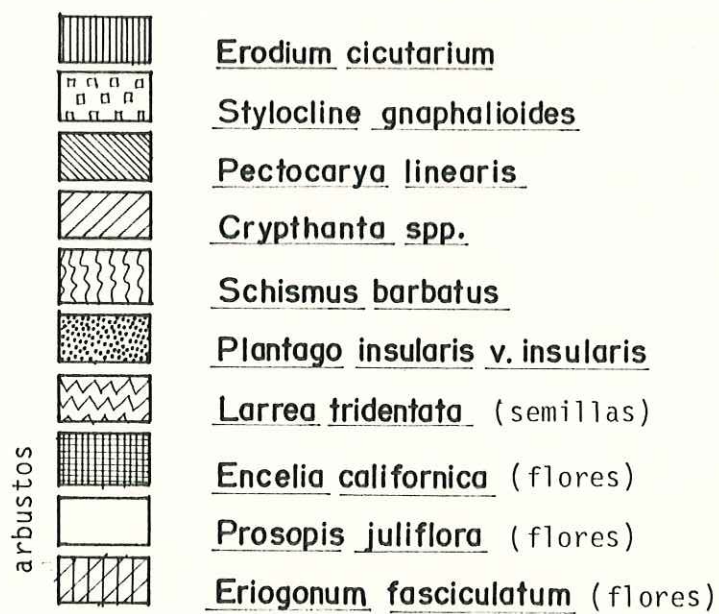
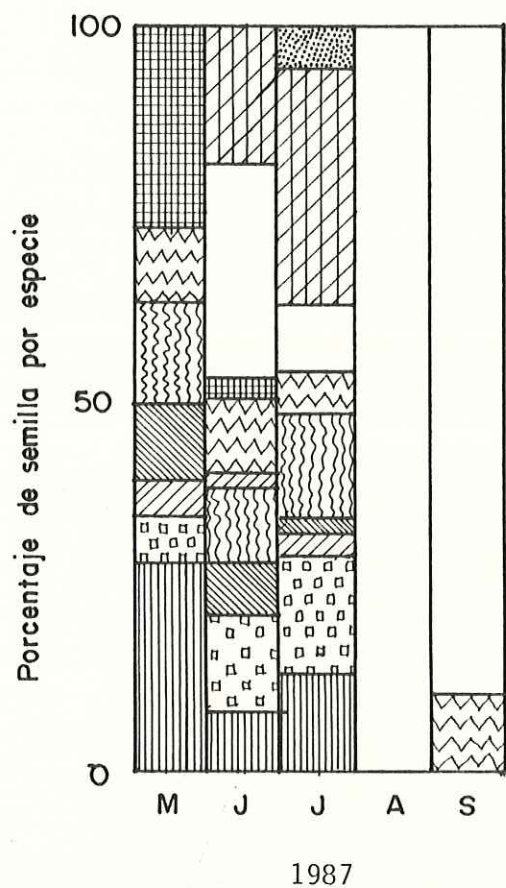


Fig. 12. Porcentaje relativo de semillas anuales, semillas de arbustos y flores de arbustos en el forrajeo de *P. californicus* en Cataviña.

proporción, así como *Plantago insularis*, *Coreocarpus parthenoides* y *Erodium texanum*, aunque poco menos frecuentes son consumidas en abundancia (Fig. 13).

En Cataviña, la variación específica entre los meses es mayor, apreciándose en Abril 1987 y Febrero 1988 el consumo exclusivo de *Erodium cicutarium*, el resto de las especies aparece en una proporción que sólo se modifica a través de los meses de actividad, predominando en éstos el consumo de *Stylocline gnaphalioides*, *Pectocarya linearis* y *P. insularis* (Fig. 14).

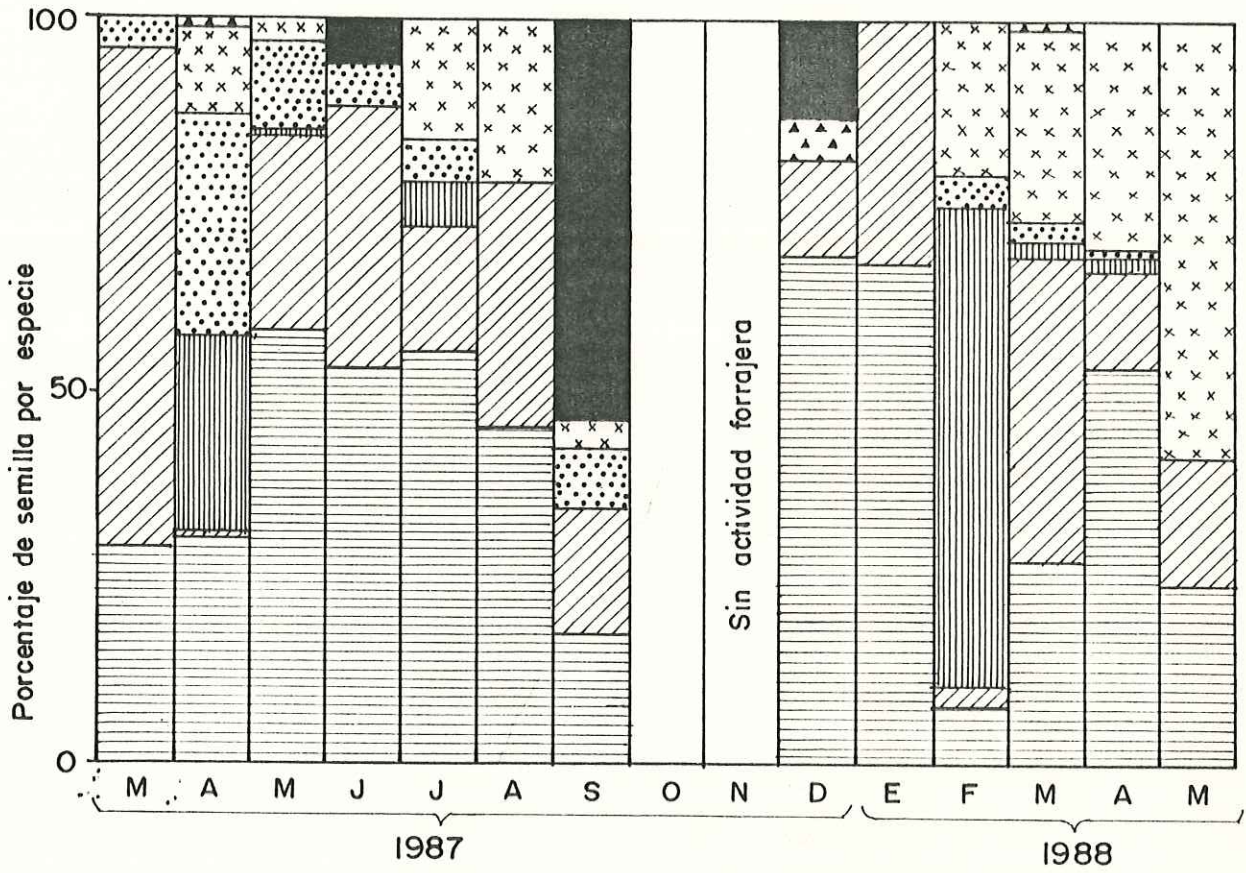
Las colonias de *M. pergandei*, muestran preferencia por el consumo de ciertas semillas, las cuales son consumidas independientemente de que éstas sean las más abundantes, según los resultados positivos de las correlaciones de ambos años y estaciones (Tabla III).

Tabla III. Resultados de la correlación de Spearman entre la densidad específica de plantas anuales en 0.25 m<sup>2</sup> alrededor de cada hormiguero y su proporción por especie en la dieta de *M. pergandei* en Los Frailes y Cataviña durante los meses muestreados en 1987 y 1988.

ESTACION	AÑO	COLONIA	r <sub>cal</sub>	r <sub>crit</sub>	SELECTIVIDAD
Los Frailes	1987	1	0.672	0.738	presente
		2	0.783	0.786	presente
		3	0.749	0.786	presente
	1988	1	0.734	0.786	presente
		2	0.122	0.786	presente
		3	0.639	0.738	presente
Cataviña	1987	1, 2	0.031	0.786	presente
	1988	1, 2	0.400	0.648	presente

Las pruebas de oferta artificial de semillas, resultaron negativas en todos los casos. Las hormigas no prestaban ninguna atención al hecho de encontrar montones de semillas más densos que lo habitual, pasando incluso por arriba de ellas sin detenerse a manipularlas.

Aunque las anuales muestran un patrón alto de sincronía en fenología, se aprecian desfazamientos en la madurez de *E. cicutarium* y *P. linearis* en Cataviña y *E. texanum* en Los Frailes, las cuales florecen y fructifican más rápidamente que el resto (Fig. 15 y 16).










-  Aristida adscencionis
-  Crypthanta spp.
-  Erodium texanum
-  Plantago insularis v. fustigiata
-  Coreocarpus parthenoides
-  Lotus spp.
-  Lupinus bicolor

Fig. 13. Porcentaje relativo de semillas de anuales en el forrajeo de *M. pergandei* en Los Frailes.

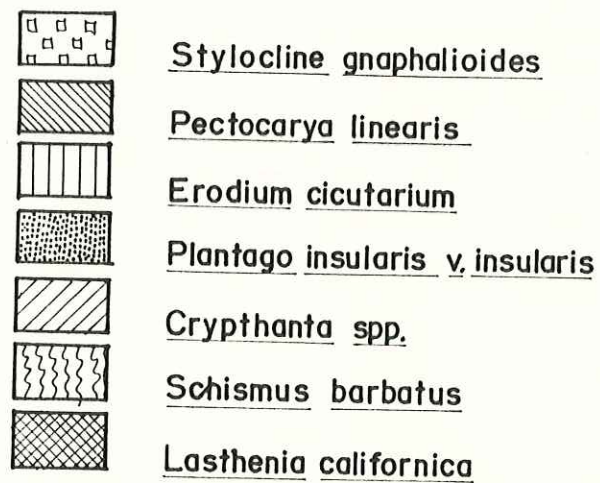
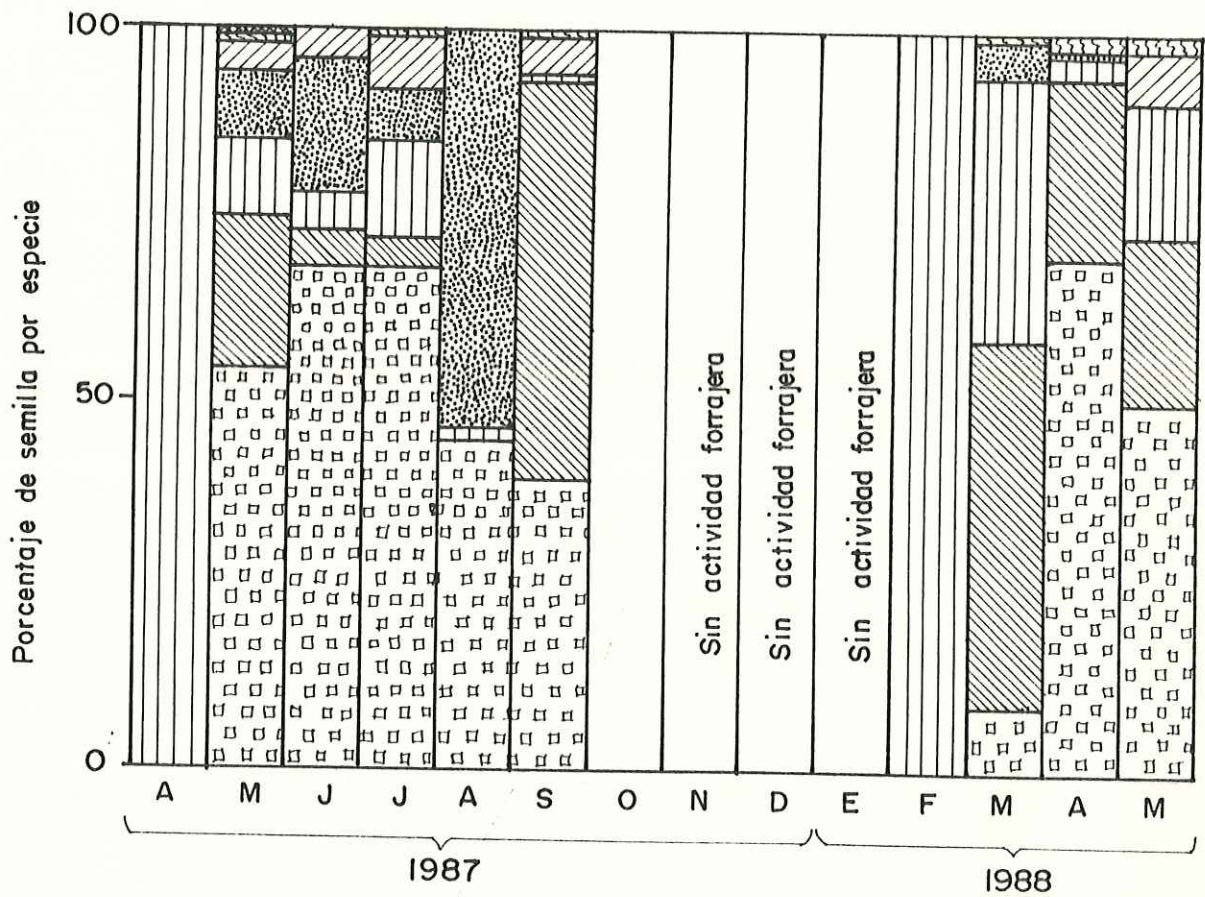


Fig. 14. Porcentaje relativo de semillas de anuales en el forrajeo de *M. pergandei* en Cataviña.

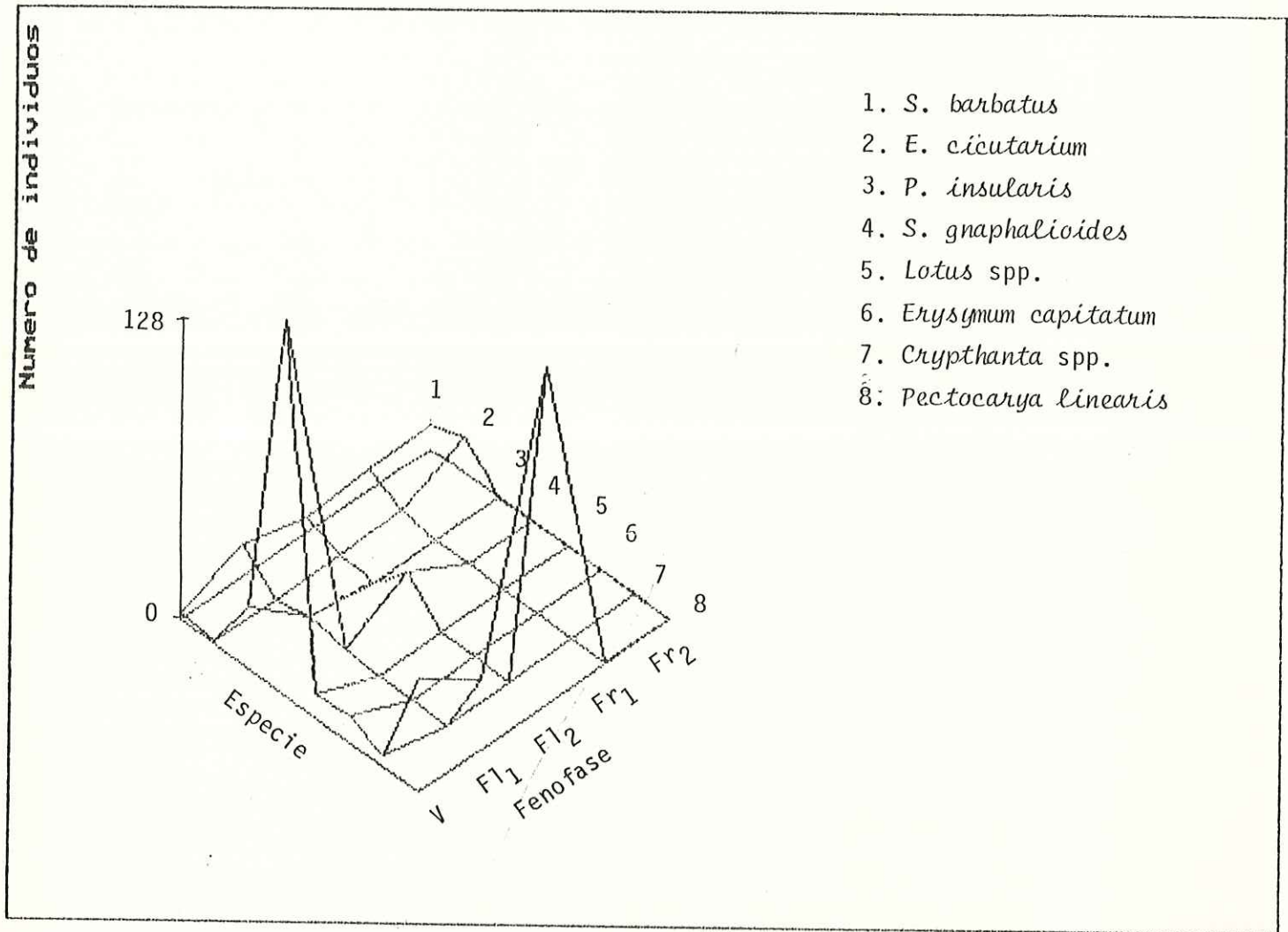


Fig. 15. Fenología de las plantas anuales en Cataviña durante Enero 1988. V: etapa vegetativa. Fl<sub>1</sub>: floración primaria. Fl<sub>2</sub>: floración secundaria. Fr<sub>1</sub>: fructificación primaria. Fr<sub>2</sub>: fructificación secundaria.

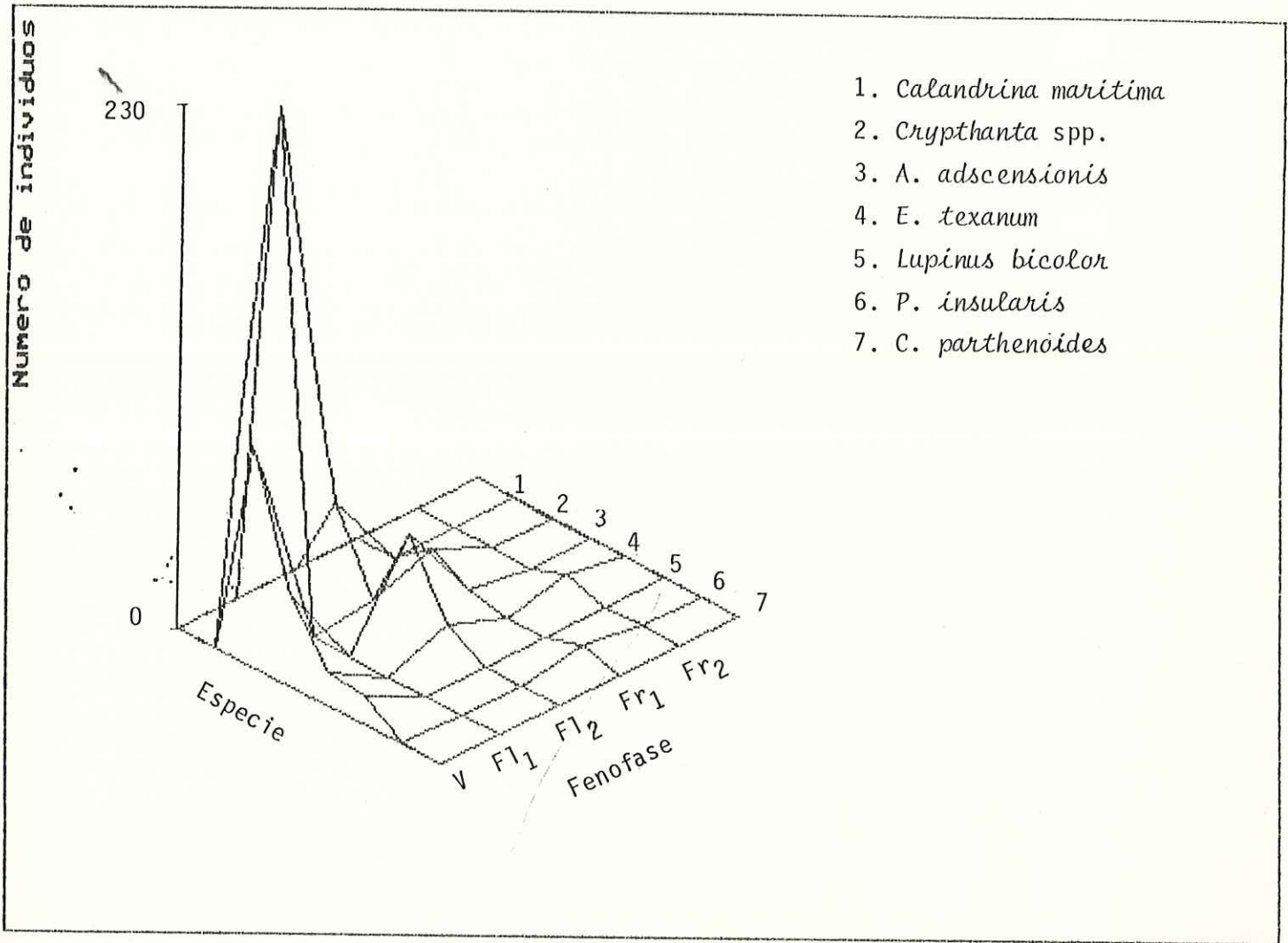


Fig. 16. Fenología de las plantas anuales en Los Frailes durante Enero 1988.  
 V: etapa vegetativa. Fl<sub>1</sub>: floración primaria. Fl<sub>2</sub>: floración secundaria. Fr<sub>1</sub>: fructificación primaria. Fr<sub>2</sub>: fructificación secundaria.

## DISCUSION

### A) Diversidad Específica.

En las regiones áridas, la productividad primaria depende principalmente de la abundancia y modalidad de las lluvias, las cuales son en general escasas y fluctuantes (Rosenzweig, 1968; Beatley, 1967, 1974). Conforme se acentúa localmente la irregularidad de ocurrencia anual de precipitación, la producción de semillas varía ampliamente de un año a otro, complicando el patrón de abundancia temporal y distribución espacial. Estas fluctuaciones en la disponibilidad del recurso alimenticio, disminuye la potencialidad de sobrevivencia de las especies granívoras que dependen primariamente de su consumo.

La mayor diversidad específica de hormigas forrajeras y densidad de colonias/ha encontrada en Cataviña, con respecto a Los Frailes (Tabla I), puede atribuirse a la mayor cantidad de precipitación y regularidad anual de ocurrencia, lo que se traduce en una mayor producción de semillas y uniformidad en la renovación del recurso.

Se han observado patrones similares de incremento en diversidad específica al aumentar la productividad del recurso. Esto en comunidades desérticas de hormigas granívoras (Bernstein, 1975; Davidson, 1977b) y roedores (Brown, 1975), se ajusta a la hipótesis de MacArthur (1972), que previene el aumento en densidad de consumidores al incrementarse la productividad, si la diversidad del recurso permanece constante.

Se ha enfatizado el papel que juega la competencia por el recurso alimenticio, al explicar la estructura de las comunidades de hormigas (Brian, 1952, 1965, 1983; Yasuno, 1963; Wilson, 1971; Davidson, 1977a; Savolainen y Vepsäläinen, 1988). La competencia jerárquica propuesta por Vepsäläinen y Pisarski (1982) para una comunidad de hormigas boreales, provee un marco teórico que permite predecir la probabilidad de ocurrencia de ciertos pares de especies y la repartición de hábitat, alimento y tiempo de actividad entre los competidores potenciales de coexistencia.

Este concepto se basa en las diferencias de organización social de cada especie de hormiga, agrupándolas en tres categorías: el nivel inferior (sumisas), defiende únicamente su nido; el nivel intermedio (combatientes), defienden también el recurso alimenticio; y el nivel superior (territorialistas), defiende además su área de forrajeo (Vepsäläinen y Pisarski, 1982).

Las especies de hormigas forrajeras de Cataviña y Los Frailes pueden ser ubicadas dentro de los tres niveles: *Ph. tucsonica* como sumisa, *P. californicus* como combatiente y *P. tenuispinus* y *M. pergandei* como territorialistas.

Aunque no se llevó a cabo un seguimiento de la localización y reubicación de los hormigueros, ni se cuantificó la distancia entre las colonias, las observaciones directas de la distribución y espaciamiento de los nidos de las diferentes especies en ambas estaciones, muestran que éstas siguen un patrón similar al

de las hormigas boreales reportado por Savolainen y Vepsäläinen (1988), con uniformidad en el espaciamiento de colonias territorialistas y combatientes, y cerca de ambas los hormigueros de las sumisas.

La distribución no azarosa de las hormigas, es un mecanismo tendiente a evitar la competencia intra e interespecífica por espacio, al regular la distancia entre colonias y delimitar su área de forrajeo (Elmes, 1974; De Vita, 1979; Harrison y Gentry, 1981).

El hábitat es compartido de acuerdo a las características particulares de competitividad entre las especies que interactúan.

Las colonias de *M. pergandei* en ambas localidades, se encuentran regularmente espaciadas, y dentro del territorio no se encuentran hormigueros de la misma especie o de *P. californicus*. El área de forrajeo se mantiene libre de colonizadores del mismo rango o de combatientes, al rotar periódicamente la columna y excluir por agresión a los nidos incipientes, interactuando a nivel de colonia/reina y colonia/colonia.

Los hormigueros de *P. californicus* en Cataviña, guardan una distancia menor entre ellos que los de *M. pergandei*, que además tienen un número inferior de individuos y con frecuencia cambian la entrada de su colonia de un lugar a otro, a varios metros de distancia.

Gentry y Stiritz (1972) y De Vita (1979), observaron que por lo menos una vez al año entre el 60-98% de los

hormigueros de *P. badius* en Florida y el 6% de *P. californicus* en el Desierto de Mojave, reubicaban sus nidos incrementando siempre la distancia al vecino más próximo, sugiriendo que los mecanismos competitivos por espacio ocurren a nivel de colonia. El patrón de distribución regular de los hormigueros de este género parece estar más influenciado por la reubicación de los nidos, que por su destrucción, que son los dos tipos de interacciones más frecuentes entre las colonias de hormigas, para determinar y mantener el espaciamiento uniforme entre éstas (Holldobler, 1976).

La abundancia relativa de colonias de *Ph. tucsonica* en Cataviña (Tabla I), puede deberse a la pequeña área de forrajeo necesaria para cada hormiguero, que en su condición de sumisas pueden ubicarlos cerca de los nidos de *P. californicus* y *M. pergandei*, los cuales no se comportan agresivamente con esta especie. Ha sido reportado el incremento en densidad y frecuencia de especies con tamaño corporal pequeño, al aumentar la productividad en localidades de los Desiertos de Mojave, Chihuahua y Sonora (Bernstein 1975; Davidson, 1977b).

En la estación de Los Frailes, la ausencia de *Ph. tucsonica* caracterizada por su área de forrajeo pequeña, puede entre otras cosas atribuirse a que en esta región, durante algunos periodos las semillas son menos abundantes y se encuentran más dispersas, por lo que el territorio de cada colonia deberá expandirse para captar las semillas necesarias que mantengan a sus integrantes, y el tamaño

corporal de esta especie limita su motilidad y capacidad para defenderlo.

B) Actividad y comportamiento forrajero.

Los factores ambientales determinan el microclima superficial del suelo, el cual está sujeto a amplias fluctuaciones diurnas y estacionales en los desiertos. La temperatura es un componente abiótico que en las hormigas ectotérmicas, inhibe o estimula el nivel de actividad, restringiéndolo a aquel período cuando las condiciones del suelo mantengan la temperatura corporal dentro de los niveles de tolerancia fisiológica.

Durante la actividad forrajera, las hormigas encuentran el recurso alimenticio necesario para mantener a la colonia, al mismo tiempo que se enfrenta a otros factores adversos como la depredación y competencia inter o intraespecífica.

Por lo tanto, el período de actividad utilizado por algunas especies, puede no corresponder con el rango de temperaturas al que se encuentra fisiológicamente adaptado, sino ser determinado por las interacciones competitivas y otros factores bióticos o abióticos.

La actividad forrajera de *P. californicus* y *M. pergandei*, muestra una diferencia marcada en el período diario y rango de temperaturas utilizado por cada especie (Figs. 6, 7 y 8). La temperatura es un factor determinante de la actividad de *M. pergandei* en ambas estaciones,

ajustándose al horario diario que quede dentro del rango térmico fisiológicamente tolerable, evitando generalmente las horas de máxima temperatura durante el mediodía y mínima en la noche. El patrón de cosecha diaria fue unimodal o bimodal, dependiendo de la abundancia del recurso alimenticio en el suelo, utilizando la forma bimodal al inicio de la época de producción de semillas de las plantas anuales, y cambiando al tipo unimodal al disminuir la oferta en el suelo.

El período diario de forrajeo de *P. californicus*, es limitado por la temperatura y la actividad de cosecha de *M. pergandei*. Aunque ambas especies tienen requerimientos térmicos parecidos, *P. californicus* se dedica a abrir su hormiguero y sacar piedras del interior mientras que *M. pergandei* desarrolla su máxima actividad, iniciando la cosecha de semillas cuando ha disminuido la intensidad de forrajeo de la especie territorialista y manteniéndola hasta que la temperatura superficial del suelo llega a ser probablemente subletal. De la misma manera, después del mediodía sale a forrajear cuando la temperatura es aún alta, pero tolerable y *M. pergandei* permanece dentro de sus hormigueros, terminando su actividad del día e iniciando el bloqueo de la entrada a sus colonias cuando la especie territorialista sale a realizar la cosecha vespertina.

El comportamiento forrajero adoptado por las diferentes especies de hormigas es la respuesta a un problema común: la captación de semillas suficientes para subsistir durante la época desfavorable, disminuyendo al

mínimo el costo de búsqueda y transporte al nido.

El comportamiento forrajero individual de *P. californicus*, le permite utilizar recursos alimenticios dispersos, ya que el gasto de búsqueda de semillas disminuye si son pocas obreras las que forrajean a un tiempo, buscando en toda el área circundante a la entrada, regresando al hormiguero cuando encuentran el alimento. Además, el costo energético es reducido al no utilizar señales químicas de reclutamiento o marcaje de rutas, ya que se orientan por pistas visuales para volver a su nido (Wehner y Wehner, 1986; Applin et al. 1987).

Cuando el recurso alimenticio se distribuye en parches, es bien explotado por el forrajeo en grupo, el cual es utilizado por *M. pergandei*, que al detectar un sitio con alta densidad de semillas rápidamente concentra individuos que llevarán al nido el alimento hasta casi agotar el parche. El tiempo requerido para recorrer el tramo entre el recurso y el nido así como el agotamiento del parche, es menor que el que necesitarían las obreras de comportamiento individual, ya que la columna sigue una línea recta. La rotación periódica de la columna observada en esta especie por Bernstein (1975), permite explotar eficientemente toda el área alrededor del hormiguero.

La actividad y comportamiento forrajero específico guarda una estrecha relación con el tipo de dispersión y abundancia del recurso, los cuales son fundamentales para la segregación de nichos.

*P. californicus* es activa durante los meses del año cuando la abundancia del recurso alimenticio es alta (Mayo-Agosto 1987) y éste ha sido dispersado por diferentes agentes bióticos o abióticos. La cosecha durante este lapso le permite captar el alimento necesario para sobrevivir durante los meses del año que permanece dentro del nido.

Es de gran importancia la capacidad de *M. pergandei* para modificar el tipo de hábito forrajero de grupo a individual, cuando el grado de dispersión de las semillas alcanza un nivel bajo (Tabla II). Al disminuir considerablemente el número de obreras fuera del nido reduce la proporción de individuos que vuelven sin carga, y aunque son pocas las obreras que forrajean, éstas introducen semillas obtenidas en las inmediaciones del hormiguero. Considerando que la modalidad individual es utilizada durante la temporada de menor densidad de semillas y suponiendo que las reservas para este tiempo han sido ya consumidas, las semillas captadas durante este lapso serán muy apreciadas para ayudar a la colonia a mantenerse hasta la época favorable.

La respuesta de *M. pergandei* se ajusta a los cambios ambientales de variación en el recurso alimenticio, puede notarse en la actividad desarrollada en las estaciones de Cataviña y Los Frailes. En la primera estación las colonias captan un número mayor de semillas debido al mayor índice de productividad en el medio, y el patrón de actividad bimodal es utilizado cuando la oferta es alta, permitiéndoles llenar sus graneros antes y permanecer

durante un mes más sin actividad que la población de Los Frailes, en esta última estación, el viento es un factor climático muy importante que actúa como agente dispersor, y que además de ser menor la productividad, la actividad unimodal es más frecuente así como el forrajeo individual, mecanismos que le permiten obtener la mayor cantidad de semillas en estas condiciones disminuyendo la proporción de obreras que forrajean y regresan sin carga.

### C) Composición forrajera.

Aunque *P. californicus* y *M. pergandei* son ampliamente conocidas como granívoras (Wheeler y Wheeler, 1973; Bernstein, 1975; Davidson, 1977a, b), la composición de su forrajeo en las dos estaciones estudiadas revela que además de las semillas, se compone de una proporción importante de otras partes de plantas como flores, hojas y tallos (Figs. 9, 10 y 11). Estas mismas observaciones han sido reportadas por Tevis, 1958; Went et al., 1972; Holder-Bailey y Polis, 1987, lo cual es muy significativo, considerando que Went y colaboradores y Holder-Bailey y Polis encontraron en los nidos de las dos especies masas de partes de plantas compactadas por el micelio de hongos, los cuales no crecen fuera del hormiguero. Esto sugiere que al igual que la hormiga *Acromyrmex versicolor* común en regiones áridas, *P. californicus* y *M. pergandei* cultivan hongos para el consumo de la colonia.

La variabilidad de las tres categorías de la composición forrajera específica (Figs. 9, 10 y 11), puede

ser el reflejo de la disponibilidad de semillas en el medio a corto y largo plazo, competencia interespecífica por ellas y diferentes requerimientos alimenticios entre ambas especies. Cada uno de los factores tiene un grado variable de influencia en la repartición del recurso, dependiendo de las características particulares del hábitat.

La mayor proporción de otras partes de plantas en el forrajeo de *M. pergandei* en Cataviña, ocurre antes del inicio de la producción de semillas, después de haber permanecido dos meses sin actividad externa y al agotar su reserva alimenticia es forzada a utilizar un recurso alimenticio alternativo hasta que fructifiquen las plantas anuales. La presencia de otros objetos durante los meses que colecta semillas, se debe a que ocasionalmente encuentran artrópodos muertos y los mete al hormiguero, aunque muchas veces sólo sea el exoesqueleto deshidratado, que luego vuelve a sacar.

No es extraño que en Los Frailes al contar con recursos alimenticios menos abundantes y mayor irregularidad de renovación, *M. pergandei* mantenga constante la proporción de parte de plantas en la dieta a lo largo del año, aún durante la época favorable de cosecha, siendo probable en esta estación el consumo de hongos más que alternativo, complementario.

La dieta de especies simpátricas ecológicamente similares son afectadas por el efecto de las fluctuaciones del recurso alimenticio, encontrándose que éstas tienden a

divergir al escasear el alimento cuando predomina la competencia interespecífica (Schoener, 1982).

La variabilidad de la composición dietética de *P. californicus* es influenciada por la competencia con *M. pergandei* por el recurso alimenticio limitado, la cual se intensifica en el verano al disminuir las semillas disponibles en el suelo, desplazando a la primer especie a una fuente alimenticia alterna menos preferida.

Es necesario conocer más a fondo los requerimientos nutricionales de *P. californicus* y *M. pergandei*, así como el grado de solapamiento de sus dietas, para definir la intensidad de competencia interespecífica en la repartición de recurso alimenticio y hasta donde éstos determinan la segregación de nichos y coexistencia.

Las semillas de las anuales son el componente más numeroso en las dietas de *M. pergandei* (Figs. 9 y 10), las cuales revisten mayor importancia al ser seleccionadas del medio, cosechándose independientemente de su abundancia (Tabla III). Para entender cual es el principio de selección en que se basan las hormigas deben considerarse los factores físicos y químicos de las semillas, que son muy variables.

Químicamente sólo se consideró la toxicidad, mecanismo utilizado por algunas plantas desérticas, que comúnmente son compuestos secundarios que reducen la depredación de sus semillas por granivoría. De las especies consumidas por *M. pergandei*, sólo *Plantago insularis* produce una sustancia tóxica fotoactiva (E. Rodríguez com. pers), que no afecta a

las hormigas por que las larvas la consumen en la oscuridad de sus nidos (Went et al., 1972).

Los parámetros físicos más conspicuos observados como tamaño, morfología y envoltura de la semilla, aunque variables, muestran características similares entre sí.

La mayoría de las plantas anuales, evolutivamente han adoptado la estrategia de producir un mayor número de semillas con el menor tamaño posible que garantice la viabilidad del embrión hasta que germine (Janzen, 1969). Por lo tanto, físicamente el tamaño de las semillas no es un factor tan determinante como la forma y envoltura de las semillas.

En general, todas las semillas que cosechan las hormigas tienen envolturas y formas que les permiten en mayor o menor grado ser manipuladas por las mandíbula de las obreras, e.g. *Pectocarya linearis*, *Coreocarpus parthenoides*, *Aristida adscencionis*, *P. insularis* *Erodium* spp.; excepto *Crypthanta* spp., la cual es muy cosechada en Los Frailes aunque cabe aclarar que las obreras trepaban a las plantas y con sus mandíbulas cortaban las partes del cáliz irsuto que les dificultaba manipularlas, exponiendo las semillas que luego eran transportadas hasta el hormiguero.

Las fluctuaciones temporales en la oferta natural de las semillas, también influye en la selección de algunas especies de plantas anuales por las hormigas, principalmente al inicio de la etapa de producción.

La dieta de *M. pergandei* en Cataviña durante los meses de Abril 1987 y Febrero 1988, se compone exclusivamente de *Erodium cicutarium* (Fig. 14). Esto podría interpretarse como una marcada preferencia por esta especie, la cual disminuye su proporción en la dieta al reducir su disponibilidad en el suelo los meses posteriores, pero el caso es diferente; esta especie introducida de estrategia ruderal, muestra un desfazamiento fenológico y sus semillas maduran cuando el resto de las plantas anuales apenas están en la etapa de floración o fructificación primaria. Esto explica porque al aparecer las semillas de otras especies, pasa a ser sólo una parte de la dieta y entonces predomina la cosecha de *Stylocline gnaphalioides*, *P. linearis* y *P. insularis*.

En Los Frailes, las especies de plantas anuales (Fig. 16), aunque con un ligero desfazamiento de *E. texanum*, muestran una mayor sincronía fenológica. Este es un motivo por el cual el porcentaje relativo por especie tenga un patrón más uniforme en la composición dietética de *M. pergandei* (Fig. 13).

La respuesta de *M. pergandei* a la oferta artificial de semillas aunque no aportó datos para detallar más finamente su preferencia por las especies de plantas anuales, puso en claro algunos mecanismos conductuales de gran importancia.

La teoría de forrajeo óptimo adaptada para organismos de sitio central, desarrollada por Orians y Pearson (1979) y Schoener (1979), predice que al aumentarse la distancia al nido, la selectividad se incrementará en función de la

energía y tiempo gastado en manipular y transportar el alimento. El comportamiento observado con *M. pergandei*, no corresponde con esta predicción, a pesar de que las semillas ofrecidas se encontraban cerca del hormiguero y eran supuestamente reconocidas por las obreras, éstas volvían a buscar semillas lejos del nido y traían las mismas especies que se encontraban en los montones artificiales.

Es posible pensar que esta conducta sea un mecanismo adaptativo, y que en la época favorable las obreras más que cosechar una gran cantidad de semillas que se encuentran cerca, prefieren recorrer todo su territorio para impedir que se establezcan colonias nuevas que agoten más rápidamente el recurso alimenticio, y al escasear la semillas tengan que compartirlas con el otro hormiguero.

Las ventajas a largo plazo de este comportamiento son muy aparentes, especialmente en los medios donde el recurso alimenticio tiene amplias fluctuaciones de abundancia y renovación temporal, siendo primordial para la colonia mantener un territorio lo suficientemente grande para alimentar a sus integrantes, aún durante períodos desfavorables prolongados.

La granivoría efectuada por las hormigas no sólo trae beneficios a éstas, las plantas anuales también son favorecidas de una manera u otra por el consumo de sus semillas. Anderson (1988) ha demostrado que la dispersión de semillas por las hormigas, es necesaria para algunas

plantas mirmeecócoras en los bosques esclerófilos de Australia, al igual que en otros tipos de ecosistemas, donde las plantas producen frutos que consumen las hormigas y desechan las semillas, que encuentran sustratos más propicios en las pilas de desechos orgánicos de los nidos (Beattie, 1983).

El efecto de la cosecha de semillas por las hormigas, también tiene influencia en otros granívoros, los roedores consumen preferentemente semillas grandes que se encuentren en parches densos, que las hormigas reducen dejando algunas semillas que podrían germinar, evitando así que el parche sea agotado completamente por los roedores.

La granivoría de las hormigas forrajeras en Cataviña y Los Frailes, tienen diferentes consecuencias, determinadas por las características ambientales de abundancia y renovación del recurso alimenticio, así como la estructura de la comunidad.

El efecto de *M. pergandei* sobre las poblaciones de plantas anuales se cree que es mayor en Los Frailes que en Cataviña, debido a que la estrategia forrajera mencionada anteriormente le capacita para explotar eficientemente el recurso aún cuando es escaso, disminuyendo las posibilidades de renovación de las especies al reducir la abundancia y biomasa del banco de semillas del estrato herbáceo anual.

En base al análisis de los estudios realizados con diversos organismos en diferentes ecosistemas, Schoener (1974) postula que los principales ejes del nicho en los

cuales la competencia es un mecanismo determinante en la estructuración de las comunidades son: espacio dentro de un mismo lugar, tiempo y alimento.

En regiones áridas donde imperan condiciones ambientales extremas, y el recurso alimenticio aparece como una oferta cíclica, las especies que allí cohabitan deben compartir el uso de estos recursos, evitando de este modo, un intensa competencia interespecifica. El resultado final de este proceso en el tiempo es la segregación de los nichos en las poblaciones que allí se encuentran.

Sin embargo, en situaciones similares pero que además presentan una elevada variabilidad e incertidumbre en la oferta interanual del alimento, la competencia deja de ser el mecanismo selectivo (ya que las especies competidoras necesitan un mínimo de recursos para ejercer su habilidad competitiva), y se encuentran solamente aquellas especies cuyas estrategias adaptativas les permiten sobrevivir en estos ambientes.

Es necesario que probar la existencia de competencia interespecifica, analizando el nicho fundamenteal de cada especie y el grado de solapamiento entre sí, para definir si ella determina la segregación de nichos, o esta última es el mecanismo que permite la coexistencia en el mismo hábitat.

## CONCLUSION

Se encontró que la diversidad específica de hormigas forrajeras de semillas fue mayor en la estación de Cataviña que en Los Frailes, y ambas estaciones comparten entre sí las especies, *californicus* y *M. pergandei*.

La actividad forrajera de ambas especies difirió en el período diurno y temperatura a la que se llevó a cabo, así como en los meses del año en que cosechan semillas.

*M. pergandei* colecta semillas cuando la temperatura superficial del suelo se encuentra entre los 15 y 45°C, permaneciendo inactiva en Cataviña dos meses al año, mientras que en Los Frailes deja de forrajear un sólo mes.

*P. californicus* colecta semillas cuando la temperatura del suelo oscila entre los 28 y 54°C, permaneciendo en su nido sin cosechar semillas durante 6 o 7 meses al año.

El comportamiento forrajero utilizado por *P. californicus* es individual durante toda esta actividad, mientras que *M. pergandei* cosecha semillas en grupo durante algunos meses al año y en otros lo hace individualmente.

Se encontró que en ambas estaciones además de cosechar semillas, colectan otras partes de plantas como hojas y flores, los cuales forman en *P. californicus* una proporción muy importante de su dieta.

Los resultados de la Correlación de Spearman indican que todos los hormigueros muestreados de *M. pergandei*, seleccionan las semillas de las especies anuales que consumen.

## LITERATURA CITADA

- Abramsky, Z. 1983. Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli Desert. *Oecol.* 57: 328-332.
- Andersen, A.N. 1988. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecol.* 75: 507-511.
- Applin, D.G., J.L. Cloudsley-Thompson y C. Constantinou. 1987. Molecular and physiological mechanisms in chronobiology - their manifestation in desert ecosystems. *J. Arid. Environ.* 13: 187-197.
- Beatley, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecol.* 55: 856-863.
- Beattie, A.J. 1983. Distribution of ant-dispersed plants. *Sonderbd. Naturwiss.* 7: 249-270.
- Bernstein, R.A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecol.* 56: 213-219.
- Bolton, B. 1982. Afrotropical species of the myrmicine ant genera *Cardiocondyla*, *Leptothorax*, *Melissotarsus*, *Messor* and *Catacaulus* (Formicidae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Ent.)* 45: 307-370.
- Brian, M.V. 1932. The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.* 21: 12-24.
- Brian, M.V. 1965. *Social Insect Populations*. Academic Press, London. 1965 p.p.
- Brian, M.V. 1983. *Social insects. Ecology and Behavioural Biology*. Chapman and Hall, London. 698 p.p.

- Brown, J.H. 1975. Geographical ecology of rodents. En: H.L. Cody y J.H. Diamond (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press, Cambridge, Mass. p. 315-341.
- Brown, J.H. y D.W. Davidson, 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. Sci. 196: 880-882.
- Brown, J.H., O.J. Reichman y D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 201-219.
- Brown, J.H. y R.A. Ojeda. 1987. Granivory: patterns and consequences of seed consumption on two continents. Rev. Chil. Hist. Nat. 60: 337-349.
- Cole, A.C. 1934. An ecological study of ants of the southern desert shrub region of the United States. Ann. Ent. Soc. Amer. 27: 388-405.
- Créighton, W.S. 1953. New data on the habits of the ants of the genus *Veromessor*. Am. Mus. Novit. 1612: 1-18.
- Davidson, D.W. 1977a. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. Ecol. 58: 725-737.
- Davidson, D.W. 1977b. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. Ecol. 58: 711-724.
- De Vita, J. 1979. Mechanisms of interference and foraging among colonies of harvester ant *Pogonomyrmex californicus* in the Mojave Desert. Ecol. 60: 729-737.
- Elmes, G.W. 1974. The spatial distribution of a population

- of two ant species living in limestone grassland. *Fedobiol.* 14: 412-418.
- Frye, R.J. y M.L. Rosenzweig. 1980. Clump size selection: a field test with two species of *Dipodomys*. *Oecol.* 47: 323-327.
- Gaccia, C. 1980. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Comisión de Estudios del Territorio Nacional de Secretaría de la Presidencia. 217 p.p.
- Gentry, J.B. y K.L. Stiritz. 1972. The role of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*, in old field mineral nutrient relationships. *Env. Entom.* 1: 39-41.
- Harrison, J.S. y J.B. Gentry. 1981. Foraging pattern, colony distribution, and foraging range of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecol.* 62: 1467-1473.
- Holder-Bailey, K. y G.A. Polis. 1987. Optimal and central place foraging theory applied to a desert harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecol.* 72: 440-448.
- Holldobler, B. 1976. Recruitment behaviour, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 3-44.
- Inouye, R.S., O.S. Byers y J.H. Brown. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecol.* 61: 1344-1351.

- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evol.* 23: 1-27.
- Kelrik, M.I., J.A. MacMahon, R.R. Farmenter y D.V. Sisson. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecol.* 68: 327-337.
- Lemen, C.A. 1978. Seed size selection in heteromyids: a second look. *Oecol.* 35: 13-19.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species.* Harper and Row. New York, N.Y. 269 p.p.
- MacMahon, J.A. y F.H. Wagner. 1985. The Mojave, Sonoran and Chihuahuan deserts of North America. En: M. Every, I. Noy-Meir y D. Goodall (eds.). *Ecosystems of the World. Hot deserts and shrublands.* Elsevier Sci. Publ. Amsterdam. p. 105-202.
- Nallis, A. 1941. A list of the ants of California with notes on their habits and distribution. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* 40: 61-100.
- Mares, M.A. y N.L. Rosenzweig. 1978. Granivory in north and south american deserts: rodents, birds and ants. *Ecol.* 59: 235-241.
- Nelson, J.F. y R.M. Chew. 1977. Factors affecting seed reserves in the soil of a Mojave Desert ecosystem. Rock Valley, Nye Country, Nevada. *Am. Midl. Nat.* 97: 300-320.

- Orians, G.H. y N.E. Pearson. 1979. On the theory of central place foraging. En: Horn, D.J., G.R. Stairs y R.D. Mitchell (eds.). Analysis of Ecological Systems. Ohio St. Univ. Press. Oh. p. 155-177.
- Price, M.V. y D.J. Reichman. 1987. Distribution of seeds in Sonoran Desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecol.* 68: 1797-1811.
- Reichman, G.J. 1984. Spatial and temporal variation in seed distribution in Sonoran Desert soil. *J. Biog.* 11: 1-11.
- Rosenzweig, M.L. 1968. Net primary production of terrestrial communities: prediction from climatological data. *Am. Nat.* 102: 67-74.
- Ryti, R.T. y T.J. Case. 1988a. Field experiments on desert ants: testing for competition between colonies. *Ecol.* 69: 1993-2003.
- Ryti, R.T. y T.J. Case. 1988b. The regeneration niche of desert ants: effects of established colonies. *Oecol.* 75: 303-306.
- Savolainen, R. y K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*. 51: 135-155.
- Schoener, T.W. 1970. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 369-404.
- Schoener, T.W. 1974. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71: 4169-4172.

- Schoener, T.W. 1979. Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *Am. Nat.* 114: 902-914.
- Schoener, T.W. 1982. The controversy over interespecific competition. *Am. Sci.* 70: 586-595.
- Shreve, F. e I.L. Wiggins. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford Univ. Press. Stanf. Calif. 1740 p.p.
- Tevis, L. 1958. Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecol.* 39: 695-704.
- Vepsäläinen, K y B. Pisarski. 1982. Assembly of island ant community. *Ann. Zool. Fennici.* 19: 327-335.
- Walkowiak, A. H. y E. Solana. 1989. Distribución estacional de lluvias en Baja California. Análisis de probabilidades. *The Southw. Natur.* (enviado).
- Wehner, B. y S. Wehner. 1986. Path integration in desert ants. Approaching a long-standing puzzle in insect navigation. *Mon. Zool. Ital.* 20: 309-331.
- Went, F.W., J. Wheeler y G.C. Wheeler. 1972. Feeding and digestion in some ants (*Veromessor* and *Manica*). *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.* 69: 341-387.
- Wheeler, W.M. y W.S. Creighton, 1934. A study of the ant behaviour. Columbia Univ. Press. N.Y. 663 p.p.
- Wheeler, G.C. y J. Wheeler. 1973. Ants of Deep Canyon. Reg. Univ. Calif. 162 p.p.
- Whittaker, R.H., S.A. Levins y R.B. Root. 1973. Niche, habitat and ecotope. *Am. Nat.* 107: 321-338.

- Wiggins, I.L. 1980. The Flora of Baja California. Stanford Univ. Press, Stanford, Ca.
- Wilson, E.O. 1971. The insect societies. The Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 548 p.p.
- Yasuno, M. 1963. The study of the ant population in the grassland at Mt. Hakkoda I. Ecol. Rev. 16: 83-91.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Inc. N.J. 620 p.p.