

# UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

MECANISMOS DE COEXISTENCIA PROMOVIDOS POR LA DEPREDACIÓN DE  
SEMILLAS: RELACIÓN ALométrICA DEPREDADOR-PRESA Y LA PREFERENCIA  
DE 3 ESPECIES DE HORMIGAS GRANÍVORAS

TESIS PROFESIONAL

TODO LO ILUMINA

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

CON OPCIÓN EN: ECOLOGÍA Y GESTION DE LOS RECURSOS BIOLÓGICOS

PRESENTA:

ANDRÉS VERVER Y VARGAS MÉNDEZ

Hermosillo, Sonora

Abril, 2022

# Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos  
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

## FORMATO DE APROBACIÓN

Los miembros del Comité de Tesis designado para revisar la Tesis de **Andrés Verver y Vargas Méndez** la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito para obtener el Título de Licenciado en Biología con Opción en **Ecología y Gestión de los Recursos Biológicos**.

*Eugenio Larios*

---

Dr. Eugenio Larios Cárdenas

Director de Tesis



---

Dr. Carlos Hugo Alcalá Galván

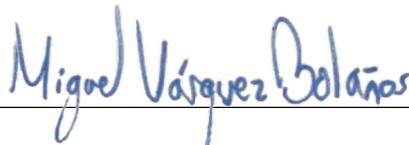
Sinodal Secretario

*Francisco E. Molina F.*

---

Dr. Francisco E. Molina Frenner

Sinodal



---

Dr. Miguel Vásquez Bolaños

Suplente

## DEDICATORIA

Dedico este trabajo:

A mi madre, por estar siempre presente en cada uno de los aspectos de mi vida. Por su interminable paciencia y cariño. Porque cada paso y cada logro se lo debo a ella.

Al Monchi, porque a pesar del tiempo sigue estando en nuestros corazones y en nuestra memoria, alentándonos.

A mi Abu, por escucharme e interesarse siempre en lo que hago.

A Olimpia, por su incondicional apoyo en cada una de las partes de este proyecto. Por darme la confianza que a veces no encuentro en mí mismo. Por su compañía, amistad y por todo su amor.

A mi padre y hermanos, por ser parte de mi formación. Por su ayuda, por su tiempo y por todo, todo, todo, lo que les sobra.

A Oly Rex, por ser mi mirmecóloga favorita.

A Keno, por su tiempo, paciencia, apoyo y por permitirme trabajar con lo que más me gusta.

A mis amigos, por acompañarme y apoyarme.

A mi familia, por siempre estar en los momentos importantes.

A Padme, por su amor, comprensión y ternura.

Y, por último:

A mi yo de 12 años que *quería* ser Biólogo.

*“Todo aquel que necesite argumentos económicos para justificar la existencia de elefantes, mariposas y anémonas marinas, es porque no conoce el auténtico valor de la vida silvestre”.*

- Myers, 1983

## AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a todas las personas que formaron parte, directa o indirectamente, de este proyecto.

A mi familia, novia y amigos por su apoyo económico y moral.

A mi director de tesis, Dr. Eugenio Larios Cárdenas, por compartirme sus conocimientos, resolver mis dudas y por el apoyo material. También por su acompañamiento y por la confianza brindada.

A mi comité de tesis: Al Dr. Francisco Molina Freaner por su disponibilidad, asesoría y apoyo durante el proyecto. Por formar parte de mi desarrollo académico y por transmitir el gusto y la vocación por enseñar. Al Dr. Carlos H. Alcalá Galván, por siempre tener una perspectiva distinta, por su interés y por su dedicación. Al Dr. Miguel Vásquez Bolaños, por formar parte de este proyecto a pesar de la distancia. Por sus observaciones y por ser una inspiración dentro de la mirmecología.

Al Dr. Manuel Higinio Sandoval por su apoyo técnico y al Herbario de la Universidad de Sonora por permitirme usar su colección botánica e instalaciones.

A la Biól. Olimpia María Ortega Fimbres, Biól. Estephania Figueroa Méndez, al M. C. Ricardo Félix Burruel, al Dr. Adrián Bojórquez y al E. Ecol. Iván Zepeda Peña, por su apoyo técnico y ayuda en campo.

Y, por último, a la Universidad de Sonora, al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas y a la Licenciatura en Biología por permitir mi desarrollo académico y profesional.

## CONTENIDO

FORMATO DE APROBACIÓN .....	i
DEDICATORIA .....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
LISTA DE TABLAS	
LISTA DE FIGURAS	
RESUMEN	
I. INTRODUCCIÓN .....	11
II. ANTECEDENTES .....	14
II.1. Granivoría .....	14
II.1.1. Granivoría en el desierto.....	16
II.2. Hormigas Granívoras .....	19
II.2.1. Hormigas granívoras en Sonora .....	22
III. JUSTIFICACIÓN.....	24
IV. HIPÓTESIS CIENTÍFICA.....	25
V. OBJETIVOS .....	26
V.1. Objetivo General.....	26
V.2. Objetivos Específicos.....	26
VI. METODOLOGÍA .....	27
VI.1. Sitios de Muestreo .....	27
VI.1.1. Cerro del Bachoco y Cerro Johnson/Parque Central de Hermosillo (PCH) .....	27
VI.2. Especies de Hormigas.....	28
VI.2.1. Género <i>Pogonomyrmex</i> (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) .....	28
VI.2.1.1. <i>Pogonomyrmex bicolor</i> .....	29
VI.2.1.2. <i>Pogonomyrmex maricopa</i> .....	29
VI.2.1. <i>Veromessor pergandei</i> (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae).....	30
VI.3. Especies de Semillas.....	31
VI.3.1. <i>Encelia farinosa</i> .....	31
VI.3.2. <i>Cenchrus ciliaris</i> .....	32

VI.3.3. <i>Aristida</i> sp. ....	32
VI.4. Relación Alométrica Depredador-Presa .....	33
VI.5. Preferencia en la Depredación de Semillas con Relación a su Densidad Total.....	37
VI.6. Análisis de los Datos .....	39
VI.6.1. Relación alométrica depredador-presa.....	39
VI.6.1.1 Selección del modelo con mejor ajuste .....	39
VI.6.1.1 Análisis de datos del modelo seleccionado .....	40
VI.6.2. Preferencia en la depredación de semillas con relación a su densidad total .....	40
VII. RESULTADOS.....	42
VII.1. Relación Alométrica Depredador-Presa.....	42
VII.1.1 Selección del mejor modelo.....	44
VII.1.2 Diferencia en la relación alométrica depredador-presa .....	47
VII.1.3 Prueba de Levene.....	50
VII.2 Preferencia en la Depredación de Semillas con Relación a su Densidad Total .....	52
VIII. DISCUSIÓN .....	61
VIII.1 Relación Alométrica Depredador-Presa .....	61
VIII.2 Preferencia en la Depredación de Semillas con Relación a su Densidad Total .....	64
IX. CONCLUSIÓN .....	66
X. LITERATURA CITADA .....	67

## LISTA DE TABLAS

Tabla I	Principales granívoros presentes en los desiertos de Norte América y algunas de sus características.	18
Tabla II	Principales géneros de hormigas granívoras en el estado de Sonora y la cantidad de especies registradas según diferentes fuentes de información.	23
Tabla III	Especies de semillas y otros elementos recolectados por las hormigas.	43
Tabla IV	Promedio de cada una de las medidas morfológicas de las hormigas y de la superficie de los artículos transportados.	44
Tabla V	Relación de la variable “Superficie del Artículo” con las medidas morfológicas de las hormigas en donde se incluye o no el efecto aleatorio del nido.	45
Tabla VI	Valor máximo, mínimo y promedio registrados en la longitud total de las hormigas y la superficie de los artículos transportados.	45
Tabla VII	Selección del modelo con mejor ajuste.	46
Tabla VIII	Análisis de varianza (ANOVA) del modelo seleccionado.	47
Tabla IX	Comparación pareada del efecto independiente de la especie de hormiga.	48
Tabla X	Promedio del Ln(SA) para cada especie de hormiga.	48
Tabla XI	Comparación pareada de la variabilidad de tamaños que cargan las hormigas.	51
Tabla XII	Semillas restantes tras aplicar los tratamientos de <i>Pogonomyrmex bicolor</i> .	53
Tabla XIII	Semillas restantes tras aplicar los tratamientos de <i>Pogonomyrmex maricopa</i> .	54
Tabla XIV	Semillas restantes tras aplicar los tratamientos de <i>Veromessor pergandei</i> .	55
Tabla XV	Preferencia de <i>Pogonomyrmex bicolor</i> para cada semilla en cada tratamiento aplicado.	56
Tabla XVI	Preferencia de <i>Pogonomyrmex maricopa</i> para cada semilla en cada tratamiento aplicado.	57
Tabla XVII	Preferencia de <i>Veromessor pergandei</i> para cada semilla en cada	58

	tratamiento aplicado.	
Tabla XVIII	Preferencia de semilla por cada especie de hormiga y pruebas pareadas entre semillas.	59
Tabla XIX	Efecto de la densidad en la preferencia de semillas.	60
Tabla XX	Porcentaje de semillas de cada familia de planta transportadas por cada especie de hormiga.	62
Tabla XXI	Porcentaje por categoría de los artículos transportados por las hormigas.	63

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Sitios de muestreo.	28
Figura 2	Distribución de <i>Pogonomyrmex bicolor</i> y de <i>Pogonomyrmex maricopa</i>	30
Figura 3	Vista lateral de <i>Pogonomyrmex bicolor</i> y de <i>Pogonomyrmex maricopa</i> .	30
Figura 4	Distribución y vista lateral de <i>Veromessor pergandei</i> .	31
Figura 5	Especies de semillas utilizadas.	33
Figura 6	Sitios de colecta.	34
Figura 7	Colecta de hormigas cargadas de regreso al nido.	35
Figura 8	Montaje de hormigas y conservación de semillas.	35
Figura 9	Mediciones realizadas a las hormigas.	36
Figura 10	Selección de la superficie a medir de la semilla.	37
Figura 11	Tendencia positiva en el efecto independiente de la longitud total (LT) de la hormiga en relación con la superficie del artículo (SA).	47
Figura 12	Efecto independiente de la especie de hormiga en relación con la superficie del artículo.	49
Figura 13	Interacción entre la longitud total de la hormiga y la especie de hormiga.	50
Figura 14	Variabilidad de tamaños que cargan las hormigas.	51
Figura 15	Semillas preferidas por cada especie de hormiga.	59
Figura 16	Preferencia en la depredación de semillas por cada especie de hormiga acorde a la densidad del tratamiento.	60

## RESUMEN

Las hormigas granívoras son importantes depredadoras de semillas postdispersión que se caracterizan por poseer grandes almacenes de semillas dentro de sus nidos subterráneos. Su actividad genera un importante impacto sobre la estructura de las poblaciones y comunidades vegetales, afectando su distribución y abundancia. La coexistencia de estas hormigas se explica gracias a las diferencias morfológicas que existen entre especies, así como por las distintas estrategias de forrajeo y de reclutamiento que les permite explotar distintos recursos y minimizar la competencia entre ellas. En Sonora, encontramos alrededor de 38 especies de hormigas que pertenecen a los géneros más especializados en la depredación de semillas (*Pogonomyrmex*, *Veromessor* y *Pheidole*). En este estudio, se analizaron dos mecanismos que podrían promover la coexistencia de 3 especies de hormigas granívoras de la región (*Pogonomyrmex bicolor*, *P. maricopa* y *Veromessor pergandei*): 1) La relación alométrica depredador-presa. 2) La preferencia en la depredación de 3 especies de semillas (*Encelia farinosa*, *Aristida* sp. y *Cenchrus ciliaris*) ofrecidas en dos niveles de densidad. Los resultados mostraron que *V. pergandei* carga presas más pequeñas que ambas especies de *Pogonomyrmex*. A su vez, se encontró que *V. pergandei* carga más variabilidad de tamaños que *P. bicolor*. En cuanto a la preferencia en la depredación, la densidad de los tratamientos no tuvo ninguna influencia sobre la selección de semillas de las hormigas. Además, se encontró que ambas especies de *Pogonomyrmex* muestran una preferencia por las semillas de *E. farinosa*, mientras que su semilla menos preferida fue el zacate Buffel (*C. ciliaris*). Por otra parte, *V. pergandei* mostró preferencia por ambos zacates (*Aristida* sp. y *C. ciliaris*), removiendo en menor cantidad semillas de *E. farinosa*. Estos resultados sugieren una sobreposición de nicho (mayor competencia) entre las dos especies del género *Pogonomyrmex* y un fraccionamiento de nicho (menor competencia) entre ambas especies de *Pogonomyrmex* y *V. pergandei*.

## I. INTRODUCCIÓN

Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) son un grupo de insectos sociales con gran influencia sobre los ecosistemas, tanto en sistemas naturales como en los agroecosistemas, actuando en ellos como “ingenieros ecológicos” (Folgarait, 1998; Rojas-Fernández, 2001; Kaspari, 2003). Esto no solo se debe a la diversidad de especies y a sus distintos comportamientos, sino también a su abundancia. Las hormigas participan en una gran cantidad de interacciones ecológicas con otros organismos donde actúan como depredadoras, herbívoras o detritívoras, y su actividad influye en los procesos de reciclaje de nutrientes, la aireación del suelo, entre otros procesos fisicoquímicos del mismo (Hölldobler y Wilson, 1990; Rojas-Fernández, 2001; Kaspari, 2003; Gathalkar y Sen, 2018). Aunque pueden habitar en los árboles, la mayoría de las especies de hormigas son dominantes en el suelo, habitando desde la superficie, en la hojarasca o madera en descomposición, hasta en los característicos nidos subterráneos (Rojas-Fernández, 2001).

Dentro de la dieta de las hormigas podemos encontrar una amplia variedad de hábitos alimenticios que van desde la especialización en la recolección de un solo recurso, hasta una dieta más generalista, en donde se explota una gran diversidad de alimentos. No obstante, las hormigas cuentan con una alimentación diferencial, siendo siempre selectivas del alimento disponible más nutritivo (Stradling, 1978). Entre los principales recursos aprovechados por las hormigas encontramos el néctar, diversos artrópodos vivos o muertos, cultivos de hongos a base de heces o materia vegetal, secreciones de insectos y semillas (Hölldobler y Wilson, 1990; Kaspari, 2003).

En algunos casos, la determinación del tipo de alimentación es complicada dada la combinación de las diferentes opciones de alimentos que pueden variar tanto temporal como espacialmente, yendo desde la omnivoría con una amplia variedad de recursos explotados, hasta las hormigas micófagas con una especialización bastante marcada, siendo el hongo cultivado casi su única fuente de alimento (Rojas-Fernández, 2001). Del mismo modo, se encuentran las hormigas cosechadoras o granívoras, las cuales recolectan y almacenan

semillas para su posterior consumo (Hölldobler y Wilson, 1990). Dichas semillas son su principal fuente de alimento que es complementada, en ocasiones, con el acarreo de diferentes artrópodos muertos (Gómez y Espadaler, 1994; MacMahon et al., 2000). Este tipo de alimentación se encuentra más desarrollada en la subfamilia Myrmicinae, siendo los géneros *Pogonomyrmex*, *Veromessor*, *Messor*, *Aphaenogaster*, *Pheidole* y *Solenopsis*, los principales representantes de este hábito alimenticio (MacKay, 1990; Rojas-Fernández, 2001).

Las hormigas cosechadoras son importantes depredadoras y, en menor medida, dispersoras de semillas, lo cual genera un importante impacto sobre la estructura de las poblaciones y comunidades vegetales (MacMahon et al., 2000; Brito-Bersi et al., 2018), afectando su distribución y abundancia relativa, dada la recolección y el consumo selectivo de semillas, tanto en zonas áridas como en selvas tropicales (Whitford, 1978a; Hölldobler y Wilson, 1990).

En zonas áridas de México, incluyendo el desierto de Sonora, las hormigas cosechadoras de semillas son las más relevantes (Rojas-Fernández, 2001). Éstas muestran una preferencia por los matorrales y pastizales en donde abundan las plantas anuales (Rojas-Fernández, 2001). La mayor parte de los registros de la diversidad de hormigas en los Estados de Sonora, Chihuahua, Durango y Coahuila, vienen de los matorrales xerófilos, en donde el género predominante es *Pogonomyrmex* con 13 especies; siendo la hormiga cosechadora más importante en este tipo de ecosistema (Rojas-Fernández, 2001). Por otra parte, *Veromessor pergandei* es una de las hormigas cosechadoras más especializada y estudiada del noroeste de México (Rojas-Fernández, 2001). La relevancia de las hormigas cosechadoras en ambientes áridos y su influencia en la composición vegetal de dichos ecosistemas, generan un gran interés para la investigación científica (MacMahon et al., 2000).

Se conoce que las hormigas cosechadoras pueden recolectar y consumir una amplia gama de semillas (MacMahon et al., 2000), tanto de plantas perennes como anuales (Davidson, 1980). Comprender la preferencia en su alimentación permite conocer mejor el impacto que esto ocasiona a la estructura de la vegetación en su hábitat (Samson et al., 1992). A pesar de que la remoción de semillas en sitios con abundantes nidos no suele superar el 10% del total de semillas producidas (Pulliam y Brand, 1975), el efecto sobre las semillas de su

preferencia es considerablemente mayor, removiendo hasta el 100% de las semillas a su alcance (Crist y MacMahon, 1992; Tschinkel, 1999).

La depredación diferencial por parte de las hormigas cosechadoras puede depender no sólo del valor nutricional de la semilla, sino también de las características de ésta, como el tamaño, la forma (MacMahon et al., 2000), o la manera en que se distribuyen en el ambiente, variando en su abundancia y densidad (Murdoch, 1969; Hulme, 1998). Del mismo modo, el tamaño corporal de las distintas especies de hormigas granívoras puede influir en el tipo de semilla que colectan. Se ha observado que en ciertas comunidades de hormigas las especies con obreras pequeñas colectan semillas pequeñas y las que poseen hormigas de mayor tamaño pueden colectar semillas más grandes, o al menos, el espectro del tamaño de sus presas es más amplio (Davidson, 1977b; Emerson et al., 1994; Kaspari, 2003). De esta manera, la selectividad de presas influye en las comunidades de plantas modificando los bucles de retroalimentación que determinan la persistencia de las diversas presas en un hábitat determinado, lo permite la coexistencia un mayor número de presas dentro de esa localidad (Chesson y Kuang, 2008).

El presente trabajo analiza dos mecanismos que podrían promover la coexistencia de especies, tanto de los depredadores como la de sus presas: 1) La relación alométrica que existe entre el depredador (hormiga) y sus presas (semillas) en 3 especies de hormigas granívoras; en donde se explorará si existe un fraccionamiento del nicho entre las especies de hormigas, mediante la depredación selectiva de acuerdo con el tamaño de los recursos que consumen. 2) La preferencia en la depredación de 3 especies de semillas comunes en Hermosillo, Sonora, presentadas en dos niveles de densidad, para conocer la respuesta en el comportamiento de forrajeo de tres especies de hormigas cosechadoras, a la identidad de las semillas y su densidad.

## **II. ANTECEDENTES**

### **II.1. Granivoría**

En la granivoría, los depredadores consumen semillas incluyendo al embrión, por lo que las semillas son destruidas creando un impacto demográfico negativo en las poblaciones de plantas (Hulme, 1998; Ruiz, 2011). La depredación puede ocurrir antes de la dispersión, consumiendo semillas inmaduras; o después de la dispersión, consumiendo semillas esparcidas en el medio (Hulme, 1998). Por consiguiente, los granívoros, como aves, mamíferos e insectos, reducen la cantidad de semillas disponibles en el ambiente, aunque en algunas ocasiones pueden colaborar con su dispersión (Howe y Smallwood, 1982; Gómez y Espadaler, 1994). La dispersión de semillas permitirá el establecimiento de nuevas plantas aumentando las poblaciones locales, reemplazando individuos que murieron o colonizando áreas disponibles, siempre y cuando no se interrumpa el ciclo de reproducción y desarrollo (Hulme, 1998; Wang y Smith, 2002).

El establecimiento de una planta nueva o una comunidad de ellas a partir de semillas depende principalmente de la abundancia de semillas producidas, de la eficacia de su dispersión o de sus dispersores, del espacio disponible, de los herbívoros que consumen plántulas y de la granivoría (Schupp, 1995; Hulme, 1996). La granivoría se considera como uno de los factores con mayor influencia en las comunidades de plantas, afectando su regeneración natural a partir de una semilla (Pérez-Ramos et al., 2008), ya que la intensa depredación limita la dispersión efectiva de las mismas y reduce la capacidad de llegar a los sitios donde su establecimiento pudiera ser exitoso (García-Calvo, 2012). Por lo tanto, los granívoros influyen en la demografía de las plantas y ejercen una presión selectiva sobre las propiedades de las semillas (Hulme, 1998). La relación entre los granívoros y sus presas se considera un proceso coevolutivo (García-Calvo, 2012), lo que ha llevado a las plantas a generar diferentes estrategias defensivas para contrarrestar la depredación, variando tanto las

características y propiedades de las semillas, como la cantidad producida, en respuesta a la actividad de los granívoros (Sork, 1993; Geritz, 1998). Por ejemplo, en la hipótesis de la “saciedad de depredadores”, las plantas contrarrestan la depredación de sus semillas produciendo una gran cantidad de ellas, donde a mayor abundancia mayor la probabilidad de que una semilla no sea consumida (Kelly y Sork, 2002). Del mismo modo, un espectro amplio en el tamaño de semilla producido por una planta puede generar una ventaja contra la depredación cuando el depredador es selectivo sobre el tamaño. Por el contrario, los granívoros podrían adaptarse y depredar fácilmente un solo tamaño de semilla (Geritz, 1998). El impacto de los granívoros sobre las plantas anuales ha sido muy estudiado, sin embargo, el efecto sobre plantas perennes es poco conocido (Brown et al., 1979).

Las interacciones de las plantas con algunas especies animales pueden ser tanto mutualistas como antagonistas (García-Calvo, 2012). Estas interacciones, ya sean directas o indirectas, influyen en la coexistencia de las especies involucradas, a través de un fenómeno llamado competencia aparente, donde el efecto tras consumir una determinada especie de presa crea interacciones indirectas en la dinámica poblacional de otra presa (Holt, 1977; Chesson, 2020).

Cuando los granívoros consumen semillas de manera selectiva, el consumo diferencial puede estar influenciado por la manera en la que se presentan las presas en el ambiente (Murdoch, 1969). Factores como la frecuencia y la densidad de semillas ocasionan que los depredadores presenten un comportamiento de cambio (switching), el cual se representa por una tasa de ataque desproporcionadamente mayor cuando la densidad de presas es alta y desproporcionadamente menor cuando es baja (Murdoch, 1969). Este fenómeno causa que las presas mantengan una densidad estable en la comunidad ya que cuando la densidad de una presa baja a niveles que ya no le son atractivos a un depredador, éste cambia por la presa que presenta una densidad más atractiva. Este mecanismo estabilizador ha sido incorporado a la teoría de coexistencia de especies donde los depredadores, desde un nivel trófico superior al de sus presas, hacen que un mayor número de presas puedan coexistir en una comunidad (Chesson y Kuang, 2008).

Cuando la preferencia en la depredación de determinada especie de semilla cambia con relación a la densidad relativa, es decir, que se ve influenciada por la frecuencia en la que se

presentan las especies de semillas, se dice que es dependiente de la frecuencia. En la selección de semillas dependiente de la frecuencia, los granívoros responden a la abundancia relativa de las diferentes presas (Allen, 1988). Se utiliza el término de “selección apostática” cuando los depredadores atacan a las presas más abundantes o comunes. Por el contrario, cuando la selección se inclina por aquellas presas poco frecuentes en el ambiente, se utiliza el término de “selección antiapostática”.

Otro factor que puede influir en la selección de semillas son los compuestos secundarios (CS) en ellas (Díaz, 1996). Si bien, las semillas son un recurso nutricional bastante completo (Kelrick et al., 1986), los CS que tiene pueden resultar tóxicos para los consumidores de semillas, actuando como repelentes para sus depredadores (Buckley, 1982). El desarrollo de estrategias para tolerar estas sustancias forma parte de la historia coevolutiva entre los depredadores y las presas (Janzen, 1971, Díaz, 1996).

### **II.1.1. Granivoría en el desierto**

En los desiertos, podemos encontrar arbustos perennes y suculentas, que dominan en ciertas regiones (Brown et al., 1979). También, encontramos plantas anuales las cuales pueden pasar la mayor parte de su vida como semilla, ya sea en la superficie del suelo o enterradas en el mismo, y que, en temporadas particularmente buenas, llegan a ser muy abundantes (Brown et al., 1979). Estas plantas germinan, crecen, florecen y producen semillas rápidamente durante un periodo relativamente corto en el que tienen disponible suficiente humedad y la temperatura es idónea para su desarrollo (Mulroy y Rundel, 1977; Brown et al., 1979). Esto genera una alternancia temporal en la densidad de semillas, dada la producción de semillas poco frecuentes en un determinado lapso (Brown et al., 1979). La diversidad y abundancia de las comunidades de plantas anuales se atribuye principalmente al estrés ambiental y a las variaciones climáticas de estos sitios (Samson et al., 1992).

Por otra parte, los arbustos y plantas perennes nativos en los desiertos dependen muy poco de los bancos de semillas que no suelen ser persistentes debido a la depredación (Soholt, 1973; Boyd y Brum, 1983). Por lo general, el desarrollo de una planta de larga vida a partir de una semilla se da a partir de las semillas producidas en la temporada anterior (Beatley, 1980).

En ecosistemas áridos, las semillas, ya sean de plantas anuales o perennes, juegan un rol de suma importancia debido a que suelen ser el único método de dispersión de muchas plantas. También les permiten sobrevivir a largos periodos de sequía (Brown et al., 1979; Kemp, 1989). Una vez en el suelo, las semillas pueden dispersadas por el agua, por la actividad de distintos animales y, principalmente, por el viento, ya que éste suele acumular semillas en las “sombras de viento” formadas por las irregularidades del terreno o por la alta densidad de hierbas y arbustos (Brown et al., 1979).

Para los granívoros, las semillas representan un alimento nutritivo y diverso, que varía en su forma, tamaño y composición química, así como en su abundancia, distribución espacial y temporal (Brown et al., 1979). Los principales granívoros en los desiertos de Norte América son las aves, los roedores, y las hormigas. En la Tabla I se muestran algunas de sus características. La actividad de dichos granívoros también influye en la diversidad y composición de la flora en los desiertos (Brown et al., 1979; Samson et al., 1992). El aumento o reducción de las comunidades de plantas tras la actividad de los consumidores de semillas, depende de la alimentación diferencial de éstos, así como de la intensidad en la remoción de semillas y de la competencia entre plantas (Samson et al., 1992).

Se conoce que la preferencia de semillas por parte de roedores granívoros se inclina hacia semillas grandes producidas por plantas anuales de invierno (Davidson et al., 1984; Larios et al., 2017), mientras que las aves prefieren las semillas medianas-grandes de otoño e invierno (Cueto et al., 2006). Por el contrario, las hormigas tienden a cosechar semillas más pequeñas que el promedio (Davidson et al., 1984). La selectividad de semillas acorde a su tamaño influencia la dinámica de selección natural de rasgos funcionales de las plantas de manera dependiente a la frecuencia y a la densidad. Por ejemplo, si se depredan semillas pequeñas, las plantas que producen semillas grandes serán beneficiadas (Samson et al., 1992); sin embargo, las semillas pequeñas, aun en altas densidades, no son tan buenas competidoras como para desplazar a las plantas de semillas grandes (Davidson et al., 1984). En una planta,

las semillas de mayor tamaño tienen más reservas y en consecuencia, producirán plántulas más grandes y con un mejor rendimiento, por lo que tendrán mayores posibilidades de sobrevivir a

Tabla I. Principales granívoros presentes en los desiertos de Norte América y algunas de sus características. Adaptado de Brown et al. (1979).

	<b>Roedores</b>	<b>Hormigas</b>	<b>Aves</b>
<b>Géneros Dominantes</b>	<i>Dipodomys</i> <i>Perognathus</i> <i>Microdipodops</i>	<i>Pogonomyrmex</i> <i>Pheidole</i> <i>Veromessor</i>	<i>Lophortyx</i> <i>Zenaida</i>
<b>Peso corporal</b>	7-120 g	0.5-15 mg	10-200 g
<b>Organización social</b>	Solitarios	Colonias eusociales	Bandadas (ocasionalmente solitarios)
<b>Estrategias de forrajeo</b>	Sitio central carga múltiple	Sitio central Carga única	Dispersos Carga única
<b>Almacén de semillas</b>	Grande	Muy grande	Sin almacén
<b>Capacidad de movimiento</b>	Limitado	Muy limitado	Amplia
<b>Termorregulación</b>	Endotermo	Ectotermo	Endotermo
<b>Actividad</b>	Nocturnos Activos durante todo el año ( <i>Dipodomys</i> ) Activos en meses cálidos ( <i>Perognathus</i> )	Actividad diaria y estacional que depende de la temperatura y humedad ambiental	Diurnos Activos durante todo el año Algunas especies son migratorias
<b>Expectativa de vida</b>	Pocos años	Colonias establecidas pueden sobrevivir muchos años	Varios años

diferencia de las semillas más pequeñas (Geritz, 1998). Conocer la preferencia de semillas de los granívoros ayuda a comprender el impacto que tiene su actividad dentro de la dinámica del ecosistema y de su vegetación (Brito-Bersi et al., 2018).

Por otra parte, la presión no solo recae en las comunidades de plantas tras la granivoría, en donde los consumidores pueden remover la mayor parte de las semillas producidas en los desiertos (Soholt, 1973; Whitford, 1978a), sino que también, el tamaño poblacional de los granívoros se ve influenciado por la disponibilidad de semillas. Dicha disponibilidad depende de las precipitaciones, por lo que la escasez de lluvia genera una baja producción de semillas (Brown et al., 1979). También se conoce que, tanto la diversidad como la abundancia de granívoros, se reducen cuando las precipitaciones son lo suficientemente regulares para producir pastizales perennes, ya que se destinan más recursos para mantener las estructuras vegetativas, lo que reduce la producción y disponibilidad de semillas (Brown et al., 1979).

## **II.2. Hormigas Granívoras**

De las más de 14,000 especies de hormigas en el mundo (AntWeb, 2022), alrededor de 150 se consideran cosechadoras de semillas y se encuentran agrupadas en la subfamilia Myrmicinae, donde se distribuyen en 18 géneros (Sudd y Franks, 1987; Hölldobler y Wilson, 1990; MacMahon et al. 2000). Dentro de este gremio, la mitad de las especies pertenecen al género *Pogonomyrmex* (Taber, 1998), de las cuales, 60 son exclusivas del continente americano. Estas hormigas son importantes depredadoras de semillas post-dispersión (Hulme, 1998). Sus colonias suelen ser longevas y se caracterizan por poseer grandes almacenes de semillas dentro de sus nidos subterráneos, recurso que consumirán posteriormente (Brown et al., 1979; Hölldobler y Wilson, 1990) y que fungirá como reserva cuando la temporada de cosecha haya terminado o la disponibilidad de semillas sea escasa (Brown et al., 1979). Su dieta se ve complementada con el acarreo de diferentes artrópodos, principalmente muertos (Davidson, 1980; MacMahon et al., 2000; Went et al., 1972). En la mayoría de los casos, las colonias

mantienen los alrededores del nido libre de vegetación (Rojas-Fernández, 2001) y su actividad como removedores de semillas se suele dar en áreas abiertas, más que en sitios con vegetación densa (O'Dowd y Hay 1980).

Generalmente, los parches de forrajeo con alta densidad de recursos resultan más atractivos para estas hormigas, sobre todo para aquellas que suelen forrajear de manera grupal (Brown et al., 1979). Al igual que la alta densidad, otros factores, como la distancia al nido, influyen en la selectividad de presas. Cuando un recurso deseable se encuentra en alta densidad o cercano al nido, la selectividad de las hormigas aumenta, ya que se vuelve rentable explotar dicho recurso (Cerdá, 1999). Por lo tanto, cuando las presas preferidas son difíciles de encontrar, la selectividad de recursos disminuye y la dieta de las hormigas se vuelve más amplia (Cerdá, 1999). Esto también se observa al comparar las estaciones con lluvia y las estaciones secas. En época de lluvia la amplitud de la dieta disminuye debido a la abundancia de recursos y a la facilidad de encontrar alimentos de su preferencia (Guzmán-Mendoza et al., 2012). La intensidad de forrajeo también suele ser más intensa cuando la fuente de alimento se encuentra cercana al nido, mientras que a mayor distancia, los parches de forrajeo tienen menos actividad. Probablemente, las largas distancias favorecen la evaporización de ruta señalada químicamente y el rastro se vuelve más difícil de seguir, por lo que estos sitios son menos frecuentados por las obreras (Hölldobler, 1976).

En las colonias, la mayor parte de las obreras permanecen dentro del nido, mientras que el resto realiza tareas de búsqueda y colecta de alimento en el exterior (Whitford, 1978a). Tras el forrajeo, las obreras de la gran mayoría de hormigas cosechadoras regresan al nido con una sola carga y recorren distancias desde el nido hasta el parche de forrajeo que van desde algunos pocos metros hasta alrededor de 40 (Went et al., 1972; Brown et al., 1979). El horario de forrajeo se limita a su condición ectotérmica, evitando así las horas más calurosas del día (Kay y Whitford, 1975). El tipo de forrajeo puede ser grupal, que explota de mejor manera altas densidades de recursos, o individual, que optimiza el forrajeo en densidades bajas (Davidson, 1977a).

La composición química de las semillas también influye en la depredación selectiva de las hormigas, ya sea por los compuestos nutricionales de la semilla (Crist & MacMahon 1992) o por las defensas químicas que poseen (Buckley, 1982). Algunas familias de plantas como

Malvaceae, Convolvulaceae, Leguminosae, entre otras, se caracterizan por la presencia de compuestos químicos que repelen a estas hormigas (Buckley, 1982; Díaz, 1996). En cambio, las semillas de gramíneas (Poaceae) tienen bajas concentraciones de estos químicos (Díaz, 1996) y se consideran parte fundamental de la dieta de las hormigas cosechadoras (Pirk, 2002).

La coexistencia de las hormigas granívoras se atribuye principalmente a las diferencias en el tamaño del cuerpo de las obreras (Chew, 1977; Davidson, 1977b; Hansen, 1978) y a las diferentes estrategias de forrajeo que presentan (Brown et al., 1979; Pirk y López de Casenave, 2010). Tamaños corporales y estrategias de forrajeo similares no permiten la coexistencia entre hormigas cosechadoras en ambientes homogéneos debido a la fuerte competencia y a que suelen ser reemplazos ecológicos entre sí (Davidson, 1977b; Whitford, 1978b). Al contrario, tamaños corporales diferentes entre las obreras de distintas especies, permite la coexistencia de éstas. Esto se debe a que el tamaño de la hormiga determina la capacidad de cargar diferentes tamaños de artículos, por lo que el tamaño de la carga está relacionado con las dimensiones morfológicas de la hormiga, lo que le permite o limita la colecta de la presa (Brown et al., 1979). Aunado a esto, las distintas estrategias de forrajeo y de reclutamiento, el tamaño de las colonias y el sistema de almacenamiento de semillas, permiten explotar de manera más eficaz diferentes densidades de recursos, por lo que no existiría una interferencia entre las especies de hormigas a la hora de obtener alimento en los parches de forrajeo (Davidson, 1977a).

Según la teoría del forrajeo óptimo, la selectividad en el alimento se da de una manera en la que la obtención de energía por unidad de tiempo se maximice (Stephens y Krebs, 1986), por lo que las semillas más grandes podrían ofrecer mayores aportes nutricionales (Crist y MacMahon, 1992) y se podrían obtener siempre y cuando las características morfológicas de la hormiga permitan su transporte. Sin embargo, para las hormigas granívoras se debe tomar en cuenta que la ganancia de energía por viaje es 100 veces mayor al costo de energía que implica la búsqueda, recolección y transporte de alimento (Weier y Feener, 1995), por lo que se considera que el costo del tiempo invertido en dichas actividades es un determinante con mayor relevancia que la energía gastada durante la obtención de recursos (Fewell, 1988). Esto se debe a que, tanto en hormigas granívoras como en cortadoras de hojas, el costo mínimo de

energía al transportar una unidad de masa a determinada distancia se ve reducido hasta en un 50% en comparación con otros insectos (Herreid, 1981; Lighton et al., 1987; Lighton y Feener, 1989). El forrajeo óptimo también predice una selección apóstata, cuando depredar las semillas más comunes en el ambiente es la manera más eficiente de maximizar la energía (Allen, 1988), aunque se requieren más estudios en condiciones naturales o seminaturales para evaluar si la selectividad de semillas es dependiente o no de la frecuencia (Greenwood, 1985).

La abundancia de las hormigas cosechadoras también depende de la productividad de los recursos, la disponibilidad de semillas y del acceso a ellas (Brown et al., 1979). La fundación de nuevas colonias tiene una baja probabilidad de éxito, por lo que el mayor impacto ocurre en el tamaño de la población y en los niveles de actividad de las colonias ya establecidas (Davidson, 1977a).

### **II.2.1. Hormigas granívoras en Sonora**

En Norte América, las hormigas cosechadoras de semillas más especializadas pertenecen a los géneros: *Pogonomyrmex*, *Pheidole* y *Veromessor* (Brown et al., 1979), siendo *Pogonomyrmex* el género más abundante (Rojas-Fernández, 2001).

Para el norte de México, Alatorre-Bracamontes y Vásquez-Bolaños (2010) reportan 290 especies de hormigas, en donde el estado de Sonora registra 135 especies, de las cuales 29 están dentro de los géneros considerados granívoros. Por otra parte, en AntMaps (2020) se presentan 164 especies nativas para el estado, donde 38 especies pertenecen a los géneros especializados en la granivoría (Janicki et al., 2016; Guénard et al., 2017). Por último, AntWeb (2022) registra 93 especies identificadas para el estado, de las cuales 17 pertenecen a los géneros anteriormente mencionados (Tabla II).

Se ha demostrado que estas hormigas son altamente resistentes a diferentes perturbaciones en ambientes áridos (Hoffmann y Andersen, 2003; Franklin, 2012), como

incendios, sobrepastoreo (Whitford et al., 1999; Hoffmann, 2003) o a la transformación del hábitat con vegetación nativa a uno dominado por vegetación exótica-invasora (López-Reyes, 2001; Franklin, 2012). En el centro de Sonora es difícil encontrar sitios que no hayan sido expuestos al sobrepastoreo. A pesar de ello, no se han encontrado diferencias importantes entre las especies de hormigas presentes en los sitios de vegetación nativa y los sitios perturbados, aunque no se sabe con certeza si las hormigas sensibles a estas perturbaciones ya habían sido eliminadas al realizar este tipo de estudios (Franklin, 2012).

Tabla II. Principales géneros de hormigas granívoras en el estado de Sonora y la cantidad de especies registradas según diferentes fuentes de información.

Género de hormiga	Fuente		
	Alatorre-Bracamontes y Vásquez-Bolaños (2010)	AntMaps (2020)	AntWeb (2022)
<i>Pheidole</i>	18	22	9
<i>Pogonomyrmex</i>	10	15	7
<i>Veromessor</i>	1	1	1
<b>Total granívoras</b>	<b>29</b>	<b>38</b>	<b>17</b>
Total de especies	135	164	93

### **III. JUSTIFICACIÓN**

La mayoría de los estudios sobre la depredación de semillas por hormigas se realizan tomando en cuenta el impacto sobre las plantas anuales o utilizando semillas que no se encuentran en su ambiente natural, para evaluar diferentes características como los tamaños preferidos de semillas o las estrategias de forrajeo. Las semillas de plantas perennes son una fuente alternativa de alimento para las hormigas cosechadoras y pueden compensar la falta de semillas de plantas anuales cuando la lluvia es escasa en ciertos años, lo que les evita depender enteramente de la cosecha almacenada.

La diversidad, abundancia y coexistencia de las hormigas granívoras en los ambientes desérticos se explica por la distinta capacidad de carga que les confiere el tamaño corporal, por la preferencia hacia diferentes recursos, o bien, por el aprovechamiento de un mismo recurso, pero obtenido de distinta forma. En 2008, Chesson y Kuang incorporaron el efecto de la depredación en la teoría moderna de coexistencia de especies, la cual propone un modelo multitrófico donde se incluye a la depredación como un mecanismo que promueve a la ecualización de las diferencias en adecuación a través de la competencia aparente. Tras la escasa evidencia empírica en este tema, se realiza el presente estudio mostrando la importancia de la depredación selectiva para la teoría moderna de coexistencia de especies.

#### IV. HIPÓTESIS CIENTÍFICA

El tamaño corporal de las hormigas será un factor importante para la selección de los tamaños de sus presas. Las hormigas con tamaño corporal más pequeño (*Veromessor pergandei*) cargarán artículos pequeños, mientras que las de mayor tamaño (*Pogonomyrmex maricopa* y *P. bicolor*) cargarán artículos más grandes y tendrán una mayor variabilidad de tamaños de artículos colectados.

La preferencia por alguna de las tres especies de semillas ofrecidas será por aquellas semillas nativas del lugar (*Encelia farinosa* y *Aristida* sp.), en donde la baja densidad de semillas reducirá las preferencias por determinada especie de semilla, mientras que una mayor densidad total de semillas acentuará esas diferencias.

## **V. OBJETIVOS**

### **V.1. Objetivo General**

Establecer la relación alométrica depredador-presa y la preferencia en la depredación de semillas en 3 especies de hormigas granívoras.

### **V.2. Objetivos Específicos**

- Determinar la relación alométrica entre el tamaño del artículo recolectado por la hormiga y el tamaño de la misma.
- Calcular el tamaño promedio y el rango de tamaños de las especies de hormigas colectadas.
- Identificar, en la medida de lo posible, los artículos colectados por las hormigas.
- Determinar la preferencia de las hormigas por tres especies de semillas ofrecidas experimentalmente.
- Determinar la influencia de la densidad de semillas sobre la preferencia en la depredación por parte de las hormigas cosechadoras.

## VI. METODOLOGÍA

### VI.1. Sitios de Muestreo

#### VI.1.1. Cerro del Bachoco y Cerro Johnson/Parque Central de Hermosillo (PCH)

Ambos cerros conforman el sector sur de la Sierra Espinazo Prieto (Figura 1). El Cerro del Bachoco se localiza al noroeste de la ciudad de Hermosillo (29°08'46.39" N, 110°57'10.67" O). Presenta vegetación típica del matorral espinoso en sus laderas y matorral desértico en la planicie, donde destacan cactáceas como *Stenocereus thurberi*, *Cylindropuntia thurberi* y *Opuntia gosseliniana*; árboles y arbustos como *Olneya tesota*, *Prosopis* spp., *Bursera* spp., *Guaiacum coulteri*, *Ipomoea arborescens*, *Parkinsonia* spp., *Encelia farinosa*, entre otras (Naturalista, 2021; Van Devender y Reina-Guerrero, 2021).

El Parque Central de Hermosillo (PCH) colinda al norte con el Cerro Johnson (29°09'13.13" N, 110°57'40.11" O). Es un Área Natural Protegida Municipal (ANPM) que se localiza al norte de Hermosillo y tiene una superficie aproximada de 30 hectáreas. La flora del sitio está compuesta por 50.3% de hierbas mayormente dicotiledóneas (75 especies) y 8 zacates, de las cuales encontramos 54 especies anuales y 30 perennes. Las plantas leñosas conforman un 45.5% de la flora, y las suculentas un 7.2% (Sánchez-Escalante y Van Devender, 2021).



Figura 1. Sitios de muestreo: A. Faldas del Cerro del Bachoco. B. Parque Central de Hermosillo y zonas aledañas al Cerro Johnson. Fuente: Google Earth Pro, 2021.

## VI.2. Especies de Hormigas

### VI.2.1. Género *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae)

Hormigas de tamaño mediano-grande con una marcada especialización en la depredación de semillas y ocasionalmente carroñeras de artrópodos. Se distribuyen en zonas áridas y semiáridas donde son abundantes. Muestran adaptaciones para la recolección y consumo de semillas que van desde una cabeza grande (tan ancha como larga) con fuertes mandíbulas, hasta las largas “barbas” debajo de su cabeza (psamóforo) presentes en la mayoría de las especies de este género. El psamóforo les permite recolectar y transportar semillas pequeñas, pero también granos de arena, piedras o huevecillos. Poseen ojos prominentes y antenas con

12 artejos. El propodeo puede presentar espinas largas, cortas o estar ausentes. Poseen aguijón desarrollado cuya picadura es bastante dolorosa (Alatorre-Bracamontes y Vásquez-Bolaños, 2010; MacKay et al., 1985; MacMahon et al., 2000; Porter y Jorgensen, 1990).

#### **VI.2.1.1. *Pogonomyrmex bicolor***

Obreras de 7.2-8.2 mm de longitud. Distribución limitada a los estados de Arizona (EE. UU.), Sonora, Chihuahua y Sinaloa (México) (Figura 2B). Fácilmente distinguibles dada su coloración rojiza-oscuro en la cabeza y mesosoma, con el gáster negro. Las esquinas posteriores de la cabeza son lisas y brillantes, y las rugosidades cefálicas son tenues, casi ausentes (MacKay et al., 1985) (Figura 3B).

#### **VI.2.1.2. *Pogonomyrmex maricopa***

Obreras de 6.8-8.7 mm de longitud. Tiene una amplia distribución al sur de EE. UU. y al norte de México (Figura 2A). La principal distinción de su pariente más cercano (*P. californicus*) son las rugosidades cefálicas estrechas con espacios interrugales densamente punteados que da un aspecto opaco a las rugosidades, siendo el espacio interrugal en *P. californicus* más espaciado, liso y brillante (MacKay et al., 1985; Guénard et al., 2017). Su coloración varía de un marrón fuerte en su cabeza con el mesosoma y gáster amarillo-rojizo o cabeza y mesosoma con coloración rojiza y el gáster marrón oscuro. La cabeza y el mesosoma son opacos pero el gáster posee un brillo intenso (Wheeler y Wheeler, 1986) (Figura 3A).

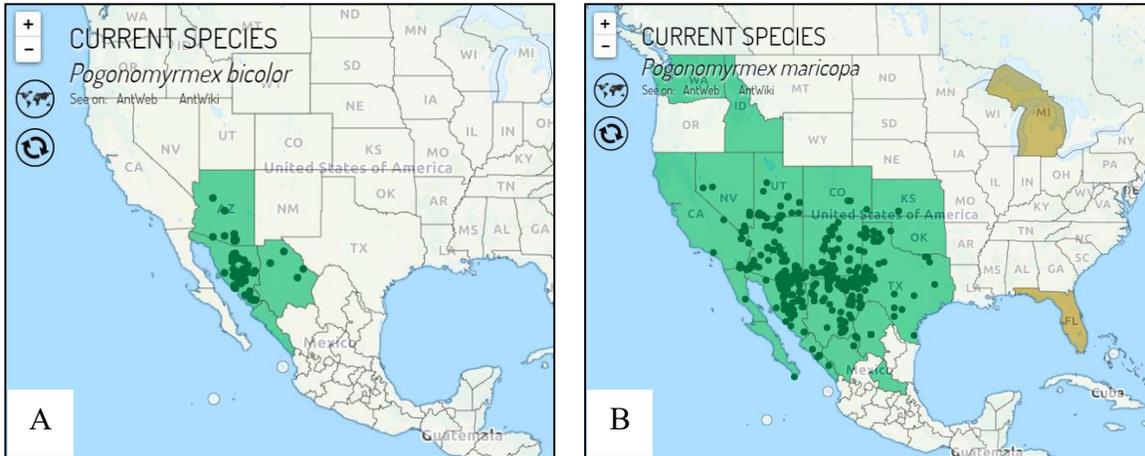


Figura 2. A. Distribución de *Pogonomyrmex bicolor*. B. Distribución de *Pogonomyrmex maricopa*. Fuente: antmaps.org.



Figura 3. A. Vista lateral de *Pogonomyrmex bicolor*. B. Vista lateral de *Pogonomyrmex maricopa*.

**VI.2.1. *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae)**

Las obreras presentan una gran variabilidad en la longitud de su cuerpo (3.5-8.4 mm). Están especializadas en la recolección de semillas. Se distribuyen en los desiertos del sur de

California y Arizona (E.E. U.U), y en Baja California y Sonora (México) (Figura 4). Tienen un característico color negro brillante (Wheeler y Wheeler, 1986). El psamóforo no solo se limita a los largos y numerosos pelos debajo de la mandíbula (gular y mental), sino que también han desarrollado vellosidades a lo largo del borde lateral inferior de las mandíbulas, característica presente solamente en esta especie del género *Veromessor*. Posee una cabeza tan ancha como larga, que se va adelgazando desde la parte superior, por encima de los ojos, hasta la inserción de las mandíbulas. Mandíbulas grandes, fuertemente estriadas y dientes robustos, salvo el diente del borde interior, que es pequeño (Wheeler y Creighton, 1934; Davidson, 1978b)

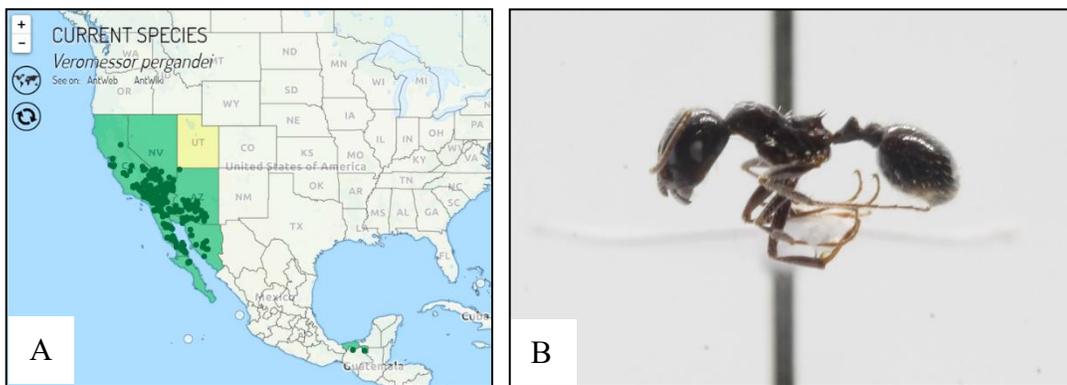


Figura 4. A. Distribución de *Veromessor pergandei*. Fuente: antmaps.org. B. Vista lateral de *Veromessor pergandei*.

### VI.3. Especies de Semillas

#### VI.3.1. *Encelia farinosa*

Arbusto perenne sufrutescente que va de 0.3-1.5 m. Pertenece a la familia Asteraceae. Habita en ambientes semiáridos y desérticos. Se distribuye desde el sur de California, sur de Nevada, suroeste de Utah y en Arizona, así como en el noroeste de México (Sonora y Baja California) en los ambientes áridos de los desiertos de Sonora y Mojave. Sus semillas (aquenios) se dispersan por gravedad o por los fuertes vientos, y, en ocasiones, por la acción de aves y roedores (Montalvo et al., 2010) (Figura 5A).

### **VI.3.2. *Cenchrus ciliaris***

Pasto perenne de la familia Poaceae con estatus exótico en México. Nativo de las regiones tropicales y subtropicales de África, fue introducido en la región en los años sesenta (Martínez-Yrizar et al., 2010). Generalmente forma densos pastizales. Posee tallos erectos que van desde los 10-70 cm de altura. Pueden presentar estolones y/o rizomas. La inflorescencia es en forma de panícula de 2-12 cm de largo. Sus semillas son dispersadas principalmente por el viento o por zoocoria (Izaguirre Pompa y Félix Burruel, 2009) (Figura 5B).

### **VI.3.3. *Aristida* sp.**

Herbácea perenne que pertenece a la familia Poaceae. Se distribuye del suroeste de EE. UU. al noroeste de México. Algunas de sus variedades se encuentran también en el centro del país. Su crecimiento es ascendente y va de 10-80 cm de alto. No presenta ramificaciones. Sus hojas son láminas delgadas de aproximadamente 25 cm de largo. Glumas desiguales. Inflorescencia en forma de panícula (los ejes ramifican de nuevo). Los flósculos poseen lemas (gluma inferior)

puntiagudas y aristas divididas en tres partes, abiertas y desiguales. Se regenera por semillas o por macollamiento (a partir de un tallo). Banco de semillas aparentemente persistente. Cariópside de 6-14mm de largo con coloración canela-marrón (Valdés-Reyna y Allred, 2005) (Figura 5C).



Figura 5. Especies de semillas utilizadas. A. Aquenio de *Encelia farinosa*. B. Flósculo de *Cenchrus ciliaris* (Zacate Buffel). C. Flósculo de *Aristida* sp.

#### VI.4. Relación Alométrica Depredador-Presa

1.- Se seleccionaron 6 nidos por especie de hormiga (*Pogonomyrmex bicolor*, *P. maricopa* y *Veromessor pergandei*, Figura 6).

El criterio para la selección de los nidos se basó en las siguientes características:

- a. Que el nido estuviera en un área de fácil observación (evitar nidos envueltos en mucha vegetación o en relieves complicados que dificulte su colecta).
- b. Que no existiera una interacción con otras colonias que se preste a confusión en cuanto a qué individuo pertenece a qué colonia.



Figura 6. Sitios de colecta (A: Cerro del Bachoco; B: Cerro Johnson (PCH)) y coordenadas de cada nido muestreado. Marcas rojas: nidos de *Pogonomyrmex bicolor*; marcas verdes: nidos de *Pogonomyrmex maricopa*; marcas azules: nidos *Veromessor pergandei*.

2.- Colecta de hormigas con artículo cosechado. Se utilizará el término de *semilla* para referirnos a los propágulos producidos por las plantas (como aquenios y flósculos), *elemento* para referirnos a todo aquello que sea transportado por las hormigas que no entre en el término *semilla*, y *artículo* para englobar los dos términos anteriores (artículo = semilla + elemento).

Las colectas se realizaron por las mañanas los días 13 de octubre de 2020 y 30 de marzo de 2021 en el cerro Johnson (Figura 6B) y los días 02 de noviembre de 2020, 31 de marzo y 15 de junio de 2021 en el Cerro del Bachoco (Figura 6A). En cada nido, se colectaron de 20-34 hormigas cargadas que se dirijan al hormiguero. Se utilizaron pinzas entomológicas para la colecta, la cual se realizó durante 10 minutos por nido. Los individuos colectados se colocaron en un tubo eppendorf de 1.5 ml donde posteriormente se les añadió alcohol étílico al 70% (Figura 7). Cada tubo se etiquetó con la identificación del nido, de la especie y el número de hormiga colectada. Para esto, se generó un código para cada especie y nido. Por ejemplo: “VP1A”, donde “VP” = *Veromessor pergandei*. “1” = número de individuo. “A” = Primer nido muestreado.



Figura 7. Colecta de hormigas cargadas de regreso al nido. La colecta se realizó con ayuda de pinzas entomológicas. Cada hormiga se colocó en un tubo eppendorf de 1.5 ml con alcohol etílico al 70%.

### 3.- Montaje de hormigas y conservación de artículos cosechados.

Las hormigas se montaron de la forma tradicional, en segmentos triangulares de opalina blanca (Figura 8A) junto con la etiqueta y código correspondiente. Los artículos se mantuvieron en su tubo eppendorf con alcohol previamente etiquetados (Figura 8B).

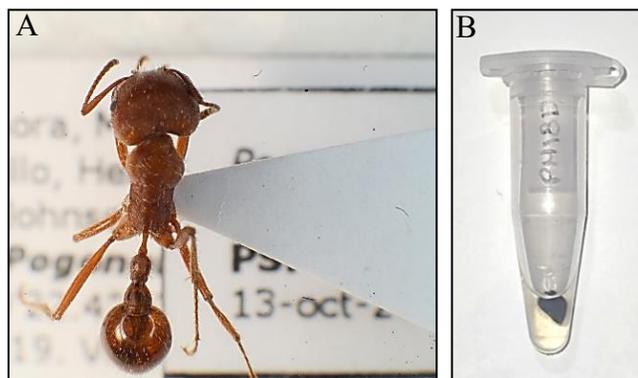


Figura 8. Montaje de hormigas y conservación de semillas. A. Vista superior del montaje de la hormiga. B. Semilla de *Encelia farinosa* en tubo eppendorf con alcohol.

### 4.- Captura fotográfica de hormigas y artículos .

Las hormigas montadas se fotografiaron lateral y frontalmente colocando una escala para su posterior medición. Las semillas se retiraron del alcohol y se colocaron en papel para su secado. Posteriormente se colocaron sobre una opalina blanca de manera que la cara de la semilla más amplia quede hacia arriba. En dicha posición, se fotografiaron junto con una escala para su posterior medición.

5.-Medición de hormigas: Utilizando las fotografías laterales se obtuvo la longitud de Weber y la longitud total de la hormiga (Figura 9A). Con las fotografías frontales se obtuvieron las dimensiones cefálicas (ancho y largo) y mandibulares (longitud) (Figura 9B). Las mediciones se realizaron en el software de análisis de imágenes ImageJ. Con las medidas cefálicas y mandibulares, se calculó el Índice Cefálico ( $\text{ancho cefálico}/\text{longitud cefálica} \times 100$ ) e Índice Mandibular ( $\text{longitud mandibular}/\text{longitud cefálica} \times 100$ ).

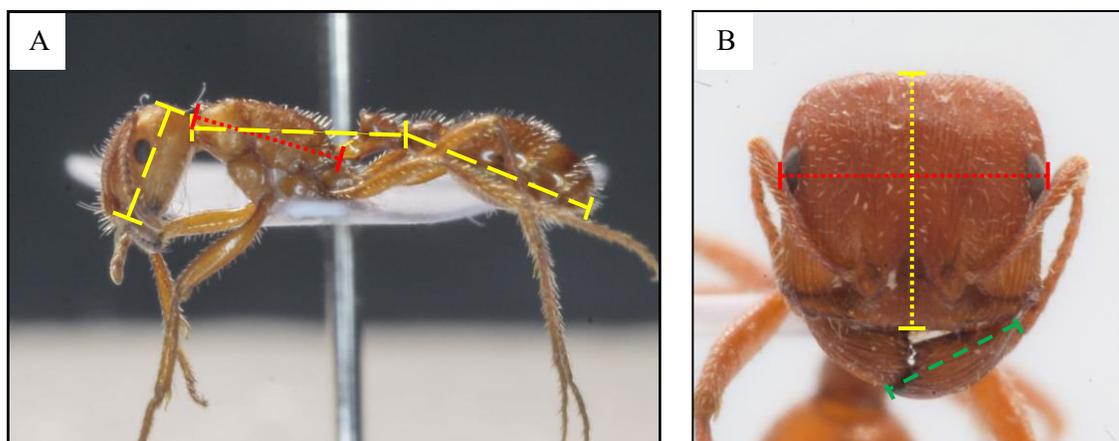


Figura 9. Mediciones realizadas a las hormigas. A. Vista lateral de la hormiga; línea punteada roja: longitud de Weber; línea discontinua amarilla: longitud total. B. Vista frontal de la hormiga, línea punteada amarilla: longitud cefálica; línea punteada roja: ancho cefálico; línea discontinua verde: longitud mandibular.

6.- Medición de artículos: Se utilizaron las fotografías de los artículos para medir la superficie de su cara más amplia (Figura 10) utilizando el software de análisis de imágenes ImageJ.

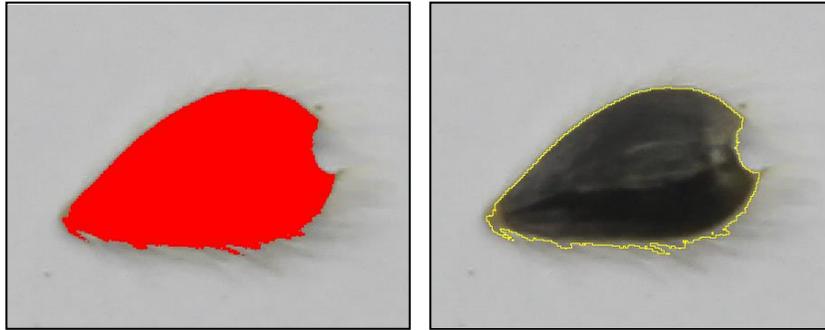


Figura 10. Selección de la superficie a medir de la semilla. Semilla de *E. farinosa*.

7.- Identificación de semillas: La identificación de semillas se realizó con el apoyo del Dr. Manuel Higinio Sandoval del Herbario de la Universidad de Sonora, así como con el uso de literatura especializada (Martin y Barkley, 1961; Musil, 1963).

#### **VI.5. Preferencia en la Depredación de Semillas con Relación a su Densidad Total**

1.- Colecta y conteo de semillas: En el caso de *Cenchrus ciliaris* y *Aristida* sp., se colectaron en campo (Cerro Johnson/Bachoco) las plantas para retirar posteriormente las semillas (flósculos). Para *Encelia farinosa* se colectaron las cabezuelas de donde se extrajeron las semillas (aquenios). La colecta se realizó en las últimas dos semanas del mes de marzo de 2021. Las plantas fueron colectadas y almacenadas en bolsas de papel. Las semillas de cada especie se contaron y separaron en tubos eppendorf de 1.5 ml en cantidades de 200 y 50 semillas por tubo para *Aristida* sp. y *Encelia farinosa*, y en cantidades de 100 y 50 semillas por tubo para *Cenchrus ciliaris*. El conteo y separación de semillas se inició tras la colecta de las plantas y finalizó a mediados del mes de abril de 2021.

2.- Preparación de cajas Petri: Se utilizaron cajas Petri de 9 cm x 1 cm, las cuales se perforaron con un caufín, primeramente, en la parte superior de la tapa generando una abertura de alrededor de 2 cm de diámetro. Posteriormente, con las dos partes de la caja Petri colocadas,

se perforó la caja simétricamente en 4 puntos de su parte lateral, correspondiendo cada uno de ellos al extremo de una cruz. La abertura generada fue de aproximadamente 8-9 mm de diámetro. Tras la perforación con calor, la caja Petri quedó sellada debido a que el plástico se fundió en una sola pieza. Se cubrieron las perforaciones laterales y superior utilizando cuadros de papel de aproximadamente 1.5x1.5 cm y 3x3 cm, respectivamente, pegados con cinta cristalina.

3.- Preparación de los tratamientos: Se prepararon todos los tratamientos que permitió la cantidad de semillas colectada:

Tratamiento de alta densidad (600 semillas): Se introdujeron por la perforación superior 200 semillas de cada una de las especies en las cajas Petri previamente perforadas.

Tratamiento de baja densidad (150 semillas): Se introdujeron por la perforación superior 50 semillas de cada una de las especies en las cajas Petri previamente perforadas.

Con las semillas en el interior de las cajas, se cubrió la apertura superior utilizando el cuadro de papel de aproximadamente 2.5x2.5 cm y se pegó con cinta cristalina. Se agitó la caja Petri para homogenizar el tratamiento.

Se utilizó un código de color para identificar los tratamientos. Etiqueta roja: *Pogonomyrmex bicolor*. Etiqueta verde: *Pogonomyrmex maricopa*. Etiqueta azul: *Veromessor pergandei*. Etiqueta amarilla: Alta densidad. Sin etiqueta adicional: Baja densidad.

4.- Aplicación de los tratamientos: Se realizó una búsqueda de colonias de hormigas deseadas en donde se colocaron los tratamientos a una distancia de 10-15 cm de la entrada del nido. Los tratamientos se aplicaron por las mañanas a lo largo de las siguientes fechas: 08, 11, 13, 19 y 25 de mayo y 11 de junio de 2021. Previamente a la colocación del tratamiento se retiraron los cuadros de papel que cubren las aberturas laterales por donde ingresaron las hormigas. Se marcaron las coordenadas del sitio y el código de color del tratamiento nos indica la especie y la densidad utilizadas. Los tratamientos se colocaron en el nido durante 4-5 horas. Se retiraron en el mismo orden en el que fueron colocados y se cubrió de nueva cuenta las aberturas laterales. Se identificó cada tratamiento con un código para mantener la relación entre el tratamiento y la coordenada del nido.

5.- Conteo de semillas: Las semillas restantes de los tratamientos se vaciaron sobre una bandeja en donde se separaron, contaron y se registraron los datos obtenidos.

Las semillas contabilizadas se reutilizaron para preparar nuevos tratamientos.

## **VI.6. Análisis de los Datos**

### **VI.6.1. Relación alométrica depredador-presa**

#### **VI.6.1.1 Selección del modelo con mejor ajuste**

1.- Se utilizaron las variables explicativas (longitud de Weber, longitud total del cuerpo, largo y ancho de la cabeza, longitud de la mandíbula, índice mandibular e índice cefálico) para relacionarlas, por medio de diferentes regresiones, con la variable de respuesta (superficie del artículo). Los modelos también se probaron incluyendo o no el efecto aleatorio del nido, esto para comparar y seleccionar el mejor modelo con la variable explicativa que obtuvo el Criterio de Información de Akaike para tamaños de muestra finitos (AICc, por sus siglas en inglés) más bajo.

2.- Una vez seleccionada la variable explicativa en el modelo anterior, se probaron diferentes combinaciones, en donde se incluyó la especie de hormiga como interacción, adición, efecto aleatorio o sin incluirla. También se probaron las combinaciones anteriores transformando las variables de respuesta y explicativa a logaritmo natural, y finalmente, una nueva combinación sacando raíz cuadrada a la variable de respuesta y transformando a logaritmo natural la

variable explicativa. Se compararon los modelos y se seleccionó el que tuvo el Criterio de Información de Akaike para tamaño de muestra finito (AICc, por sus siglas en inglés) más bajo.

### **VI.6.1.1 Análisis de datos del modelo seleccionado**

1.- Una vez seleccionado el modelo con el mejor ajuste, se realizó un análisis de varianza (ANOVA, prueba de Chi Cuadrada de Wald Tipo III) para determinar el efecto de cada una de las variables incluidas en el modelo.

2.- Se determinó si existen diferencias en la variabilidad de tamaños de semillas que cargan las tres especies de hormiga con una prueba de Levene de homogeneidad de varianzas donde la hipótesis nula es que existe homogeneidad entre muestras.

### **VI.6.2. Preferencia en la depredación de semillas con relación a su densidad total**

1.- La preferencia se calculó con estimador de máxima verosimilitud para el caso donde las densidades iniciales de comida son agotadas y no existe reemplazo (Chesson, 1983). La ecuación es la siguiente:

$$\hat{\alpha}_i = \frac{\ln[(n_{i0} - r_i) / n_{i0}]}{\sum_{j=1}^m \ln[(n_{j0} - r_j) / n_{j0}]}, i = 1, \dots, m$$

donde  $n_{i0}$  es el número de semillas de tipo  $i$  al inicio del experimento y  $r_i$  es el número de semillas del tipo  $i$  retiradas al final del experimento. Las preferencias resultantes son proporciones que suman a 1.

2.- Se realizaron pruebas pareadas entre las especies de semillas para determinar si existen diferencias en la preferencia por alguna semilla en cada especie de hormiga.

3.- Se realizó un análisis de varianza multivariado (MANOVA) para determinar si existe un efecto de la densidad sobre la preferencia de las hormigas por alguna especie de semillas.

## VII. RESULTADOS

### VII.1. Relación Alométrica Depredador-Presa

Se obtuvieron 429 muestras distribuidas de la siguiente manera: *Pogonomyrmex bicolor* 151 muestras; *P. maricopa* 120 muestras; *Veromessor pergandei* 158 muestras. Los artículos transportados por las hormigas se clasificaron en: semillas (propágulos, cariósides), artrópodos (completos o parte de ellos), estructuras vegetales (tallos, flores y hojas) y otros (elementos inidentificables). En la Tabla III se muestra la cantidad de artículos por cada categoría transportados por las 3 especies de hormigas.

Dentro de las mediciones que se realizaron, se obtuvo que, en promedio, *P. maricopa* obtuvo el mayor valor en cuanto a su longitud corporal (7.3 mm, Tabla IV), al igual que en los artículos que recolecta, teniendo el valor de la superficie de mayor tamaño (6.82 mm<sup>2</sup>, Tabla IV). También posee la mayor longitud mandibular, cefálica y de Weber, así como el índice mandibular con el valor más alto. Para el ancho de la cabeza, *P. bicolor* presentó el valor más elevado (1.81 mm, Tabla IV) mientras que *V. pergandei* presentó las mediciones más pequeñas, excepto en el valor del índice cefálico (113.03, Tabla IV).

Tabla III. Especies de semillas y otros elementos recolectados por las hormigas. \* Artículo más recolectado. \*\* Cariópside desnuda.

<b>Semillas</b>	<i>Pogonomyrmex bicolor</i>	<i>Pogonomyrmex maricopa</i>	<i>Veromessor pergandei</i>	<b>Totales</b>
<i>Aristida</i> spp.	-	1	2	3
<i>Bebbia juncea</i>	-	-	11	11
<i>Boerharvia</i> spp.	1	3	-	4
<i>Bouteloua aristidoides</i>	60*	13	52*	125
<i>B. chondrosioides</i>	4	-	5	9
<i>Bouteloua</i> sp.	-	-	3	3
<i>Cenchrus ciliaris</i>	30	70*	19	119
<i>Encelia farinosa</i>	32	17	30	79
Semilla sin ID	3**	-	12	15
Artrópodos	8	-	2	10
Estructuras Vegetales	7	8	19	34
Otros	6	8	3	17
<b>Total semillas</b>	<b>130</b>	<b>104</b>	<b>134</b>	<b>368</b>
<b>Total elementos</b>	<b>21</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>61</b>
<b>Total artículos</b>	<b>151</b>	<b>120</b>	<b>158</b>	<b>429</b>
<b>% Semillas</b>	<b>86%</b>	<b>86.7%</b>	<b>84.8%</b>	<b>85.8%</b>

Tabla IV. Promedio de cada una de las medidas morfológicas de las hormigas y de la superficie de los artículos transportados. LT = Longitud Total de la hormiga; MandL = Longitud Mandibular; CabL = Largo de la Cabeza; CabA = Ancho de la Cabeza; WeberL = (Longitud de Weber) MandI = Índice Mandibular; CefI = Índice Cefálico; SA = Superficie del Artículo. \*Valores más altos en cada medición.

<b>Especie de hormiga</b>	<b>LT (mm)</b>	<b>MandL (mm)</b>	<b>CabL (mm)</b>	<b>CabA (mm)</b>	<b>WeberL (mm)</b>	<b>MandI</b>	<b>CefI</b>	<b>SA (mm<sup>2</sup>)</b>
<i>P. bicolor</i>	7.01	0.907	1.64	1.81*	2.12	55.48	110.63	6.18
<i>P. maricopa</i>	7.30*	0.915*	1.65*	1.75	2.23*	55.51*	105.99	6.82*
<i>V. pergandei</i>	5.04	0.638	1.20	1.35	1.65	53.56	113.03*	5.72

### VII.1.1 Selección del mejor modelo

De las medidas morfológicas de las hormigas, se seleccionó la longitud total de la hormiga (LT) como la variable explicativa, ya que el modelo que contenía esta variable arrojó los valores de AICc más bajos dentro de la selección de modelos (Tabla V).

De acuerdo con nuestras mediciones *P. bicolor* tiene una longitud total que va de 5.81 a 8.26 mm y colecta artículos de 0.80 a 14.70 mm<sup>2</sup>, mientras que la longitud de *P. maricopa* va de 6.38 a 8.55 mm, cargando artículos de 1.50 a 26.30 mm<sup>2</sup>. Para *V. pergandei* se obtuvieron las mediciones más pequeñas en cuanto a las obreras, yendo de 3.76 a 6.71 mm, pero se registró la medida más alta en cuanto a la SA que transportan, yendo de 0.40 a 28.00 mm<sup>2</sup> (Tabla VI).

Tabla V. Relación de la variable “Superficie del Artículo” con las medidas morfológicas de las hormigas en donde se incluye o no el efecto aleatorio del nido. LT = Longitud Total de la hormiga; WeberL = Longitud de Weber; MandL = Longitud Mandibular; CabL = Largo de la Cabeza; CabA = Ancho de la Cabeza; MandI = Índice Mandibular; CefI = Índice Cefálico; SA = Superficie del Artículo; NEA = Nido como Efecto Aleatorio. \*Modelo seleccionado con el AICc más bajo.

<b>Modelo con efecto aleatorio del nido</b>	<b>Valor AICc</b>	<b>Modelo sin efecto aleatorio del nido</b>	<b>Valor AICc</b>
SA ~ LT + NEA*	2224.64	SA ~ LT	2233.64
SA ~ WeberL + NEA	2226.93	SA ~ WeberL	2236.59
SA ~ CabL + NEA	2238.23	SA ~ CabL	2246.34
SA ~ CabA + NEA	2238.89	SA ~ CabA	2247.41
SA ~ MandL + NEA	2242.00	SA ~ MandL	2250.86
SA ~ CefI + NEA	2247.28	SA ~ CefI	2254.38
SA ~ MandI + NEA	2249.54	SA ~ MandI	2256.83

Tabla VI. Valor máximo, mínimo y promedio registrados en la longitud total de las hormigas y la superficie de los artículos transportados. LT = Longitud Total de la hormiga; SA = Superficie del Artículo.

<b>Hormiga</b>	<b>LT (mm)</b>			<b>SA (mm<sup>2</sup>)</b>		
	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>	<b>Media</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Máximo</b>	<b>Media</b>
<i>P. bicolor</i>	5.81	8.26	7.01	0.80	14.70	6.18
<i>P. maricopa</i>	6.38	8.55	7.30	1.50	26.30	6.82
<i>V. pergandei</i>	3.76	6.71	5.04	0.40	28.00	5.72

El modelo seleccionado fue el que incluía ambas variables (de respuesta (SA) y explicativa (LT)) transformadas a logaritmo, teniendo la LT en interacción con la especie e incluyendo el nido como efecto aleatorio (Tabla VII).

Tabla VII. Selección del modelo con mejor ajuste. Modelos A: incluyen la especie como interacción (x), adición (+), sin incluirla o como efecto aleatorio. Modelos B: variables SA y LT transformadas a logaritmo natural (Ln) e incluyendo la especie como interacción (x), adición (+), sin incluirla o como efecto aleatorio. Modelos C: raíz cuadrada de la variable SA, transformando a logaritmo natural la variable LT e incluyendo la especie como interacción (x), adición (+), sin incluirla o como efecto aleatorio. SA = Superficie del Artículo; LT = Longitud Total de la hormiga; NEA = Nido como Efecto Aleatorio; Esp = Especie de hormiga; EEA = Especie de hormiga como Efecto Aleatorio. \*Modelo seleccionado con el AICc más bajo

<b>Modelos 1</b>	<b>AICc</b>	<b>Delta AICc</b>	<b>Peso AICc</b>
SA ~ LT x Esp + NEA	2220.05	0.00	0.76
SA ~ LT + Esp + NEA	2223.57	3.53	0.13
SA ~ LT + NEA	2224.64	4.60	0.08
SA ~ LT + NEA + EEA	2226.68	6.64	0.03
<b>Modelos 2</b>	<b>AICc</b>	<b>Delta AICc</b>	<b>Peso AICc</b>
(Ln)SA ~ (Ln)LT x Esp + NEA*	737.99	0.00	0.71
(Ln)SA ~ (Ln)LT + NEA	741.46	3.46	0.13
(Ln)SA ~ (Ln)LT + Esp + NEA	741.56	3.56	0.12
(Ln)SA ~ (Ln)LT + NEA + EEA	743.50	5.51	0.05
<b>Modelos 3</b>	<b>AICc</b>	<b>Delta AICc</b>	<b>Peso AICc</b>
$\sqrt{SA}$ ~ (Ln)LT x Esp + NEA	821.69	0.00	0.71
$\sqrt{SA}$ ~ (Ln)LT + Esp + NEA	824.76	3.07	0.15
$\sqrt{SA}$ ~ (Ln)LT + NEA	825.70	4.01	0.10
$\sqrt{SA}$ ~ (Ln)LT + NEA + EEA	827.74	6.05	0.03

## VII.1.2 Diferencia en la relación alométrica depredador-presa

El análisis de varianza (ANOVA) realizado al modelo seleccionado arrojó significancia en cada una de las variables, como se muestra en la Tabla VIII.

Tabla VIII. Análisis de varianza (ANOVA) del modelo seleccionado. LT = Longitud Total de la hormiga. Esp = Especie de hormiga. x = Interacción. \*Resultados significativos.

Variables	Chi <sup>2</sup>	Grados de libertad	P
Intercepto	1.4660	1	0.22598
Ln(LT)	4.6697	1	0.03070*
Esp	7.6575	2	0.02174*
Ln(LT) x Esp	7.9680	2	0.01861*

El efecto independiente de la LT (Figura 11) muestra una tendencia positiva en donde las hormigas más grandes, sin distinción de especie, cargan artículos más grandes y, por el contrario, las hormigas más pequeñas cargan artículos de menor tamaño.

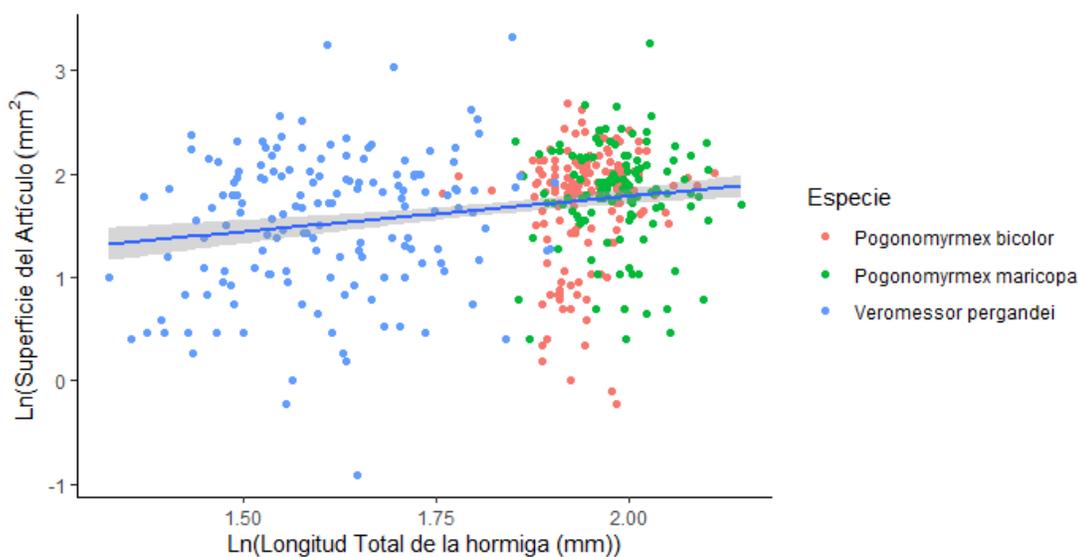


Figura 11. Tendencia positiva en el efecto independiente de la longitud total (LT) de la hormiga en relación con la superficie del artículo (SA).

Para el efecto independiente de la especie de hormiga (Figura 12) se obtuvo, tras una comparación pareada (Tabla IX), que no existen diferencias significativas entre los tamaños de artículos que cargan *P. bicolor* y *P. maricopa*, pero sí entre los artículos que cargan ambas especies de *Pogonomyrmex* y los que carga *V. pergandei*, en donde *V. pergandei* carga los artículos más pequeños (Tabla X).

Tabla IX. Comparación pareada del efecto independiente de la especie de hormiga. \*Resultado significativo.

<b>Especie</b>	<b>Error estándar</b>	<b>Grados de libertad</b>	<b>P</b>
<i>P. bicolor</i> - <i>P. maricopa</i>	0.0703	425	0.3194
<i>P. bicolor</i> - <i>V. pergandei</i>	0.0653	424	0.0297*
<i>P. maricopa</i> - <i>V. pergandei</i>	0.0699	426	0.004*

Tabla X. Promedio del Ln(SA) para cada especie de hormiga. *Veromessor pergandei* carga los artículos más pequeños. SA = Superficie del Artículo.

<b>Especie</b>	<b>(Ln)SA Media</b>	<b>Error estándar</b>	<b>Grados de libertad</b>
<i>P. bicolor</i>	1.70	0.0768	13.5
<i>P. maricopa</i>	1.80	0.0801	16.5
<i>V. pergandei</i>	1.53	0.0763	13.2

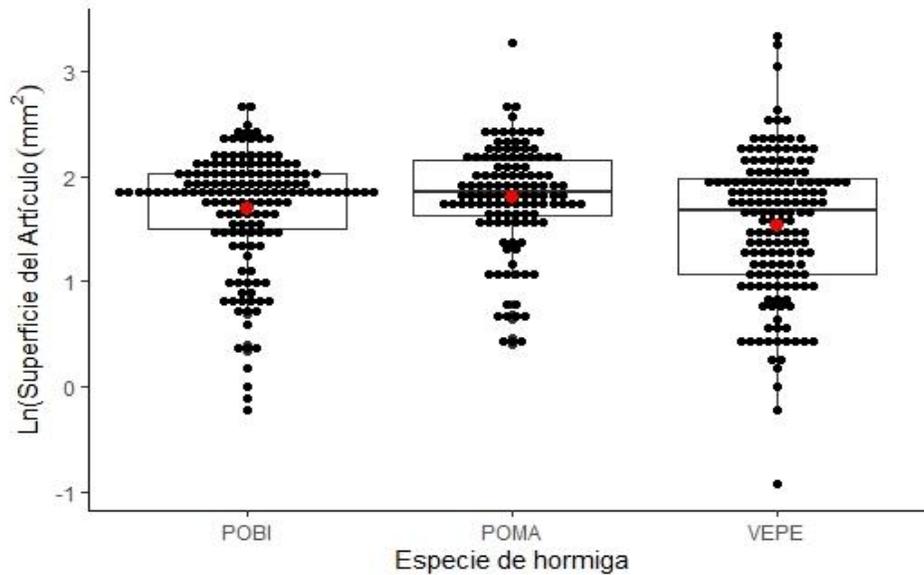


Figura 12. Efecto independiente de la especie de hormiga en relación con el tamaño del artículo. *Pogonomyrmex bicolor* (POBI) y *Pogonomyrmex maricopa* (POMA) no tienen diferencias significativas en los tamaños de artículos que cargan. *Veromessor pergandei* (VEPE) carga significativamente artículos más pequeños que ambas especies de *Pogonomyrmex*.

La interacción entre la longitud total de la hormiga (LT) y la especie (ESP) fue significativa ( $> 0.05$ ) (Figura 13), en donde la tendencia positiva (hormigas más grandes cargan artículos de mayor tamaño) se mantuvo para *P. bicolor* y *V. pergandei*. Sin embargo, para *P. maricopa* la tendencia se invirtió y se mostró negativa, yendo en contra de nuestras predicciones, siendo las hormigas más pequeñas de esta especie las que cargaban los artículos más grandes.

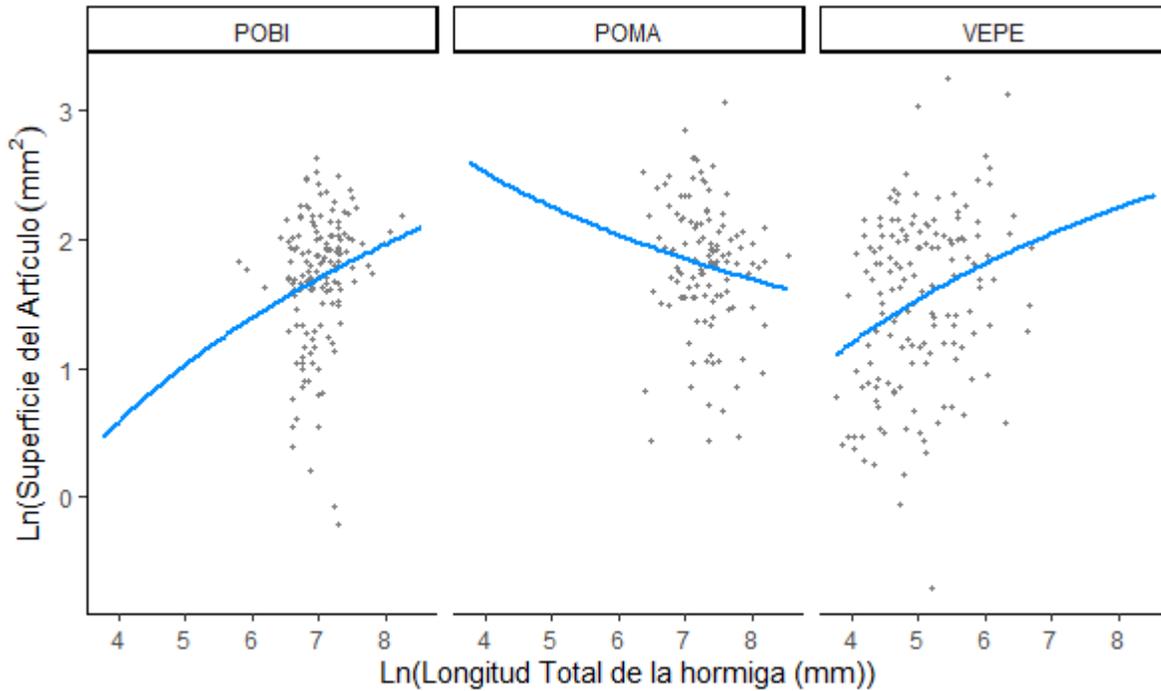


Figura 13. Interacción entre la longitud total de la hormiga y la especie de hormiga. La relación se mantiene positiva para *Pogonomyrmex bicolor* (POBI) y *Veromessor pergandei* (VEPE) pero se invierte para *Pogonomyrmex maricopa* (POMA).

### VII.1.3 Prueba de Levene

Por último, la prueba de Levene arrojó resultados significativos en cuanto a la variabilidad de tamaños que cargan las hormigas. La prueba pareada (Tabla XI) nos muestra que, solo al comparar *V. pergandei* y *P. bicolor* se encuentra una diferencia significativa en la variabilidad de tamaños de la carga, siendo *V. pergandei* la hormiga que más variabilidad de tamaños transportó (Figura 14). En la comparación *P. bicolor* - *P. maricopa* y *P. maricopa* - *V. pergandei* no se encontraron diferencias entre la variabilidad de tamaño de los artículos transportados.

Tabla XI. Comparación pareada de la variabilidad de tamaños que cargan las hormigas.

\*Resultado significativo.

Especie	Diferencia	P
<i>P. maricopa</i> – <i>P. bicolor</i>	0.2863852	0.5903521
<i>V. pergandei</i> – <i>P. bicolor</i>	0.7401485	0.0188423*
<i>V. pergandei</i> - <i>P. maricopa</i>	0.4537633	0.2620339

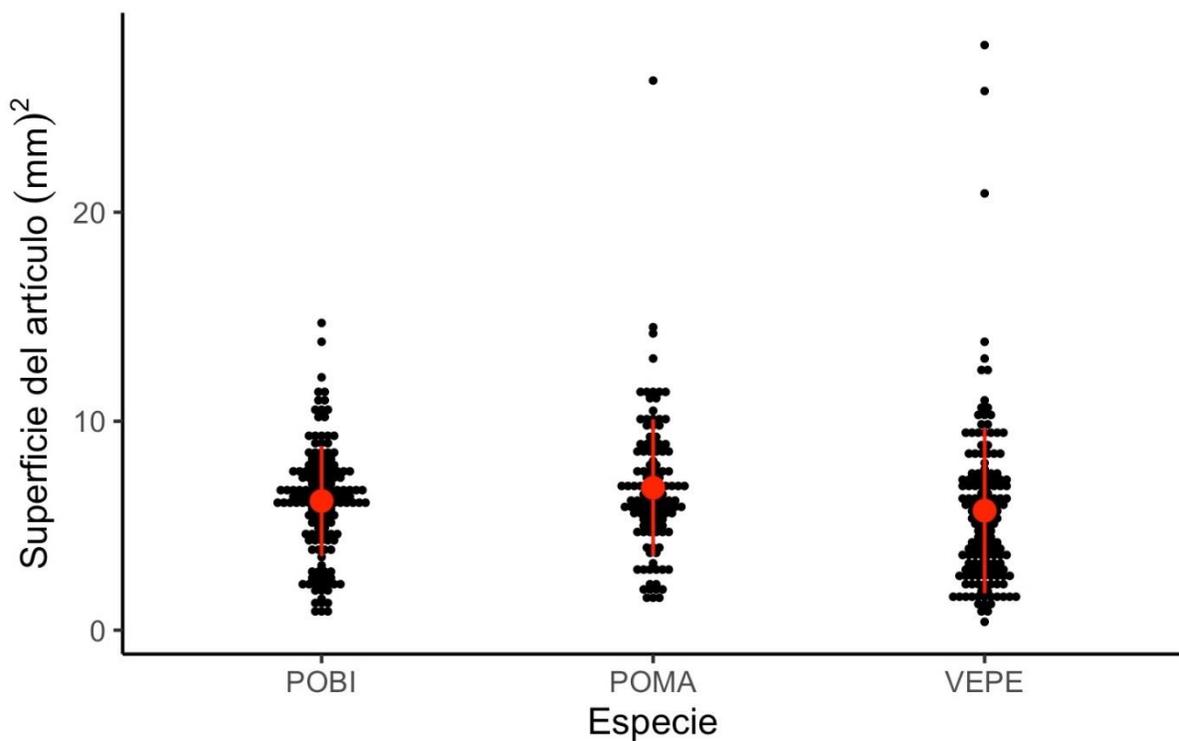


Figura 14. Variabilidad de tamaños que cargan las hormigas. *Veromessor pegandei* (VEPE) carga significativamente una mayor variabilidad de tamaños respecto a *Pogonomyrmex bicolor* (POBI). No se encontraron diferencias significativas entre el tamaño de carga de *Pogonomyrmex maricopa* (POMA) y VEPE, ni en POMA y POBI.

## VII.2 Preferencia en la Depredación de Semillas con Relación a su Densidad Total

Se aplicaron 35 tratamientos para *P. bicolor*, 18 de alta densidad y 17 de baja densidad. Para *P. maricopa* solo se lograron aplicar 7 tratamientos debido a la poca abundancia de nidos en el sitio. Los tratamientos aplicados fueron 3 de alta densidad y 4 de baja densidad. En cuanto a *V. pergandei*, se colocaron 40 tratamientos, 20 para cada densidad. Las semillas restantes después de la aplicación de los tratamientos se muestran en la Tabla XII, XIII y XIV para *P. bicolor*, *P. maricopa* y *V. pergandei*, respectivamente.

Tabla XII. Semillas restantes tras aplicar los tratamientos de *Pogonomyrmex bicolor*. Los tratamientos de alta densidad contenían 200 semillas de cada especie; los de baja densidad contenían 50 semillas de cada especie. \*Semilla más removida.

Tratamiento	Alta densidad			Baja densidad		
	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.
1	5	107	3*	39*	48	45
2	83*	136	93	40	41	30*
3	130*	196	189	1*	26	35
4	175	184	161*	50	47	42*
5	172	200	164*	9*	50	39
6	133*	193	155	7*	48	25
7	191	192	187*	2	1*	5
8	98*	198	151	43*	45	48
9	198	193	187*	41*	48	41*
10	7*	125	73	5*	47	28
11	39*	179	142	32*	46	46
12	141*	200	178	1*	39	37
13	173*	186	178	1*	44	11
14	18*	181	100	42	16*	36
15	7	2*	64	46	33*	48
16	3*	14	9	42	45	41*
17	21*	145	156	2*	45	27
18	25	5*	117	-	-	-

Tabla XIII. Semillas restantes tras aplicar los tratamientos de *Pogonomyrmex maricopa*. Los tratamientos de alta densidad contenían 200 semillas de cada especie; los de baja densidad contenían 50 semillas de cada especie. \*Semilla más removida.

Tratamiento	Alta densidad			Baja densidad		
	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.
1	122*	190	139	35*	49	49
2	200	200	182*	43	48	40*
3	3*	194	104	11*	45	33
4	-	-	-	3*	36	19

Tabla XIV. Semillas restantes tras aplicar los tratamientos de *Veromessor pergandei*. Los tratamientos de alta densidad contenían 200 semillas de cada especie; los de baja densidad contenían 50 semillas de cada especie. \*Semilla más removida.

Tratamiento	Alta densidad			Baja densidad		
	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.
1	14	1*	1*	27	2*	2*
2	180	113*	123	50	28*	44
3	153	29	9*	19	5	1*
4	13	6*	8	30	22	5*
5	7	6*	6*	36	20	13*
6	198	118*	136	41*	47	43
7	187	175	128*	30	7*	32
8	198	186	160*	43	9*	20
9	87	5*	8	30	2*	10
10	161	140	58*	0*	7	3
11	173	166	115*	48	45	31*
12	80	2*	5	3	0*	0*
13	112	0*	6	37	1*	24
14	124	0*	74	46	23*	41
15	175	0*	12	5	3*	16
16	198	145*	186	21	0*	5
17	196	189*	194	5*	25	12
18	195	192	187*	35	28	27*
19	180	110	6*	21	12	1*
20	200	196	181*	33	18	12*

Los cálculos de las preferencias obtenidos con el estimador de máxima verosimilitud se muestran en la Tabla XV, XVI y XVII para *P. bicolor*, *P. maricopa* y *V. pergandei*, respectivamente, en donde se indican las preferencias de los tratamiento para cada densidad.

Tabla XV. Preferencia de *Pogonomyrmex bicolor* para cada semilla en cada tratamiento aplicado. Los valores resultantes son proporciones que suman a 1. \*Mayor preferencia.

Tratamiento	Alta densidad			Baja densidad		
	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.
1	0.4333	0.0735	0.4933*	0.6296*	0.1034	0.2670
2	0.4331*	0.1899	0.3770	0.2393	0.2128	0.5478*
3	0.8487*	0.0398	0.1115	0.7947*	0.1328	0.0725
4	0.3078	0.1922	0.5000*	0.0000	0.2619	0.7381*
5	0.4318	0.0000	0.5682*	0.8734*	0.0000	0.1266
6	0.5841*	0.0510	0.3649	0.7282*	0.0151	0.2567
7	0.2988	0.2649	0.4362*	0.3412	0.4147*	0.2441
8	0.7102*	0.0100	0.2798	0.5078*	0.3547	0.1374
9	0.0890	0.3156	0.5954*	0.4534*	0.0933	0.4534*
10	0.6940*	0.0973	0.2087	0.7821*	0.0210	0.1969
11	0.7829*	0.0531	0.1640	0.7280*	0.1360	0.1360
12	0.7500*	0.0000	0.2500	0.8768*	0.0557	0.0675
13	0.4340*	0.2172	0.3488	0.7044*	0.0230	0.2726
14	0.7523*	0.0312	0.2165	0.1062	0.6938*	0.2000
15	0.3685	0.5062*	0.1253	0.1545	0.7699*	0.0756
16	0.4217*	0.2670	0.3114	0.3646	0.2203	0.4150*
17	0.7981*	0.1139	0.0880	0.8169*	0.0267	0.1564
18	0.3298	0.5851*	0.0850	-	-	-

Tabla XVI. Preferencia de *Pogonomyrmex maricopa* para cada semilla en cada tratamiento aplicado. Los valores resultantes son proporciones que suman a 1. \*Mayor preferencia.

Tratamiento	Alta densidad			Baja densidad		
	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.
1	0.5435*	0.0564	0.4001	0.8982*	0.0509	0.0509
2	0.0000	0.0000	1.0000*	0.6846*	0.0799	0.2355
3	0.8599*	0.0062	0.1339	0.3636	0.0984	0.5380*
4	-	-	-	0.7440*	0.0518	0.2042

Tabla XVII. Preferencia de *Veromessor pergandei* para cada semilla en cada tratamiento aplicado. Los valores resultantes son proporciones que suman a 1. \*Mayor preferencia.

Tratamiento	Alta densidad			Baja densidad		
	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.	<i>E. farinosa</i>	Buffel	<i>Aristida</i> sp.
1	0.2006	0.3997*	0.3997*	0.0874	0.4563*	0.4563*
2	0.0906	0.4912*	0.4182	0.0000	0.8194*	0.1806
3	0.0505	0.3643	0.5851*	0.1347	0.3206	0.5447*
4	0.2890	0.3707*	0.3403	0.1406	0.2259	0.6336*
5	0.3234	0.3383*	0.3383*	0.1267	0.3535	0.5197*
6	0.0109	0.5714*	0.4177	0.4827*	0.1505	0.3668
7	0.1039	0.2064	0.6898*	0.1747	0.6726*	0.1527
8	0.0329	0.2373	0.7298*	0.0542	0.6164*	0.3294
9	0.1075	0.4766*	0.4159	0.0957	0.6029*	0.3014
10	0.1197	0.1969	0.6834*	0.5653*	0.1788	0.2559
11	0.1639	0.2106	0.6255*	0.0654	0.1688	0.7658*
12	0.0995	0.5000*	0.4005	0.1846	0.4077*	0.4077*
13	0.0496	0.6504*	0.3000	0.0609	0.7908*	0.1484
14	0.0527	0.8377*	0.1096	0.0788	0.7337*	0.1875
15	0.0127	0.7206*	0.2667	0.3681	0.4498*	0.1822
16	0.0249	0.7956*	0.1795	0.0924	0.6622*	0.2454
17	0.1884	0.5275*	0.2840	0.5206*	0.1567	0.3227
18	0.1899	0.3061	0.5040*	0.2297	0.3734	0.3969*
19	0.0250	0.1420	0.8330*	0.1398	0.2299	0.6303*
20	0.0000	0.1683	0.8317*	0.1451	0.3567	0.4982*

Las preferencias variaron significativamente (Tabla XVIII) en cada especie de hormiga. *P. bicolor* mostró una preferencia por *Encelia farinosa*, sobre el zacate Buffel y *Aristida* sp., mientras que *P. maricopa* prefirió *E. farinosa* y *Aristida* sp. por igual. Por otra parte, *V. pergandei* tuvo preferencia por ambos zacates (Buffel y *Aristida* sp.) sin diferencias entre ellos. Las preferencias de cada especie de hormiga se muestran en la Figura 15.

Tabla XVIII. Preferencia de semilla por cada especie de hormiga y pruebas pareadas entre semillas. \*Semilla preferida por las hormigas. \*\*Resultado significativo.

Preferencia (promedio)			
Semillas	<i>P. bicolor</i>	<i>P. maricopa</i>	<i>V. pergandei</i>
<i>E. farinosa</i>	0.531*	0.5848*	0.147
<i>C. ciliaris</i>	0.187	0.0491	0.431*
<i>Aristida</i> sp.	0.283	0.3661*	0.422*
Pruebas pareadas		Valor P	
<i>E. farinosa</i> - <i>C. ciliaris</i>	< .0001**	0.0013**	< .0001**
<i>E. farinosa</i> - <i>Aristida</i> sp	< .0001**	0.1361	< .0001**
<i>Aristida</i> sp. - <i>C. ciliaris</i>	0.0608	0.0364**	0.8295

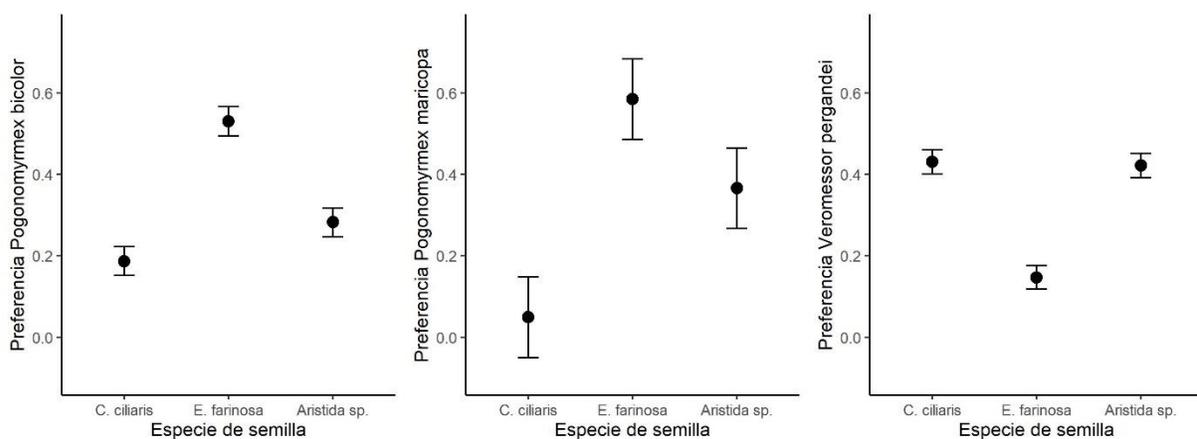


Figura 15. Semillas preferidas por cada especie de hormiga. *Pogonomyrmex bicolor*: *Encelia farinosa*; *Pogonomyrmex maricopa*: *Encelia farinosa* y *Aristida* sp.; *Veromessor pergandei*: zacate Buffel (*C. ciliaris*) y *Aristida* sp.

Al analizar el efecto de la densidad sobre la preferencia (Tabla XIX), se observó que las hormigas seleccionan las semillas preferidas independientemente de la densidad del tratamiento (Figura 16), lo que indica que ésta no tiene ninguna influencia sobre su selección.

Tabla XIX. Efecto de la densidad en la preferencia de semillas. Las hormigas remueven las semillas preferidas independientemente de la densidad del tratamiento. Pillai: estadístico de prueba.

Especie de hormiga	Valor P	Pillai
<i>Pogonomyrmex bicolor</i>	0.8537	0.024528
<i>Pogonomyrmex maricopa</i>	0.194	0.75136
<i>Veromessor pergandei</i>	0.1413	0.13889

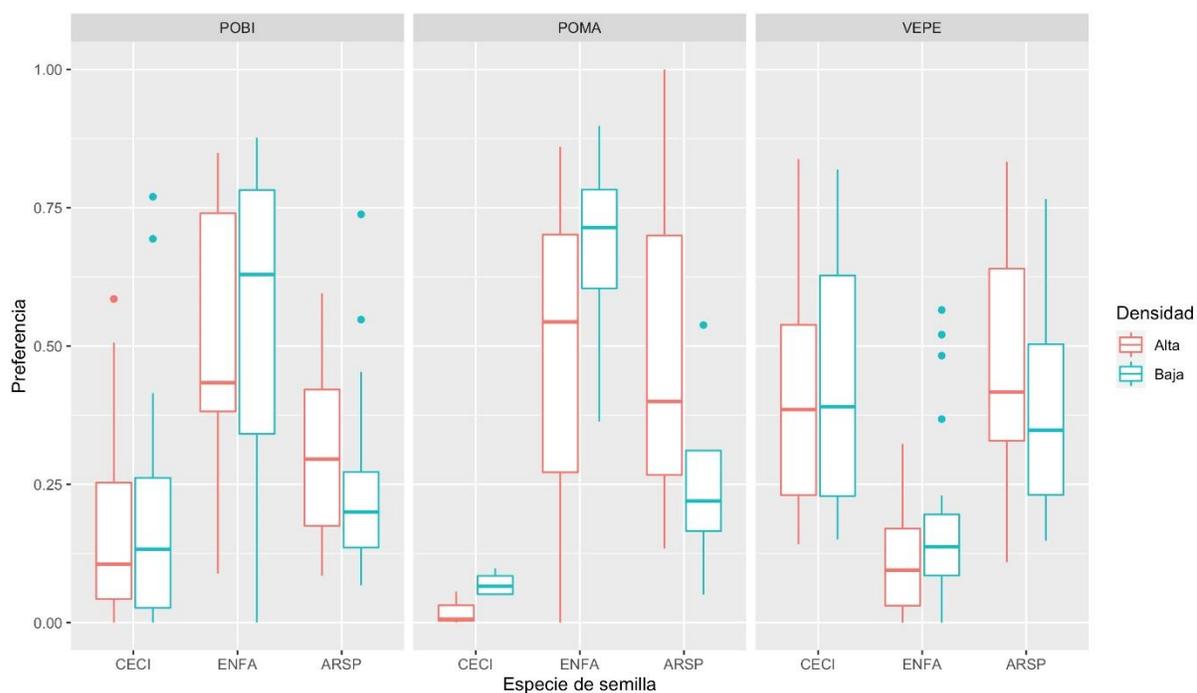


Figura 16. Preferencia en la depredación de semillas por cada especie de hormiga acorde a la densidad del tratamiento. La selección de semillas se da independientemente de la densidad del mismo. POBI: *Pogonomyrmex bicolor*; POMA: *Pogonomyrmex maricopa*; VEPE: *Veromessor pergandei*; CECI: *Cenchrus ciliaris*; ENFA: *Encelia farinosa*; ARSP: *Aristida* sp.

## VIII. DISCUSIÓN

### VIII.1 Relación Alométrica Depredador-Presa

Las 3 especies de hormigas estudiadas basan su dieta principalmente en semillas (MacKay, 1981; Brown, 2000). Del total de artículos colectados (429), más del 85% correspondían a semillas. Entre ellas, menos del 1% corresponden a cariósides desnudas, por lo que la inmensa mayoría fueron transportadas con envoltura (estructuras dispersivas que rodean/cubren las cariósides). Esto indica que la manipulación de las semillas fuera del hormiguero por parte de las hormigas estudiadas se limita a su transporte, a diferencia de otras especies granívoras, como *Pogonomyrmex rastratus*, que suele transportar cariósides desnudas (sin envoltura) (Pirk, 2002). En nuestro estudio, solamente *P. bicolor* transportó cariósides desnudas, que corresponden a menos del 3% de las semillas colectadas por esta especie (104). Dado el bajo porcentaje de ese suceso, creemos que las cariósides se encontraban ya sin envoltura y que no fueron retiradas por las obreras.

Las semillas cosechadas por las 3 especies de hormigas pertenecen a 3 familias: Poaceae (70.4%) Asteraceae (24.5%) y Nyctaginaceae (1%). El porcentaje restante (4.1%) corresponde a las semillas que no logramos identificar. Esto es congruente con lo encontrado en la literatura, en donde las presas más comunes para las hormigas granívoras son las gramíneas (Poaceae) (Taber, 1998; Pirk, 2002). Particularmente se reportan géneros como *Aristida* y *Bouteloua* dentro de las semillas más frecuentemente cosechadas (Pulliam y Brand, 1975; Whitford, 1978b), presentes también en las semillas colectadas por las hormigas de este estudio (Tabla III).

Individualmente, los resultados son similares. Las gramíneas conforman entre el 60-80% de las semillas transportadas en cada especie de hormiga (Tabla XX).

Tabla XX. Porcentaje de semillas de cada familia de planta transportadas por cada especie de hormiga.

<b>Familia de plantas</b>	<b><i>P. bicolor</i></b>	<b><i>P. maricopa</i></b>	<b><i>V. pergandei</i></b>
Poaceae	72.3%	80.8%	60.4%
Asteraceae	24.6%	16.3%	30.6%
Nyctaginaceae	0.8%	2.9%	-
Semillas sin ID	2.3%	-	9%

El resto de elementos transportados por las hormigas incluyen artrópodos (2.3%), estructuras vegetales (7.9%) y otros elementos inidentificables (4%). El mayor porcentaje de artrópodos los transportó *P. bicolor* (Tabla XXI). Dentro de algunos insectos que se lograron identificar se encuentran termitas y hormigas de géneros distintos a los estudiados. En cuanto a las estructuras vegetales, *V. pergandei* fue la hormiga que transportó el mayor porcentaje (12 %, Tabla XXI). Dentro estas estructuras, Tevis (1958) clasifica a las flores (y probablemente a los pétalos individuales acarreados por estas hormigas) como elementos comestibles, junto con las semillas e insectos; y como elementos no comestibles a otras estructuras vegetales como tallos y hojas, reportando un aumento en el transporte de elementos no comestibles ante la escasez de semillas. En un estudio reciente, Modrá y colaboradores (2021) analizaron el uso de herramientas por parte de una hormiga granívora (*Messor structor*) y otra omnívora (*Aphaenogaster subterranea*), en el cual, encontraron diferentes estructuras vegetales que eran usadas a manera de esponja. Estas estructuras eran depositadas en fuentes de alimento acuosas para absorber el líquido y poder transportarlo hacia su nido, o bien, de manera inversa, colocándolas en residuos líquidos dentro de su nido para posteriormente desecharlos fuera del hormiguero.

Tabla XXI. Porcentaje por categoría de los artículos transportados por las hormigas. En los 3 casos, las hormigas colectan semillas por encima del 84%.

Artículos	<i>P. bicolor</i>	<i>P. maricopa</i>	<i>V. pergandei</i>
<b>Semillas</b>	86%	86.7%	84.8%
<b>Artrópodos</b>	5.3%	-	1.3%
<b>Estructuras vegetales</b>	4.6%	6.7%	12%
<b>Otros</b>	4%	6.7%	1.9%

Los promedios de la longitud corporal de las hormigas (Tabla VI) resultaron similares a los obtenidos por Davidson (1977b) en donde *P. maricopa* promedia 7.6 mm y *V. pergandei* 5.5 mm, en comparación a los 7.3 mm y 5.04 mm, respectivamente, reportados en este estudio. Desafortunadamente, *P. bicolor* no fue encontrada en la investigación de Davidson (1977b) y el promedio obtenido (7.01 mm) se encuentra ligeramente por debajo del rango establecido por otras fuentes (7.2-8.2 mm) (MacKay et al., 1985).

Por otra parte, el efecto independiente de la longitud total de la hormiga (LT) muestra una tendencia positiva al analizar los datos de las 3 especies de hormigas juntas. Esto concuerda con lo planteado en nuestra hipótesis, donde esperábamos que las hormigas más grandes cargaran los artículos de mayor tamaño, patrón encontrado también en otros estudios (Davidson, 1977b). También, al analizar el efecto independiente de la especie de hormiga, se observó que ambas especies de *Pogonomyrmex* transportaron significativamente artículos más grandes que *V. pergandei*, siendo esta última, la hormiga más pequeña de las 3 estudiadas. Por otra parte, entre las especies de *Pogonomyrmex*, *P. maricopa* es significativamente ( $p < 0.01$ ) más grande que *P. bicolor*, sin embargo, no hubo diferencias entre el tamaño del artículo que cosecharon. Quizá la capacidad de *P. maricopa* para cargar artículos más grandes que les confiere su tamaño corporal no es del todo aprovechada, ya que, como se ha visto en algunos estudios, al presentarles diferentes tamaños de semillas, *P. maricopa* prefiere un tamaño de semilla pequeño (Hölldobler, 1976). En dichos estudios utilizan semillas que no se encuentran en su ambiente natural y no se considera el tamaño corporal de la hormiga. Por otra parte, *P. bicolor* es una especie poco estudiada (Taber, 1998) y se desconoce mucho de su ecología del comportamiento.

Al analizar el efecto de la interacción, observamos que, a diferencia de *P. bicolor* y *V. pergandei*, *P. maricopa* tiene una tendencia negativa en donde las obreras más grandes transportaron los artículos más pequeños. No se encontraron resultados similares en la literatura. Algunos de los factores que pudieran influir en estos resultados podrían ser la preferencia que tiene *P. maricopa* por semillas pequeñas (Hölldobler, 1976), aunado a su tamaño corporal más grande, donde la probabilidad de que las obreras de mayor tamaño carguen semillas pequeñas aumenta. Para *V. pergandei* Rissing y Polloek (1984), no encontraron ninguna correlación entre el ancho cefálico de la obrera y el de la semilla que colectaban. En cambio, tanto Gordon (1978) como Davidson (1978b), encontraron correlaciones significativas ( $p < 0.001$  y  $p < 0.01$ , respectivamente) utilizando diferentes medidas morfológicas de las obreras. Por otra parte, es bien conocido el polimorfismo presente en *V. pergandei* y se sabe que éste aumenta en presencia de hormigas competidoras (Davidson, 1978b), lo que les permite explotar de mejor manera la diversidad de tamaños de semillas presentes en su hábitat. En nuestro estudio, la variabilidad de tamaños corporales dentro de las especies de hormigas solo fue significativa ( $p < 0.001$ ) para *V. pergandei*, la cual presentó una mayor variabilidad en los tamaños de artículos transportados solo al compararla con *P. bicolor*.

## VIII.2 Preferencia en la Depredación de Semillas con Relación a su Densidad Total

En ambas especies de *Pogonomyrmex* las semillas menos preferidas fueron del zacate Buffel (*Cenchrus ciliaris*), en donde *P. bicolor* tiene una preferencia por *E. farinosa* y *P. maricopa* prefirió de igual manera *E. farinosa* y *Aristida* sp. Esto resultó acorde a lo esperado, donde ambas especies removieron en mayor medida las semillas nativas del lugar con las que han tenido un proceso coevolutivo a lo largo de su historia natural (Jaksic y Marone, 2007). En cambio, *Veromessor pergandei* removió sin distinción ambos zacates, teniendo al zacate Buffel dentro de sus preferencias.

Si bien, las gramíneas conforman la mayor parte de la dieta de las hormigas granívoras (Pirk, 2002), las adaptaciones y estrategias de forrajeo de cada especie pueden dictaminar la preferencia en su alimentación, donde, a pesar de la presencia de alcaloides en *E. farinosa* (Ríos, 2011), *P. bicolor* la prefirió por encima de las dos gramíneas, al igual que *P. maricopa*, que la prefirió junto con *Aristida* sp. La tolerancia a ciertos compuestos secundarios presentes en las plantas les puede permitir a las hormigas preferir y/o aprovechar recursos que sus competidoras no.

Respecto a la densidad de los tratamientos, se esperaba que la baja densidad redujera la preferencia sobre una semilla, como se ha observado en otras especies de *Pogonomyrmex*, en donde la preferencia por semillas grandes disminuía al encontrarlas en baja densidad, por lo que la amplitud de su dieta aumentaba colectando significativamente más semillas pequeñas en densidades bajas (Davidson, 1978a). Sin embargo, en nuestro estudio no resultó así. Las hormigas removieron de igual manera las semillas de su preferencia, por lo que la densidad no tuvo ningún efecto en su selección.

Por último, cabe recalcar que la preferencia en la depredación de semillas depende de múltiples factores, como las propiedades de las semillas (tamaño, forma, propiedades químicas), características de los depredadores (tamaño, sensibilidad a compuestos químicos, hambre) y características del medio ambiente (cubierta vegetal, abundancia de alimentos), por lo que cualquier generalización sobre la preferencia de semillas, considerando alguna característica en particular, se debe hacer teniendo siempre esto en cuenta (Hulme, 1998).

## IX. CONCLUSIÓN

De las 3 especies de hormigas estudiadas *P. maricopa* resultó ser la más grande, seguida por *P. bicolor* y *V. pergandei*. El mayor porcentaje de los artículos colectados por estas hormigas eran semillas, principalmente de gramíneas. Dentro de otros elementos colectados encontramos artrópodos (termitas y hormigas) y estructuras vegetales (tallos, pétalos y flores). En general, las hormigas más grandes cargaron artículos de mayor tamaño. Únicamente, *P. maricopa* mostró una relación inversa, donde las obreras más pequeñas cargaron los artículos más grandes.

La preferencia en la depredación de semillas fue distinta para cada especie estudiada. *P. bicolor* prefirió *E. farinosa*, mientras que *P. maricopa*, prefirió por igual *E. farinosa* y *Aristida* sp. *V. pergandei* fue la única hormiga que prefirió ambas especies de gramíneas (*C. ciliaris* y *Aristida* sp.). Por otra parte, la densidad no tuvo ningún efecto sobre las preferencias de las hormigas, manteniéndose sin diferencias significativas entre los tratamientos de alta y baja densidad.

Este estudio sugiere una superposición de nichos para las especies de *Pogonomyrmex* estudiadas, donde la competencia parece ser más intensa. En cambio, propone un fraccionamiento de nicho entre ambas especies de *Pogonomyrmex* y *V. pergandei*, lo que reduce la competencia entre estas hormigas y permite su coexistencia.

Se necesitan más estudios para determinar con precisión el nicho ecológico de estas hormigas, analizando su respuesta a diferentes especies de semillas en distintas proporciones, así como para conocer el efecto de la depredación de semillas por hormigas granívoras sobre la coexistencia de las plantas.

## X. LITERATURA CITADA

- Alatorre-Bracamontes, C. M., y M. Vásquez-Bolaños. 2010. Lista comentada de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del norte de México. *Dugesiana* 17(1):9-36.
- Allen, J. A. 1988. Frequency-dependent selection by predators. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 319(1196):485–503. <https://doi.org/10.1098/rstb.1988.0061>
- AntWeb. 2022. Geographic Distribution. California Academy of Science. Online at <https://www.antweb.org>. Accessed 29 January 2022
- Beatley, J. C. 1980. Fluctuations and stability in climax shrub and woodland vegetation of The Mojave, Great Basin and transition deserts of Southern Nevada. *Israel Journal of Botany* 22.
- Boyd, R. S. y G. D. Brum. 1983. Postdispersal reproductive biology of a Mojave Desert population of *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae). *American Midland Naturalist* 110(1):25. <https://doi.org/10.2307/2425210>
- Brito-Bersi, T., E. Dawes, R. Martínez y A. McDonald. 2018. Seed preference in a desert harvester ant, *Messor pergandei*. *California Ecology and Conservation Research* 2(3):1-6. <https://doi.org/10.21973/N3DM20>
- Brown, J. H., O. J. Reichman y D. W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10(1):201–227. [doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.001221](https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.001221)
- Brown, W. L. 2000. Diversity of ants. 45-79 p. En: Agosti, D., Majer J. D., Alonso L. E. y Schultz T. R. (Eds.), *Ants: Standard methods for measuring & monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press
- Buckley, R. C. 1982. Ant-plant interactions: A world review. 111-141 p. En: Buckley, R. C. (Ed.), *Ant-plant interactions in Australia*. pp. 111–141. W. Junk Publishers, The Hague. [doi.org/10.1007/978-94-009-7994-9](https://doi.org/10.1007/978-94-009-7994-9)
- Cerdá, X. 1999. Aprovisionamiento óptimo (¿o no tan óptimo?) en las sociedades de hormigas. *Boletín de la SEA* 26:679–692.
- Chesson, J. 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology* 64(5):1297–1304. [doi.org/10.2307/1937838](https://doi.org/10.2307/1937838)
- Chesson, P. 2020. Species coexistence. 5–27 p. En: P. Chesson (Ed.), *Theoretical ecology: concepts and applications*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198824282.003.0002>
- Chesson, P., y J. J. Kuang. 2008. The interaction between predation and competition. *Nature* 456(7219):235–238. <https://doi.org/10.1038/nature07248>

- Chew, R. M. 1977. Some ecological characteristics of the ants of a desert-shrub community in Southeastern Arizona. *American Midland Naturalist* 98(1):33. <https://doi.org/10.2307/2424713>
- Crist, T. O., y J. A. MacMahon. 1992. Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology* 73(5):1768–1779. <https://doi.org/10.2307/1940028>
- Cueto, V. R., L. Marone y J. López de Casenave. 2006. Seed preferences in sparrow species of the Monte Desert, Argentina: Implications for seed–granivore interactions. *The Auk* 123:358–367. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2006\)123\[358:SPISSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2006)123[358:SPISSO]2.0.CO;2)
- Davidson, D. W. 1977a. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58(4):725–737. <https://doi.org/10.2307/1936209>
- Davidson, D. W. 1977b. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58(4):711–724. <https://doi.org/10.2307/1936208>
- Davidson, D. W. 1978a. Experimental tests of the optimal diet in two social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4(1):35–41.
- Davidson, D. W. 1978b. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *The American Naturalist* 112(985):523–532.
- Davidson, D. W. 1980. Some consequences of diffuse competition in a desert ant community. *The American Naturalist* 116(1):92–105. [doi.org/10.1086/283613](https://doi.org/10.1086/283613)
- Davidson, D. W., R. S. Inouye, y J. H. Brown. 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* 65(6), [doi.org/10.2307/1937774](https://doi.org/10.2307/1937774)
- Díaz, M. 1996. Food choice by seed-eating birds in relation to seed chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 113(3):239–246. [doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)02093-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)02093-4)
- Emerson, S. B., H. W. Greene, y E. L. Charnov. 1994. Allometric aspects of predator-prey interactions. En: P. C. Wainwright y S. M. Reilly. (Eds.), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press.
- Fewell, J. H. 1988. Energetic and time costs of foraging in harvester ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22(6):401–408.
- Folgarait, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity y Conservation* 7(9):1221–1244. <https://doi.org/10.1023/A:1008891901953>
- Franklin, K. 2012. The remarkable resilience of ant assemblages following major vegetation change in an arid ecosystem. *Biological Conservation* 148(1):96–105. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.045>
- García-Calvo, R. P. 2012. *Dispersión y predación de semillas por la fauna: implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados*. Universidad Politécnica de Madrid.

- Gathalkar, G. y A. Sen. 2018. Foraging and predatory activities of ants. En *The Complex World of Ants*. IntechOpen. doi.org/10.5772/intechopen.78011
- Geritz, S. A. H. 1998. Co-evolution of seed size and seed predation. *Evolutionary Ecology* 12(8):891–911. doi.org/10.1023/A:1006551720526
- Gómez, C. y X. Espadaler. 1994. Curva de dispersión de semillas por hormigas en *Euphorbia characias* L. y *Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae). *Ecología Mediterránea* 20(3), doi.org/10.3406/ecmed.1994.1741
- Google Earth Pro. 2021. Noreste de Hermosillo (Maxar Technologies).
- Gordon, S. A. 1978. Food and foraging ecology of a desert harvester ant, *Veromessor pergandei* (Mayr). Tesis Doctoral. University of California. Berkeley, California, Estados Unidos.
- Greenwood, J. J. D. 1985. Frequency-dependent selection by seed-predators. *Oikos* 44(1):195. <https://doi.org/10.2307/3544062>
- Guénard, B., M. Weiser, K. Gómez, N. Narula y E. P. Economo. 2017. The global ant biodiversity informatics (GABI) database: Synthesizing data on the geographic distribution of ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 24:8–89.
- Guzmán-Mendoza, R., G. Castaño-Meneses y J. A. Zavala-Hurtado. 2012. Foraging activity and trophic spectrum of red ant *Pogonomyrmex barbatus* Smith, 1858, in productivity-contrasted microenvironments. *Psyche: A Journal of Entomology* 2012:1–6. <https://doi.org/10.1155/2012/942737>
- Hansen, S. R. 1978. Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an Upper Sonoran Grassland community. *Oecologia* 35(1):109–117. doi.org/10.1007/BF00345544
- Herreid, C. F. 1981. Energetics of pedestrian arthropods. 491-526 p. En: Herreid, C. F y Fourtner, C. (Eds.), *Locomotion and energetics of arthropods*. Plenum. New York, Estados Unidos.
- Hoffmann, B. D. 2003. Responses of ant communities to experimental fire regimes on rangelands in the Victoria River District of the Northern Territory. *Austral Ecology* 28(2):182–195. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01267.x>
- Hoffmann, B. D. y A. N. Andersen. 2003. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology* 28(4):444–464. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01301.x>
- Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and terrotoriality in harvester ants *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1:3–44.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12(2):197–229. doi.org/10.1016/0040-5809(77)90042-9

- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13(1):201–228. doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221
- Hulme, P. E. 1996. Natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.): Microsite, seed or herbivore limitation? *The Journal of Ecology* 84(6):853. doi.org/10.2307/2960557
- Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: Consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1(1):32–46. doi.org/10.1078/1433-8319-00050
- Izaguirre Pompa, I. S. y R. E. Félix Burrueal. 2009. Reporte final sobre “Distribución y abundancia de Zacate Buffel (*Pennisetum ciliare*) en La Reserva de la Biosfera El Pinacate y Gran Desierto de Altar; Sonora, México”. Departamento de Monitoreo Biológico, Reserva de la Biosfera El Pinacate y Gran Desierto de Altar.
- Jaksic, F. y L. Marone. 2007. *Ecología de comunidades* (2da ed.). Ediciones Universidad Católica de Chile.
- Janicki, J., N. Narula, M. Ziegler, B. Guénard y E. P. Economo. 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client–server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics* 32:185–193.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2(1):465–492. doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002341
- Kaspari, M. 2003. Introducción a la ecología de las hormigas. 97–112 p. En: Fernández, F. (Ed.), *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Kay, C. A. y W. G. Whitford. 1975. Influences of temperature and humidity on oxygen consumption of five Chihuahuan desert ants. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 52(2):281–286. doi.org/10.1016/S0300-9629(75)80087-9
- Kelly, D. y V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:427–447.
- Kelrick, M. I., J. A. MacMahon, R. R. Parmenter y D. V. Sisson. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: The relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68(3):327–337. doi.org/10.1007/BF01036734
- Kemp, P. R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts. 257–281 p. En: Leck, M. A. (Ed.), *Ecology of soil seed banks*. Elsevier. doi.org/10.1016/B978-0-12-440405-2.50017-8
- Larios, E., A. Búrquez, G. Valenzuela, P. Chesson y D. L. Venable. 2017. Post-dispersal seed predation in relation to selection on seed size in *Dithyrea californica*. *Evolutionary Ecology Research* 18(6):651–662.
- Lighton, J. y D. H. Feener. 1989. A comparison of energetics and ventilation of desert harvester ants during voluntary and forced locomotion. *Nature* 342:174–175.

- Lighton, J., G. A. Bartholomew y D. H. Feener. 1987. Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf-cutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiological Zoology* 60(5):524–537.
- López Reyes, M. 2001. Degradación de suelos en Sonora: El problema de la erosión en los suelos de uso ganadero. *Región y Sociedad* 13(22):73-97 <https://doi.org/10.22198/rys.2001.22.a723>
- MacKay, W. P. 1981. A comparison of the nest phenologies of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche: A Journal of Entomology* 88(1–2):25–74. doi.org/10.1155/1981/78635
- MacKay, W. P., E. E. MacKay, J. F. Perez Dominguez, L. I. Valdez Sanchez y P. Vielma Orozco. 1985. Las hormigas del estado de Chihuahua México: El género *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 11(1):39–54.
- MacKay, William. P. 1990. The biology and economic impact of *Pogonomyrmex* harvester ants. 533–541 p. En: Vander, R., Jaffe, K. y Cedeno, A. (Eds.), *Applied Myrmecology: A World Perspective*
- MacMahon, J. A., J. F. Mull y T. O. Crist. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31(1):265–291. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.265
- Martin, A. C. y W. D. Barkley. 1961. Seed identification manual. University of California Press. Berkeley, CA, Estados Unidos.
- Martínez-Yrizar, A., R. S. Felger y A. Búrquez. 2010. Los ecosistemas terrestres: Un diverso capital natural. 129-156 p. En: Molina-Freaner, F. E. y Van Devender, T. R (Eds.), *Diversidad Biológica de Sonora*.
- Módra, G., I. Maák, Á. Lőrincz y G. Lőrinczi. 2021. Comparison of foraging tool use in two species of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 69(1):5–12. <https://doi.org/10.1007/s00040-021-00838-0>
- Montalvo, A. M., C. E. Koehler y J. L. Beyers. 2010. Plant profile for *Encelia farinosa*. native plant recommendations for Southern California ecoregions. Riverside-Corona Resource Conservation District and U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Riverside, CA.
- Mulroy, T. W. y P. W. Rundel. 1977. Annual Plants: Adaptations to desert environments. *BioScience* 27(2):109–114. doi.org/10.2307/1297607
- Murdoch, W. W. 1969. Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39(4):335–354. doi.org/10.2307/1942352
- Musil, A. F. 1963. Identification of crop and weed seeds. Agricultural Marketing Service. Department of Agriculture, Estados Unidos.
- Naturalista. 2021. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Consultado el 21 de julio de 2021. <http://www.naturalista.mx>

- O'Dowd, D. J. y M. E. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61(3):531–540. doi.org/10.2307/1937419
- Pérez-Ramos, I. M., I. R. Urbietta, T. Marañón, M. A. Zavala y R. K. Kobe. 2008. Seed removal in two coexisting oak species: Ecological consequences of seed size, plant cover and seed-drop timing. *Oikos* 117(9):1386–1396. doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16370.x
- Pirk, G. I. 2002. Dieta de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex pronotalis* y *Pogonomyrmex rastratus* en el Monte central. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Ciencias Biológicas Buenos Aires, Argentina.
- Pirk, G. I. y J. Lopez de Casenave. 2010. Influence of seed size on feeding preferences and diet composition of three sympatric harvester ants in the central Monte Desert, Argentina. *Ecological Research* 25(2):439–445. doi.org/10.1007/s11284-009-0673-7
- Porter, S. D. y C. D. Jorgensen. 1990. Psammophores: Do harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) use these pouches to transport seeds? *Journal of the Kansas Entomological Society* 63(1):138–149.
- Pulliam, H. R. y M. R. Brand. 1975a. The production and utilization of seeds in plains Grassland of Southeastern Arizona. *Ecology* 56(5):1158–1166. doi.org/10.2307/1936155
- Ríos, J. M. 2011. Ecología nutricional de aves granívoras del desierto del Monte Central. Programa de posgrado en Biología, Universidad de Cuyo, 121.
- Rissing, S. W. y G. B. Pollock. 1984. Worker size variability and foraging efficiency in *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15(2):121–126. doi.org/10.1007/BF00299379
- Rojas-Fernandez, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* 189–238.
- Ruiz, J. 2011. Historia natural del insecto depredador de semillas de *Dipteryx oleifera* en Nicaragua. *Encuentro* 88:86–100.
- Samson, D. A., T. E. Philippi y D. W. Davidson. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos* 65(1):61–80. doi.org/10.2307/3544888
- Sánchez-Escalante, J. J., y T. H. Van Devender. 2021. Entre palo verdes, torotes y siviris: las plantas del parque central de Hermosillo (Cerro Johnson), Hermosillo, Sonora, México. 22–31 p. En: *Plant Press Arizona* 1:44. The Arizona Native Plant Society.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82(3):399–409. doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12645.x
- Soholt, L. F. 1973. Consumption of primary production by a population of kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) in the Mojave Desert. *Ecological Monographs* 43(3):357–376. doi.org/10.2307/1942346

- Sork, V. L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetation* 107/108:133–147.
- Stephens, D. W. y J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stradling, D. J. 1978. Food and feeding habits of ants. 81-106 p. En: Brian, M. V. (Ed.), *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press.
- Sudd, J. H. y N. R. Franks. 1987. *The behavioural ecology of ants*. Springer Netherlands. doi.org/10.1007/978-94-009-3123-7
- Taber, S. W. 1998. *The world of the harvester ants*. Texas A&M University Press.
- Tevis, L. 1958. Interrelations between the harvester ant *Veromessor Pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecology* 39(4):695–704. https://doi.org/10.2307/1931610
- Tschinkel, W. R. 1999. Sociometry and sociogenesis of colony-level attributes of the Florida harvester ant (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 92(1):80–89. doi.org/10.1093/aesa/92.1.80
- Valdés-Reyna, J. y K. W. Allred. 2005. Subfamilia aristidoideae. En: Rzedowski, J. y Hernández, P. (Eds.), *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología.
- Van Devender, T. R. y A. L. Reina-Guerrero. 2021. The vegetation of Sonora, México. *Phytoneuron* 2021–67:22.
- Wang, B. C. y T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17(8):379–386. doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02541-7
- Weier, J. A. y D. H. Feener. 1995. Foraging in the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex*: are energy costs important? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36(5):291–300.
- Went, F. W., J. Wheeler y G. C. Wheeler. 1972. Feeding and digestion in some ants (*Veromessor* and *Manica*). *BioScience* 22(2):82–88. doi.org/10.2307/1296037
- Wheeler, G. C. y J. N. Wheeler. 1986. *The ants of Nevada*. Natural History Museum of Los Angeles County.
- Wheeler, W. M. y W. S. Creighton. 1934. A study of the ant genera *Novomessor* and *Veromessor*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 69(9):341–388.
- Whitford, W. G. 1978a. Foraging by seed-harvesting ants. 107-110 p. En: Brian, M. V. (Ed.), *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whitford, W. G. 1978b. Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59(1):185–189. doi.org/10.2307/1936647
- Whitford, W. G., J. V. Zee, M. S. Nash, W. E. Smith y J. E. Herrick. 1999. Ants as indicators of exposure to environmental stressors in North American Desert Grasslands. *Environmental Monitoring and Assessment* 54:143–171.