

VARIACION ESTACIONAL EN LA DIETA DE
POGONOMYRMEX BARBATUS (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE) EN NOPALERAS DEL CENTRO DE
MEXICO.

Pedro Francisco QUINTANA-ASCENCIO

Mario GONZALEZ-ESPINOSA *

Centro de Botánica
Colegio de Postgraduados
Chapingo, Estado de México
56230
MEXICO

Folia Entomológica Mexicana No. 80: 245-261 (1990)

* Dirección actual: Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. Apdo. Postal 63 San Cristobal de las Casas, Chiapas 29290 México.

Recibido para publicación: 21 de noviembre de 1988.

Aceptado para publicación: 27 de marzo de 1989.

RESUMEN

Se presentan observaciones sobre la composición de la dieta de la hormiga recolectora *Pogonomyrmex barbatus* (4-8 colonias) en una nopalera del centro de México durante una temporada de su actividad anual (mayo-noviembre). A lo largo del estudio se encontró que la mayor parte de la dieta (no menos del 80% de los objetos posiblemente consumidos) la constituyen el embrión y el endospermo de semillas de herbáceas anuales y perennes, aunque se detectó una marcada variación entre colonias y meses de observación. Las semillas de gramíneas (generalmente más del 50%) y compuestas (no menos del 15%) fueron las más frecuentemente colectadas. Otros alimentos acarreados fueron la pulpa de los frutos de *Opuntia* spp., fragmentos vegetales, artrópodos, excrementos y restos de vertebrados pequeños. La selección de los objetos acarreados, y posiblemente incluidos en la dieta, depende de su abundancia. Sin embargo, se discute que las limitaciones mecánicas o facilidad para el acarreo por las obreras, y algunos atributos propios de los materiales utilizados (p. ej. toxicidad y valor nutritivo) pueden explicar su exclusión aún cuando se encontraban en abundancia.

PALABRAS CLAVE: Hymenoptera, Formicidae, *Pogonomyrmex*, Ecología, forraje, dieta, recolección de semillas, nopaleras, San Luis Potosí, México.

ABSTRACT

We provide data on the diet composition of *Pogonomyrmex barbatus* (4-8 colonies monitored from May through November), a seed harvester ant inhabitant of nopaleras from semiarid central México. The seeds of perennial and annual herbs usually accounted for over 80% of the collected food items, although we observed a wide intercolonial and seasonal variation. Fruits of grasses (usually more than 50%) and composites (no less than 15%) were the most frequently collected items, but the diet could also include *Opuntia* spp. fruit pulp, diverse plant parts, arthropods, feces, and small vertebrate remains. The selectivity of food items depended mostly on their availability. However, mechanical limitations of the ant workers while manipulating and carrying the seeds, and of some their chemical traits are invoked to account for an observed neglect of certain food items.

KEY WORDS: Hymenoptera, Formicidae, *Pogonomyrmex*, Ecology, foraging, diet, seed harvesting, nopaleras, San Luis Potosí, México.

INTRODUCCION

Las hormigas recolectoras han sido consideradas como uno de los principales grupos de granívoros no migratorios en las zonas áridas y semiáridas (Davidson 1977, 1982, Brown *et al.* 1979, Morton 1985). En los desiertos de Norteamérica las hormigas granívoras más especializadas pertenecen a los géneros *Pogonomyrmex*, *Pheidole*, *Veromessor*, y otros miembros de la subfamilia Myrmicinae (Brown *et al.* 1979, Beattie 1983, Mackay *et al.* 1984). Su actividad de forrajeo puede ser afectada por la disponibilidad del alimento (Inouye *et al.* 1980, Santana-Sepúlveda 1981, González-Espinosa 1982) y por diversos factores físicos, principalmente temperatura y humedad (Whitford y Ettershank 1975). La hibernación, la estivación, y el almacenamiento de las semillas, les permite persistir en hábitats con fluctuaciones estacionales en la intensidad de los factores físicos y la disponibilidad de alimento (Davidson 1977).

Las colonias de algunas especies de *Pogonomyrmex* (p. ej. *P. barbatus*) pueden cambiar su modo de forrajeo en grupo o columna o forrajeo individual según la abundancia de semillas (González-Espinoza 1982, 1984), permitiéndoles forrajear eficientemente sobre una amplia gama de densidades del recurso y obtener una cosecha máxima durante los restringidos períodos de actividad de recolección (6-7 meses por año). Por otra parte, las hormigas recolectoras pueden funcionar como agentes eficientes y predecibles de dispersión de las semillas si las plantas han desarrollado mecanismos que evitan o disminuyen significativamente su depredación (O'Dowd y Hay 1980).

En este trabajo se presentan observaciones sobre la identidad y cantidad de semillas acarreadas y su utilización por colonias de *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) en comunidades con dominancia de *Opuntia* spp. ("nopaleras" *sensu* Miranda y Hernández Xolocotzi 1963, Janzen 1986) del centro de México. Asimismo, se proponen argumentos para explicar la dieta observada, y la exclusión de algunos alimentos relativamente abundantes. Finalmente, se analizan algunas de las consecuencias ecológicas y evolutivas de la interacción de *P. barbatus* con los frutos y semillas de otras plantas de la comunidad.

MATERIALES Y METODOS

El trabajo se desarrolló de mayo a noviembre de 1984 en un sitio ubicado en el Rancho El Palmar, Villa de Arriaga, San Luis Potosí, México. El tipo de vegetación en el área corresponde a nopaleras en la parte más sureña de su distribución. Los estratos superiores están dominados por *Opuntia streptacantha* y *O. robusta*. Otras especies frecuentes son *Yucca decipiens* y *Acacia schaffnerii*, y en los niveles inferiores se encuentran arbustos micrófilos mezclados con herbáceas anuales y perennes con dominancia de gramíneas y compuestas. Mayor información sobre las características climáticas y topográficas del sitio de estudio se encuentran en Quinta-Ascencio (1985). Rodríguez-Zapata (1981), Rivas-Manzano (1984) y García Sánchez (1988) ofrecen una descripción detallada de la vegetación y flora del sitio.

La especie de hormiga recolectora de semillas más abundante en el sitio es *P. barbatus*. Al inicio del estudio se localizaron todos los nidos de *P. barbatus* en una ha (21 nidos) y se eligieron ocho al azar. El número de hormigueros evaluados se redujo a cinco en julio y a cuatro en los siguientes meses debido al abandono y relocalización de los nidos. En cada hormiguero se despojó a las obreras que entraban y salían, en la entrada del nido, de los objetos que guardaban en las mandíbulas, excepto grava y espinas, durante 15 min. dos veces al día en períodos de forrajeo matutino y vespertino. La recolección se efectuó durante cinco días cada mes. El número diario de muestreos dependió del horario de actividad de las hormigas, definido con base en el observado en el mismo sitio por Santana-Sepúlveda (1981). El tiempo de muestreo se distribuyó semanalmente y permitió cubrir para cada hormiguero el período diario de actividad. El material colectado se identificó en el laboratorio. Una vez separados los frutos y semillas de las herbáceas se pesaron en una balanza analítica Mettler HK-160 con una aproximación de 0.1 mg.

RESULTADOS

La variación estacional en la cantidad de semillas y otros alimentos recolectados por *P. barbatus* en el sitio se muestra en la Fig. 1 y en los Cuadros 1 y 2. La intensidad

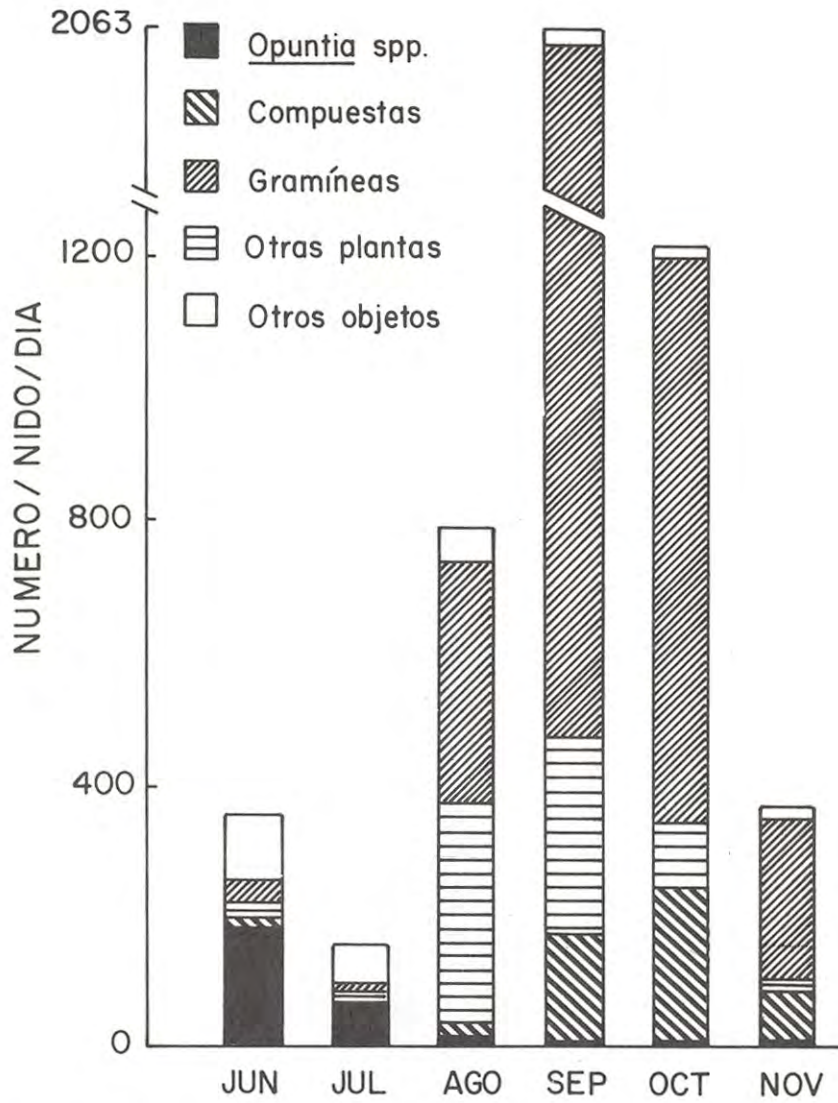


Fig 1.- Número promedio de semillas y otros objetos acarreados al nido por *P. barbatus* durante el período de estudio (número de objetos por colonia por día).

de acarreo de alimentos a los nidos fue baja en la mayor parte del verano, y se redujo aún más durante julio debido a la ocurrencia de actividad reproductiva de las colonias. El aumento en el número de objetos acarreados en agosto coincidió con un cambio en la dieta: semillas de herbáceas sustituyeron a diversos alimentos de origen animal y vegetal. En septiembre la actividad de acarreo se incrementó marcadamente hasta alcanzar su máximo, disminuyó ligeramente en octubre, y se redujo considerablemente con la ocurrencia de bajas temperaturas en noviembre.

Cuadro 1.

Número promedio (número/nido/día) de semillas y otros alimentos y objetos acarreados por colonia de *P. barbatus* (junio a noviembre de 1984) en el sitio de estudio. La amplitud de la variación entre colonias (desviación estándar) de los resultados se presenta en Quintana-Ascencio (1985). Las letras significan presuntas especies que no se pudieron identificar.

FAMILIA Especie	JUN ¹	JUL ²	AGO ³	SEP ³	OCT ³	NOV ³
AMARYLLIDACEAE						
<i>Agave salmiana</i>	0.4	0.0	0.0	0.0	0.8	2.0
ANACARDIACEAE						
<i>Schinus molle</i>	0.8	0.8	8.8	0.0	0.0	2.0
CACTACEAE						
<i>Opuntia</i> spp. ⁴	179.5	68.8	14.0	4.0	2.0	3.0
CHENOPODIACEAE						
<i>Atriplex</i> spp	0.4	12.0	14.0	0.0	0.0	2.0
<i>Chenopodium graveolens</i>	0.0	0.0	34.8	0.0	0.0	0.0
COMPOSITAE						
<i>Ambrosia confertiflora</i>	3.2	0.0	0.0	0.8	4.0	0.0
<i>Bahia schaffneri</i>	0.0	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0
<i>Heterosperma pinnatum</i>	2.4	0.0	4.8	48.8	24.8	8.0
<i>Parthenium bipinatifidum</i>	0.0	0.0	12.8	44.8	14.8	0.8
<i>Sanvitalia procumbens</i>	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Tagetes</i> spp. ⁵	0.0	0.0	0.0	2.0	2.0	10.8
<i>Zaluzania triloba</i>	0.0	0.0	0.0	16.8	172.0	56.0

M	0.0	0.0	0.0	0.0	10.8	0.8
C	0.4	0.0	0.0	4.8	0.0	0.0
CRUCIFERAE						
<i>Lepidium lasiocarpum</i>	0.0	0.0	56.8	124.8	20.0	0.0
GERANIACEAE						
<i>Erodium cicutarium</i>	0.8	0.0	4.0	42.0	24.0	0.8
GRAMINEAE						
<i>Aristida</i> spp. ⁶	0.8	0.0	0.8	0.0	60.0	8.0
<i>Bouteloua</i> spp. ⁷	8.4	0.0	14.0	68.8	476.8	138.0
<i>Buchloë dactyloides</i>	7.2	0.0	4.0	2.0	2.0	0.0
<i>Eragrostis</i> spp. ⁶	0.0	0.0	0.0	60.8	18.8	0.8
<i>Leptochloa dubia</i>	0.0	0.0	16.0	1440.8	270.0	56.8
<i>Lycurus phleoides</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	6.8	0.0
<i>Microchloa kunthii</i>	0.0	0.0	170.0	6.8	4.8	4.8
<i>Panicum</i> spp. ⁹	4.4	4.0	44.8	22.8	0.0	0.8
<i>Pappophorum</i> sp.	0.0	0.0	0.0	0.8	4.8	0.8
<i>Setaria</i> spp. ¹⁰	12.0	0.0	116.0	42.8	8.8	2.0
<i>Tragus berteronianus</i>	0.4	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0
N	0.0	0.0	0.0	0.0	12.0	2.0
P	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26.8
LEGUMINOSEAE						
<i>Crotalaria pumila</i>	7.6	1.6	2.0	4.8	4.8	0.8
<i>Dalea bicolor</i>	9.6	0.0	0.8	2.0	4.8	0.0
<i>Mimosa biuncifera</i>	0.0	0.0	0.0	2.8	0.0	0.0
MALVACEAE						
<i>Malva</i> sp.	0.8	0.0	4.0	0.0	0.0	0.0
<i>Althia</i> sp.	0.0	0.0	18.0	2.8	0.0	0.0
PORTULACACEAE						
<i>Portulaca</i> spp. ¹¹	0.0	0.0	138.8	62.8	4.0	0.0
<i>Talinum</i> spp. ¹²	0.4	0.0	12.8	2.0	0.0	0.0
VERBENACEAE						
<i>Verbena</i> spp. ¹²	0.0	0.0	6.0	12.0	0.0	0.0
OTRAS ESPECIES						
A	0.4	0.0	0.0	4.0	0.0	0.0
B	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
D	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
E	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

F	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
G	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0
H	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0
J	0.0	0.0	4.8	0.0	0.0	0.0
K	0.0	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0
R	0.0	0.0	4.0	0.0	26.0	0.0
S	0.0	0.0	0.0	0.0	8.0	0.0
Q	0.0	0.0	10.8	0.0	0.0	0.0
Z	0.0	0.0	10.8	0.0	0.0	0.0
OTROS OBJETOS						
Anteras y pétalos	22.8	0.8	0.0	4.0	0.0	0.0
Pulpa de frutos de <i>Opuntia</i> spp.	11.6	7.2	0.0	0.0	0.0	0.0
Hojas	26.4	38.4	22.8	10.0	6.0	0.0
Excrementos	19.6	6.4	10.8	4.0	6.0	12.8
Huesos	0.4	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0
Hongos	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0
Insectos y arácnidos	25.2	12.0	22.8	14.0	6.0	6.8

1,2,3 Observaciones en 8, 5 y 4 colonias, respectivamente.

4 *O. robusta*, *O. joconostle*, y principalmente *O. streptacantha*.

5 *T. micrantha* y *T. tenuifolia*

6 *A. adscensionis* y *A. divaricata*.

7 *B. barbata*, *B. curtipendula*, *B. simplex*, y principalmente *B. gracilis*.

8 *E. cilianensis* y *E. pectinacea*.

9 *P. hallii* y *P. obtusum*.

10 *S. geniculata*, *S. grisebachii* y *S. macrostachya*.

11 *P. oleracea* y *P. pilosa*.

12 *T. aurantiacum* y *T. napiforme*.

13 *V. canesceus*, *V. ciliata* y *V. gracilis*.

La composición del conjunto de objetos acarreados fue muy variable entre colonias, lo que probablemente resulta de la variación en la abundancia relativa de recursos dentro del área de forrajeo de cada colonia (generalmente no mayor de 10-12 m de radio, Santana-Sepúlveda 1981). Los frutos enteros de *Opuntia* sobre el suelo sólo son atractivos a las obreras cuando algo de jugo fluye al exterior. Las semillas de *Opuntia* y los fragmentos de testa de semillas depredadas de estas plantas constituyeron el 10-70% de los objetos recolectados en verano (el 87-90% de las testas rotas y el 54-68% de las semillas enteras tuvieron pulpa adherida). Las obreras también llevaron al nido testas rotas y semillas de *Opuntia* con vestigios de excremento de bovinos o equinos, y semillas de estas plantas sin pulpa ni excremento adheridos.

La recolección de fragmentos vegetales (pulpa de frutos, hojas, anteras, pétalos, etc.) y alimentos de origen animal (yema de huevo seca, huesos pequeños, artrópodos, trozos de excremento de aves y mamíferos, etc.) contribuyó con el 15-80% en verano. El transporte de estos objetos a los nidos durante el otoño sólo se redujo ligeramente, pero su proporción en el total acarreado disminuyó notablemente (menos del 5%, Fig. 1).

Cuadro 2.

Peso promedio (mg/nido/día) de frutos y semillas de plantas herbáceas acarreadas por colonia de *P. barbatus* en el período de estudio. Entre paréntesis se muestran los porcentajes del total.

	JUN ¹	JUL ²	AGO ³	SEP ³	OCT ³	NOV ³
Peso total	93.2	92.0	1301.9	1412.5	694.5	244.0
Gramíneas	24.3 (26)	0.2 (1)	594.6 (46)	713.6 (51)	434.7 (63)	131.2 (53)
Compuestas	1.2 (2)	0 (0)	175.8 (14)	240.6 (17)	135.6 (20)	90.1 (37)
Otras familias	66.5 (72)	89.8 (99)	531.5 (40)	448.3 (32)	125.2 (17)	25.9 (10)

^{1,2,3} Observaciones en 8, 5 y 4 colonias, respectivamente.

En agosto, y durante todo el otoño, las semillas de especies herbáceas formaron el 90-95% de los alimentos acarreados. Las semillas de gramíneas comprendieron el 5-25% del total recolectado en junio y julio, y el 15-93% de agosto a noviembre. Las semillas de *Microchloa kunthii* (0-74%), *Setaria* spp. (0.21%) y *Panicum* spp. (0.60%) fueron las más abundantemente recolectadas en agosto, mientras que las de *Leptochloa dubia* (21-95%), *Eragrostis* spp. (0.8%) y *Bouteloua* spp. (0.3%) lo fueron en septiembre. Los frutos de *Bouteloua* spp. (principalmente *B. gracilis*) contribuyeron con el 22-85% del total recolectado en octubre y el 17-61% en noviembre, y los de *L. dubia* con 5-49% y 12-23%, respectivamente para los mismos meses.

Los aquenios de las compuestas comprendieron menos del 1% del total transportado en agosto, el 4-26% en septiembre, el 6-47% en octubre y el 8-40% en noviembre. Los aquenios de *Heterosperma pinnatum* (0-9%) y *Parthenium bipinnatifidum* (0-4%) fueron los más frecuentemente recolectados en septiembre, y los de *Zaluzania triloba* en octubre (0-45%) y noviembre (0-39%).

Entre las especies de otras familias cuyas semillas fueron más frecuentemente recolectadas se encuentran *Portulaca* spp. (1-54% en agosto y 0-42% en septiembre), *Lepidium lasiocarpum* (0-15% en agosto y 0-24% en septiembre) y *Chenopodium graveolens* (0-8% en agosto). En el Cuadro 1 se muestran las especies cuyas semillas constituyeron menos del 5% del total de la dieta en cualquiera de los hormigueros observados.

Las obreras expulsaron de los nidos diversos materiales (cubiertas de frutos, esqueletos de artrópodos, testas vacías de semillas, etc.) que depositaron sobre el suelo que rodea el círculo de grava del nido. La Fig. 2 muestra la variación estacional en el número de objetos expulsados de los nidos. Las testas rotas y las semillas de *Opuntia* spp. formaron el 0-85% del total de los objetos expulsados en verano. Las hormigas expulsaron el 75-98% de los fragmentos de testa y el 84-87% de las semillas enteras sin pulpa ni excremento adheridos. En el nido, las hormigas remueven la pulpa para su ingestión y desechan las testas rotas y las semillas enteras. Es probable que la dureza de la testa impida el consumo del embrión y el endospermo por las hormigas. Observaciones realizadas con semillas de *O. streptacantha* teñidas con colorantes vegetales indicaron que la mayor parte de estas semillas (75%) fueron expulsadas intactas en los primeros cuatro días después de haber sido acarreadas al interior del hormiguero. La interacción de las semillas de *Opuntia* con las hormigas puede modificar su distribución espacial y afectar su probabilidad de sobrevivencia. El resultado final de esta relación depende de la

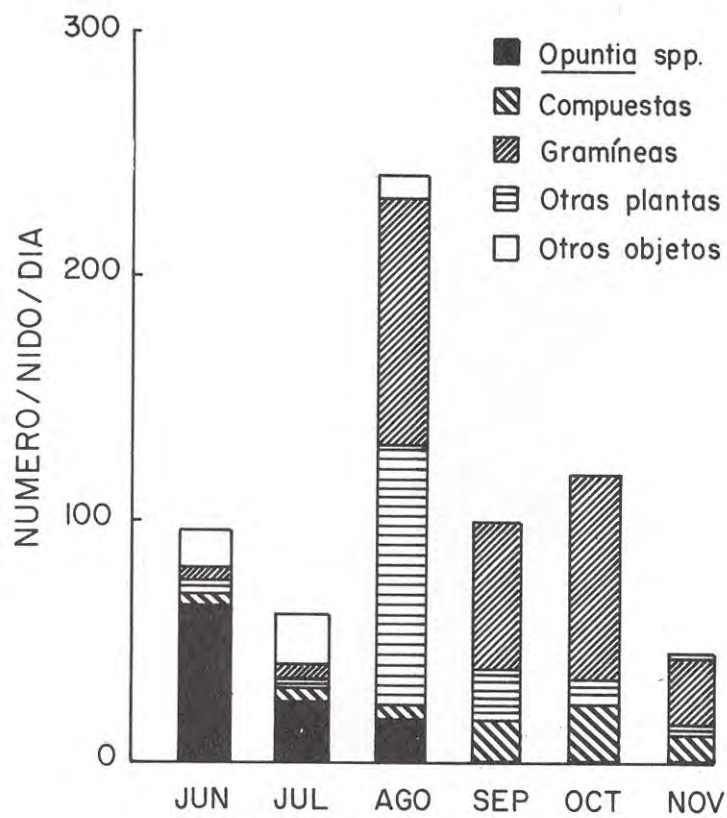


Fig 2.- Número promedio de semillas y otros objetos expulsados del nido por *P. barbatus* durante el período de estudio (número de objetos por colonia por día).

abundancia de otros granívoros (aves y roedores) que ocasionalmente depredan las semillas en los depósitos periféricos de "basura" de los hormigueros (González-Espinosa y Quintana-Ascencio 1986, Vargas Mendoza 1988).

Los restos de los frutos y las semillas de la sherbáceas comprendieron el 0-26% de lo expulsado del nido en junio, el 0-34% en julio, el 50-90% en agosto, el 57-94% en septiembre, el 74-89% en septiembre, el 74-89% en octubre y el 80-100% en noviembre. Los pericarpios rotos de las cariósides de *Setaria* spp. (0-21%) y *Panicum* spp. (0-20%), y los restos de los frutos de *Portulaca* spp. (0-49%), formaron la mayor parte de lo expulsado en agosto. Las brácteas que rodean las cariósides de *Leptochloa dubia* contribuyeron con el 25-85% del total de objetos expulsados en septiembre, el 3-53% en octubre el 0-33% en noviembre y las de *Bouteloua* spp. con el 14-62% en octubre y el 12-44% en noviembre. Las corolas y los restos del pericarpo de los aquenio de *Zaluzania triloba* (0-22% en octubre y 0-62% en noviembre) también fueron sacados del nido. Los desechos de los frutos y semillas de otras plantas fueron expulsados de los hormigueros como menos del 10% del total desechado.

Las obreras de *P. barbatus* sacaron del nido las semillas de otras plantas sin daño aparente. Las semillas de *Crotalaria pumila* contribuyeron con el 0-27% de lo expulsado en junio, el 0-22% en julio, el 1-16% en agosto, el 0-14% en septiembre y el 3-7% en octubre; las de *Heterosperma pinnatum* con el 0-8% en agosto, 3-20% en septiembre, el 7-14% en octubre y el 0-25% en noviembre; las de *Dalea bicolor* con el 0-10% en junio, y las de *Schinus molle* con el 0-3% en junio y el 0-6% en agosto. Las semillas de *C. pumila* y *H. pinnatum* expulsadas son depositadas por las obreras más frecuentemente sobre el círculo de grava del montículo que en la periferia de los nidos de *P. barbatus*. En mayo y junio se encontraron sobre la grava de cuatro hormigueros 300-3000 semillas de *C. pumila* y hasta 300 semillas de *H. pinnatum*. No se observaron plántulas de estas especies en los nidos ocupados y se desconocen tanto el efecto de las hormigas sobre estas plantas, como las causas de la diferente colocación de sus semillas expulsadas.

DISCUSION

La mayor parte de la dieta de las colonias de *P. barbatus* en el sitio de estudio la constituyen el embrión y el endospermo de las semillas de diversas especies (20-40, ca. 10 familias) de herbáceas anuales y perennes. Entre estas plantas, *P. barbatus* mostró una marcada preferencia por los frutos de gramíneas perennes, como se

ha encontrado para otras especies de hormigas recolectoras de semillas (Whitford *et al.* 1976, Davison 1982). Estas semillas se presentan con máxima abundancia en el sitio de estudio durante el otoño (Rodríguez-Zapata 1981), período en el que se observó su mayor frecuencia en la dieta. Adicionalmente, Janzen (1971) y Carroll y Janzen (1973) han sugerido que esta preferencia puede estar relacionada también con el bajo nivel de toxinas de las semillas de las gramíneas.

A pesar de la amplia variación en la identidad taxonómica de las semillas acarreadas por las diferentes colonias, las obreras de *P. barbatus* mostraron un patrón de selección estacional. Las semillas lisas (p. ej. *Panicum* spp., *Setaria* spp., *Portulaca* spp., *Chenopodium* spp. y *Lepidum lasiocarpum*) difíciles de manejar por las hormigas, pero que las aves pueden consumir fácilmente, se presentaron al final del verano y en la primera mitad del otoño. Se observó que la fructificación de estas especies coincide con el máximo de actividad de *P. barbatus*. Las semillas con apéndices, proyecciones y cubiertas (p. ej. *Bouteloua* spp., *Leptochloa dubia* y *Zaluzania triloba*), más fáciles de transportar por las hormigas, pero que requieren ser separadas de sus cubiertas por las aves, fructificaron el final del otoño y principios de invierno. En esta época las hormigas redujeron su actividad de forrajeo con la ocurrencia de bajas temperaturas y se observó la inmigración de aves granívoras. Ante observaciones similares en pastizales semiáridos del sur de Arizona, Pulliam y Brand (1975) han sugerido que la depredación selectiva de semillas por hormigas y aves puede participar en la evolución de la fenología reproductiva y la morfología de semillas de las especies que consumen.

Se ha sugerido que la forma de las semillas (Pulliam y Brand 1975), sus dimensiones (Davidson 1977), su peso (Ballard y Pruess 1979), su nivel de toxicidad (Janzen 1971, Carroll y Janzen 1973) y su abundancia relativa (Hölldobler 1976, Whitford 1978, Inouye, *et al.* 1980, Davison 1982, González Espinoza 1982, Davidson *et al.* 1985) pueden afectar su selección por las hormigas recolectoras.

En el sitio de estudio el inicio del aporte de semillas de herbáceas (principalmente gramíneas; Rodríguez-Zapata 1981) coincide con una reducción en el número de semillas de *Opuntia* spp. transportadas al nido, y con un incremento en la actividad de forrajeo de las obreras (Santana-Sepúlveda 1981). Sin embargo, durante el otoño la abundancia de frutos y semillas de *Opuntia* spp. frecuentemente alcanza su máximo (Rodríguez-Zapata 1981, Quintana-Ascencio 1985). Este cambio en la composición del conjunto de las semillas acarreadas sugiere que su calidad nutritiva puede ser un factor de selección adicional a su abundancia. El contenido calórico (Kendeigh y West 1965) y porcentaje de grasas (Levin 1974) de frutos de gramíneas (4573.2 cal/g y 5.18%, respectivamente) y compuestas (5381.0 cal/g y 24.89%, respectivamente) tienen valores muy superiores a los de la

pulpa de frutos de *Opuntia* spp. (42.0 cal/g y 0.5%, respectivamente; Valdez-Villareal *et al.* 1979). Davidson (1978) proporciona alguna evidencia experimental de que *P. barbatus* puede recolectar su alimento de manera predecible por la teoría del forrajeo óptimo (Pyke 1984), jerarquizando la selección de los componentes de la dieta con base en su beneficio alimenticio (véanse en Pyke 1984 referencias sobre otros grupos animales).

La interacción de *P. barbatus* con las semillas de *Opuntia* spp. y la composición del resto de su dieta sugieren la posibilidad de interacciones mutualistas indirectas a través de la depredación de competidores potenciales de las plántulas de estas especies vegetales. En nopaleras abiertas y pastizales (aledañas a nuestro sitio de estudio) las hormigas recolectoras pueden depender casi totalmente del aporte de semillas de herbáceas anuales y perennes, cuya fructificación es determinada por las lluvias de verano. Bajo estas condiciones, la abundancia de semillas puede ser más impredecible y las posibilidades de éxito de la colonia más reducidas. En nopaleras densas, por el contrario, se pueden definir dos formas independientes de aporte de semillas: una por las especies de *Opuntia* (independiente de las lluvias de verano del año en curso), y la otra por las demás plantas de la comunidad (González-Espinosa 1982). Cualquiera de las cuatro posibles combinaciones de abundancia y escasez de semillas pueden ocurrir en un año dado, disminuyendo el nivel de impredecibilidad en las nopaleras densas, e incrementando las posibilidades de éxito de las colonias de *P. barbatus*. El aumento en la abundancia de colonias de estas hormigas puede resultar en una mayor depredación de las semillas de las especies herbáceas, lo que puede reducir la abundancia de plántulas de especies diferentes a *Opuntia* y aumentar su probabilidad de establecimiento.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a Bartolo Vázquez Hernández, Tonatiuh B. Orea Rosas y Marina Morales Hernández por brindarnos su compañía y colaboración durante el trabajo de campo. Los Dres. B. Figueroa y E. García Moya proporcionaron el apoyo logístico y económico en el CREZAS-CP, Salinas de Hidalgo, S.L.P. y en el Centro de Botánica, Chapingo, México. La Dra. Susan E. Meyer identificó las plantas de nuestro sitio de estudio. Los M. en C. Lauro López Mata y Beatriz Silva torres ofrecieron valiosos comentarios sobre el contenido.

Las Sras. Georgina Díaz Pineda y Cenovia Gutiérrez Robles realizaron una esmerada labor mecanográfica.

LITERATURA CITADA

- BALLARD, J.B. y K. P. PRUESS. 1979. Seed selection by an ant *Pheidole bicarinata longula* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 52:550-552.
- BEATTIE, A. J. 1983. Distribution of ant dispersed plants. *Sonderband Naturwissenschaften Verlag, Hamburg* 7:249-270.
- BROWN, J. H. O. J. REICHMAN y D. W. DAVIDSON. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201-227.
- CARROLL, C. R. y D. H. JANZEN. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:231-257.
- DAVIDSON, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:725-737.
- DAVIDSON, D. W. 1978. Experimental tests of the optimal diet in two social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4:35-41.
- DAVIDSON, D. W., D. A. SAMSON y R. S. INOUE. 1985. Granivory in the Chihuahua desert: internations within and between trophic levels. *Ecology* 66:486-502.
- DAVISON, E. A. 1982. Seed utilization by harvester ants. En: *Ant-Plant Interactions in Australia* (ed. R. C. Buckley), pp. 1-20. Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands.
- GARCÍA SÁNCHEZ, R. 1988. Cambios en la distribución de herbáceas durante la sucesión secundaria en una nopalera de "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México, México.
- GONZÁLEZ-ESPINOSA, M. 1982. Seed predation by desert harvester ants and rodents in central México. Ph. D. Thesis. University of Pennsylvania, Philadelphia, USA.
- GONZÁLEZ-ESPINOSA, M. 1984. Patrones de comportamiento de forrajeo de hormigas recolectoras *Pogonomyrmex* spp. en ambientes fluctuantes (Hymenoptera: Formicidae). *Folia Entomológica Mexicana* 61:147-158.

- GONZÁLEZ-ESPINOZA, M. y QUINTANA-ASCENCIO, P. F. 1986. Seed predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds, and mammals. En. *Frugivores and seed dispersal, Tasks in Vegetation Science No. 14.* (eds. A. Estrada y T. H. Fleming), pp. 273-284. Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands.
- HOLLOBLER, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants. *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1:3-44.
- INOUYE, R. S., G. S. BYERS y J. H. BROWN. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecology* 61:1344-1351.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- JANZEN, D.H. 1986. Chihuahuan Desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:595-636.
- KENDEIGH, S.C. y G. C. WEST. 1965. Caloric values of plant seeds eaten by birds. *Ecology* 46:553-555.
- LEVIN, D. A. 1974. The oil content of seeds: an ecological perspective. *American Naturalist* 108:193-206.
- MIRANDA, F. y E. HERNÁNDEZ XOLOCOTZI. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad botánica de México* 28:29-179.
- MACKAY, W. P., E. E. MACKAY, J. F. PÉREZ-DOMÍNGUEZ, L. I. VALDEZ-SÁNCHEZ y P. V. VIELMA-OROZCO. 1984. Las hormigas del estado de Chihuahua, México: el género *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 11:39-54.
- MORTON, S. R. 1985. Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66:1859-1866.
- O'DOWD, D. J. y M. E. HAY. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral, seed escape from rodents. *Ecology* 61:532-540.
- PULLIAM, H. R. y M. R. BRAND. 1975. The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56:1158-1166.
- PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523-575.

- QUINTANA ASCENCIO, P. F. 1985. Dispersión de las semillas de nopal (*Opuntia* spp.) por animales silvestres y domésticos en "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- RIVAS MANZANO, I. V. 1984. Estudios experimentales sobre la sucesión secundaria en agostaderos de "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis Profesional, Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- RODRÍGUEZ ZAPATA, O. 1981. Fenología reproductiva y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México.
- SANTANA SEPÚLVEDA, L. E. 1981. Actividad de forrajeo de hormigas ecolectoras *Pogonomyrmex* spp. y la disponibilidad de recursos en nopaleras de San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis Profesional. Escuela de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- VALADEZ VILLAREAL, S., A. VALDEZ VILLAREAL y S. CHATELAIN MERCADO. 1979. Pigmentos de tuna cardona como posibles colorantes alimentarios. *Fruticultura Mexicana* 15/18, tomo 1:1-32.
- VARGAS MENDOZA, M. C. 1988. Supervivencia de semillas y plántulas de *Opuntia streptacantha* en nopaleras del Altiplano Potosino. Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México, México.
- WHITFORD, W. G. 1978. Foraging in seed-harvested ants. *Ecology* 59:185-189.
- WHITFORD, W. G. y G. ETTERS HANK. 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan Desert harvester ants. *Environmental Entomology* 4:689-696.
- WHITFORD, W. G., P. JOHNSON y J. RAMÍREZ. 1976. Comparative ecology of the harvester ants *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *Insects Socias* 23:117-132