



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**Análisis de los factores determinantes de la depredación de semillas por
hormigas en un pastizal**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. DIEGO GARCÍA MEZA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS:
Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias, UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dra. Ellen Andresen, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y
Sustentabilidad, UNAM.

Dra. Leticia Ríos Casanova, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

MÉXICO, Ciudad de México, 5 de diciembre de 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**Análisis de los factores determinantes de la depredación de semillas por
hormigas en un pastizal**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. DIEGO GARCÍA MEZA

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias, UNAM.

COMITÉ TUTOR: **Dra. Ellen Andresen, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y
Sustentabilidad, UNAM.**

Dra. Leticia Ríos Casanova, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

MÉXICO, Ciudad de México, 5 de diciembre de 2016

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/776/2016

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **10 de octubre de 2016** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **GARCÍA MEZA DIEGO** con número de cuenta **307230735** con la tesis titulada "**Análisis de los factores determinantes de la depredación de semillas por hormigas en un pastizal**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

Presidente: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI
Vocal: DR. OMAR AVALOS HERNANDEZ
Secretario: DRA. LETICIA RIOS CASANOVA
Suplente: DR. EFRAIN TOVAR SANCHEZ
Suplente: DRA. ELLEN ANDRESEN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 01 de diciembre de 2016



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

MCAA/MJFM/ASR/ipp

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Agradezco también al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT) por haberme otorgado una beca durante la maestría y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT/DGAPA UNAM) por el financiamiento para la elaboración del proyecto PAPIIT IN220514 a cargo del Dr. Carlos Martorell, del cual derivó esta tesis.

Gracias al Dr. Carlos Martorell Delgado por la dirección de esta tesis.

Gracias a la Dra. Ellen Andresen y a la Dra. Leticia Ríos Casanova por todo el apoyo y los valiosos comentarios durante todo el proceso de elaboración de esta tesis.

Por último, gracias a los miembros del jurado que revisó la tesis y que estaba conformado por el Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli, Dr. Efraín Tovar Sánchez y al Dr. Omar Ávalos Hernández.

Agradecimientos personales

Esta tesis esta dedicada a las dos personas que me han apoyado desde que nací, y me seguirán cuidando y apoyando hasta el último momento de mi vida. Esas dos personas son mis padres, Gabriela y Alejandro. Su apoyo y amor han logrado que me encuentre en este momento en donde estoy. Gracias por el amor y por todo.

Gracias al Dostor Martorell por todo el apoyo brindado en la tesis, pero sobre todo, por todas las enseñanzas, diversión, oportunidades y sobre todo, aunque se repita, por enseñarme a ser un científico y una mejor persona en todos los ámbitos de mi vida. El sabe que aparte de jefe, tutor y amigo es un pilar en mi vida.

Gracias a mis hermanos Alejandro, Raúl y Rodrigo que sin su apoyo incondicional, sus pláticas, discusiones y amor la tesis no podría haberse terminado.

A mis abuelos Raúl e Hilda que siempre están al pendiente para poder ayudarme y que son un gran ejemplo a seguir.

No existe el término correcto para agradecer a Alejandra Martínez por todo el apoyo y amor que me ha brindado. Aparte de mi novia, eres mi mejor amiga y mi apoyo incondicional. Gracias por ayudarme en todo momento, los buenos y los malos, por las cervezas y comida que compartimos discutiendo nuestras tesis, por los momentos de relajación y por los momentos de estrés, pero sobre todo, gracias por el amor que siempre me das Iki. Te amo.

Gracias a mis amigos de toda la vida: Victor, Juan, José Luis, Luis, Erick y Vuszi por la amistad incondicional y el apoyo que siempre brindan.

Gracias a Nona no sólo por apoyarnos en la con el hospedaje y los alimentos, también por ser básicamente una segunda madre para todo el grupo. Nuestra mamá de campo.

Gracias a todas las personas que me apoyaron con el trabajo de campo: Alejandra Martínez-Blancas, Fernando Pedraza, Alba Cervantes, Carlos Martorell, Andrea Martínez-Ballesté, Karina Villa y Verónica Zepeda.

Gracias a Alba Cervantes, Alejandra Martínez-Blancas y Fernando Pedraza por la ayuda en la separación de semillas para el experimento. Gracias por las noches de desvelo separando Mic kun para el día siguiente.

Gracias al Biól. Marco Antonio Romero Romero por el apoyo técnico brindado.

Muchas gracias a todos los integrantes del laboratorio de Ecología de Ambientes Limitantes y Ecología y Diversidad Vegetal por el apoyo brindado en los seminarios y a lo largo de la elaboración de la tesis.

Gracias a las autoridades y la comunidad de Concepción Buenavista por permitirnos realizar este trabajo. Es grandioso que la comunidad esté interesada en conocer y conservar su fabulosa naturaleza.

Tabla de contenido

RESUMEN	1
ABSTRACT	1
1. INTRODUCCIÓN	3
2. MÉTODOS	8
2.1 SITIO DE ESTUDIO	8
2.2 PREFERENCIAS DE LAS HORMIGAS	9
2.3 ANÁLISIS DE PREFERENCIAS	10
2.4 EFECTO DE LA DENSIDAD DE SEMILLAS, TEMPERATURA Y DISTANCIA SOBRE LA DEPREDACIÓN POR HORMIGAS	11
2.5 DESARROLLO DEL MODELO	13
2.6 PARAMETRIZACIÓN DEL MODELO	16
3. RESULTADOS	17
3.1 PREFERENCIAS DE LAS HORMIGAS	17
3.2 EFECTO DE LA DENSIDAD DE SEMILLAS SOBRE LA REMOCIÓN POR HORMIGAS	19
3.4 EFECTOS DE LA DISTANCIA Y LA TEMPERATURA SOBRE LA REMOCIÓN DE SEMILLAS	28
4. DISCUSIÓN	30
4.1 PREFERENCIAS DE LAS HORMIGAS	31
4.2 EFECTO DE LA DENSIDAD SOBRE LA REMOCIÓN DE SEMILLAS	34
4.2.1 EFECTO DE LA DENSIDAD DE SEMILLAS DE UNA ESPECIE SOBRE LA REMOCIÓN DE SEMILLAS	34
4.2.2 EFECTO DE LAS ESPECIES ACOMPAÑANTES SOBRE LA REMOCIÓN DE SEMILLAS DE UNA ESPECIE FOCAL	36
4.3 EFECTO DE LA DISTANCIA Y LA TEMPERATURA SOBRE LA REMOCIÓN DE SEMILLAS	38
5. CONCLUSIONES	39
BIBLIOGRAFÍA	41
APÉNDICE I	47

Resumen

Para estudiar la interacción entre las hormigas y las semillas se tienen que entender los factores involucrados en esta interacción. La remoción de semillas puede concluir en pérdidas de individuos completos en las poblaciones. Los factores que podrían afectar la remoción de semillas no lo hacen directamente sino más bien a las conductas de los removedores. Las hormigas tienen dos tipos de comportamiento, el individual y el colectivo y éstos pueden ser explicados por la teoría del forrajeo óptimo la cual establece que los depredadores tienen que obtener la mejor recompensa por el menor esfuerzo energético invertido. En este trabajo se trató de (1) observar como la biomasa de las semillas así como la presencia o ausencia de estructuras de dispersión alteran las preferencias de las hormigas por diferentes especies y (2) determinar el efecto de la densidad de semillas de una sola especie y con especies acompañantes, así como la temperatura, distancia al hormiguero de los parches de recursos y la actividad previa de las hormigas sobre la conducta de forrajeo de las hormigas del género *Pheidole* y finalmente sobre la remoción de semillas. Para lograr lo primero se realizó un experimento de cafetería en dos épocas del año (diciembre y abril) y se calcularon las preferencias alimentaria de las hormigas y si hay diferencias entre estas por las diferentes especies y las diferentes épocas del año. Las hormigas tienen preferencia por diferentes especies en el pastizal y estas preferencias cambian con la época del año. Se encontró que las hormigas prefieren semillas con menor peso y sin estructuras de dispersión. Para poder ver el efecto de la densidad de semillas solas y acompañadas así como el efecto de la temperatura, distancia y actividad de las hormigas sobre la remoción de semillas se elaboró un modelo matemático en donde el número de semillas removidas es el producto de la actividad de las hormigas (A) y de la probabilidad de que una hormiga remueva una semilla en un periodo de dos horas (P). El modelo incorpora el efecto de la densidad de semillas de especies solas y acompañadas, la temperatura, la distancia de los hormigueros a los parches de recursos y la actividad previa de las hormigas. Este modelo se ajustó con datos de campo. Se observó que la densidad de semillas promueve la actividad de las hormigas y esto lo hace al iniciar el comportamiento colectivo. La actividad de las hormigas es mayor cuando las semillas son escasas y la cantidad de semillas necesarias para la formación de caminos es mayor cuando los propágulos no se encuentran con facilidad en el ambiente. Para la probabilidad (P) se observó que a medida que se aumentó la densidad de semillas la P también lo hizo, siendo este aumento más lento cuando las semillas son escasas. Para la temperatura se encontró que las hormigas tienen una temperatura óptima en la cual estas pueden forrajear y esta no cambia en los meses lo que indica que estos animales no se aclimatan. Hay un efecto negativo entre la actividad de las hormigas y la distancia de su hormiguero al parche de recursos y se observó que cuando las semillas son escasas las hormigas pueden recorrer el doble de distancia en búsqueda de alimento. Finalmente se observó que las especies acompañantes no tienen efecto sobre las especies focales en P pero sí en A lo que sugiere una imagen de búsqueda por parte de las hormigas. Este trabajo es el primero que trata de observar como diversos factores afectan la conducta de las hormigas y cómo esto finalmente afecta la remoción de semillas.

Abstract

To study the interaction between ants and seeds we have to understand the factors that are involved in this interaction. First we have to know the preferences of the ants and if there is something in the seeds that increases or diminishes these preferences. In this study, we tried to see if the seed size and the presence of dispersion organs affect the preferences of the ants. We tested this with a cafeteria experiment offering seeds of different sizes and with the presence of dispersion organs. We observed that the preferences of the ants were reduced by the presence of dispersion organs and the ants preferred small seeds. We also know that several factors affect the formation of organized trails and the individual ant's decision to forage. We already know that seed preferences and density along with other factors like temperature or distances from the nest, affect the behavior of the ants. However, little is

known about how the density of seeds of different species in a patch affects the behavior of ants. We analyzed how seed density, temperature, distance from the ant nest and ants previous activity affects seed removal by ants of the genus *Pheidole* using seeds of three species that differ in the degree of preference by these ants. We developed a mathematical model where the number of seeds removed is the product of the number of ants foraging in an area (A) times the probability (P) that an ant removes a seed and these two are affected by the temperature, the distance from the nest and the ants previous activity. The model was parameterized with field data on the number of seeds removed in patches that differed in the seed density of the three species, either alone or combined. We found that ants have an optimal foraging temperature. There is a negative effect of the distance from the ant nest on the activity of the ants. The probability of trail formation increased with seed density, but the number of seeds required to form trails was smaller for the most preferred seeds. P differed across species and also increased with density, indicating that ants prefer to forage in resource-rich patches. However, P was unaffected by the presence of other species in the patch, suggesting that ants have a search image. Thus, from the viewpoint of any given focal species, the number of seeds removed was only affected by the neighboring associated species through changes in A resulting from trail formation. If the density of the focal species is high enough to induce trail formation, the associated species had no effect. However, associated species could induce trails even when the density of the focal species was low, augmenting the removal rate of its seeds. Therefore, the density of a single species has a great effect on the seed removal by ants, but the interaction with seeds of other species also affects removal especially at low or intermediate densities.

1. Introducción

Las interacciones entre plantas y animales son de suma importancia para la ecología y evolución de los taxones involucrados (Herrera y Pellmyr 2002), y tienen consecuencias fuertes para la dinámica de los ecosistemas (Valiente-Banuet et al. 2015). Entre los mecanismos que subyacen a dichas interacciones está la remoción de semillas, la cual implica la cosecha de semillas por parte de los animales (Hulme y Benkman 2002). En la mayoría de los casos la remoción de semillas tiene como consecuencia la depredación de las mismas. A diferencia de otros tipos de herbivoría, la depredación de las semillas implica frecuentemente la muerte de individuos completos, por lo que tiene efectos demográficos inmediatos (Hulme 1998). Debido a esto, la depredación de semillas ha sido reconocida como uno de los procesos más importantes para las poblaciones y comunidades de plantas (Rissing 1986; Hulme y Benkman 2002). Sin embargo, en muchos casos el forrajeo es imperfecto, lo que sucede cuando las semillas son descartadas antes de ser consumidas. En estos casos, la remoción de la semilla no necesariamente resulta en la muerte de la misma, y puede incluso tener un efecto positivo sobre el destino de ésta, por ejemplo, mediante su dispersión (Herrera y Pellmyr 2002).

La remoción y consumo de semillas parece jugar un papel especialmente importante en zonas áridas y semiáridas (Brown et al. 1979). Esto se debe a que los granívoros son muy exitosos gracias a que las semillas son un recurso muy abundante, pues muchas especies de plantas (especialmente las anuales) pasan la mayor parte del año en esta fase de su ciclo de vida (Brown et al. 1979). En las zonas secas se ha observado que muchas especies de hormigas y roedores son principalmente

granívoras, siendo los removedores de semillas más importantes en la comunidad (Brown et al. 1979).

Entender la remoción de semillas por parte de las hormigas es complejo debido a que existen numerosos factores que la determinan. Un factor fundamental es la preferencia de las hormigas por los distintos tipos de semillas. La preferencia de las hormigas puede verse afectada por su contenido nutricional (Judd 2006), y por características morfológicas de las semillas (tamaño o estructuras de dispersión) que dificultan o facilitan su transporte (Peters et al. 2003). La teoría del forrajeo óptimo postula que los depredadores que son favorecidos evolutivamente son aquéllos que consiguen más energía de su alimento invirtiendo el menor esfuerzo energético posible en su obtención (Pyke et al. 1977). El tamaño de las semillas determina tanto el gasto energético involucrado en su transporte como la recompensa ofrecida, y generalmente hay un tamaño óptimo que resulta en la mejor relación costo/beneficio. Es importante mencionar que se puede suponer que el tamaño de las semillas es un indicador de su calidad nutricional. Este supuesto se puede tomar debido a que las semillas de mayor tamaño cuentan con mayores recursos para el desarrollo de las plántulas a diferencia de las semillas chicas (Dalling y Hubbell 2002)

También de acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo, las hormigas deberían preferir los parches con altas densidades de recursos. Esto se debe a que, al remover una semilla en estos parches e iniciar la formación de un camino organizado, las otras hormigas de la colonia pueden dirigirse a los parches más ricos sin invertir su energía en la búsqueda de los mismos (Ostoja et al. 2013). Efectivamente, se ha observado que algunas especies de hormigas prefieren parches con altas densidades de alimentos

(Brown et al. 1979, Boulay et al. 2005). En contraste, Hulme (1998) reporta que la remoción de semillas se ve afectada negativamente por la densidad de las mismas. Estos resultados contradictorios podrían explicarse bajo dos circunstancias: (1) cuando las hormigas prefieren las semillas más pequeñas y (2) cuando hay una correlación negativa entre el tamaño de las semillas y su densidad causada por las disyuntivas de historia de vida de las plantas (Schupp 1995). En consecuencia, para saber si la remoción de semillas depende o no de la densidad de éstas, debe considerarse su tamaño (Hulme 1998) o bien manipular experimentalmente su densidad.

Existe evidencia de que las hormigas pueden modificar sus preferencias alimenticias por distintos recursos a lo largo del tiempo (Wilby y Shachak 2000, Judd 2006). Se ha propuesto que estos cambios pueden deberse a diferentes factores como la disponibilidad de los recursos o las necesidades de las colonias de hormigas (Wilby y Shachak 2000, Portha 2002). Las hormigas son en su mayoría depredadoras generalistas (Brown et al. 1979), y como tales podrían cambiar sus preferencias dependiendo de la abundancia relativa de los diferentes recursos que hay en el ambiente. En otros grupos de animales este comportamiento está bien documentado y se conoce como *predator switching* (Abrams 2004). En ocasiones, este comportamiento se asocia con la formación de una imagen de búsqueda que facilita la localización del recurso abundante, a la vez que el depredador tiende a no percibir el recurso más escaso en su entorno. En consecuencia, el efecto que tiene la densidad de las semillas de una especie podría depender de la densidad de semillas de otras plantas en su vecindario. Este fenómeno no ha sido explorado con hormigas.

La ubicación espacial de las semillas es otro factor que puede determinar su remoción. De acuerdo con la teoría de forrajeo óptimo, las distancias que una hormiga tiene que recorrer para poder forrajear eficientemente tienen que ser cortas, ya que de lo contrario los gastos energéticos serían muy grandes. Por ello, se ha propuesto que las hormigas son “forrajeadoras centrales”, es decir, que tienen un territorio de forrajeo restringido por la distancia a la entrada del nido (Brown y Gordon 2000).

Los patrones de forrajeo de las hormigas pueden verse afectados también por la temperatura, la cual afecta las tasas metabólicas y de movimiento de las hormigas, con una temperatura máxima y mínima entre las que ocurre el forrajeo (Porter y Tschinkel 1987, Gordon 1991). Se ha reportado que la temperatura puede cambiar las preferencias de las hormigas con respecto a sus presas (Traniello et al. 1984). En consecuencia, la remoción de semillas de diferentes especies puede cambiar a lo largo del día y/o del año.

Es importante notar que todos los factores que se mencionaron anteriormente afectan la remoción de semillas mediante la modificación del comportamiento que tienen las hormigas. Estos insectos, al ser eusociales, tienen comportamiento individual y colectivo (Lach et al. 2010). En cuanto al comportamiento individual, se ha observado que las hormigas pueden evaluar los parches de recursos que van a forrajear (Judd 2006). Posteriormente, si una hormiga ha decidido forrajear un parche de recursos, debe decidir si deja un rastro de feromonas o no y así iniciar la formación de caminos organizados, es decir, el comportamiento colectivo (Dornhaus y Powell 2010). De esta manera, entender el papel del comportamiento individual y colectivo de las hormigas en la remoción de semillas es crucial para aclarar la relación entre

otros factores que afectan la remoción. Sin embargo, hasta donde se sabe, solamente se ha estudiado el efecto de la densidad de semillas de una especie sobre la conducta individual y colectiva de las hormigas (Davidson 1977, Hölldober y Wilson 1990).

El objetivo de este trabajo es determinar cuáles son los factores que determinan la remoción de semillas por hormigas del género *Pheidole* en un pastizal semiárido. Para ello, (I) se evaluaron las preferencias de las hormigas por diferentes especies de semillas, y se analizó si dichas preferencias dependen del peso de la semilla y de la presencia o ausencia de órganos de dispersión (anemocoria principalmente). (II) Se desarrolló un modelo para determinar cómo la temperatura, la distancia de los parches de recursos a la entrada del nido y la densidad de semillas de diferentes especies —solas y acompañadas— determinan la remoción de semillas a través de las decisiones individuales de cada hormiga y de su comportamiento colectivo. Dicho modelo fue parametrizado con datos de campo. (III) Se analizó cómo las preferencias y la conducta de las hormigas cambian en dos temporadas (diciembre de 2014 y abril de 2015) en las cuales la disponibilidad de semillas fue diferente.

Se espera que las preferencias de las hormigas dependan del tamaño de las semillas siendo las más grandes las más depredadas suponiendo que estas tienen un mayor aporte nutricional (Peters et al. 2003), y que hubiera una menor remoción de las semillas con estructuras de dispersión, ya que representan un impedimento físico para el transporte (Peters et al. 2003). En cuanto a la temperatura, se espera que las hormigas tengan una temperatura óptima de forrajeo. Para la distancia de los parches de recurso a la entrada a los hormigueros se espera que a medida que aumente la remoción de semillas disminuya debido a que implica un mayor gasto energético el

transporte. Se espera que las hormigas individuales decidan remover semillas y promover la formación de caminos en los parches con más recursos, ya que de este modo se obtiene una mayor recompensa energética con el menor gasto. Basados en que las hormigas son consumidores generalistas que pueden presentar *predator switching*, se espera que a medida que cambia la disponibilidad de un recurso respecto a otro, las hormigas cambian su preferencia hacia el recurso más abundante.

2. Métodos

2.1 Sitio de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en un pastizal semiárido en el estado de Oaxaca en el municipio de Concepción Buenavista (17°55'43.46"N, 97°25'13.55"O). La precipitación media anual es de 530.5 mm y la temperatura media anual es de 16 °C (Villarreal-Barajas y Martorell 2009). El tipo de vegetación que se puede encontrar en la zona es un pastizal de *Bouteloua* (Cruz-Cisneros y Rzedowski 1980).

Los experimentos se realizaron en dos meses de la época seca: diciembre del 2014, y marzo-abril del 2015. En diciembre la disponibilidad de semillas es muy alta, ya que la mayoría de las especies del pastizal producen sus semillas en noviembre, y las liberan entre noviembre y diciembre (obs. pers.). Posterior a estos meses, casi ninguna especie produce semillas nuevas, por lo que se puede asumir que la disponibilidad de semillas en marzo-abril es menor.

En la localidad se han registrado dos géneros de hormigas que son primordialmente removedores de semillas, *Pogonomyrmex* y *Pheidole*, de los cuales el primero es relativamente raro. Debido a la gran abundancia del género *Pheidole*, nos

enfocamos en este y, en los sitios en donde se realizaron los experimentos, nos cercioramos visualmente de la ausencia de hormigueros de *Pogonomyrmex*. En el sitio hay también hormigas de otros géneros como *Dorymyrmex* y *Crematogaster* que ocasionalmente remueven semillas. Sin embargo, mediante filmaciones con una duración de 20 minutos sobre las unidades muestrales, se observó que sólo las hormigas del género *Pheidole* interactuaba con las semillas. Tampoco se observó que las semillas fuesen removidas por otros animales o por el viento.

2.2 Preferencias de las hormigas por las semillas

Para poder medir las preferencias de alimentación de las hormigas se hicieron dos experimentos del tipo “cafetería” (Krebs 1999), en los que se ofrecen diferentes recursos alimenticios a los consumidores y se registra cuál es el que eligen. Estos experimentos fueron realizados en una zona que presenta un gran número de especies de plantas representativas de la comunidad vegetal (Martorell 2016, datos no publicados), en los meses de diciembre del 2014 y abril del 2015.

Para poder determinar las preferencias de las hormigas se dejaron cinco semillas de 11 especies diferentes (Apéndice I) en cada una de las 30 réplicas que tuvo el experimento (15 en cada temporada). Las estaciones consistieron en una cavidad de 5 × 3 cm y 1 cm de profundidad cavada en la superficie del suelo dentro de la cual se colocó una lija para madera de las mismas medidas para evitar que el viento moviera las semillas. Por encima de las estaciones se colocaron platos de plásticos a manera de techos (para evitar el efecto de la lluvia), los cuales estuvieron soportados por malla de 5 cm de altura, una apertura de 3 cm y el diámetro de los techos, la cual sirvió para excluir a los granívoros de mayor tamaño. En las dos temporadas se

utilizaron 5 semillas de las mismas 11 especies (Apéndice I), para un total de 55 semillas por estación. La remoción de semillas fue monitoreada cada dos horas por un periodo de 12 horas.

2.3 Análisis de preferencias

Para conocer las preferencias de las hormigas se utilizó el índice de Rodgers :

$$R_i = \frac{A_i}{\max(A_i)}$$

en donde A_i es el área bajo la curva de la proporción de semillas removidas de la especie i y $\max(A_i)$ es el valor máximo de A_i (Krebs 1999). Esta área bajo la curva representa la intensidad con la que las semillas de la especie i son consumidas. Para los análisis estadísticos y para facilitar la interpretación de los datos, en este trabajo no se hizo la estandarización con $\max(A_i)$, es decir se obtuvieron los índices de Rodgers sin estar escalados de 0 a 1. Finalmente, con los datos obtenidos se realizó un modelo lineal generalizado en el programa estadístico R (R Core Team 2015) para observar si había diferencias en la preferencia de las hormigas hacia las semillas de las especies utilizadas en los experimentos y entre las dos épocas en donde se montaron los experimentos. Al obtener la preferencia de las hormigas por las semillas se hizo una serie de modelos aditivos generalizados de efectos mixtos en el programa estadístico R (R Core Team 2015). Los modelos trataron de observar cual es la relación del índice de Rodgers no estandarizado con el peso de las semillas, las dos épocas del año en las que se realizaron los experimentos y la presencia de estructuras de dispersión. Los pesos de las semillas se obtuvieron de la tesis de maestría de

Zepeda (2013) y del trabajo de García-Meza y Martorell (2015). Se tomaron como efectos aleatorios la estación en donde se encontraban las semillas y las especies.

2.4 Efecto de la densidad de semillas, temperatura y distancia sobre la depredación por hormigas

Para este experimento se montaron las estaciones a 10 m de la zona en donde se realizó el experimento de preferencias. Estas estaciones consisten en lo mismo que en el experimento anterior y se colocaron en 10 hileras de 21 estaciones cada una, separadas por 3 m cada hilera y 2 m cada estación en la misma hilera. Se colocaron 210 estaciones diferentes en dos meses, lo que nos da un total de 420 estaciones en total.

Para este experimento se utilizaron las semillas de las especies *Microchloa kunthii* Desv., *Plantago nivea* Kunth y *Richardia tricocca* (Torr. & A. Gray) Standl. (Apéndice I), debido a que se había observado previamente que son removidas por hormigas (datos no publicados). Estas semillas fueron recolectadas en la temporada de fructificación de 2014 y se almacenaron en bolsas de papel estraza hasta su separación manual. En total, el experimento tuvo 21 tratamientos diferentes; a cada hilera se le asignaron todos los tratamientos y en cada estación se aleatorizó el tratamiento que correspondía. Los tratamientos consistieron en: (a) los tratamientos para evaluar el efecto de la densidad usando semillas de una sola especie en densidades de 3, 6, 12 y 24 (4 densidades \times 3 especies = 12 tratamientos) para determinar el efecto de la densidad, y (b) los tratamientos para determinar el efecto de las densidades de otras especies usando combinaciones de dos especies, las cuales consistían en densidades constantes de 24 semillas pero usando 18 semillas de una

especie y 6 de su acompañante, 12 y 12, y 6 y 18 semillas (3 combinaciones de densidad \times 3 posibles pares de especies = 9 tratamientos adicionales). Nótese los tratamientos de 24 y 0 y de 0 y 24 semillas ya están considerados entre los 12 tratamientos del inciso (a). Se dio seguimiento a las semillas por un periodo de dos días con descansos en la noche ya que no se observaba actividad en las hormigas, con revisiones del número de semillas restantes cada dos horas. Al terminar el plazo de dos días se removían las semillas restantes y se volvían a colocar nuevos tratamientos aleatoriamente en cada una de las estaciones. En total se obtuvieron 55 repeticiones temporales de cada tratamiento: 30 en la temporada de diciembre y 25 en la temporada de marzo-abril. En total para este experimento se utilizaron 19,305 semillas, 6,435 semillas de cada especie.

Para medir el efecto de la temperatura sobre la remoción de semillas se colocaron dos aparatos (marca Onset, modelo HOB0 Pro v2 2x) que registraban cada 10 minutos las temperaturas del aire en los primeros 3 cm sobre la superficie del suelo.

Al terminar los experimentos de cada temporada se midieron las distancias de cada estación a los hormigueros más cercanos de *Pheidole*. Estas distancias se obtuvieron mediante la colocación de atún en aceite, que induce rápidamente la formación de caminos de hormigas, en cada una de las estaciones y el seguimiento de las hormigas hasta sus nidos. Algunas de estas distancias no pudieron ser obtenidas debido a que otras especies de hormigas llegaban antes a las muestras o porque nunca llegó ninguna especie. Estas estaciones ($n = 3$) fueron eliminadas del análisis.

2.5 Desarrollo del modelo

La remoción de semillas es el resultado de dos procesos: la conducta individual de las hormigas y la conducta colectiva relacionada con la formación de caminos. Ambos fueron considerados en este estudio al formular un modelo que posteriormente fue parametrizado con los datos de campo. Debido que se cuenta con el número de semillas de cada especie i removidas en dos horas, r_i , un modelo útil debe considerar esta variable. Podemos modelar r_i como

$$r_i = \min(h \times p_i, n_i) \quad (1)$$

donde h es el número de hormigas que pasan por una estación en un periodo de dos horas, p_i es la probabilidad que una hormiga decida remover una semilla de la especie i en la estación, y n_i es el número de semillas disponibles de la especie i . El mínimo en esta función es necesario ya que el número de semillas removidas no puede ser mayor que el número de semillas disponibles.

Para modelar h se requiere una función que tenga un mínimo, correspondiente al número de hormigas que pasarían normalmente en las inmediaciones de una estación. A este número se le llamará en lo subsecuente actividad basal. Dicha actividad sería resultado de la conducta de forrajeo de las hormigas que no han sido reclutadas a un camino, que se desplazan de modo aleatorio (Li et al. 2014). En consecuencia, la actividad basal no dependería de la densidad de semillas, aunque sí podría depender de la temperatura y la distancia al hormiguero (Traniello et al. 1984, Loke y Lee 2004).

La formación de caminos incrementaría sustancialmente el número de hormigas que llegan a una estación, y por lo tanto afectaría a h . Puede ocurrir que

haya un número máximo de hormigas que puedan reclutarse a un camino (Dornhaus y Powell 2010), y en ese caso la función h tendría también un límite superior, en lo subsecuente llamado actividad máxima. Conviene incorporar dicho límite en el modelo, ya que de haber una actividad máxima ésta puede ser detectada. En caso de que no exista tal límite, durante el proceso de ajuste del modelo a los datos puede fijarse la actividad máxima en un valor muy alto que simplemente no sería alcanzado. Nuevamente, es posible que la actividad máxima dependa de la temperatura y la distancia al hormiguero (Traniello et al. 1984, Loke y Lee 2004).

Usando una función logística pero con asíntotas modificadas para ser distintas de cero, uno cumple con el requisito de acotador entre la actividad basal y la actividad máxima. Por ende, se planteó el modelo:

$$h = \left(\frac{e^A}{1+e^A} + a_1 \right) \frac{a_2}{1+a_1} \Gamma \quad (2)$$

Donde A es una función de los factores que determinan la formación de caminos, a_1 y a_2 son constantes relacionadas con las asíntotas, y Γ es una función de la temperatura y la distancia. En este modelo la actividad máxima es igual $a_2\Gamma$ y la actividad basal es igual a $\frac{a_1 a_2}{1+a_1} \Gamma$, lo cual es menor que la actividad máxima siempre que a_1 sea positiva.

En consecuencia, en el proceso de ajuste se restringieron los valores de a_1 y a_2 al dominio de los reales positivos. Nótese que ambas asíntotas son proporcionales a Γ , ya que se espera que la actividad dependa de la distancia al hormiguero (d) y la temperatura (t). Para modelar Γ se empleó la función

$$\Gamma = e^{\gamma_0 + \gamma_1 t + \gamma_2 t^2 + \gamma_3 d} \quad (3)$$

donde las γ son parámetros que deben estimarse. Se ha observado que la actividad de las hormigas es baja cuando las condiciones son muy frías o calientes (Traniello et al. 1984). Por lo tanto, el modelo incluye un término cuadrático para la temperatura ya que de este modo la actividad puede alcanzar un máximo en temperaturas intermedias. El exponencial es necesario para evitar que Γ , y por lo tanto, h , el número de hormigas activas, sea negativo.

Para especificar h resta definir A , la función que determina la formación de caminos. Entre los factores que afectan a A puede estar el número n de semillas de cada especie en una estación, y la presencia previa de feromonas que inducen la formación de caminos al inicio de cada periodo de observación de dos horas (Hölldobler y Möglich 1980). Un indicador de la presencia de dichas feromonas puede ser el número total de semillas removidas en el periodo de dos horas anterior, n_s . Por lo tanto, se empleó la siguiente ecuación

$$A = \alpha_0 + \alpha_m n_m + \alpha_p n_p + \alpha_r n_r + \alpha_s n_s \quad (4)$$

en donde las α son parámetros que deben estimarse, y los subíndices m , p y r corresponden a las especies *Microchloa*, *Plantago* y *Richardia*. Los parámetros α_m , α_p , y α_r determinan qué tan rápidamente se reclutan las hormigas a un camino conforme aumenta la densidad de semillas y, en conjunto con α_0 y $\alpha_s n_s$, dónde estará el punto de inflexión de la función logística, es decir, el número de semillas necesario para que el número de hormigas activas esté a la mitad de las actividades basal y máxima.

Para modelar cuál es la probabilidad p_i de que una hormiga que se encuentra en las inmediaciones de la estación en un periodo de dos horas remueva una semilla

de la especie i (p_i) se empleó la ecuación logística habitual para modelos de probabilidades:

$$p_i = \frac{e^{\beta_{i0} + \beta_{ii}n_i + \beta_{ij}n_j + \beta_{ik}n_k}}{1 + e^{\beta_{i0} + \beta_{ii}n_i + \beta_{ij}n_j + \beta_{ik}n_k}} \quad (5)$$

donde j y k son las especies asociadas a la especie i (por ejemplo, si la especie i es *Microchloa*, j y k son *Plantago* y *Richardia*) y las β son parámetros que deben estimarse.

2.6 Parametrización del modelo

Los parámetros a_1 , a_2 , α , β y γ descritos en las ecuaciones anteriores fueron obtenidos mediante máxima verosimilitud en el programa estadístico ADMB (Fournier et al. 2012) suponiendo que la distribución de r_i era binomial y acotada entre 0 y n_i . Mientras que la probabilidad de remoción p_i varía entre especies, el número de hormigas presentes en una estación h no depende de qué especie se esté observando, y por lo tanto debe ser el mismo para todas las especies. Para lograr una estimación única de los parámetros relacionados con h , el ajuste por máxima verosimilitud se hizo para todas las especies simultáneamente. Esto implicó la estimación de 23 parámetros simultáneamente. En el mes de diciembre una β asociada a *Plantago nivea* tuvo que ser fijada a un valor de uno ya que este parámetro podía tomar cualquier valor sin afectar la verosimilitud.

Como es común en modelos con una dimensionalidad tan alta, la superficie de verosimilitud fue compleja y difícil de analizar. Para garantizar que se encontraría el

máximo global y no uno local, se emplearon 10000 puntos de inicio para el procedimiento de optimización seleccionados mediante un diseño de hipercubo latino (Stein 2016) utilizando el paquete lhs (Carnell 2012) y se tomó la solución con la mayor verosimilitud. Para restringir la búsqueda a valores que tuviesen sentido biológico, los parámetros α_m , α_p , α_r y α_s se limitaron a los reales positivos, es decir, se supuso que ninguna de las semillas podía actuar como un repelente de hormigas y que la remoción previa de semillas no impedía la formación de caminos. Con estas restricciones, el proceso de optimización pudo convergir y la hessiana fue positiva definida, indicando que se había alcanzado un máximo. El procedimiento se realizó de manera independiente para los datos de diciembre y abril. Finalmente, la significancia aproximada de los parámetros obtenidos fue puesta a prueba mediante pruebas de t de Student utilizando sus errores estándar. Aquellos parámetros que tienen exponenciales se encuentran obligados a ser positivos, debido a esto, las pruebas de t de Student para ellos se hizo de una sola cola.

3. Resultados

3.1 Preferencias de alimentación de las hormigas

Las hormigas presentaron preferencias de alimentación variables de acuerdo a las especies de semillas y los meses (Figura 1). Los modelos aditivos generalizados indicaron que los meses ($P < 0.001$), las especies de semillas ($P < 0.001$), y su interacción ($P < 0.001$) tuvieron efectos significativos.

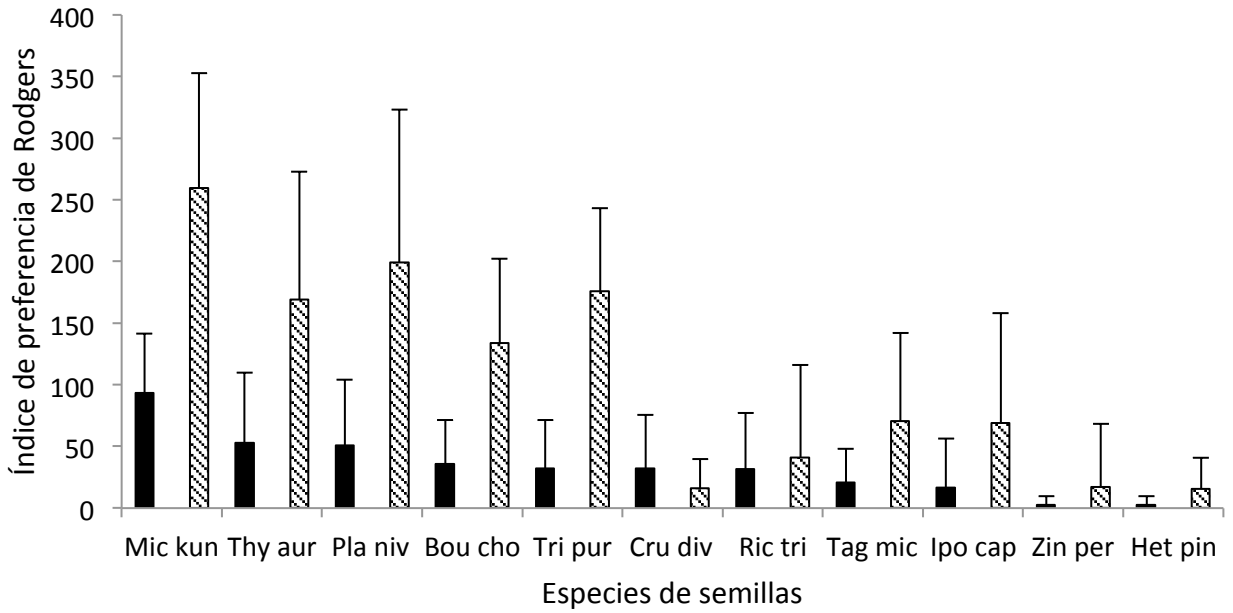


Figura 1. Preferencias de las hormigas (índices de Rodgers sin estandarizar) por 11 especies de semillas en el mes de diciembre (barras negras) y en el mes de abril (barras rayadas). Los nombres de las especies se abrevian con las tres primeras letras del género y las tres primeras letras de la especie (los nombres completos se pueden observar en el Apéndice I). Las barras de error representan +1 DE.

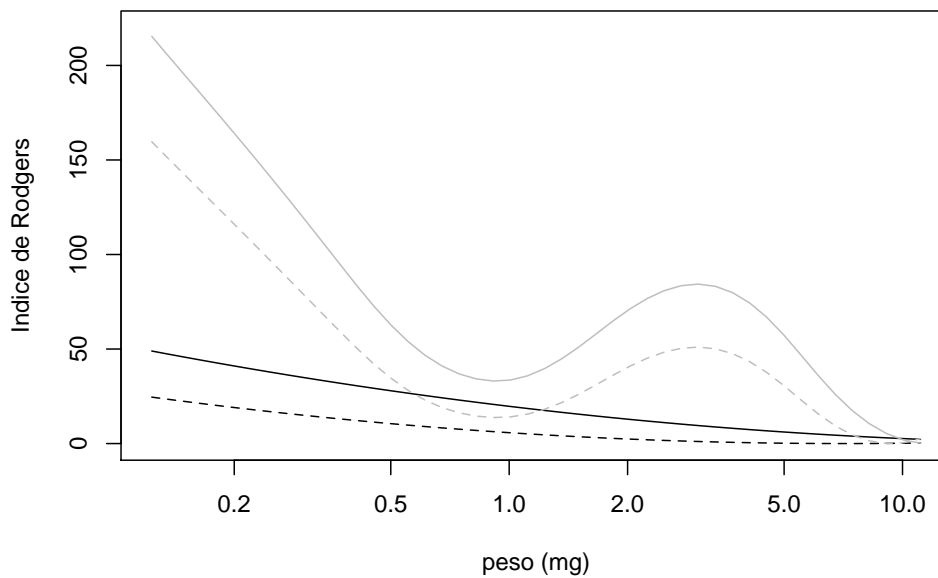


Figura 2. Relación entre el peso de las semillas y la preferencia de las hormigas (índice de Rodgers) en diciembre (líneas negras) y abril (líneas grises) y la comparación entre las semillas que tienen estructuras de dispersión (líneas punteadas) y las que no tienen (líneas continuas).

Los modelos generalizados de efectos mixtos mostraron que, en general, las hormigas prefirieron las semillas con menor peso y sin estructuras de dispersión (Figura 2, Tabla 1). En abril, los índices de Rodgers fueron mayores que en diciembre, y se observó un incremento en la preferencia por las semillas de entre 1.5 y 5 mg. Este incremento se debe exclusivamente al efecto de *Plantago*, ya que desaparece si se remueve esta especie del análisis en abril (Tabla 1, Figura 2). La temperatura tuvo un efecto significativo en los modelos (Tabla 1)

Tabla 1. Significancia, valores y fuente de las pruebas de χ^2 para la elección de los modelos no lineales generalizados de efectos mixtos.

Fuente	χ^2	P
Temperatura	25.488	<0.001
Estructuras de dispersión	9.111	0.003
Peso de las semillas	119.735	<0.001
Temperatura × Estructuras de dispersión	0.394	0.529
Temperatura × Peso de las semillas	28.427	<0.001
Estructuras de dispersión × Peso de las semillas	1.765	0.413

3.2 Efecto de la densidad de semillas sobre la remoción por hormigas

Para todas las especies y en las dos temporadas la densidad fue un componente significativo dentro de los modelos, ya sea en las α , las cuales determinan la actividad de las hormigas, o en las β de cada especie, que determinan la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de 2 horas (Tabla 2).

La densidad de semillas y la actividad de las hormigas en el periodo previo de dos horas tuvieron un efecto positivo sobre la actividad de las hormigas (Figura 3 A y B). Durante el ajuste se obligó a que estos parámetros fuesen positivos para restringir la zona donde se buscaba la solución de máxima verosimilitud a una región que fuese

biológicamente plausible. Sin embargo, los parámetros que cumplieron con esta restricción fueron significativamente diferentes de cero y la hessiana fue positiva, indicando que está justificado incorporarlos como valores positivos, ya que se encontraban en un máximo de la superficie de verosimilitud. De igual manera se puede observar que en abril hubo más actividad que en diciembre y que el número necesario de semillas para iniciar la formación de caminos organizados de hormigas fue mayor en abril que en diciembre (Figura 3 A y B). La probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas también fue afectada positivamente por la densidad de semillas (Figura 3 C y D). La probabilidad de remoción a densidades bajas e intermedias fue mayor en diciembre que en abril (Figura 3 C y D). Como resultado, la remoción total de semillas se vio afectada positivamente por la densidad de semillas (Figura 3 E y F). El número total de semillas removidas en los dos meses no varió mucho; sin embargo, el número de semillas necesarias para que las hormigas empezaran a forrajear con mayor intensidad fue mayor en abril que en diciembre (Figura 3 E y F). También se observó que el número de semillas que remueven las hormigas fue mayor *Microchloa kunthii*, seguido de *Plantago nivea* y finalmente *Richardia tricocca* (Figura 3 E y F).

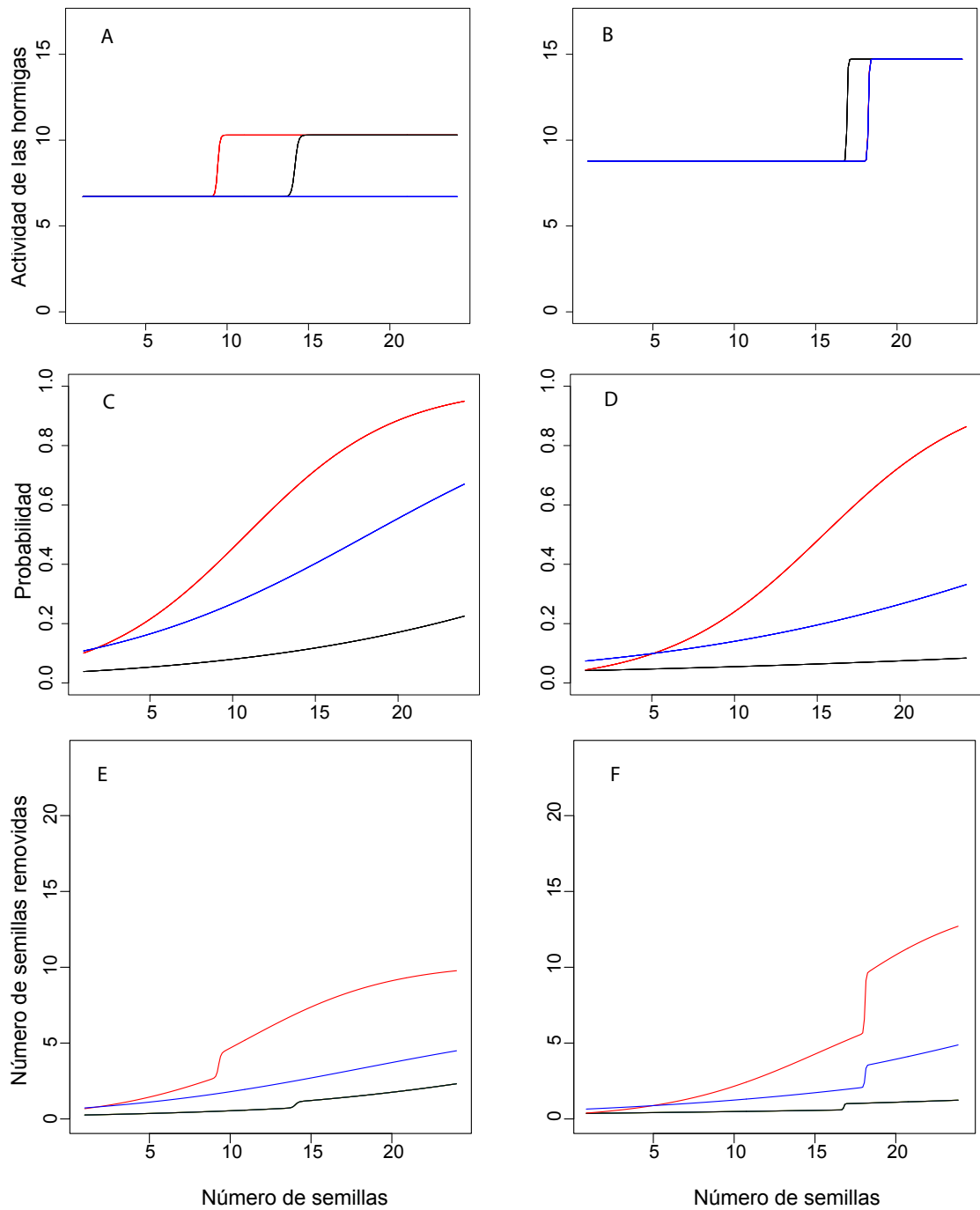


Figura 3. Efecto de la densidad de semillas sobre la actividad de las hormigas (número de hormigas que pasan por una estación en un periodo de dos horas) (A y B), la probabilidad de remoción (B y C) y el número de semillas removidas (E y F) para tres especies de semillas, *Microchloa kunthii* (rojo), *Plantago nívea* (azul) y *Richardia tricocca* (negro), en dos temporadas, diciembre (A, C y E) y abril (B, D y F). Para la construcción de estas gráficas se fijaron los valores de la temperatura (21 °C), la distancia (5 m), la densidad de las especies asociadas (cero semillas) y la actividad previa de las hormigas (5).

Tabla 2. Parámetros de los experimentos de diciembre y de abril con sus valores de t y su significancia asociada. A aquellos parámetros que están obligados a ser positivos por tener un exponencial en la fórmula sólo se les hizo la prueba de una cola. Las líneas indican parámetros en el modelo que tuvieron que ser ajustados a cero debido a que el modelo no los podía ajustar

Especie focal	Parámetro	Diciembre			Abril		
		Parámetro	Valor de t	P	Parámetro	Valor de t	P
	Intercepto (γ_0)	1.961	45.113	<0.001	-1.144	31.075	<0.001
	Temperatura (γ_1)	3.193	28.402	<0.001	0.344	19.135	<0.001
	Temperatura ² (γ_2)	-3.329	28.738	<0.001	-0.008	22.491	<0.001
	Distancia (γ_3)	-0.176	14.423	<0.001	-0.169	9.608	<0.001
	Factor de escalamiento (α_1)	-10.000	7.561	<0.001	0.388	72.405	<0.001
	Actividad previa (α_s)	3.983	9.822	<0.001	40.958	15.99	<0.001
	Intercepto (α_0)	1.547	20.364	<0.001	-784.617	-879.631	1
	<i>Richardia tricocca</i> (α_r)	-10.000	189.126	<0.001	34.252	17.175	<0.001
	<i>Plantago nivea</i> (α_p)	-2.329	14.818	<0.001	31.786	16.221	<0.001
	<i>Microchloa kunthii</i> (α_m)	0.071	64.113	<0.001	31.794	16.087	<0.001
<i>Richardia tricocca</i>	Intercepto (β_{i0})	0.919	1.201	0.229	-3.168	36.76	<0.001
	<i>Richardia tricocca</i> (β_{ii})	-1.139	2.603	0.009	0.032	5.923	<0.001
	<i>Plantago nivea</i> (β_{ij})	-	-	-	0.001	0.137	0.891
	<i>Microchloa kunthii</i> (β_{ik})	-2.143	4.533	<0.001	-0.008	1.341	0.18
<i>Plantago nivea</i>	Intercepto (β_{i0})	-1.399	19.386	<0.001	-2.605	28.035	<0.001
	<i>Richardia tricocca</i> (β_{ii})	-0.307	7.412	<0.001	-0.021	3.651	<0.001
	<i>Plantago nivea</i> (β_{ij})	0.742	12.056	<0.001	0.079	16.085	<0.001
	<i>Microchloa kunthii</i> (β_{ik})	-0.539	9.607	<0.001	-0.005	0.917	0.359
<i>Microchloa kunthii</i>	Intercepto (β_{i0})	-0.884	13.077	<0.001	-3.292	31.474	<0.001
	<i>Richardia tricocca</i> (β_{ii})	0.063	2.189	0.029	-0.015	2.78	0.005
	<i>Plantago nivea</i> (β_{ij})	0.012	0.337	0.736	0.013	3.016	0.003
	<i>Microchloa kunthii</i> (β_{ik})	1.395	15.909	<0.001	0.214	19.544	<0.001

En general, se observó que el número de semillas de la especie focal necesarias para que se forme un camino disminuyó linealmente a medida que se agregaron semillas de cualquier especie. (Figuras 4 A y B, 5 A y B, 6 A y B, 7 A y B, 8 A y B y 9 A y B). Este resultado se debe a que la estructura del modelo no permite que la disminución no sea lineal. Sin embargo, cuando se intentó ajustar una variante del

modelo en la que el cambio no fuese lineal, los resultados no eran biológicamente plausibles y la hessiana no fue positiva definida. Esto generalmente indica que el modelo no está bien especificado (Gill y King 2003), sugiriendo que el modelo adecuado es aquél en el que la disminución es lineal. La probabilidad de que una hormiga remueva una semilla en un periodo de dos horas aumentó de manera casi imperceptible con la presencia de semillas de la especie asociada, con las únicas excepciones de un ligero efecto negativo de *Richardia tricocca* y *Microchloa kunthii* sobre *Plantago nivea* (Figuras 6 C y D y 7 C y D respectivamente). Como resultado, la remoción total de semillas aumentó en consecuencia de la formación de caminos y no por la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas (Figuras 4 E y F, 5 E y F, 6 E y F, 7 E y F, 8 E y F y 9 E y F).

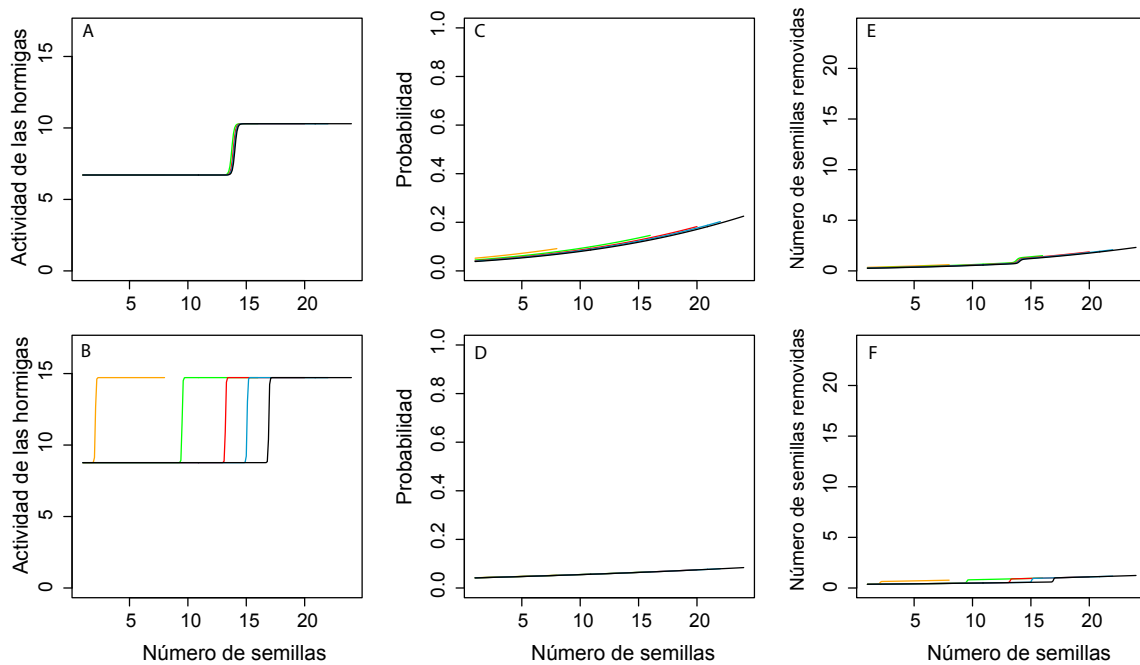


Figura 4. Efectos de *Plantago nivea* como especie asociada a *Richardia tricocca* en la actividad de las hormigas en diciembre (A) y en abril (B), la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas en diciembre (C) y en abril (D) y el número de semillas que las hormigas

remueven en un periodo de dos horas en diciembre (E) y en abril (F). En estas gráficas se fijaron los valores de la temperatura (21 °C), la distancia (5 m), la densidad de las especies asociadas (cero semillas) y la actividad previa de las hormigas (5). Las diferentes líneas de colores indican un aumento de 5 semillas de la especie asociada y una reducción en el mismo número de semillas de la especie focal partiendo en negro de 24 semillas de la especie focal y finalizando en amarillo con 20 semillas de la especie asociada y 4 de la focal.

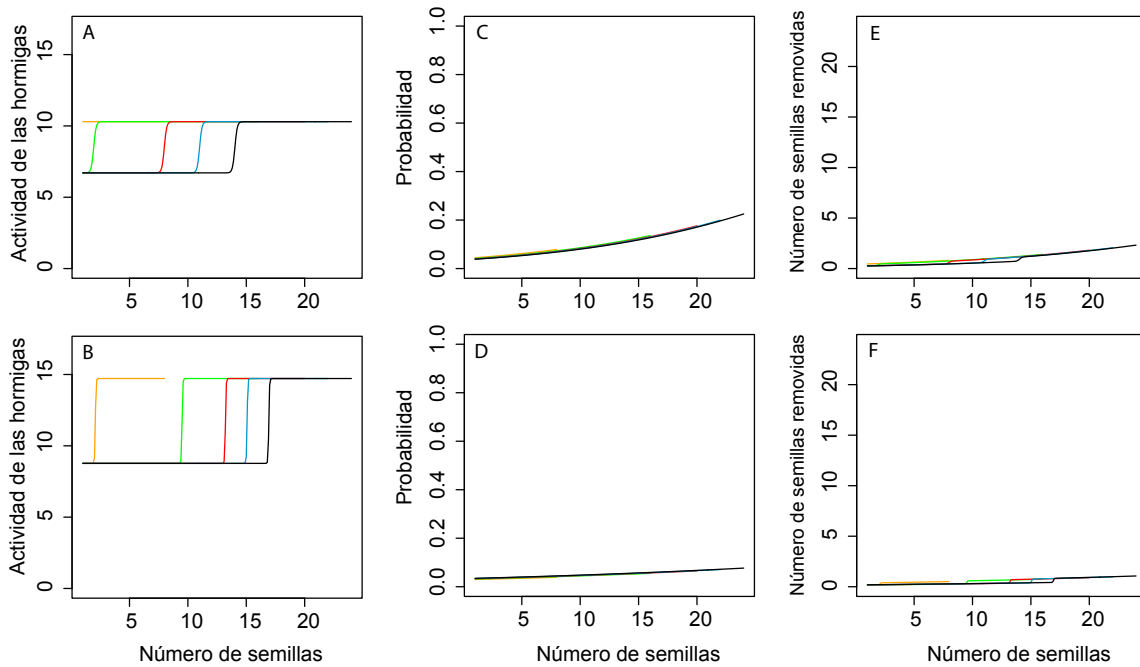


Figura 5. Efectos de *Microchloa kunthii* como especie asociada a *Richardia tricocca* en la actividad de las hormigas en diciembre (A) y en abril (B), la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas en diciembre (C) y en abril (D) y el número de semillas que las hormigas remueven en un periodo de dos horas en diciembre (E) y en abril (F). En estas gráficas se fijaron los valores de la temperatura (21 °C), la distancia (5 m), la densidad de las especies asociadas (cero semillas) y la actividad previa de las hormigas (5). Las diferentes líneas de colores indican un aumento de 5 semillas de la especie asociada y una reducción en el mismo número de semillas de la especie focal partiendo en negro de 24 semillas de la especie focal y finalizando en amarillo con 20 semillas de la especie asociada y 4 de la focal.

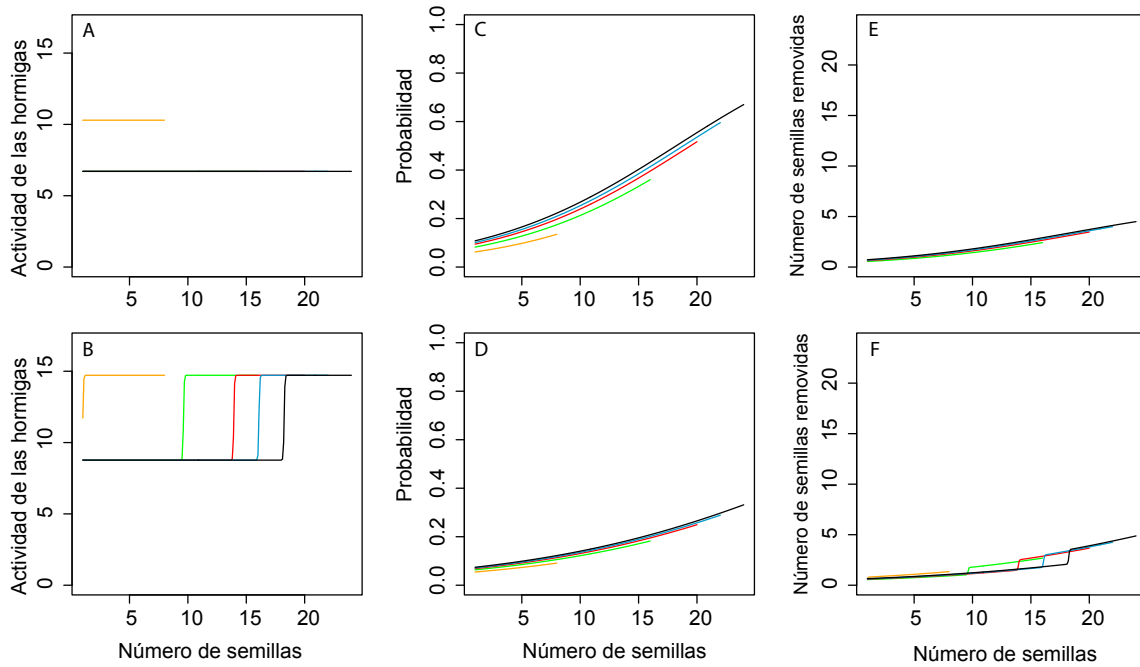


Figura 6. Efectos de *Richardia tricocca* como especie asociada a *Plantago nivea* en la actividad de las hormigas en diciembre (A) y en abril (B), la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas en diciembre (C) y en abril (D) y el número de semillas que las hormigas remueven en un periodo de dos horas en diciembre (E) y en abril (F). En estas gráficas se fijaron los valores de la temperatura (21 °C), la distancia (5 m), la densidad de las especies asociadas (cero semillas) y la actividad previa de las hormigas (5). Las diferentes líneas de colores indican un aumento de 5 semillas de la especie asociada y una reducción en el mismo número de semillas de la especie focal partiendo en negro de 24 semillas de la especie focal y finalizando en amarillo con 20 semillas de la especie asociada y 4 de la focal..

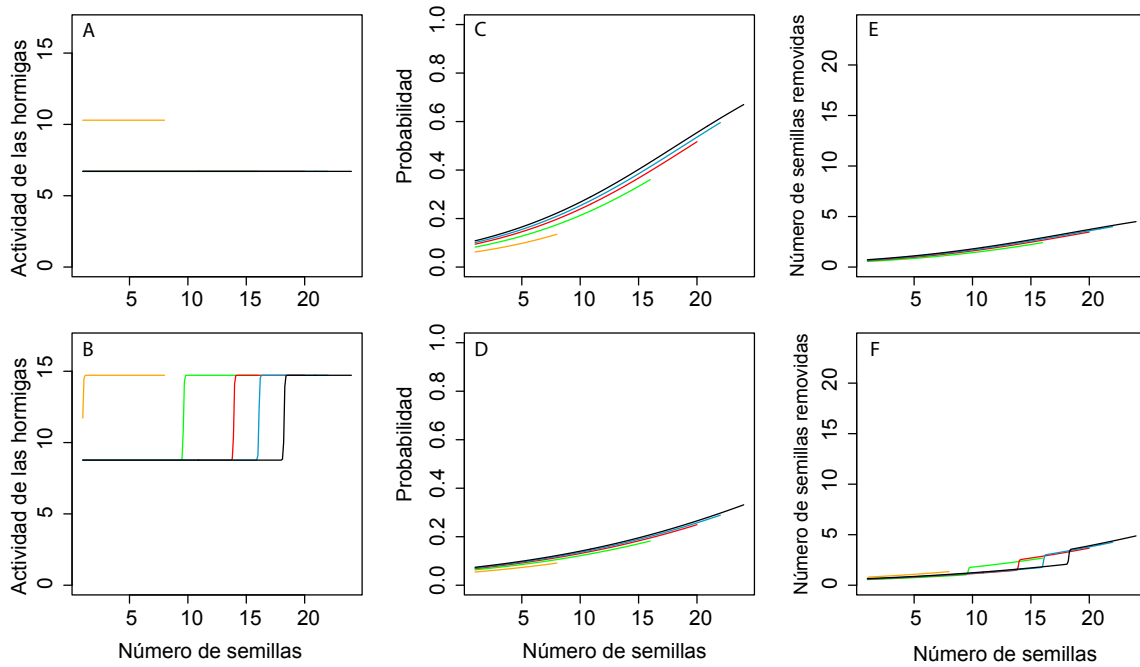


Figura 7. Efectos de *Microchloa kunthii* como especie asociada a *Plantago nivea* en la actividad de las hormigas en diciembre (A) y en abril (B), la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas en diciembre (C) y en abril (D) y el número de semillas que las hormigas remueven en un periodo de dos horas en diciembre (E) y en abril (F). En estas gráficas se fijaron los valores de la temperatura (21 °C), la distancia (5 m), la densidad de las especies asociadas (cero semillas) y la actividad previa de las hormigas (5). Las diferentes líneas de colores indican un aumento de 5 semillas de la especie asociada y una reducción en el mismo número de semillas de la especie focal partiendo en negro de 24 semillas de la especie focal y finalizando en amarillo con 20 semillas de la especie asociada y 4 de la focal..

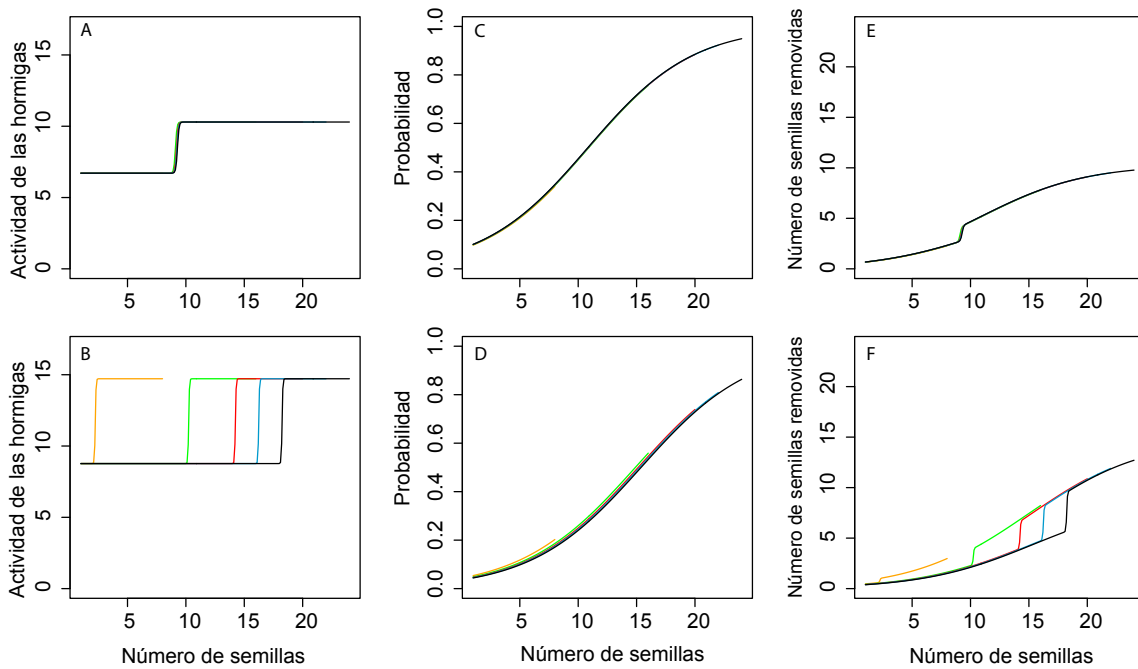


Figura 8. Efectos de *Plantago nivea* como especie asociada a *Microchloa* en la actividad de las hormigas en diciembre (A) y en abril (B), la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas en diciembre (C) y en abril (D) y el número de semillas que las hormigas remueven en un periodo de dos horas en diciembre (E) y en abril (F). En estas gráficas se fijaron los valores de la temperatura (21 °C), la distancia (5 m), la densidad de las especies asociadas (cero semillas) y la actividad previa de las hormigas (5). Las diferentes líneas de colores indican un aumento de 5 semillas de la especie asociada y una reducción en el mismo número de semillas de la especie focal partiendo en negro de 24 semillas de la especie focal y finalizando en amarillo con 20 semillas de la especie asociada y 4 de la focal..

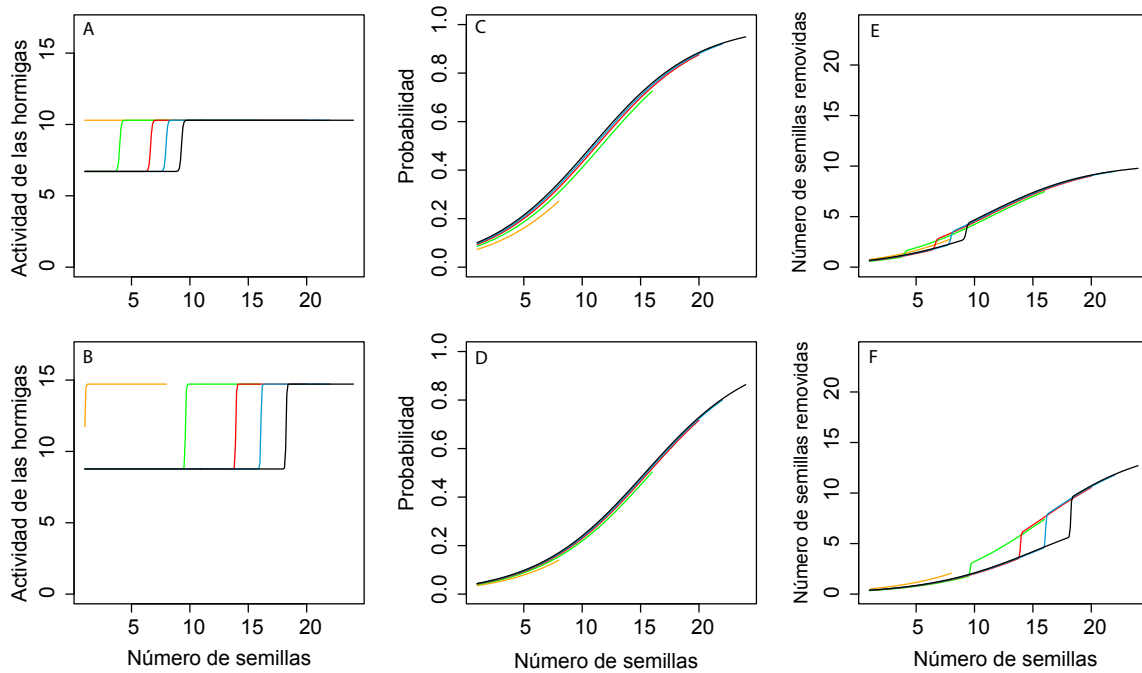


Figura 9. Efectos de *Richardia tricocca* como especie asociada a *Microchloa kunthii* en la actividad de las hormigas en diciembre (A) y en abril (B), la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla en un periodo de dos horas en diciembre (C) y en abril (D) y el número de semillas que las hormigas remueven en un periodo de dos horas en diciembre (E) y en abril (F). En estas gráficas se fijaron los valores de la temperatura (21 °C), la distancia (5 m), la densidad de las especies asociadas (cero semillas) y la actividad previa de las hormigas (5). Las diferentes líneas de colores indican un aumento de 5 semillas de la especie asociada y una reducción en el mismo número de semillas de la especie focal partiendo en negro de 24 semillas de la especie focal y finalizando en amarillo con 20 semillas de la especie asociada y 4 de la focal.

3.4 Efectos de la distancia de los parches de recursos a la entrada de hormigueros y la temperatura sobre la remoción de semillas

El efecto que tiene la distancia de los parches de recursos a la entrada de hormigueros en la remoción de semillas en los dos meses fue negativo y significativo (Tabla 2, Figura 10). En cuanto a la temperatura, el término cuadrático nos muestra que las hormigas tienen una temperatura óptima para el forrajeo (22.13° para diciembre y 22.76° para abril) y a medida que esta aumenta o disminuye, el forrajeo disminuye

(Figura 11). Los dos términos de temperatura fueron significativos en los modelos (Tabla 2)

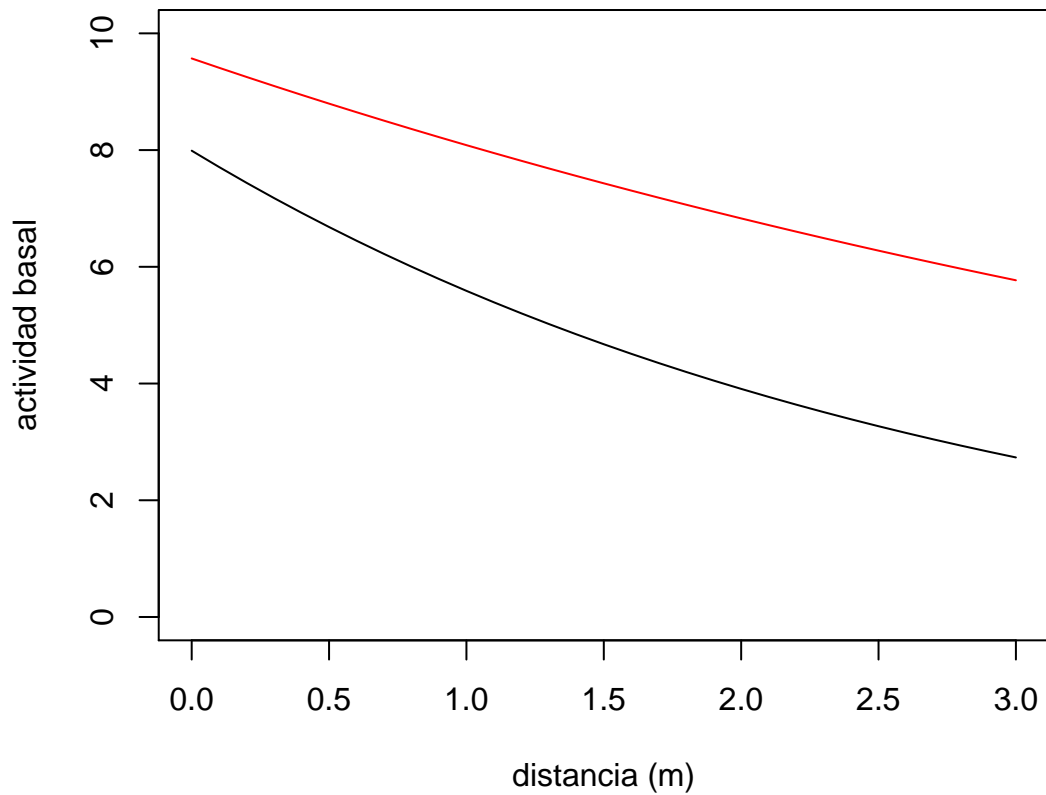


Figura 10. Efecto de la distancia de los parches de recursos a la entrada de hormigueros sobre la actividad basal de las hormigas. En rojo se encuentra el modelo ajustado a los datos de abril y en negro a los de diciembre. Las predicciones del modelo con estos datos fueron hechas con 20 °C

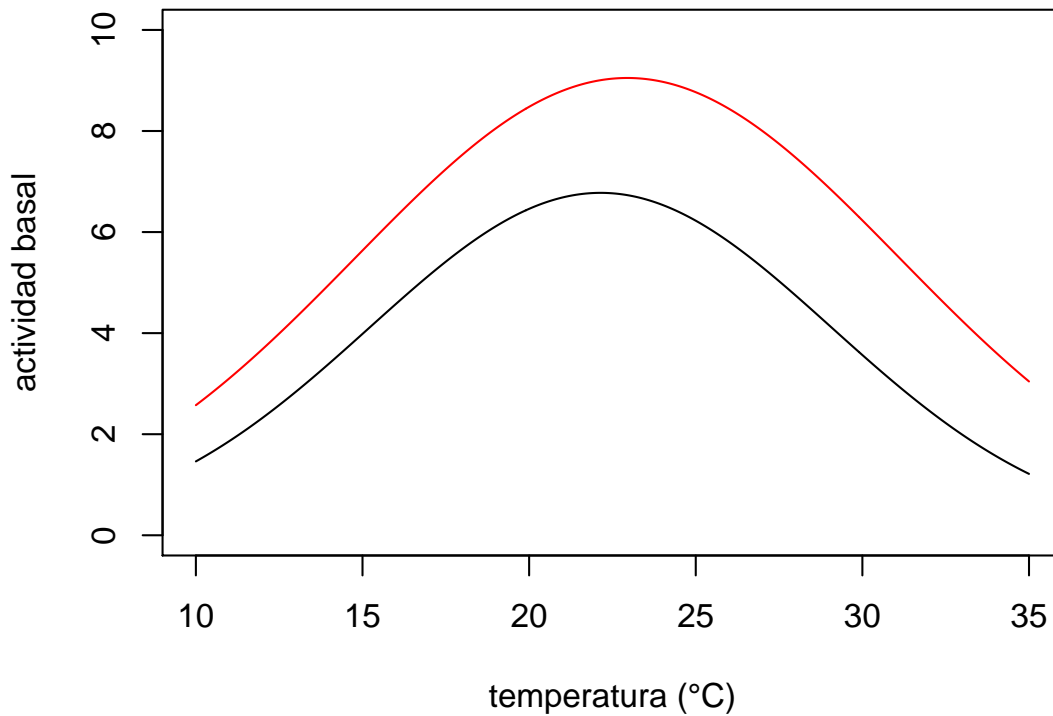


Figura 11. Efecto de la temperatura sobre la actividad basal de las hormigas. En rojo se encuentra el modelo ajustado a los datos de abril y en negro a los datos de diciembre. Las predicciones del modelo con estos datos fueron realizadas con una distancia de 0.5 m.

4. Discusión

Las hormigas mostraron preferencias por las semillas pequeñas y sin estructuras de dispersión. Se observaron cambios en las preferencias de las hormigas en diferentes épocas del año. Esto sugiere que existen limitaciones físicas que las hormigas tienen al transportar las semillas, y que la preferencia cambia con la disponibilidad o la necesidad de recursos a lo largo del tiempo. La densidad de semillas fue un factor importante que promueve la remoción de éstas, ya que promueve la formación de caminos organizados de hormigas y aumenta la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla. Sin embargo, las semillas de las especies acompañantes no tuvieron

ningún efecto sobre la probabilidad de remoción de semillas, lo que puede indicar que cada hormiga tiene una “imagen de búsqueda” e ignora las semillas hacia las cuales no está enfocada. Esto no parece impedir su reclutamiento a los caminos organizados, ya que las semillas de especies acompañantes sí tuvieron un efecto promoviendo su formación. Las diferencias entre meses indican una mayor selectividad en abril, cuando el hormiguero parece estar haciendo una mayor inversión en la búsqueda de semillas, por lo que quizá sólo los recursos más redituables pueden ser explotados.

4.1 Preferencias de las hormigas

La teoría del forrajeo óptimo propuesta por Pyke et al. (1977) señala que los depredadores deben preferir aquellos recursos que se obtengan con el menor gasto energético y ofrezcan la mayor recompensa. En este sentido, se ha mencionado que las hormigas tienen un impedimento alométrico en cuanto a los recursos que pueden forrajear (Judd 2006): las semillas que son muy grandes en relación al tamaño del insecto requieren un gasto energético demasiado grande. En este estudio se encontró que *Pheidole* prefiere remover semillas chicas que pueden ser más aptas para su tamaño. De igual manera, las semillas chicas que no aportan una gran recompensa por el esfuerzo invertido para los depredadores no deberían ser removidas. De esta manera, si se incluyeran semillas muy chicas en este estudio, tal vez podríamos observar un peso óptimo que las hormigas prefieren forrajear ya que estas semillas darían la mayor recompensa con el menor esfuerzo invertido. Un óptimo parecido se observó en abril alrededor de 2.5 mg, aunque puede ser resultado de una alta preferencia por *Plantago nivea* que no está relacionada con su peso sino más bien a su calidad nutricional u otros factores. Es importante mencionar que la calidad

nutricional de las semillas no fue medida y su tamaño se está usando como indicador de la calidad debido al supuesto de que las semillas más grandes desarrollan plantas más competitivas y resistentes al estrés que aquellas de semillas chicas (Dalling y Hubbell 2002). Esto se debe al hecho de que estas semillas poseen más recursos maternos (Dalling y Hubbell 2002)

Se ha propuesto que las características físicas de las semillas pueden reducir el beneficio energético en relación al gasto que implica el transporte de las semillas y la presencia de órganos de dispersión puede dificultar su transporte (Judd 2006). Las semillas con dichos órganos son menos preferidas que las que no los tienen, debido a que los ganchos, plumas u otras estructuras dificultan el transporte y aumentan el tiempo y la energía utilizada (Peters et al. 2003). Los resultados reportados en este estudio concuerdan con esta idea.

Las preferencias de alimentación de los granívoros pueden modificarse en el tiempo debido a los cambios en la disponibilidad de los recursos (Loke y Lee 2004, Judd 2006). En general, las preferencias de alimentación de las hormigas difieren en los meses en los que se realizaron los experimentos. El índice de Rodgers se calcula en función del tiempo en el cual las semillas fueron removidas, por lo que un mayor valor en abril indica que las semillas fueron removidas en un menor lapso de tiempo. Esto puede indicar que en dicho mes, las hormigas tienen una mayor necesidad de recursos. En el mes de abril, la disponibilidad de semillas en el sitio de estudio disminuye debido a que las semillas fueron dispersadas meses antes y consumidas en su mayoría. Durante abril las colonias de *Pheidole* se preparan para la época reproductiva, la cual ocurre de mayo-junio (obs. pers.) lo que implica un fuerte gasto

energético (Peeters y Mollet 2010). Ya que los recursos son escasos y la necesidad por ellos es alta, las hormigas deberían estar forrajeando con mayor intensidad, lo que parece está confirmado por los experimentos de densidad de semillas en donde la actividad de las hormigas es aproximadamente 50 % superior a la de diciembre. Otra posibilidad es que durante diciembre las hormigas se encuentran forrajeando las semillas disponibles de forma natural, lo que aumenta el tiempo requerido para que encuentren y remuevan las semillas en los experimentos.

Otros factores que afecta las preferencias de las hormigas son los requerimientos nutricionales de las colonias y los metabolitos secundarios de las semillas (Judd 2006). *Pheidole ceres* tiene cambios en su dieta en periodos de 25 a 30 días en respuesta a que las colonia requiere de diferentes recursos a lo largo del tiempo (Loke y Lee 2004). Como se mencionó anteriormente, desconozco el contenido nutricional de las semillas que se utilizaron en los experimentos aunque este podría afectar la preferencia de las hormigas dentro y entre los meses. Si bien, en términos generales, el índice de Rodgers es mayor en abril, esto no sucede en todas las especies con la misma intensidad. Esto se puede deber a la disponibilidad de las semillas de estas especies, a su contenido nutrimental o a los requerimientos de las colonias en estos meses. Un resultado peculiar es el caso de *Plantago nivea* cuyos índices de Rodgers aumentan fuertemente en abril. Al parecer, esto se debe a que en abril *P. nivea* genera caminos organizados de hormigas, mientras que en diciembre esto no sucede. *Plantago nivea* es una de las especies más abundantes en el pastizal por lo que supongo que en diciembre su disponibilidad es muy alta, y por ende para este mes las necesidades de nutrientes aportados por estas semillas posiblemente estén cubiertas.

4.2 Efecto de la densidad sobre la remoción de semillas

4.2.1 Efecto de la densidad de semillas de una especie sobre la remoción de semillas

En general, a medida que aumenta el número de semillas de una especie también lo hace la proporción de semillas que son removidas. Esto es el resultado de un aumento en la actividad a través de la formación de caminos organizados de hormigas y la probabilidad de que una hormiga que patrulle cerca del parche de recursos se lleve una semilla.

Se ha observado que una hormiga puede evaluar la cantidad de recursos que hay en un parche, y preferir los más ricos para el forrajeo pues así se reduce la energía que la colonia invierte en esta actividad (Ostoja et al. 2013). Los resultados de este estudio concuerdan con esto ya que la probabilidad de que una hormiga se lleve una semilla aumentó con la densidad del parche. En abril se observó que las hormigas fueron más exigentes en la evaluación de los parches de recursos, puesto que la probabilidad de remoción no aumentó sino hasta que la densidad fue más alta que en diciembre. De igual manera, la probabilidad de remover la especie con la menor preferencia (*Richardia*) se redujo sustancialmente. Elegir los mejores parches de recursos y minimizar la energía utilizada puede ser especialmente importante en épocas de escasez de semillas. Igualmente, se observó que las probabilidades de remoción de las tres especies utilizadas difieren entre sí y concuerdan con las preferencias observadas en los experimentos de cafetería, siendo *Microchloa* la especie con mayor preferencia y *Richardia* la más menospreciada.

Las decisiones individuales de las hormigas se ven reflejadas en el comportamiento colectivo a través del reclutamiento de otros individuos a caminos

organizados. Esto sucede cuando una hormiga deja un rastro de feromonas al volver al nido desde un parche de recursos (Dornhaus y Powell 2010). Las hormigas del género *Pheidole* emplean señales químicas para el reclutamiento y para guiar a las hormigas a sitios más prometedores para el forrajeo (Hölldobler y Möglich 1980). El rastro químico puede ser resultado de la decisión de una hormiga que evaluó la densidad del parche de recursos, lo que podría explicar por qué los caminos se forman hacia los sitios con más semillas. Sin embargo, la formación de caminos también depende del número de hormigas que hayan dejado feromonas en su recorrido, como lo demuestra el hecho de que mientras más semillas hubieran sido removidas (y por lo tanto más hormigas pudieran haber dejado un rastro) en el periodo de dos horas anterior a una observación, más fácil era la formación de caminos organizados. Un parche con pocas semillas no formaría caminos ya que pocas hormigas lo recorrerían antes de que se acabara el recurso.

Por otra parte, el hecho de que la formación de caminos sea diferencial entre las tres especies utilizadas en el experimento nos estaría sugiriendo que este género de hormigas tienen una clara preferencia por ciertas especies (Figura 1, E y F). Con la excepción de *Plantago* en diciembre, conforme mayor es la preferencia por una especie menor fue la cantidad de semillas necesarias para formar un camino. Como se observó en términos de la probabilidad de remoción, se observó que en abril eran necesarias más semillas para iniciar la formación de caminos que en diciembre. Esto indica que las hormigas fueron más selectivas en cuanto a los parches en el mes en el que las semillas eran más escasas. Esta mayor selectividad por parte de las hormigas contradice lo que está propuesto en la teoría del forrajeo óptimo postulada por Pyke

et al. (1976) en donde a menor densidad de recursos menor selectividad por estos. Este resultado puede deberse a cambios en la dieta de las hormigas, es decir, modificaciones en los requerimientos nutricionales ya sea de manera individual o colectiva.

Un resultado interesante es que los parámetros del modelo ajustado indican que el número máximo de hormigas que se reclutaban a un camino era relativamente pequeño (máximo 15 hormigas). Esto puede ser un artefacto del método, pues los datos de remoción de semillas no pueden reflejar lo que sucede si el número de hormigas que llegan a un parche es muy superior al de las semillas que hay en este. Sin embargo, la asignación de un número relativamente pequeño de hormigas a un mismo camino puede ser una estrategia adecuada si es más redituable explotar varios parches simultáneamente.

4.2.2 Efecto de las especies acompañantes sobre la remoción de semillas de una especie focal

En términos de la probabilidad de remoción, el efecto de las especies asociadas sobre las focales fue muy pequeño. Esto podría estar sugerir una especie de “imagen de búsqueda”. Se ha documentado que las hormigas pueden tener un tipo de imagen de búsqueda química, pues los individuos consumen aquello que le hace falta fisiológicamente (Nickel y Deal 1972, Carroll y Janzen 1973, Judd 2006). De ser así, una hormiga que está buscando un recurso en particular ignoraría las semillas que no lo proveen, y, a pesar de que las semillas de otras especies se encuentren disponibles, la probabilidad de que remueva las semillas que cubren sus necesidades no cambiaría.

Sería de esperarse que cuando hay semillas de diferentes especies en un parche, la probabilidad de remoción de la menos preferida disminuyera ya que la hormiga se llevaría una semilla de la otra especie. Sin embargo, sucedió lo contrario: *Richardia*, la especie más menospreciada, fue la que redujo más fuertemente la probabilidad de remoción de las especies preferidas *Microchloa* y *Plantago*. Según se observó, cuando una hormiga se encuentra con una semilla de una especie poco preferida, pierde mucho tiempo manipulándola aunque termine por descartarla, lo que probablemente reduce la probabilidad de que se lleve las semillas de otras especies. Esta explicación parece tener más apoyo que aquella dada por el *switching*.

A diferencia de lo que sucede en términos de las probabilidades de remoción, la actividad de las hormigas sí se vio afectada por las especies asociadas: estas promovieron la formación de caminos, aumentando la remoción de la especie focal aun cuando esta se encontraba en una densidad pequeña. Es importante notar que el modelo matemático que se desarrolló para describir la actividad de las hormigas obliga a que el efecto que tienen las especies asociadas sobre las focales sea aditivo, es decir, el número de semillas de la especie focal requerido para la formación de caminos organizados se reduce en una cantidad constante por cada semilla que se añade de la especie asociada. Dicha cantidad necesariamente es mayor para aquellas especies asociadas en las cuales se requiere de menos semillas para formar caminos, por lo que la forma específica de la interacción entre especies de semillas no puede estudiarse en detalle. Los modelos en los que se relajó este supuesto no pudieron ser ajustados al generarse problemas de convergencia. Este resultado, a pesar de lo

mencionado anteriormente, indica que las hormigas forrajean de manera colectiva aquellos parches con densidades altas.

La presencia de especies asociadas provocó que el número de semillas removidas de la especie focal casi se duplicara en la mayoría de los casos, especialmente cuando la especie focal estaba en bajas densidades. Ya que la probabilidad de remoción no cambió en presencia de especies asociadas, dicho incremento es solamente producto de la actividad de las hormigas. Cuando la especie focal se encuentra en altas densidades, los caminos organizados se forman independientemente de la densidad de la especie asociada, por lo que ésta ya no tiene ningún efecto sobre la remoción.

4.3 Efecto de la distancia y la temperatura sobre la remoción de semillas

Los resultados mostraron que la distancia a la que se encuentren los hormigueros de los parches de recursos tuvo un efecto negativo sobre la remoción de semillas de todas las especies. Es importante notar que este efecto concuerda con la teoría del forrajeo central propuesta por Orians y Pearson (1979). Esta teoría propone que las hormigas forrajean solamente en un radio definido tomando como centro la entrada a su hormiguero. De esta manera, a medida que nos alejamos del centro del círculo de forrajeo, el área aumenta y se produce un efecto de disgregación por parte de las hormigas, lo cual se traduce en menor remoción para las semillas.

Cuando las semillas son escasas, es decir, en abril, las hormigas parecen estar forrajeando a mayores distancias que en diciembre, cuando el recurso está en su máxima abundancia. De acuerdo con el modelo, en diciembre la actividad de las hormigas en los hormigueros se reduce a la mitad a una distancia de 1.94 m, mientras

que en abril la actividad se reduce a la mitad a una distancia de 4.11 m. Este resultado es lógico si consideramos que cuando el recurso es escaso es necesario viajar distancias mayores para encontrarlo.

Las hormigas tienen una temperatura óptima en la cual pueden forrajear más y a medida que esta temperatura disminuye o aumenta, disminuye forrajeo (Taylor 1977, Traniello et al. 1984). Esto se debe principalmente al hecho de que estos animales son organismos poiquiloterms (Lima y Anthonialli-Junior 2013), es decir, las hormigas dependen de la temperatura ambiental para mantenerse activas o no tener comportamientos erráticos. De esta manera, la temperatura óptima es esencial para que la remoción máxima ocurra. En este estudio se registró que dicha temperatura óptima es de aproximadamente 21 °C en ambos meses en los que se realizaron los experimentos, lo que indica que no existe una aclimatación en estas hormigas. Por el contrario, las hormigas modifican las horas en las que se encuentran más activas manteniendo la misma temperatura óptima: en diciembre se encuentran más activas a media mañana y a media tarde, mientras que en abril se vuelven crepusculares y permanecen activas durante las primeras horas de la noche.

5. Conclusiones

El forrajeo de *Pheidole* spp. parece estar orientado a la obtención de la mayor cantidad de recursos por el menor gasto energético, tal como lo indica la teoría del forrajeo óptimo (Pyke et al. 1976). Esto se puede ver ya que las hormigas prefieren semillas pequeñas y fáciles de transportar, que se encuentren en altas densidades y cerca del hormiguero. Durante la época en que escasean los recursos la actividad de las

hormigas se incrementa considerablemente y las distancias que viajan se duplican. Durante este periodo las hormigas se vuelven aún más selectivas, ignorando las especies por las que tienen una menor preferencia, o los parches de baja densidad, tanto en términos de la probabilidad de remoción como de la formación de caminos organizados. Esto último difiere de lo propuesto por Pyke et al. (1977) y podría suceder debido a las necesidades individuales de las hormigas o de la colonia entera. Todo esto sugiere que en abril hay una mayor inversión energética en la búsqueda de los recursos, lo que hace que sólo sea redituable forrajear aquellas semillas y parches de mayor calidad.

La conducta de *Pheidole* puede tener consecuencias importantes para la comunidad vegetal. Por un lado, los parches de alta densidad de plantas de una especie, donde es probable que haya una alta densidad de semillas, son más atractivos para las hormigas. Esto puede actuar como un mecanismo densodependiente en la regulación de las poblaciones de plantas, especialmente de aquellas por las cuales las hormigas tienen una mayor preferencia. Este tipo de mecanismos, que comprenden los efectos Janzen-Connell (Petermann et al. 2008) pueden promover la coexistencia de especies de plantas, impidiendo que una especie se vuelva dominante localmente (Chesson 2000). La presencia de especies asociadas puede inducir la formación de caminos aun cuando una especie esté en bajas densidades. Esto hace que la regulación poblacional sea muy compleja, pues la remoción de semillas puede ser alta aun cuando la densidad es baja si en el vecindario hay plantas de otras especies en grandes cantidades. Este impacto negativo de una especie sobre la otra mediado por los depredadores se conoce como competencia aparente (Holt 1977, 1984), y

potencialmente podría impedir la coexistencia de diferentes especies de plantas (Chesson 2000). Es necesario conocer más acerca de la distribución de las semillas en el espacio para entender en detalle cómo es que las hormigas pueden promover o reducir la diversidad vegetal en la comunidad.

Bibliografía

- Abrams, P. y Matsuda, H. 2004. Consequences of behavioral dynamics for the population dynamics of predator-prey systems with switching. *Popul. Ecol.* 46: 13–25.
- Boulay, R., Fedriani, J.M., Manzaneda, a J. y Cerdá, X. 2005. Indirect effects of alternative food resources in an ant-plant interaction. *Oecologia* 144: 72–9.
- Brown, M. J. F. y Gordon, D. M. 2000. How resources and encounters affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 195–203.
- Brown, J., Reichman, O. y Davidson, D. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 201–227.
- C.R. Carroll y Janzen, D. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231–257.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343–366.
- Cruz-Cisneros, R. y Rzesowski J., 1980. Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, (México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México.* 22: 19–84

- Dalling, J. and Hubbell, S. 2002. Seed size , growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. - *J. Ecol.* 99:557–568.
- Davidson D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 725-735
- Dornhaus, A. y Powell, P. 2010, Foraging and Defence Strategies. en *Ant Ecology*. Eds. Lach, L., Parr, C., y Abbott, K.. Oxford University Press. pp 159-162
- Fournier, D.A., Skaug, H.J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N., Nielsen, A. & Sibert, J. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* 27:233-249.
- García-Meza, D., y Martorell, C., 2015. A trade off in the absolute magnitudes of seed and microsite limitations and their effects on population regulation. *Oikos*. 125: 308-314
- Gordon, D. 1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. - *Am. Nat.* 138: 379–411.
- Jeff Gill y Gary King. 2003. “Numerical issues involved in inverting hessian matrices.” en *Numerical Issues in Statistical Computing for the Social Scientist*. Eds. Micah Altman y Michael P. McDonald, pp 143-176.
- Herrera CM, Pellmyr O. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford, UK: Blackwell Publishing. 313 p.
- Hölldobler, B. y Möglich, M. 1980. The foraging system of *Pheidole militicida* (Hymenoptera: Formicidae). - *Insectes Soc.* 27: 237–264.

- Hölldobler, B. y Wilson, E. O. (1990). The ants. Harvard University Press.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. - *Theor. Popul. Biol.* 12: 197–129.
- Holt, R. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. - *Am. Nat.* 124: 377–406.
- Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. - *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1: 32–46.
- Hulme, P. E. y Benkman, C. W. 2002. Granivory. en *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Eds. Herrera, C. M. and Pellmyr, O. Blackwell Publishing, pp. 132–154.
- Judd, T. M. 2006. Relationship between food stores and foraging behavior of pheidoleceres (Hymenoptera: Formicidae). - *Ann. Entomol. Soc. Am.* 99: 398–406.
- Krebs, C. 1999. *Ecological methodology*. - Addison-Wesley Educational Publishers, Inc.
- Lach, L., Parr, C., y Abbott, K., 2010. *Ant ecology*. Oxford University Press.
- Loke, P. Y. y Lee, C. Y. 2004. Foraging behavior of field populations of the big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae). - *Sociobiology* 43: 211–219.
- Nickle, D. A., Deal, T. M. 1972. Observations on the foraging behavior of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Fla. Entomol.* 55:65, 66.
- Li, L., Peng, H., Kurths, J., Yang, Y. y Schellnhuber, H.J. 2014. Chaos-order transition in foraging behavior of ants. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111: 8392–7.
- Lima, L. D., y Antonialli-Junior, W. F., 2013. Foraging strategies of the ant *Ectatomma vizottoi* (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de*

- Entomologia, 57:392-396.
- Orians, G. H., y Pearson, N. E., 1979. On the theory of central place foraging. Analysis of ecological systems. Ohio State University Press, Columbus, 155-177.
- Ostoja, S.M., Schupp, E.W. y Klinger, R. 2013. Seed harvesting by a generalist consumer is context-dependent: Interactive effects across multiple spatial scales. - *Oikos* 122: 563–574.
- Petermann, J.S., Fergus, A.J.F., Turnbull, L.A., Schmid, B. y Petermann, S. 2008. Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. - *Ecology* 89: 2399–2406.
- Peeter C. y Mollet M. 2010, Colonial reproduction and life Histories. en *Ant Ecology*. Eds. Lach, L., Parr, C., y Abbott, K.. Oxford University Press. pp 159-162
- Peters, M., Oberrath, R. y Böhning-Gaese, K. 2003. Seed dispersal by ants: are seed preferences influenced by foraging strategies or historical constraints? *Ecol. Plants* 198: 413–420.
- Porter, S. y Tschinkel, W. 1987. Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): effects of weather and season. - *Environ. Entomol.* in press.
- Portha, S. 2002. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. - *Behav. Ecol.* 13: 776–781.
- Pyke, G. H., Pulliam, H.R., Charnov, E. L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly review of Biology*, 137-154.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Rissing, S. W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. - *Oecologia* 68: 231–234.
- Rob Carnell, 2012. lhs: Latin hypercube samples. R package version 0.10.
<https://CRAN.R-project.org/package=lhs>
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. - *Am. J. Bot.* 82: 399.
- Stein, M. 2016. Large sample properties of simulations using latin hypercube sampling. 29: 143–151.
- Taylor, F. 1977. Foraging behavior of ants: Experiments with two species of myrmecine ants. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 147–167.
- Traniello, J., Fujita, M. y Bowen, R. 1984. Ant foraging behavior: ambient temperature influences prey selection. - *Behav. Ecol.* 15: 65–68.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P. et al. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29(3):299-307.
- Villarreal-Barajas, T. y Martorell, C. 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. - *J. Veg. Sci.*: 1027–1040.
- Wilby, A. y Shachak, M. 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. - *Oecologia* 125: 495–503.

Zepeda, V. 2013. Efecto del tamaño de semilla y las interacciones interespecíficas sobre el establecimiento en un pastizal semiárido. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 46 pp.

Apéndice I

En este apéndice se muestran las características de las semillas y de las especies que fueron utilizadas en todos los experimentos descritos en el texto principal (Tabla 1).

Tabla 1. Características de las especies y sus semillas utilizadas en los diferentes experimentos.

Especie	Clave	Familia	Ciclo de vida	Peso de las semillas (mg)	Presencia de estructuras de dispersión
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S. Watson	Bou cho	Poaceae	Perene	0.4	Glumas
<i>Crusea diversifolia</i> (Kunth) W.R. Anderson	Cru div	Rubiaceae	Anual	0.6	-
<i>Heterosperma pinnatum</i> Cav	Het pin	Asteraceae	Anual	1	Ganchos
<i>Ipomoea capillacea</i> (Kunth) G. Don	Ipo cap	Convolvulaceae	Perene	7.3	-
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	Mic kun	Poaceae	Perene	0.1	-
<i>Plantago nivea</i> Kunth	Pla niv	Plantaginaceae	Anual	1.8	-
<i>Richardia tricocca</i> (Torr. & A. Gray) Standl.	Ric tri	Rubiaceae	Perene	1	-
<i>Tagetes micrantha</i> Cav.	Tag mic	Asteraceae	Anual	0.3	Vilano
<i>Thymophylla aurantiaca</i> (Brandege) Rydb.	Thy aur	Asteraceae	Anual	0.1	Vilano
<i>Tripogandra purpurascens</i> (S. Schauer) Handlos	Tri pur	Comelinaceae	Anual	0.9	-
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L.	Zin per	Asteraceae	Anual	4.7	Lígula