

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTO DE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL DE UN  
ABANICO ALUVIAL SOBRE LA COMUNIDAD DE HORMIGAS EN  
COXCATLÁN, PUEBLA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

LETICIA RÍOS CASANOVA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALENTE BANUET

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2005



M347054



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.



Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Leticia Ríos Casanova

FECHA: 16 agosto 2005

FIRMA: Leticia Ríos Casanova

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de marzo del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna RÍOS CASANOVA LETICIA con número de cuenta 84392543 y número de expediente 3951104, con la tesis titulada: "Efecto de la Heterogeneidad Ambiental de un Abanico Aluvial sobre la comunidad de Hormigas en Coxcatlán, Puebla", bajo la dirección del Dr. Alfonso Valiente Banuet.

Presidente:	Dr. Zenón Cano Santana
Vocal:	Dr. Víctor Rico-Gray
Vocal:	Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark
Vocal:	Dra. Rosario Gabriela Castaño Meneses
Secretario:	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Suplente:	Dr. Ricardo Ayala Barajas
Suplente:	Dr. Héctor Arita Watanabe

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 30 de junio del 2005.

  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Se reconoce a las siguientes instituciones por los apoyos otorgados durante la realización de este trabajo:

- CONACYT (beca para estudios de doctorado)
- DGEP (beca complementaria)
- Instituto de Ecología, UNAM (beca para término de tesis)
- IDEA WILD (apoyo para trabajo de campo)
- DGAPA proyecto IN-208301 (financiamiento para la realización de la tesis)

Así como a los miembros del Comité Tutorial:

- Dr. Alfonso Valiente Banuet (Tutor principal)
- Dr. Héctor Arita Watanabe
- Dr. Victor Rico Gray

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Dr. Alfonso Valiente Banuet por haber sido mi tutor principal y por haberme apoyado económicamente para llevar a cabo el trabajo de campo. Igualmente al Dr. Victor Rico Gray y Dr. Héctor Arita Watanabe por haber sido miembros de mi comité tutorial y ayudarme cada semestre. A los doctores Victor Rico, Zenón Cano, José Palacios, Ken Oyama y Manuel Balcazar por haber sido miembros del jurado del examen de candidatura que tanto me hizo sufrir pero que tanto me sirvió.

Muchas gracias también a los doctores Gabriela Castaño Meneses, Zenón Cano Santana, Ignacio Castellanos Sturemark y Ricardo Ayala Barajas por haber revisado mi tesis y haberme hecho comentarios y correcciones.

Especialmente quiero agradecerles al Dr. Philip Ward y a Roy Snelling por haberme entrenado en la preparación y determinación de hormigas, así como por haberme dado permiso de utilizar su equipo y sus colecciones, pero particularmente por haber sido tan amables y haberme apoyado y animado para seguir adelante en un momento clave del desarrollo de mi proyecto. Por la misma última razón les agradezco mucho a Héctor Godínez, a April Boulton y a Victor Rico. A Brian Fisher y a la Fundación Wilson también les agradezco que me hayan apoyado con la beca que me permitió asistir al Ant Course 2001 que fue una de las experiencias más interesantes y útiles durante el posgrado.

Les estoy muy agradecida a Héctor Godínez, Leonor Cevallos, Adolfo Vital, Javier Medina, Tamara Osorno, Amelia Cornejo, Carmen Ortega y a Pablo Ortega por haberme acompañado y ayudado en el trabajo de campo. Así mismo a IDEA WILD por haberme apoyado económicamente para este fin.

Quiero agradecerle muy especialmente a Leonor Cevallos Meráz por haberme ayudado a separar las semillas de las muestras de suelo. Sin su ayuda seguramente este trabajo no lo hubiéramos terminado en tan poco tiempo y yo no me hubiera divertido tanto.

A Ana Mendoza le estoy agradecida por haberme prestado su microscopio y su laboratorio en las primeras etapas de mi trabajo. También a Rodolfo Dirzo, Carolina Espinosa, Lilia Espinosa Sánchez y Lolita Rodríguez les estoy eternamente agradecida por haberme ayudado en asuntos muy importantes para llevar a término el posgrado. De la misma manera les agradezco a Lupita y a Jorge de la biblioteca del Instituto de Ecología.

También muchas gracias a mis compañeras y amigas Mónica Pérez Villafañá, Radika Bhaskar y Alicia Callejas.

También quiero agradecerles a mis papás, a mis hermanas Sylvia, Norma y Marcela porque siempre me han apoyado en todo y al "grupo España" porque hacen todo más divertido.

Finalmente le agradezco a Chanito por TODO lo que él ya sabe.

## CONTENIDO

Resumen / Abstract

Capítulo I.           Introducción general

Capítulo II.           Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera:  
Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de  
México.

Capítulo III.          Diversity patterns of ants along an alluvial fan in the Tehuacán  
Valley, Mexico

Capítulo IV.          Seed selectivity by a harvester ant in a soil chronosequence in  
the Tehuacán Valley, Mexico.

Capítulo V.          Discusión general y conclusiones

## RESUMEN

En este estudio se analizaron diferentes aspectos de la comunidad de hormigas que habita en un abanico aluvial ubicado en el Valle de Tehuacán. Los capítulos integran el conocimiento de la riqueza de especies del Valle, un análisis de los efectos que la heterogeneidad de los tipos de suelo y vegetación del abanico pueden tener sobre la distribución y diversidad de las hormigas, así como sobre la disponibilidad y uso de recursos utilizados por la especie *Pogonomyrmex barbatus*, una hormiga dominante en esta comunidad. Las hipótesis están basadas en que las zonas áridas y semiáridas presentan características que imponen condiciones adversas a organismos de talla pequeña como las hormigas. Sin embargo, en estas zonas existen sitios en donde la interacción suelo-vegetación crea condiciones de humedad y temperatura que permiten el desarrollo de aquellas especies altamente vulnerables al efecto de las condiciones extremas. Igualmente, existen sitios con una alta productividad primaria y una mayor complejidad en su estructura vertical de la vegetación, en los que se crea una amplia diversidad de nichos que pueden ser explotados por un mayor número de especies pertenecientes a diferentes gremios tróficos. Por esta razón, conocer los efectos que los tipos de suelo y la vegetación existentes en un abanico aluvial pueden tener sobre la distribución, abundancia y riqueza de hormigas, así como en la disponibilidad y uso de sus recursos, fueron los objetivos generales de esta tesis. Para cumplir con ellos; se estudió la cronosecuencia edáfica de un abanico aluvial en Coxcatlá, Valle de Tehuacán, Puebla. Éste se caracteriza por presentar un gradiente de tipos de suelo y de vegetación comprendiendo superficies jóvenes con suelos húmedos y vegetación con una estructura vertical compleja, así como superficies antiguas con suelos secos y

una estructura vertical de la vegetación más sencilla. Al estudiar la riqueza de especies de hormigas de este abanico, así como la situación de la mirmecofauna del Valle de Tehuacán con respecto a otros desiertos mexicanos, se encontró que el Valle de Tehuacán tiene una alta riqueza (35), no obstante su área relativamente pequeña. También se encontró que las especies de hormigas del Valle de Tehuacán son similares a aquellas que habitan en el Desierto Sonorense, ya que ambas zonas comparten especies y géneros característicos de zonas áridas y neotropicales. Al estudiar los efectos del suelo y la estructura de la vegetación sobre la riqueza, abundancia y distribución de las hormigas del mismo abanico, se encontró que las superficies aluviales que tienen suelos arenosos y una estructura de la vegetación más compleja, tuvieron riquezas específicas mayores, pero una diversidad y equitabilidad bajas, las cuales se debieron a la presencia de la especie *Pogonomyrmex barbatus* que es numéricamente dominante en estos sitios. El estudio del efecto que la variación espacial y temporal de recursos tiene sobre la selectividad de recursos alimentarios llevados a cabo por la hormiga dominante *P. barbatus*, indicó que la selectividad varía entre superficies aluviales y entre estaciones del año. Sin embargo, la selectividad no estuvo relacionada con la abundancia de semillas disponibles en el campo, sugiriendo que los otros recursos llevados al nido, que no son semillas, pueden estar desempeñando un papel importante como recursos alimentarios para esta especie. A partir de este trabajo se concluyó que la heterogeneidad de un abanico aluvial puede afectar principalmente la abundancia de las especies dominantes lo cual tiene efectos directos sobre la distribución y diversidad de las comunidades de hormigas. Igualmente, dicha heterogeneidad tiene efectos a nivel específico los cuales se ven modificados principalmente debido a variaciones temporales del entorno biótico y abiótico.



## ABSTRACT

This work analyzes different aspects of the ant community inhabiting an alluvial fan in the Tehuacán Valley. The chapters are focused on the knowledge of the species richness of the Valley, an analysis of the effects that soil and vegetation heterogeneity of the alluvia fan has on the distribution and diversity of ants, as well as on the availability and use of resources by the harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*, a dominant species of this community. The hypotheses are based on the fact that arid zones have characteristics that impose harsh conditions to small size organisms. However, in these places there are sites where the interaction between soil and vegetation create conditions that allow the development of species highly vulnerable to harsh conditions such as ants. There are also sites with high primary production and with a more complex vegetation structure where there is a wide diversity of niches that can be used by a high number of species of different feeding guilds. For this reason, the main aims of this work were to know the effects that soil and vegetation have on the distribution, abundance and species richness of ants, as well as on the availability and use of their resources.

To accomplish this goal, we studied a soil chronosequence in Coxcatlán, Tehuacán Valley, in the Mexican state of Puebla. This fan is characterized by the presence of surfaces that differ in age of origin and therefore in their soil and vegetation types. Young surfaces have humid soils and a complex vegetation structure, whereas old surfaces have dry soils and a simple vegetation structure. When species richness of the Tehuacán Valley was studied and compared with the richness of other Mexican arid zones, we found that the Tehuacán Valley has high species richness (35) instead of its small surface area. It was also found that the species of the Tehuacán Valley are similar

to those inhabiting the Sonoran Desert since both zones share species of arid and neotropical affinity. Through the study of the effects of soils and vegetation structure on species richness abundance and distribution of ants in the alluvial fan, we found that those alluvial surfaces with sandy soils and more complex vegetation structure, had more ant species but a diversity and evenness lower than non-sandy surfaces, as a consequence of the high abundance of the harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*.

The effect of spatial and temporal variation on resources selectivity by the ant *P. barbatus*, showed that this ant selected different resources among alluvial surfaces and along different season of the year. However, this selectivity was not related to seed availability suggesting that non-seed items are important resources to this species. From this work we can conclude that the heterogeneity of the alluvial fan studied affect the abundance of some dominant species affecting the composition, distribution and diversity of ant communities. In the same way, such heterogeneity has effects at specific level which are modified according to temporal changes in the abiotic and biotic environment.

CAPÍTULO I  
INTRODUCCIÓN GENERAL

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las hormigas se encuentran entre los animales más importantes de las zonas áridas y semiáridas de todo el mundo (Hölldobler y Wilson, 1990), su importancia radica en la gran diversidad que presentan (MacKay, 1991; Whitford, 2002), las interacciones biológicas que establecen con otros animales y plantas (Hölldobler y Wilson, 1990; Inouye, 1991; Samson *et al.*, 1992; MacMahon *et al.*, 2000; Wilby y Shachak, 2000) y los efectos que producen en el suelo (Gile, 1965; Whitford y DiMarco, 1995; MacMahon *et al.*, 2000).

La región árida con la mayor riqueza específica reportada hasta el momento es Australia con alrededor de 150 especies por hectárea, mientras que en Norteamérica la región con la mayor riqueza es Deep Canyon, en el desierto de California con 59 especies en total (Polis, 1991). Esta alta riqueza específica favorece las interacciones con otros organismos presentes en estos ecosistemas. Así por ejemplo, las hormigas pueden establecer interacciones positivas como la dispersión de las semillas y la protección de las plantas (Beattie, 1985; Oliveira *et al.*, 1999) o bien, interacciones negativas como la herbivoría y la granivoría (Andersen, 1991; Zavala *et al.*, 2000). De hecho, se ha señalado que algunas de estas interacciones son relevantes para la estructuración y dinámica de las comunidades de plantas de las zonas áridas y semiáridas. Así, en los desiertos de Australia y Norteamérica, las hormigas granívoras pueden remover hasta el 10-20% del total de semillas producidas por las plantas anuales, afectando su distribución y abundancia (MacKay, 1991; Inouye, 1991; Samson *et al.*, 1992; Wilby y Shachak, 2000).

La presencia de las hormigas también puede afectar las características físicas y químicas del suelo, ya que durante la construcción de los nidos se incrementa la

ventilación y el drenaje debido a la formación de cámaras y galerías (Gile, 1965; Folgarait, 1998). De manera similar, la presencia de los nidos y la actividad de las hormigas pueden incrementar la concentración de algunos nutrientes como el nitrógeno, el fósforo y el potasio (Carlson y Whitford, 1991; Whitford y Di Marco, 1995).

Actualmente, existe una gran cantidad de información relacionada con diversos aspectos biológicos y ecológicos de las hormigas en distintas regiones áridas del mundo como Norteamérica (Davidson, 1977; Andersen, 1997; Sanders y Gordon, 2003), Australia (Morton y Davidson, 1988; Andersen, 1997), África (Marsh, 1986) y Europa (Cerdá *et al.*, 1998; Retana y Cerdá, 2000). Sin embargo, el conocimiento de las comunidades de hormigas en México es aun escaso a pesar de que las zonas áridas ocupan alrededor del 60% del territorio nacional y presentan una gran diversidad biológica (Rzedowski, 1973; Dávila *et al.*, 2002).

El estudio de las comunidades de hormigas de zonas áridas y semiáridas es fundamental para conocer los factores que afectan su distribución y abundancia así como para determinar los efectos de estos organismos sobre otras especies de plantas y animales de la comunidad.

Los factores que afectan la composición, distribución y abundancia de las especies de una comunidad son diversos, de tal manera que la membresía de las especies que pertenecen a ella está dada por factores que incluyen las interacciones que se establecen entre especies, y las características fisiológicas que le permitan a las especies funcionar bajo las condiciones físicas del ambiente. En este sentido, el ambiente físico cobra relevancia ya que el primer requisito a ser cumplido por una especie en una comunidad, es que debe ser capaz de sobrevivir bajo las condiciones físicas del sitio donde ésta ocurre (Roughgarden y Diamond, 1986).

Durante los años setenta se señaló que la competencia era la principal fuerza que determinaba los patrones de riqueza, distribución y abundancia de las comunidades de hormigas (Bernstein, 1974; Whitford y Ettershank, 1975; Davidson, 1977, 1978). En este contexto se propuso que las especies que comparten algún recurso o tiene requerimientos semejantes, se separan para evitar la competencia, mientras que las que no los comparten pueden coexistir (Bernstein, 1974; Torres, 1984). La separación entre especies puede ser geográfica (Bernstein, 1974) o consistir en el desarrollo de adaptaciones que eviten el traslape entre especies, como la presencia de obreras de diferente tamaño o diferencias en los periodos de forrajeo (Bernstein, 1975; Pulliam y Brand, 1975; Davidson, 1978; Mehlhop y Scott, 1983).

Igualmente se encontró que las especies que son conductual o numéricamente dominantes restringen la distribución de otras especies a áreas donde las dominantes no están presentes (Fox *et al.*, 1985; Andersen, 1992; Cerdá *et al.*, 1998). Estos patrones dieron origen a la regla de "dominancia-empobrecimiento" la cual establece que existe una relación inversa entre la riqueza de especies de un sitio determinado y el grado de dominancia competitiva, es decir, a menor número de especies en una comunidad local, la comunidad estará dominada por una o unas cuantas especies (Hölldobler y Wilson, 1990).

En el mismo sentido de la competencia, debida a la existencia de un número limitado de nichos, se sugirió que la presencia o ausencia de las especies de hormigas en una localidad puede estar regulada por su complejidad y productividad, ya que en los sitios más complejos y altamente productivos se crea una amplia diversidad de nichos que pueden ser explotados por una mayor cantidad de especies (Davidson, 1977; 1978; Retana y Cerdá, 2000; Kaspari *et al.*, 2000; Pfeiffer *et al.*, 2003; Lassau y

Hachuli, 2004). Así, en diferentes zonas áridas se encontró una relación proporcional entre la precipitación y la riqueza de especies (Davidson, 1977; Marsh, 1986; Hölldobler y Wilson, 1990). Sin embargo, otros estudios han encontrado que a una alta productividad hay una baja riqueza de especies debido a la presencia de una o unas cuantas especies dominantes que excluyen al resto de las especies. Igualmente, a una baja productividad puede corresponder una baja riqueza debido a que solo unas cuantas especies, altamente tolerantes o generalistas, pueden sobrevivir (Andersen 1992; 1997; Morrison, 1996).

A pesar de lo anterior, hay otros estudios que sugieren que la competencia no es suficiente para entender los patrones de distribución y abundancia de las hormigas, ya que la variación espacial y temporal en las condiciones ambientales pueden favorecer la coexistencia de especies, que en ambientes constantes, no podrían coexistir (Ribas y Schoereder, 2002; Sanders y Gordon, 2003). Así, otros factores como la latitud y la altitud (Jeanne, 1979; Sanders, 2002), la perturbación (Greenlade y Greenlade, 1977; Bestemeyer y Wiens 1996), el efecto de los enemigos naturales (Suarez *et al.*, 2000; Feener, 2000; Le Brun y Feener, 2002), la cobertura de la vegetación y la temperatura (Retana y Cerdá, 2000), así como la variabilidad en el tipo de suelo (Johnson, 2000) también pueden contribuir a la determinación de la diversidad de una comunidad.

Si bien interacciones como la competencia y la depredación pueden ser directamente responsables de la distribución y abundancia, el nicho potencial de una especie está determinado primeramente por las condiciones ambientales como la humedad y la temperatura del suelo, repercutiendo a nivel poblacional (Crist y Wiens, 1996; Dugas, 2001; Johnson, 1992; 2001) y comunitario (Talbot, 1934; Levings, 1983; Torres, 1984; Lynch *et al.*, 1988; Retana y Cerdá, 2000).

En el caso de las hormigas que habitan en zonas áridas, el papel de las restricciones fisiológicas es crucial ya que éstas son organismos ectotérmos los cuales dependen de las condiciones del ambiente externo, básicamente temperatura y humedad, para regular la temperatura de su cuerpo, evitando la desecación, lo que les permite llevar a cabo todas sus actividades (Edney, 1977; Heatwole, 1996). Debido a esta característica, se ha considerado que las condiciones ambientales de su hábitat son determinantes en la distribución y abundancia de estos insectos (Hölldobler y Wilson, 1990). La humedad del suelo es probablemente el factor abiótico más limitante para las hormigas de zonas áridas y semiáridas ya que afecta todos los estados del ciclo de vida de la colonia incluyendo la producción de individuos alados, la ocurrencia de vuelos nupciales, la sobrevivencia de las hormigas fundadoras y de las colonias incipientes, los patrones de microdistribución y la conducta de forrajeo (Johnson, 2001). Así mismo se ha sugerido que la humedad del suelo también determina la distribución de las hormigas durante el establecimiento de los nidos, (Whitford *et al.*, 1976; Tschinkel, 1992; Johnson, 2000), así como su mantenimiento posterior (Lorber, 1982; Lobry de Bruyn, 1993; Johnson, 2001).

Diversos estudios han demostrado que la textura de los suelos afecta sus propiedades hídricas. Los horizontes argílicos (Bt) limitan la profundidad de percolación del agua y magnifican la pérdida de humedad del suelo a altas temperaturas debido a un incremento en la evaporación y flujo superficial del agua (Hennessy *et al.*, 1983; Hamerlynck *et al.*, 2000). De la misma manera, los horizontes petrocálcicos, que representan a los suelos más desarrollados en los desiertos, también afectan negativamente las características hídricas de los suelos (Gile *et al.*, 1998). Por el contrario, los suelos arenosos al tener mayores espacios entre sus partículas, permiten



que el agua entre más rápido que en los suelos arcillosos infiltrándose hacia capas más profundas, donde se evapora lentamente, confiriéndoles mayor humedad (Noy-Meir, 1973).

La poca evidencia existente hasta el momento indica que la distribución de las hormigas puede responder a estos factores de humedad de los suelos, sin embargo existen interpretaciones contradictorias que indican que la proporción de arcillas en el suelo y la presencia de caliche son los principales determinantes de la distribución de algunas especies, como las granívoras de los desiertos de Norteamérica, debido a que estos suelos proporcionan mayor humedad lo que representa características menos xéricas y por lo tanto mejores para el desarrollo de estos organismos (Whitford *et al.*, 1976; Johnson, 1992; 2000). Sin embargo, a pesar de que el papel de los suelos en diferentes ecosistemas es reconocido, los estudios existentes hasta el momento para evaluar la importancia de este factor sobre las comunidades de hormigas son aun escasos (Bestelmeyer y Wiens, 1996; Fisher, 1997; Way *et al.*, 1997; Johnson, 2001).

En las zonas áridas y semiáridas de Norteamérica los abanicos aluviales son las formaciones geológicas más comunes en las áreas intermontanas (Blissenbach, 1954; Christenson y Purcell, 1985; Blair y McPherson, 1994). Estas formaciones se caracterizan por una marcada variabilidad espacial y temporal que resulta idónea para llevar a cabo el estudio de los factores físicos y biológicos que podrían afectar la distribución y abundancia de las comunidades animales y vegetales que habitan en ellas. Los abanicos aluviales presentan una distribución particular de suelos debido a que procesos geomórficos de depositación y erosión de sedimentos ocurridos en el pasado geológico reciente (McAuliffe y McDonald, 1995) han creando un mosaico edáfico caracterizado por la presencia de distintos tipos de suelo que varían únicamente

en su edad de formación y por lo tanto en su grado de desarrollo (Tricart *et al.*, 1972; McAuliffe, 1994; Parker, 1995). Así, horizontes argílicos (Bt) y petrocálcicos (caliche) son comunes en los depósitos más antiguos de los abanicos (Hennesy *et al.*, 1983; Valiente-Banuet *et al.*, 1995; Hamerlynck *et al.* 2000), en tanto que en suelos recientes se presentan horizontes edáficos poco desarrollados, de textura principalmente arenosa que permite una infiltración profunda del agua que queda disponible para las plantas, dando como resultado la capacidad de sostener una mayor biomasa vegetal (Hamerlynck *et al.*, 2000). Ésta a su vez, contribuye a la estructuración de las comunidades de hormigas ya que una vegetación compleja, constituida por diversos estratos, disminuye la radiación solar directa y la temperatura del suelo, evitando la evaporación del agua, en comparación con una vegetación simple (Bestelmeyer y Schooley, 1999; Rojas y Fragoso, 2000). Estas modificaciones pueden determinar la distribución y abundancia de las especies de hormigas debido a que afectan la selección de los sitios de anidación de las hormigas fundadoras, la disponibilidad de recursos existentes, así como los patrones de forrajeo (Torres, 1984; Perfecto y Snelling, 1995; Cerdá *et al.*, 1997; Cros *et al.*, 1997; Cerdá *et al.*, 1998; Nash *et al.*, 2000; Retana y Cerdá, 2000).

Una forma de analizar la hipótesis de que la distribución, riqueza y abundancia de las hormigas es afectada por las condiciones ambientales resultado de las propiedades del suelo y la vegetación que sostiene (v. gr. temperatura y humedad), es considerar la heterogeneidad de suelos presente en los abanicos aluviales.

En el Valle de Tehuacán, particularmente en la región de San Rafael Coxcatlán, existe un abanico aluvial conocido como La Barranca del Muchil.

Estudios previos realizados en este abanico han demostrado la existencia de superficies aluviales jóvenes y antiguas que difieren en el tipo y características del suelo presente en cada una de ellas. En los suelos jóvenes predomina una textura arenosa de formación reciente, mientras que en las superficies antiguas, los suelos son arcillosos debido a un amplio tiempo de desarrollo (Medina, 2000). La vegetación de las superficies jóvenes se caracteriza por la presencia de una selva baja dominada por las cactáceas columnares *Escontria chiotilla*, *Pachycereus weberi* y *Stenocereus stellatus*, en tanto que en las antiguas, existe una selva baja dominada principalmente por los árboles *Bursera morelensis*, *Ceiba parviflora* y *Fouquieria formosa* (Fernández, 1999). Con respecto a los animales, las diferencias existentes entre las superficies aluviales también afectan la distribución y abundancia de los roedores. La especie bípeda *Dipodomys phillipsii* es abundante en las superficies antiguas que se caracterizan por tener una vegetación abierta y áreas planas amplias, mientras que la especie cuadrúpeda *Peromyscus melanophrys* es abundante en las terrazas jóvenes en donde la vegetación es cerrada y tiene una alta variabilidad topográfica (Reséndiz, 1998).

La información anterior proporciona evidencia de que las diferencias existentes en el suelo y tipo de vegetación entre las superficies aluviales afectan la distribución y abundancia de distintas especies de plantas y animales. No obstante, hasta el momento se desconoce cuál es el efecto de estos factores sobre la abundancia, distribución y actividades de las hormigas, uno de los grupos más importantes de la región estudiada. Así por ejemplo, se desconoce la riqueza y abundancia de las especies presentes en el abanico. Además, se desconoce si esta riqueza y abundancia responde a las diferentes condiciones ambientales que varían entre las superficies que difieren en su tipo de

suelo y vegetación. Otros aspectos desconocidos son sus patrones de forrajeo, la disponibilidad de los recursos de los que se alimentan y cómo estas características varían a lo largo de las distintas superficies que conforman el abanico.

En este trabajo se presentan los resultados de un proyecto en el que se evaluó el efecto de los diferentes tipos de suelo y su vegetación asociada sobre los patrones de distribución y abundancia de la comunidad de hormigas de la Barranca del Muchil. Para cumplir con este objetivo se realizaron tres investigaciones con objetivos específicos. En la primera se estudió la riqueza de especies que habitan en el abanico. Este trabajo se realizó durante el periodo 2000-2001, utilizando trampas tipo pitfall y censos sobre la vegetación para conocer el mayor número de especies posible. Los resultados obtenidos se complementaron con los registrados por Rico-Gray *et al.* (1998) para el área de Zapotitlán de las Salinas, con el objeto de hacer una comparación entre la riqueza de hormigas del Valle de Tehuacán y la reportada para Mapimí, en el Desierto Chihuahuense y Los Horcones, en el Desierto Sonorense. Dicha comparación también se hizo a nivel del número de especies por subfamilia y de acuerdo al gremio alimentario al que pertenecen las especies de las tres zonas consideradas. En este trabajo se esperaba conocer, mediante la comparación de las tres zonas áridas mencionadas, las posibles variaciones en la composición de especies y si algunas de éstas se comparten. De esta manera sería posible entender las similitudes que se han encontrado entre los desiertos del norte y los del centro de México. Asimismo, dado que el gremio de hormigas granívoras ha sido registrado como un elemento dominante en los desiertos y pastizales de Norteamérica, debido a la gran abundancia de semillas de plantas anuales que caracterizan estas zonas (Inouye, 1991), se esperaba encontrar

una dominancia de especies pertenecientes a este gremio en los desiertos del norte del país.

Los resultados de este trabajo fueron publicados en el 2004 en *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*, bajo el título "Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México".

En el segundo capítulo se analizó cómo las diferencias en los tipos de suelo, específicamente la textura, y la complejidad de la vegetación afectan la distribución y abundancia de las especies de hormigas que habitan en las distintas terrazas que conforman el abanico. En particular, se decidió estudiar el efecto de estos dos factores debido a que ambos pueden afectar la humedad del suelo y por lo tanto cambiar las condiciones microambientales a ser toleradas por las diferentes especies de hormigas. En este sentido, la humedad del suelo es mayor con una vegetación compleja y suelos arenosos en comparación con una vegetación simple y suelos arcillosos. De esta manera, se esperaba encontrar una mayor riqueza de especies de hormigas en aquellos sitios del abanico con características más húmedas y por lo tanto menos estresantes.

Debido a la variabilidad existente en la humedad del suelo y en la estructura de la vegetación presente en el abanico aluvial, se estudiaron los patrones de diversidad y distribución de la comunidad de hormigas para determinar si había diferencias entre las superficies aluviales. Para cumplir con este objetivo se determinó la riqueza y abundancia de las especies para estimar índices de diversidad y equitabilidad. Estas especies también fueron asignadas a gremios tróficos para evaluar sus respuestas a la variación ambiental. Se esperaba encontrar una alta diversidad de hormigas, así como un mayor número de gremios alimentarios en las superficies jóvenes debido a que

tienen una mayor proporción de arena en sus suelos y a que su estructura de la vegetación es más compleja que en las superficies antigua. De la misma manera se esperaba una mayor variedad de gremios tróficos en las superficies jóvenes debido a que presenta una estructura de la vegetación más compleja y a la probablemente mayor disponibilidad de recursos.

Los resultados de este trabajo se presentan en el artículo titulado "Diversity patterns of ants along an alluvial fan in the Tehuacán Valley, Mexico", el cual fue enviado a la revista *Acta Oecologica* para su evaluación y posible publicación.

En el tercer trabajo se analizó el efecto de los diferentes tipos de vegetación del abanico sobre la hormiga granívora *Pogonomyrmex barbatus* (Smith), la especie dominante del abanico. En particular, se estudiaron los patrones de actividad y forrajeo a lo largo del día así como en las distintas estaciones del año. Además, se evaluó la disponibilidad de los recursos alimentarios existentes en las terrazas. Debido a que los factores, estación del año y recursos disponibles, afectan los patrones de actividad y forrajeo, se esperaba que *P. barbatus* fuera más selectiva, en términos de los recursos transportados al nido, durante la época de mayor producción de semillas la cual ocurre durante y después de la época de lluvias. De acuerdo con la relación entre la disponibilidad de semillas y su selectividad, se esperaba encontrar una alta selectividad cuando la disponibilidad de semillas fuera más alta. Se esperaba que esto ocurriera durante y después de la época de lluvia particularmente en las terrazas jóvenes las cuales ofrecen una mayor cantidad y diversidad de semillas. De la misma manera se esperaba que la dieta de esta hormiga fuera más amplia en las unidades antiguas donde se esperaba encontrar una baja disponibilidad de recursos. También se

esperaba que la dieta fuera amplia durante la época seca debido a la escasez de recursos que caracterizan a esta temporada.

Los resultados obtenidos se presentan en el trabajo "Seed use by a harvester ant along a soil chronosequence in the Tehuacán Valley, México", el cual será sometido a la revista *Sociobiology*.

#### LITERATURA CITADA

- Andersen, A.N. 1991. Seed harvesting by ants in Australia. In: Huxley, C.R. y Cutler, D.F. (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 493-517.
- Andersen, A.N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* 140: 401-420.
- Andersen, A.N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24: 433-460.
- Beattie, A.J. 1985. The dispersal of seeds and fruits by ants. In: Beattie, A.J. (ed.). *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Massachusetts, pp. 73-95.
- Bernstein, R.A. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *American Naturalist* 108: 490-498.
- Bernstein, R.A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56: 213-219.

- Bestelmeyer, B.T. y Schooley, R.L. 1999. The ants of the southern Sonoran desert: community structure and the role of trees. *Biodiversity and Conservation* 8: 643-657.
- Bestelmeyer, B.T. y Wiens, J.A. 1996. The effects of land use on the structure of ground foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6: 1225-1240.
- Blair, T. y McPherson, J.G. 1994. Alluvial fans and their natural distinction from rivers based on morphology, hydraulic processes, sedimentary processes and facies assemblages. *Journal of Sedimentology Research* 64: 450-489.
- Blissenbach, E., 1954. Geology of alluvial fans in semiarid regions. *Bulletin of the Geological Society of America* 65: 175-190.
- Carlson, S.R. y Whitford, W.G. 1991. Ant mound influence on vegetation and soils in a semiarid mountain ecosystem. *American Midland Natralist* 126: 125-139.
- Cerdá, X., Retana, J. y Cros, S. 1997. Termal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology* 66: 363-374.
- Cerdá, X., Retana, J. y Manzaneda, A. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia* 117: 404-412.
- Christenson, G.E. y Purcell, C. 1985. Correlation and age of Quaternary alluvial-fan sequences. Basin and Range province southwestern United States. In: *Soils and Quaternary Geology of Southwestern United States*. Geological Society of America Special Paper 203:115-122.
- Crist, T. y Wiens, J. 1996. The distribution of ant colonies in a semiarid landscape: implications for community and ecosystem processes. *Oikos* 76: 301-311.



- Cros, S., Cerdá, X. y Retana, J. 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Écoscience* 4: 269-278.
- Davidson, D.W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- Davidson, D.W. 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist* 112: 500-506.
- Dávila, P., Arizmendi, M.C., Valiente-Banuet, A. Villaseñor, J.L., Casas, A. y Lira, R. 2002. Biological Diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-422.
- Dugas, D.P. 2001. The influence of arroyo edges on *Pogonomyrmex rugosus* nest distribution in the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Journal of Arid Environments* 47: 153-159.
- Edney, E.B. 1977. *Water balance in land arthropods*. Springer Berlin, New York.
- Feener, D.I. 2000. Is the assembly of ant communities mediated by parasitoids? *Oikos* 90: 79-88.
- Fernández, N. 1999. Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a la evolución del paisaje en la zona semiárida de Coxcatlán, Puebla. Caso: Abanico aluvial de la Barranca del Muchil. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Fisher, B.L. 1997. A comparison of ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) on serpentine and non-serpentine soils in northern California. *Insectes Sociaux* 44: 23-33.

- Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244
- Fox, B.J., Fox, M.D. y Archer, E. 1985. Experimental confirmation of competition between two dominant species of *Iridomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Australian Journal of Ecology* 10: 105-110.
- Gile, L.H. 1965. Causes of soil boundaries in an arid region: II. Dissection, moisture and faunal activity. *Soil Science Society of America Proceedings* 39: 324-330.
- Gile, L.H., Gibbens, R.P. y Lenz, J.M. 1998. Soil induced variability in root systems of creosotebush (*Larrea tridentata*) and tarbush (*Flourensia cernua*). *Journal of Arid Environments* 39: 57-78.
- Greenslade, J.M. y Greenslade, P. 1977. Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insectes Sociaux* 24:163-182.
- Hamerlynck, E. P., McAuliffe, R.J. y Smith, D.S. 2000. Effects of surface and sub-surface soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosotebush). *Functional Ecology* 14: 596-606.
- Heatwole, H. 1996. *Energetics of desert invertebrates*. Springer Berlag, Berlin.
- Hennesy, J.T., Gibbens, R.P., Tromble, J.M. y Cardenas, M. 1983. Water properties of caliche. *Journal of Rangeland Managements* 36: 723-726.
- Hölldobler, B. y Wilson, E.O. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Inouye, R.S. 1991. Population biology of desert annual plants. In: Polis, G.A. (ed.). *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 27-54.
- Jeanne, R.L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology* 60: 1211-

1224.

- Johnson, R.A. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomymex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89: 118-124.
- Johnson, R.A. 2000. Habitat segregation based on soil texture and body size in the seed-harvester ants *Pogonomymex rugosus* and *P. barbatus*. *Ecological Entomology* 25: 403-412.
- Johnson, R.A. 2001. Biogeography and community structure of North American seed-harvester ants. *Annual Review of Entomology* 46: 1-29.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. y Kercher, J.R. 2000. Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *American Naturalist* 155: 280-293.
- Lassau, S.A. y Hachuli, D.F. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27: 157-164.
- Levings, S.C. 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions. *Ecological Monographs* 53: 435-455.
- Lynch, J.F., Johnson, A.K. y Balinsky, E.C. 1988. Spatial and temporal variation in the abundance and diversity of ants (Hymenoptera: Formicidae) in the soil and litter of a Maryland forest. *American Naturalist* 119: 31-44.
- Le Brun, E.I. y Feener, D.I. 2002. Linked indirect effects in ant-phorid interactions: impacts on ant assemblage structure. *Oecologia* 133: 599-607.
- Lobry de Bruyn, L.A. 1993. Ant composition and activity in naturally-vegetated and farmland environments on contrasting soils at Kellerberrin, Western Australia. *Soil*

*Biology and Biochemistry* 25:1043-1056.

Lorber, B.E. 1982. Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la végétation dans la distribution des formis du groupe *Formica rufa* (Hym. Formicidae). *Insectes Sociaux* 29: 195-208.

MacMahon, J.A., Mull, J.F. y Crist, T.O. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 265-291.

MacKay, W. P. 1991. The role of ants and termites in desert communities In: Polis, G.A. (ed.). *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 113-150.

Marsh, A.C. 1986. Ant species richness along a climatic gradient in the Namib Desert. *Journal of Arid Environments* 11: 235-241.

McAuliffe, J.R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert bajadas. *Ecological Monographs* 64: 111-148.

McAuliffe, J.R. y McDonald, E.V. 1995. A piedmont landscape in the eastern Mojave Desert: Examples of linkages between biotic and physical components. *SBCMA Quarterly* 42: 53-63.

Medina, J. 2000. Determinación del vigor y el estado reproductivo de *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacán. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Campus Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Mehlhop, P. y Scott, N.J. Jr. 1983. Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecological Entomology* 8: 69-85.

- Morrison, L.W. 1996. Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. *Oecologia* 107: 243-256.
- Morton, S.R. y Davidson, D.W. 1988. Comparative structure of harvester ant communities in arid Australia and North America. *Ecological Monographs* 58: 19-38
- Nash, M.S., Whitford, .G., Van Zee, J y Havstad, K.M. 2000. Ant (Hymenoptera: Formicidae) responses to environmental stressors in the Northern Chihuahuan Desert. *Environmental Entomology* 29: 200-206.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 195-214.
- Oliveira, P.S., Rico-Gray, V., Díaz-Castelazo, C. y Castillo-Guevara, C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* 13: 623-631
- Parker, K.C. 1995. Effects of complex geomorphic history on soil and vegetation patterns on arid alluvial fans. *Journal of Arid Environments* 30: 19-39.
- Perfecto, I. y Snelling, R. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5: 1084-1097.
- Pfeiffer, M., Chimedregzen, L. y Ulykpan, K. 2003. Community organization and species richness of ants (Hymenoptera/Formicidae) in Mongolia along an ecological gradient from steppe to Gobi desert. *Journal of Biogeography* 30: 1921-1935
- Polis, G.A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. In: Polis G.A. (ed.). *The ecology of desert communities*, The University of Arizona Press, Tucson, pp 1-26.

- Pulliam, H.R. y Brand, M.R. 1975. The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-1166.
- Ribas, C.R. y Schoereder, J.H. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* 131: 606-611.
- Rico-Gray, V., Palacios-Ríos, M., García-Franco, J.G. y Mackay, W.P. 1998. Richness and seasonal variation of ant-plant associations mediated by plant-derived food resources in the semiarid Zapotitlan Valley, Mexico. *American Midland Naturalist* 140: 21-26.
- Reséndiz, R. 1998. *Distribución y abundancia de roedores en el sistema aluvial de la Barranca de Muchil, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Simón Bolívar.
- Retana, J. y Cerdá, X. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia* 123: 436-444.
- Rojas, P. y Fragoso, C. 2000. Composition, diversity, and distribution of Chihuahuan Desert ant community (Mapimí, México). *Journal of Arid Environments* 44: 213-227.
- Roughgarden, J. y Diamond, J. 1986. Overview: The role of species interactions in community ecology. In: *Community Ecology*. Diamond, J. y Case, T.J. (eds.). Harper & Row Publishers, New York, pp. 333-442.
- Rzedowski, J. 1973. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. In: A. Graham (ed). *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing Company, New York, pp. 61-72.

- Samson, D.A., Philippi, T.E. y Davidson, D.W. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan Desert. *Oikos* 65: 61-80.
- Sanders, N.J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25: 25-32.
- Sanders, N.J. y Gordon, D.M. 2003. Resource-dependent interactions and the organization of desert ant communities. *Ecology* 84: 1024-1031
- Suarez, A.V., Richmond, J.Q. and Case, T.J. 2000. Prey selection in horned lizards following the invasion of Argentine ants in Southern California. *Ecological Applications* 10: 711-725.
- Talbot, M. 1934. Distribution of ant species in the Chicago region with reference to ecological factors and physiological toleration. *Ecology* 15: 416-439.
- Torres, J.A. 1984. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica* 16: 296-303.
- Tricart, J., Raynal, R. y Besançon, J. 1972. Cônes rocheux, pédiments, glaciers. *Annales de Géographie* 443, LXXXI année, Janvier-Février.
- Tschinkel, W.R. 1992. Brood raiding and the population dynamics of founding and incipient colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecological Entomology* 17: 179-188.
- Valiente-Banuet, A. Dávila, P., Ortega, R.J., Arizmendi, M.C., León, J.L., Breceda, A. y Cancino, J. 1995. Influencia de la evolución de una pendiente de piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur. México. *Investigaciones Geográficas Boletín. Número especial* 3: 101-113.
- Way, M.J., Cammell, M.E., Paiva, M.R. y Collinwood, C.A. 1997. Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in

- relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux* 44: 415-433.
- Whitford, W.G. 2002. *Ecology of desert systems*. Academic Press, San Diego, California.
- Whitford, W.G. y Ettershanck, G. 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan Desert harvester ants. *Environmental Entomology* 4: 689-696.
- Whitford, W.G., Johnson, P. y Ramírez, J. 1976. Comparative ecology of the harvester ants *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *Insectes Sociaux* 23: 117-132.
- Whitford, W.G. y Di Marco, R. 1995. Variability in soils and vegetation associated with harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on a Chihuahuan desert watershed. *Biology of Fertile Soils* 20: 169-173.
- Wilby, A. y Shachak, M. 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: patterns in the process of granivory. *Oecologia* 125: 495-503.
- Zavala-Hurtado, J.A., Valverde, P.L., Herrera-Fuentes, M.C. y Díaz-Solís, A. 2000. Influence of leaf-cutting ants (*Atta mexicana*) on performance and dispersion patterns of perennial desert shrubs in an Inter-tropical region of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 46: 93-102.



## CAPÍTULO II

LAS HORMIGAS DEL VALLE DE TEHUACÁN (HYMENOPTERA: FORMICIDAE):  
UNA COMPARACIÓN CON OTRAS ZONAS ÁRIDAS DE MÉXICO.

## LAS HORMIGAS DEL VALLE DE TEHUACÁN (HYMENOPTERA: FORMICIDAE): UNA COMPARACIÓN CON OTRAS ZONAS ÁRIDAS DE MÉXICO

Leticia RIOS-CASANOVA<sup>1</sup>, Alfonso VALIENTE-BANUET<sup>1</sup> y Víctor RICO-GRAY<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología Funcional y Aplicada, Instituto de Ecología, UNAM.

Apdo. Postal. 70-275, Coyoacán, D. F. 04510 MÉXICO

lrios@miranda.ecologia.unam.mx

<sup>2</sup>Departamento de Ecología Vegetal, Instituto de Ecología A. C.

Apdo. Postal 63, Xalapa, Veracruz, 91070 MÉXICO

### RESUMEN

Las hormigas son consideradas un elemento central en las zonas áridas debido principalmente a su papel como estructuradoras de las comunidades de plantas y por las diversas interacciones que establecen con otros organismos. Sin embargo, el conocimiento sobre la diversidad de las hormigas en las zonas áridas mexicanas es escaso. En este trabajo estudiamos la mirmecofauna de una localidad ubicada en el Valle semiárido de Tehuacán (San Rafael Coxcatlán). Nuestros objetivos fueron estimar la riqueza de especies de hormigas en este sitio y obtener un listado más extenso del Valle de Tehuacán, combinando nuestros datos con los de otro estudio. Finalmente comparamos la riqueza de especies de Tehuacán con la de otras dos zonas áridas mexicanas (Mapimi, Durango, en el Desierto Chihuahuense y Los Horcones, Sonora, en el Desierto Sonorense). Las hormigas de San Rafael Coxcatlán se colectaron entre noviembre de 1999 y enero de 2001 usando trampas "pitfall". Se colectaron 28 especies pertenecientes a 14 géneros en cinco subfamilias, una riqueza relativamente alta para una zona tan pequeña (5 km<sup>2</sup>). Un análisis de conglomerados indicó que la mirmecofauna de Los Horcones y la del Valle de Tehuacán fueron las más similares. Ambos sitios además de compartir especies de amplia distribución, también comparten algunas de afinidad tropical tales como *Pseudomyrmex major* y *Camponotus atriceps*. Se han reportado patrones similares para la vegetación, aves y mamíferos de estos dos sitios los cuales han indicado que varios géneros de afinidad tropical se comparten. Este estudio representa uno de los primeros esfuerzos por conocer la diversidad de hormigas de una zona árida del centro de México.

**Palabras Clave:** Valle de Tehuacán, Puebla, Desierto Sonorense, Desierto Chihuahuense, *Pogonomyrmex*, *Pheidole*, *Camponotus*, *Dorymyrmex*, *Leptothorax*

### ABSTRACT

Ants are considered an important aspect of arid zones mainly due to their role in structuring plant communities and for the diverse interactions they establish with other organisms. However in Mexican arid zones a basic understanding of ant species diversity is lacking. In this study we examined the ant fauna of a locality situated in the semi-desert Tehuacán Valley (San Rafael Coxcatlán). Our objectives were to estimate ant species richness within this region and to obtain a more extensive survey of the Tehuacán Valley by combining our data with another study. Finally we compared the species richness of this Valley to that of other Mexican arid zones (Mapimi, Durango, Chihuahuan Desert and Los Horcones, Sonora, Sonoran Desert). Ants of San Rafael Coxcatlán were collected between November 1999 and January 2001 using pitfall traps. 28 ant species were captured from 14 genera within five subfamilies, which is a high species richness for a small area (5 km<sup>2</sup>). Based on a cluster analysis, the mirmecofauna of Los Horcones and the Tehuacán Valley were the most similar; both areas have ant species with broad distribution as well as some of tropical affinity such as *Pseudomyrmex major* and *Camponotus atriceps*. Similar patterns have been reported for the vegetation, birds and mammals in both areas; several genera are shared, most of them of tropical affinity. This work represents one of the first efforts to understand ant diversity

in an arid zone of central Mexico.

**Key Words:** ants, arid zones, Tehuacan Valley, Puebla, Sonoran Desert, Chihuahuan Desert, *Pogonomyrmex*, *Pheidole*, *Camponotus*, *Dorymyrmex*, *Leptothorax*

## INTRODUCCIÓN

Las hormigas están consideradas entre los organismos más importantes de los ecosistemas terrestres ya que constituyen una alta proporción de la biomasa animal llegando a constituir hasta el 10% del total en las selvas tropicales y los pastizales (Wilson 2000). De la misma manera, las hormigas son un componente faunístico importante de las zonas áridas y semiáridas ya que, presentan una alta riqueza de especies (Polis 1991, MacKay 1991). Por ejemplo, en el desierto Australiano se han registrado hasta 150 especies en una área menor a una hectárea (Morton 1982 en MacKay 1991), mientras que en Deep Canyon, California se han registrado hasta 59 especies de hormigas siendo la zona árida de Norteamérica con la mayor riqueza de especies (Polis 1991).

Las hormigas son importantes en las zonas áridas por el número de especies que representan y también por las interacciones biológicas que establecen con otros organismos, tales como la depredación de diversos invertebrados y la remoción y consumo de semillas (Andersen 1991, Hölldobler & Wilson 1990). De esta forma se ha destacado la importancia que tienen las especies del gremio de hormigas granívoras, ya que éstas además de ser diversas y abundantes (Schumacher & Whitford 1976, Davidson 1977) pueden estar estructurando a las comunidades vegetales (Inouye *et al.* 1980). Sin embargo, la importancia de las hormigas pertenecientes a otros gremios alimentarios como micófagas, depredadoras y forrajeras generalistas no ha sido aún determinada, a pesar de que también son diversas y abundantes en estas zonas (MacKay 1991, Rojas & Fragoso 2000).

En México, el conocimiento de las hormigas que habitan en las zonas áridas y semiáridas es escaso ya que únicamente existen tres estudios al respecto, los cuales comprenden la Reserva de Mapimí en el Desierto Chihuahuense (Rojas & Fragoso 2000), el Rancho Los Horcones en el Desierto Sonorense (Bestelmeyer & Schooley 1999) y el Valle de Zapotitlán, una zona que forma parte del Valle de Tehuacán (Rico Gray *et al.* 1998).

El Valle de Tehuacán es una de las zonas áridas más importantes de nuestro país, debido a la alta riqueza específica, diversidad biológica y endemismo de diversos grupos vegetales y animales. Así, se ha reportado para el Valle de Tehuacán una alta diversidad de mamíferos (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet 1996), aves (Arizmendi & Espinosa de los Monteros 1996), anfibios y reptiles, así como para varios grupos de plantas (Villaseñor *et al.* 1990, Dávila *et al.* 2002).

Entre las causas de esta elevada diversidad y riqueza de especies en el Valle destacan su compleja historia geológica, la actual influencia de las zonas biogeográficas Neártica y Neotropical, así como la cercanía de áreas húmedas de varios estados como Oaxaca y Guerrero, las cuales forman un corredor estacional y

altitudinal que permite la entrada de especies de afinidad mèsica (Arizmendi & Espinosa de los Monteros 1996, Rojas-Martinez & Valiente-Banuet 1996, Dávila *et al.* 2002). Asimismo, el Valle se caracteriza por la presencia de un complejo escenario fisiográfico y un diverso rango altitudinal que tienen como consecuencia la formación de diferentes tipos de suelo y de vegetación (Dávila *et al.* 2002).

A pesar de lo anterior, se desconocen los patrones de diversidad y endemismo para los insectos. Los únicos grupos para los que actualmente se tiene algún conocimiento son Hemiptera (Brailovsky *et al.*, 1994) e Hymenoptera (Rico-Gray *et al.* 1998). Para el caso de las hormigas, el conocimiento es muy escaso, a pesar de que su importancia es reconocida (Dávila *et al.* 2002).

Debido a lo anterior, el objetivo de este trabajo fue conocer la riqueza específica y los gremios alimentarios de las hormigas de San Rafael Coxcatlán, una zona ubicada dentro del Valle de Tehuacán. Por las características propias del Valle, tales como la presencia de un clima altamente predecible, una flora rica y diversa con influencia tropical, así como por su posición geográfica, se esperaba encontrar una abundante riqueza específica en la comunidad de hormigas dominada por especies típicas de zonas áridas pero con algunos elementos de origen tropical y de zonas templadas.

Con la finalidad de conocer las posibles similitudes entre la mirmecofauna del Valle de Tehuacán y la de otras zonas áridas del norte de México, nuestros resultados se combinaron con los de otro estudio realizado en el Valle (Valle de Zapotitlán; Rico-Gray *et al.* 1998) y se compararon con los de Mapimi, Durango y Los Hornos, Sonora. Con la comparación se esperaba conocer las posibles variaciones en la composición de especies y si algunas de éstas se comparten. De esta manera sería posible entender con mayor claridad las similitudes que se han encontrado entre los desiertos del norte y los del centro de México (Rojas-Martinez & Valiente-Banuet 1996, Arizmendi & Espinosa de los Monteros 1996). Asimismo, se compararon los gremios alimentarios a los que estas especies pertenecen. Dado que el gremio de granívoras ha sido reportado como un elemento dominante en los desiertos y pastizales de Norte América (Hölldobler & Wilson 1990, Mackay 1991), se esperaba encontrar una dominancia de especies pertenecientes a este gremio en los desiertos del norte del país. Debido a que el Valle de Tehuacán recibe influencia de zonas tropicales, se esperaba encontrar una menor dominancia de especies granívoras, así como la presencia de especies fungívoras y depredadoras, que son más comunes en estas zonas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

La zona de estudio se encuentra ubicada al sudeste del Valle de Tehuacán (18° 12' y 18° 14' N; 97° 07' y 97° 09' O) al pie de la barranca de Muchil en el Poblado de San Rafael Coxcatlán, en el estado de Puebla. La altitud promedio es de 1000 m s.n.m., la temperatura media anual es de 25°C y la precipitación total anual de 394.6 mm (Valiente 1991).

Esta zona está conformada por un abanico aluvial en donde el tipo de vegetación predominante es un bosque tropical caducifolio para el que se han reportado 57 especies de angiospermas (Fernández 1999). Este sitio se caracteriza por tener una alta heterogeneidad en sus tipos de suelo (Medina 2000), los cuales dan origen al desarrollo de cuatro tipos de vegetación: el Fouquierial dominado por *Fouquieria formosa* Kunt, el Cuajotial dominado por *Bursera morelensis* Ramírez, el Chiotlilal dominado por *Escontria chiotilla* (Weber) Rose y el Cardonal dominado por *Pachycereus weberi* (Coulter) Buxb.

#### Colecta de hormigas en San Rafael Coxcatlán

Se realizaron cinco colectas (noviembre de 1999, abril, julio y octubre de 2000, así como enero de 2001) usando una cuadrícula de 5 X 4 trampas "pitfall", separadas 10 m entre sí, en cada uno de los cuatro tipos de vegetación del área de estudio. El esfuerzo total de captura fue de 400 trampas (80 trampas X 5 colectas). Las trampas consistieron de recipientes de plástico de 60 mm de diámetro y 100 mm de altura conteniendo 100 ml de una mezcla de 70% de etanol, 27% de agua y 3% de glicerol. Las trampas permanecieron abiertas por 48 horas y fueron enterradas 24 horas antes de iniciar la colecta para minimizar el efecto de la excavación. Además de lo anterior, en cada colecta se revisaron durante el día las plantas en dos transectos de 40 X 1.5 m en cada tipo de vegetación, con el fin de coleccionar aquellas hormigas que por sus hábitos no son capturadas en las trampas. Estas hormigas fueron colectadas con aspirador y guardadas en etanol al 90%.

Todas las hormigas fueron separadas, contadas y determinadas hasta nivel de especie siguiendo la clasificación de Bolton (1995). Las especies se clasificaron según el gremio alimentario al que pertenecen siguiendo la clasificación de Brown (2000) y nuestras observaciones de campo.

Para estimar la riqueza específica total se utilizó el programa EstimateS versión 5.0. Este programa calcula curvas de acumulación de especies por aleatorización, lo cual es un estimador estadístico de la riqueza de especies (Colwell 1997). Usando los datos de presencia/ausencia de las especies colectadas en trampas se hicieron 50 aleatorizaciones y se calculó la riqueza de especies usando el método Jackknife de primer orden el cual está basado en el número de especies encontradas en una sola muestra (Chazdon et al. 1998).

#### Comparación del Valle de Tehuacán con otras zonas áridas mexicanas

Con base en la lista de hormigas reportadas para el Valle de Zapotitlán por Rico-Gray et al. (1998) y los resultados del presente trabajo se generó un listado preliminar de las especies del Valle de Tehuacán, el cual fue comparado con el listado de Los Horcones en el Desierto Sonorense (Bestelmeyer & Schooley 1999) y el de Mapimi en el Desierto Chihuahuense (Rojas & Fragoso 2000). De las 89 especies y morfoespecies reportadas, solo las 64 que han sido identificadas a nivel de especie fueron incluidas en el análisis. Para conocer la similitud entre estas zonas se hizo un análisis de conglomerados, usando los datos de presencia ausencia de las especies. Se calculó

el coeficiente de similitud de Jaccard y se utilizó el método UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) (Romesburg 1990). Para hacer este análisis se utilizó el programa NTSYS pc 2.02 (Applied Biostatistics Inc.)

Las especies pertenecientes a las tres zonas áridas también se agruparon según la subfamilia y el gremio alimentario al que pertenecen de acuerdo con Brown (2000), observaciones personales y/o datos reportados en la literatura. Los gremios alimentarios considerados fueron: forrajeras generalistas, granívoras, depredadoras y micófagas. Las especies nectarívoras de Rojas y Frago (2000) fueron consideradas como forrajeras generalistas.

## RESULTADOS

### Hormigas de San Rafael Coxcatlán

Se colectaron 11,410 individuos pertenecientes a 5 subfamilias, 14 géneros y 28 especies. La subfamilia Myrmicinae presentó el mayor número de especies mientras que Ponerinae presentó el menor (Fig. 1). Los géneros con mayor riqueza de especies fueron *Pheidole* (6), *Camponotus* (4), *Dorymyrmex* (3) y *Leptothorax* (3). Las especies *Pseudomyrmex major* y *P. pallidus* (subfamilia Pseudomyrmecinae) fueron colectadas sobre la vegetación (Cuadro 1).

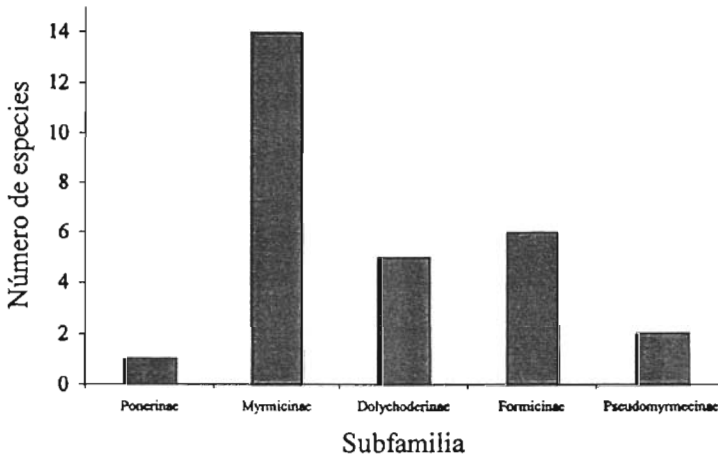


Figura 1

Número de especies en cada subfamilia de la Familia Formicidae para San Rafael Coxcatlán en el Valle de Tehuacán, Puebla.

**Cuadro 1**  
Hormigas de San Rafael Coxcatlán, Puebla, su gremio alimentario y distribución

Especies	Gremio alimentario	Distribución
<b>Subfamilia Ponerinae</b>		
<i>Odontomachus clarus</i> Roger	depredadoras	SO de Estados Unidos y México <sup>1</sup>
<b>Subfamilia Myrmicinae</b>		
<i>Pogonomyrmex barbatus</i> (Smith)	granívoras	Centro y SO de Estados Unidos hasta S de México <sup>2</sup>
<i>Atta mexicana</i> (Smith)	micófitas	S de región Neártica y región Neotropical <sup>1</sup>
<i>Solenopsis xyloni</i> McCook	forrajeras generalistas	S de Estados Unidos y N de México <sup>3</sup>
<i>Pheidole</i> sp. 1	granívoras	Trópicos y zonas de clima cálido <sup>5</sup>
<i>Pheidole</i> sp. 2	granívoras	Trópicos y zonas de clima cálido <sup>5</sup>
<i>Pheidole</i> sp. 3	granívoras	Trópicos y zonas de clima cálido <sup>5</sup>
<i>Pheidole</i> sp. 4	granívoras	Trópicos y zonas de clima cálido <sup>5</sup>
<i>Pheidole</i> sp. 5	granívoras	Trópicos y zonas de clima cálido <sup>5</sup>
<i>Pheidole</i> sp. 6	granívoras	Trópicos y zonas de clima cálido <sup>5</sup>
<i>Leptothorax (Macromischa)</i> sp.	forrajeras generalistas	Zonas de clima templado <sup>5</sup>
<i>Leptothorax (Myrafant)</i> sp.	forrajeras generalistas	Zonas de clima templado <sup>5</sup>
<i>Leptothorax</i> sp. 1	forrajeras generalistas	Zonas de clima templado <sup>5</sup>
<i>Tetramorium spinosum</i> Pergande	forrajeras generalistas	Zonas de clima templado <sup>5</sup>
<i>Strumigenys</i> sp.	depredadoras	Trópicos y zonas de clima cálido <sup>5</sup>
<b>Subfamilia Dolichoderinae</b>		
<i>Dorymyrmex cf. flavus</i> (McCook)	forrajeras generalistas	Florida, Texas y California <sup>4</sup>
<i>Dorymyrmex cf. insanus</i> (Buckley)	forrajeras generalistas	Centro y SE de Estados Unidos y N de México <sup>4</sup>
<i>Dorymyrmex</i> sp. 1	forrajeras generalistas	Región Neártica y Neotropical <sup>5</sup>
<i>Forelius</i> sp. grupo <i>pruinus</i>	forrajeras generalistas	S de Estados Unidos, México, Guatemala, Nicaragua, Panamá y Cuba <sup>1</sup>
<i>Forelius mccoeki</i> McCook	forrajeras generalistas	S y centro de Estados Unidos, México y Jamaica
<b>Subfamilia Formicinae</b>		
<i>Brachymyrmex</i> sp.	forrajeras generalistas	Región Neártica y Neotropical <sup>5</sup>
<i>Camponotus (Myrmobranchys) rubrithorax</i> Forel	forrajeras generalistas	Cosmopolita <sup>5</sup>
<i>Camponotus (Tanaemyrmex) atriceps</i> (Smith)	forrajeras generalistas	S de Texas y México <sup>1</sup>
<i>Camponotus (T.) flavopubens</i> Emery	forrajeras generalistas	Cosmopolita <sup>5</sup>
<i>Camponotus (T.) festinatus</i>	forrajeras generalistas	Centro y S de Estados Unidos, México <sup>1</sup>
<i>Paratrechina mexicana</i> (Forel)	forrajeras generalistas	S de Estados Unidos y N de México <sup>1</sup>
<b>Subfamilia Pseudomyrmecinae</b>		
<i>Pseudomyrmex major</i> Forel	depredadoras	Región Neotropical y S de Neártica <sup>5</sup>
<i>Pseudomyrmex pallidus</i> Smith	depredadoras	S de Estados Unidos hasta Sudamérica <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Hedlund, 2003, <sup>2</sup> Johnson, 2000, <sup>3</sup> Taber, 2001, <sup>4</sup> Snelling, 1995, <sup>5</sup> distribución no conocida y se da la del género según Brown, 2000.

La riqueza de especies estimada por el método Jackknife fue de 29 por lo que con el esfuerzo de captura realizado en este trabajo se conoce hasta ahora el 89.7% de las especies calculadas (Fig. 2). De las hormigas colectadas, 16 especies fueron consideradas forrajeras generalistas, siete como granívoras, cuatro tienen hábitos depredadores y una de ellas se alimenta de hongos que cultivan dentro de sus nidos (Fig. 3).

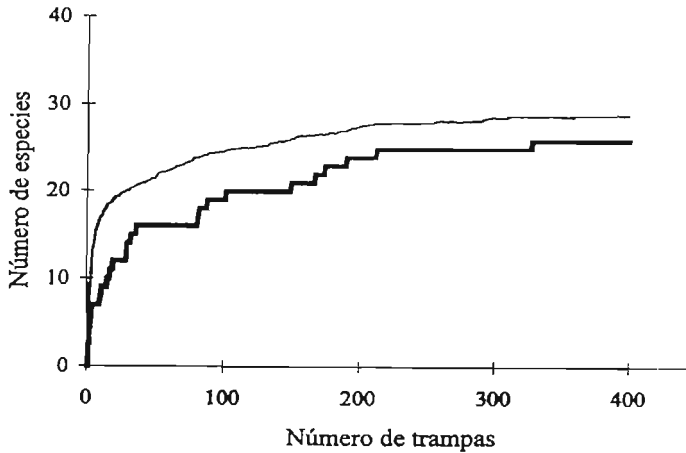


Figura 2

Curva de acumulación de especies para la mirmecofauna de San Rafael Coxcatlán, Puebla. Línea gruesa, curva de acumulación observada. Línea delgada, curva de acumulación calculada por el método Jackknife de primer orden

#### Comparación con otras zonas áridas

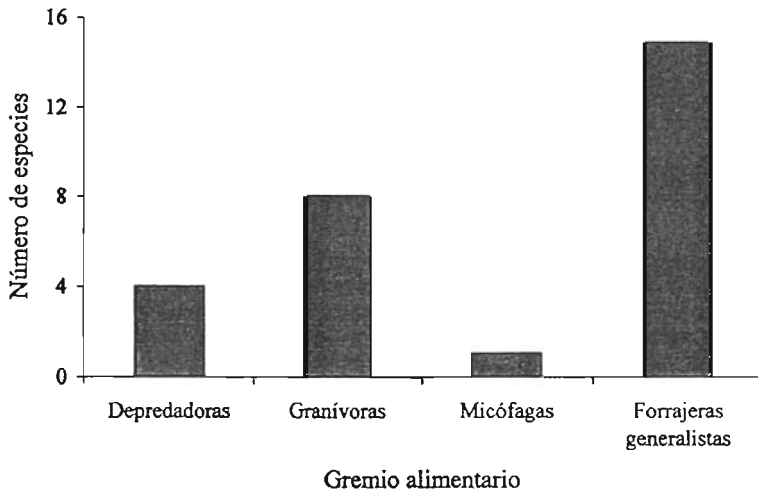
En el Cuadro 2 se presenta la riqueza de especies de las zonas áridas de México que han sido estudiadas hasta ahora, así como los datos aportados por el presente trabajo combinados con los reportados para Zapotitlán, para conformar un total de especies para el Valle de Tehuacán. El número de especies de Tehuacán es intermedio, comparado con el de las otras zonas, aunque el área estudiada es la menor.

El análisis de conglomerados muestra la formación de dos grupos a una distancia de 0.09 (Coeficiente de similitud de Jaccard y UPGMA) (Fig. 4). El primer grupo está compuesto por el Desierto Sonorense y el Valle de Tehuacán, indicando que éstas son las zonas con mayor similitud entre sí. En un grupo aparte está el Desierto Chihuahuense indicando que esta zona tiene la menor similitud con las otras dos zonas áridas en cuanto a la composición de especies de hormigas.



**Cuadro 2**  
Riqueza de especies de hormigas en tres zonas áridas de México

Sitio	Área estudiada km <sup>2</sup>	No. de Géneros	No. de Especies	Cita
Desierto Sonorense (Los Horcones)	97	21	39	Bestelmeyer & Schooley 1999
Desierto Chihuahuense (Mapimi)	115	18	32	Rojas & Fragoso, 2000
Valle de Tehuacán (Valle de Zapotitlán y San Rafael Coxcallán)	11	17	35	Rico-Gray et al. 1998, este trabajo



**Figura 3**  
Gremios alimentarios de las hormigas de San Rafael Coxcallán

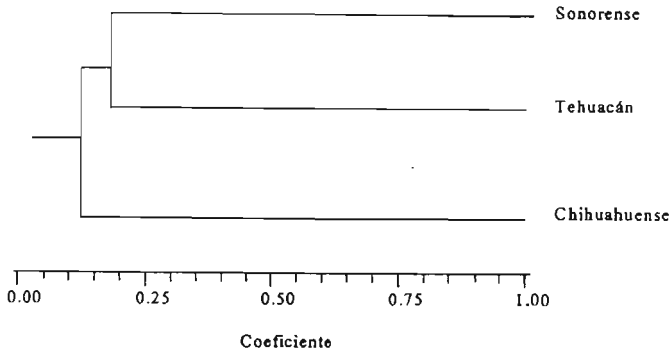


Figura 4  
Dendrograma indicando la similitud para la mirmecofauna de tres zonas áridas de México

Al agrupar estas especies por subfamilia se encuentra que Myrmicinae tiene el mayor número de especies de las tres zonas áridas, mientras que las subfamilias Ponerinae, Pseudomyrmecinae y Ectoninae tienen el menor número de especies. Las dos primeras no han sido reportadas en la zona del Chihuahuense, mientras que Ectoninae no se ha reportado en Tehuacán (Fig. 5a). Una lista de todas las especies incluidas en este análisis se encuentra en el apéndice 1.

En las tres zonas áridas, el gremio de hormigas forrajeras generalistas es el que tiene el mayor porcentaje de especies, siendo Tehuacán donde aproximadamente el 60% de las especies pertenecen a este gremio. En segundo lugar se encuentra el gremio de hormigas granívoras y, es el desierto Sonorensis donde se encontró la mayor proporción de especies en este gremio (46%). Por el contrario, las hormigas micófagas y depredadoras tienen los porcentajes de especies más bajos en las tres zonas (<12%) (Fig. 5b).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La mirmecofauna de San Rafael Coxcatlán presenta una alta riqueza específica a pesar de tratarse de una zona pequeña. Está dominada taxonómicamente por las subfamilias Myrmicinae, Formicinae y Dolichoderinae y tróficamente por hormigas forrajeras generalistas y granívoras. El análisis de las especies encontradas en Coxcatlán junto con las especies previamente reportadas para el Valle de Zapotitlán, muestra que en Tehuacán habitan algunas hormigas de afinidad tropical, lo que hace que esta comunidad sea similar a la reportada para el Desierto Sonorensis, la cual también cuenta con elementos tropicales.

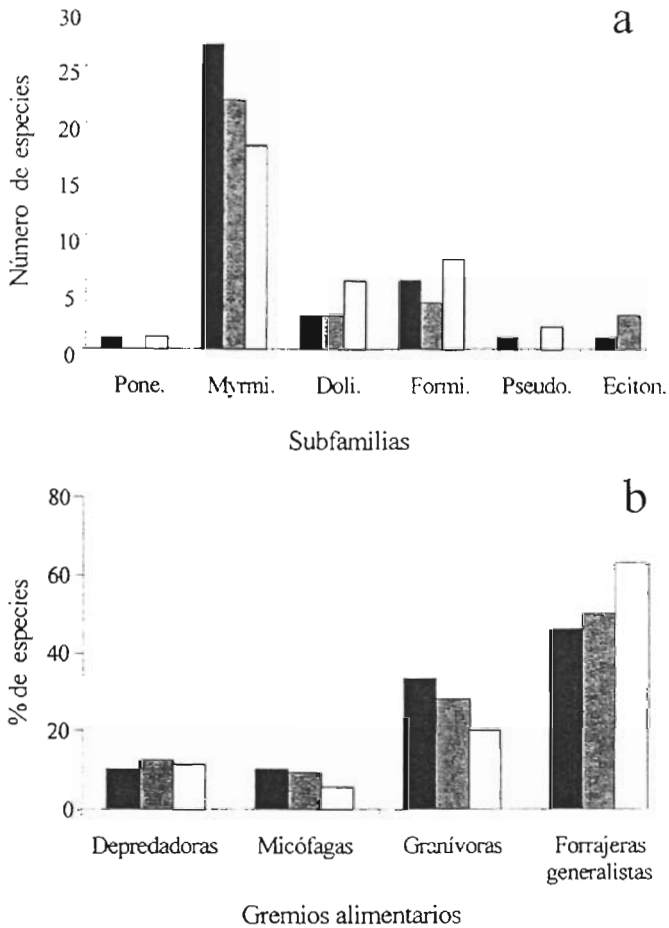


Figura 5

Número de especies en cada subfamilia (a) y porcentaje en cada gremio alimentario (b) en: Los Horcones, Desierto Sonorense (negro), Mapimi, desierto Chihuahuense (gris) y Valle de Tehuacán (blanco). Pone. = Ponerinae, Myrmi. = Myrmicinae, Doli. = Dolichoderinae, Formi. = Formicinae, Pseudo. = Pseudomyrmecinae, Ecton. = Ectoninae.

La relativamente alta riqueza específica de Coxcatlán puede explicarse por la alta heterogeneidad del sitio estudiado, ya que está compuesto por diferentes tipos de suelo y de vegetación (Fernández 1999, Medina 2000), los cuales permiten la creación de diferentes microambientes. En el matorral mediterráneo, la alta heterogeneidad ambiental ha sido considerada un factor que favorece la coexistencia de un mayor número de especies de hormigas (Retana & Cerdá 2000).

La dominancia de la subfamilia Myrmicinae (50% de especies) y la baja proporción de especies de la subfamilia Ponerinae (2.8%) es un patrón consistente en otras zonas áridas como Mapimi (Chihuahuense) y los Horcones (Sonorense) donde aproximadamente el 70% de las especies pertenece a Myrmicinae, mientras que Ponerinae representa menos del 3%. Otras subfamilias importantes en Coxcatlán, por el número de especies que contienen, son Formicinae (21.4%), representada principalmente por los géneros *Camponotus* y *Brachymyrmex*, y Dolichoderinae (17.9%) representada por *Forelius* y *Dorymyrmex*. Estas tres subfamilias y los géneros incluidos, se han reportado como los más comunes y dominantes de la mirmecofauna de los desiertos de Norteamérica (MacKay 1991, Rojas-Fernández & Fragoso 1994).

Al juntar los datos correspondientes a las dos localidades del Valle de Tehuacán, el número total de especies registradas para el Valle ascendió a 35 persistiendo la dominancia de la subfamilia Myrmicinae y la baja representación de Ponerinae.

Es importante resaltar que el Valle de Tehuacán tiene una extensión de 10, 000 km<sup>2</sup> y que de esta extensión se conoce hasta ahora la mirmecofauna de una parte muy pequeña (11 km<sup>2</sup>). Por otro lado, debido a los objetivos propios de cada estudio, las áreas que se han estudiado en los desiertos Chihuahuense y Sonorense son hasta 10 veces mayores que el Valle de Tehuacán, sin embargo, el número de especies de hormigas para los tres sitios se encuentra entre 32 y 39.

En Norteamérica, la riqueza de hormigas tiende a incrementar conforme aumenta la precipitación (Davidson 1977). Si se considera la precipitación media anual recibida en el Desierto Chihuahuense (284 mm) y en el Sonorense (346 mm), la precipitación del Valle de Tehuacán (400 mm) también pudiera estar favoreciendo el aumento en la riqueza de hormigas.

Se han encontrado patrones similares para la quiropterofauna y la avifauna del Valle de Tehuacán, las cuales son muy ricas en especies a pesar de encontrarse en áreas relativamente pequeñas pero que son altamente productivas (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet 1996, Arizmendi & Espinosa de los Monteros 1996).

La mayoría de las hormigas de San Rafael Coxcatlán son forrajeras generalistas (54%), predominando entre ellas las especies de los géneros *Camponotus* y *Dorymyrmex*. Otra fracción importante la constituyen las hormigas granívoras (29%). Entre éstas destaca el género *Pheidole* ya que la mayoría de sus especies incluyen semillas como uno de los principales componentes de su dieta (Creighton 1950; observaciones personales). Una especie granívora importante es *Pogonomymex barbatus* la cual estuvo presente en el 66% de las trampas. El género *Pogonomymex* es también uno de los más comunes en las zonas áridas del continente Americano y se ha considerado que tiene un impacto significativo en la estructura de las

comunidades y en el funcionamiento de los ecosistemas (Hölldobler & Wilson 1990, Taber 1998, MacMahon *et al.* 2000). Un número menor de especies correspondió a hormigas depredadoras ya que las trampas "pitfall" son poco eficientes para su captura como ocurrió con el género *Pseudomyrmex* que es principalmente arborícola (Creighton 1950), además de que este gremio es escaso en zonas áridas (Rojas & Fragoso 2000).

De las especies identificadas, Los Horcones y Tehuacán comparten 8 especies, además de compartir al género *Pseudomyrmex* el cual no se ha reportado para Mapimí. Por otro lado, Mapimí y Tehuacán solo comparten 3 especies (Apéndice 1).

La presencia de especies como la micófaga *Atta mexicana*, depredadoras como las de los géneros *Pseudomyrmex* y *Odontomachus*, así como la presencia de la omnívora *Camponotus atriceps* que son hormigas bien representadas en hábitats neotropicales (Bestelmeyer & Scooley 1999), sugiere la influencia que recibe de estas zonas el Valle de Tehuacán. Esta influencia puede deberse a la cercanía con las zonas húmedas de los estados de Puebla, Oaxaca, Guerrero, Veracruz y Morelos desde los cuales pudo haberse formado un corredor que haya servido para la entrada al Valle de este tipo de especies. Un fenómeno similar se ha sugerido para las aves y murciélagos del Valle para los cuales se han reportado especies compartidas con sistemas más húmedos y tropicales como la selva baja caducifolia (Arizmendi & Espinosa de los Monteros 1996, Rojas-Martínez & Valiente-Banuet 1996).

La similitud encontrada entre las zonas áridas del Sonorense y Tehuacán puede deberse principalmente a la presencia de especies de afinidad tropical en ambos sitios.

La influencia de elementos tropicales en el Desierto Sonorense ya había sido propuesta debido a la presencia de especies de murciélagos (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet 1996), aves (Arizmendi & Espinosa de los Monteros 1996), abejas (Búrquez 1997) y plantas (Rzedowski 1973, Villaseñor *et al.* 1990), todas ellas de origen tropical, en esta zona.

El patrón de semejanza entre el Desierto Sonorense y el Valle de Tehuacán debido a la influencia tropical, también se había reportado para grupos de animales y plantas. En este sentido, el 38% de las especies de aves de Tehuacán se comparten con el Desierto Sonorense (Arizmendi & Espinosa de los Monteros 1996) y 351 géneros de plantas son comunes a los desiertos Sonorense y Valle de Tehuacán (Rzedowski 1973, Villaseñor *et al.* 1990).

Al comparar los gremios alimentarios de las tres zonas se encuentra que hay un predominio de las especies forrajeras generalistas. El predominio de este gremio se ha reportado para otras zonas áridas (Whitford 1978, Rojas & Fragoso 2000) y se ha sugerido que se debe a que en estos sitios, las especies generalistas no están sujetas a la presencia estacional de algún recurso y, por el contrario, aprovechan un espectro amplio de alimentos (heces, cadáveres de artrópodos, exudados de plantas y animales) que están disponibles en cualquier época del año (Whitford 1978).

Las granívoras, por su parte, se encuentran entre los elementos más importantes en las tres zonas analizadas, sin embargo, los desiertos Sonorense y Chihuahuense tienen un mayor número de especies en este gremio, incluyendo a los géneros *Pheidole*, *Pogonomyrmex* y *Messor*, que son los géneros de granívoras más importantes

de Norteamérica. Las granívoras se caracterizan por coleccionar principalmente los frutos y semillas que están disponibles después de la época de lluvias. Aunque ésta es una época corta del año, estas especies tienen la particularidad de almacenar las semillas que utilizarán posteriormente, cuando el alimento disponible es escaso. La producción de las plantas anuales de estas regiones, en las que por lo general hay dos periodos de lluvias al año, alcanza entre el 85 y 95 % de la producción total de semillas por lo que representan un recurso que favorece la presencia de estas hormigas (Brown *et al.* 1986).

Este trabajo es el primer esfuerzo por conocer la diversidad de la familia Formicidae en el Valle de Tehuacán y nuestros resultados sugieren que este es un grupo abundante y diverso que reúne elementos típicos de zonas áridas y semiáridas, así como elementos tropicales producto del complejo escenario biótico y abiótico que caracteriza a esta región.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Philip Ward de la Universidad de California en Davis y a Roy Snelling del Museo de Historia Natural de Los Angeles California por su ayuda en la determinación de las especies. A IdeaWild por el apoyo económico otorgado a LRC. Al CONACYT y a la DGEP, UNAM por la beca para estudios de posgrado de LRC. Igualmente al Instituto de Ecología, A.C. (90 216) y a Héctor Godínez por su ayuda durante el trabajo de campo y por la revisión del manuscrito. Igualmente a los dos revisores anónimos cuyos comentarios mejoraron el presente trabajo.

#### LITERATURA CITADA

- Andersen, A.N. 1991. Seed harvesting by ants in Australia. Pp. 493-517. In: C.R. Huxley and D.F. Cutler (eds). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press. Oxford.
- Arizmendi, M.C. & A. Espinosa de los Monteros. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zool. Mex.* 67:25-46.
- Bestelmeyer, B.T. & R.L. Schooley. 1999. The ants of the southern Sonoran desert: community structure and the role of trees. *Biodiversity. Conserv.* 8: 643-657.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press. Cambridge. 504 pp.
- Brallovsky, H., E. Barrera, C. Mayorga & G. Ortega-León. 1994. Estudios ninfales de los Coreidos del Valle de Tehuacán, Puebla. (Hemiptera-Heteroptera) 1. *Chelinidea staffilesi*, *C. tabulata* y *Narinia femorata*. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. Mex. Ser. Zool.* 65:241-264.
- Brown, J.H., D.W. Davidson, J.C. Munger & R.S. Inouye. 1986. Community Ecology: The desert granivore system. Pp. 41-62. In: J. Diamond and T.J. Case (eds). *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers. New York.
- Brown, W.L. Jr. 2000. Diversity of ants. Pp. 45-79. In: D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alosno and T.R. Schultz (eds). *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Búrquez, A. 1997. Distributional limits of Euglossine and Meloponine bees (Hymenoptera: Apidae) in northwestern Mexico. *Pan-Pac. Ent.* 73:137-140.
- Chazdon, R.L., R.K. Colwell, J.S. Denslow & M.R. Guariguata. 1998. Statistical methods for

- estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of NE Costa Rica. Pp. 285-309. In: F. Dallmeier and J.A. Comiskey (eds). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies*. Parthenon Publishing. Paris.
- Colwell, R.K. 1997. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 5. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.unconn.edu/estimates>
- Creighton, W.S. 1950. The Ants of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 104:1-585.
- Davidson, D.W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58:711-724.
- Dávila, P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas & R. Lira. 2002. Biological Diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity Conserv.* 11:421-422.
- Fernández, N. 1999. *Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a la evolución del paisaje en la zona semiárida de Coxcatlán, Puebla. Caso: Abanico aluvial de la Barranca del Muchil*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 98 pp.
- Hedlund, K.S. 2003. *Ant catalog*. University of North Carolina. Published at <http://www.cs.unc.edu/~hedlund/dev/lants/catalog/>
- Hölldobler, B. & E. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. 732 pp.
- Inouye, R.S., G.S. Byers, & J.H. Brown. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61:1344-1351.
- Johnson, R.A. 2000. Seed-harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) of North America; An overview of ecology and biogeography. *Sociobiology* 36:89-96.
- MacKay, W. P. 1991. The role of ants and termites in desert communities. Pp. 113-150. In: G.A. Polis (ed). *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson.
- MacMahon, J.A., J.F. Mull & T.O. Crist. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31:265-291.
- Medina, J.S. 2000. *Determinación del vigor reproductivo de Stenocereus stellatus (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacán*. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala, UNAM, México. 48 pp.
- Polis, G. A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. Pp. 1-26. In: G.A. Polis (ed). *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Retana, J. & X. Cerdá. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia* 123:436-444.
- Rico-Gray, V., M. Palacios-Ríos, J.G. García-Franco & W.P. Mackay. 1998. Richness and seasonal variation of ant-plant associations mediated by plant-derived food resources in the semiarid Zapotitlan Valley, Mexico. *Amer. Mid. Nat.* 140:21-26.
- Rojas, P. & C. Fragoso. 2000. Composition, diversity, and distribution of Chihuahuan Desert ant community (Mapimí, México). *J. Arid Environ.* 44:213-227.
- Rojas-Fernández, P. & C. Fragoso. 1994. The ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of the Mapimí Biosphere Reserve, Durango, México. *Sociobiology* 24:147-75.
- Rojas-Martínez, A.E. & A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zool. Mex.* 67:1-23.
- Romesburg, H.C. 1990. *Cluster analysis for researchers*. Robert E. Krieger Publishing Company. Florida. 334 pp.

- Rzedowski, J. 1973. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. Pp. 61-72. In: A. Graham (ed). *Vegetation and vegetational history of Northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing Company. New York.
- Schumacher, A. & W.G. Whitford. 1976. Spatial and temporal variation in Chihuahuan Desert ant faunas. *Southwest. Nat.* 21:1-8.
- Snelling, R. S. 1995. Systematics of Nearctic ants of the genus *Dorymyrmex*. *Contrib. Sci.* 454:1-14.
- Taber, S.W. 1998. *The World of the Harvester Ants*. Texas A & M University Press. Austin. 213 pp.
- Taber, S. W. 2000. *Fire ants*. Texas A & M University Press. Austin. 308 pp.
- Valiente, B. L. 1991. *Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 61 pp.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila & F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México* 50:135-149.
- Whitford, W.G. 1978. Structure and seasonal activity of Chihuahuan Desert ant communities. *Insectes Sociaux* 25:79-88.
- Wilson, E.O. 2000. Foreword. Pp. XV-XVI. In: D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso and T.R. Schultz (eds). *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington.

*Recibido: 25 de noviembre 2002*

*Aceptado: 21 de agosto 2003*



Apéndice 1

Especies de la Familia Formicidae en tres zonas áridas de México. Los autores de las especies pueden consultarse en Bolton (1995).

Especies	Sonorense (Los Horcones)	Chihuahuense (Mapimi)	Tehuacán (Coxcatlán y Zapotitlán)
<b>Subfamilia Ponerinae</b>			
<i>Odontomachus clarus</i>	X	-	X
<b>Subfamilia Myrmicinae</b>			
<i>Acromyrmex versicolor</i>	-	X	-
<i>Aphaenogaster albisetosus</i>	X	-	-
<i>Aphaenogaster cockerelli</i>	-	X	-
<i>Atta mexicana</i>	X	-	X
<i>Atta texana</i>	-	-	X
<i>Crematogaster depilis</i>	X	X	-
<i>Crematogaster opaca</i>	-	-	X
<i>Cyphomyrmex flavidus</i>	X	-	-
<i>Cyphomyrmex wheeleri</i>	X	X	-
<i>Ephebomyrmex pima</i>	X	-	-
<i>Leptothorax (Macromischa) sp.</i>	-	-	X
<i>Leptothorax (Macromischa) sp. A</i>	X	-	-
<i>Leptothorax (Myrafant) sp.</i>	-	-	X
<i>Leptothorax sp. 1</i>	-	-	X
<i>Leptothorax sp. I</i>	-	X	-
<i>Messor pergandei</i>	X	-	-
<i>Monomorium minimum</i>	-	X	-
<i>Monomorium sp. A</i>	X	-	-
<i>Pheidole cerebrsior</i>	X	-	-
<i>Pheidole cockerelli</i>	-	X	-
<i>Pheidole crassicornis</i>	-	X	-
<i>Pheidole hyatti</i>	X	X	-
<i>Pheidole cf. micula</i>	X	-	-
<i>Pheidole psammophila</i>	-	X	-
<i>Pheidole sciophila</i>	X	-	-
<i>Pheidole subdentata</i>	-	X	-
<i>Pheidole titanis</i>	X	-	-
<i>Pheidole tucsonica</i>	X	-	-
<i>Pheidole vistana</i>	X	-	-
<i>Pheidole sp. 1</i>	-	-	X
<i>Pheidole sp. 2</i>	-	-	X
<i>Pheidole sp. 3</i>	-	-	X
<i>Pheidole sp. 4</i>	-	-	X
<i>Pheidole sp. 5</i>	-	-	X
<i>Pheidole sp. 6</i>	-	-	X

Especies	Sonorense (Los Horcones)	Chihuahuense (Mapimi)	Tehuacán (Coxcatlán y Zapotitlán)
<i>Pheidole</i> sp. A	X	-	-
<i>Pheidole</i> sp. J	X	-	-
<i>Pheidole</i> sp. K	X	-	-
<i>Pogonomyrmex apache</i>	-	X	-
<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	-	-	X
<i>Pogonomyrmex bicolor</i>	X	-	-
<i>Pogonomyrmex desertorum</i>	-	X	-
<i>Pogonomyrmex imberbiculus</i>	-	X	-
<i>Pogonomyrmex maricopa</i>	X	X	-
<i>Pogonomyrmex rugosus</i>	-	X	-
<i>Solenopsis aurea</i>	X	X	-
<i>Solenopsis geminata</i>	-	-	X
<i>Solenopsis xyloni</i>	X	-	X
<i>Solenopsis</i> ( <i>Diplorhoptrum</i> ) sp.	X	-	-
<i>Solenopsis</i> sp.	-	X	-
<i>Strumigenys</i> sp.	-	-	X
<i>Tetramorium hispidum</i>	X	-	-
<i>Tetramorium spinosum</i>	X	X	X
<i>Trachymyrmex desertorum</i>	X	-	-
<i>Trachymyrmex septentrionalis</i>	-	X	-
<i>Xenomyrmex stollii</i>	-	-	X
<b>Subfamilia Dolichoderinae</b>			
<i>Dorymyrmex</i> cf. <i>flavus</i>	-	-	X
<i>Dorymyrmex</i> cf. <i>insanus</i>	X	X	X
<i>Dorymyrmex</i> sp.1	-	-	X
<i>Forelius foetidus</i>	-	X	-
<i>Forelius mccooki</i>	X	-	X
<i>Forelius</i> sp. (grupo <i>pruinosum</i> )	X	X	X
<i>Forelius</i> sp. 1	-	-	X
<b>Subfamilia Formicinae</b>			
<i>Brachymyrmex depilis</i>	-	X	-
<i>Brachymyrmex</i> sp.	-	-	X
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	-	-	X
<i>Camponotus</i> ( <i>Tanaemyrmex</i> ) <i>atriceps</i>	X	-	X
<i>Camponotus</i> ( <i>Tanaemyrmex</i> ) <i>flavopubens</i>	-	-	X
<i>Camponotus</i> ( <i>Tanaemyrmex</i> ) sp.	-	-	X
<i>Camponotus</i> ( <i>Mymobrachys</i> ) <i>rubnithorax</i>	-	-	X
<i>Camponotus</i> ( <i>Tanaemyrmex</i> ) <i>festinatus</i>	X	-	X
<i>Camponotus vafer</i>	X	-	-
<i>Camponotus</i> sp.	-	X	-
<i>Myrmecocystus depilis</i>	-	X	-

Especies	Sonorense (Los Horcones)	Chihuahuense (Mapimi)	Tehuacán (Coxcatlán y Zapotitlán)
<i>Myrmecocystus kennedy</i>	X	-	-
<i>Myrmecocystus nequazcalt</i>	X	-	-
<i>Myrmecocystus placodops</i>	-	X	-
<i>Paratrechina melanderi</i>	-	X	-
<i>Paratrechina mexicana</i>	-	-	X
<i>Paratrechina terricola</i>	X	-	-
<i>Paratrechina</i> sp.	-	X	-
<b>Subfamilia Pseudomyrmecinae</b>			
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	X	-	-
<i>Pseudomyrmex major</i>	-	-	X
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	-	-	X
<b>Subfamilia Ecitoninae</b>			
<i>Neivamyrmex leonardi</i>	-	X	-
<i>Neivamyrmex melanocephalus</i>	-	X	-
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	X	-	-
<i>Neivamyrmex swainsoni</i>	-	X	-

CAPÍTULO III

DIVERSITY PATTERNS OF ANTS ALONG AN ALLUVIAL FAN IN THE  
TEHUACÁN VALLEY, MEXICO

1 Artículo enviado a *Acta Oecologica*

2

3

4

5

6

7 DIVERSITY PATTERNS OF ANTS ALONG AN ALLUVIAL FAN IN THE TEHUACÁN  
8 VALLEY, MEXICO

9

10

11 Leticia Ríos-Casanova <sup>1\*</sup>, Alfonso Valiente-Banuet <sup>1</sup> and Victor Rico-Gray <sup>2</sup>

12

13

14 <sup>1</sup> Departamento de Ecología de la Biodiversidad. Instituto de Ecología, Universidad

15 Nacional Autónoma de México. Ap. Postal 70-275 Coyoacán, 04510 México, D.F.

16 México. Fax (52) 55-56229010 e-mail [lrios@miranda.ecologia.unam.mx](mailto:lrios@miranda.ecologia.unam.mx).

17 <sup>2</sup> Departamento de Ecología Vegetal. Instituto de Ecología A. C. Ap. Postal 63 Xalapa,

18 91070 Veracruz, México.

19

20

21 Running title: Ants along an alluvial fan in Mexico

22

23

24 \* Author for correspondence

## 1 ABSTRACT

2 In arid lands, ants play important roles at different levels, for this reason it is important to  
3 know how some of the traits that characterize these zones influence their distribution  
4 and abundance. Environmental characteristics such as soil's sand content and  
5 vegetation structure could be considered among the major factors explaining diversity  
6 and distribution of ants. In this study, we analyzed ant diversity and distribution along  
7 four terraces located in an alluvial fan, which differ in their soil development and  
8 vegetation structure. We expected ant richness and abundance to decrease with  
9 increasing soil age. To test these ideas, we compared species richness, abundance  
10 and diversity, as well as species richness within feeding guilds, across the four terraces.  
11 We used a diversity index to determine evenness values and to evaluate the numerical  
12 dominance of species in each terrace. A total of 26 ant species were recorded along the  
13 fan. Species richness was no different among terraces whereas abundance was higher  
14 in younger ones. Particularly, the abundance of the harvester ant *Pogonomyrmex*  
15 *barbatus* was higher in young terraces decreasing the diversity and evenness of these  
16 sites. The species richness within feeding guilds was similar among terraces with the  
17 generalized foragers as the most common. Our work suggests that soil age and  
18 vegetation of the alluvial fan studied might be influencing ant distribution, specially  
19 favoring the abundance of numerically dominant species which could be affecting the  
20 diversity patterns of the whole community.

21  
22 Key words: alluvial fan, ant community, *Atta mexicana*, *Pogonomyrmex barbatus*,  
23 *Solenopsis xyloni*, soil, Tehuacán Valley Mexico, vegetation structure

## 1 INTRODUCTION

2 In arid and semiarid lands, ants play important ecological roles at the community level  
3 due to their high diversity and the numerous interactions they have with many species of  
4 plants and animals (Bestelmeyer and Wiens, 1996; Rojas y Fragoso, 2000; Johnson and  
5 Ward, 2002; Boulton and Ward, 2002). In addition, these insects are important because  
6 they could modify the physicochemical traits of the soil, and organic matter of the places  
7 where they live (Gile, 1965; Whitford and DiMarco, 1995; MacMahon *et al.*, 2000). Due  
8 to these facts, an interesting ecological aspect is to determine how some of the traits  
9 that characterize the soil and vegetation of arid and semiarid lands influence the  
10 distribution and abundance of ants.

11 Deserts and semi-deserts are characterized by high incidence of solar radiation,  
12 high temperatures, and limited soil water availability; such qualities could limit the  
13 number of existing species of ants because these insects have a high surface to volume  
14 ratio which makes them prone to desiccation (Edney, 1977; Tschinkel, 1992; Johnson,  
15 2000). Thus, factors that modify the environmental conditions such as temperature and  
16 moisture could affect the distribution and diversity of ants (Lorber, 1982; Lobry de Bruyn,  
17 1993; Hadley, 1994; Johnson, 1992).

18 It has been suggested that certain soil characteristics, associated with their age,  
19 such as the proportion of sand (Johnson, 2000; Boulton *et al.*, 2005) and the presence  
20 of cemented calcic horizons (Whitford *et al.*, 1976; Johnson, 1992; Johnson, 2000;  
21 Dugas, 2001; Boulton *et al.*, 2005) are associated with the distribution patterns of ants.  
22 This effect occurs since soil particles have specific physicochemical properties that can  
23 maintain moisture and low temperatures inside the nest and in the places where ants  
24 forage (Whitford *et al.*, 1976; Johnson, 1992; Johnson, 2000). Soils can also influence

1 the distribution of plants affecting vegetation structure and diminishing the incidence of  
2 direct solar radiation, soil temperature and water evaporation with the consequent  
3 benefits to ant activity (Wisdom and Whitford, 1981; Bestelmeyer and Schooley, 1999;  
4 Retana and Cerdá, 2000). Additionally, soils can influence the distribution of the most  
5 preferred ant food-producing plants and therefore the distribution of ants (Johnson,  
6 2000).

7 Alluvial fans are one of the most common landforms in arid and semiarid zones in  
8 North America (Blissenbach, 1954; Christenson and Purcell, 1985; Blair and  
9 McPherson, 1994). These landforms present highly heterogeneous mosaics of soils that  
10 differ in their degrees of development and ages of formation (Tricart *et al.*, 1972;  
11 McAuliffe, 1994; Parker, 1995). It is well known that subsurface clay-enriched argillic  
12 (Bt), and cemented calcic horizons are common in very old alluvial deposits which have  
13 an important negative effect on hydric soil properties (Hennesy *et al.*, 1983; Hamerlynck  
14 *et al.*, 2000). In contrast, younger soils are characterized by a poorly developed coarse-  
15 textured soil horizon, allowing deep water infiltration and the presence of more available  
16 soil water for plants (Burgess, 1995; Hamerlynck *et al.*, 2000). This increased water  
17 availability leads to large vegetation differences among alluvial terraces (McAuliffe,  
18 1994; Parker, 1995).

19 In this study, the ant community along an alluvial fan located in the Tehuacán  
20 Valley, central Mexico was analyzed. This fan is composed of four terraces whose soils  
21 are highly variable based on their degree of pedogenic development. Young soils are  
22 predominantly sandy, whereas old soils are characterized by the presence of argillic and  
23 calcic horizons and very low proportion of sand (figure 1). For this reason, water  
24 infiltrates deeper and is maintained for longer periods of time in younger than in older



1 soils (Medina, 2000). Vegetation data indicate that plant diversity and structure also  
2 change along this alluvial fan (Fernández, 1999). Terraces with young soils have higher  
3 diversity than those with old soils. Likewise, young terraces have vegetation structures  
4 that include herbs, shrubs and trees, whereas old terraces are dominated by a single  
5 stratum composed mainly of trees (Fernández, 1999).

6         Based on existing variation in soil age and vegetation structure in this alluvial fan,  
7 we studied first whether there were significant differences among terraces on the  
8 diversity and distribution patterns of ants. Then, we associate these patterns to the  
9 proportion of sand in the soil, as well as to vegetation structure of each terrace as a  
10 possible explanation of their differences. To accomplish this goal, we determined  
11 species richness and abundance in order to estimate diversity and evenness indices.  
12 Further, species were assigned to different feeding guilds to evaluate their responses to  
13 environmental variation. We expected to find a higher diversity of ants in young terraces  
14 which have high proportions of sand in their soils and more complex vegetation  
15 structures in comparison to old ones. In the same way, we expected to find major  
16 variety of food guilds in young terraces due to the presence of more complex vegetation  
17 structures and possibly more food resources.

18

## 19 MATERIALS AND METHODS

### 20 *Study site*

21 The study was conducted in an alluvial fan at the foothill of Barranca Muchil in San  
22 Rafael Coxcatlán, in the Southeastern portion of the Tehuacán Valley, Puebla (18° 12'  
23 and 18° 14' N; 97° 07' and 97° 09' W). At an elevation of 1000 m, it has a mean annual  
24 temperature of 25°C and a mean annual rainfall of 395 mm with a rainy (June to

1 October) and a dry (November to May) season (Valiente, 1991). This alluvial fan is  
2 composed by four terraces differing in age and therefore in their soil properties and  
3 dominant plant species: Terrace 1 (hereafter Fouquierial) is dominated by the tree  
4 *Fouquieria formosa* Kunth and other less abundant species including *Bursera aptera*  
5 Ramírez, *Ceiba parvifolia* Rose, *Mimosa polyantha* Benth., and *Sanvitalia fruticosa*  
6 Hemsley. This is considered the oldest terrace due to the development of a cemented  
7 calcic horizon at 48 cm deep. Terrace 2 (hereafter Cuajjotal) is dominated by the  
8 deciduous tree *Bursera morelensis* Ramírez and shrubs such as *Mimosa polyantha*  
9 Benth., *Melochia tomentosa* L., and *Opuntia pilifera* Weber. This terrace is considered  
10 the second oldest and it presents a cemented calcic horizon at a depth of 32 cm.  
11 Terrace 3, (hereafter Chiotillal) is dominated by the columnar cactus *Escontria chiotilla*  
12 (Weber) Rose and *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccob as well as by the shrubs  
13 *Viguiera gramatoglossa* DC, and *O. pilifera*. Due to the incipient development of its  
14 soils, which present few quantities of carbonates in their deepest layers, it is considered  
15 a young terrace. Terrace 4 (hereafter Cardonal) is the youngest terrace dominated by  
16 the columnar cactus *Pachycereus weberi* (Coulter) Backeb and the tree *Senna wislizenii*  
17 (A. Gray) Irwin and Barneby. The shrubs *M. polyantha* and *Viguiera dentata* (Cav.)  
18 Sprengel are also abundant in this alluvial terrace (Fernández, 1999). Its soil is  
19 characterized by the scarce modification of the parental material due to its young origin  
20 and has the highest proportion of sand (Medina, 2000) (figure 1).

### 21 *Ant diversity*

22 In order to analyze the diversity patterns, ants were captured in each alluvial terrace by  
23 using 20 pitfall traps arranged in a grid of 5 × 4 and separated by 10 m. This  
24 arrangement was repeated five times from 1999 to 2001 (November 1999, April, July

1 and October 2000, and January 2001) for a total sampling effort of 400 traps (20 traps X  
2 4 terraces X 5 captures). Pitfall traps were 6 cm diameter and 10 cm deep plastic  
3 containers, containing ethanol (70%), water (27%) and glycerol (3%) (Samways, 1983;  
4 Andersen, 1991; Lindsey and Skinner 2001). Traps were buried 24 hours before the  
5 beginning of the sampling period in order to reduce the digging effect, and then opened  
6 simultaneously during 48 hours. Ants were sorted in the laboratory to species level  
7 (Bolton, 1995).

8 Species richness of each terrace was defined as the total number of species  
9 captured in 100 traps (20 traps X 5 captures). Abundance was estimated using the  
10 adjusted abundance (AA) of each species which was calculated as:  $(A) / (O/100)$ , where  
11  $A$  = abundance and  $O$  = occurrence (Lindsey and Skinner, 2001). This measure was  
12 used because it combines abundance with percentage of occurrence, minimizing the  
13 effect of nearest of nests or trunk trails to traps. To determine species numerical  
14 dominance (Davidson 1988) on terraces, adjusted abundance were natural log  
15 transformed and sorted from high to low (Samways, 1983).

16 Because diversity and evenness strongly depend on a complete knowledge of the  
17 species in a community, we examined species accumulative curves for each terrace  
18 using the program EstimateS 5.0 (Colwell, 1997) (Chazdon *et al.*, 1998). The analysis  
19 was made using abundance data from each pitfall trap and 100 iterations were  
20 performed. After this analysis was conducted, diversity for each terrace was estimated  
21 using the Shannon-Wiener index:  $H' = - \sum (p_i \ln p_i)$ , where  $p_i$  = proportional abundance of  
22 the  $i$  th species (Magurran, 1988). Evenness was calculated as  $E = H' / \ln S$ , where  $S$  =  
23 species richness (Magurran, 1988). To know the differences of species richness and

1 numerical abundances among terraces, chi square tests were performed. Comparisons  
2 of diversity between pairs of terraces were done using the *t* test for diversity indices  
3 (Magurran, 1988), and Bonferroni correction ( $\alpha/k$ , where  $\alpha = 0.05$  and  $k =$  number of  
4 comparisons) were used to calculate the respective probabilities (Sokal and Rohlf,  
5 1995).

#### 6 *Feeding guilds*

7 In order to determine whether there were significant differences in the trophic guilds  
8 among terraces, trapped ants were classified as generalized foragers, harvesters,  
9 fungivores, and predators based on both field observations and to Brown (2000). The  
10 number of species for each feeding guild and terrace was compared with a contingency  
11 table of 4 (terraces) X 4 (guilds) (Zar, 1988).

#### 12 *Relationships between ant diversity, vegetation structure, and soil*

13 To explore the possible relationship between ant diversity and vegetation  
14 structure and soil percent-sand, these two environmental factors were measured in each  
15 terrace. With respect to vegetation structure, foliage height profiles in 20 randomly  
16 chosen points, along two 50 m transects in each terrace, were conducted at the end of  
17 the rainy season (October, 2000). At each point, a 7 m rod was located to record the  
18 number of contacts with foliage and the height at which each of these contacts occurred.  
19 The number of contacts was grouped into three categories according to their height: <  
20 0.5m (herbs), 0.5 - 2 m (shrubs), and > 2 m (trees). The four terraces were compared  
21 with a contingency table of 4 (terraces) X 3 (categories) to determine whether they differ  
22 in the number of strata in their vegetation profile (Everitt, 1977). The proportion of sand  
23 in the soil for each terrace was obtained from the results reported by Medina (2000) who  
24 analyzed the soil profiles and their hydric properties according to their age. Finally, the

1 relationships between diversity (species richness, abundance, Shannon-Wiener index  
2 and evenness) and the vegetation structure as well as the proportion of sand in soil,  
3 were analyzed using Spearman rank correlations with the statistical computer package  
4 SPSS version 9.0 for Windows (SPSS 1998). Because we considered each trap as a  
5 replication and that these analyses comprised the existence of only four terraces, a  
6 randomization test was used for each regression to test the null hypothesis of  $r = 0$  by  
7 using 10,000 replicated shuffles of the data. These tests were performed with the  
8 computer package RT (version 2.0) using the regression residual method (Manly 1991;  
9 1996).

10

## 11 RESULTS

### 12 *Ant diversity*

13 A total of 26 species belonging to 4 subfamilies were captured on these four terraces  
14 (table I). The highest number of species was recorded in the Cardonal (22) followed by  
15 Chiotillal (21), Cuajiotal (19) and Fouquieral (19) although there were not significant  
16 differences among them ( $X^2 = 0.33$ ,  $P = 0.95$ ,  $d.f. = 3$ ). Of all the species recorded in  
17 the alluvial fan, 16 species were found in all the terraces, whereas some species were  
18 exclusive to one of them. Thus, *Strumigenys* sp. and *Dorymyrmex* sp. 1 were only  
19 found in the Cardonal, *Pheidole* sp. 3 in the Chiotillal, *Pheidole* sp. 4 in the Cuajiotal,  
20 and *Tetramorium spinosum* in the Fouquieral (table II).

21 The analysis of AA showed significant differences among the terraces ( $X^2 =$   
22  $2201.1$ ,  $P < 0.0001$ ,  $d.f. = 3$ ), except between Cuajiotal and Fouquieral ( $X^2 = 2.7$ ,  $P = 0.1$ ,  
23  $d.f. = 1$ ). *Pogonomyrmex barbatus* was the most dominant species in the Cardonal,  
24 Chiotillal and Cuajiotal, although in this last terrace numerical dominance was shared

1 with *Brachymyrmex* sp., *Pheidole* sp. 5 and *Forelius mccooki*. In the Fouquierial, the  
2 dominant species was *Solenopsis xyloni*, followed by *Atta mexicana*. Among the  
3 species with the lowest numerical dominance were *Camponotus festinatus*, *Dorymyrmex*  
4 *flavus* and *Strumigenys* sp. (figure 2).

5 According to the species accumulation curves a total of 29 species was estimated  
6 for all the terraces. This means that our sampling effort detected 89.7% (26) of this  
7 estimated total species richness. On the other hand, the number of estimated species  
8 for each terrace was similar since the species accumulation curves predicted 25 species  
9 at each site. These results indicate that 76% of the species richness was collected in  
10 the Fouquierial (19) and Cuajiotal (19), 84% in the Chiotillal (21), and 88% in the  
11 Cardonal (22) (figure 3).

12 Ant diversity in old terraces (Cuajiotal and Fouquierial) was higher (2.26-2.27)  
13 than that estimated for younger ones (Chiotillal 1.29 and Cardonal 1.39). These  
14 differences were statistically significant (Cuajiotal vs. Cardonal:  $t = 8.4$ ,  $d.f. = 3763$ ; vs.  
15 Chiotillal:  $t = 9.2$ ,  $d.f. = 4118$ ; Fouquierial vs. Cardonal:  $t = 8.5$ ,  $d.f. = 3782$ ; vs. Chiotillal:  $t$   
16  $= 9.2$ ,  $d.f. = 4138$ ; in all cases  $P < 0.0001$  after Bonferroni correction) (table II).

### 17 *Feeding guilds*

18 The analysis of feeding guilds indicated that species considered as generalists  
19 had the highest species richness in all the terraces, followed by harvester ants. On the  
20 other hand, predator and fungivore species were scarce since they were represented  
21 only by *Odontomachus clarus* and *Strumigenys* sp., and *Atta mexicana*, respectively.  
22 *Odontomachus clarus* and *A. mexicana* were present in the four terraces whereas  
23 *Strumigenys* sp. was found only in the Cardonal (table III). There were no significant

1 differences in the number of species among feeding guilds for the different terraces ( $G =$   
2 12.1,  $d. f. = 9$ ,  $P = 11.8$ ).

### 3 *Relationships between ant diversity, vegetation structure, and soil*

4 Foliage profile varied across terrace ( $\chi^2 = 26.86$ ,  $d.f. = 6$ ,  $P < 0.001$ ), with the  
5 Cardonal and Chiotillal sites having the more complex vegetation structure in  
6 comparison to Cuajiotal and Fouquieral. In the Cardonal and Chiotillal, three strata were  
7 present and their number of contacts did not differ from that expected by random, except  
8 for herbs in the Cardonal which had a higher than expected frequency of contacts. On  
9 the contrary, the number of contacts per shrub and tree in the Cuajiotal and Fouquieral  
10 was significantly higher than that expected by chance. The frequency for the rest of the  
11 strata tended to be low (figure 4).

12 With respect to soil, Medina (2000) reported that young terraces had a higher  
13 proportion of sand (75 – 79 %) than that found in the old ones (63 – 67 %), which have a  
14 higher proportion of silt and clay (figure 1).

15 There was not any significant relationship between soil percent-sand or  
16 vegetation structure and the four parameters of diversity measured (species richness,  
17 abundance, Shannon-Wiener diversity, and evenness). After 10,000 randomizations,  $r_s$   
18 values were not significantly different from zero (see table IV).

19 Due to the high numerical dominance of *P. barbatus* in young terraces, the  
20 relationships between its abundance and soil percent-sand, as well as vegetation  
21 structure were tested. There were positive and significant relationships with soil sand  
22 content ( $r_s = 0.42$ ,  $P < 0.001$ ) and vegetation structure ( $r_s = 0.35$ ,  $P < 0.001$ ; in both  
23 cases, randomization tests with 10 000 replications).

24

## 1 DISCUSSION

2 The main objective of this study was to know the possible differences on ant diversity  
3 patterns along four terraces of different age in an alluvial fan, as well as to explore the  
4 possible relationship between these patterns and vegetation structure and soil sand  
5 content. Results showed that species richness was similar along the terraces (19-22)  
6 since the 62% of the species were shared among them. However, diversity showed  
7 differences due to the elevated abundance of some species in younger terraces.

8 The slight differences in ant species richness among terraces could be  
9 attributed to particular characteristics of this alluvial fan because it is an area with a  
10 continuous vegetation and soil landscape; although abundance of some species was  
11 the parameter mainly affected by the differences among terraces.

12 The lower ant diversity found in young terraces might be a result of the high  
13 numerical dominance of the harvester ant *P. barbatus*, since 65% of the total  
14 captured individuals belonged to this species. This finding was supported by the low  
15 evenness values calculated for these terraces. *Pogonomyrmex barbatus* is  
16 considered to have a relatively low tolerance for high temperatures compared to other  
17 *Pogonomyrmex* species (Johnson, 2000). Therefore, the high abundance of this  
18 species in young terraces could be due to their more complex vegetation structure  
19 and the high proportion of sand in soil because both characteristics decrease the  
20 incidence of solar radiation, the temperature and water loss through evaporation  
21 (Hennessy *et al.*, 1983; Burges, 1995; Hamerlinck *et al.*, 2000). This result is  
22 supported since the abundance of this species was positive and significantly related  
23 to soil percent-sand as well as to complexity of vegetation structure. In a similar way,  
24 studies made in the Mediterranean zone of Spain, reported that at higher vegetation



1 cover, the relative abundance of the most common species, which were low thermal  
2 tolerant, tended to increase resulting in a significant decrease in species evenness  
3 (Retana and Cerdá, 2000). Other studies in Mediterranean zones and in the  
4 Australian tropics have showed that the presence of some dominant ant species such  
5 as *Camponotus sylvaticus* (Cerdá *et al.*, 1998), *Iridomyrmex* spp. and *Oecophylla*  
6 *smaragdina* (Andersen, 1992) can reduce the diversity and evenness of the ant  
7 community.

8 The results of the correlation analyses did not show any relationship between ant  
9 species richness abundance, diversity, or evenness and the complexity of vegetation  
10 structure, or soil percent-sand. These results contrast to those reported by Majer  
11 (1985), Perfecto and Snelling (1995), and Retana and Cerdá (2000) who found that ant  
12 diversity was higher in sites with complex vegetation structures or high vegetation cover.  
13 With respect to soils, studies conducted with other species of ants have suggested that  
14 the distribution of ant species such as *Linepithema humile* (Way *et al.*, 1997), *P. rugosus*  
15 (Dugas, 2001), *P. barbatus*, and *Messor pergandei* (Johnson, 1992, 2000) are highly  
16 determined by soil types due to their humidity content.

17 Different studies have examined the relative importance of biotic and abiotic  
18 factors and their impact on ant diversity and distribution (Davidson, 1977, 1978; Wisdom  
19 and Whitford, 1981; Ryti and Case, 1988; Perfecto and Snelling, 1995; Bestelmeyer and  
20 Wiens, 1996). Some studies have indicated that although biotic interactions produce  
21 habitat segregation along local gradients, physiological tolerances make some species  
22 more susceptible to desiccation. This effect can favor certain species, which may alter  
23 species richness and abundance in relation to their environment (Edney, 1977; Hadley,  
24 1994; Cerdá *et al.*, 1998; Johnson, 2000; Retana and Cerdá, 2000). In the case of the

1 diversity and distribution of the ants of our study site, environmental conditions seem to  
2 be playing a central role at species level, rebounding in the hall community. It is  
3 important to note that in our study the analyses were conducted using four contiguous  
4 and no replicated terraces. Although this condition does not invalidate the truth of our  
5 data, it diminishes its potential for generalizations. In this respect, these results should  
6 be interpreted with caution because they are only true for the alluvial fan studied.

7         With respect to feeding guilds, we found that the number of species per guild  
8 remains constant among terraces contrary to our original hypothesis. This finding could  
9 be related to the presence of a high number of generalist species (16), in relation to the  
10 species found in the other guilds (i.e., 7 harvesters, 1 fungivore, and 2 predators).  
11 Similarly, Whitford (1978) reported that generalist ants were the most common species  
12 in a desert located in New Mexico. Based on our results, it is possible to assume that  
13 differences in the vegetation structure and possibly food resources among terraces did  
14 not significantly affect the presence of generalized foragers. In arid and semi-arid lands,  
15 it has been suggested that generalized species do not depend on the spatial or  
16 seasonal occurrence of food resources because they use a broad range of food such as  
17 feces, dead arthropods, and honeydew which are available in almost any place at any  
18 time (Whitford, 1978; Rojas and Fragoso, 2000).

19         In short, the results found in this work suggest that species richness of ants did  
20 not change along the terraces of the alluvial fan studied and that soil percent-sand as  
21 well as vegetation structure were not good predictors of ant diversity patterns. However,  
22 these environmental characteristics presumably alter temperature and humidity  
23 conditions favoring the harvester ant *P. barbatus* in young terraces where diversity index  
24 and evenness were lower than in older terraces.

1 On the other hand, the changes along the fan do not have a significant effect on the  
2 number of species found in the different feeding guilds. We believe that this finding is  
3 due to the high number of generalist species found in these four terraces.

4 Although competition and behavioral and numerical dominance of some ant  
5 species has been suggested as one of the main forces structuring ant communities,  
6 other biotic and abiotic factors as well as the spatial and temporal variation that regulate  
7 such interactions should be taken into account (Ribas and Schoereder, 2002; Sanders  
8 and Gordon, 2003). In the case of ant communities inhabiting Mexican arid zones these  
9 aspects should be studied in the near future.

10

#### 11 ACKNOWLEDGMENTS

12 We thank Héctor Godínez-Alvarez for his very valuable help during different stages of  
13 this work. We thank Dr. Philip Ward from University of California at Davis and Roy  
14 Snelling from the Natural History Museum of Los Angeles County, who helped with ant  
15 identification and identification training to L. R-C. CONACyT, DGEP and Institute of  
16 Ecology gave a scholarship to L. R-C. DGAPA project IN-208301 gave funding to A.V-B,  
17 and IDEA WILD provided economic support for field work.

18

#### 19 REFERENCES

20 Andersen A.N., 1991. Sampling communities of ground-foraging ants: Pitfall catches  
21 compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Aust. J. Ecol.* 16,  
22 273-279.

- 1 Andersen A.N., 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in  
2 exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *Am. Nat.*  
3 140, 401-420.
- 4 Bestelmeyer B., Schooley R., 1999. The ants of the southern Sonoran desert:  
5 community structure and the role of trees. *Biodiversity Conserv.* 8, 643-657.
- 6 Bestelmeyer B., Wiens J., 1996. The effects of land use on the structure of ground  
7 foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecol. Appl.* 6, 1225-1240.
- 8 Blair T., McPherson J., 1994. Alluvial fans and their natural distinction from rivers based  
9 on morphology, hydraulic processes, sedimentary processes and facies  
10 assemblages. *J. Sediment Res.* 64, 450-489.
- 11 Blissenbach E., 1954. Geology of alluvial fans in semiarid regions. *Bull. Geol. Soc. Am.*  
12 65, 175-190.
- 13 Bolton B., 1995. A new general catalogue of the ants of the world, Harvard University  
14 Press, Cambridge.
- 15 Boulton A.M., Ward P.S. 2002. The ants. In: Case T.J., Cody M.L., Ezcurra E. (Eds.), *A*  
16 *new island Biogeography of the Sea of Cortés*, Oxford University Press, London,  
17 pp. 112-128.
- 18 Boulton A.M., Davies K.F., Ward P.S. 2005. Species richness, abundance, and  
19 composition of ground-dwelling ants in Northern California grasslands: role of  
20 plants, soil, and grazing. *Environ. Entomol.* 34, 96-104.
- 21 Brown W., 2000. Diversity of ants. In: Agosti D., Majer J., Alonso L., Schultz T. (Eds.).  
22 *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, Smithsonian  
23 Institution Press, Washington, pp. 45-79.
- 24 Burges T., 1995. Desert grassland, mixed shrub savanna, shrub steppe, or semidesert

- 1 scrub? The dilemma of coexisting growth forms. In: McClaran M.P., Van  
2 Devender T.R. (Eds.), The desert grassland, The University of Arizona Press,  
3 Tucson, pp. 31-67.
- 4 Cerdá X., Retana J., Manzaneda A., 1998. The role of competition by dominants and  
5 temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant  
6 communities. *Oecologia* 117, 404-412.
- 7 Chazdon R.L., Colwell R.K., Denslow J.S., Guariguata M.R., 1998. Statistical methods  
8 for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary  
9 rain forest of NE Costa Rica. In: Dallmeier F., Comiskey J.A. (Eds.), Forest  
10 biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old  
11 World case studies, Parthenon Publishing, Paris, pp. 285-309.
- 12 Christenson G.E., Purcell C., 1985. Correlation and age of Quaternary alluvial-fan  
13 sequences. Basin and Range province southwestern United States. Soils and  
14 Quaternary Geology of Southwestern United States, Geological Society of  
15 America Special Paper 203, 115-122.
- 16 Colwell R.K., 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared  
17 species from samples, Version 5, User's Guide and application, published at:  
18 <http://viceroy.eeb.unconn.edu/estimates>.
- 19 Davidson D.W., 1977. Species diversity and community organization in desert seed-  
20 eating ants. *Ecology* 58, 711-724.
- 21 Davidson D.W., 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor*  
22 *pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *Am. Nat.* 112, 500-  
23 506.

- 1 Davidson D.W. 1988. Resource discovery versus resource domination in ants: a  
2 functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.* 23, 484-490.
- 3 Dugas D.P., 2001. The influence of arroyo edges on *Pogonomyrmex barbatus* nest  
4 distribution in the Chihuahuan Desert, New Mexico. *J. Arid. Environ.* 47, 153-159.
- 5 Edney, E.B., 1977. Water balance in land arthropods. Springer Berlin, New York.
- 6 Everitt B.S., 1977. The analysis of contingency tables. Chapman and Hall, London.
- 7 Fernandez, N., 1999. Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a  
8 la evolución del paisaje en la zona semiárida de Coxcatlán, Puebla. Caso:  
9 Abanico aluvial de la Barranca del Muchil. MSc thesis, Facultad de Ciencias,  
10 Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- 11 Gile L.H., 1965. Causes of soil boundaries in an arid region: II. Dissection, moisture and  
12 faunal activity. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 39, 324-330.
- 13 Hadley N.F., 1994. Water relations of terrestrial arthropods, Academic Press, New York.
- 14 Hamerlynck E. P., McAuliffe R.J., Smith, D.S., 2000. Effects of surface and sub-surface  
15 soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosotebush).  
16 *Funct. Ecol.* 14, 596-606.
- 17 Hennesy J.T., Gibbens R.P., Tromble J.M., Cardenas M., 1983. Water properties of  
18 caliche. *J. Rang. Man.* 36, 723-726.
- 19 Johnson R.A., 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-  
20 harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89,  
21 118-124.

- 1 Johnson R.A., 2000. Habitat segregation based on soil texture and body size in the  
2 seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. Ecol. Entomol. 25,  
3 403-412.
- 4 Johnson R.A., Ward P.S., 2002. Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera:  
5 Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. J. Biogeogr. 29,  
6 1009-1026.
- 7 Lindsey P.A., Skinner J.D., 2001. Ant composition and activity patterns as determined by  
8 pitfall trapping and other methods in three habitats in the semi-arid Karoo. J. Arid.  
9 Environ. 48, 551-568.
- 10 Lobry de Bruyn L.A., 1993. Ant composition and activity in naturally-vegetated and  
11 farmland environments on contrasting soils at Kellerberrin, Western Australia. Soil  
12 Biol. Biochem. 25, 1043-1056.
- 13 Lorber B.E., 1982. Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la  
14 végétation dans la distribution des formis du groupe *Formica rufa* (Hym.  
15 Formicidae). Insectes Sociaux 29, 195-208.
- 16 MacMahon J.A., Mull J.F., Crist T.O., 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their  
17 community and ecosystem influences. Ann. Rev. Ecol. Syst. 31, 265-291.
- 18 Magurran A.E., 1988. Ecological diversity and its measurement, Princeton University  
19 Press, Princeton, New Jersey.
- 20 Majer J.D., 1985. Recolonization by ants of rehabilitated mineral sand mines on  
21 North Stradbroke Island, Queensland, with particular reference to seed  
22 removal. Aust. J. Ecol. 10, 31-48.
- 23 Manly B.F.J., 1991. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology,

- 1 Chapman & Hall/CRC, London.
- 2 Manly, B.F.J., 1996. RT, A program for randomization testing, Version 2.0, The Centre  
3 for Applications of Statistics and Mathematics, University of Otago, New Zealand.
- 4 McAuliffe J.R., 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and  
5 processes in Sonoran Desert bajadas. *Ecol. Monogr.* 64, 111-148.
- 6 Medina, J., 2000. Determinación del vigor y el estado reproductivo de *Stenocereus*  
7 *stellatus* (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico  
8 aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacán. Bch. Thesis. Escuela Nacional de  
9 Estudios Profesionales Campus Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de  
10 México, México, D.F.
- 11 Parker K.C., 1995. Effects of complex geomorphic history on soil and vegetation  
12 patterns on arid alluvial fans. *J. Arid. Environ.* 30, 19-39.
- 13 Perfecto I., Snelling R., 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical  
14 agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecol. Appl.* 5, 1084-1097.
- 15 Retana J., Cerdá X., 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean  
16 ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal  
17 environment. *Oecologia* 123, 436-444.
- 18 Ribas C.R., Schoereder J.H., 2002. Are all ant mosaics caused by competition?  
19 *Oecologia* 131, 606-611.
- 20 Rojas P., Fragoso F., 2000. Composition, diversity, and distribution of Chihuahuan  
21 Desert ant community (Mapimí, Mexico). *J. Arid. Environ.* 44, 213-227.
- 22 Ryti R.T., Case T.J., 1988. Field experiments on desert ants: testing for competition  
23 between colonies. *Ecology* 69, 1993-2003.
- 24 Samways M.J., 1983. Community structure of ants (Hymenoptera: Formicidae) in a



- 1 series of habitats associated with citrus. *J. App. Ecol.* 20, 833-847.
- 2 Sanders N.J., Gordon D.M., 2003. Resource-dependent interactions and the  
3 organization of desert ant communities. *Ecology* 84, 1024-1031.
- 4 Sokal R.R., Rohlf F.J., 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in*  
5 *biological research.* W.H. Freeman and Company, New York.
- 6 SPSS Inc., 1998. *SPSS Base 8.0 for Windows User's Guide.* SPSS Inc., Chicago IL.
- 7 Tricart J., Raynal R., Besançon J., 1972. Cônes rocheux, pédiments, glaciais. *Annales de*  
8 *Géographie* 443, LXXXI année, Janvier-fevrier.
- 9 Tschinkel W.R., 1992. Brood raiding and the population dynamics of founding and  
10 incipient colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Ecol. Entomol.* 17, 179-188.
- 11 Valiente B.L., 1991. Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán,  
12 Puebla, México. B. Sc. thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional  
13 Autónoma de México, México, D.F.
- 14 Way M.J., Cammell M.E., Paiva M.R., Collinwood C.A., 1997. Distribution and dynamics  
15 of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to  
16 vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal.  
17 *Insectes Sociaux* 44, 415-433.
- 18 Whitford W.G., 1978. Structure and seasonal activity of Chihuahuan desert ant  
19 communities. *Insectes Sociaux* 25, 79-88.
- 20 Whitford W.G., Johnson P., Ramirez J., 1976. Comparative ecology of the harvester  
21 ants *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery).  
22 *Insectes Sociaux* 23, 117-132.

- 1 Whitford W.G., DiMarco R., 1995. Variability in soils and vegetation associated with  
2 harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on a Chihuahuan desert  
3 watershed. *Biol. Fertil. Soils.* 20, 169-173.
- 4 Wisdom W.A., Whitford W.G., 1981. Effects of vegetation change on ant communities of  
5 arid rangelands. *Environ. Entomol.* 10, 893-897.
- 6 Zar J.H., 1988. *Biostatistical analysis.* Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Table I. Ants of San Rafael Coxcatlán, their adjusted abundance and feeding guild. Fun = fungivores, GF = generalized foragers, H = harvesters, and P = predators.

Subfamily	Terraces				Total	Feeding guild
	Cardonal	Chiotillal	Cuajitotal	Fouquierial		
Subfamily Ponerinae						
<i>Odontomachus clarus</i> Roger	<0.1	<0.1	<0.1	0.2	0.2	P
Subfamily Myrmicinae						
<i>Pogonomyrmex barbatus</i> (Smith)	1426.3	1844.3	95.7	20.1	3386.4	H
<i>Atta mexicana</i> (Smith)	<0.1	<0.1	<0.1	42.3	42.3	Fun
<i>Solenopsis xyloni</i> McCook	0.8	-	0.7	114.2	115.8	GF
<i>Pheidole</i> sp. 1	0.2	0.6	6.1	-	6.9	H
<i>Pheidole</i> sp. 2	<0.1	0.2	0.5	14.7	15.5	H
<i>Pheidole</i> sp. 3	-	<0.1	-	-	<0.1	H
<i>Pheidole</i> sp. 4	-	-	<0.1	-	<0.1	H

<i>Pheidole</i> sp. 5	60.5	15.7	39.9	3.5	119.6	H
<i>Pheidole</i> sp. 6	4.2	1.7	8.3	<0.1	14.2	H
<i>Leptothorax (Macromischa)</i> sp.	<0.1	<0.1	<0.1	0.1	<0.1	GF
<i>Leptothorax (Myrafant)</i> sp.	0.7	<0.1	0.5	0.2	1.5	GF
<i>Leptothorax</i> sp. 1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	GF
<i>Tetramorium spinosum</i> (Pergande)	-	-	-	0.1	0.1	GF
<i>Strumigenys</i> sp.	<0.1	-	-	-	-	P
Subfamily Dolichoderinae						
<i>Dorymyrmex</i> cf. <i>flavus</i> McCook	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	GF
<i>Dorymyrmex</i> cf. <i>insanus</i> (Buckley)	0.3	0.6	2.0	13.6	16.6	GF
<i>Dorymyrmex</i> sp.1	<0.1	-	-	-	<0.1	GF
<i>Forelius</i> sp. <i>pruinatum</i> group.	14.7	7.0	24.6	2.2	48.5	GF
<i>Forelius mccooki</i> McCook	<0.1	11.5	28.3	13.8	53.7	GF
Subfamily Formicinae						
<i>Brachymyrmex</i> sp	6.5	16.1	71.2	15.8	109.7	GF
<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i>						GF
<i>rubrithorax</i> Forel	2.9	0.4	1.5	1.6	6.5	

<i>Camponotus (Myrmothix) atriceps</i>						GF
(Smith)	<0.1	<0.1	0.3	<0.1	0.3	
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i>						GF
<i>flavopubens</i> Emery	-	<0.1	-	-	<0.1	
<i>Camponotus (Tanaemyrmex) festinatus</i>						GF
Buckley	<0.1	<0.1	-	-	-	
<i>Paratrechina mexicana</i> Forel	<0.1	<0.1	-	<0.1	<0.1	GF
TOTAL	1517.4	1898.4	279.8	242.3	3938.1	

---

Table II. Species richness (S), Adjusted abundance (AA), evenness (E), and Shannon-Wiener Index (H') of the ant community in four terraces. In S, AA and H', different characters mean significant differences (P <0.001).

Terrace	S	AA	E	H'
Cardonal	22 a	1517.4 a	0.45	1.39 a
Chiotillal	21 a	1898.6 b	0.42	1.29 a
Cuajjotal	19 a	279.8 c	0.77	2.26 b
Fouquerial	19 a	242.3 c	0.77	2.27 b

Table III. Species richness in each feeding guild of four terraces from the San Rafael Coxcatlan alluvial fan.

		Feeding guild			
		Predators	Harvesters	Generalized foragers	Fungivores
Terraces	Cardonal	2	5	14	1
	Chiotillal	1	6	13	1
	Cuajiotal	1	6	11	1
	Fouquerial	1	4	13	1

Table IV. Correlation between soil percent sand and vegetation structure with some parameters of the ant community in the alluvial fan of San Rafael Coxcatlan. ( $P$  values after 10 000 randomizations).

	Vegetation structure (Foliage contacts)		Soil texture (Sand %)	
	$r_s$	$P$	$r_s$	$P$
Species richness	1.0	0.56	0.078	0.13
Adjusted abundance	0.176	0.15	0.279	0.23
Diversity	0.082	0.27	-0.04	0.33
Evenness	-0.116	0.20	-0.098	0.21



Figure 1. Terraces of the San Rafael Coxcatlán alluvial fan showing main vegetation and soil traits (from Fernández and Valiente-Banuet, submitted and Medina *et al.*, submitted).

Figure 2. Species accumulation curves for the four terraces in the San Rafael Coxcatlán alluvial fan. Observed (dotted line) and calculated (continuous line) values obtained by first order jackknife method.

Figure 3. Ranking of species according to their adjusted abundance in the four terraces showing the most and less abundant species. Pb *Pogonomyrmex barbatus*, P5 *Pheidole* sp. 5, Fp *Forelius pruinosus*, B *Brachymyrmex* sp., P6 *Pheidole* sp. 6, Df *Dorymyrmex flavus*, D1 *Dorymyrmex* sp. 1, Fm *F. mccoocki*, Cfe *Camponotus festinatus*, L1 *Leptothorax* sp. 1, LMa *Leptothorax (Macromischa)* sp., Sx *Solenopsis xyloni*, Am *Atta mexicana*, P2 *Pheidole* sp. 2, Ts *Tetramorium spinosum*.

Figure 4. Vegetation structure (foliage height profile) □ plants < 0.5 m, □ 0.5-1.0 m, ■, >1 m. (+) frequency higher or (-) lower than randomly expected according to adjusted residual.

Figure 1

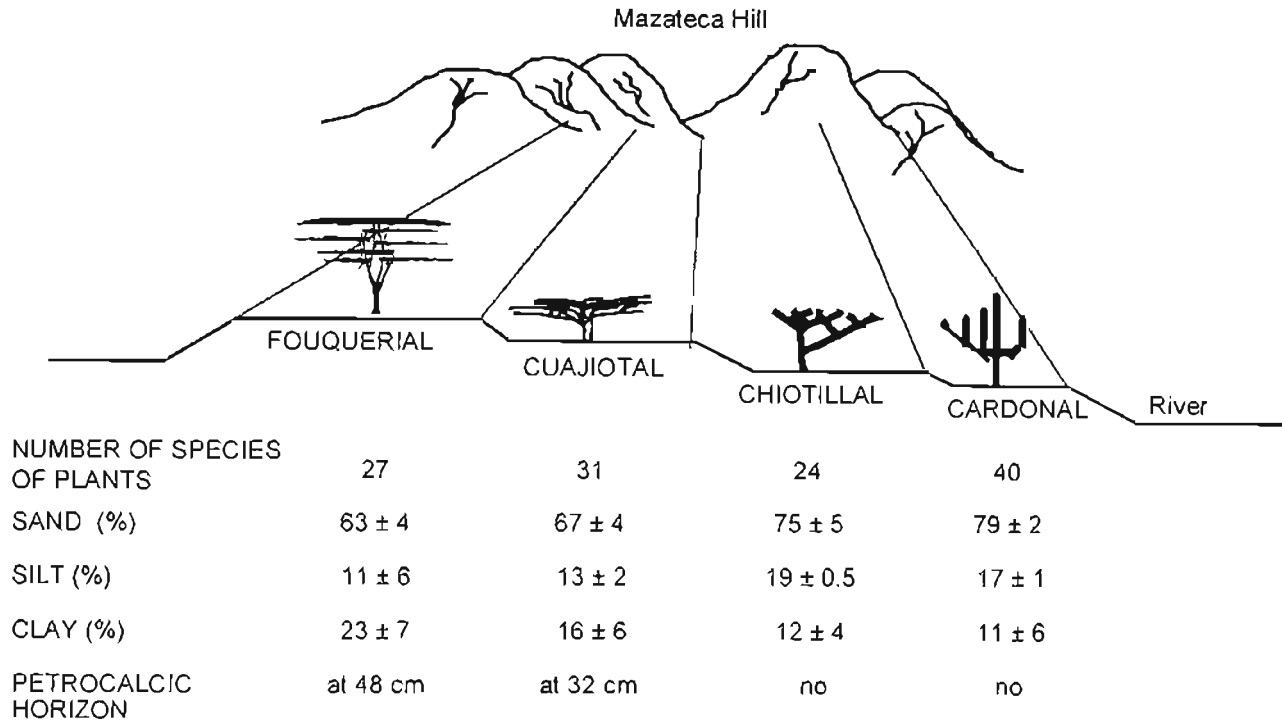


Figure 2

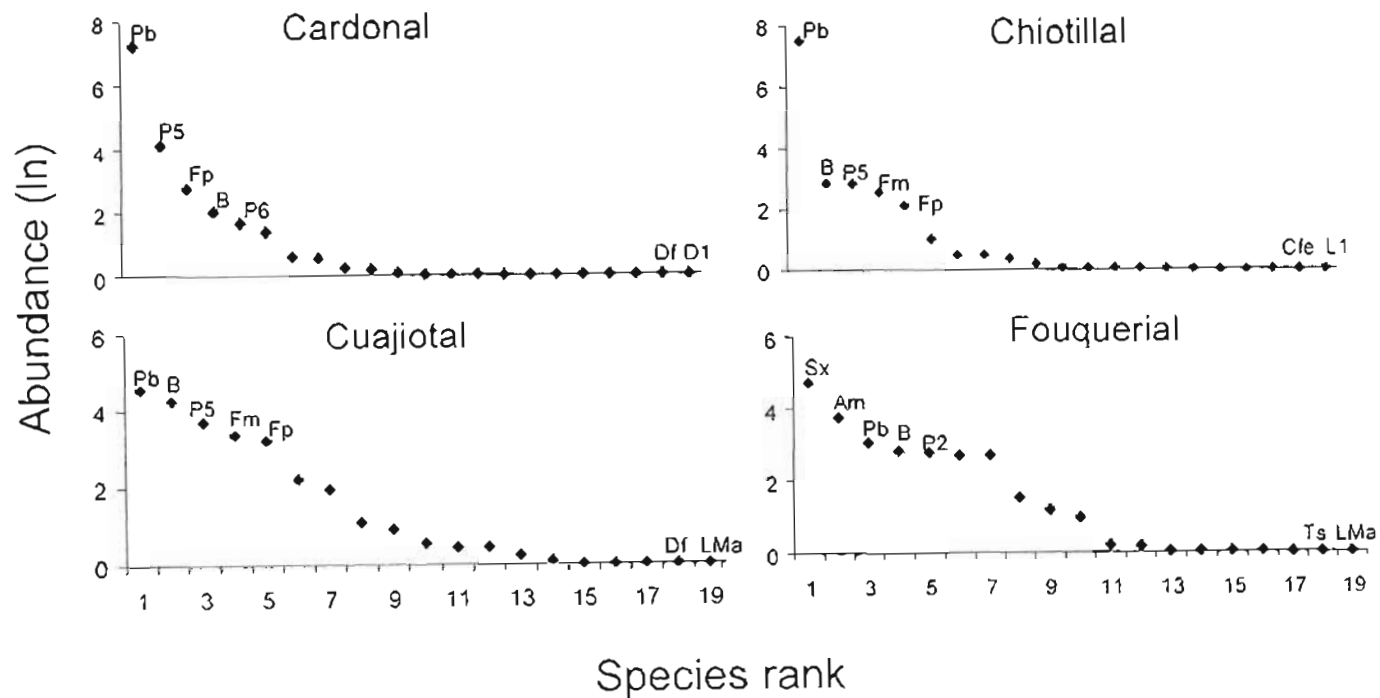


Figure 3

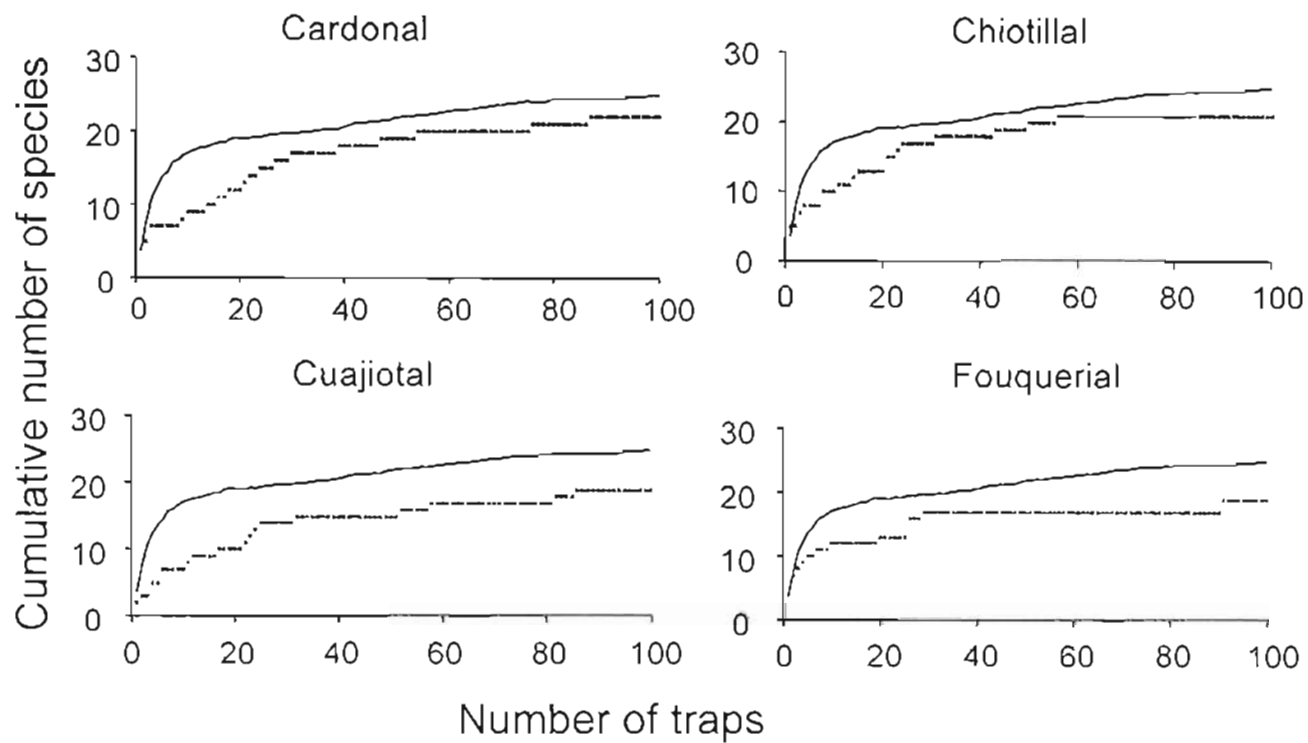
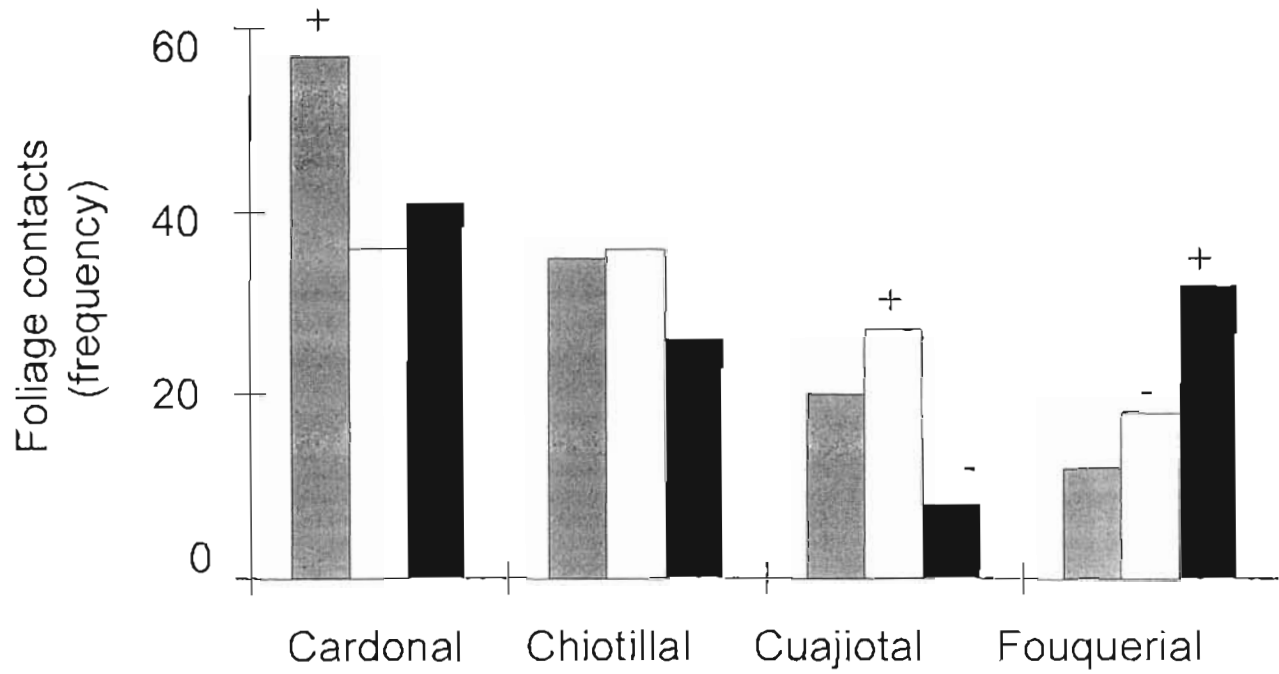


Figure 4



CAPÍTULO IV

SEED SELECTIVITY BY A HARVESTER ANT IN A SOIL CHRONOSEQUENCE  
IN THE TEHUACÁN VALLEY MEXICO.

SEED SELECTIVITY BY A HARVESTER ANT IN A SOIL CHRONOSEQUENCE IN  
THE TEHUACÁN VALLEY, MEXICO

Leticia Ríos-Casanova\*<sup>1</sup>, Alfonso Valiente-Banuet<sup>1</sup> and Víctor Rico-Gray<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ap. Postal 70-275 Coyoacán, 04510 México, D.F.  
e-mail [lríos@miranda.ecologia.unam.mx](mailto:lríos@miranda.ecologia.unam.mx).

<sup>2</sup>Departamento de Ecología Vegetal, Instituto de Ecología A. C.  
A. P. 63, Xalapa, Veracruz. 91070 México

\* author for correspondence

Running head: Seed use by a desert harvester ant

Key words: harvester ants, *Pogonomymex barbatus*, seed availability, selectivity index,  
Tehuacán Valley, worker activity

## ABSTRACT

This work studied the relationship between seed availability and selectivity by the harvester ant *Pogonomyrmex barbatus* in a soil chronosequence in the Tehuacán Valley. The marked seasonality of this arid zone and the presence of four surfaces with soils of different age and different plant associations confer a high temporal and spatial heterogeneity of seeds available to ants. We tested whether ants become more selective at increasing availability of their food resources. Based on this assumption, we expected a high selectivity in the most plant diverse terraces (young soils) during rainy season, when the peak of seed production occurred. In order to test these ideas, ant activity and composition of their diet, as well as seed rain, were quantified during four seasons of the year and across the four surfaces. Seed abundance and the abundance of the most preferred seeds in the diet were associated to the selectivity coefficient ( $B_s$ ) by lineal regressions. Activity of foragers was high along the year, except during winter when activity was scarce. We also found that seed availability is variable among terraces and seasons modifying seed selectivity by *P. barbatus*, although the relationship between seed availability and seed selectivity was not significant. The sunflowers *Sanvitalia fruticosa* and *Viguiera dentata* were the most abundant items in the diet of this ant, although seed selectivity was no related with their relative abundance in the environment. We suggest that the inclusion of non-seed items in the diet of this ant should be considered when selectivity is analyzed.



## INTRODUCTION

Harvester ants are important components of arid and semi-arid zones throughout the world, which are able to remove great amounts of seeds affecting plant community composition (Reichman, 1979; Samson *et al.*, 1992; Wilby and Shachak, 2000).

Previous studies have suggested that ants are selective in the seeds they harvest and that some of these seeds belong to strong competitor plants that, in absence of ants, can dominate numerically reducing plant diversity in natural communities (Brown *et al.*, 1979; Inouye *et al.*, 1980; Crist and MacMahon, 1992; Samson *et al.*, 1992).

Seed selectivity by harvester ants is affected by multiple selection criteria as their shape (Pulliam and Brand, 1975), size (Davidson, 1977), toxicity (Carroll and Janzen, 1973), nutritional quality (Kelrick *et al.*, 1986), and their relative abundance (Whitford and Ettershank, 1975; Whitford, 1978; Inouye *et al.*, 1980; Crist and MacMahon, 1992).

Recent studies have emphasized the importance of the relationship between the relative abundance of seeds and seed selectivity, particularly in arid and semi-arid ecosystems where seed production tends to occur in pulses (Crist and MacMahon, 1992; Wilby and Shachak, 2000; Willott *et al.*, 2000). These studies found that ants were more selective with increasing availability of their food resources (density of seeds) displaying relatively higher levels of specialization during and shortly after pulses of seed production whereas their diet breadth increased as seed availability decreased (Mehlhop and Scott, 1983; Crist and MacMahon, 1992). For harvester ants such as *Pogonomyrmex californicus* Buckley and *Messor arenarius* Fabricius selectivity has been positively related with seed abundance and with the maximum abundance of their most preferred seed species (Bailey and Polis, 1987; Wilby and Shachak, 2000). For

other harvesters as *Messor barbarus* Forel seed selectivity has been questioned since it has not been related with seed availability under natural conditions (Detrain *et al.*, 2000).

In arid and semiarid zones, the abundance of seeds available to harvester ants is affected by the temporal and spatial heterogeneity (Polis, 1991; Wilby and Shachak, 2000). Temporally, seed availability occurs associated with rainfall events (Noy-Meir, 1973; Inouye, 1991). Spatially, the redistribution of water due to the heterogeneity of soil types and vegetation distribution, results in a variable arrange of seeds over the landscape (Wilby and Shachak, 2000). Foraging activity of ants is also heterogeneous since they operate within restricted ranges of temperature that vary through out the day and among seasons (Whitford and Ettershank, 1975; Hölldobler and Wilson, 1990; Crist and MacMahon, 1991). Many diurnal desert ants have a bimodal distribution of their foraging activity, being active in the morning and late afternoon, with a period of decline around midday when temperatures reach maximum values (MacKay and MacKay, 1989; Hölldobler and Wilson, 1990). Seasonally, their activity can diminish when temperatures are low (Whitford and Ettershank, 1975; Hölldobler and Wilson, 1990; Crist and MacMahon, 1991).

Seed selectivity in *Pogonomyrmex* harvester ants has been studied in North American deserts using native and exotic seed species founding that it is widely related with seed availability (Whitford, 1978; Crist and MacMahon, 1992). However, seed availability and selectivity are still unknown for intertropical arid zones where a heterogeneous spatial and temporal availability of food resources exist. The high biological diversity that has been recognized in these areas is explained because of their complex topography and geographical location (Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Dávila *et al.*, 2002).

In this work, we studied the relationship between seed availability and the effects of temporal and spatial changes on seed selectivity, performed by the harvester ant *Pogonomyrmex barbatus* Smith in an intertropical arid zone in central Mexico. It has been reported that this harvester ant includes frequently in its diet seeds of grasses, sunflowers and cacti. Of this last group of plants, it has been reported that in the Tehuacán Valley, they are the main predators of the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991). This ant species also uses other food resources as dead arthropods and feces of vertebrates (Quintana-Ascencio and González-Espinosa, 1990; Taber, 1998).

This study was conducted in an alluvial fan located in the Tehuacan Valley where the presence of a soil chronosequence has been identified, characterized by the presence of four alluvial surfaces (Medina, 2000). This fan represents an ideal system to study the effects of temporal and spatial heterogeneity on seed selectivity by ants because the presence of a soil chronosequence produces marked soil moisture and vegetation changes through its surface. Along this soil chronosequence, the water in younger soils infiltrates deeper and is maintained for longer periods than in older ones, due to their high proportion of sand, conferring them more humid conditions than in old soils (Medina, 2000). This explain abrupt vegetation changes characterized by the presence of different plant associations occupying each of two young and two old alluvial terraces even when these communities are very close to each other (less than 20 m; Fernández, 1999). High plant biomass, diversity and the dominance of columnar cacti characterize the two younger alluvial surfaces. Likewise, young units have more structured vegetation including herbs, shrubs and trees. In the other hand, older

surfaces are dominated by a stratum of few species of tree as well as by some small shrubs (Fernández, 1999).

In spite of the differences in soil and vegetation of these geomorphic surfaces, *P. barbatus* inhabit in all of them, although foragers can be until 14 times more abundant in young than in old terraces (Rios-Casanova et al., submitted). The spatial and temporal heterogeneity of the fan makes it an ideal system to study the differences on seed availability and the selectivity performed by this species of ant.

According with the relationship between seed availability and seed selectivity, we expect a higher selectivity when seeds availability reaches their maximum production. This is expected to occur during and a few after rainy season (June to October), particularly in young units which offered a high amount and diversity of seed resources. In the same way, we expect a wider diet breadth at old units where seed availability decrease. We also expect a wide diet breadth in all terraces during the dry season (November to May), when availability of seeds is scarce. Due to the high variation in the temporal activity of foragers, the study of activity patterns was also included expecting a bimodal behavior of their activity as has been reported for harvester ants in other North American deserts.

## METHODS

### *Study site*

The study was conducted in the alluvial fan located in the foothill of Barranca Muchil in San Rafael Coxcatlán, Puebla (18° 12' and 18° 14' N; 97° 07' and 97° 09' W). It is at an elevation of 1000 m with a mean annual rainfall of 394.6 mm distributed in a rainy (June to October) and a dry (November to May) season, and a mean annual

temperature of 25°C (Valiente, 1991). The main vegetation type in this alluvial fan is a tropical deciduous forest (Fernández, 1999). The four alluvial surfaces differing in soil types and dominant plant species are: 1) Fouquierial. This surface is dominated by the tree *Fouquieria formosa* Kunth and other less abundant species include *Bursera aptera* Ramírez, *Ceiba parvifolia* Rose, *Mimosa polyantha* Benth., and the shrub *Sanvitalia fruticosa* Hemsley. This is considered the oldest surface due to the development of a petrocalcic horizon at 48 cm deep. 2) Cuajjotal. This surface is dominated by the tree *Bursera morelensis* Ramírez accompanied by *Mimosa polyantha* Benth., and the shrubs *Sanvitalia fruticosa* Hemsley, *Cathestecum brevifolium* L. and *Opuntia pilifera* F.A.C. Weber. This surface is considered second in age of formation because presents a petrocalcic horizon at a deep of 32 cm. 3) Chiotillal. It is dominated by the columnar cactus *Escontria chiotilla* (Weber) Rose and *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccob. Other species at this surface are. *Viguiera dentata* (Cav.) Sprengel, *Mammillaria carnea* Zucc. ex. Pfeiffer and *Opuntia pilifera* F.A.C. Weber. Due to the incipient development of its soils, which present few quantities of carbonates in their deepest lays, it is considered a young surface. 4) Cardonal. This is the youngest surface and it is dominated by the columnar cactus species *Pachycereus weberi* (Coulter) Backeb. Other species as *Senna wislizenii* (A. Gray) Irwin & Barneby., *Mymosa polyantha* Benth, *Ceiba parvifolia* Rose and *Viguiera dentata* (Cav.) Sprengel are also present in this vegetation type (Fernández, 1999). Its soil is characterized by the scarce modification of the parental material due to its young origin and presents the highest proportion of sand (Medina, 2000).

#### *Patterns of harvesting activity*

In order to know the seed selectivity performed by *P. barbatus*, its activity was

studied first. Due to activity of ants has been related with temperature, to know the relationships between temperature and activity of ants, we measured these two variables. Temperatures were measured by a period of 12 hours during fall (September 2000), winter (December 2000), spring (March 2001) and summer (July 2001) in each of the vegetation types described. These were obtained by directly measurements near the entrance of eight nests (two per alluvial surface) with mercury thermometers whose bulbs were buried 1 cm under ground level. The recorded range of temperatures was divided into five categories to examine the relationship between activity and temperature.

The activity of ants was measured in the same nests and during the same seasons taking each nest entrance as the reference unit and counting the number of ants coming back to the nest in a period of five minutes every hour during all the activity period of the nest (0700–1900). Nocturnal activity was never observed.

Twelve observations per nest per season constitute the observation period for a total of 384 observation periods. The numbers of ants registered were grouped into 6 categories. Temperature and activity data were analyzed using a two-way contingency table with analysis of residuals (Everitt, 1977) with the null hypothesis of independence between these two variables.

#### *Resources availability*

Because ants forage recently produced seeds which are in the soil surface (Price and Joyner, 1997), seed availability was estimated by approximate three-monthly sampling of soil. Soil within two 30 X 30 squares and 1 cm deep at a distance of 7 m from the entrance of 12 nests (three per terrace) were sampled, from September 2000 to July 2001. Seeds were extracted from soil in the laboratory using the technique reported

by Mehlhop and Scott (1983). Ninety-six soil samples were analyzed. Seeds in each sample were identified and counted with the aid of a dissecting microscope. Identifications were made using a reference collection of seeds. We use the term seed to refer to the smallest complete reproductive unit of a plant species found in the soil or carried by ants.

Differences in soil seed density among vegetation types and among seasons were tested by a generalized linear model (GLIM 3.77, Royal Statistical Society, London) with a Poisson distribution and a logarithmic link function (Crawley, 1993).

#### *Resources use*

To know resources used by *P. barbatus*, items carried to the nest were recorded in September and December 2000, and March and July 2001 by robbing food items transported to the nest by workers of 8 colonies, two in each terrace, in one period of five minutes every hour during the 6 hours of higher activity.

Because around 60% of the diet are seeds and the rest is composed by insects and organic and inorganic material, the complete diet niche breadth in every season and every surface, was known calculating the Shannon-Wiener's index:  $H' = - \sum p_i \log p_i$  (Magurran, 1988).

#### *Selectivity in relation to availability of seeds*

To know whether the proportion of seeds removed by ants depends on the proportion of available seeds, those from soil samples and those removed by ants were classified into five groups: cacti, sunflowers, grasses, legumes and "others" for each season and each terrace. A contingency table with analysis of residuals was conducted to test the null hypothesis of equality on the number of seeds of the five groups removed

by ants (Everitt, 1977). The expected number of seeds of each group was calculated according to their proportional relative availability in soil samples. A residual value higher than  $|2|$  means significant differences from the value expected by chance.

Seed selectivity by *P. barbatus* was analyzed using the coefficient  $B_s$  (Schoener, 1974) which weights the relative occurrence of a seed species  $i$  in the diet ( $d_i$ ) by the reciprocal of its relative environmental availability in the surroundings of the nest (7m from the entrance) ( $f_i$ ). This coefficient is defined as:

$$B_s = \frac{1}{\sum_{i=1}^n \left(\frac{d_i}{f_i}\right)^2}$$

To test if total seed abundance and richness influenced seed selectivity, complete lineal model regression between  $B_s$  and abundance of available seeds, as well as between  $B_s$  and species richness of seeds were performed.

To test if the relative abundance of the preferred seed affects selectivity, for those species that were present in the diet in a percentage higher than 50% (at least in one season or vegetation type) a lineal regression model between their abundance and  $B_s$  was performed. In all cases, regressions were performed using the statistical program JMP version 3.1.6.2 (1989-1996 SAS Institute), expecting a significant negative relation in every case, because the lower the  $B_s$  values the higher the selectivity.

## RESULTS

### *Ant activity*

During fall, spring and summer, activity showed a bimodal behavior with a decrease on activity during midday, the period of highest temperature, except for



Cardonal in summer (Figure 1). In winter, ants showed a unimodal behavior with activity concentrated during midday, the hours of hottest temperatures (Figure 1). Ant activity was grouped into six categories: 0-20, 21-40, 41-60, 61-80, 81-100, and >100 active ants. Temperature range was divided into five categories: <20, 21-30, 31-40, 41-50, and >50°C. Ant activity showed association to temperature ( $X^2 = 366.4$ ,  $p < 0.0001$ ,  $df = 20$ ), and the analysis of residuals of the contingency table allows the identification of the categories responsible for a significant  $X^2$  value. Above 19°C, activity tended to increase with temperature, below this temperature and above 50°C activity decreased (Table 1).

#### *Resources availability*

Seeds obtained from soil samples by vegetation type and season were counted, and these data indicated that Cuajiotal and Fouquierial had the highest seed abundance during winter ( $2237 \pm 1462$  seeds/900 cm<sup>2</sup> and  $1202 \pm 554$  seeds/900 cm<sup>2</sup> respectively). In spring Chiotillal, Cuajiotal and Fouquierial had the lowest abundance ( $161 \pm 68$ ,  $409 \pm 143$ ,  $206 \pm 94$  seeds/900 cm<sup>2</sup> respectively). Cardonal had the lowest seed abundance during summer ( $227 \pm 132$ seeds/900 cm<sup>2</sup>) whereas the highest was during fall ( $516.3 \pm 421.8$  seeds/900 cm<sup>2</sup>) (Figure 2).

The deviance analysis performed for the density of seeds showed that residual deviance folded 500 times the freedom degrees value; therefore, a significant over dispersion of the data was suggested. In order to minimize this effect, the same test was conducted using the  $X^2$  Pearson's correction (Crawley, 1993). After this correction we found that there was an effect of the season ( $X^2 = 10.9$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 3$ ,  $r^2 = 17.6$ ) and of the vegetation type ( $X^2 = 14.8$ ,  $p < 0.001$ ,  $df = 3$ ,  $r^2 = 23.8$ ) but not of the interaction of these factors ( $X^2 = 4.5$ ,  $p > 0.05$ ,  $df = 9$ ,  $r^2 = 7.2$ ). Then, all seeds were

grouped into five categories according to their family level: cacti, sunflowers, grasses, legumes and "others",

#### *Resources use*

The items carried by ants to their nests are 66% seeds; the other 34% are insects, feces as well as organic and inorganic unidentifiable particles (Figure 3). The recollection of items is more intense during summer and fall whereas during winter and spring this recollection is scarce or even inexistent for some nests. Although these proportions change through the year, sunflowers are the most frequent items carried, constituting 69.2% of the diet (Table 2).

Seeds in the diet belong to seven families. Of all the seeds, seven were identified to species level and two remain as morphospecies, another group named "others" include those seeds whose frequency in the diet was low (Appendix 1). The fruits of the sunflower *Sarvitalia fruticosa* were the most frequent in the diet of *P. barbatus*, especially in Cuajiotal and Fouquieral, whereas in Cardonal were the seeds of the sunflower *Viguiera dentata*.

When diet niche breadth was analyzed, the widest breadth was found during fall in the Cardonal and during summer in the Chiotillal. The breadth was narrow during fall in the Fouquieral and winter in the Chiotillal (Table 3).

#### *Selectivity and availability of seeds*

Seeds of sunflowers were more removed than expected in Chiotillal during fall and winter and in Cuajiotal and Fouquieral during summer, whereas during fall they were removed less than expected in Cardonal (Table 4). Grasses were, in general less removed than expected except during fall for Cardonal and Fouquieral when ants removed more seeds than expected according with their abundance in the soil. Seeds of

cacti were removed more than expected during winter, spring and summer in almost all units except during fall when seeds were rarely removed. For seeds of legumes, we found that they were removed more than expected in Cardonal during winter and in Chiotillal and Cuajjotal during spring and summer. The seeds in the category of "other" were removed less than expected in Fouquierial during fall and in Cuajjotal and Fouquierial during summer (Table 4).

$B_s$  for each vegetation type and season are showed in Table 5. The lineal model regression between  $B_s$  and abundance of available seeds and between  $B_s$  and species richness of seeds was not statistically significant: species richness  $F_{x,x} = 2.38$ ,  $p = 0.16$ ; abundance of seeds  $F_{x,x} = 3.81$ ,  $p = 0.08$ , species richness \* abundance of seeds  $F_{x,x} = 2.3$ ,  $p = 0.16$ ,  $r^2 = 0.42$ ).

*Sanvitalia fruticosa* and *Viguiera dentata* were the two species occurring in the diet of *P. barbatus* in a percentage higher than 50% (Appendix 1). The lineal regression models between both species and  $B_s$  were not statistically significant: *S. fruticosa*  $F=0.04$ ,  $P=0.85$  ( $r^2=0.03$ ,  $n=15$ ); *V. dentata*:  $F=3.25$ ,  $P=0.1$  ( $r^2=0.4$ ,  $n=14$ ).

## DISCUSSION

In this work, foraging activity and seed selectivity by *P. barbatus* were affected by the temporal and spatial heterogeneity that characterize the chronosequence studied. In addition, we found that seed selectivity by *P. barbatus* was possibly modified by seed production although the relationship between seed availability and seed selectivity was not significant.

In our study site, the foraging activity of *P. barbatus* was relatively constant among surfaces although it changes notably among seasons. In this regard, our results

support that soil surface temperature is one of the most important variables affecting daily activity of ants, as has been demonstrated for other species (Gordon, 1983; Crist and MacMahon, 1991; MacKay, 1991; López *et al.*, 1992; Whitford, 1999). The bimodal diurnal activity of *P. barbatus*, occurring during spring, summer and fall, has been found for other *Pogonomyrmex* species in different arid zones of North America. This behavior has been interpreted as a way to avoid extreme temperatures that use to be very cold during morning and night and very hot at midday (Whitford *et al.*, 1976; MacKay and MacKay, 1989; Hölldobler and Wilson, 1990). The unimodal behavior found during winter could also respond to the temperatures of this season, in such way that ants are active only during midday when temperatures are more favorable (MacKay and MacKay 1989; Hölldobler and Wilson, 1990). Ants living in areas with more constant but lower temperatures, such as *P. montanus*, have only one peak of activity that occurs in the middle of the day (MacKay and MacKay, 1989). Our results showed that *P. barbatus* in Barranca del Muchil presents both activity patterns. This double behavior has been suggested for other species of arid zones such as *P. apache* and *Forelius pruinosus*, which adapt their activity according to soil temperatures (Whitford, 1999).

Data on seed selectivity by *P. barbatus* in the chronosequence studied did not support our original hypothesis in which we expected a high selectivity by ants according to the general peak of seeds availability, or at least during the peak abundance of their most favorite seed species. For other harvester ants such as *P. californicus*, *P. desertorum* and *P. rugosus* it has been found that seed selectivity increase according to seed abundance and/or availability of seeds in the soil (Whitford, 1978; Gordon, 1993). When we analyzed the availability of seeds in Barranca del Muchil, we found that there were plant species producing seeds all along the year in all the surfaces, but most of

these seeds were produced during and a few after the rainy season (June to October), and that many of these remained in the soil, even during winter (December). In the contrary, the lowest densities of seeds were registered in the four surfaces during spring indicating that seeds would have been predated by active granivorous, secondarily dispersed, or incorporated to seed bank (Chambers and MacMahon, 1994).

In the contrary to our expectations, Cuajjotal and Fouquerial were the sites with the highest quantities of available seeds during fall and winter. This is due to, in these surfaces, the most abundant plants are shrubs and herbs that produce great quantities of seeds such as the sunflower *S. fruticosa* and the grass *C. brevifolium* (Fernández, 1999). The selectivity coefficient indicated that the highest selectivity occurred during winter and fall in the Fouquerial and during summer in the Chiotillal. Although this result matched partially with our predictions, the relationship between seed availability and selectivity, considering all surfaces and seasons, was no significant.

Sunflowers were the items removed more frequently by *P. barbatus* reaching a maximum of 69 % in its diet. However, the sunflower species removed vary according with the vegetation type of each surface. In this way, the most abundant and more removed species at old surfaces was *S. fruticosa*, whereas at young units (Cardonal and Chiotillal) was *Viguiera dentata*. The reproductive units (aquenia) of these plants have projections that can help and enhance their transportation by ants in contrast with smooth seeds and fruits of other species, as was reported by Pulliam and Brand (1975).

When the abundance of the sunflowers *S. fruticosa* and *V. dentata*, was related to selectivity, we did not find significant relationships, which also contradicts this possible association. These results contrast with those found for *P. californicus*, that during an experiment using nonnative seeds, the relative abundance of the most preferred seed

determined the proportion of seed types in the diet (Bailey and Polis, 1987). In addition, studies performed in the Negev Desert using native seeds, found that selectivity by *Messor arenarius* was related to the abundance of its favorite seed species (Wilby and Shachak, 2000). However, for the harvester ant *Messor barbarus* on grasslands of the European Mediterranean area, the relationship between seed availability and selectivity was neither significant since selectivity did not respond to general seed availability (Detrain *et al.*, 2000). It has been suggested that for *P. barbatus*, a combination of preferences and availability of certain species of seeds determine its criteria of seed selection (Whitford, 1978; Gordon, 1993). We believe that at our study the same criteria could be use by *P. barbatus*.

The variability in selection of seeds of different families could be related with the phenology of the different plant species inhabiting at our study site. In this way, during winter, spring but mainly during summer. seeds of cacti were carried to nests more frequently than expected according with their availability in the field, however, cacti seeds were included in the diet in a proportion between 1.2 and 11.1 %. In this group of plants, there were species producing fruits in different seasons, in such way that there were seeds available almost during all the year. Grasses were an important component of the diet of this ant after rainy season. specially the seeds of the grass *C. brevifolium*. Other studies on the diet of *P. barbatus* have found grasses (Family Poaceae) as the main components of the diet constituting the 93 % of it, which has been attributed to their high abundance and low toxicity (Quintana-Ascencio and González-Espinosa, 1990; Gordon, 1993). Legumes represented only a small fraction in the diet of this harvester ant (< 8 %).

Although it has been suggested that nutritional quality (Kelrick *et al.*, 1986), as well as size (Davidson, 1977) are important during seed selectivity, in the case of the seeds available at our chronosequence, these attributes are still unknown. Until now, we know that at our study site, *P. barbatus* can remove seeds ranging from 0.2 to 56.0 mg and that most of them have projections as part of their external morphology (unpublished data).

When seeds and non-seed items in the diet were analyzed, we found that the niche breadth was more diverse in Cardonal and Chiotillal during fall and summer respectively. This result can be an outcome of the highest vegetation species richness that characterizes these surfaces, which can also enhance the availability of other resources such as arthropods, feces and inorganic particles although their relative abundance in the field is unknown. Insects, particularly termites, were an important component of the diet of *P. barbatus*, as has been already reported (Quintana-Ascencio and González-Espinosa, 1990). These, constituted more than 30% of the diet during summer, which can be a consequence of specific necessities in the nest (Hölldobler and Wilson, 1990; MacMahon *et al.*, 2000).

Selectivity coefficient has been used in a number of studies to understand the possible relationship between seed availability and seed use by harvester ants (Whitford, 1978; Bailey and Polis, 1987; Detrain *et al.*, 2000; Wilby and Shachack, 2000). However, this index only considers the relative abundance of seeds although our results and other already reported (Quintana-Ascencio and González-Espinosa, 1990) indicate that there is an important proportion of the diet (~ 30%) constituted by non-seed items. These items are not included in the calculation of the coefficient due to the

impossibility of measure their relative abundance in the field, however they are important when the diet and selectivity of harvester ants is analyzed.

It has been documented that harvester ants can be regulating the diversity of plants in natural communities by means of indirect interactions as consequence of seed selectivity (Brown *et al.*, 1979; Inouye *et al.*, 1980; Crist and MacMahon, 1992; Samson *et al.*, 1992). The non-selectivity by *P. barbatus* found in our study contradicts this idea. However, the role of other harvester ants as well as of other granivorous animals should be incorporated in order to understand the role of seedeaters on the composition and structure of plant communities.

We conclude that temperature was regulating ant activity in a very important way, suggesting that activity is based on environmental conditions. Sunflowers were one of the most important components of the diet of *P. barbatus* at our study site, although these preferences can change through out the year and among vegetation types, and that the inclusion of non seed items is important when selectivity is analyzed.

Studies on the selectivity of harvester ants should consider the effects of temporal and spatial heterogeneity during the study of activity and seed selection by ants, especially at inter-tropical arid zones due to the extreme variability in resources and conditions. Foraging distances, trunk trail role and recruitment strategies of this harvester ant in inter tropical arid zones, should be considered in future studies.

## ACKNOWLEDGEMENTS

First author wants to thank Leonor Ceballos for her help during seed separating work and to Rosalinda Medina from the Herbario Nacional del Instituto de Biología, UNAM for



the identification of plants. DGAPA project IN-208301 to A.V-B and IDEA WILD provided economic support for fieldwork.

## REFERENCES

- Bailey, K.H. and G.A. Polis, 1987. Optimal and central-place foraging theory applied to a desert harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia* 72: 440-448.
- Brown, J.H., O.J. Reichman and D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Rev. Ecol. Syst.* 10: 201-227.
- Carroll, C.R. and D.H. Janzen, 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- Chambers, J.C. and J.A. MacMahon, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- Crawley, M.J. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp 379.
- Crist, T.O. and J.A. MacMahon, 1991. Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environ. Entomol.* 20: 265-275.

•  
Crist, T.O. and J.A. MacMahon, 1992. Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology* 73: 1768-1779.

Davidson, D.W. 1977. Species diversity and community organization in desertseed-eating ants. *Ecology* 58:711-724.

Dávila, P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas & R. Lira. 2002. Biological Diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity Conserv.* 11: 421-422.

Detrain, C., O. Tasse, M. Versaen, and J.M. Pasteels, 2000. A field assessment of optimal foraging in ants: trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes. Soc.* 47: 56-62.

Everitt, B.S. 1977. *The analysis of contingency tables*. Chapman & Hall. Ltd. London. pp. 128

Fernández, N., 1999. *Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a la evolución del paisaje en la zona semiárida de Coxcatlán, Puebla. Caso: Abanico aluvial de la Barranca del Muchil*. MSc thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 98 pp.

- Fernández, N. and A. Valiente-Banuet. (submitted). Plant community assemblages in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico: their relation to time induced changes in soils. *J. Arid Environ.*
- González-Espinosa, M. 1982. *Seed predation by desert harvester ants and rodents in central Mexico*. Ph. D. dissertation. University of Pennsylvania 180 pp.
- Gordon, D.M. 1983. Daily rhythms in social activities of the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Psyche* 90: 413-423.
- Gordon, D.M. 1993. The spatial scale of seed collection by harvester ants. *Oecologia* 95: 479-487.
- Hölldobler, B. & E. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. pp. 732.
- Inouye, R.S. 1991. Population biology of desert annual plants. In: *The ecology of desert communities* (G.A. Polis, Ed.), The University of Arizona Press, Tucson. pp. 27-54.
- Inouye, R.S., G.S. Byers and J.H. Brown, 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.

- Kelrick, M.J., J.A. MacMahon, R.R. Parmenter and D.V. Sisso, 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- López, F., J.M. Serrano and F.J. Acosta, 1992. Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant *Messor barbarus* (L.). *Vegetatio* 99-100: 119-128.
- MacKay, W. P. 1991. The role of ants and termites in desert communities. In: *The ecology of desert communities* (G.A. Polis, Ed.), The University of Arizona Press, Tucson. pp. 113-150.
- MacKay, W.P. and E.E. MacKay, 1989. Diurnal foraging patterns of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Southw. Nat.* 34: 213-218.
- MacMahon, J.A., J.F. Mull & T.O. Crist. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31: 265-291.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Medina, J., 2000. *Determinación del vigor y el estado reproductivo de Stenocereus stellatus (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacán*. Bch. Thesis. Escuela Nacional de

Estudios Profesionales Campus Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Mehlhop, P. and N.J. Scott, 1983. Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecol. Entomol.* 8: 69-85.

Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25-51.

Polis, G.A. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. In: Polis G.A. (ed.). *The ecology of desert communities*, The University of Arizona Press, Tucson, pp 1-26.

Price, M.V. and J. Joyner. 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78: 764-773.

Pulliam, H.R. and M.R. Brand, 1975. The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-1166.

Quintana-Ascencio, P.F. and M. González-Espinosa, 1990. Variación estacional en la dieta de *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) en nopaleras del centro de México. *Folia Ent. Mex.* 80: 245-261.

- Reichman, O.J. 1979. Desert granivory foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet and V. Rico-Gray. (Submitted). Ant assemblages along a soil chronosequence in an alluvial fan in the Tehuacán Valley, Mexico.
- Samson, D.A., T.E. Philippi, and D.W. Davidson, 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan Desert. *Oikos* 65: 61-80.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Taber, S.W. 1998. *The World of the Harvester Ants*. Texas A & M University Press. Austin. Pp.
- Valiente, B. L. 1991. *Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 61 pp.
- Valiente-Banuet, A. and Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse-plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *J. Ecol.* 79: 961-971.

- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M.C. Arizmendi, J.L. Villaseñor, and J. Ortega, 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México*. 67: 24-74.
- Whitford, W.G. 1978. Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59: 185-189.
- Whitford, W.G. 1999. Seasonal and diurnal activity patterns in ant communities in a vegetation transition region of southern New Mexico (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 3: 477-492.
- Whitford, W.G. and G. Ettershank, 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan desert harvester ants. *Environ. Entomol.* 4: 689-696.
- Whitford, W.G., P. Johnson and J. Ramírez, 1976. Comparative ecology of the harvester ants *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *Insectes Soc.* 23: 117-132.
- Wilby, A. and M. Shachak, 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: patterns in the process of granivory. *Oecologia* 125: 495-503.
- Willott, S.J., S.G. Compton and L.D. Incoll. 2000. Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia* 125: 35-44.

Table 1. Contingency table of ant activity versus temperature. Activity categories are explained in the text. \* = Residual values  $> |2|$  are significant  $P < 0.0001$ .

		Activity categories					
		0-20	21-40	41-60	61-80	81-100	>100
T °C							
Observed frequencies	<=20	13	0	0	1	0	0
	21-30	90	7	3	4	0	1
	31-40	87	21	18	4	0	3
	41-50	63	24	10	4	3	1
	>50	11	0	0	0	0	0
Adjusted residuals	<=20	1.79	-1.55	-1.16	0.75	-0.35	-0.45
	21-30	<b>3.76*</b>	<b>-2.60*</b>	<b>-2.43*</b>	0.18	-1.10	-0.43
	31-40	<b>-2.03*</b>	0.69	<b>2.66*</b>	-0.41	-1.31	1.12
	41-50	<b>-3.16*</b>	<b>3.04*</b>	0.48	0.18	<b>2.75*</b>	-0.43
	>50	<b>2.11*</b>	-1.37	-1.02	-0.64	-0.31	-0.40



Table 2. Percentage of items carried to nest by *P. barbatus*, during four seasons and four vegetation types. I = Cardonal, II = Chiotillal, III = Cuajitotal, IV = Fouquerial.

Items	Fall				Winter				Spring				Summer				
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	
Seeds	Sunflowers	4.6	55.1	17.5	55.4	40	66.7	0	44.4	18.2	17.1	3.8	51.4	20.5	14.0	47.1	69.2
	Grasses	17.4	2.8	22.5	18.8	10	0	0	5.6	0	0	7.7	0	0	0	1.2	0
	Cacti	0	3.7	0	0	0	11.1	0	5.6	2.3	4.9	7.7	2.9	2.3	10.5	1.2	0
	Legumes	0	0.9	2.5	0	10	0	0	0	0	2.4	7.7	2.9	4.6	5.3	2.4	0
	Other plants	45.9	11.9	32.5	9.9	20	0	0	2.8	15.9	31.7	30.8	17.1	6.8	19.3	3.5	2.3
Other items	Insects	10.1	4.6	5	6.9	10	11.1	0	19.4	18.2	7.3	11.5	11.4	31.8	35.1	10.6	8.5
	Feces	1.8	3.7	1.3	0	0	11.1	0	2.8	2.3	0	0	0	4.6	0	0	0.8
	Organic particles	12.8	5.5	10	6.9	10	0	0	0	20.5	24.4	7.7	5.7	29.6	12.3	20	12.3
	Inorganic particles	7.3	11.9	8.8	2.0	0	0	0	19.4	22.7	12.2	23.1	8.6	0	3.5	14.1	6.9

Table 3. Dietary niche breadths for colonies of *Pogonomyrmex barbatus*. Values were calculated using the Shannon-Wiener index.

		Seasons			
		Fall	Winter	Spring	Summer
	Cardonal	6.7	3.5	4.0	5.9
Vegetation type	Chiotillal	5.5	1.7	4.9	7.2
	Cuajiotal	4.5	0	4.5	5.2
	Fouquerial	2.9	3.5	4.5	4.2

Table 4. Adjusted residuals of the contingency table (details in the text) for the number of seeds used by *P. barbatus*.

(\*) seeds significantly (values > |2|) less (-) or more (+) preferred than expected according to their frequency in soil surface. (I) Cardonal, (II) Chiotillal, (III) Cuajiotal, (IV) Fouquerial.

		Fall				Winter				Spring				Summer			
		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
	Sunflowers	-4.1*	3.7*	-0.8	0.5	1.2	4.4*	-	1.3	1.6	1.6	-0.8	0.9	1.7	0.6	10.5*	6.3*
Seeds	Grasses	25.0*	-4.4*	-0.3	3.5*	-0.9	-1.5	-	-1.4	-0.9	-2.7*	-1.7	-1.9	-0.4	-2.3*	-4.6*	-4.3*
	Cacti	-	-0.5	-0.2	-0.4	-0.1	8.7*	-	12.7*	-	7.5*	8.6*	-	6.5*	33.6*	4.3*	-1.2
	Legumes	-0.2	-0.6	-0.3	-	4.1	-	-	-0.2	-0.2	5.3*	7.4*	0.7	0.4	6.2*	2.9*	-
	Other	-0.6	0.4	0.9	-2.8*	-0.7	-1.9	-	-1.5	-1.3	0.60	0.6	-0.4	-2.0*	-1.7	-3.0*	-4.2*

Table 5. Selectivity coefficient (Bs)

		Seasons			
		Fall	Winter	Spring	Summer
Vegetation type	Cardonal	0.023	0.024	0.184	0.04
	Chiotillal	0.018	0.02	0.014	0.008
	Cuajjotal	0.016	-	0.01	0.018
	Fouquerial	0.008	0.007	0.07	0.303

Figure 1. Mean soil temperature  $\pm$  standard error (—) and mean number of active ants  $\pm$  standard error (- - -) in four vegetation types during four seasons.

Figure 2. Seed density in different vegetation types during four seasons.

☐ Cardonal, ■ Chiotillal, □ Cuajitotal, □ Fouquierial

Figure 3. Items carried to nest by *P. barbatus* in four seasons and four vegetation types. ▨ Seeds, ■ Insects, ▩ Feces, □ Organic particles, □ Inorganic particles

Appendix 1. Percentage of items carried to nest by *P. barbatus*

Items	Fall				Winter				Spring				Summer			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
<b>ASTERACEAE</b>																
<i>Sanvitalia fruticosa</i>	2.7	48.6	17.5	55.4	0	0	0	38.9	0	2.4	3.8	25.7	9.1	5.3	30.6	58.5
<i>Viguiera dentata</i>	0.9	0	0	0	40.0	66.7	0	0	18.2	14.6	0	22.8	6.8	5.3	0	0
Other Asteraceae	0.9	6.4	0	0	0	0	0	5.6	0	0	0	2.9	4.5	3.5	16.5	10.8
<b>VERBENACEAE</b>																
<i>Lantana achyranthifolia</i>	0	2.75	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>POACEAE</b>																
<i>Cathestecum brevifolium</i>	1.8	0.9	21.2	18.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Other Poaceae	15.6	1.8	1.2	0	10.0	0	0	5.6	0	0	7.7	0	0	0	1.2	0
<b>CACTACEAE</b>																
<i>Mammillaria carnea</i>	0	0	0	0	0	11.1	0	5.6	2.3	4.9	7.7	2.9	0	0	0	0
Other cactaceae	0	3.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.3	10.5	1.2	0

MIMOSACEAE	0	0.9	2.5	0	10.0	0	0	0	0	2.4	7.7	2.9	4.5	5.3	2.3	0
SIMAROUBACEAE																
<i>Castela tortuosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	6.8	17.1	0	0	0	0	0	0
BURSERACEAE																
<i>Bursera morelensis</i>	0	0	0	1.0	0	0	0	0	6.8	2.4	19.2	14.3	0	0	0	0
Morphospecies 1	27.5	7.3	5.0	1.0	0	0	0	2.8	2.3	9.7	11.5	2.9	4.5	19.3	3.5	2.3
Morphospecies 2	2.7	0.9	26.2	7.9	10.0	0	0	0	0	2.4	0	0	2.3	0	0	0
Others	15.6	0.9	0	0	10.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Insects	10.1	4.6	5.0	6.9	10.0	11.1	0	19.4	18.2	7.3	11.5	11.4	31.8	35.1	10.6	8.5
Feces	1.8	3.7	1.2	0	0	11.1	0	2.8	2.3	0	0	0	4.5	0	0	0.8
Organic particles	12.8	5.5	10.0	6.9	10.0	0	0	0	20.4	24.4	7.7	5.7	29.5	12.3	20.0	12.3
Inorganic particles	7.3	11.9	8.7	2.0	0	0	0	38.9	22.7	12.2	23.1	8.6	0	3.5	14.1	6.9

---

Figure 1

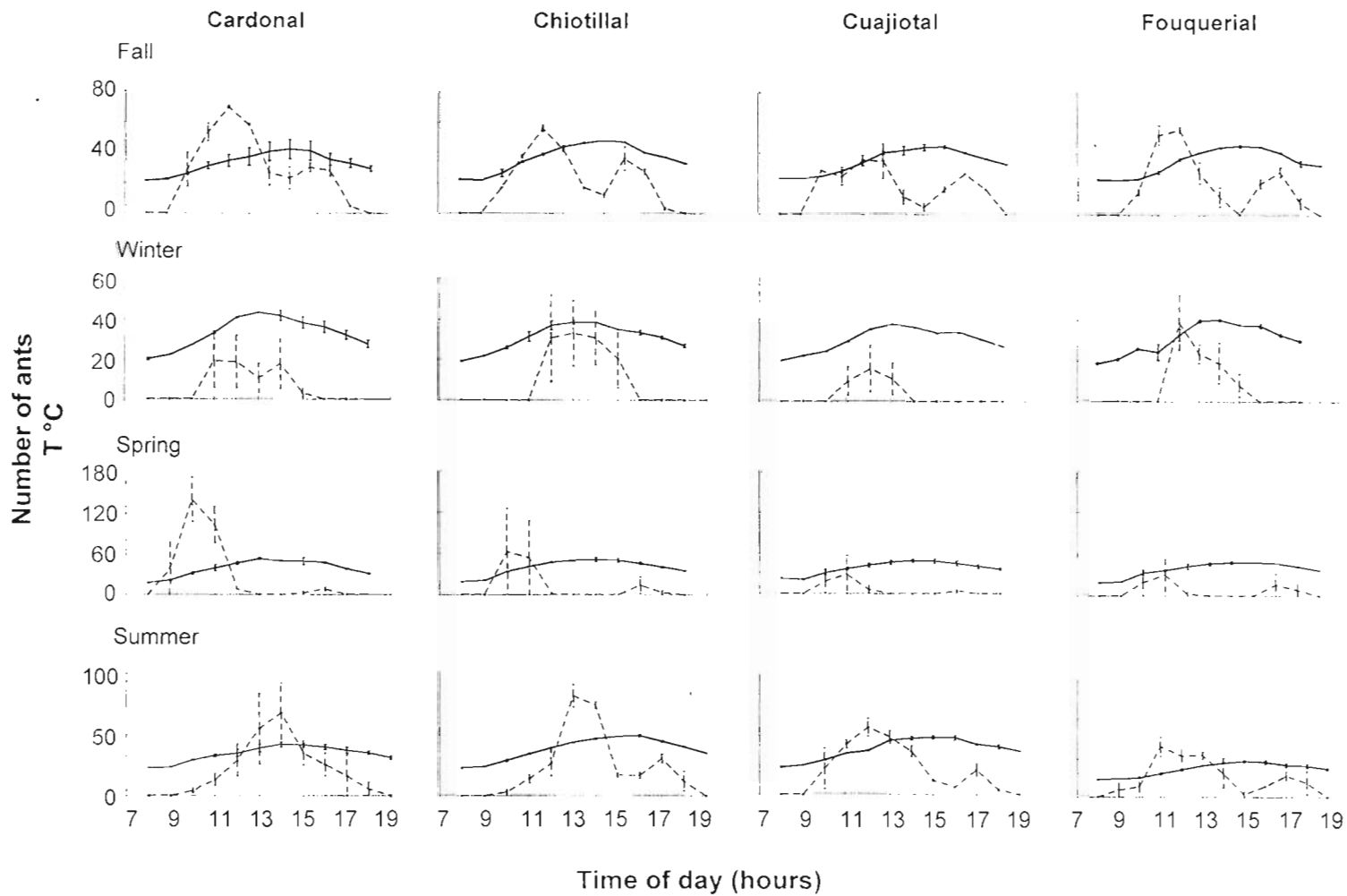




Figure 2

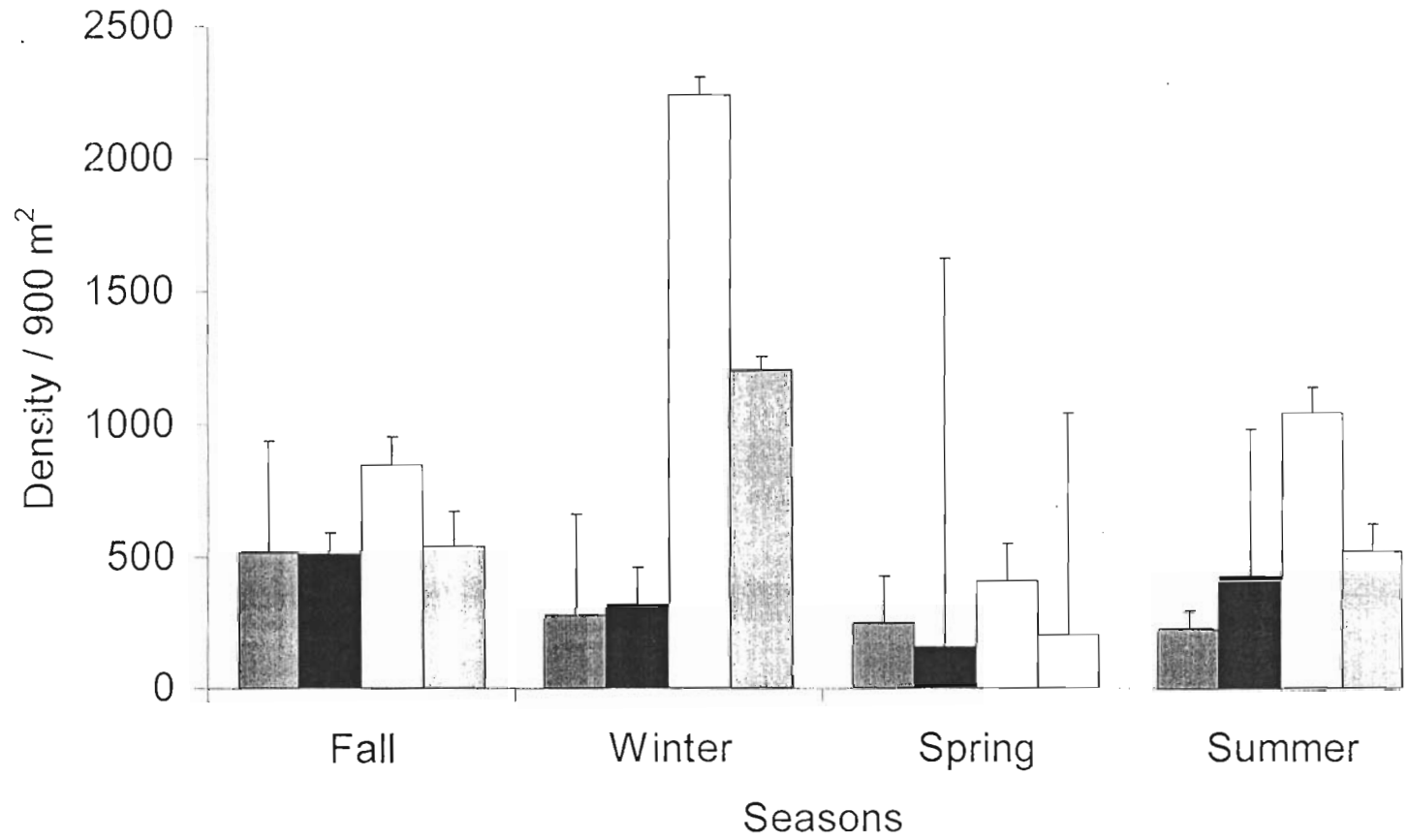
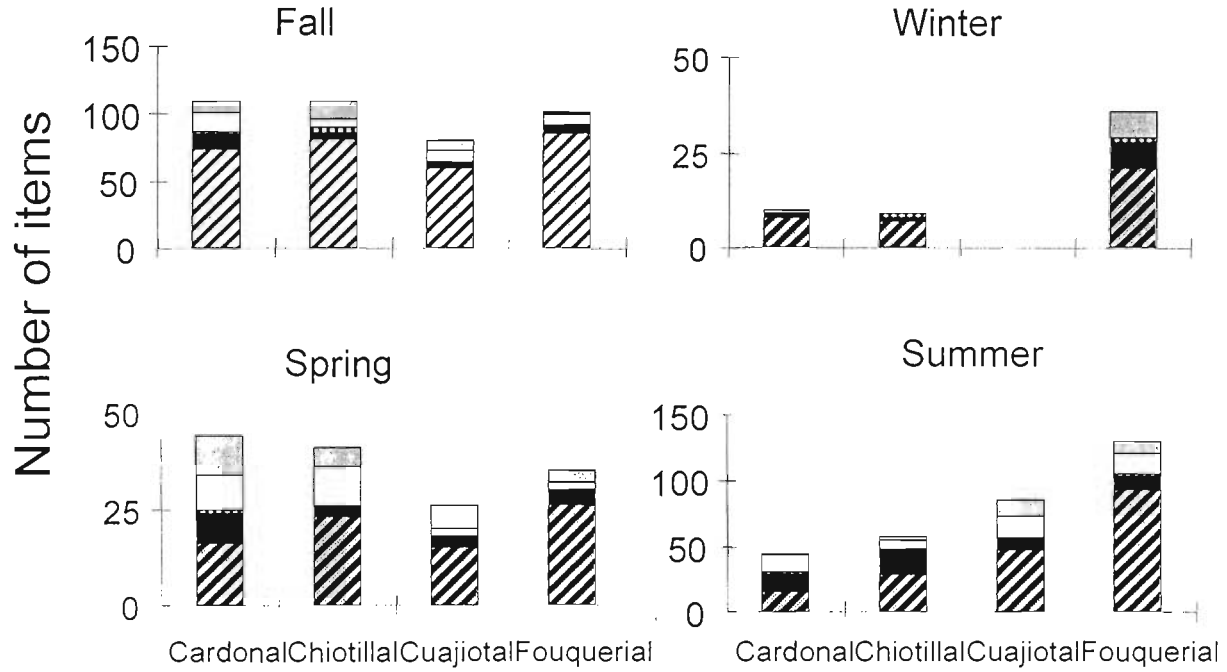


Figure 3



CAPÍTULO V  
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

## DISCUSIÓN GENERAL

La importancia de las hormigas en las zonas áridas en términos de su riqueza específica y abundancia, así como por su función en la comunidad, ha sido reconocida en diferentes regiones del mundo (Hölldobler y Wilson, 1990; MacKay, 1991). En este trabajo se encontró que la comunidad de hormigas de la Barranca del Muchil, en el Valle de Tehuacán, es altamente rica en especies (28 de 35 reportadas para el Valle), comparada con las comunidades de hormigas estudiadas en zonas áridas hasta diez veces más grandes en el norte de México. En estas regiones se han registrado 39 especies en el Desierto Sonorense (Los Horcones, Sonora) y 32 en el Desierto Chihuahuense (Mapimí, Durango) (Bestelmeyer y Schooley, 1999; Rojas y Fragoso, 2000). La alta riqueza encontrada en el abanico aluvial de la Barranca del Muchil puede deberse a la ubicación geográfica del Valle de Tehuacán en la cual confluyen especies pertenecientes a las zonas Neártica y Neotropical, así como a la influencia que recibe de las zonas tropicales adyacentes (Dávila *et al.*, 2002). De esta manera, la mirmecofauna del Valle de Tehuacán tiene representados elementos tanto de las entomofaunas sonorenses y chihuahuenses, así como elementos típicamente neotropicales como ya se ha sugerido para otros grupos de himenópteros (Vergara y Ayala, 2002).

El gremio trófico que domina es el de especies generalistas (16 especies), como ocurre en otras zonas áridas lo cual ha sido atribuido a que en estos sitios las generalistas no están sujetas a la presencia estacional de algún recurso y aprovechan un amplio espectro de alimentos que están disponibles en cualquier época del año (Whitford, 1978; Rojas y Fragoso, 2000). Las hormigas granívoras también estuvieron

bien representadas en esta comunidad (siete especies) y aunque se caracterizan por coleccionar principalmente los frutos y semillas que están disponibles después de la época de lluvias, tienen la particularidad de almacenarlas para utilizarlas posteriormente cuando el alimento disponible es escaso, o pueden hacer uso de otros recursos como néctar, artrópodos muertos o heces fecales de vertebrados (Whitford, 1978; Rojas y Fragoso, 2000). Especies como *Dorymyrmex insanus*, *Forelius mccooki* y *Pogonomyrmex barbatus* son típicas de zonas áridas en tanto que *Atta mexicana*, *Camponotus atriceps* y *Odontomachus clarus* habitan generalmente en regiones neotropicales. Esta última característica hace a la mirmecofauna de Tehuacán similar a la reportada para el sur del Desierto Sonorense, la cual también presenta especies típicas de regiones desérticas y tropicales. Halffter (1976; 1987) ha sugerido que la entomofauna sonorensis ha podido penetrar hacia el centro de México siguiendo las cadenas montañosas del occidente de Norte América haciendo posibles las similitudes entre las especies de hormigas del Desierto Sonorense y las del Valle de Tehuacán. Patrones similares se habían registrado previamente para las comunidades de plantas (Villaseñor *et al.*, 1990), mamíferos (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996) y aves (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996) que habitan en ambas zonas áridas.

Recientemente el efecto de la humedad y la temperatura de los suelos, debido a sus propiedades hídricas y a los tipos de vegetación que sostienen, se han sugerido entre los principales factores que afectan a las comunidades de hormigas (Lorber, 1982; Lobby de Bruyn, 1993; Bestelmeyer y Wiens, 1996; Retana y Cerdá, 2000; Johnson, 2000). Sin embargo el efecto de los suelos de los abanicos aluviales y de su vegetación asociada sobre la distribución, abundancia y disponibilidad de recursos para hormigas no era conocido.

En este contexto, los resultados encontrados en este trabajo apoyan la idea de que la presencia de suelos que difieren en edad de formación y por lo tanto en su textura y capacidad de retención de humedad, afectan directa e indirectamente la distribución, riqueza y abundancia de las hormigas que habitan en las superficies aluviales del abanico estudiado.

Las hormigas de las zonas áridas y semiáridas, son organismos expuestos a altas temperaturas y por lo tanto a la desecación (Edney, 1977). Debido a lo anterior, las características del ambiente físico donde estos organismos anidan y forrajean son cruciales para su sobrevivencia (Johnson, 2001). En la Barranca del Muchil los suelos afectaron directamente a las hormigas ya que las superficies aluviales que presentan poco desarrollo edáfico tienen una textura arenosa donde la humedad es mayor y sostienen una mayor diversidad y estructura de la vegetación (Hamerlynck *et al.*, 2000; Medina, 2000). Estas superficies jóvenes, presentaron la mayor riqueza específica de hormigas, así como la máxima abundancia de algunas especies como *Camponotus rubrithorax*, *Pheidole* sp. 5 y *Pogonomyrmex barbatus*, una especie granívora dominante en estos sitios. También favorecen la presencia de otras especies poco tolerantes a las altas temperaturas como *Camponotus festinatus*, *Camponotus (Tanaemyrmex) flavopubens*, *Strumigenys* sp. y *Dorymyrmex* sp. 1 (Creighton, 1950; Hölldobler y Wilson, 1990).

En contraste, las terrazas antiguas son sitios en los que ha habido formación de horizontes argílicos (Bt) y desarrollo de carbonatos, por lo tanto presentan baja infiltración del agua y se consideraron más estresantes debido a que el agua se evapora rápidamente, confiriendo menor humedad al ambiente. En estos sitios la vegetación tiene una estructura menos compleja y por lo tanto, las hormigas están más

expuestas al viento y a la radiación solar directa. En estas terrazas la riqueza de especies fue menor, al igual que la abundancia de algunas especies como *P. barbatus* y *Pheidole* sp. 5. Sin embargo, entre las especies más abundantes se encontró a *Solenopsis xyloni* la cual es una especie que se caracteriza por anidar principalmente en sitios desprovistos de vegetación (Taber, 2000; Boulton y Ward, 2002). También fueron comunes la fungívora *Atta mexicana* y la depredadora *Pseudomyrmex major* cuya distribución está asociada a sitios donde el estrato arbóreo es dominante (Creighton, 1950; Bestelmeyer y Schooley, 1999), como ocurre en las superficies antiguas. Diversos estudios realizados con comunidades de hormigas han documentado que los suelos afectan indirectamente la distribución y abundancia de las hormigas a través de la vegetación que sostienen, ya que en los sitios con mayor cobertura vegetal evitan el efecto del viento y de la incidencia directa de la radiación solar, además de que hay una mayor productividad y por lo tanto mayor disponibilidad de recursos como hojas, néctar y semillas (Perfecto y Snelling, 1995; Retana y Cerdá, 2000).

Aunque la competencia se ha considerado como uno de los factores más importante en la estructuración de las comunidades de hormigas (Davidson, 1977; 1978; Hölldobler y Wilson, 1990; Andersen, 1992; 1997; Andersen y Patel, 1994), nuestro estudio sugiere que las condiciones microambientales creadas por los diferentes tipos de suelo y la estructura de la vegetación asociada a cada uno de ellos pueden estar afectando el resultado de dicha interacción. Estudios realizados en otros ecosistemas han encontrado que efectivamente las condiciones del suelo y/o la complejidad de la vegetación modifican las relaciones de competencia entre diferentes

especies de hormigas (Cerdá *et al.*, 1998; Andersen, 1992; Johnson, 2000; Retana y Cerdá, 2000).

Para otros organismos se habían demostrado previamente los efectos que los suelos existentes en los abanicos aluviales pueden tener sobre su distribución, abundancia, fisiología y comportamiento. Así, se ha encontrado que la abundancia y distribución de diferentes especies de plantas dominantes como *Carnegiea gigantea*, *Pachycereus thurberi*, *P. pringlei*, *Larrea tridentata*, *Olneya tesota* y algunas plantas anuales, están asociadas a gradientes de suelos que difieren en textura y propiedades hídricas en los abanicos aluviales de varias zonas de Estados Unidos (McAuliffe, 1994; McAuliffe y McDonald, 1995; Parker, 1995; Bowers *et al.*, 1997). De la misma manera, en México se han documentado patrones similares para las comunidades vegetales de abanicos ubicados en Baja California Sur (Valiente-Banuet *et al.*, 1995) y en el Valle de Tehuacán (Fernández, 1999). En estos sitios, la distribución y abundancia de diferentes especies de cactáceas columnares (*Pachycereus weberi*, *P. pringlei*, *Stenocereus stellatus*) y algunos árboles (*Olneya tesota*, *Fouquieria formosa*, *Bursera morelensis*) varían de acuerdo a los diferentes tipos de suelo y su correspondiente disponibilidad de agua.

Los efectos de los diferentes tipos de suelo y vegetación de los abanicos aluviales sobre los animales son menos conocidos, sin embargo, para los roedores que habitan un abanico en el Desierto de Mojave, se sabe que la actividad y abundancia de *Perognathus spp.*, *Chaetodipus spp.*, *Dipodomis spp.* y otras especies excavadoras varía considerablemente de acuerdo con el tamaño de las partículas que componen las diferentes terrazas aluviales, siendo mayor la actividad en sitios compuestos por partículas relativamente finas que en sitios con partículas gruesas (McAuliffe y



McDonald, 1995). De manera similar, en el Valle de Tehuacán, la abundancia de las especies *Dipodomis phillipsi* y *Peromyscus melanophrys* varía dependiendo de la vegetación existente en cada terraza y el tipo de locomoción de cada especie (Reséndiz, 1998). Igualmente, para la comunidad de lagartijas que habita en un abanico del Desierto Chihuahuense en Mapimí, se encontró que las 11 especies que la componen se distribuyen diferencialmente de acuerdo a un gradiente que comprende cinco tipos de suelo (de rocoso a arenoso) cada uno con diferente tipo de vegetación asociada (Vitt, 1991). En este sistema, la distribución de algunas especies como *Sceloporus poinsetii* son muy localizadas, encontrándose únicamente donde hay rocas planas, mientras *Cnemidophorus scabris* se encuentra distribuida en casi todo el gradiente (Maury y Barbault, 1981).

La variación de los suelos en la cronosecuencia de la Barranca del Muchil y de sus tipos de vegetación asociados, no solamente tiene efectos a nivel de la comunidad de hormigas, sino también a nivel autoecológico. En este sentido, la actividad de la hormiga granívora *P. barbatus*, así como la disponibilidad y uso de sus recursos alimentarios en las diferentes terrazas del abanico, fueron determinados por la presencia de los diferentes tipos de suelo y la temporalidad de la vegetación que se desarrolla en cada uno.

En nuestro estudio, se encontró que *P. barbatus* está presente en las cuatro terrazas que constituyen el abanico, sin embargo es muy abundante en las unidades jóvenes, donde más del 60% de los individuos colectados pertenecieron a esta especie. Aunque su actividad fue homogénea espacialmente, temporalmente estuvo afectada por los cambios de la temperatura a lo largo del día y estacionalmente. En este sentido, *P. barbatus* presentó dos picos de actividad durante los meses de primavera, verano y

otoño (abril-noviembre), mientras que durante el invierno (diciembre-marzo) presentó un solo pico de actividad al medio día, cuando se presentaron las temperaturas menos frías de la estación. Este comportamiento se ha registrado en general para las hormigas que habitan en zonas áridas y semiáridas de diferentes partes del mundo y se ha interpretado como un modo para evitar las temperaturas extremas que caracterizan a estas zonas, frías durante la mañana y la noche, y muy calientes al medio día (Hölldobler and Wilson, 1990; MacKay, 1991).

Por el contrario, la disponibilidad y el uso de sus recursos variaron en las diferentes unidades y en las diferentes estaciones del año estudiadas. A pesar de que en las unidades antiguas se encontró que después de la estación lluviosa hay una gran cantidad de semillas disponibles que son alimento potencial para *P. barbatus*, la abundancia de esta hormiga es mucho mayor en las unidades jóvenes lo que podría ser atribuido a la presencia de mejores condiciones microambientales (temperatura y humedad) para esta especie. También se encontró una relativa selectividad de recursos cuando éstos son abundantes en el ambiente, aunque no se encontró que los recursos más abundantes fueran elegidos de una manera más frecuente. Estos resultados contrastan con lo encontrado para *P. desertorum*, *P. californicus* y *P. rugosus* en el Desierto Chihuense (Whitford, 1978) y para la hormiga *Messor arenarius* en el desierto de Negev en Israel (Wilby y Shachak, 2000), las cuales se especializan en llevar a los nidos semillas de una sola especie cuando la abundancia de ésta es muy elevada.

La selectividad relativamente baja encontrada para *P. barbatus* en la Barranca del Muchil, podría estar relacionada con la alta variabilidad de los recursos alimentarios disponibles en una zona árida tropical como es el Valle de Tehuacán (Dávila *et al.*,

2002). En este sentido, el análisis de la dieta de *P. barbatus* a través de las diferentes terrazas demostró que aunque es considerada una especie granívora, alrededor del 35% de la dieta lo componen otros elementos tales como artrópodos, heces de aves y partículas orgánicas e inorgánicas no identificables, las cuales aumentaron en proporción durante los meses de primavera (marzo-mayo) cuando la producción de semillas es baja. Sin embargo durante y después del periodo de lluvia, las semillas fueron el recurso más importante para esta especie y la selectividad de éstas varió de acuerdo a las diferentes especies disponibles en el ambiente. Entre las semillas seleccionadas con mayor frecuencia se encuentran las de las familias Asteraceae, Poaceae y Cactaceae. Para *P. barbatus*, y otras hormigas granívoras del mismo género, se ha registrado que las semillas de plantas herbáceas pueden constituir entre el 90 y 95 % de la dieta después de la época de lluvia (Whitford, 1978; Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1990). De estas semillas, las gramíneas pueden constituir hasta el 93% de la dieta generalmente durante el otoño, cuando estas semillas están disponibles en el suelo lo que se ha atribuido a sus altas densidades y a su baja toxicidad (Whitford, 1978; Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1990). También se ha registrado que los aquenios de asteráceas ocurren en la dieta en un 47% en la misma época, y que las cactáceas son componentes importantes de la dieta de las hormigas granívoras (González-Espinosa, 1982; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Sin embargo, se ha sugerido que la inclusión de estas semillas en la dieta depende de que estén asociadas a la pulpa de los frutos. No obstante lo anterior, las semillas de estas plantas pueden llegar a constituir hasta el 70% de la dieta en sitios donde estas plantas son dominantes (González-Espinosa, 1982; Quintana-Ascencio y González-Espinosa, 1990).

En nuestro sitio de estudio se encontró que *P. barbatus* utiliza un amplio espectro de recursos en su dieta y que hay una preferencia muy marcada por las asteráceas (70%), las gramíneas (23%) y las cactáceas (11%). Sin embargo la preferencia dependió de las especies disponibles en cada terraza, así mientras en las terrazas jóvenes las asteráceas más preferidas pertenecen a la especie *Viguiera dentata*, en las terrazas antiguas *Sanvitalia fruticosa* es la especie seleccionada por *P. barbatus* con más frecuencia. La gramínea más utilizada fue *Cathestecum brevifolium*, mientras que entre las cactáceas más utilizadas se encontró a *Mammillaria carnea*, aunque las semillas de otras cactáceas incluidas en la dieta variaron entre estaciones dependiendo de la fenología de cada especie.

A pesar de lo anterior, no hubo correlación entre la abundancia y riqueza de las semillas disponibles con el índice de selectividad lo cual puede deberse a la amplia diversidad de recursos alimentarios de una zona árida tropical. Igualmente, puede deberse a que la mayoría de los estudios que han probado estas hipótesis han utilizado semillas exóticas introducidas artificialmente en densidades mucho menores a las que ocurren en condiciones naturales como se ha sugerido que ocurre para otras especies (Detrain *et al.*, 2000).

En otros abanicos aluviales, el efecto de la variabilidad espacial y temporal también afecta a los organismos a nivel específico. En este sentido, se ha encontrado que la variabilidad de los suelos puede influir en la distribución y fisiología de especies importantes para la dinámica de las plantas de zonas áridas como *Larrea tridentata* en el Desierto de Mojave. Para esta especie, las características diferenciales del suelo resultaron en diferentes patrones estacionales de uso del agua y actividad fisiológica de esta planta (McAuliffe, 1994; Hamerlynck *et al.*, 2000). De la misma manera, para la

cactácea columnar *Stenocereus stellatus* se encontró que las propiedades hidricas de los diferentes tipos de suelos del abanico de la Barranca de Muchil, en el Valle de Tehuacán, afectan la demografía y distribución de esta planta (Medina, 2000).

En el caso de los animales se ha encontrado que la distribución de los nidos de la hormiga granívora *P. rugosus*, varía de acuerdo a la humedad de un gradiente de tipos de suelo asociados a los arroyos formados en los márgenes de un abanico en el Desierto Chihuahuense en Nuevo México. Esta especie presenta una densidad de nidos mayor junto al cauce del arroyo, donde los suelos y la amplia cobertura de la vegetación crean microambientes más húmedos, que lejos del cauce del arroyo donde las condiciones son más xéricas y por lo tanto la densidad de nidos menor (Dugas, 2001).

Del presente trabajo se desprende la necesidad de hacer estudios a diferentes niveles. A nivel de la comunidad, para poder determinar con mayor detalle cómo las propiedades del suelo determinan la distribución y abundancia, en particular, de las especies de hormigas más abundantes de la comunidad, así como de aquellas especies raras que anidan en sitios muy específicos y que por lo tanto solo se encontraron distribuidas en una superficie. A nivel específico para conocer la demografía y comportamiento de otras especies abundantes de esta comunidad de hormigas como *Atta mexicana*, *Solenopsis xyloni*, *Camponotus rubrithorax* y las especies del género *Pheidole*. Estas especies podrían estar jugando un papel muy importante en la estructuración y en los procesos que ocurren en la comunidad.

A pesar de que aspectos como los factores que determinan la selección de semillas (Pulliam y Brand, 1975; Whitford, 1978; Bailey y Polis, 1987; Detrain *et al*, 2000), así como los patrones de actividad y forrajeo son bien conocidos para las

hormigas granívoras de los desiertos de Norteamérica (MacKay y MacKay, 1989; Gordon, 1983; 1993), nuestro trabajo es uno de los pocos esfuerzos por conocer estos aspectos para las zonas áridas de México. Sin embargo, aún faltan por ser estudiadas la selección de recursos y el forrajeo para otras hormigas no granívoras de estas mismas regiones.

De la misma manera el estudio de las interacciones entre especies de hormigas, entre hormigas y otros animales (artrópodos y vertebrados), así como entre hormigas y plantas deberá ser considerado en estudios futuros.

## CONCLUSIONES

La riqueza de especies de la comunidad de hormigas del Valle de Tehuacán es similar a la encontrada en Mapimí (en el Desierto Chihuahuense) y en Los Horcones (en el Desierto Sonorense), a pesar de que las áreas estudiadas en estos desiertos del Norte de México son comparativamente más grandes que los sitios que se han estudiado en Tehuacán. Además, la composición de especies del Valle de Tehuacán presentó más semejanzas con el Desierto Sonorense que con el Chihuahuense, lo que se atribuye a la presencia de elementos de origen neotropical en ambas zonas.

La mayor parte de las especies del Valle de Tehuacán (54%) pertenecen al gremio de hormigas forrajeras generalistas. Se ha sugerido que el predominio de este gremio se debe a que, en estas zonas, las generalistas no están sujetas a la presencia estacional de algún recurso y, por el contrario, aprovechan un espectro amplio de alimentos.

La riqueza de hormigas que habitan en el abanico aluvial de San Rafael Coxcatlán (Valle de Tehuacán) no fue diferente entre las cuatro unidades aluviales estudiadas, sin embargo la abundancia fue mayor en las unidades de formación más reciente (unidades jóvenes). Sin embargo, debido a la gran abundancia de la hormiga granívora *Pogonomyrmex barbatus* en las unidades jóvenes, la diversidad y la equitabilidad fueron mayores en las unidades antiguas. Esta dominancia numérica de *P. barbatus* en las unidades jóvenes podría atribuirse a la presencia de una mayor proporción de arena en el suelo y mayor complejidad en la estructura de la vegetación las cuales disminuyen la incidencia de los rayos solares, la temperatura y la evaporación de agua. Estas condiciones podrían estar favoreciendo la presencia de

esta especie que es la menos tolerante a las altas temperaturas dentro del género *Pogonomyrmex*.

La hormiga *P. barbatus* presentó dos picos de actividad durante casi todo el año, excepto durante el invierno cuando solo presentó un solo pico de actividad. La actividad diurna tendió a evitar las horas del día en que se registraron temperaturas por debajo de los 19°C y por arriba de los 50°C.

*P. barbatus* es una especie que puede alimentarse de un amplio espectro de recursos, que incluyen en su mayor parte semillas (66%), y también insectos, heces y otras partículas orgánicas e inorgánicas. Al evaluar la amplitud de la dieta en las cuatro unidades aluviales, se encontró que este fue más amplio en el Cardonal durante el otoño y en el Chiotillal durante el verano. Entre la dieta de esta hormiga se determinaron siete especies pertenecientes a siete familias de plantas más dos morfoespecies que permanecen sin determinar, además de otras especies que debido a su baja frecuencia no fueron determinadas. Las asteráceas constituyeron la familia de plantas presente con mayor frecuencia en la dieta de esta especie.

Las unidades aluviales antiguas presentaron la mayor disponibilidad de semillas durante el invierno. Sin embargo, no se encontró ninguna relación significativa entre el coeficiente de selectividad y la riqueza o abundancia de semillas disponibles. Este resultado se atribuye a la gran cantidad de recursos, además de semillas, que pueden ser utilizados por esta especie en una zona árida intertropical.



## LITERATURA CITADA

- Andersen, A.N. 1992. Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist* 140: 401-420.
- Andersen, A.N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography* 24: 433-460.
- Andersen, A.N. y Patel, A.D. 1994. Meat ants as dominant members of Australian ant communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia* 98: 15-24.
- Arizmendi, M.C. y Espinosa de los Monteros, A. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana* 67: 25-46.
- Bailey, K.H. y Polis, G.A. 1987. Optimal and central-place foraging theory applied to a desert harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia* 72: 440-448.
- Bestelmeyer, B.T. y Schooley, R.L. 1999. The ants of the southern Sonoran desert: community structure and the role of trees. *Biodiversity and Conservation* 8: 643-657.
- Bestelmeyer, B.T. y Wiens, J.A. 1996. The effects of land use on the structure of ground foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6: 1225-1240.

- Boulton, A. y Ward, P.S. 2002. *Ants*. In: Case, T.J., Cody, M.A. y Ezcurra, E. (eds.) *A new island biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, Oxford, pp. 112-128
- Bowers, J.E., Webb, R.H. y Pierson, E.A. 1997. Succession of desert plants on debris flow terraces, Grand Canyon, Arizona, U.S.A. *Journal of Arid Environments* 36: 67-86.
- Cerdá, X., Retana, J. y Manzaneda, A. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia* 117: 404-412.
- Creighton, W.S. 1950. The ants of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard* 104: 1-585.
- Davidson, D.W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- Davidson, D.W. 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist* 112: 500-506.
- Dávila, P., Arizmendi, M.C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J.L., Casas, A. y Lira, R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-432.
- Detrain, C., Tasse, O., Versaen, M. y Pasteels, J.M. 2000. A field assessment of optimal foraging in ants: trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux* 47: 56-62.

- Dugas, D.P., 2001. The influence of arroyo edges on *Pogonomyrmex rugosus* nest distribution in the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Journal of Arid Environments* 47: 153-159.
- Edney, E.B. 1977. *Water balance in land arthropods*. Springer Berlin, New York.
- Fernández, N. 1999. Análisis de la dinámica de comunidades vegetales con relación a la evolución del paisaje en la zona semiárida de Coxcatlán, Puebla. Caso: Abanico aluvial de la Barranca del Muchil. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- González-Espinosa, M. 1982. Seed predation by harvester ants and rodents in central Mexico. Tesis Doctoral. Philadelphia, University of Pennsylvania pp 1-180.
- Gordon, D.M. 1983. Daily rhythms in social activities of the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Psyche* 90: 413-423.
- Gordon, D.M. 1993. The spatial scale of seed collection by harvester ants. *Oecologia* 95: 479-487.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 1-64.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Hamerlynck, E. P., McAuliffe, R.J. y Smith, D.S. 2000. Effects of surface and sub-surface soil horizons on the seasonal performance of *Larrea tridentata* (creosote bush). *Functional Ecology* 14: 596-606.

Hölldobler, B. y Wilson, E. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Johnson, R.A., 2000. Habitat segregation based on soil texture and body size in the seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. *Ecological Entomology* 25: 403-412.

Johnson, R.A., 2001. Biogeography and community structure of North American seed-harvester ants. *Annual Review of Entomology* 46: 1-29.

Lobry de Bruyn, L.A. 1993. Ant composition and activity in naturally-vegetated and farmland environments on contrasting soils at Kellerberrin, Western Australia. *Soil Biology and Biochemistry* 25:1043-1056.

Lorber, B.E. 1982. Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la végétation dans la distribution des formis du groupe *Formica rufa* (Hym. Formicidae). *Insectes Sociaux* 29: 195-208.

Mackay, W. P. 1991. The role of ants and termites in desert communities. In: Polis, G.A. (ed.). *The ecology of desert communities*. The University of Arizona Press, Tucson, pp. 113-150

Mackay, W.P. y MacKay, E. 1989. Diurnal foraging patterns of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Southwestern Naturalist* 34: 213-218.

Maury, M.E. y Barbault, R. 1981. The spatial organization of the lizard community of the Bolson de Mapimi (Mexico). In: Barbault, R. y Halffter, G. (eds.). *Ecology of the Chihuahuan Desert. Organization of some vertebrate communities*. Instituto de Ecología, A.C., México, D.F., pp 79-87.

- McAuliffe, J.R. 1994. Landscape evolution, soil formation, and ecological patterns and processes in Sonoran Desert bajadas. *Ecological Monographs* 64: 111-148.
- McAuliffe, J.R. y McDonald, E.V. 1995. A piedmont landscape in the eastern Mojave Desert: Examples of linkages between biotic and physical components. *SBCMA Quarterly* 42: 53-63.
- Medina, J. 2000. Determinación del vigor y el estado reproductivo de *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) a lo largo de una cronosecuencia edáfica en un abanico aluvial en Coxcatlán, Valle de Tehuacán. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Campus Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Parker, K.C. 1995. Effects of complex geomorphic history on soil and vegetation patterns on arid alluvial fans. *Journal of Arid Environments* 30: 19-39.
- Perfecto, I. y Snelling, R. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5: 1084-1097.
- Pulliam, H.R. y Brand, M.R. 1975. The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-1166.
- Quintana-Ascencio, P.F. y González-Espinosa, M. 1990. Variación estacional en la dieta de *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) en nopaleras del centro de México. *Folia Entomológica Mexicana* 80: 245-261.
- Reséndiz, R. 1998. *Distribución y abundancia de roedores en el sistema aluvial de la Barranca de Muchil, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Simón Bolívar, México, D.F.

- Retana, J. y Cerdá, X. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia* 123: 436-444.
- Rojas, P. y Fragoso, C. 2000. Composition, diversity, and distribution of Chihuahuan Desert ant community (Mapimi, México). *Journal of Arid Environments* 44: 213-227.
- Rojas-Martínez, A.E. y Valiente-Banuet, A. 1996. Análisis comparativo de la quiroptero fauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* 67: 1-23.
- Romesburg, H.C. 1990. Cluster analysis for researchers. Robert E. Krieger Publishing Company. Florida.
- Taber, S.W. 2000. Fire ants native to the United States. In: Taber, S.W. (ed.). *Fire ants*. Texas A & M., Austin, pp. 87-100.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse-plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., Dávila, P., Ortega, R.J., Arizmendi, M.C., León, J.L., Breceda, A. y Cancino, J. 1995. Influencia de la evolución de una pendiente de piedemonte en una vegetación de cardonal de *Pachycereus pringlei* en Baja California Sur, México. *Investigaciones Geográficas Boletín. Número especial* 3: 101-113.
- Vergara, C.H. y Ayala, R. 2002. Diversity, phenology and biogeography of the bees (Hymenoptera: Apoidea) of Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society* 75: 16-30.

- Villaseñor, J.L., Dávila, P. y Chiang, F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50: 135-149.
- Vitt, L.J. 1991. Desert reptile communities. In: Polis, G.A. (ed.). *The ecology of desert communities*, The University of Arizona Press, Tucson, pp. 249-277.
- Whitford, W.G. 1978. Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59: 185-189.
- Wilby, A. y Shachak, M. 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: patterns in the process of granivory. *Oecologia* 125: 495-503.