

La biología de *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* (Hymenoptera: Formicidae) en relación con su comportamiento como dispersora de semillas con eleosoma en el Noroeste semiárido argentino

ARANDA-RICKERT, Adriana y Sebastián FRACCHIA

Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica (CRILAR), CONICET. Entre Ríos y Mendoza, 5301 Anillaco, La Rioja, Argentina; e-mail: ardrickert@yahoo.com.ar

The biology of *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* (Hymenoptera: Formicidae) in relationship with its behaviour as disperser of elaiosome-bearing seeds in semiarid Northwest Argentina

■ **ABSTRACT.** *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* Forel is the dominant disperser of elaiosome bearing seeds in the northern Monte Desert of semiarid Northwest Argentina. In this study, various aspects of the biology of this ant species were examined and related to its capability to disperse myrmecochorous seeds. Data are presented on *P. cunicularius pencosensis* nesting habits, colony size, feeding habits and foraging behaviour. Finally, it is discussed how all these aspects of the life history of *P. cunicularius pencosensis* may positively influence the seed dispersal of native myrmecochorous plants, as well as their ecological and evolutive implications.

KEY WORDS. Myrmecochory. *Pogonomyrmex cunicularius*. Ant nests. Colony size. Deserts

■ **RESUMEN.** *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* Forel es la dispersora dominante de semillas con eleosoma en el Desierto del Monte septentrional del Noroeste semiárido de Argentina. En este trabajo, se estudian varios aspectos de la biología de esta especie de hormiga, relacionados con su capacidad para dispersar semillas mirmecócoras. Se presentan datos sobre la nidificación, el tamaño de la colonia, la dieta y la estrategia de forrajeo de *P. cunicularius pencosensis*. Finalmente, se discute cómo todos estos aspectos de la historia natural de *P. cunicularius pencosensis* podrían influenciar positivamente, para la dispersión de semillas mirmecócoras de plantas nativas del área de estudio, así como sus implicancias ecológicas y evolutivas.

PALABRAS CLAVE. Mirmecocoria. *Pogonomyrmex cunicularius*. Hormigueros. Tamaño de colonia. Desiertos.

INTRODUCCIÓN

La mirmecocoria o dispersión de semillas por hormigas es un mutualismo planta-animal de distribución global e importancia

ecológica (Beattie, 1985). Las semillas de las plantas mirmecócoras *sensu stricto* poseen un apéndice rico en lípidos, el eleosoma, cuya función es atraer las hormigas que iniciarán el proceso de dispersión (van der Pijl, 1982;

Handel & Beattie, 1990). La mirmecocoria es exitosa cuando las diásporas (semilla + eleosoma) son transportadas por las hormigas a sus nidos, donde el eleosoma es consumido y la semilla es descartada viable (Berg, 1975). Mientras que el transporte mediado por hormigas beneficia las plantas mirmecócoras con las ventajas asociadas, en general, al movimiento espacial de los propágulos fuera del área de influencia de la planta materna (Howe & Smallwood 1982), la inhumación de las semillas en los hormigueros otorga una serie de ventajas distintivas. Los hormigueros representan micrositos con características especiales (e.g. Petal, 1980; Folgarait, 1998) y las semillas allí descartadas, además de estar resguardadas de eventuales predadores y de inclemencias ambientales, tendrían una mayor probabilidad de supervivencia, germinación y posterior establecimiento como plántulas (ver revisiones por Beattie, 1985; Giladi, 2006; Rico-Gray & Olivera, 2007). Por el lado de las hormigas, éstas se benefician al consumir un alimento altamente nutritivo como es el eleosoma (Morales & Heithaus, 1998; Gammans *et al.*, 2005).

Tradicionalmente, la mirmecocoria ha sido considerada como un mutualismo difuso, en donde las múltiples especies de hormigas que interaccionan con las semillas mirmecócoras contribuyen en forma equivalente a la interacción (Beattie & Hughes, 2002). Sin embargo, en esta última década se ha propuesto que la mirmecocoria es menos difusa o más especializada de lo que se pensaba, y que la dispersión dependería de una única o unas pocas especies de hormigas (Giladi, 2006; Gove *et al.*, 2007; Ness *et al.*, 2009). Estas especies clave tendrían un papel desproporcionadamente importante en la interacción, dominando el proceso de dispersión e implicando una dependencia de las plantas dispersadas hacia estas especies, con importantes consecuencias tanto ecológicas como evolutivas. En la costa Este de Norte América, la Myrmicinae *Aphaenogaster rudis* Emery (Zelikova *et al.*, 2008; Ness *et al.*, 2009) y en el sudoeste de Australia, la Ponerinae *Rhytidoponera violaceae* Forel (Gove *et al.*, 2007), han sido

identificadas como dispersoras claves de las especies mirmecócoras de estos hábitats.

Se ha propuesto que las especies dispersoras clave presentan caracteres morfológicos, ecológicos y comportamentales que, en conjunto, favorecen su interacción con las especies mirmecócoras y la eficiencia de la dispersión, y que estos caracteres estarían bajo selección por parte de las plantas así dispersadas (Giladi, 2006). Entre las formas comunes de las especies dispersoras dominantes, se han señalado la estrategia de forrajeo individual, las distancias grandes de forrajeo, la nidificación en hormigueros superficiales y transitorios, el comportamiento subordinado, la dieta insectívora o mayormente insectívora, un ritmo de actividad estacional y diario sincronizado con la fenología de la liberación de las semillas que dispersan y una abundancia alta a escala local y/o regional (Giladi, 2006; Gove *et al.*, 2007; Lubertazzi *et al.*, 2010; Majer *et al.*, 2011).

En un estudio previo, se ha reportado *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* Forel como la dispersora dominante de la planta mirmecócora nativa *Jatropha excisa* Griseb. (Euphorbiaceae), en el Noroeste de la Provincia de La Rioja (Aranda-Rickert & Fracchia, 2011). Esta especie de hormiga fue responsable del 84 % de las remociones observadas en los experimentos de cafetería, transportó las semillas a una distancia media de 7.8 m y hasta un máximo de 19 m, y las descartó viables dentro de su nido luego de consumir el eleosoma. En este trabajo, se plantea como hipótesis que *P. cunicularius pencosensis* presenta caracteres en común con otras especies de hormigas dispersoras dominantes, los cuales se relacionan con una mayor eficiencia de dispersión. Mientras que el comportamiento subordinado, el ritmo diario de actividad y la abundancia en escala local de esta especie de hormiga han sido previamente publicados (Aranda-Rickert & Fracchia, en prensa), en este estudio se presentan datos sobre la organización de las colonias y la estructura de los nidos, la estrategia y distancias de forrajeo y la alimentación. Más allá de una descripción anecdótica realizada por Kusnezov (1951),

ARANDA-RICKERT, A. y S. FRACCHIA. Biología de una hormiga dispersora de semillas con eleosoma

estos aspectos de la biología de *P. cunicularius pencosensis* son descriptos formalmente por primera vez en este trabajo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de hormiga

Pogonomyrmex cunicularius Mayr presenta una amplia área de distribución, extendiéndose desde el Nordeste y Centro de Argentina y Paraguay, hasta el Noroeste de Argentina (regiones fitogeográficas del Chaco, Espinal y porción septentrional del Monte) (Kusnezov, 1951; Cuezco & Claver, 2009). Este amplio rango de distribución ha llevado a Kusnezov, en su descripción sobre el género *Pogonomyrmex* Mayr de América del Sur, a caracterizarla como una especie polivalente, en cambio, el resto de las especies congénéricas están limitadas a las zonas semiáridas y áridas del Noroeste de Argentina y Chile. En base a los caracteres morfológicos se distinguen tres subespecies: *P. cunicularius pencosensis* Forel, *P. cunicularius cunicularius* Mayr y *P. cunicularius serpens* Santschi (R. Johnson, comunicación personal).

En el área de estudio, *P. cunicularius pencosensis* posee una distribución en parches y es abundante en los sitios en que está presente (Aranda-Rickert & Fracchia, 2011). Su actividad de forrajeo se limita exclusivamente a la temporada de primavera-verano, cesa por completo a mediados del otoño (Aranda-Rickert, datos no publicados). Las obreras tienen un tamaño relativamente grande (9-9.5 mm), patas largas y color ferruginoso. Es subordinada en la jerarquía de dominancia comportamental, exclusivamente diurna y termófila (Aranda-Rickert & Fracchia, en prensa).

Área de estudio

El estudio fue realizado en tres sitios de muestreo, se abarcó un área de aproximadamente 120 km² al nordeste de la Provincia de La Rioja, Noroeste de Argentina (28°50'S, 66°39'W). El área muestreada corresponde al distrito septentrional, subdistrito central, de la región fitogeográfica

del Monte (Abraham *et al.*, 2009). Fisionómicamente es una estepa arbustiva abierta, dominada por *Larrea cuneifolia* Cav. ("jarilla"). Típicamente los arbustos son esclerófilos, áfilos y/o espinosos y su altura no supera los 2 m. Climáticamente, es una zona árida a semiárida (Morello, 1958), con un marcado ciclo estacional y diario de temperatura. La precipitación media anual oscila entre los 100 y 350 mm, casi exclusivamente concentrados durante la temporada de primavera y verano, sujeta a una alta variación interanual. La temperatura media anual es de 16.6 °C, durante el verano las máximas alcanzan 40°C y durante el invierno las mínimas llegan hasta -5°C (Estación Meteorológica Anillaco, datos 2000-2008).

Dieta

Para estudiar la composición de la dieta de *P. cunicularius pencosensis*, fueron localizados y marcados, dentro del área de estudio, 10 nidos separados por al menos 30 m. Los muestreos se realizaron durante dos fechas dentro de la temporada de actividad de las hormigas, en enero y marzo de 2009. Entre ambas fechas, podrían esperarse diferencias en cuanto a la oferta de semillas, si se tiene como antecedentes que en el Desierto del Monte Central a principios del verano sería menor la oferta de semillas de gramíneas y mayor la oferta de semillas de especies arbustivas y de dicotiledóneas herbáceas, con respecto al fin del verano, cuando la situación se invierte (Marone *et al.*, 1998).

Sobre cada nido, se realizaron tres sesiones de muestreo de 60 min. cada una, durante la mañana (de 11:00 a 12:00 h) o durante la tarde (de 16:00 a 17:00 h) (10 nidos x 3 observaciones = 30 sesiones por fecha de muestreo). Los ensayos previos habían mostrado una alta actividad de forrajeo durante estos horarios. En cada sesión, todas las obreras que portaran carga, cuando retornaban al nido, fueron aspiradas y depositadas en un frasco donde se les quitó el ítem de comida de las mandíbulas para, luego, liberarlas. Los ítems obtenidos se contaron e identificaron posteriormente bajo

una lupa binocular y se clasificaron dentro de los siguientes grupos: 1) insecto (vivo, muerto o fragmento), 2) semilla (incluyendo diásporas y frutos uniseminados), 3) parte vegetal (hoja, tallo, o flor), 4) parte animal (heces, mudas) y 5) otros (material no identificable y material inorgánico). Las semillas obtenidas enteras fueron pesadas en balanza electrónica.

Cada hormiguero se consideró una unidad experimental ($n = 10$) y las tres sesiones de 60 min. sobre el mismo nido fueron combinadas, se calculó para cada colonia el porcentaje de ítems coleccionados de cada tipo, sobre el total coleccionado durante las tres sesiones. Estos porcentajes fueron comparados mediante una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, seguida por contrastes de Dunn. Las diferencias en el porcentaje de cada tipo de ítem coleccionado entre las dos fechas de muestreo se analizaron mediante una prueba no paramétrica de Wilcoxon para muestras pareadas, considerando las sesiones realizadas sobre cada nido, como dependientes de las realizadas en el mismo nido en la siguiente fecha de muestreo.

Los análisis estadísticos se realizaron usando el programa STATISTICA (Statsoft Inc., 1998).

Tamaño de las colonias y estructura de los hormigueros

La estructura de los hormigueros así como el tamaño y la composición de las colonias de *P. cunicularius pencosensis* fueron estudiados mediante la excavación de seis nidos localizados en el área de estudio, durante febrero de 2010. Dado que las obreras de esta especie comienzan su actividad de forrajeo relativamente tarde en la mañana (alrededor de las 09:00 h), las excavaciones se iniciaron al amanecer, de modo que todas las obreras se encontraran dentro del nido.

La excavación se inició realizando un pozo adyacente al hormiguero, a una distancia de ~ 60 cm de la entrada y una profundidad de ~ 80 cm. A partir de éste, se fueron exponiendo las cámaras progresivamente en su aspecto horizontal. Se continuó cavando unos 50 cm por debajo

de las últimas cámaras, hasta que no hubo evidencia de estas o túneles. Durante la excavación, se anotó el número de cámaras, sus dimensiones, su profundidad respecto de la superficie del suelo y su posición relativa. La profundidad de cada una se calculó como la distancia desde su base hasta la superficie del suelo. Todas las hormigas y crías encontradas dentro de cada recinto fueron colectadas con un aspirador entomológico manual y colocadas en recipientes de plástico, uno por cada uno. Las semillas y todo el material orgánico encontrado fueron recolectados con una pala y colocados en recipientes separados. Previo a la excavación del hormiguero, se recolectó el cráter de pequeñas piedras que rodea la entrada del hormiguero y se recorrió un área de hasta 5 m alrededor del nido, para determinar la existencia de basureros externos.

Los recipientes que contenían las hormigas y el material de las cámaras fueron llevados al laboratorio, en donde se contó el número de hormigas halladas; se discriminó entre las reinas, las obreras, los machos alados y las crías (larvas + pupas). Las semillas recuperadas de las cámaras fueron examinadas bajo lupa binocular y, cuando fue posible, determinadas hasta género o especie.

Un hormiguero que tres días antes había sido abandonado fue aprovechado para obtener un molde tridimensional de su estructura. El material utilizado para el molde fue una suspensión de cemento y cal (2 kg de cemento y 1 kg de cal en 10 l de agua), la cual fue vertida gradualmente en el agujero de la entrada (Jacoby, 1935; Verza *et al.*, 2007). El cemento se dejó secar durante una semana y, luego, el hormiguero fue excavado en la forma antes descrita. Después de limpiarlo, las piezas que se hubieran roto (principalmente por sus secciones más delgadas) fueron reensambladas con POXIPOL® y reforzadas con POXILINA®.

Migración de las colonias

En septiembre de 2009, fueron localizados y marcados un total de 30 hormigueros en el área de estudio. Fueron

visitados periódicamente (cada 15-30 días) durante toda la temporada de actividad de la colonia, *i.e.*, desde septiembre hasta fines de mayo de 2010, y luego, en la siguiente temporada, desde septiembre de 2010 hasta fines de mayo de 2011. En cada visita, se anotaron los hormigueros que fueron abandonados y se confirmó la ausencia de la colonia mediante la excavación parcial del mismo. Cuando fue posible observar eventos de mudanza, se determinó la distancia del nuevo hormiguero respecto del anterior.

Estrategia y distancias de forrajeo

La estrategia y la distancia de forrajeo de *P. cunicularius pencosensis* se determinaron durante enero de 2009. La estimación de las distancias de forrajeo se torna difícil por la técnica de seguir una obrera desde que sale del nido hasta que retorna con comida, ya que todo el recorrido puede llevarle hasta 1 h (Aranda-Rickert, observación personal). En consecuencia, se usó el método descrito por Lubertazzi *et al.* (2010), consistente en seguir obreras encontradas al azar dentro del sitio de muestreo hasta su hormiguero y medir la distancia recorrida. Para esto, se caminó el área en forma azarosa hasta encontrar una obrera sin carga, a la que se le dio una pequeña bola de pan dulce. Las obreras al tomar el alimento regresan rápidamente al nido, por lo que la distancia recorrida desde su locación inicial hasta el hormiguero se midió con una cinta métrica. Los muestreos se realizaron durante la mañana (de 11:00 a 12:00 h) o durante la tarde (de 16:00 a 17:00 h).

Para determinar la direccionalidad de forrajeo, se localizaron cuatro hormigueros separados por al menos 30 m. Sobre cada nido se colocó un aro graduado de 50 cm de diámetro con marcas cada 15°, centrado en su entrada y elevado del suelo 1 cm para permitir el libre paso de las obreras. En cada colonia, se registraron las direcciones de salida de entre 30 y 40 obreras que cruzaran el arco (aprox. 30 min. de observación por colonia). Las mediciones se realizaron de 15:00 a 16:00 h, cuando normalmente recomienza la actividad de forrajeo, luego del hiato del mediodía. Para poner a prueba

si las direcciones de salida se ajustaban a una distribución uniforme, se utilizó la Prueba de Rayleigh (Batschelet, 1981). La significancia estadística de la prueba de Rayleigh indica que las direcciones están concentradas en una dirección angular, es decir, que las obreras siguen senderos o forman columnas de forrajeo, mientras que la ausencia de significancia estadística indica que las direcciones de salida están distribuidas en forma uniforme, lo que evidencia una estrategia de forrajeo independiente y sin formación de columnas. Este análisis estadístico se realizó para cada colonia, mediante el paquete "circular" del programa R versión 2012 (R Development Core Team, 2005).

RESULTADOS

Dieta

En total, se colectaron 1.684 ítems en todas las colonias a lo largo de las dos fechas de muestreo. El 61,6 % fueron insectos, el 22,3 % semillas, el 12,3 % partes vegetales, el 2,1 % partes animales y el 1,6 % material no identificable o inorgánico. Tanto en enero como en marzo, las hormigas colectaron un mayor porcentaje de insectos que de otros ítems (prueba de Kruskal Wallis enero: $H_{4,50} = 43.7$, $p < 0.001$; marzo: $H_{4,50} = 46.1$, $p < 0.001$, prueba de Dunn, $p < 0.001$ para todas las comparaciones, Fig. 1), seguidos en importancia por las semillas y las partes vegetales. El porcentaje colectado de partes animales fue muy bajo y no difirió de los ítems no identificables o inorgánicos.

Durante enero, fue colectado un porcentaje significativamente menor de semillas que en marzo (prueba de Wilcoxon, $Z = 2.8$, $p < 0.005$, $N = 10$), mientras que estas diferencias no fueron significativas para el resto de los ítems ($p > 0.05$).

El 98,8 % de los insectos colectados estaban muertos y la mayor parte de ellos fueron hormigas de diferentes especies, con preponderancia de *Camponotus* Mayr spp. y *Acromyrmex* Mayr spp. Entre las partes animales, las heces de roedores y de aves fueron los ítems más frecuentemente colectados, mientras que las partes vegetales

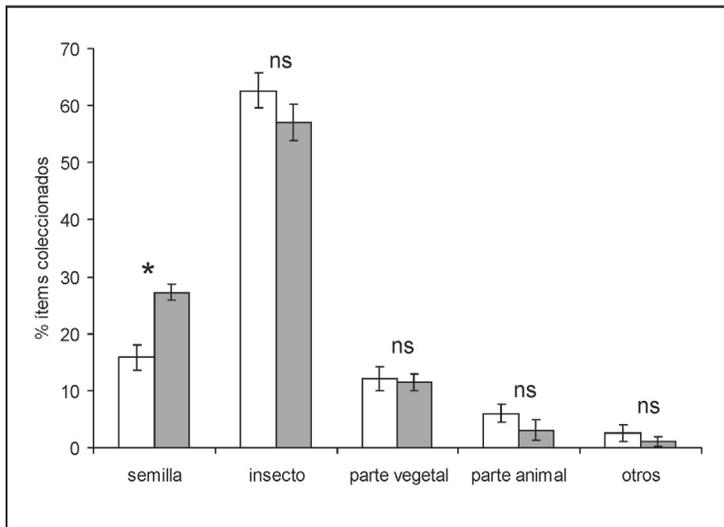


Fig. 1. Porcentaje medio (\pm EE) de cada tipo de ítem coleccionado por *P. cunicularius pencosensis* durante enero (columnas blancas) y marzo (columnas grises) ($N = 10$ colonias). Los porcentajes fueron calculados sobre el total de ítems coleccionados por cada colonia durante tres sesiones de muestreo de 60 min. * Diferencias significativas (prueba de Wilcoxon, $p < 0.05$), ns = no significativo (prueba de Wilcoxon, $p > 0.05$).

Tabla I. Porcentaje (número) de las especies de diásporas coleccionadas por 10 colonias de *P. cunicularius pencosensis*, durante enero y marzo de 2009. En negrita se muestra el porcentaje total correspondiente a cada categoría para ambas fechas de muestreo.

Especie (Familia)	Enero	Marzo	Total
Con eleosoma			14.94 (55)
<i>Jatropha excisa</i> (Euphorbiaceae)	27.82 (32)	9.1 (23)	14.94 (55)
Con arilo			33.95 (125)
<i>Maytenus viscifolia</i> (Celastraceae)	10.43 (12)	6.32 (16)	7.6 (28)
<i>Opuntia sulphurea</i> (Cactaceae)	18.26 (21)	17.4 (44)	17.66 (65)
<i>Tephrocactus alexanderi</i> (Cactaceae) ^b	10.43 (12)	7.9 (20)	8.69 (32)
Drupa			20.1 (74)
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Celtidaceae)	–	18.97 (48)	13.04 (48)
<i>Schinus bumelioides</i> (Anacardiaceae)	–	10.27 (26)	7.06 (26)
Sin apéndices carnosos			30.98 (114)
<i>Acacia</i> spp. (Fabaceae)	5.22 (6)	3.55 (9)	4.07 (15)
<i>Cercidium praecox</i> (Fabaceae)	5.22 (6)	0.39 (1)	1.9 (7)
<i>Larrea cuneifolia</i> (Zygophyllaceae)	8.69 (10)	2.37 (6)	4.3 (16)
<i>Prosopis</i> spp. (Fabaceae)	3.48 (4)	9.48 (24)	7.6 (28)
<i>Zuccagnia punctata</i> (Fabaceae)	3.48 (4)	5.53 (14)	4.89 (18)
<i>Atriplex lampa</i> (Chenopodiaceae)	1.74 (2)	–	0.54 (2)
<i>Parthenium hysterophorus</i> (Asteraceae)	–	2.37 (6)	1.63 (6)
No identificadas	5.22 (6)	6.32 (16)	5.98 (22)
Número total de semillas	115	253	368

fueron, en su mayoría, flores y líquenes.

Las semillas colectadas por las hormigas tuvieron un peso medio de $50,5 \pm 22,6$ mg (\pm DE, $N=60$) y pertenecieron, principalmente, a especies arbustivas o arbóreas. El 69% de las semillas ($N=368$) presentaron algún tipo de arilo, eleosoma o estuvieron contenidas en drupas (Tabla I). El consumo de las estructuras carnosas de las diásporas por las hormigas, así como la ausencia de daño en las semillas, fue confirmado ofreciendo las semillas de estas especies a las colonias de *P. cunicularius pencosensis* criadas en laboratorio.

Tamaño de las colonias y estructura de los hormigueros

Los hormigueros excavados presentaron un único orificio de entrada de $\sim 2 \times 2$ cm, rodeado por un característico cráter de 15 a 20 cm de diámetro y hasta 3 cm de altura, constituido por pequeñas piedras de color predominantemente claro (Fig. 2A). No se encontraron basureros externos conspicuos, aunque en algunos hormigueros se observó la deposición de una cierta cantidad de material de desecho, en los bordes más externos del cráter.

Los hormigueros tuvieron una profundidad media de $56,6 \pm 1,4$ cm (\pm EE, $N=6$) y un diámetro medio de $34,3 \pm 4,3$ cm en su eje de mayor longitud (Fig. 2B, Tabla II). Estuvieron conformados por $19,5 \pm 2,5$ cámaras, conectadas por medio de túneles de 0,5 a 2 cm de diámetro. La arquitectura de los hormigueros fue marcadamente asimétrica. La mayor parte de las cámaras se concentraron en su porción más superficial, formando una intrincada red interconectada por túneles más o menos horizontales. Al aumentar la profundidad, disminuyó progresivamente el número de las mismas y la estructura del hormiguero se redujo a un túnel único, a partir del cual se abrían cámaras lateralmente a intervalos de distancia más o menos regulares (Fig. 2D).

El nivel superficial (hasta 20 cm de profundidad) estuvo conformado por cámaras de forma predominantemente elongada y estrecha (dimensiones medias: $11 \times 5,1 \times 0,9$ cm (long máx. \times ancho máx. \times altura máx.),

$N=52$, Fig. 2E), se encontraron, las más superficiales, a partir de los 3 a 4 cm desde la superficie del suelo. En el nivel intermedio (entre 20 y 40 cm de profundidad), fueron más cortas y altas, tendiendo a una forma ovalada y con sus bordes más o menos lobados (dimensiones medias: $6,5 \times 5,2 \times 3,5$ cm, $N=25$, Fig. 2E). En el último nivel, se encontraron de 1 a 5 cámaras con dimensiones y forma semejantes a las del nivel intermedio ($6,7 \times 5,7 \times 3,9$ cm, $N=14$).

El tamaño de las colonias fue relativamente chico, con una media de $568 \pm 102,3$ obreras por nido (\pm EE, $N=6$, Tabla III). Solo en uno de los hormigueros se encontraron machos alados, todos ellos en dos de las cámaras superficiales, y, probablemente, a punto de realizar su vuelo nupcial. En cuatro de los hormigueros pudo encontrarse una reina. Las reinas de *P. cunicularius* sólo se distinguen externamente del resto de las obreras por su tamaño levemente mayor y la presencia de ocelos vestigiales (Johnson, 2010).

La distribución de los miembros de cada colonia mostró una marcada estratificación espacial: las cámaras profundas e intermedias concentraron el 83,6 % del total de individuos de la colonia. Las cámaras profundas albergaron la totalidad de la cría, acompañadas por obreras adultas y juveniles, éstas últimas distinguibles por su color más claro. Las reinas fueron colectadas únicamente en el nivel profundo. En cambio, las cámaras superiores albergaron exclusivamente obreras de color oscuro, probablemente son las encargadas de las tareas que involucran la salida al exterior del nido (forrajeo, manutención del hormiguero y vigilancia).

No todas las cámaras albergaron individuos, muchas de ellas, en particular las de la porción superficial, estaban inhabitadas. Algunas de las superficiales sin hormigas contuvieron abundantes restos de diversos artrópodos, así como semillas, material vegetal y material orgánico indistinguible (Fig. 2C). Estas cámaras funcionan como basureros internos, en donde se descarta el material de desecho del hormiguero. La profundidad de los basureros internos fue de $5,3 \pm 2,1$ cm (media \pm EE, $N=16$) y se halló

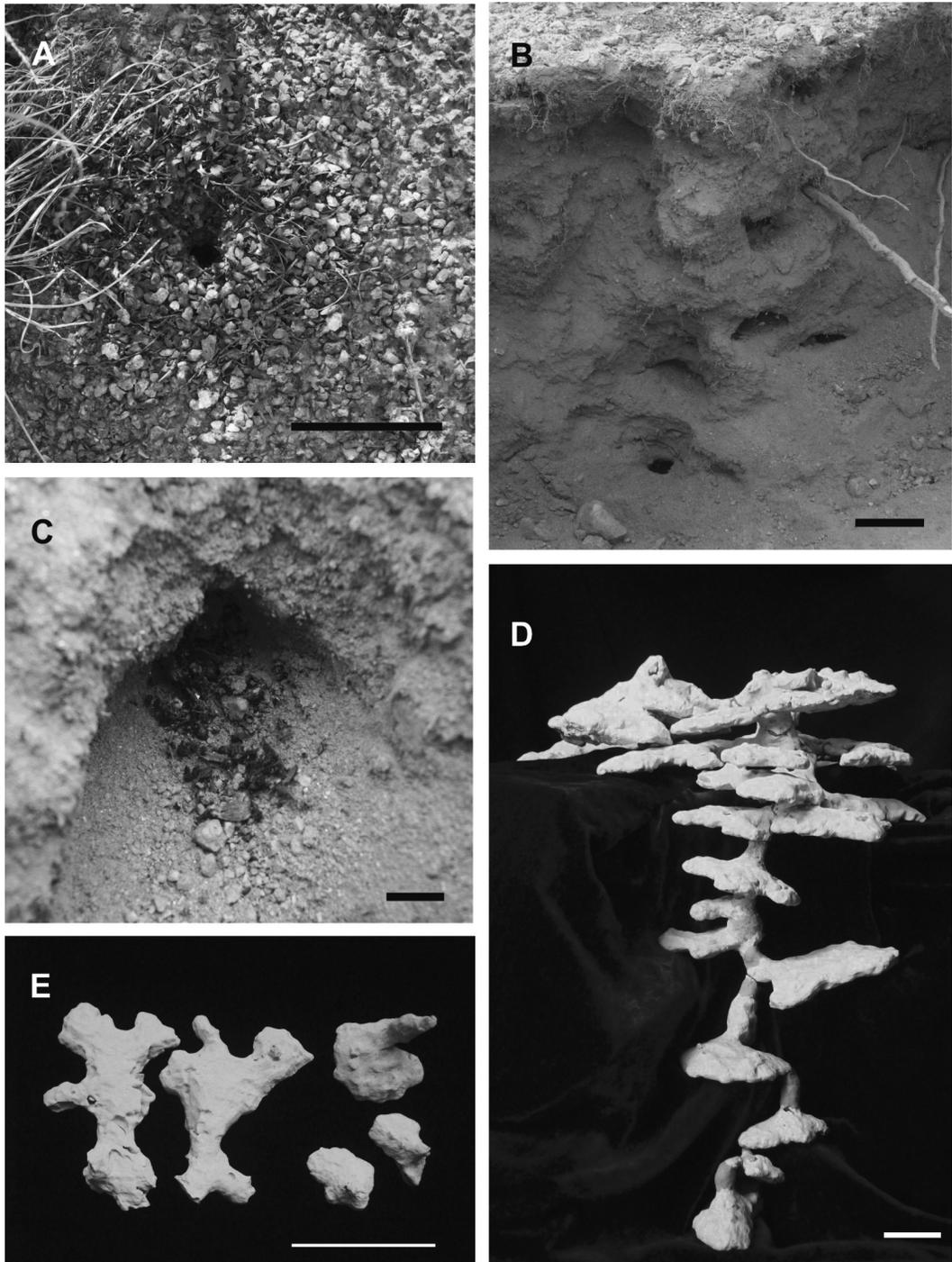


Fig. 2. Arquitectura de los hormigueros de *P. cunicularius pencosensis*. (A) entrada de un hormiguero; (B) vista general de un hormiguero excavado, donde se observan las diferentes cámaras; (C) cámara basurero que contiene el material de desecho, (D) vista general de un hormiguero moldeado con cemento, (E) vista superior de dos cámaras superficiales, con probable función como basureros internos (izquierda) y de tres cámaras del nivel más profundo, con probable función como cámaras de cría (derecha). Barras de escala: (A, B, D) = 10 cm, (C) = 1 cm, (E) = 5 cm.

Tabla II. Estructura de los nidos de seis colonias de *P. cunicularius pencosensis* excavadas durante febrero de 2010 en el área de estudio. Los diferentes niveles se designan arbitrariamente, correspondiendo el superficial hasta los 20 cm de profundidad; el intermedio desde los 20 hasta los 40 cm; y el profundo desde los 40 cm hasta la máxima profundidad.

Colonia	Profundidad (cm)	Número de cámaras	N medio de obreras/cámara (\pm EE)		
			Nivel superficial	Nivel intermedio	Nivel profundo
1	55	18	8.4 \pm 2.2 (N = 10)	28 \pm 8.2 (N = 5)	112 \pm 9.8 (N = 3)
2	60	21	9.6 \pm 3.3 (N = 12)	33.6 \pm 5.9 (N = 7)	270 \pm 69 (N = 2)
3	56	10	7.6 \pm 3.8 (N = 6)	15 \pm 4.6 (N = 3)	81 (N = 1)
4	54	25	5.2 \pm 1.7 (N = 15)	18.8 \pm 4.3 (N = 6)	56.5 \pm 20.1 (N = 4)
5	62	27	5.9 \pm 1.9 (N = 20)	44.8 \pm 11.9 (N = 5)	151 \pm 38 (N = 2)
6	53	16	5.2 \pm 2.4 (N = 9)	55.5 \pm 13.7 (N = 4)	152.3 \pm 35.6 (N = 3)
Promedio (\pm EE)	56.6 \pm 1.4	19.5 \pm 2.5	7.01 \pm 0.7	32.6 \pm 6.3	137.1 \pm 30.7

Tabla III. Tamaño y organización de seis colonias de *P. cunicularius pencosensis* excavadas durante febrero de 2010 en el área de estudio.

Colonia	Total de individuos	Obreras	Cría (larvas + pupas)	Machos
1	821	560	143	119
2	1014	890	124	—
3	266	172	94	—
4	564	417	147	—
5	799	645	154	—
6	904	726	178	—
Promedio (\pm EE)	728 \pm 110.6	568 \pm 102.3	140 \pm 11.6	

un número de 2 a 4 por colonia.

No se encontraron granarios, *i.e.*, cámaras de almacenamiento de semillas. En cambio, se encontraron algunas semillas pertenecientes a diversas especies (*Prosopis* spp., *Acacia* spp., *Celtis ehrenbergiana* y *J. excisa*) en las cámaras de cría y en los basureros.

Migración de las colonias

Durante la temporada de actividad 2009-2010, 21 de los 30 hormigueros marcados en los tres sitios migraron al menos una vez (70% del total), 10 de estas 21 colonias volvieron a migrar una segunda vez en la misma o en la segunda temporada, y uno de ellos migró tres veces (una en la primera y dos en la segunda temporada). El tiempo de permanencia de los hormigueros que fueron trasladados más de una vez fue desde un mínimo de dos meses hasta un máximo de 14 meses.

En total, fueron observados 11 eventos de migración. La distancia media a la que se trasladaron los hormigueros fue de 6 m, con un rango desde 1 hasta 14,7 m. El 71,4 % de los hormigueros (15 de 21) fueron abandonados en el período que va desde mediados de febrero hasta fines de abril, el resto fue abandonado durante el mes de enero. Durante la migración no se observó que las obreras transportaran semillas desde el viejo al nuevo hormiguero.

La excavación parcial de los hormigueros abandonados reveló la presencia de semillas de diversas especies (*J. excisa*, *Prosopis* spp., *Acacia* spp., *Maytenus viscifolia*, *Celtis ehrenbergiana*, *Schinus bumelioides*, *Opuntia sulphurea* y *Tephrocactus alexanderi*) en los basureros superficiales, se encontró un número de 10 a 4 por cámara. Estas semillas no tenían daños aparentes en su estructura externa y los apéndices carnosos o pulpas estaban ausentes. Ninguna de ellas presentaba signos de germinación.

Estrategia y distancias de forrajeo

Un total de 50 obreras fueron seguidas hasta su hormiguero. La distancia media de forrajeo fue de $8,3 \pm 5,2$ m (\pm EE), con una distancia máxima de 28,9 m y una distancia

mínima de 1 m.

Las obreras forrajeras salieron del nido en distintas direcciones y no se detectaron senderos o áreas de tránsito. Las orientaciones de salida registradas en las entradas de los cuatro nidos estudiados se ajustaron a lo esperado según una distribución uniforme (prueba de Rayleigh, $p > 0.1$ para las cuatro colonias), lo que indica la ausencia de concentración en una determinada dirección de salida de forrajeo.

DISCUSIÓN

Dieta

Pogonomyrmex cunicularius pencosensis es una especie con una dieta mayormente carroñera, el componente principal de su alimentación son artrópodos muertos de diversas especies. En cambio, la mayor parte de las especies del género *Pogonomyrmex*, tanto de América del Norte como de América del Sur, son granívoras especialistas (MacKay, 1991; MacMahon *et al.*, 2000). En muchas de ellas, también se ha observado el acarreo de insectos muertos y de partes animales y vegetales al nido, aunque siempre en menor proporción con respecto a las semillas. Por ejemplo, en el Monte Central el 87 y el 94 % de los ítems transportados al nido por *P. mendozanus* Cuzzo & Claver y *P. rastratus* Mayr fueron semillas, de las cuales el 93 % pertenecieron a especies de gramíneas con pesos menores a 1 mg (Pirk & Lopez de Casenave, 2006).

En este estudio, se demuestra que *P. cunicularius pencosensis* es predominantemente carroñera, una característica que comparte con *P. mayri* Forel, una especie de las zonas semiáridas de Colombia (Kugler & Hincapié, 1983). Los resultados concuerdan con lo reportado por Kusnezov (1951), donde remarca que *P. cunicularius* difiere del resto de las especies del género por su mayor consumo de insectos; aunque este autor no la describe como carroñera sino como cazadora. A lo largo de este estudio, nunca fue observada esta especie de hormiga cazando insectos, y Kusnezov sólo señala haber observado

en una ocasión la colección de larvas vivas de otra especie por *P. cunicularius*. El comportamiento subordinado de esta (Aranda-Rickert & Fracchia, en prensa) es más consistente con una especialización carroñera que con un comportamiento cazador, ya que es tímida y poco agresiva y evita el enfrentamiento con otras especies de hormigas.

La ausencia de semillas de gramíneas entre los ítems colectados, la preponderancia de semillas pertenecientes a especies arbustivas y arbóreas, y el tamaño medio relativamente grande de las semillas colectadas indican que esta, también difiere de otras especies de *Pogonomyrmex* en cuanto a la clase y el tamaño de las semillas que componen su dieta. Aunque no se tienen datos que permitan correlacionar la variación en el porcentaje de semillas colectadas entre ambas fechas de muestreo, con la variación en la oferta de semillas en el área estudiada, la preponderancia de insectos muertos en la dieta de *P. cunicularius pencosensis* fue consistente en ambas fechas de muestreo, esto sugiere que el carácter carroñero de esta especie no dependería de la oferta estacional de semillas. En cambio, en especies de *Pogonomyrmex* del Monte Central, la variación en la proporción de insectos en la dieta se correlacionó con la variación estacional en la abundancia de semillas (Pirk *et al.*, 2009).

La relación entre la dieta insectívora o mayormente insectívora y la mirmecocoria ha sido puesta en evidencia desde la formulación de la hipótesis que postula al eleosoma como un análogo químico de un insecto muerto (Carroll & Janzen, 1973). Al comparar la composición química de eleosomas de diversas especies mirmecócoras, con la de la hemolinfa de diversos taxones de Hymenoptera, se encontró una semejanza alta en sus niveles de ácidos grasos, conformados por 16 y 18 carbonos (Hughes *et al.*, 1994). Esto implicaría que los eleosomas mimetizan bioquímicamente las presas de las hormigas, lo que desencadena una respuesta de transporte de la presa al nido. Esta hipótesis es reforzada por el hecho que las hormigas atraídas por las semillas con

eleosoma son insectívoras especializadas, como las Ponerinae *Odontomachus* Latreille y *Pachycondyla* Smith (Horvitz & Beattie, 1980; Pizo & Oliveira, 1998); o con un importante componente insectívoro en su dieta, como *Aphaenogaster rudis* (Hughes *et al.*, 1994), *Rhytidoponera violacea* (Lubertazzi *et al.*, 2010, Majer *et al.*, 2011) y *Myrmica* Latreille spp. (Gorb & Gorb, 2003). La atracción de especies insectívoras o mayormente insectívoras por sobre las especies granívoras o mayormente granívoras resulta en el beneficio para la planta cuya única porción apetecible de la diáspora es el eleosoma y no la semilla en sí misma, asegurando que ésta sea descartada intacta una vez consumido el eleosoma (Hughes & Westoby, 1992; Hughes *et al.*, 1994; Pizo & Oliveira, 2001).

La excavación de los hormigueros de *P. cunicularius pencosensis* reveló que las semillas encontradas en los basureros se encontraban intactas y limpias de su arilo, pulpa o eleosoma en aquellas especies que lo tuvieran, esto indica que las semillas en sí mismas no son consumidas y que la parte nutritiva es el apéndice carnoso. Asimismo, Pizo & Oliveira (2001) encontraron que las hormigas dispersoras de la selva Atlántica de Brasil coleccionaron en mayor proporción semillas con algún tipo de arilo o pulpa y que éstas tenían un alto contenido de lípidos y una composición química similar a la de los eleosomas. Kugler & Hincapié (1983) también reportan la colección preferencial de semillas ariladas por la especie mayormente carroñera *P. mayri*. Esto sugiere que la atracción de las semillas mirmecócoras hacia las hormigas dispersoras, depende de la existencia de un componente insectívoro en sus dietas, se apoya así la hipótesis de una convergencia química de los eleosomas con las presas de las hormigas. Así, una dieta mayormente insectívora es un carácter que podría generalizarse como presente en todas las hormigas que se comporten como dispersoras de semillas mirmecócoras (Horvitz & Beattie, 1980; Hughes *et al.*, 1994; Giladi, 2006).

Tamaño de las colonias y estructura

de los hormigueros

Los hormigueros excavados de *P. cunicularius pencosensis* presentaron una estructura relativamente simple y un tamaño de colonia pequeño. El número medio de obreras por colonia supera a lo descrito por Kusnezov (1951) para esta especie, en donde reporta 100 obreras por colonia, y se encuentra dentro del rango descrito para las especies de *Pogonomyrmex* de América del Sur (hasta 1.000 obreras por colonia, Kusnezov, 1951; Kugler & Hincapié, 1983; Nobua Behrmann *et al.*, 2010). En cambio, muchas de las especies congénéricas de América del Norte se caracterizan por formar colonias populosas, con hasta 10.000 obreras por nido (e.g. Golley & Gentry, 1964; MacKay, 1981).

Las colonias de tamaño pequeño están asociadas a hormigueros con menor número de cámaras y menor desarrollo en profundidad (Hölldobler & Wilson, 1990). Así, los hormigueros de *P. cunicularius pencosensis* son poco profundos, mientras que en especies de *Pogonomyrmex*, con colonias grandes, pueden llegar hasta los 6 m de profundidad (Tschinkel, 2004). La arquitectura del nido, con una mayor área en la porción superficial y que disminuye al aumentar la profundidad, es común a todas las especies del género e independiente del tamaño de sus colonias (MacKay, 1981; Tschinkel, 2004). La estratificación vertical de los miembros de la colonia, encontrada en los nidos de *P. cunicularius*, en donde las crías y la mayor parte de las obreras se encuentran en las cámaras más profundas, ha sido también descripta para especies de *Pogonomyrmex* de América del Norte (Golley & Gentry, 1964; MacKay, 1981; Tschinkel, 1999), pero no en hormigueros excavados de *P. inermis* Forel, *P. rastratus* y *P. mendozanus* en el Monte Central (Nobua Behrmann *et al.*, 2010). Hölldobler & Wilson (1990) señalan que esta estratificación espacial sigue a una estratificación en edad. Así, en la parte más profunda se encuentra la cría y las obreras jóvenes, las que, a medida que van creciendo en edad, ascienden hacia la superficie; de modo que son las obreras de mayor edad las que realizan las tareas que

implican salir del hormiguero.

En relación con la mirmecocoria, se ha propuesto como condición de una dispersión efectiva que las semillas sean descartadas intactas dentro del hormiguero una vez consumido su eleosoma, y a una profundidad que permita su posterior emergencia a la superficie como plántulas (Beattie & Culver, 1982; Renard *et al.*, 2010). La existencia de basureros superficiales en los nidos de *P. cunicularius pencosensis*, la presencia de semillas intactas cuyo eleosoma o arilo fue consumido, así como la ausencia de granarios, pueden ser asociados a una dispersión efectiva de semillas mirmecócoras. El descarte de material de desecho en basureros superficiales ha sido descrito en especies de hormigas caracterizadas, asimismo, como dispersoras de semillas mirmecócoras en otros hábitats (Oostermeijer, 1989; Boyd, 1996; Antonialli & Giannotti, 2001; Majer *et al.*, 2011); aunque también se han reportado especies de hormigas dispersoras que descartan las semillas en basureros externos o simplemente afuera del nido (O'Dowd & Hay, 1980; Kjellsson, 1985; Hughes & Westoby, 1992; Gorb & Gorb, 2003; Servigne & Detrain, 2008). Los basureros externos pueden ser sitios propicios para la germinación de las semillas (Golley & Gentry, 1964; Farji-Brener & Medina, 2000; Wenny, 2001), por lo que sería interesante evaluar las ventajas que obtiene una semilla, cuando es dispersada por una especie que la descarta adentro del hormiguero, con respecto a las que obtendría si es dispersada por una especie que la descarta en basureros externos.

Migración de las colonias

La mayor parte de las colonias de *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* estudiadas migraron al menos una vez al año durante las dos temporadas de observación. En las hormigas, la relocalización periódica de los hormigueros es un fenómeno común, descrito para diversas especies y en diferentes hábitats (e.g. Darwin, 1859; Smallwood & Culver, 1979; Hölldobler & Wilson, 1990; Gordon, 1992).

En general, se considera que cuanto más

grande sea el tamaño de las colonias, mayor será la complejidad y vida media de su nido, y menor su tasa de relocalización (Hölldobler & Wilson, 1990). Así, una colonia que invierta una gran cantidad de energía en construir su nido se mudará menos que aquellas especies con nidos menos elaborados y con colonias más chicas (Freitas, 1995). La migración frecuente de *P. cunicularius* es congruente con la relativamente simple estructura y poca profundidad de sus hormigueros.

Las consecuencias de la relocalización de los hormigueros sobre la mirmecocoria son importantes. En primer lugar, si la construcción de hormigueros modifica las propiedades físicas y químicas del suelo, diferenciándolo de los suelos adyacentes, estos cambios serán más pronunciados cuanto mayor sea el tamaño y el tiempo de residencia de la colonia (Culver & Beattie, 1983; Higashi *et al.*, 1989). Si el principal beneficio de la mirmecocoria para las plantas fuera el transporte a micrositos enriquecidos en nutrientes, entonces evolutivamente serán favorecidas aquellas especies con hormigueros de larga vida media. Sin embargo, las especies de hormigas consideradas como importantes dispersoras de semillas (*e.g.* *Aphaenogaster rudis*, *Myrmica rubra* Linneo y *Lasius niger* Linneo) relocalizan sus nidos frecuentemente y es poco probable que sus nidos estén enriquecidos con nutrientes (Smallwood & Culver, 1979; Higashi *et al.*, 1989).

Por otra parte, la relocalización podría tener como consecuencias disminuir la agregación espacial de las semillas. Las colonias de ciertas especies de *Pogonomyrmex* del hemisferio Norte, al mudarse, transportan las semillas de sus granarios al nuevo hormiguero (Van Pelt, 1976). En cambio, *P. cunicularius pencosensis* no guarda semillas en granarios y nunca se observó que transportara las semillas al nuevo hormiguero. Si, luego de la mudanza, las semillas son abandonadas, entonces las nuevas semillas recolectadas serán transportadas a un nuevo sitio, esto disminuye la probabilidad de competencia tanto inter- como intraespecífica (Higashi *et al.*, 1989).

Estrategia y distancias de forrajeo

Dentro del género *Pogonomyrmex*, se han descrito especies que forrajean tanto en forma solitaria como en forma grupal (*e.g.* Davidson, 1977; Hölldobler & Wilson, 1990; Pol, *inéd.*). Davidson (1977), en su estudio sobre las comunidades de hormigas del desierto del SO de Estados Unidos, propone que las estrategias de forrajeo individual y grupal reflejan especializaciones hacia bajas y altas densidades de alimento respectivamente.

Pogonomyrmex cunicularius pencosensis exhibió una estrategia de forrajeo individual en el área de estudio. Las observaciones realizadas muestran que cada obrera sigue una ruta azarosa hasta encontrar cualquier ítem de comida que se ajuste a sus requerimientos, sea este un insecto muerto, una semilla o materiales animales y vegetales diversos. El sistema de forrajeo utilizado por esta especie se ajustaría a su dieta mayormente carroñera, especializada en la búsqueda de presas circunstancialmente muertas y que no pueden ser localizadas en forma predecible. Otras especies mayormente carroñeras como *P. mayri* (Kugler & Hincapié, 1983), *Rhytidoponera violaceae* (Lubertazzi *et al.*, 2010) y *Cataglyphis* spp. (Cerdá *et al.*, 1989) son también forrajeras solitarias.

En relación con la mirmecocoria, debe considerarse que el escenario en que tiene lugar la interacción hormiga-semilla es en la superficie del suelo. La presentación de las semillas a nivel del suelo es considerada una adaptación a la dispersión por hormigas (Beattie & Lyons, 1975) y las plantas mirmecócoras presentan ya sea sus cápsulas a nivel del suelo (Beattie & Lyons, 1975; Van der Pijl, 1982; Beattie, 1985) o esparcen sus semillas en una primera fase en forma explosiva (Berg, 1975; Passos & Ferreira, 1996; Aranda-Rickert & Fracchia, 2010).

La dispersión por dehiscencia explosiva resulta en una sobredispersión de las semillas, y se ha propuesto que la presentación individual de las semillas sobre la superficie del suelo favorecería su remoción por las hormigas que forrajean en forma solitaria (Crist & Haefner, 1994; Giladi, 2006). Dado que la mayor parte de las especies que

reclutan masivamente se comportan como predatoras de eleosoma (Hughes & Westoby, 1992; Aranda-Rickert & Fracchia, 2011), un mecanismo que sobredisperse las semillas, antes de la segunda fase de dispersión por hormigas, podría favorecer su remoción por dispersoras que forrajeen en forma solitaria y que transporten las semillas individualmente (Giladi, 2006). Las especies dispersoras de semillas como *Aphaenogaster rudis* (Hughes & Westoby, 1992), *Rhytidoponera violaceae* (Lubertazzi *et al.*, 2010) y *Ectatomma ruidum* Roger (Zelikova & Breed, 2008) son forrajeras solitarias. En consecuencia, la estrategia de forrajeo individual de *P. cunicularius pencosensis* favorecería la remoción de las semillas mirmecócoras presentadas individualmente sobre la superficie del suelo.

Las distancias de forrajeo medidas para *Pogonomyrmex cunicularius* se encuentran dentro del rango de las descritas para *P. occidentalis* (Cresson) (media 9,7 m) (Crist & MacMahon, 1991) y *P. salinus* Olsen (media 8 m) (Jorgensen & Porter, 1982); y muestran que cada obrera es capaz de recorrer una amplia área alrededor de su hormiguero en busca de comida. En relación con la mirmecocoria, se postula que uno de beneficios que obtienen las plantas dispersadas por hormigas es la ganancia en la distancia de dispersión, lo que aumenta la distancia entre la progenie y su planta parental, así como la probabilidad de colonizar nuevos sitios para su establecimiento (Giladi, 2006 y referencias incluidas). Asimismo, mayores distancias de transporte se correlacionan con un mayor tamaño corporal (Ness *et al.*, 2004). *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* es efectivamente una hormiga de tamaño corporal grande (9 – 9,5 mm) y capaz de transportar semillas a distancias de hasta 19 m (Aranda-Rickert & Fracchia, 2011). El tamaño grande de *P. cunicularius pencosensis* y sus distancias grandes de forrajeo podrían entonces ser caracteres asociados a una mayor efectividad como dispersora de semillas mirmecócoras.

CONCLUSIONES

A lo largo este trabajo, se describen por primera vez aspectos de la biología de *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis*, relacionándolos con su capacidad para comportarse como la dispersora dominante de semillas mirmecócoras en el área de estudio. *P. cunicularius pencosensis* posee una dieta mayormente carroñera, una estrategia de forrajeo individual y es capaz de forrajear grandes distancias en busca de alimento. Sus nidos son superficiales y de corta vida media, y presentan basureros superficiales en donde se descartan las semillas que no fueron consumidas. Todos estos caracteres presentes en *P. cunicularius pencosensis* han sido asimismo descritos en especies de hormigas caracterizadas como dispersoras dominantes de semillas mirmecócoras en otros hábitats (Ness *et al.*, 2009; Gove *et al.*, 2007; Lubertazzi *et al.*, 2010, Tabla IV) y todos ellos han sido relacionados con una dispersión de alta calidad (Giladi, 2006; Gove *et al.*, 2007). Asimismo, Rico-Gray & Oliveira (2007) han señalado que el efecto acumulativo de una serie de caracteres y comportamientos, y no un carácter en particular, es lo que determina que una especie de hormiga se comporte como una dispersora efectiva de semillas. Aunque no se tienen datos, por el momento, acerca de un aumento en la adecuación de las plantas mirmecócoras transportadas a los hormigueros de *P. cuniularius pencosensis*, las distancias a las que esta especie de hormiga fue capaz de transportar las semillas mirmecócoras de *J. excisa*, indican que las plantas se benefician al aumentar la distancia entre los propágulos y su planta materna. Los resultados aquí presentados contribuyen a la búsqueda de rasgos comunes de las hormigas dispersoras dominantes de plantas mirmecócoras de diversos hábitats del mundo, con interesantes consecuencias, en cuanto a la dinámica evolutiva de este tipo de mutualismo.

Tabla IV. Caracteres relacionados con una dispersión efectiva de semillas mirmecócoras presentes en *Pogonomyrmex cunicularius pencosensis* y en las especies dispersoras dominantes *Rhytidoponera violaceae* y *Aphaenogaster rudis*.

Carácter	Relación con la mirmecocoria	<i>Pogonomyrmex cunicularius pencosensis</i> Forel (Myrmicinae)	<i>Rhytidoponera violaceae</i> Forel (Ponerinae)	<i>Aphaenogaster rudis</i> (Myrmicinae)*
Abundancia en escala local y amplio rango de distribución	Mayor frecuencia en las interacciones	Sí (Norte y centro de Argentina)	Sí (Sudoeste de Australia)	Sí (Nordeste de Estados Unidos)
Comportamiento subordinado	Consumo <i>ex situ</i> del eleosoma (dentro del hormiguero)	Sí	Sí	Sí
Dieta insectívora o mayormente insectívora	Consumo del eleosoma y no de la semilla	Sí (60% insectos)	Sí (65% insectos)	Sí
Forrajeo individual	Colección de recursos presentados en bajas densidades	Sí	Sí	Sí
Distancias grandes de forrajeo	Mayor distancia de dispersión	Sí media: 8,3 máxima: 19 m	Sí media 3,5 m, máxima 10.4 m	No media: 0,57 m
Nidos superficiales y transitorios	Menor agregación de las semillas	Sí Profundidad media: 60 cm	Sí Profundidad media: 23 cm Vida media: 30 días	Sí Profundidad media: 12-23 cm Vida media: 30 días
Colonias de tamaño pequeño	Nidos superficiales y transitorios	Sí media: 600 obreras	Sí media: 190 obreras	Sí media: 600 obreras
Basureros internos	Descarte de las semillas dentro del hormiguero	Sí	No (semillas descartadas afuera)	No (semillas descartadas afuera)
Tamaño intermedio a grande	Mayor rango de tamaño de las semillas coleccionadas	Grande (9-9,5 mm)	Intermedio (6 mm)	Intermedio (4 mm)
Referencias		Kusnezov, 1951; Cuezzo & Claver, 2009; Aranda-Rickert & Fracchia 2011; en prensa; este estudio.	Fellers, 1987; Lubertazzi <i>et al.</i> , 2010; Majer <i>et al.</i> , 2011.	Smallwood, 1982; Fellers, 1987; Hughes <i>et al.</i> , 1994; Zelikova <i>et al.</i> , 2008, Ness <i>et al.</i> , 2010.

*Forma parte del complejo *Aphaenogaster rudis-fulva-texanus*, conformado por especies indistinguibles morfológicamente

AGRADECIMIENTOS

Patricia Diez y Javier Torrens del Instituto CRILAR colaboraron en la excavación de los homigueros, y Félix Fracchia en los muestreos de campo. Robert Johnson, de la Universidad Estatal de Arizona, envió amablemente las claves para la identificación de las subespecies de *Pogonomyrmex cunicularius*. Finalmente, las sugerencias realizadas por A. Farji-Brener y dos revisores anónimos contribuyeron en gran medida al mejoramiento del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ABRAHAM, E., H. F. DEL VALLE, F. ROIG, L. TORRES, F. CORONATO & R. GODAGNONE. 2009. Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *J. Arid. Envir.* 73: 144-153.
- ANTONIALI, W. F. Jr. & E. GIANNOTTI. 2001. Nest architecture and population dynamics of the Ponerine ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 38: 475-486.
- ARANDA-RICKERT, A. & S. FRACCHIA. 2010. Diplochory in two *Jatropha* (Euphorbiaceae) species of the Monte Desert of Argentina. *Austral Ecol.* 35: 226-235.
- ARANDA-RICKERT, A. & S. FRACCHIA. 2011. *Pogonomyrmex cunicularius* as the keystone disperser of the elaiosome-bearing *Jatropha excisa* seeds in semi-arid Argentina. *Entomol. Exp. Appl.* 139: 91-102.
- ARANDA-RICKERT, A. & S. FRACCHIA. En prensa. Are subordinate ants the best seed dispersers? Linking dominance hierarchies and seed dispersal ability in myrmecochory interactions." *Arthropod-Plant Interact.* (DOI 10.1007/s11829-011-9166-z).
- BATSCHLET, E. 1981. *Circular statistics in Biology*. Academic Press Inc., London.
- BEATTIE, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, New York.
- BEATTIE, A. J. & D. C. CULVER. 1982. Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds. *Nature* 297: 627.
- BEATTIE, A. J. & L. HUGHES. 2002. Ant-plant interactions. En: Herrera, C. M. & O. Pellmyr (eds.), *Plant-Animal Interactions – An Evolutionary Approach*, Blackwell Science, Oxford, pp. 211-235.
- BEATTIE, A. J. & N. LYONS. 1975. Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): adaptations and strategies. *Am. J. Bot.* 62: 714-722.
- BERG, R. Y. 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Aust. J. Bot.* 23: 475-508.
- BOYD, R. S. 1996. Ant-mediated seed dispersal of the rare chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). *Am. J. Bot.* 88: 234-241.
- CARROLL, C. R. & D. H. JANZEN. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- CERDÁ, X., J. RETANA, J. BOSCH & A. ALSINA. 1989. Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae). *Vie Milieu* 39: 207-212.
- CRIST, T. O. & J. W. HAEFNER. 1994. Spatial model of movement and foraging in harvester ants (*Pogonomyrmex*), (ii): the roles of environment and seed dispersion. *J. Theor. Biol.* 166: 315-323.
- CRIST, T. O. & 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.
- CUEZZO, F. & S. CLAVER. 2009. Two new species of the ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 68: 97-106.
- CULVER, D. C. & A. J. BEATTIE. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in Colorado Montane meadow. *Ecology* 64: 485-492.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- DAVIDSON, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 725-737.
- FARJI-BRENER, A. G. & C. A. MEDINA. 2000. The importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. *Biotropica*. 32:120-126.
- FELLERS, J. H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466-1478.
- FOLGARAIT, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodivers. Conserv.* 7: 1221-1244.
- FREITAS, A. V. L. 1995. Nest relocation and prey specialization in the ant *Leptogenys propefalcigera* Roger (Formicidae: Ponerinae) in an urban area in southeastern Brazil. *Insect. Soc.* 42: 453-456.
- GAMMANS, N., J. M. BULLOCK & K. SCHÖNROGGE. 2005. Ant benefits in a seed dispersal mutualism. *Oecologia* 146: 43-49.
- GILADI, I. 2006. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* 112: 481-492.
- GOLLEY, F. B. & J. B. GENTRY. 1964. Bioenergetics of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology* 45: 217-225.
- GORB, E. V. & S. N. GORB. 2003. *Seed dispersal by ants in a deciduous Forest Ecosystem. Mechanisms, Strategies, Adaptations*. Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- GORDON, D. M. 1992. Nest relocation in harvester ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 44-47.
- GOVE, A. D., J. D. MAJER & R. R. DUNN. 2007. A keystone ant species promotes seed dispersal in a "diffuse" mutualism. *Oecologia* 153: 687-697.
- HANDEL, S. N. & A. J. BEATTIE. 1990. Seed dispersal by ants. *Sci. Am.* 263: 76-83.
- HIGASHI, S., S. TSUYUZAKI & M. OHARA. 1989. Adaptive advantages of ant-dispersed seeds in the myrmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). *Oikos* 54: 389-394.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- HORVITZ, C. C. & A. J. BEATTIE. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *Am. J. Bot.* 67: 321-326.
- HOWE, H. F. & P. D. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- HUGHES, L. & M. WESTOBY. 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australia-sclerophyll vegetation. *Ecology* 73: 1285-1299.
- HUGHES, L., M. WESTOBY & E. JURADO. 1994. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Funct. Ecol.* 8: 358-365.
- JACOBY, M. 1935. Erforschung der Struktur des Atta-Nestes mit Hilfe des Cementsausguss-Verfahrens. *Rev. Entomol.* 5: 420 – 425.

39. JOHNSON, R. A. 2010. Independent colony founding by ergatoid queens in the ant genus *Pogonomyrmex*: queen foraging provides an alternative to dependent colony founding. *Insect. Soc.* 57: 169-176.
40. JORGENSEN, C. D. & S. D. PORTER. 1982. Foraging behaviour of *Pogonomyrmex owyheeii* in southeast Idaho. *Environ. Entomol.* 11: 381-384.
41. KJELLSSON, G. 1985. Seed fate in a population of *Carex ptilifera* L. II. Seed predation and its consequences for dispersal and seed bank. *Oecologia* 67: 424-429.
42. KUGLER, C. & M. C. HINCAPIÉ. 1983. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayrii*: distribution, abundance, nest structure and diet. *Biotropica* 15: 190-198.
43. KUSNEZOV, N. 1951. El género *Pogonomyrmex* Mayr (Hym., Formicidae). *Acta Zool. Lill.* 11: 227-333.
44. LUBERTAZZI, D., M. A. A. LUBERTAZZI, N. MCCOY, A. D. GOVE, J. D. MAJER & R. R. DUNN. 2010. The ecology of a keystone seed disperser, the ant *Rhytidoponera violacea*. *J. Insect Sci.* 10: 158.
45. MACKAY, W. P. 1981. A comparison of the nest phenologies of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 88: 25-74.
46. MACKAY, W. P. 1991. The role of ants and termites in desert communities. En: Polis, G. (ed.), *The Ecology of Deserts*, University of Arizona Press, Tucson, pp. 113-150.
47. MACMAHON J. A., J. F. MULL & T. O. CRIST. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 265-291.
48. MAJER, J. D., A. D. GOVE, S. SOCHACKI, P. SEARLE & C. PORTLOCK. 2011. A comparison of the autoecology of two seed-taking ant genera, *Rhytidoponera* and *Melophorus*. *Insect. Soc.* 58: 115-125.
49. MARONE, L., B. E. ROSSI & M. E HORNO. 1998. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South America warm desert. *Plant Ecol.* 137: 143-150.
50. MORALES, M. A. & E. R. HEITHAUS. 1998. Food from seed dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology* 79: 734-739.
51. MORELLO, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Op. Lill.* 2: 1-155.
52. NESS, J. H., J. L. BRONSTEIN, A. N. ANDERSEN & J. N. HOLLAND. 2004. Ant body size predicts dispersal distances of ant-adapted seeds: implications of small-ant invasions. *Ecology* 85: 1244-1250.
53. NESS, J. H., D. F. MORIN & I. GILADI. 2009. Uncommon specialization in a mutualism between a temperate herbaceous plant guild and an ant: are *Aphaenogaster* ants keystone mutualists? *Oikos* 118: 1793-1804.
54. NOBUA BEHRMANN, B. E., F. A. MILESI, J. LOPEZ de CASENAVE, R. G. POL & B. PAVAN. 2010. Tamaño y composición de la colonia de tres especies de hormigas del género *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) en la porción central del desierto del Monte, Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 69: 117-122.
55. O'DOWD, D. J. & M. E. HAY. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61: 531-540.
56. OOSTERMEIJER, J. G. B. 1989. Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* Forester in a Dutch dune area. *Oecologia* 78: 302-311.
57. PASSOS, L. & S. O. FERREIRA. 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seeds in a tropical semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 28: 697-700.
58. PETAL, J. 1980. Ant populations, their regulation and effect on soil in meadows. *Ecol. Polska* 28: 297-326.
59. PIRK, G. I. & J. LOPEZ de CASENAVE. 2006. Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insect. Soc.* 53: 119-125.
60. PIRK, G. I., J. LOPEZ de CASENAVE, R. POL, L. MARONE & F. MILESI. 2009. Influence of temporal fluctuations in seed abundance on the diet of harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.) in the central Monte desert, Argentina. *Austral Ecol.* 34: 908-919.
61. PIZO, M. & P. OLIVEIRA. 1998. Interaction between ants and seeds on a non-myrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae) in the Atlantic forest of Southeast Brazil. *Am. J. Bot.* 85: 669-674.
62. PIZO, M. A. & P. S. OLIVEIRA. 2001. Size and lipid content of non-myrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter foraging in the Atlantic rain forest of Brazil. *Plant Ecol.* 157: 37-52.
63. POL, R. Inéd. Granivoría por hormigas del género *Pogonomyrmex* en el Monte Central: respuestas funcionales a las variaciones en la disponibilidad de semillas. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, 2008, 136 pp.
64. R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2005. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
65. RENARD, D., B. SCHATZ & D. B. MACKEY. 2010. Ant nest architecture and seed burial depth: implications for seed fate and germination success in a myrmecochorous savanna shrub. *Ecoscience* 17: 194-202.
66. RICO-GRAY, V. & P. S. OLIVEIRA. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
67. SERVIGNE, P. & C. DETRAIN. 2008. Ant-seed interactions: combined effects of ant and plant species on seed removal patterns. *Insect. Soc.* 55: 220-230.
68. SMALLWOOD, J. 1982. The effect of shade and competition on emigration rate in the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology* 63: 124-134.
69. SMALLWOOD, J. & D. C. CULVER. 1979. Colony movements of some North American ants. *J. Anim. Ecol.* 48: 373-382.
70. TSCHINKEL, W. R. 1999. Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: distribution of workers, brood and seeds within the nest in relation to colony size and season. *Ecol. Entomol.* 24: 222-237.
71. TSCHINKEL, W. R. 2004. The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *J. Insect Sci.* 4: 21.
72. VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*, 3ª edición, Springer, Berlin Heidelberg New York.
73. VAN PELT, A. 1976. Nest relocation in the ant *Pogonomyrmex barbatus*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69: 493.
74. VERZA, S. S., L. C. FORTI, J. F. S. LOPES & W. H. O. Hughes. 2007. Nest architecture of the leaf-cutting ant *Acromyrmex rugosus rugosus*. *Insect. Soc.* 54: 303-309.
75. WENNY, D. G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evol. Ecol. Res.* 3: 51-74.
76. ZELIKOVA, T. J. & M. D. BREED. 2008. Effects of habitat disturbance on ant community composition and seed dispersal by ants in a tropical dry forest in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 24: 309-316.
77. ZELIKOVA, T. J., R. R. DUNN & N. J. SANDERS. 2008. Variation in seed dispersal along an elevational gradient in Great Smoky Mountains National Park. *Acta Oecol.* 34: 155-162.