

BIOLOGÍA Y APROVECHAMIENTO DE LA HORMIGA DE ESCAMOLES, *LIOMETOPUM APICULATUM* MAYR (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

PRISCILA LARA JUÁREZ,¹ JUAN ROGELIO AGUIRRE RIVERA,² PEDRO CASTILLO LARA² Y JUAN ANTONIO REYES AGÜERO^{2,*}

¹Graduada, Programa Multidisciplinario de Posgrado en Ciencias Ambientales, Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

²Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Altair Núm. 200, Fracc. Del Llano, San Luis Potosí, SLP. México. 78377. <reyesaguero@uaslp.mx>

Recibido: 28/10/2014; aceptado: 13/02/2015

Lara Juárez, P., Aguirre Rivera, J. R., Castillo Lara, P. & Reyes Agüero, J. A. 2015. Biología y aprovechamiento de la hormiga de escamoles, *Liometopum apiculatum* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 31(2): 251-264.

Lara Juárez, P., Aguirre Rivera, J. R., Castillo Lara, P. & Reyes Agüero, J. A. 2015. Biology and exploitation of the escamoles ant, *Liometopum apiculatum* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 31(2): 251-264.

RESUMEN. De las cinco especies de hormigas consideradas alimento en México, destaca *Liometopum apiculatum* cuyas pupas de las castas reproductoras, llamadas escamoles, se recolectan desde tiempos prehispánicos en el centro de México; sin embargo, su demanda creciente ha provocado su aprovechamiento comercial en otras zonas del país, donde se carece de conocimiento tradicional para hacerlo adecuadamente. El conocimiento sobre esta especie es aún escaso y disperso; por lo que el objetivo de este trabajo se enfoca a integrar la información disponible sobre *L. apiculatum*, para complementarla y comenzar a fundamentar su aprovechamiento racional. Sus castas están formadas por obreras y reproductoras (machos, princesas y reina); su ontogenia consta de cuatro estadios larvarios y uno pupal. La especie se distribuye del sur de EE.UU. al centro de México, en bosques de encino, de pino piñonero y matorral xerófilo, en altitudes de 1872-2370 m, sobre leptosoles. Sus nidos subterráneos contienen unas 100,000 hormigas, y constan de 0.0-1.19 nidos ha⁻¹ en agostaderos perturbados y de 6.0-11.9 nidos ha⁻¹ en agostaderos más favorables y en mejor condición. Se desconoce el efecto de la condición del sitio de agostadero en la cantidad de hormigas por nido, así como en la duración del mismo. El área de influencia de un nido bien desarrollado es de 1600 a 2500 m², tal y como se ha observado en el altiplano de San Luis Potosí. Adentro del nido hay una trabécula espongiiforme, donde las obreras ubican las larvas y pupas para su crianza. La fundación de un nido inicia con el vuelo nupcial en la época seca y cálida del año y después de una tormenta ocasional, la princesa fecundada se convierte en reina e inicia la construcción del nido para proceder a la oviposición. Las obreras son omnívoras: cazadoras, carroñeras, granívoras, polínívoras, nectarívoras y criadoras de hemípteros, de los que se alimentan por trofobiosis. Sus enemigos naturales son escarabajos, grillos y ácaros. La demanda de escamoles pone en riesgo la existencia de sus poblaciones. Se carece de una normativa oficial para el aprovechamiento racional y conservación de los escamoles. La impericia, abuso e irresponsabilidad al aprovechar los escamoles puede resultar claramente en consecuencias fatales para los hormigueros y para su repoblación.

Palabras clave: *Liometopum apiculatum*, trofobiosis, escamoles, hormiguero.

ABSTRACT. There are five species of ants considered as food in Mexico, *Liometopum apiculatum* stands out because the pupae from its reproductive castes, called escamoles are gathered since pre-Hispanic times in central Mexico, but its growing commercial demand has led to be gathered in other areas of the country, where there is a lack of traditional knowledge to do it properly. The knowledge on this species is still insufficient and scattered. The aim of this study was to integrate the available information on *L. apiculatum*, to be completed and to support its rational use. In *L. apiculatum* there are castes, formed by worker and reproductive (males and queens); its ontogeny has four larval stages and one pupal stage. This species is distributed from southern USA to central Mexico, in forests of oak, pinyon pine and desert scrub; mainly at altitudes of 1872-2370 m, on leptosols. Their nests are underground, containing about 100,000 ants, there are about 0.0-1.19 ha⁻¹ nests in disturbed rangelands and 6.0-11.9 ha⁻¹ nests in more favorable sites and better rangeland condition. It is unknown whether the condition of the site influences the amount of ants in each nest and on the duration of the nest. The area required to maintain a well-developed nest varies from 1600 to 2500 m² in the San Luis Potosí highlands plateau. Inside the nest, there is a spongiform and fragile trabecula, where their larvae and pupae are placed for breeding. The foundation of the nest begins with the nuptial flight in the dry and hot season after a casual storm; after fertilized, the queen initiates the nest building and egg laying. Worker ants are omnivorous: hunters, scavengers, granivorous, pollinivorous, nectarivorous and brooders Hemiptera, from which the ants obtain food by trophobiosis. Their natural enemies are beetles, crickets and mites. The high commercial demand for escamoles threat their populations. There is no official regulations for escamoles picking. The incompetence, abuse and irresponsibility of escamoles gatherer can clearly result in fatal consequences for this ant and its reproduction.

Key words: *Liometopum apiculatum*, trophobiosis, anthill, velvety tree ants.

INTRODUCCIÓN

En nivel mundial las hormigas representan un tercio de la biomasa animal (López & Ramón 2010), y se les atribuye una influencia ecológica muy importante en la mayoría de los hábitats (López & Ramón 2010, Hölldobler & Wilson 2008) ya que participan en procesos físicos, químicos y bióticos del suelo (Lobry & Conacher 1990, Rojas 2001, López & Ramón 2010). En México hay registradas 525 especies de hormigas (CONABIO 2008) y cinco de ellas son consideradas como alimento: *Atta cephalotes* L., *A. mexicana* Bourmeir, *Liometopum apiculatum* Mayr, *Myrmecosistus melliger* Llave (Luc.) y *M. mexicanus* W. (Ramos-Elorduy *et al.* 1984a, Ramos-Elorduy & Pino 1989, Ramos-Elorduy & Levieux 1992); las pupas de *L. apiculatum* llamadas popularmente escamoles, son aprovechadas como alimento desde tiempos prehispánicos. En la Figura 1 se puede apreciar una presentación culinaria típica (Sahagún 1985, Viesca & Romero 2009).

La demanda de escamoles es principalmente nacional y marginalmente internacional, siempre con precios atractivos, lo cual ha provocado una presión creciente sobre los nidos de *L. apiculatum*. Esta demanda se satisfacía con los escamoles de sus áreas tradicionales de recolección y uso en el centro de México, pero desde hace unos años, la presión se ha extendido hacia otras zonas del país donde la especie se distribuye de manera natural, pero se carece de conocimiento tradicional para su recolecta. A

pesar de la distribución tan extensa de *L. apiculatum*, del actual aprovechamiento de sus escamoles, de la expansión de sus áreas de aprovechamiento y de las tradiciones gastronómicas vigentes en México, la investigación y el conocimiento sobre esta especie es aún insuficiente y disperso (Rojas 2001). Así, el objetivo de este trabajo fue integrar la información existente acerca de *L. apiculatum*, para ser complementada y comenzar a fundamentar su aprovechamiento racional.

El género *Liometopum* Mayr. El género pertenece al orden Hymenoptera, familia Formicidae, subfamilia Dolichoderinae y tribu Tapinomini (Ward *et al.* 2010); posee cabeza proporcionalmente grande, con borde cóncavo posterior, mandíbula dentada, mesosoma convexo, formando un arco ininterrumpido, gáster con pubescencia densa, ojos casi siempre presentes, antenas de ocho a 12 segmentos y pecíolo de un segmento; es omnívoro, con sistemas de comunicación y defensa química desarrollados, carece de aguijón (Cuadriello 1980, Mackay & Mackay 2002, del Toro *et al.* 2009). Las especies norteamericanas del género construyen trabéculas (estructura de aspecto esponjiforme) en el nido (Fig. 2) (Gulmahamad 1995). Existen cuatro especies en Eurasia (*L. lindgreeni* Forel, *L. microcephalum* Panzer, *L. orientale* Karavaiev, y *L. sinense* Wheeler), tres en América del Norte (*L. apiculatum*, *L. occidentale* Emery y *L. luctuosum* Wheeler) y nueve especies fósiles (Wheeler 1905, del Toro *et al.* 2009, Heterick & Shattuck 2011, Vázquez 2011).



Figura 1. Escamoles cocinados a la mexicana. Ejido Pocitos, Charcas, SLP.



Figura 2. Trabécula de *Liometopum apiculatum* colocada sobre el cernidor para obtener los escamoles.

***Liometopum apiculatum* Mayr, 1870.** Esta especie fue denominada originalmente como *Formica masonium* por Buckley en 1866 (*nomen oblitum*), pero poco después Mayr (1870) la designó como *L. apiculatum* con base en especímenes de obreras recolectados por el Prof. Bilimek en México (Wheeler 1905, del Toro *et al.* 2009). Más tarde Wheeler (1905) y Wheeler & Wheeler (1951) describieron los machos y las larvas, respectivamente.

Por su cuerpo pubescente las especies de *Liometopum* son nombradas en inglés velvety tree ants (Wheeler 1905, Hoey 2012). Los nombres comunes de *L. apiculatum* en México son varios: chiquereis, chiquereyes, cuijes, güijes, hormiga de hueva, hormiga pedorra, maicitos, teclates, teclates, tetlames y tetlas, aunque el nombre más común es hormiga de escamoles, o sólo escamoles. La palabra escamol es de origen náhuatl: azcamolli o azcatlmol, de azcatl hormiga y molli guiso, que hace alusión a un “guiso de hormigas”; otro nombre en náhuatl es tli-lázcatl, que significa “hormiga negra”, de tllilli, negro; en hñáñu se le denomina rä xâju gã yuhí y al escamol yã yuhi (Robelo 1912, Islas 1961, Aguilera 1985, Sahagún 1985, Molina 1992, Santamaría 1992, Pino *et al.* 2006, Ramos-Elorduy *et al.* 2006, Santos *et al.* 2006, Velasco *et al.* 2007, Hernández *et al.* 2010, del Toro *et al.* 2009, Lara 2013).

En *L. apiculatum* hay cuatro castas, una de obreras y tres reproductoras (machos, princesas y reina). Las obre-

ras (Fig. 3) son de color castaño claro a oscuro, con un tamaño medio de 3.9 mm, aunque pueden ser tan sólo 2.5 o hasta 6.0 mm; la antena es larga (1.2 mm), delgada, con pubescencia corta y pelos erectos; el dorso del mesosoma tiene pubescencia adpresa; las obreras son nodrizas que cuidan y transportan los huevos desde la cámara de la reina hasta la cámara de cría donde construyen la trabécula, en la cual depositan los huevos y se desarrollan las larvas y pupas; también son las procuradoras de alimento fuera del nido y guardias en su interior; los estados inmaduros de las obreras existen todo el año, pues su repoblación es continua. Los machos son negros, alados, de 9.0 mm en promedio, con una amplitud de 8.8 a 13.5 mm de largo; su mesosoma es convexo y liso, sus alas posteriores tienen 20 o más hamuli o ganchos con los que se unen al ala anterior; la volsella o apéndice reproductor tiene pilosidad densa y erecta a lo largo del margen ventral y es finamente denticulada a lo largo del margen posterior; el adeago o falo tiene más que 20 denticúlos en el margen ventral. Las princesas son de color castaño oscuro a negro, aladas, de 12.0 a 16.5 mm de longitud; el dorso del mesosoma está cubierto con pelos largos y erectos además de pubescencia densa y adpresa. Estados inmaduros de machos y princesas se presentan sólo de mayo a agosto, cuando ocurre el vuelo nupcial (Wheeler 1905, Chew & Chew 1980, Ramos-Elorduy *et al.* 1984b, del Toro *et al.* 2009, López & Ramón 2010).



Figura 3. Obrera de *Liometopum apiculatum* con el abdomen abultado, en la época previa al inicio de la cría de pupas de castas reproductoras.

Las hormigas son holometábolos; comienzan su ciclo como huevo, al eclosionar emerge una larva que pasa por cuatro estadios. Las larvas son alimentadas por trofalaxis (Kaspari 2003). Después del cuarto estadio larval se transforma en pupa. Las pupas de las castas reproductoras de *L. apiculatum* son las que propiamente se recolectan y consumen como escamoles. En dependencia del tipo de huevo, época del año y de la comida que le es suministrada en el estado larvario, la pupa puede ser obrera, princesa o macho. Según la casta es la esperanza de vida del individuo. Las obreras pasan de huevo a adulto en 45 a 60 días y su esperanza de vida es hasta de dos años, en tanto los machos son efímeros, ya que sólo viven durante el vuelo nupcial y mueren después de fecundar una princesa, y las reinas llegan a vivir de 15 a 25 años (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b).

Distribución general y hábitats. *Liometopum apiculatum* se distribuye en Estados Unidos en Arizona, Colorado, Texas y Nuevo México, y en 19 estados del norte y centro de México: principalmente en Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas, San Luis Potosí, Hidalgo, Estado de México, Distrito Federal y Tlaxcala (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a, Mackay & Mackay 2002, del Toro *et al.* 2009, Ruiz *et al.* 2010, Guzmán-Mendoza *et al.* 2014); recientemente se registró en Baja California (Alatorre & Vázquez 2010). La altitud promedio en lo-

calidades de Estados Unidos es de 1872 m (\pm 293), en el altiplano potosino es de 2020 (\pm 130), y en las del centro de México 2370 m (\pm 502) (Cuadriello 1980, Lara 2013, del Toro *et al.* 2009, Hoey *et al.* 2013, Guzmán-Mendoza *et al.* 2014); en Real de Catorce, San Luis Potosí (SLP), se encontró a 2900 m (Lara 2013, datos no publicados).

Los tipos de vegetación donde se encuentra *L. apiculatum* son bosques de encino (*Quercus* spp.), de pino piñonero (principalmente *Pinus cembroides* Zucc.), de pino ponderosa (*Pinus ponderosa* Lawson), de cedro (*Cupressus lindleyi* Klotzsch ex Endl.) y vegetación riparia; también es posible localizar hormigueros de esta especie en matorrales xerófilos, en particular el crasicaule y el desértico micrófilo, y en zacatales (Van Pelt 1971, Ramos-Elorduy *et al.* 1988a, Ramos-Elorduy & Levieux 1992, Miller 2007, Esparza *et al.* 2008, del Toro *et al.* 2009, Cruz 2013, Hoey *et al.* 2013, Lara 2013, Guzmán-Mendoza *et al.* 2014). En el altiplano potosino, con base en el muestreo de 85 nidos y calculando el cociente del porcentaje de nidos entre el porcentaje del área cubierta por cada tipo de vegetación, se encontró que el bosque de pino piñonero tuvo el mayor valor (14.1), seguido del bosque de *Quercus* (10.6) y chaparral (5.9); otros tipos de vegetación importantes fueron herbazal primario (2.9), herbazal secundario (2.5), bosque de pino-encino (2.4), bosque de encino-pino (1.2) y matorral crasicaule (1.7); los tipos de

vegetación con los menores valores fueron matorral desértico micrófilo (0.3), matorral desértico rosetófilo (0.2) y matorral submontano (0.2); en los campos agrícolas abandonados el cociente fue bajo (0.7) (Lara 2013).

Los nidos de *L. apiculatum* son más frecuentes en laderas, donde existe menor riesgo de inundación en la época de lluvias (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a). En Arizona, EE.UU. los nidos de *L. apiculatum* se localizaron frecuentemente en las laderas oeste, y sólo en esa posición fueron más abundantes que los de otras especies de hormigas (Chew & Chew 1980); en localidades del centro de México se localizaron en laderas sureste y este (Cuadriello 1980, Ramos-Elorduy *et al.* 1988a), y en Charcas, SLP en las suroeste (Cruz 2013).

Los hormigueros se localizan en sustratos geológicos diversos (del Toro *et al.* 2009). En el altiplano potosino, con un procedimiento semejante al descrito para la distribución de *L. apiculatum* en los tipos de vegetación se encontró que las tres litologías con los mayores cocientes fueron el conglomerado, riolita-toba-volcánica y lutita-arenisca con 9.4, 6.8 y 5.8, respectivamente, y los sustratos con los menores cocientes fueron la caliza, con 2.5 y el aluvial con 0.2. El mismo ejercicio se realizó para los tipos de suelo; así, el leptosol tuvo el mayor cociente (1.71), seguido del feozem (1.18) y regosol (1.17); los tres tipos de suelos con los menores valores fueron rendzina (0.87), yermosol (0.80) y xerosol (0.13). La relación de *L. apiculatum* por los climas semiáridos se muestra cuando los mayores cocientes (2.4, 2.3 y 1.2) correspondieron a climas seco templado, templado subhúmedo y semiseco templado, respectivamente (Lara 2013).

Nidos. Aunque algunos autores afirman que *L. apiculatum* es polidómica (del Toro *et al.* 2009, Hoey 2012), es decir, que una misma colonia tiene varios nidos dispersos, otros sólo han encontrado un sólo nido por colonia (Wheeler 1905, Cruz 2013, Lara 2013). Los nidos típicamente son subterráneos (Hoey *et al.* 2013), debajo de rocas o troncos muertos o al pie de plantas de *Yucca* spp. o *Agave* spp. (Wheeler 1905, Gregg 1963, Miller 2007, Cruz 2013, Lara 2013). En el oeste del municipio de Pinos, Zacatecas se estimó un promedio de 6.67 nidos/ha (Esparza *et al.* 2008). Por su parte, Cruz (2013), en agostaderos del municipio de Charcas, SLP registró en promedio 6.06 nidos/ha, con la mayor cantidad en terrenos moderadamente perturbados (11.9 nidos/ha) y con mayor perturbación (6.8 nidos/ha), pero en los muy perturbados fueron muy escasos (1.19 nidos/ha). Lara *et al.* (en arbitraje), en un mismo sitio de agostadero cercano a Charcas, SLP registraron 6.0 nidos/ha en condición favorable del agostadero, 2.0 nidos/ha en condición mediana y ninguno en la condición pobre. Cuadriello (1980) registró una distancia promedio entre nidos de 196.0 m (± 125.0 m). Sin embargo,

las estimaciones para Charcas, SLP de unos seis nidos por hectárea, arrojarían una distancia aproximada entre nidos de unos 40 a 50 m (Lara *et al.* en arbitraje).

El nido de *L. apiculatum* tiene una entrada de 1.5 a 5.0 cm de diámetro, rodeada con desechos, cadáveres de obreras, suelo y arena que se extrajo del mismo; de la entrada parten de tres a cinco sendas, cuya anchura estuvo en relación directa con la edad del nido; así, en la de ocho años se registraron hasta cuatro hileras de obreras (Cuadriello 1980, Ramos-Elorduy *et al.* 1988a, Miranda *et al.* 2011, Lara 2013). Los senderos de abastecimiento no estuvieron unidos transversalmente, a pesar de que en algunos puntos su separación fue de 15 a 20 m (Cuadriello 1980). A lo largo de los senderos se ubicaron sitios de reunión llamados “comederos” por los recolectores de escamoles; en las horas de mayor calor ahí se aglomeran, como si fuera la entrada del nido. Estos sitios de reunión estuvieron debajo de piedras, entre raíces o en huecos de tallos (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a). De la entrada al interior hay túneles de acceso a las cámaras situadas a una profundidad de entre 15 y 120 cm, aunque esto dependió del tipo de suelo (Wheeler 1905, Gregg 1963, Cuadriello 1980, Ramos-Elorduy & Levieux 1992, del Toro *et al.* 2009, Cruz 2013). Las dimensiones del nido registradas por Cuadriello (1980) fueron desde 20 hasta 100 cm de diámetro; la forma estuvo determinada por el tipo de terreno y la facilidad para excavar, por lo que puede ser esférico, ovoide, cilíndrico o irregular tendiendo a forma de estrella (Cuadriello 1980). Hoey *et al.* (2013) registraron varias cámaras conectadas por túneles y al menos tres o cuatro tuvieron trabécula. Según Cruz (2013), en Charcas SLP la temperatura y humedad relativa en el interior de los nidos variaron con las épocas del año, se registraron 22 °C y 93.1% en la época seca y cálida, 21 °C y 91.5% en la de lluvias, 19.5 °C y 80.6% al final de la misma, y 16.1 °C y 81.3% en la época seca y fría. La población de hormigas en los nidos osciló entre unos pocos cientos de obreras, hasta 82,500; se estima que nidos sin perturbación pueden contener hasta 117,000 individuos (Gregg 1963, Ramos-Elorduy & Levieux 1992). Sólo hay una reina por nido y está bien protegida, por lo general en una cámara remota (Cuadriello 1980).

Las obreras de *L. apiculatum* construyen la trabécula con saliva, partículas de arena, arcilla, cristales de mica, pequeñas ramitas y fibras vegetales (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a, Gulmahamad 1995). La trabécula es de apariencia esponjiforme, frágil, tiende a ser redonda, poliédrica, o irregular, es asimétrica y su malla es ancha, algo plana (Figura 2). Las trabéculas están adheridas a las paredes del nido (Cuadriello 1980, Gulmahamad 1995). Las proporciones de partículas del suelo que componen la trabécula son 50-70 % de arena, 10-35% de limo y 15-20%

de arcilla, tiene un pH de 5.84 y su contenido de materia orgánica es entre 26 y 31% (Lara, datos sin publicarse).

Se reconocen cuatro etapas en la vida del hormiguero: fundación, crecimiento, reproducción y desaparición (Lara 2013). La fundación inicia con el vuelo nupcial en la época seca y cálida, entre marzo y abril en el altiplano potosino (Lara 2013), o entre abril y junio en el estado de Hidalgo (Ramos-Elorduy *et al.* 1984a, 1984b). El vuelo ocurre al día siguiente de una lluvia fuerte (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b, Lara 2013), lo cual es poco frecuente en esa época, y hay años en que nunca aparece. El agua de lluvia debe infiltrarse hasta el nido. Se postula que la humedad facilita la remoción del suelo por las princesas fecundadas, para formar el nuevo nido. El día del vuelo suele ser soleado y cálido (26 °C), todo el proceso se efectúa entre las 10:00 y las 12:00 h y se puede prolongar una hora más (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b). Comienza con la salida de las obreras del nido, con movimientos agitados y nerviosos; en contraste, las princesas y machos salen tranquilamente; las obreras mordisquean las patas y alas de los reproductores para obligarlos a subir a los vegetales más cercanos (Figura 4) y continúan incitándolos hasta que las hormigas reproductoras empiezan a agitar las alas e inician el vuelo; el arranque del vuelo es en secuencia individual y continua, y paulatinamente el enjambre se integra (Cuadriello 1980, Ramos-Elorduy *et al.* 1984b). En el estado de Hidalgo se ha observado que las prince-

sas son las primeras en emprender el vuelo, seguidas por los machos; inician con vuelos verticales, zigzagueantes hacia arriba y abajo, aumentando gradualmente la altura hasta alcanzar los 12 o 15 m, altura en la que se unen, copulan y vuelan juntos; luego se inicia el descenso, en línea oblicua, hasta aterrizar, se separan y los machos perecen. El vuelo nupcial dura de 10 a 12 minutos y pueden alejarse en promedio 150 m desde el nido original (Ramos-Elorduy *et al.* 1984a, 1984b, Lara 2013).

Las princesas se aparean con varios machos (fecundación poliándrica) y almacenan de siete a 300 millones de espermatozoides en su espermateca (López & Ramón 2010, Kaspari 2003). Las reinas incipientes ya en el suelo se desprenden y comen sus alas con movimientos laterales de abdomen y de sus patas posteriores (Ramos-Elorduy *et al.* 1984a, 1984b), caminan y buscan un lugar para iniciar su nido (Lara 2013); cuando lo encuentran, debajo de una piedra o cerca de la base de algún arbusto, empiezan a excavar en el suelo humedecido (Ramos-Elorduy *et al.* 1984a, 1984b). Se estima que solamente sobreviven y logran formar un nido de 2 a 4% de las princesas que realizan el vuelo nupcial (Vergara 2005). La fundación de la colonia es por haplometorosis, sólo participa una reina por cada nido (Ramos-Elorduy *et al.* 1987); al inicio, la reina construye el nido con forma cónica, de ápice obtuso y base redonda y al quinto día ya mide de 3.5 a 4.5 cm de diámetro menor, 4.0 a 5.5 de diámetro mayor y 1.5 cm



Figura 4. Princesas a punto de iniciar el vuelo nupcial. Las obreras las incitan a subir a vegetales y luego a que emprendan el vuelo. Rancho Laguna Seca, Charcas, SLP.

de altura (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b). La ovoposición inicia dos días después del vuelo y para el quinto día ya hay de 400 a 600 huevos que la reina coloca en masa sobre el suelo, cerca de una de las paredes del cono, donde les procura cuidados; sólo a los primeros huevecillos los mueve con su mandíbula, los cambia de lugar, y los coloca debajo de ella, como si los incubara (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b).

Las dimensiones del nido aumentan con el incremento de la población de obreras y la primera generación surge después de 45-60 días (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b) con hormigas que son más pequeñas que el tamaño promedio, ya que la reina sólo pudo alimentarlas con la regurgitación de sus alas, patas y huevos que previamente ingirió (Oster & Wilson 1978). Las primeras obreras permanecen alrededor de la reina, con la cabeza dirigida hacia ella (Ramos-Elorduy *et al.* 1984a, 1984b) luego cavan un túnel desde la base de la cámara y hasta la superficie y comienzan con la provisión de alimentos y el transporte de materiales para construir la trabécula (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b). En pruebas de laboratorio, simulando los nidos con suelo, la humedad relativa ideal del nido fue de 40 a 50 %. Las reinas fecundadas produjeron de 10 a 60 huevecillos por día, de $629 \pm 20 \mu$ de longitud; algunos huevecillo fueron ingeridos por la reina (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b). En *L. apiculatum* también existen reinas vírgenes, esto es, princesas que no copularon, eliminan sus alas, cavan un nido y ponen huevos que inicialmente comen para sobrevivir; oviponen en menor cantidad huevos más pequeños ($587 \pm 20 \mu$), blanquecinos, que requieren de 11 a 23 días para ser larvas y 18 a 34 días para pasar de larvas a adultas (Ramos-Elorduy *et al.* 1984b).

La etapa de crecimiento del nido inicia cuando la segunda generación de obreras ha sido criada; desde ese momento la reina sólo se dedica a poner huevos y las obreras se encargan de construir los diferentes espacios y estructuras del nido, de alimentar a la reina y de transportar los huevos a la trabécula (Wilson 1971). Para ovipositar, la reina curva su abdomen hasta que con sus mandíbulas puede tomar el huevecillo, al que gira como para embeberlo de su saliva y luego lo coloca junto al resto (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a). En esta etapa, la población de obreras tiene un crecimiento exponencial, en dependencia de la disponibilidad de recursos y culmina cuando el hormiguero llega a su tamaño crítico (Wilson 1971).

En la etapa reproductora se producen y crían princesas y machos. La reina tiene control de la espermateca y puede poner huevos fecundados que resultarán princesas diploides, o huevos estériles que generarán machos haploides (Kaspari 2003). Hay más atención a las larvas que llegarán a convertirse en machos y alimentación especial a las que serán princesas (López & Ramón 2010, Kaspari

2003). Los machos y las princesas se pueden observar en el campo en junio y agosto mientras que las reinas se observan en julio y agosto debajo de piedras, estiércol de bovinos o troncos (López & Ramón 2010, Kaspari 2003).

La desaparición o muerte del nido depende de disturbios o fluctuaciones ambientales extremas y de los recursos alimentarios disponibles. Ramos-Elorduy *et al.* (1984b) registraron en laboratorio la longevidad de cada una de las castas reproductoras y la fundación de colonias de *L. apiculatum*; en esas condiciones los machos vivieron de 15 a 37 días, las princesas de 19 a 268 días y las reinas de 17 a 316 días. En condiciones naturales, en el altiplano potosino se estima que la longevidad de los machos y princesas es de hasta 90 días, debido a que se observaron desde finales de febrero hasta mayo, cuando normalmente ocurren los vuelos nupciales (Lara 2013, observaciones no publicadas).

Alimentación. Las obreras de *L. apiculatum* son omnívoras, cazan anélidos, crustáceos, insectos, moluscos, consumen carroña incluso de vertebrados, recolectan semillas, polen, néctar y crían hemípteros succionadores de savia. La presencia de obreras en el follaje de *Yucca* y *Opuntia* se debe a que se alimentan de nectarios extraflorales. De los hemípteros se alimentan por trofobiosis, ya que toman las excreciones de ligamaza o ambrosía, que es un líquido dulce que emiten estos insectos (Shapley 1920, Cuadriello 1980, Ramos-Elorduy *et al.* 1988a, Hölldobler & Wilson 1994, Delabie *et al.* 2003, Velasco *et al.* 2007, Hoey *et al.* 2013, Lara 2013).

La trofobiosis es una relación mutualista en la cual a cambio de ligamaza las obreras de *L. apiculatum* protegen a los hemípteros de depredadores y parasitoides (Way 1963), además les procuran espacios sobre las plantas que son del agrado de los succionadores (Delfino & Buffa 2000, Delabie 2001). En algunos casos los hemípteros son impregnados con el olor especial de la colonia de hormigas (Kaspari 2003). En las áreas foliares pobladas de hemípteros dos o tres obreras están de guardia las 24 h, realizan patrullajes, verifican el estado de los insectos, mueven el cuerpo y la cabeza en todas direcciones y reconocen el aire con sus antenas extendidas al máximo (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a), exponiendo sus sensilas (López & Ramón 2010). En Tlaxcala se observó que las guardias cubren con hojas de *Juniperus* las colonias de *Dysmicoccus brevipes* (Velasco *et al.* 2007).

Los hemípteros tienen un estilete bucal, el cual insertan en la planta y les permite alimentarse de la savia que succionan; luego, las hormigas estimulan la secreción anal de ligamaza por medio de toques con sus antenas y otros contactos físicos, o sólo recogen el líquido excretado por los hemípteros (Delfino & Buffa 2000, Delabie 2001); en caso de que la ligamaza esté seca, la licúan con

saliva (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a). Estos hemípteros pueden ser áfidos (*Anoecia cornicola* Walsh, *Aphis helianthi* Gillete & Palmer, *A. lugentis* Williams, T.A., *A. solitaria* Baker, *Aphis* sp. y *Cinara* spp.), escamas cóccidas (*Saissetia oleae* Cockerell & Parrott y *Saissetia* spp.), escamas pseudocóccidas (*Dysmicoccus brevipes* Cockerell y *Dysmicoccus* sp.) o escamas dactilópidas (*Crassiococcus* spp. y *Eriococcus* sp.) (Van Pelt 1971, Velasco *et al.* 2007, Hoey *et al.* 2013). De este grupo, *Cinara* spp., *D. brevipes* y *S. oleae* fueron los más relacionados con la alimentación de *L. apiculatum*; las colonias de estos hemípteros estuvieron activas durante todas las estaciones del año (Velasco *et al.* 2007). En el altiplano potosino, las hormigas crían *Dysmicoccus brevipes* sobre la superficie foliar de *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck subsp. *crassispina* (Trel.) Gentry (Figura 5) (Lara 2013). Según Van Pelt (1971), *L. apiculatum* también tiene relaciones trofobióticas con otros hemípteros, como membrásidos (*Vanduzea segmentata* Fowlwe), e incluso con otras hormigas (*Pogonomyrmex barbatus* Smith, *Camponotus sayi* Emery y *Solenopsis xyloni* McCook). Por lo general, el nido se localiza debajo de un maguey con hemípteros, o puede haber magueyes infestados en un radio de 20 a 500 m (Cuadriello 1980).

Las obreras de *L. apiculatum* están activas las 24 h del día, aunque la procuración de alimento sucede sólo durante las horas diurnas (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a), prin-

cialmente de marzo a septiembre (Mackay & Mackay 2002); el abastecimiento lo inician a las 7:00 h, disminuye entre las 12:00 y 15:00 h, luego continúa hasta alcanzar un pico de actividad a las 17:00 h y terminan a las 19:00 h (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a; Kaspari 2003); cuando al mediodía disminuye su actividad, se refugian debajo de rocas (Ramos-Elorduy & Levieux 1992). *Liometopum apiculatum* es termófila (Kaspari 2003); está normalmente activa a temperaturas en el exterior del nido de entre 8 °C y 38.5 °C (Shapley 1920, Hurlbert *et al.* 2008). Sus máximas velocidades al caminar, las alcanzan a temperaturas ambientales mayores que 15 °C (Shapley 1920); sin embargo, también presentan cierta actividad a temperaturas cercanas a 0 °C (Lara 2013) o a pocos metros de bancos de nieve (Shapley 1920). Su sensibilidad a temperaturas altas se puede deber a que al acelerar su andar de 1.0 a 6.8 cm/s, su temperatura corporal se incrementa de 14.8 a 38.0 °C (Shapley 1920).

Se estima que para la procuración de alimento las hormigas exploran un promedio de 361.5 m² (± 242.1), aunque usan más intensamente el 30% de esa área (Cuadriello 1980, Ramos-Elorduy & Levieux 1992). El mayor desplazamiento para abastecimiento de las hormigas fue un radio de 100 m (Cuadriello 1980). La distribución espacial de *L. apiculatum* parece estar fuertemente correlacionada con la ubicación de los arbustos y los árboles infestados por hemípteros (Ramos-Elorduy & Levieux



Figura 5. Obreras de *Liometopum apiculatum* criando escamas de *Dysmicoccus brevipes* sobre hojas de *Agave salmiana* subsp. *crassispina*.

1992). En efecto, Cruz (2013) encontró que la densidad de *Agave salmiana* subsp. *crassispina* fue mayor (1298 magueyes/ha) en los sitios con nidos de *L. apiculatum* que en sitios sin nidos (433 magueyes/ha), y el 61 % de los magueyes en el área con hormigas tenían colonias de hemípteros. La mayor actividad de las hormigas fue de marzo a septiembre, y en la época fría del año las hormigas pueden hibernar (Mackay & Mackay 2002, Ramos-Elorduy & Levieux 1992, Kaspari 2003).

Interacciones con depredadores y vegetales. Los mirmecófagos de *L. apiculatum* son la víbora *Toluca lineata* Kennicott, la cual se alimenta de larvas (Cuadriello 1980), los escarabajos estafilínidos *Dinardilla liometopi* Wasmann, *D. mexicana* Mann y *Sceptobius dispar* Sharp y los grillos del género *Myrmecophila* spp. (Danoff 2002, del Toro *et al.* 2009). El escarabajo *D. liometopi* depreda huevos, larvas y roba ligamaza al interponerse entre obreras y larvas al momento de la trofalaxis. Cuando las hormigas detectan a este intruso, emiten un olor fuerte a ácido fórmico y atacan agresivamente en grupo; como *L. apiculatum* carece de aguijón, no puede inyectar ácido fórmico, pero al aferrarse al enemigo con sus mandíbulas, le unta este veneno y liberan sustancias con olor fuerte a coco podrido o a ácido butírico (del Toro *et al.* 2009, Hoey *et al.* 2013); el escarabajo se defiende levantando el abdomen y expeliendo un líquido que tranquiliza a las hormigas (Hölldobler & Wilson 1990). Por su parte, *S. dispar* tiende a evitar el contacto directo con las hormigas hospedantes (Danoff 2002); respecto a los grillos *Myrmecophila* spp., dentro de cada nido de *L. apiculatum* existe al menos uno de ellos, el cual se alimenta de regurgitaciones de las hormigas; estos grillos adoptan el color y el olor y de las hormigas y con ello se mimetizan (Dettner 1997). El ácaro rojo *Trombidium holosericeum* L. suele verse en los caminos próximos al nido, en la entrada y adentro del nido (Ramos-Elorduy *et al.* 1988a, Lara 2013); casi siempre hay uno o más de estos ácaros, alimentándose con huevos y pupas (Lara 2013); por su parte Cuadriello (1980) postuló que las hormigas no atacan al ácaro por su color rojo intenso, relacionado con posible mal sabor o presencia de sustancias tóxicas.

En el altiplano potosino *L. apiculatum* suele construir sus nidos debajo de plantas de maguey (*Agave salmiana* subsp. *crassispina*), izote (*Yucca filifera* Chabaud), biznaga roja (*Ferocactus pilosus* (Gal.) Werderm.), clavellina (*Cylindropuntia tunicata* (Lehm.) Link & Otto y táscate (*Juniperus monosperma* (Engelm.) Sarg.) (Lara 2013); pero para el estado de Hidalgo es frecuente encontrar los nidos abajo de *Agave lechuguilla* Torr., *Juniperus* spp., *Myrtillocactus geometrizans* (Mart.) DC., *Quercus* spp., *Senecio praecox* DC., *Schinus molle* L., *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. y *Yucca filifera* (Cuadriello 1980). En tanto que

para alimento o cría de hemípteros, en el altiplano de San Luis Potosí, esta hormiga se vincula con el maguey mezcalero (*Agave salmiana* subsp. *crassispina*), *Bouteloua* spp., *Berberis trifoliolata* Moric, *Dalea bicolor* Humb & Bonpl., *Opuntia* spp., biznaga roja (*Ferocactus pilosus*), táscate (*Juniperus monosperma*) y la cactácea *Ariocarpus* sp. (Lara 2013). En Tlaxcala las especies hospedantes de hemípteros que patrullan las obreras de *L. apiculatum*, fueron: *Agave* sp., *Baccharis conferta* Kunth, *Castilleja tenuiflora* Benth., *Juniperus deppeana* Steud., *Loeselia mexicana* (Lam.) Brand., *Phoradendron minutifolium* Trel., *Pinus rudis* Endl., *Schizachyrium sanguineum* (Resyz.) Alston, *Senecio salignus* DC., *Stevia salicifolia* Cav., *Stevia subpubescens* Lag. y *Stipa ichu* (Ruiz & Pav.) Kunth (Velasco *et al.* 2007). En el suroeste de Estados Unidos se ha asociado con *Agave chisosensis* C.H. Mull. y *Yucca* spp. (Hoey 2012). Miller (2007) registró la relación mutualista entre *L. apiculatum* y el cardenche *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) DC.; las hormigas los protegen de insectos herbívoros y larvas depredadoras de semillas, y en su beneficio recogen los néctares extraflorales producidos por la planta.

Aprovechamiento. La recolecta de insectos se considera un vestigio del estilo de la vida cazador-recolector (Defoliart 1995). En México se tienen registradas 549 especies de insectos comestibles (Ramos-Elorduy 2009). En el caso de los escamoles, es posible que su aprovechamiento se haya iniciado en la época pre-agrícola, costumbre que ha perdurado hasta la actualidad. Su importancia en la cultura náhuatl se refleja en la existencia de cánticos y danzas dedicados a estos insectos (Ramos-Elorduy *et al.* 1998a). Los escamoles son aprovechados como alimento en Chihuahua, Durango, Michoacán, Colima, Hidalgo, Estado de México, Distrito Federal y Puebla (Cuadriello 1980, Ramos-Elorduy *et al.* 1998a, 1998b, 2006, 2007).

Los recolectores de escamoles trabajan en la época seca del año, desde finales de febrero, hasta las primeras semanas de mayo o hasta las primeras lluvias de verano (Miranda *et al.* 2001, Ramos-Elorduy 2006). Un indicador usado por los recolectores es la dimensión del abdomen de las obreras, pues la mayor parte del año lucen un abdomen abultado que empieza a disminuir entre marzo y abril. Se postula que esa reducción es debida a que las obreras entonces están alimentando a las larvas de las castas reproductoras (Cuadrillo 1980). Los recolectores tienen nidos permanentes ya identificados, pero al andar realizando sus labores a través del año, se afanan en localizar nidos nuevos (Miranda *et al.* 2001). Llegada la época de recolecta, se dirigen primero a ellos; luego proceden a la búsqueda de más nidos para lo cual siguen los caminos de las obreras y generalmente en el cruce de cuatro o cinco de ellos está el nido; los caminos son difíciles de

localizar, pues parte de ellos son subterráneos, o al menos están cubiertos por la hojarasca y el herbazal, y en los terrenos pedregosos las hormigas utilizan grietas entre las rocas. Aprender a localizar los nidos se hereda de padres a hijos. La extracción de escamoles suele hacerse en horas de la mañana (Cuadriello 1980). Cuando se localiza la entrada del nido se procede a remover el suelo con la ayuda de una pala, hasta encontrar el túnel; luego, el recolector continúa retirando suelo, pero ahora directamente con las manos, para evitar destruir el nido (Miranda *et al.* 2001). En el proceso, cientos de hormigas atacan el cuerpo del recolector, lo muerden y le untan ácido fórmico, levantan el abdomen en un ángulo de 90° y agitan violentamente las antenas (Cuadriello 1980); el propio recolector o un asistente, ayudado con ramas de *Schinus molle*, barre cuidadosamente las hormigas de su cuerpo, sin dañarlas. Se extrae la trabécula, que coloquialmente se le llama huacal (Miranda *et al.* 2011) y se sacude cuidadosamente para separar las pupas (Miranda *et al.* 2001). Debido a que la trabécula es frágil, se destruye fácilmente durante la manipulación (Gulmahamad 1995). Los escamoles se colocan en un recipiente o en una penca de maguey. Antes de tapar el nido, se introducen en la cámara restos secos de pencas de nopal o de maguey, pasto seco o hierba fresca, para acelerar la formación de la siguiente trabécula, y finalmente el nido se cubre con piedras y tierra. Las hormigas reconstruyen nuevamente el nido, el cual puede ser aprovechado dos o tres veces durante la misma temporada o hasta el año siguiente (Miranda *et al.* 2001). Un nido bien manejado puede aprovecharse durante 40 años, pero lo más común es de cuatro a 12 años (Ramos-Elorduy & Léveux 1992). La recolecta anual de escamoles de un nido con unas 65,000 a 85,000 obreras de *L. apiculatum* es de unos 3.0 a 3.6 kg (Ramos-Elorduy & Léveux 1992). Los escamoles recolectados se limpian, lavan y posteriormente se consumen; se venden frescos o se almacenan en frío (Miranda *et al.* 2001).

A partir de base seca, los tejidos de los escamoles tienen 67 % de proteína, 12.08 % de extracto etéreo, 5.05 % de sales minerales, y 0.99 % de fibra cruda (Ramos-Elorduy *et al.* 1988b); 100 g de proteína en base seca de escamoles contienen 8.9 g de leucina, 6.8 g de tirosina, 6.0 g de lisina, 4.8 g de valina, 4.4 g de isoleucina, 3.5 g de fenilalanina, 3.5 g de treonina, 2.9 g de histidina, 1.8 g de metionina y 0.62 de triptófano (Ladrón de Guevara *et al.* 1995).

En cuanto al aporte de minerales y vitaminas, 100 g de materia seca de escamoles contienen 0.075 g de sodio, 0.076 g de potasio, 0.080 g de calcio, 0.032 g de zinc, 0.018 g de hierro y 0.968 g de magnesio, además de vitaminas A (2.93 U.I.), C (36.14 mg), tiamina (0.15 mg), riboflavina (0.34 mg) y niacina (0.67) (Ramos-Elorduy

et al. 1998b, Ramos-Elorduy & Pino 2001). En síntesis, en los escamoles el contenido de aminoácidos esenciales es más alto que el del pescado, el pollo, el huevo o la carne de res, y supera el nivel de requerimientos establecidos por la FAO (Ramos-Elorduy *et al.* 2007); por ello, los escamoles se ubican entre las tres primeras especies mexicanas de insectos más nutritivas, con una calificación de 80 (Ramos-Elorduy *et al.* 1984a), sólo por abajo del picudo del maguey, el coleóptero *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhaal (81) y el homóptero *Metcalfiella monograma* Germar (96 de calificación).

Amenazas y conservación. Los escamoles son muy demandados en el mercado nacional e internacional; en 1988 una lata con 30 g de escamoles valía \$ 50.00 dólares en Canadá (Defoliart 1999) y en el 2006 el precio de 1 kg de escamoles frescos en México era de \$ 200.00 dólares (Ramos-Elorduy *et al.* 2006, Ramos-Elorduy 2006). Según Ramos-Elorduy (2006) en 1983, en el estado de Hidalgo, intermediarios de una empresa empacadora japonesa ofrecieron \$ 5,000.00 pesos por kilogramo de escamoles, esto es, diez veces más que el precio pagado por los intermediarios locales. Estos casos ejemplifican la gran presión que se puede ejercer sobre el recurso, que induce a que personas con falta de pericia, recolecten sin considerar los cuidados mínimos para la extracción y cerramiento del nido (Ramos-Elorduy *et al.* 2006, Ramos-Elorduy 2006). Otra variante sobre la presión del recurso es lo sucedido desde 2003 en el altiplano potosino. En esta región, la recolección de escamoles comenzó a practicarse principalmente en el municipio de Charcas, inducida por los comerciantes de ganado procedentes de los estados de Hidalgo y México; estos comerciantes poco se interesaron en explicar la forma tradicional de aprovechamiento conservador practicada en sus regiones de origen, y por ello hay indicios de pérdida prematura de hormigueros, y posiblemente la repoblación también se ha reducido (Esparza *et al.* 2008, Cruz 2013, Lara 2013). El problema es que en estas áreas nuevas se carece de tradición y capacitación de recolectores, poniendo en riesgo el recurso (Lara 2013). También hubo indicios de que en Colorado, Nuevo México y Texas, EE. UU. se estaban obteniendo escamoles (Ramos-Elorduy 2006); si eso es cierto, probablemente los recolectores sean mexicanos que viven allí. Además, en la actualidad se carece de una normativa oficial para el aprovechamiento conservador de los escamoles.

DISCUSIÓN

El interés por conocer y registrar aspectos sobre la biología de la hormiga de escamoles se ha ampliado recientemente. Así, entre 2012 y 2013 se publicaron tres tesis

de maestría sobre el tema (Hoey 2012, Cruz 2013, Lara 2013). La mayor parte de la literatura trata aspectos sobre la biología de la especie, pero algunos autores (Gulmahamad 1995, Hoey 2012, Hoey *et al.* 2013) tienen mayor interés en su control como plaga, en especial los congéneres de *Liometopum* que invaden casas-habitación en áreas rurales.

Liometopum apiculatum depende de su entorno para su establecimiento, subsistencia y persistencia; es decir, del sistema complejo del que forma parte debe obtener desde alimento y estructuras de descanso y sombra, hasta protección para ellas, su nido y sus criaderos de hemípteros (Hölldobler & Wilson 1994, 2008). La presencia y abundancia de *L. apiculatum* tiende a asociarse con ciertas combinaciones de factores ambientales, como vegetación, suelo, clima y perturbación antrópica. La delimitación de dichas zonas constituye un punto de partida para la conformación de planes para su aprovechamiento racional. Sin embargo, es necesaria la capacitación previa para los recolectores inexpertos y la preparación de un manual detallado de buenas prácticas de aprovechamiento, ya que la falta de tradición al respecto en zonas como el altiplano potosino y previsiblemente en estados más norteños en el futuro cercano, puede provocar daños severos o irreversibles a los hormigueros y comprometer la repoblación por la extracción excesiva, en vez de generar beneficios económicos para la población de forma persistente. Es urgente evaluar la pertinencia de las prácticas cuidadosas de aprovechamiento que aseguren la persistencia del recurso, o si a pesar de ellas se está mermando lentamente la abundancia del recurso.

La estructura de la vegetación y el estado de la superficie del suelo también tienen un impacto sobre las poblaciones de este insecto; así, a mayor cobertura vegetal habrá mayor disponibilidad de recursos alimentarios y generación de mantillo sobre el suelo, con lo cual también se crea un microclima que impide que las hormigas mueran de insolación al realizar sus actividades diurnas, especialmente en un ambiente semiárido donde las temperaturas son extremas y las hormigas dependen de zonas de sombra o descanso para evitar la muerte al buscar alimento fuera del nido (Sayer 2006, Torres & Vásquez 2004, Vasconcelos & Laurance 2005, Lara 2013).

La impericia, abuso e irresponsabilidad al aprovechar los escamoles puede resultar claramente en consecuencias fatales para los hormigueros y para su repoblación, pero este es un problema extendido en los recursos de uso común con fines individuales, pues tal como lo señala Aguirre (1982), la principal razón del deterioro de las zonas áridas son los mismos usuarios y sus prácticas inadecuadas de aprovechamiento que impactan de forma directa en el recurso y en el ambiente.

Ahora se sabe que la calidad del sitio y su condición influyen en la cantidad de hormigueros por hectárea, pero es importante conocer también la relación de esta calidad con la edad del nido es decir, con su persistencia. Igualmente importante es conocer con mayor precisión la relación de la lluvia con el vuelo nupcial, pues es posible que en años con sequía no se funden nuevas colonias.

Es aún insuficiente el conocimiento sobre la influencia de los materiales vegetales que los recolectores introducen en los nidos abiertos, para que las hormigas restauren la trabécula. Se requeriría montar experimentos con varios materiales vegetales que se usan de forma tradicional, e incluso con trabéculas artificiales, para evaluar la mejor opción para aumentar la cosecha de escamoles.

El fin de un hormiguero casi siempre ocurre cuando la reina muere o deja de producir obreras (Kaspari 2003). En *L. apiculatum* aún falta conocer si la reina fundadora puede ser remplazada por otra reina joven que se incorpore al nido, como sucede en algunos casos descritos por Tschinkel & Howard (1978) para otras especies de hormigas.

CONCLUSIONES

Liometopum apiculatum es una de las tres especies del género que habitan en el sur de América del Norte. Las cuatro castas de la especie son obreras, princesas, machos y reinas. Existen poblaciones de la especie en 19 estados de la república mexicana. Las poblaciones de la hormiga de escamoles se incrementan en altitudes medias de 1872 m en el suroeste de Estados Unidos, 2020 en el centro-norte de México y 2370 en el centro del mismo país. Los hábitats más frecuentes de *Liometopum apiculatum* son bosque de pino-piñonero, de encinos y chaparral, sobre conglomerados, con leptosol y clima seco templados y templado subhúmedo, con presencia de especies de *Agave* y *Yucca*. Los sitios favorables con la mejor condición tienen una mayor densidad de nidos, pero se desconoce si la condición del sitio influye en la cantidad de hormigas por nido, así como en la duración de la vida del nido. La trabécula se construye con una mayor proporción de arena que de arcilla, de ahí su fragilidad. Se desconocen las características y la calidad de los escamoles producidos por las hormigas vírgenes. Las áreas medias necesarias para mantener un nido bien desarrollado son de entre 1600 y 2500 m² en el altiplano potosino. Se desconoce la magnitud del daño que causan los depredadores de *L. apiculatum* y si eventualmente puedan convertirse en plagas y diezmar las poblaciones de estas hormigas. Se desconoce la relación entre la calidad del sitio y la cantidad de lluvia con la cosecha de escamoles. La presión alta de su demanda pone en riesgo a las poblaciones de hormi-

gas de escamoles. La impericia, abuso e irresponsabilidad al aprovechar los escamoles puede resultar claramente en consecuencias fatales para los hormigueros y para su repoblación. Se carece de una normativa oficial para el aprovechamiento conservacionista de los escamoles.

AGRADECIMIENTOS. Ese trabajo fue financiado por la Fundación Produce San Luis Potosí, AC. La primera autora tuvo una beca CONACYT (368440), para realizar sus estudios de maestría.

LITERATURA CITADA

- Aguilera, C.** 1985. *Flora y fauna mexicana, mitología y tradiciones*. Everest Mexicana. México. 204 pp.
- Aguirre R., J. R.** 1982. *Sobre los problemas de las comunidades rurales del altiplano potosino-zacatecano*. Documento de Trabajo. Núm. 7. Centro Regional para Estudios de Zonas Áridas y Semiáridas, Colegio de Postgraduados. Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí. México. 5 p.
- Alatorre B., C. E. & Vásquez B., M.** 2010. Lista comentada de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del norte de México. *Dugesiana*, 17: 9-36.
- Chew, A. E. & Chew, R. M.** 1980. Body size as a determinant of small-scale distribution of ants in evergreen woodland, southwestern Arizona. *Sociaux*, 7: 189-202.
- CONABIO.** 2008. Himenópteros. In: S. Ocegueda & J. Llorente (Coords.). *Catálogo taxonómico de especies de México. Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México. CD 1.
- Cruz L., J. D.** 2013. Variables del hábitat de la hormiga escamolera (*Liometopum apiculatum*) en el municipio de Charcas, San Luis Potosí, México. Tesis de maestría. Colegio de Posgraduados. Montecillo, México. 46 pp.
- Cuadriello A., J. I.** 1980. Consideraciones biológicas y económicas acerca de los escamoles (Hymenoptera: Formicidae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 106 p.
- Danoff B., J. A.** 2002. Evolutionary liability and phylogenetic utility of behavior in a group of ant-guest Staphylinidae beetles. *Annals of Entomological Society of America*, 95: 143-155.
- Defoliart, G. R.** 1995. Edible insects as minilivestock. *Biodiversity and Conservation*, 4: 306-321.
- Del Toro, I., Pacheco, J. A. & Mackay, W. P.** 2009. Revision of the ant genus *Liometopum* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 53: 296-369.
- Delabie, J. H. C.** 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology*, 30: 501-516.
- Delabie, J. H. C., Ospina, M. & Zabala, G.** 2003. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. Pp. 167-180. In: F. Fernández (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Delfino, M. A. & Buffa, L. M.** 2000. Algunas interacciones planta-áfido-hormiga en Córdoba (Argentina). *Zoologica Baetica*, 11: 3-15.
- Desutter G., L.** 1997. First record of ant-loving crickets (Orthoptera: Myrmecophilidae: Myrmecophilinae) in New Caledonia. *Australian Journal of Entomology*, 36: 159-163.
- Esparza, F. G., Macías R., F. J., Martínez S., M., Jiménez G., M. A. & Méndez G., S. J.** 2008. Insectos comestibles asociados a las magueyerías en el ejido Tolosa, Pinos, Zacatecas, México. *Agrociencia*, 42: 243-252.
- Gregg, R. E.** 1963. *The ants of Colorado, with reference to their ecology, taxonomy, and geographic distribution*. University of Colorado. Denver, Colorado. 792 pp.
- Gulmahamad, H.** 1995. The genus *Liometopum* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in California, with notes on nest architecture and structural importance. *The Pan-Pacific Entomologist*, 71: 82-86.
- Guzmán-Mendoza, R., Zavala-Hurtado, J. A., Castaño-Meneses, G. & León-Cortés, J. L.** 2014. Comparación de la mirmecofauna en un gradiente de reforestación en bosques templados del centro occidente de México. *Maderas y Bosques*, 20: 71-83.
- Hernández C. L., Victoria T., M. & Sinclair C., D.** 2010. *Diccionario hñāñu (otomí) del Valle del Mezquital, estado de Hidalgo*. 2ª Ed. Electrónica. Instituto Lingüístico de Verano. México, D.F. <http://www.sil.org/mexico/otopame/mezquital/S045a-DicOtomimezq-ote.htm> (Consultado en julio de 2012).
- Heterick, B. E. & Shattuck, S.** 2011. Revision of the genus *Iridomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxia*, 2845: 1-174.
- Hoey, C.** 2012. Food preference, survivorship, and intraspecific interactions of velvety tree ants. Master thesis. University of California, Riverside, CA. USA. 136 p.
- Hoey, C., Rust, R. M. K. & Klotz, J. H.** 2013. A review of the biology, ecology and behavior of velvety tree ants of North America. *Sociobiology*, 60: 1-10.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O.** 1990. *The ants*. Belknap. Cambridge. USA. 732 pp.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O.** 1994. *Journey to the ants: A story of scientific exploration*. Belknap. Cambridge, MA. 228 pp.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O.** 2008. *The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies*. Norton. New York. 522 pp.
- Hurlbert, H. A., Ballantyne, F. & Powell, S.** 2008. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology*, 33: 144-154.
- Islas, E. L.** 1961. *Diccionario rural de México*. Comaval. México. 281 pp.
- Kaspari, M.** 2003. Introducción a la ecología de las hormigas. Pp. 97-112. In: F. Fernández (Ed.). *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Ladrón de Guevara, O., Padilla, P., García, L., Pino, J. M. & Ramos-Elorduy, J.** 1995. Amino acid determination in some edible Mexican insects. *Amino Acids*, 9: 161-173.
- Lara J., P., Castillo L., P., de M. Tristán P., F., Rendón H., J. A. & Aguirre R., J. R.** (en arbitraje). Effect of the condition on ant species in three different range sites in the municipality of Charcas, San Luis Potosí, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*.
- Lara J., P.** 2013. Etnobiología de escamoles (*Liometopum apiculatum*) en el altiplano potosino. Tesis de maestría. Programa Multidisciplinario de Posgrado en Ciencias Ambientales. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, SLP, Méx. 103 p.
- Lobry de B., L. A. & Conacher, A. J.** 1990. The role of termites and ants in soil modification: a review. *Australian Journal of Soil Research*, 28: 55- 93.
- López R., G. O. & Ramón, F.** 2010. El mundo feliz de las hormigas. *Tip*, 13: 35-48.

- Mackay, W. & Mackay, E.** 2002. *The ants of New Mexico (Hymenoptera: Formicidae)*. Edwin Mellen Press. Lewinston, NY. 400 pp.
- Mayr, G.** 1870. Neue Formiciden. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 20: 960-961.
- Miller, T. E. X.** 2007. Does having multiple partners weaken the benefits of facultative mutualism? A test with cacti and cactus-tending ants. *Oikos*, 116: 500-512.
- Miranda R., G., Quintero S., B., Ramos R., B. & Olguín-Arredondo, H. A.** 2011. La recolección de insectos con fines alimenticios en la zona turística de Otumba y Teotihuacán, Estado de México. *Pasos*, 9: 81-100.
- Molina, Fr. A. de.** 1992. *Vocabulario en lengua castellana y mexicana*. Porrúa. México, DF. 162 pp.
- Oster, F. G. & Wilson, E. O.** 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University. New Jersey. 372 pp.
- Pino M., J. M., Ramos-Elorduy, J. & Costa N., E. M.** 2006. Los insectos comestibles comercializados en los mercados de Cuautitlán de Romero Rubio, Estado de México, México. *Sitientibus Série Ciencias Biológicas*, 6: 58-64.
- Ramos-Elorduy, J.** 2006. Threatened edible insects in Hidalgo, Mexico and some measures to preserve them. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 2: 1-10.
- Ramos-Elorduy, J.** 2009. Anthro-entomophagy: Cultures, evolution and sustainability. *Entomological Research*, 39: 271-288.
- Ramos-Elorduy, J., Pino M., J. M., Márquez M., C., Rincón V., F., Alvarado P., M., Escamilla P., E. & Bourges R., H.** 1984a. Protein content of some edible insects in Mexico. *Journal of Ethnobiology*, 4: 61-72.
- Ramos-Elorduy, J., Délage D., B., Cuadriello A., J. I., Galindo M., N. & Pino M., J.** 1984b. Ciclo de vida y fundación de las sociedades de *Liometopum apiculatum* M. (Hymenoptera, Formicidae). *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Ser. Zoología*, 54: 161-176.
- Ramos-Elorduy, J., Flores, P. M. J., Pérez, R. A., Cuevas, G. L., Sandoval, C. S., Garduño, C. E., Portillo, I., Delage-Darchen, T. & Delage-Darchen, B.** 1987. Colony structure of *Liometopum apiculatum* M. and *Liometopum occidentale* var. *luctuosum* W. pp. 671-673 In: J. Eder & H. Rembold (Eds.), *Chemistry and biology of social insects*. Springer, New York.
- Ramos-Elorduy, J., Delage-Darchen, B., Galindo M., N. E. & Pino M., J. M.** 1988a. Observaciones bioecológicas de *L. apiculatum* M. y *L. occidentale* var. *luctuosum* W. (Hymenoptera-Formicidae). *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Ser. Zoología*, 58: 341-354.
- Ramos-Elorduy, J., Pino M., J. M. & Romero S., L. A.** 1988b. Determinación del valor nutritivo de algunas especies de insectos comestibles del estado de Puebla. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Ser. Zoología*, 58: 355-372.
- Ramos-Elorduy, J. & Pino M., J. M.** 1989. *Los insectos comestibles en el México antiguo*. Diana. México. 60 pp.
- Ramos-Elorduy, J. & Levieux, J.** 1992. *Liometopum apiculatum* Mayr and *L. occidentale* Wheeler foraging areas studied with radioisotopes markers (Hymenoptera, Formicidae - Dolichoderinae). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 117: 21-30.
- Ramos-Elorduy, J., Pino M., J. M. & Cuevas C., S.** 1998a. Insectos comestibles del Estado de México y determinación de su valor nutritivo. *Anales del Instituto de Biología. UNAM Ser. Zoología*, 69: 65-104.
- Ramos-Elorduy, J., Muñoz, J. & Pino M., J. M.** 1998b. Determinación de minerales en algunos insectos comestibles de México. *Journal of the Mexican Chemical Society*, 42: 18-33.
- Ramos-Elorduy, J. & Pino M., J. M.** 2001. Contenido de vitaminas de algunos insectos comestibles de México. *Journal of the Mexican Chemical Society*, 45: 66-76.
- Ramos-Elorduy, J., Pino M., J. M. & Conconi, M.** 2006. Ausencia de una reglamentación y normalización de la explotación y comercialización de insectos comestibles en México. *Folia Entomologica Mexicana*, 45: 291-318.
- Ramos-Elorduy, J., Cota M., E. M., Pino M., J. M., Cuevas C., M. del S., García F., J. & Zetina, D. H.** 2007. Conocimiento de la entomofauna en el poblado La Purísima Palmar de Bravo, Estado de Puebla, México. *Biotemas*, 20: 121-139.
- Robelo, A. C.** 1912. *Diccionario de aztequismos*. Museo Nacional de Arqueología, Historia y Etnología. México. 384 pp.
- Rojas F., P.** 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana Número Especial*, 1: 189-238.
- Ruiz, C. E., Kasparyan, D. R., Coronado B., J. M. A., Myartseva, S. N., Trjapitzin, V. A., Hernández A., S. G. & García J., J.** 2010. Himenópteros de la Reserva "El Cielo", Tamaulipas, México. *Dugesiana*, 17: 53-71.
- Sahagún, Fr. B. de.** 1985. *Historia general de las cosas de Nueva España*. 6ª Ed. Porrúa, México. 1093 pp.
- Santamaría, F. J.** 1992. *Diccionario de mejicanismos*. 5ª. ed. Porrúa. México. 1207 pp.
- Santos, F. D., Sánchez S., S., Fuentes J., A. & Costa N., E. M.** 2006. Etnoentomología en el municipio de San Antonio Cuaxomulco, Tlaxcala, México: un estudio de caso sobre los diferentes usos que se le dan a los "insectos". *Sitientibus Serie Ciencias Biológicas*, 6: 72-79.
- Sayer, E. J.** 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 81: 1-31.
- Shapley, H.** 1920. Thermokinetics of *Liometopum apiculatum* Mayr. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 6: 204-211.
- Torres, C. H. & Vásquez A., R.** 2004. A field experiment in the influence of load transportation and match distance on the locomotion velocity of *Dorymyrmex goetschi* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 51: 265-270.
- Tschinkel, W. R. & Howard, D. F.** 1978. Queen replacement in orphaned colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3: 297-310.
- Van Pelt, A.** 1971. Trophobiosis and feeding habits of *Liometopum apiculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in the Chisos Mountains, Texas. *Annals of the Entomological Society of America*, 64: 1186-1186.
- Vasconcelos, H. L. & Laurence, W. F.** 2005. Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecologia*, 144: 456-462.
- Vásquez, B. M.** 2011. Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. *Dugesiana*, 18: 95-133.
- Velasco, C., Corona V., M. C. & Peña M., R.** 2007. *Liometopum apiculatum* (Formicidae: Dolichoderinae) y su relación trofobiótica con hemiptera sternorrhyncha en Tlaxco, Tlaxcala, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 23: 31-42.
- Vergara, C. J. C.** 2005. *Biología, manejo y control de la hormiga arriera*. Imprenta Departamental del Valle del Cauca. Santiago de Cali, Colombia. 20 pp.
- Viesca, G. F. C. & Romero C., A. T.** 2009. La entomofagia en México. Algunos aspectos culturales. *El Periplo Sustentable*, 16: 57-83.

- Way, M. J.** 1963. Mutualism between ants and honeydew producing homoptera. *Annual Review of Entomology*, 8: 307-344.
- Wheeler, W. M.** 1905. The North American ants of the genus *Liometopum*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 21: 321-333.
- Wheeler, G. C. & Wheeler, J.** 1951. The ant larvae of the subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 53: 169-210.
- Ward, P. S., Brady, S. G., Fisher, B. L. & Schultz, T. R.** 2010. Phylogeny and biogeography of Dolichoderine ants: effects of data partitioning and relict taxa on historical inference. *Systematic Biology*, 59: 342-362.
- Wilson, E. O.** 1971. *The insect society*. Harvard University Press. Cambridge, MA. USA. 548 pp.