

00376  
6



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFFECTO DE DIFERENTES ESPECIES DE  
HORMIGA SOBRE EL EXITO REPRO-  
DUCTIVO DE *Turnera ulmifolia* L  
(TURNERACEAE)

T E S I S  
Que para obtener el grado Académico de  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)  
p r e s e n t a

LEONEL TORRES HERNANDEZ

FALLA DE ORIGEN

DIRECTOR DE TESIS DR. VICTOR RICO GRAY

1995



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

**A LEONEL Y CONSUELO**

**A GUILLE**

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Victor Rico-Gray por la dirección de la tesis, por su invaluable apoyo para realizar los muestreos de campo y por su cálida amistad.

Agradezco a los miembros del jurado sus comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo: Dr. Victor Rico-Gray, Dr. Luis Cruz Kuri, Dra. Guadalupe Williams Linera, Dr. Héctor Hernández, Dra. Patricia Moreno Casasola, M. en C. Irene Pisanty Baruch y M. en C. José Guadalupe García Franco.

Agradezco a la Dra. Rachel Mata del Departamento de Bioquímica y Farmacia, Facultad de Química, U.N.A.M., por los análisis realizados al material de *T. ulmifolia*.

Agradezco al M. en C. José Luis Pérez Miranda de la Facultad de Bioanálisis, Universidad Veracruzana, por su colaboración en la captura y manejo computacional de los datos de campo.

Agradezco al Ing. Naum Carrillo del Centro de Cómputo del Instituto de Ciencias Básicas, Universidad Veracruzana, por su ayuda para la utilización del equipo de cómputo.

Agradezco al Biól. Humberto Barney Guillermo su ayuda para tomar datos y fotografías de campo, así como para el trazado de algunas figuras.

Agradezco al M. en C. Mario Vázquez y a la M. en C. Anairámiz Aranguren por su siempre amable disposición para discutir diversos aspectos de mi trabajo.

Agradezco al M. en C. José Guadalupe García Franco por su frecuente apoyo, compartiendo conmigo el transporte vehicular al sitio de muestreo.

Agradezco el apoyo de las autoridades de la Dirección General de Investigaciones y de Rectoría de la Universidad Veracruzana por permitirme seguir mi desarrollo académico y culminar mis estudios de maestría.

Este estudio fue apoyado económicamente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, con la beca de investigación CONACYT No. 903579 otorgada al Dr. Victor Rico-Gray.

## CONTENIDO

	Página
RESUMEN	3
1. INTRODUCCION	5
1.1. Generalidades	5
1.2. Interacciones ecológicas	6
1.2.1. Antagonismo	6
1.2.2. Mutualismo	8
1.2.3. Coevolución	8
1.3. Interacciones hormiga-planta	9
1.3.1. Polinización por hormigas	10
1.3.2. Dispersión de semillas por hormigas	11
1.3.3. Nutrición de plantas por hormigas	11
1.3.4. Interacciones hormiga-homóptero-planta	12
1.4. Defensa de plantas por hormigas	13
1.4.1. Respuestas de las plantas contra la herbivoría	14
1.4.2. Selección y ecología de las defensas antiherbivoría	16
1.4.3. Mutualismo a través de nectarios extraflorales	20
1.4.4. Mutualismo hormiga-planta	22
2. OBJETIVOS E HIPOTESIS	24
3. AREA DE ESTUDIO	25
3.1. Localización	25
3.2. Clima	26
3.3. Ambiente físico y vegetación	27
4. MATERIALES Y METODO	30
4.1. Descripción de la planta: <i>Turnera ulmifolia</i> L.	30
4.2. Descripción general de hormigas (Hymenoptera: Formicidae)	33
4.3. Método	35
4.3.1. Herbivoría artificial	35
4.3.2. Efectos de las hormigas	36
4.3.3. Análisis químico-biológicos	38
5. RESULTADOS	40
5.1. Algunos aspectos de la historia natural de la asociación	40
5.2. Herbivoría artificial	44
5.3. Efectos de las hormigas	45
5.4. Análisis químico-biológicos	50
6. DISCUSION	51
7. CONCLUSIONES	56
8. LITERATURA CITADA	59
ANEXO I	66
ANEXO II	67
ANEXO III	68
ANEXO IV	72

## RESUMEN

Se estudió la fecundidad y la herbivoría sufrida por la planta *Turnera ulmifolia* en relación con la identidad y el número de individuos de varias especies de hormiga visitantes de sus nectarios extraflorales. Se partió de la hipótesis de que tales hormigas tienen un efecto protector potencial contra insectos herbívoros que atacan a la planta. Los objetivos fueron: (i) determinar experimentalmente el efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos en *T. ulmifolia*; (ii) determinar el efecto que diferentes especies de hormiga visitantes de los nectarios extraflorales de *T. ulmifolia* tienen sobre la herbivoría sufrida y la fecundidad de la planta (medida como producción de frutos); y (iii) determinar mediante análisis químicos la presencia o ausencia de sustancias aleloquímicas en los tejidos de *T. ulmifolia*. El estudio se desarrolló durante dos años en el matorral costero situado en algunas porciones del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha del Instituto de Ecología, A. C., al centro del estado de Veracruz.

La interacción hormiga-planta ocurrió en un escenario ecológico complejo y cambiante año con año. Las hormigas visitaron los nectarios extraflorales todo el año. Los nectarios extraflorales no visitados por hormigas fueron atacados por hongos (*Capnodium* sp.). La planta fue consumida por una especie de mariposa (*Euptoleta claudia*) y una especie no determinada de homóptero. Aparentemente las hormigas no atacaban directamente a estos insectos, pero se observó que las larvas de la mariposa huían muy activamente al menor contacto con hormigas.

La producción de frutos de las plantas estudiadas tuvo una correlación positiva significativa con la precipitación y la temperatura, que parecen ser los mayores determinantes de la fecundidad en *T. ulmifolia*. El siguiente factor de importancia como determinante de la fecundidad aparentemente derivó de la herbivoría, tal como lo sugiere un experimento de herbivoría artificial, el cual mostró que las plantas tendieron a producir significativamente menos frutos a medida que aumentaba la herbivoría.

Durante el primer año de observaciones, las plantas estudiadas fueron visitadas por una de tres especies de hormiga (*Camponotus rectangularis*, *Camponotus planatus* o *Conomyrma* sp.) y por una mezcla de especies (*Crematogaster brevispinosa*, *Forelius* sp. y *Conomyrma* sp.). Las plantas visitadas por la especie de hormiga de mayor talla (*C. rectangularis*) produjeron significativamente más frutos que las plantas visitadas por las otras especies y que las plantas sin hormigas (a las que experimentalmente se impidió el acceso). Sin embargo, las plantas sin hormigas produjeron de manera significativa más frutos que las asociadas con las hormigas de menor talla. Así mismo, estas plantas sin hormigas fueron visitadas por avispa nectívoras durante el verano y el otoño.

Durante el segundo año de observaciones no se registró la presencia de *C. planatus* ni de avispas. Igualmente no se observó dominancia de una especie de hormiga sobre un grupo de plantas, sino la mezcla de especies en una misma planta. En esta ocasión, las plantas sin hormigas produjeron significativamente menor número de frutos y sufrieron mayor herbivoría. Por otro lado, hubo una tendencia altamente significativa a sufrir menos herbivoría conforme era mayor el número de hormigas visitantes. Así mismo se observó que las plantas con menores niveles de herbivoría tuvieron una producción de frutos significativamente mayor.

Los análisis químico-biológicos practicados a extractos de la planta no revelaron la presencia de esteroides, flavonoides, alcaloides ni triterpenoides, compuestos usualmente asociados a defensa química. Tampoco se encontraron sustancias con algún tipo de actividad antimicrobiana.

Estos estudios sugieren que las hormigas nectívoras visitantes de *T. ulmifolia* le protegieron contra herbívoros, contra los cuales la planta no parece contar con otras defensas no mutualistas. Las hormigas no solo redujeron la herbivoría en la planta sino también aumentaron su fecundidad (medida como producción de frutos). Sin embargo, este efecto protector, lo mismo que la producción de frutos y la presencia de las especies presentes en la planta, cambiaron de un año a otro, haciendo oscilar con esto el sentido de la interacción entre beneficios y posibles perjuicios para la planta.

# 1. INTRODUCCION

## 1.1. Generalidades

Las plantas tienen una existencia realmente difícil al enfrentar invasiones potenciales de especies herbívoras (Linhart, 1991). La pérdida de biomasa significa la remoción de una cantidad considerable de nutrimentos; la planta, al restañar las pérdidas, drena nutrimentos adicionales de sus reservas que de otra manera podrían usarse en reproducción o crecimiento (Roughgarden, 1979; Smith, 1980). Las plantas son afectadas por las especies consumidoras de varias maneras, tales como pisoteo, descortezamiento, defoliación, etc. La defoliación (apacentamiento o herbivoría), puede ejercer un impacto mayor en las plantas en escalas de tiempo tanto ecológico como evolutivo (Coley *et al.*, 1985).

La herbivoría es una interacción antagónica entre una planta y un animal, en la que éste consume tejidos vivos de la planta (Harper, 1977). La herbivoría puede limitar la sobrevivencia y el éxito reproductivo de las plantas (Crawley, 1983; Strong *et al.*, 1984) y puede dañar su posición jerárquica en la población y en la comunidad (Harper, 1977). Por tanto, la herbivoría constituye una importante presión de selección para las plantas (Rhoades y Cates, 1976; Bryant y Kuropat, 1980). Ciertas formas de crecimiento, especies, individuos y estados de crecimiento son menos susceptibles a la herbivoría que otras (Janzen, 1970; Mattson, 1980; Dirzo, 1984; Landsberg y Ohmart, 1989; Linhart, 1991), lo que indica selección de caracteres que confieren resistencia contra los efectos adversos de la herbivoría (Bryant *et al.*, 1983). Las consecuencias de tales estrategias involucran también las historias de vida e historias evolutivas de los herbívoros, y la composición y estructura de la comunidad (Bristow, 1989; Simms y Fritz, 1990).

Las plantas, como todos los seres vivos, cuentan con un limitado conjunto de recursos energéticos y nutricionales para realizar sus funciones vitales de mantenimiento, crecimiento, reproducción y defensa. Una función que exija el 100% de los recursos obligadamente anula a las restantes. Así, las plantas se ven sometidas a un conjunto de presiones selectivas que ubican las respuestas de sus funciones vitales en un punto de dos opciones extremas: no responder o dar una respuesta total, entregando el 100% de los recursos a una solución particular.

Como se verá después, las plantas presentan algunos tipos básicos de defensas contra la herbivoría. Todas significan una inversión considerable de recursos, con la consiguiente disminución en la producción de otras sustancias importantes para la vida de la planta. Una de ellas está asociada a la producción de néctar extrafloral.

Los nectarios extraflorales son reconocidos como canales de potenciales interacciones mutualistas planta-animal, que actúan como mecanismo de protección contra la herbivoría de las plantas que los presentan (Keeler, 1989). Se supone que la relación mutualista mejora la adecuación de los participantes (Bentley, 1977a; Atsatt, 1981; Price, 1983), pero el medio a través del cual existe (el néctar), no es gratuito (por lo menos para la planta), por lo cual los beneficios para la planta en términos de su adecuación han de ser demostrados.

## 1.2. Interacciones ecológicas

Las interacciones ecológicas son toda relación, asociación o dependencia entre especies. Constituyen la fuerza promotora de múltiples mecanismos de interdependencia entre especies, tanto para la reproducción como para la subsistencia o defensa, lo que hace de ellas los factores fundamentales en la función ecosistémica. Sus consecuencias pueden no ser obvias, por lo que han de ser calificadas de acuerdo con las circunstancias ecológicas en que ocurren. Sin embargo, tales consecuencias pueden tener efectos ecológicos y evolutivos profundos (Thompson, 1982; Futuyma y Slatkin, 1983).

Es posible clasificar las interacciones en dos grandes tipos: antagonicas o negativas, y mutualistas o positivas (Howe y Westley, 1988; Abrahamson, 1989). No obstante, en la mayoría de los casos no se puede incluir a una especie exclusivamente en uno u otro tipo. Muchas especies cambian de interacción al cambiar de hábitat o temporada, dependiendo de muchos factores, por ejemplo, variaciones ambientales (en altitud, precipitación, temperatura), presencia o ausencia de otros organismos y cambios en la calidad del alimento (Thompson, 1982; Futuyma y Slatkin, 1983; Howe y Westley, 1988; Abrahamson, 1989; McKey y Davidson, 1993).

### 1.2.1. Antagonismo

Como antagonismos se identifican a la competencia, la depredación, la herbivoría, el parasitismo y el parasitoidismo (Harper, 1977). Estos tipos mayores no son estrictos, sino que presentan una amplia gama de variantes y manifestaciones. Las interacciones antagonicas, a excepción de la competencia, son parte sustancial de las cadenas tróficas, dado que los organismos son paquetes concentrados de energía y nutrientes, lo que propicia una serie de transferencias de materiales y energía de víctimas a victimarios.

Es por esto que para Harper (1977), a excepción de la competencia, todas las interacciones antagónicas son partes de un *continuum* de depredación, en el que se puede considerar al parasitismo y a la depredación como los extremos y a la herbivoría como la porción intermedia. Este concepto amplio de depredación se torna así en un sinónimo del término "consumidor" (organismo heterótrofo), y la clasificación tipológica corresponde a la forma en que un organismo obtiene su alimento dependiendo del tamaño relativo y motilidad de sus víctimas. Por ejemplo, un organismo de talla mucho menor a la de otro, puede obtener alimento de este otro sólo mediante el parasitismo; igualmente, una especie móvil y omnívora se alimentará de una especie sésil mediante el apacentamiento y de una especie móvil mediante la depredación clásica. Sin embargo, otros autores prefieren una clasificación tipológica que distinga los patrones evolutivos de las estrategias que siguen las especies para obtener sus alimentos, evitando el uso de homonimias y sinonimias. Thompson (1982) jerarquiza tres tipos de estrategias: (i) cómo se especializan los organismos sobre sus víctimas; (ii) cómo se defienden las víctimas de sus enemigos; y (iii) cómo procede la coevolución entre enemigos y sus víctimas.

La interacción parásito-hospedero se caracteriza porque, durante el total o al menos una fracción de su vida, el parásito vive íntimamente asociado con uno o muy pocos individuos del hospedero, reduciendo su capacidad de sobrevivencia pero sin causarle la muerte (Thompson, 1982). En la interacción herbívoro-planta (o su equivalente, como el apacentamiento de peces sobre corales), el herbívoro puede cambiar de víctima varias veces durante un evento alimentario, si es que la interacción no es estricta o si el herbívoro no es poco móvil. Dicha interacción en principio no mata al hospedero, pues éste es capaz de regenerarse reiterando las partes perdidas (Harper, 1977), pero puede morir si el apacentamiento es intensivo (Dirzo, 1984). La interacción clásica depredador-presa tiene una característica básica, el depredador (carnívoro, o cualquier modalidad de éste) mata a su presa; por lo general, el depredador está adaptado evolutivamente a una dieta mixta, tiene la capacidad de aprendizaje y la relación con sus presas es muy corta (Thompson, 1982). En la relación parasitoide-hospedero, el parasitoide (la larva de un insecto) mata a su presa (larvas o adultos de otros artrópodos), pero no lo hace inmediatamente sino que lo realiza en la medida en que se va alimentando de las presas que la madre le suministró paralizadas cuando el parasitoide aún no eclosionaba del huevo (Harper, 1977).

Por su parte, la competencia se suscita por la coincidencia espacial y temporal en el uso de recursos comunes cuyas existencias son limitadas (Thompson, 1982). No existe acuerdo sobre las circunstancias en las que es más intensa ni cuales características contribuyen a la habilidad competitiva de las especies. La diferencia entre el efecto de una especie sobre los recursos y su respuesta a niveles reducidos de recursos podría ayudar a resolver esas preguntas (Bengtsson *et al.*, 1994).

### 1.2.2. Mutualismo

El mutualismo es toda interacción entre especies capaz de producir algún tipo de beneficio para tales especies como producto de su asociación (Thompson, 1982). En muchos casos los beneficios son asimétricos, es decir una especie se beneficia más que la otra (Cushman y Beattie, 1991). La diversidad de beneficios posibles, lo mismo que las asimetrías de tales beneficios, han derivado en la utilización de muchos términos que se pueden considerar sinónimos, tales como facilitación, cooperación, protooperación, simbiosis, ayuda mutua, comensalismo y altruismo recíproco. De manera general, es posible distinguir dos tipos de mutualismo: directo e indirecto (Vandermeer, 1984). El mutualismo directo implica un contacto físico entre las especies interactuantes y puede dividirse en simbiótico y no simbiótico (Thompson, 1982). En el mutualismo directo simbiótico una especie necesita obligadamente de la otra para sobrevivir. En el mutualismo directo no simbiótico, las especies involucradas pueden vivir sin la presencia de la otra, pero sus adecuaciones son mayores si se asocian de manera facultativa. En cambio, el mutualismo indirecto no implica el contacto físico entre las especies interactuantes, sino la modificación efectiva del ambiente con beneficios recíprocos (Vandermeer, 1984).

El origen evolutivo del mutualismo parece ser múltiple. Un posible origen es la coincidencia de especies advenedizas en un sitio dado, adaptadas a relaciones mutualistas con especies distintas, dando origen a una interacción mutualista totalmente nueva (Koptur, 1979). Otros orígenes podrían basarse en una serie evolutiva de interacciones ancestrales: de neutralismo a comensalismo a mutualismo (Odum, 1963); de depredación (fagocitosis) a mutualismo endosimbiótico (Howard, 1967); de parasitismo a mutualismo ecosimbiótico (Jeon y Jeon, 1976); y de competencia a neutralismo a mutualismo con posibilidad de reversión en la secuencia si es que existe un mecanismo de ruptura o vuelta hacia atrás (como la depredación) (Way, 1963). En suma, el mutualismo no está separado del antagonismo, sino que puede representar una dirección alternativa en su evolución (Thompson, 1982; Futuyma y Slatkin, 1983; Howe y Westley, 1988; Abrahamson, 1989; McKey y Davidson, 1993).

### 1.2.3. Coevolución

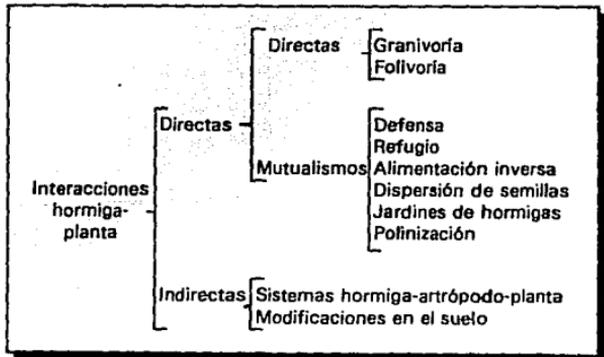
La coevolución es la evolución recíproca de poblaciones de *taxa* interactuantes, sincrónicamente (Roughgarden, 1979) o secuencialmente (Janzen, 1980), cuya consecuencia es la intensificación, disminución, anulación o cambio del tipo de interacción. Deriva del efecto

selectivo de una interacción dada (positiva o negativa) sobre un conjunto de caracteres hereditarios correlacionados con la interacción y relevantes para la adecuación de las especies interactuantes (Schemske, 1983; Kiester *et al.*, 1984; Thompson, 1989). Es oportuno advertir que no todas las interacciones que se ven en la naturaleza son necesariamente producto de la coevolución. Por ejemplo, supóngase el caso de una asociación mutualista entre una planta y un mamífero dispersor de los propágulos (frutos o semillas) de ésta por endozoocoria (es decir, que el propágulo pasa por el aparato digestivo del animal). Muy posiblemente en esta situación ha ocurrido coevolución; en el animal porque sufre adaptaciones en sus necesidades dietéticas y en la planta porque se adapta a las condiciones dispersivas que el animal le impone, como la acidez de su sistema digestivo (ver Janzen, 1980). Sin embargo, es necesario distinguir las asociaciones fortuitas, producidas por el azar y las congruencias evolutivas, como sería el caso de un animal que pueda alimentarse de una planta nueva en su dieta, inactivando sus defensas, o bien pueda comer de sus frutos llenando además los requisitos como vector de las semillas.

### 1.3. Interacciones hormiga-planta

Las hormigas son visitantes cotidianos de las plantas, con las que sostienen interacciones extraordinariamente diversas (Figura 1) (Buckley, 1982; Huxley, 1991). Las hormigas difieren de otros insectos en sus relaciones con las plantas, ya que carecen de alas. Así, es altamente beneficioso para las hormigas utilizar a las plantas como madriguera y como fuente de alimento. Miles de especies de plantas producen alimento y/o refugio con los que atraen hormigas que

Figura 1. Tipos de interacciones entre hormigas y plantas.



protegen el follaje, proveen suplementos nutritivos o dispersan las semillas (Davidson *et al.*, 1989). La mayoría de estos mutualismos, comunes en ambientes templados y tropicales, son asociaciones casuales y oportunistas (Beattie, 1985; McKey, 1988; Davidson *et al.*, 1991). Las asociaciones facultativas no parecen haber generado cambios evolutivos significativos en las plantas, ni especificidad en la relación (Beattie, 1985). En contraste, las asociaciones obligadas, que en su mayoría o totalidad son de distribución tropical, pueden exhibir especialización evolutiva y especificidad (*e. g.*, Janzen, 1966; Schemske, 1983; Davidson *et al.*, 1991).

Las relaciones de hormigas y plantas pueden corresponder a más de una categoría, por ejemplo, las colectoras de semillas también pueden dispersarlas y modificar el suelo donde las depositan (Beattie y Culver, 1983; Beattie, 1985). Igualmente, no todas las asociaciones forman sistemas de dos especies; en varias de ellas participan tres o más especies, cada una con un perfil propio de necesidades y aptitudes capaces de sostener o de disolver la interacción.

Las hormigas son omnívoras gracias a su polietismo, esto es, la división del trabajo dentro de una colonia que se expresa como una gran variación morfológica y conductual (Carroll y Janzen, 1973). Las colonias de hormigas forrajean primariamente sobre artículos comestibles particulares y ampliamente dispersos (Carroll y Janzen, 1973). Lo más probable es que ninguno de estos artículos domine por completo la ecología de forrajeo de una especie de hormiga, pues las características conductuales para explotarlos no son mutuamente excluyentes sino, más bien, requieren estrategias mezcladas que varían según el hábitat y la estacionalidad (Carroll y Janzen, 1973). Así, de manera general, las hormigas superan a otros insectos con respecto a la utilización de las plantas para obtener comida (Hocking, 1980). En algunos casos se valen de las plantas para atrapar a otros insectos e inclusive a otras hormigas; en algunos otros casos pueden obtener su alimentación de diferentes partes de la planta, como flores, frutos, néctar (floral, circumfloral, extrafloral), yemas y polen (Rico-Gray, 1980, 1989, 1993). El néctar en particular puede jugar un papel muy importante en la nutrición de las hormigas y en su balance hídrico durante el estiaje en zonas secas, cuando disminuyen otras fuentes de alimento (Rico-Gray, 1989; Rico-Gray y Sternberg, 1991), lo que hace que de una estación a otra las asociaciones hormiga-planta fluctúen en intensidad, dominancia y alimento buscado (Rico-Gray, 1993). Tales condiciones tienden a seleccionar asociaciones oportunistas en contra de las especializadas.

### 1.3.1. Polinización por hormigas

La polinización por hormigas ha sido confirmada únicamente en pocos casos (*e. g.*

Hickman, 1974; Wyatt, 1981; Wyatt y Stoneburner, 1981; Peakall, 1989; Peakall y Beattie, 1989). Por lo cual, las hormigas se consideran típicamente como ladrones de néctar floral que reducen la adecuación de las plantas (e. g. McDade y Kinsman, 1980; Rico-Gray, 1980; Herrera *et al.*, 1984; Norment, 1988). Es poco común que las hormigas tengan la función de polinizadores debido a que no vuelan y a que inhiben la viabilidad del polen (Beattie *et al.*, 1984, 1985). Se presume que debido al hábito de las hormigas para establecer los nidos en sitios húmedos, requieren secretar grandes cantidades de antibióticos para combatir principalmente el crecimiento de hongos, las cuales afectan la viabilidad del polen. Esto disminuye las posibilidades de interacción entre hormigas y plantas para la polinización. Sin embargo, el alto número de especies de plantas cuyas flores son visitadas por hormigas (Rico-Gray, 1989, 1993), podría indicar una interacción mutualista no reconocida (Rico-Gray, 1993), ya que, aunque el néctar floral ha sido ligado tradicionalmente a la polinización (Elias, 1983), también puede tener otras funciones, por ejemplo, atraer depredadores de herbívoros (Dominguez *et al.*, 1989).

### 1.3.2. Dispersión de semillas por hormigas

Dentro de la gama de animales que se han reportado como dispersores de semillas y esporas se incluye a las hormigas (Hocking, 1980). Se pueden observar ejemplos de ello en Orchidaceae, Rubiaceae, Asclepiadaceae y Gesneriaceae y en algunas especies de helechos (Janzen, 1974a; Huxley, 1980; Kleinfeldt, 1978; Gay y Hensen, 1992). La dispersión de semillas por hormigas normalmente es de corta distancia pero, en cambio, generalmente las defienden y pueden depositarlas en lugares adecuados para la germinación y establecimiento de plántulas (Hocking, 1980; Rico-Gray, 1987). Una relación notable en este sentido es la conocida como jardines de hormigas (ant-garden), con la que las plantas no solamente obtienen la dispersión de sus semillas sino también un lugar adecuado para el crecimiento de sus raíces (Kleinfeldt, 1978; Davidson, 1988).

### 1.3.3. Nutrición de plantas por hormigas

Ocasionalmente se da entre hormigas y plantas una relación nutritiva inversa, donde las hormigas proporcionan alimento a las plantas y éstas a su vez proporcionan sitios para anidar (domacios) en ramas u hojas (Huxley, 1980; Thompson, 1981, 1982; Beattie, 1989). Estas son

plantas epífitas que habitan sistemas pobres en nutrientes (Janzen, 1974a, Thompson, 1981). Las plantas con domacios proporcionan menos néctar y de manera menos conspicua que las plantas carentes de ellos, mientras que el comportamiento de las hormigas que ofrecen alimento a su planta hospedera es menos agresivo que entre las que ofrecen algún tipo de protección a las plantas (Gay y Hensen, 1992). El material alimenticio que las hormigas pueden aportar a las plantas es muy diverso: hormigas muertas, diferentes partes de insectos, semillas, partes de vegetales y arena (Rico-Gray *et al.*, 1989).

### 1.3.4. Interacciones hormiga-homóptero-planta

Los homópteros (Orden Homoptera) conforman un amplio grupo de insectos que viven y se alimentan de las plantas. Incluyen, entre otros, a los cicádidos o chicharras, membrácidos o periquitos, cercópidos o salbazos, cóccidos o insectos escama, y áfidos o pulgones. Los cóccidos y áfidos se alimentan succionando savia del floema de la planta, con lo cual no sólo obtienen comida sino ocasionalmente también refugio y compuestos secundarios (van Emden, 1978; Weber, 1986). Una suposición frecuente es que los homópteros hacen las función de nectarios extraflorales vivos, esto es, que las hormigas visitan a la planta atraídas por las deyecciones dulces (honeydew) de los homópteros. Las hormigas, por consiguiente, al defender y manipular a los homópteros, también defienden a la planta (Beattie, 1985; Keeler, 1989).

Estos sistemas de hormiga-homóptero-planta pueden afectar a cada participante en una variedad de formas (Buckley, 1987). También pueden modificar, o ser modificadas, por interacciones entre cada participante y otros organismos, tales como patógenos de plantas, otros insectos herbívoros y depredadores y parásitos de los homópteros (Buckley, 1987). Finalmente, estas interacciones pueden ser influidas por factores abióticos como nutrientes en el suelo o disponibilidad de humedad (Wood, 1983). Las interacciones hormiga-homóptero-planta son en extremo complejas, pues descontando a la planta, los participantes restantes son consumidores primarios o secundarios en las cadenas tróficas. En algunas circunstancias, los homópteros pueden ser atendidos y defendidos por hormigas y, en otras, pueden ser atacados y comidos. Por su parte, la planta no puede controlar directamente la cantidad de savia removida (Carroll y Janzen, 1973), por lo que los perjuicios para la planta pueden ser muy graves si la población de homópteros crece desmedidamente y pueden superar con facilidad cualquier posible beneficio. Así, los costos y beneficios para cada uno de los participantes son muy difíciles de asignar y la conclusión en cualquier sentido siempre es controversial.

#### 1.4. Defensa de plantas por hormigas

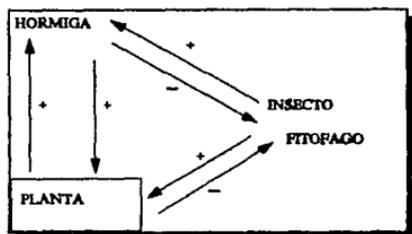
Las plantas requieren de defensas contra competencia intraespecífica e interespecífica (Janzen, 1967a, 1967b), contra otras especies vegetales que las usan como soporte y que significan un peso adicional capaz de romper sus ramas (trepadoras, epifitas y corticolas), o que obstruyen la luz solar e impiden la fotosíntesis en las hojas (algas y briofitas epifitas) (Janzen, 1969), y contra todo tipo de organismo que consume sus fluidos y tejidos (plantas parásitas, hongos y animales herbívoros) o que las dañe de cualquier manera (Price, 1991; Madden y Young, 1991). Las defensas pueden consistir, por ejemplo, de cortezas lisas y exfoliantes que imposibiliten el establecimiento de plántulas; espinas que dificulten el acceso a mamíferos de todo tipo; tejidos fibrosos, tóxicos o poco digeribles que disminuyan el valor nutricional de los tejidos o que enfermen a los defoliadores; o la interacción mutualista con animales capaces de retirar a las plantas corticolas y epifitas, y/o de atacar y repeler a los herbívoros (Crawley, 1983; Gottlieb, 1984). Las interacciones hormiga-planta corresponden a este último ejemplo. Las hormigas asociadas con plantas pueden ser divididas en tres tipos: las involucradas en asociaciones obligatorias, las que visitan plantas mimecofitas y las que visitan nectarios extraflorales (Carroll y Janzen, 1973). Aquí se da énfasis a estas últimas.

La asociación ecológica entre hormigas y plantas se caracteriza por su multiplicidad y complejidad. Esta complejidad se ve aumentada por la propiedad de las hormigas de ser unos consumidores altamente oportunistas, que combinan estrategias de depredación y de forrajeo según las características de la comida (Carroll y Janzen, 1973), y de ser fuertes competidores capaces de desplazar a otras especies. Es posible que toda interacción actual posea un largo historial evolutivo, pero también es posible que carezca de perspectiva histórica, o de que las condiciones ecológicas actuales oculten las presiones selectivas originales que crearon la interacción. De tal modo, los resultados de una asociación determinada entre especies pueden ser totalmente inesperados. En la interacción hormiga-planta, el balance de pérdidas y ganancias puede oscilar circunstancialmente entre beneficios y perjuicios netos (Thompson, 1988), dependiendo tanto de los determinantes ecológicos de la interacción como de la perspectiva teórica y metodológica del propio investigador.

Con una visión de las hormigas como explotadores oportunistas de recursos, se puede pensar que las plantas no reciben beneficios de la visita de éstas. Igualmente se puede decir que los canales de atracción de insectos potencialmente mutualistas en las plantas, como la secreción de néctar, no están primariamente dirigidos a las hormigas, o que las especies de hormiga presentes no corresponden a las que podrían rendir mejores resultados para las plantas.

Con una visión proteccionista se puede asumir que las hormigas visitantes de las plantas les protegen efectivamente contra herbívoros, particularmente insectos defoliadores. En tal caso, se cumple una serie de beneficios y perjuicios que dan como resultado neto mayor adecuación para hormigas y plantas, y menor adecuación para el herbívoro (Figura 2).

Figura 2. Defensa mutualista de las plantas contra insectos herbívoros mediante la asociación con hormigas (tomado de Strong *et al.*, 1984). El signo positivo indica beneficios y el negativo perjuicios.



#### 1.4.1. Respuestas de las plantas contra la herbivoría

Aunque el régimen de selección a que se ve expuesta cada especie de planta es extremadamente complejo, pueden distinguirse patrones mayores de respuesta defensiva de las plantas contra los potenciales daños causados por la herbivoría. La variedad de respuestas posibles van desde la no defensa hasta la confrontación defensiva (Figura 3).

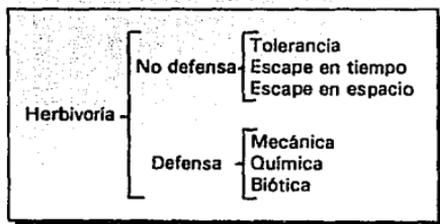


Figura 3. Estrategias de las plantas contra la herbivoría.

Dentro de una estrategia no defensiva, la respuesta más simple ante la herbivoría es la tolerancia. Ésta implica la existencia de tejido supernumerario dedicado al consumo por animales herbívoros; es decir, es tejido destinado a la pérdida (Landsberg y Ohmart, 1989). La tolerancia (y, en contrapartida, la susceptibilidad) tiene muchos determinantes, uno de los más importantes es el fenotipo de la planta, debido a la importancia relativa del tejido removido (Harper, 1977;

Dirzo, 1984; McGraw y Garbutt, 1990); otro es la talla, debido a que los eventos ecológicos y evolutivos varían con la altura de las plantas (Bristow, 1989; McGraw y Garbutt, 1990).

Una forma más de enfrentar a la herbivoría, tolerando ciertos niveles de ella, es lo que se ha dado en llamar escape en tiempo (Janzen, 1976) a través de pulsos de susceptibilidad. Esto es, breve exposición de las etapas más susceptibles del ciclo de vida (crecimientos reproductivo y vegetativo) mediante pulsos de gran productividad separados por largos periodos de crecimiento insignificante. Los pulsos de productividad sobresaturan a los herbívoros muy por encima de sus capacidades de consumo; mientras que los períodos de aletargamiento son capaces de frustrar crecimiento, reproducción y alimentación continuos de herbívoros (Janzen, 1974b, 1976). Esta estrategia, involucrando los fenómenos fenológicos tanto de las plantas como de sus herbívoros, lógicamente se ha de manifestar de formas muy complejas y sutiles que pueden, por ejemplo, cambiar los momentos de la interacción ya sea a través del tiempo de llenado de frutos o la época del año para la formación de hojas nuevas (e. g. véase Beltrán y Torres, 1994).

Otra forma de enfrentar a la herbivoría sin confrontación directa es el escape en espacio (Mattson, 1980). Un factor de gran importancia en este caso es la heterogeneidad ambiental, que modifica en cada microhábitat las intensidades de las interacciones bióticas tanto de las plantas como de sus herbívoros y da diferente oportunidad de desarrollo y de explotación del medio a cada individuo (e. g. Beltrán y Torres, 1994). El escape en espacio sería una estrategia de plantas de ciclo de vida corto, que dificulta a los herbívoros encontrarlas. Un segundo tipo de estrategia de escape en espacio, es la llamada "bet-hedging" (o "apuesta total"). Esta es mostrada por especies con gran polimorfismo genético, con la cual los individuos presentan una variedad de fenotipos posibles -sin que aparentemente medie alguna señal inductora-, permitiéndoles ocupar varios ambientes (Adler y Harvell, 1990).

En cuanto a la confrontación directa de los herbívoros, las plantas presentan defensas mecánicas, químicas y bióticas (Bryant *et al.*, 1983; McKey, 1984; Coley *et al.*, 1985). La defensa mecánica es un concepto muy pobremente definido, que puede ser usado para describir cualquier cosa, desde respuestas conductuales, como el plegamiento de las hojas en *Mimosa pudica*, hasta rasgos morfológicos (Skogsmyr y Fagerström, 1992). Las defensas mecánicas se manifiestan en la superficie de la planta generalmente en forma de estructuras capaces de dificultar el acceso (pelos, tricomas, cutícula gruesa, espinas o superficies resbalosas), impedir la mordida (bordes foliares irregulares), disminuir la adherencia de huevos y larvas (pelos caedizos) o disminuir la palatabilidad y empobrecer la calidad nutricional de los tejidos vegetales (cutículas gruesas, mayor proporción de tejido fibroso que fotosintético) a los herbívoros potenciales (Singh *et al.*, 1971; Lapointe y Tingey, 1986; Lawton, 1986; Tingey y Laubengayer, 1986; Beltrán y Torres, 1994).

Las defensas químicas consisten de compuestos que pueden enfermar, y eventualmente matar, a animales que coman las plantas, que las toquen, e incluso que pasen cerca de ellas. Su naturaleza química y mecanismos de acción son múltiples. Incluyen compuestos reductores de la digestibilidad de los tejidos vegetales (e. g. celulosa, hemicelulosa, lignina, taninos); aleloquímicos, que a muy bajas concentraciones matan o repelen a los herbívoros (e. g. alcaloides, aminoácidos tóxicos, compuestos cianogénicos, glucosinolatos, inhibidores de proteinasa, terpenoides, flavotoxinas, fototoxinas, sustancias análogas a hormonas de insectos, precursores que se convierten en toxinas dentro de los herbívoros) (Bowers *et al.*, 1972; Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Mattson, 1980; Coley, 1983; Dixon, 1985; Downum y Rodríguez, 1986; Larson, 1986; Towers, 1986; Howe y Westley, 1988; Rico-Gray, 1989), y algunas sustancias volátiles alergénicas.

Las defensas bióticas son de tipo mutualista, donde la planta, mediante estructuras como nectarios (florales, circumflorales, extraflorales), diversos cuerpos alimenticios (e. g. cuerpos mullerianos, cuerpos perlados) y sitios de anidación (domacios), atrae a una especie animal con potencial actividad defensiva (generalmente hormigas o avispas) (Price *et al.*, 1980; Rico-Gray, 1980; Howe y Westley, 1988; Domínguez *et al.*, 1989; Keeler, 1989). La producción de tales recompensas ocurre en los sitios y momentos capaces de minimizar la actividad de los herbívoros y sus posibles efectos detrimentales sobre la planta (Beattie, 1985; Rico-Gray, 1993). En tales interacciones, la especie atraída (ya sea obligada o facultativa) ofrece a la planta su antagonismo contra defoliadores, recibiendo de la planta en recompensa alimento y/o refugio (Beattie, 1985).

#### 1.4.2. Selección y ecología de las defensas antiherbivoría

No todos los organismos que atacan a las plantas son activos simultáneamente y es improbable que cada uno de ellos pueda generar un conjunto único de presiones selectivas, por lo que se han de esperar variaciones en la dirección de la selección (Linhart, 1991). Por ejemplo, los compuestos aleloquímicos pueden tener más efectos detrimentales para *taxa* particulares (como los taninos, que afectan más a mamíferos que a insectos). O bien, para algunas plantas pueden ser más útiles algunas defensas que otras. Así mismo, los niveles de compuestos nutritivos en los tejidos pueden proveer atracción específica a cada *taxon* (como el sodio, que es atrayente para mamíferos pero indiferente para insectos).

El daño diferencial a las plantas por herbivoría está asociado tanto a resistencia genética como a interacciones ambientales, las cuales pueden ser muy complejas. La resistencia genética

puede ser constitutiva o inducible (Adler y Harvell, 1990). Las defensas constitutivas son determinadas sin influencia del ambiente y se manifiestan a lo largo de la vida del individuo o en estados fenológicos particulares. Las defensas inducibles son desencadenadas por influencia del ambiente y modifican el fenotipo de un individuo temporal o permanentemente (Adler y Harvell, 1990); implican la activación y/o desactivación de genes para la resistencia desde la germinación hasta la madurez en distintos ambientes espaciales y temporales.

La complejidad y especificidad de la selección de las defensas antiherbivoría están en función del número de especies herbívoras que soporta la planta. Las tendencias en este último aspecto apuntan en varios sentidos (Linhart, 1991). Por ejemplo, las especies de talla pequeña y de vida corta (como las plantas anuales) soportan menos especies herbívoras que las de talla mayor y más longevas (como los árboles) con rangos ecológicos y geográficos comparables. Igualmente, las plantas con distribuciones limitadas tienen menos especies de herbívoros asociadas que las especies comunes y ampliamente distribuidas. A su vez, entre especies vegetales con distribuciones geográficas y longevidad comparables, los árboles parecen soportar más herbívoros que las hierbas perennes cuyas partes aéreas desaparecen anualmente.

En cuanto a la variabilidad espacial y temporal de la herbivoría, la información es aún controversial, por lo que en la literatura especializada es posible encontrar afirmaciones contradictorias. Según Landsberg y Ohmart (1989), parece que los niveles muy altos ni los muy bajos están asociados de manera única con algún tipo particular de vegetación. Estos autores mencionan que se han asociado valores relativamente altos de defoliación con zonas en regeneración y con plantas jóvenes, pero que de manera general se puede decir que los niveles de herbivoría en comunidades comparable por su estado de madurez son grandemente uniformes. Otros autores afirman lo opuesto. Esto es, que el efecto de la herbivoría es marcadamente mayor en los trópicos que en los ambientes templados (Coley y Aide, 1991), y que la heterogeneidad ambiental (Bryant *et al.*, 1983; Coley *et al.*, 1985), la estructura de la vegetación (Risch *et al.*, 1983), la fenología foliar (Stamp y Bower, 1990), la calidad de la vegetación (Mattson, 1980) y el estado sucesional (Cates y Orians, 1977) influyen sobre los niveles de herbivoría encontrados en un sistema, en un determinado lugar a un momento dado.

Todo lo anterior ha llevado a analizar los mecanismos que seleccionan las estrategias de las plantas capaces de evitar o disminuir su disponibilidad como potenciales víctimas de herbivoría. Esto se ha hecho estudiando la relación costo-beneficio de la defensa con base en la asignación de recursos de las plantas.

El hecho de que los recursos están disponibles diferencialmente en espacio y tiempo, sugiere que la producción de defensas de las plantas será favorecida cuando sus costos asociados sean menores a los beneficios adquiridos (Bryant *et al.*, 1983; Coley *et al.*, 1985).

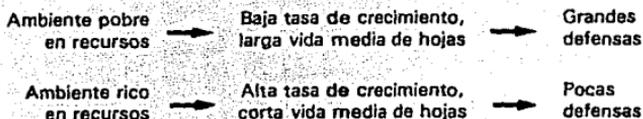
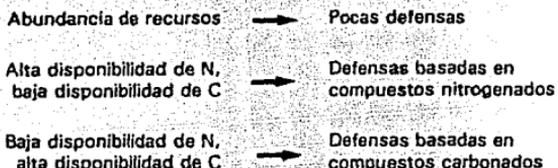
Después de defoliación severa o repetida, algunas plantas (aparentemente muy tolerantes a la defoliación) son capaces de producir un follaje abundante; por sus características juveniles, este nuevo follaje sufre también altos niveles de defoliación. Es decir, la actividad del herbívoro mantiene o incrementa continuamente la disponibilidad de recursos de alta calidad, lo que favorece subsiguientes generaciones de la misma especie de herbívoro, resultando en daños crónicos a la misma planta individual. Craig *et al.* (1986) acuñaron el término "regulación del recurso" para describir este fenómeno. En este caso se trata de especies vegetales con características fuertemente competitivas que habitan en ambientes ricos en recursos de todo tipo, o bien en ambientes normalmente pobres pero sujetos a disturbios subletales que proveen pulsos de recursos (Craig *et al.*, 1986).

Lo anterior conduce a pensar que los ambientes ricos en recursos favorecen a las especies de plantas con un potencial para rápido crecimiento, pues estas especies pueden fácilmente reemplazar los recursos perdidos por la herbivoría y no necesitan invertir en defensas (Bryant *et al.*, 1983). Por el contrario, en hábitats fuertemente influidos por recursos limitantes, el reemplazo de nutrimentos perdidos con la herbivoría se torna más costoso. En consecuencia, la inversión en defensas antiherbivoría resulta en mayores beneficios (Coley *et al.*, 1985).

Se han propuesto varias hipótesis para analizar la estrategia defensiva contra la herbivoría seleccionada según la disponibilidad de recursos (Figura 4). En ellas se combinan argumentos de calidad del ambiente, tipo de recurso limitante, costo metabólico de las defensas y vida media de las hojas. Tales hipótesis, que a continuación se presentan, no son mutuamente excluyentes, sino que se complementan haciendo énfasis en una parte de la compleja ecología de las defensas.

Coley *et al.* (1985) señalan que en un ambiente pobre en recursos, las plantas más exitosas corresponderán a especies de crecimiento lento, con vida media de hojas muy larga (de más de un año). Bajo esta condición, las hojas pueden acumular grandes daños por herbivoría, por lo que se favorecerá la inversión en grandes defensas. Por tanto, será posible encontrar relativamente altos niveles de herbivoría en plantas de rápido crecimiento que ocupen hábitats ricos en recursos; y relativamente bajos en plantas de crecimiento lento, bien defendidas y que ocupen hábitats con recursos limitados.

Bryant *et al.* (1983) proponen que, ante una gran abundancia de recursos, las plantas tendrán pocas defensas contra la herbivoría. En caso contrario, la defensa seleccionada dependerá de un balance de la disponibilidad de carbono y nitrógeno. Si el ambiente es pobre en carbono pero rico en nitrógeno (o, alternativamente, si se trata de especies capaces de fijar nitrógeno simbióticamente) la defensa seleccionada se basará ampliamente en compuestos nitrogenados (*e. g.* aminoácidos tóxicos). Si el ambiente es pobre en nitrógeno pero existe alta disponibilidad de luz solar para realizar fotosíntesis, las defensas se basarán en compuestos

1. Coley *et al.* (1985): calidad del ambiente2. Bryant *et al.* (1983): cantidad de recursos, balance C/N

## 3. McKey (1984): vida media de las hojas, costo metabólico acumulado de las defensas

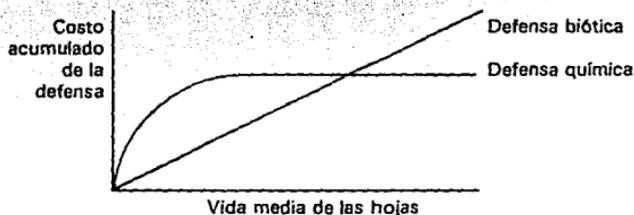
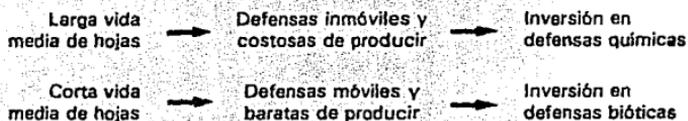


Figura 4. Hipótesis propuestas en torno a la selección de defensas contra la herbivoría con base en la disponibilidad de recursos. Las flechas pueden leerse como "lo que implica".

carbonados de todo tipo (e. g. espinas, taninos, terpenoides, néctar extrafloral).

McKey (1984) pone en relieve la vida media de las hojas, el costo metabólico acumulado de las defensas y su movilidad de una hoja a otra. Indica que en plantas con hojas de mucha vida media, la inversión se orientará a defensas químicas; mientras que si las hojas son de poca vida media, la inversión se orientará a defensas bióticas. Las defensas químicas muestran un costo inicial elevado, pero dada su inmovilidad, su costo acumulado tiende a permanecer constante a medida que transcurre el tiempo. Las defensas bióticas son mucho menos costosas de ser producidas, pero si se producen durante mucho tiempo para defender órganos individuales (hojas, flores, frutos), su costo acumulado crece infinitamente. Por tanto, las defensas bióticas serán útiles si el órgano en cuestión es defendido durante poco tiempo. De esta manera, la planta puede movilizar dichas defensas para ubicarlas en los sitios y en los momentos más relevantes para su adecuación y más susceptibles de ataque por herbívoros.

#### 1.4.3. Mutualismo a través de nectarios extraflorales

Las plantas que secretan néctar mantienen innumerables interacciones con animales a través de éste (Buckley, 1982; Beattie, 1985; Keeler, 1989). Generalmente se asume que estas interacciones son de tipo mutualista, donde los participantes logran algún beneficio e incrementan su adecuación. Los beneficios de algunas interacciones mutualistas pueden ser directos si se trata de asociaciones uno a uno, con resultados obvios para ambas especies participantes, como es el caso de la polinización por insectos o aves. En otras situaciones los beneficios pueden no ser tan directos o evidentes, particularmente si implican la participación de una tercera especie. Tal es el caso en que un mutualismo (e. g., asociación hormiga neotrófica-planta productora de néctar floral o extrafloral) permite contrarrestar o disminuir los efectos de una interacción antagónica, como la herbivoría. En este caso, los visitantes buscadores de néctar logran reducir con su presencia y agresividad los daños causados por los herbívoros en hojas, flores o frutos.

Los nectarios extraflorales son glándulas secretoras de néctar localizadas en pétalos, sépalos, peciolo, tallos, hojas, brácteas y frutos (Bentley, 1977a). Abundante evidencia experimental sugiere que los visitantes a los nectarios extraflorales, tales como hormigas y avispas, protegen a la planta contra la acción de herbívoros (e. g. Bentley, 1976, 1977b; Koptur, 1984; Horvitz y Schemske, 1986; Rico-Gray, 1989; Rico-Gray y Thien, 1989a; Smith *et al.*, 1990). En estos ejemplos, las plantas con hormigas resultan más beneficiadas (mayor producción de frutos y semillas) que plantas a las que se les ha imposibilitado el acceso de su potencial socio

mutualista (hormiga). Es necesario destacar que no en todos los casos estudiados se han determinado beneficios para la planta como producto de su asociación con hormigas (e. g. O'Dowd y Catchpole, 1983; Tempel, 1983; Devall, 1987; Rico-Gray y Thien, 1989b).

Las cualidades de la asociación entre las plantas con nectarios extraflorales y sus visitantes mutualistas son definidas no tan solo por las características del néctar mismo, sino también por las condicionantes ecológicas de su secreción (Rico-Gray, 1993). Esto es, la asociación mutualista a través de nectarios extraflorales está matizada tanto por las características químicas del néctar como por la época del año, las condiciones meteorológicas, el fenostado de la planta y los sitios de secreción del néctar.

Los beneficios para la planta pueden ser medidos en términos de fecundidad, es decir, el número de frutos o semillas producido por temporada (Buckley, 1982; Thompson, 1982; Beattie, 1985; Keeler, 1989). En el caso de los visitantes mutualistas, generalmente se asumen los beneficios, ya que se considera que los obtienen directamente a través del alimento y/o los sitios de anidación que ofrece la planta. Esto se hace así porque es más difícil medir la fecundidad de, por ejemplo, una colonia de hormigas, lo que indica unidireccionalidad en la interpretación de la asociación (Cushman y Beattie, 1991).

Se ha sugerido que los nectarios extraflorales pudieron haber evolucionado como una defensa específica contra los mutualismos hormiga-homóptero; las plantas, al ofrecer néctar como sustituto de las secreciones de los homópteros, distraen a las hormigas de la atención a los homópteros (Becerra y Venable, 1989, 1991). Un punto a favor de esta hipótesis es que, para las hormigas, los homópteros pueden requerir un cuidado mucho más complejo que los nectarios extraflorales (Carroll y Janzen, 1973). En contrapartida, algunos estudios de homópteros han mostrado que al menos algunas especies de hormiga realmente prefieren las deyecciones dulces sobre el alimento ofrecido por la planta (Buckley, 1983; Rico-Gray y Thien, 1989b; Fiala, 1990). Las hormigas prefieren néctar rico en azúcares y aminoácidos, y que son capaces de discriminar entre néctares pobres y ricos en nutrimentos (Lanza, 1988). Desde la perspectiva de la hormiga y considerando tan solo la composición de azúcares, los nectarios extraflorales de las plantas y las deyecciones dulces de los homópteros pueden ser muy similares (Carroll y Janzen, 1973; Beattie, 1985; Stone *et al.*, 1985; Ruffner y Clark, 1986), pero no lo son tanto si se consideran otros componentes (Carroll y Janzen, 1973). El néctar extrafloral con frecuencia contiene casi exclusivamente glucosa y fructosa (Janzen, 1966) y glucosa, fructosa y sacarosa (Jeffrey *et al.*, 1970); bajo condiciones de herbivoría incrementada, el néctar extrafloral puede ser enriquecido con aminoácidos (Smith *et al.*, 1990), aumentando su atracción para las hormigas. Pero aún así este néctar enriquecido puede no poseer todos los nutrimentos que poseen las deyecciones dulces de los homópteros, ricas en proteínas, vitaminas, grasas y azúcares (Gray, 1952; Maltais

y Auclair, 1952; Ewart y Metcalfe, 1956; Strong, 1963, 1965; Carroll y Janzen, 1973). En tal caso, la única superioridad del néctar respecto de las deyecciones dulces de homópteros es su mayor disponibilidad como fuente de agua en ambientes secos.

#### 1.4.4. Mutualismo hormiga-planta

En la literatura es posible encontrar varias categorizaciones de los mutualismos hormiga-planta (e. g. Huxley, 1980; Schemske, 1983; Rico-Gray, 1987). Todas ellas tienden a distinguir el grado de interdependencia entre plantas y hormigas, según la naturaleza del recurso ofrecido por la planta y el tipo de actividad defensiva de las hormigas. Los recursos que las hormigas pueden encontrar en las plantas pueden consistir en: (i) nectarios extraflorales que secretan una solución azucarada ocasionalmente enriquecida con aminoácidos; y (ii) un sistema de recursos donde las plantas proveen la comida rica en lípidos y proteínas, o sitios de anidación, o ambos, eventualmente en adición al nectario extrafloral. Los nectarios extraflorales, desde el punto de vista de las hormigas, liberan recursos alimenticios altamente predecibles en espacio, tiempo, cantidad y cualidad (Carroll y Janzen, 1973). Por tanto, son fuente de una rigurosa defensa territorial (B. Carroll, citado en Carroll y Janzen, 1973). No obstante, también son extremadamente generalizados; es decir, no es necesaria una alta especialización para explotarlos (Carroll y Janzen, 1973). En consecuencia, las asociaciones hormiga-planta basadas en nectarios extraflorales como canales de atracción por la planta, tienden a ser facultativas y difusas (Rico-Gray, 1993). Los mutualismos hormiga-planta generalmente no resultan en un alto grado de especificidad y varias especies de hormiga no relacionadas comparten comúnmente un recurso alimenticio fácilmente explotable (Rico-Gray, 1993). Así, las interacciones en donde las plantas solo ofrecen néctar extrafloral se consideran como mutualismos generalizados. El caso en que se ofrece un recurso completo comprende interacciones mutualistas que pueden llegar a generar coevolución. Sin embargo, solo ocasionalmente la selección natural favorece la coevolución de especies de hormigas y plantas especializadas en explotar un mutualismo (Thompson, 1982).

Para que se dé una interacción benéfica entre hormigas y plantas que producen néctar extrafloral, debe ocurrir lo siguiente: (i) las hormigas deben estar presentes en las plantas, mostrar conducta agresiva contra los animales herbívoros que afectan a la planta y ser efectivamente benéficas; y (ii) las plantas deben ser vulnerables y estar sujetas al ataque por animales herbívoros en alguna etapa de su ciclo de vida, así como variar el flujo de néctar directamente con la actividad del herbívoro (Bentley, 1977a).

El primer estudio conocido de mutualismo hormiga-planta es la asociación entre la hormiga *Pseudomyrmex ferruginea* y la leguminosa *Acacia cornigera*, en el que se determinó que la hormiga defiende a la planta contra animales herbívoros y plantas trepadoras, recibiendo a cambio refugio y alimento (Janzen, 1966). Otros investigadores reportan casos de interacciones positivas similares (e. g. Koptur, 1984; Horvitz y Schemske, 1986; Rico-Gray *et al.*, 1989; Rico-Gray y Thien, 1989a). Pero también se conocen asociaciones de tipo negativo, en donde la asociación hormiga-planta no resulta en beneficio mutuo a pesar de encontrarse los elementos que las podrían generar, por ejemplo nectarios extraflorales (e. g. Thompson, 1982; O'Dowd y Catchpole, 1983; Tempel, 1983; Beattie, 1985; Devall, 1987; Keeler, 1989; Rico-Gray y Thien, 1989b; Costa *et al.*, 1992; Rico-Gray, 1993; Vasconcelos, 1993; Rico-Arce, 1994). Por tanto, los resultados que indiquen la existencia de mutualismos, han de ser interpretados con cuidado.

La presente investigación se dedicó a la evaluación de los posibles efectos mutualistas en la producción de frutos de plantas cuyos nectarios extraflorales atraen a diversas especies de hormiga, así como a la determinación de los efectos de la herbivoría en la producción de frutos y la determinación de la presencia (o ausencia) de sustancias aleloquímicas en tales plantas. El modelo de estudio fue la población natural de *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae) del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, en el estado de Veracruz, México. *T. ulmifolia* es una planta con nectarios extraflorales ubicados en la base de las hojas; muy cerca de ellos crecen las estructuras reproductivas. Estos nectarios extraflorales no son productivos todo el tiempo, sino que su funcionamiento está asociado a los momentos de floración y fructificación. Los nectarios extraflorales son visitados asiduamente por diversas especies de hormiga en las ocasiones en que de ellos emana néctar.

## 2. OBJETIVOS E HIPOTESIS

### 2.1. Objetivos

- 1) Determinar experimentalmente el efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos en individuos de *Turnera ulmifolia*.
- 2) Determinar el efecto que diferentes especies de hormiga visitantes de los nectarios extraflorales de *T. ulmifolia*, tienen sobre la herbivoría sufrida y el éxito reproductivo de la planta (medido como producción total de frutos por temporada).
- 3) Determinar mediante análisis químicos la presencia o ausencia de aleloquímicos en los tejidos de *T. ulmifolia*.

### 2.2. Hipótesis

- La producción de frutos de *T. ulmifolia* es uniforme a lo largo del año.
- La producción de frutos de *T. ulmifolia* es independiente de la especie (o mezcla de especies, si se presenta más de una) de hormiga que visite sus nectarios extraflorales.
- El número de frutos producido es igual en individuos de *T. ulmifolia* con hormigas que sin hormigas.
- La producción de frutos es independiente del número de hormigas que visite los nectarios extraflorales de *T. ulmifolia*.
- La herbivoría sufrida por individuos de *T. ulmifolia* es independiente del número de hormigas que visitan sus nectarios extraflorales.
- La herbivoría no tiene efecto significativo sobre la producción de frutos en *Turnera ulmifolia*.
- La presencia de aleloquímicos en los tejidos de *T. ulmifolia* debe ser mínima.

### 3. AREA DE ESTUDIO

#### 3.1. Localización

La investigación se realizó en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del Instituto de Ecología, A. C., en el municipio de Actopan, al centro del estado de Veracruz, México ( $19^{\circ}31' N$ ,  $96^{\circ}23' W$ ) (Figura 5). Esta zona corresponde al punto de confluencia de las provincias fisiográficas de el Eje Volcánico Transversal, la Planicie Costera Nororiental y la Planicie Costera Suroriental del Golfo de México (ver Rzedowski, 1978).

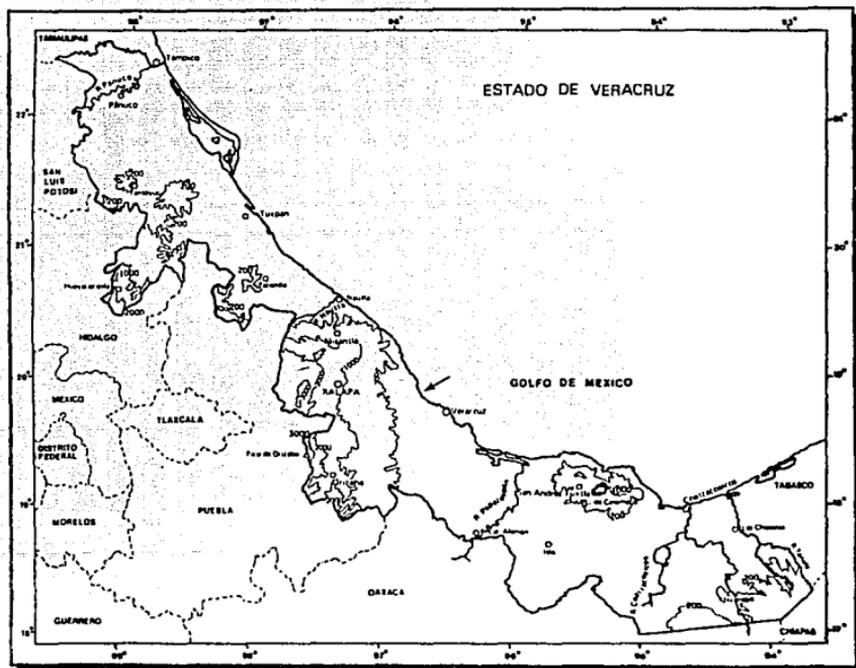


Figura 5. Ubicación del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, señalada con una flecha.

### 3.3. Clima

El clima es del tipo Aw<sup>2</sup>, cálido subhúmedo, con lluvias en verano. La temperatura máxima extrema es de 34 °C y la mínima es de 11 °C; la temperatura media anual varía entre 22 y 26 °C. La precipitación total anual oscila entre 1,200 y 1,500 mm (Novelo, 1978).

Durante el estudio (que ocupó de mediados de 1991 a mediados de 1993, aunque con fines comparativos se ofrecen los datos climatológicos de todos los meses de cada año), la temperatura varió poco, pero la precipitación total fue mayor durante 1992 (Tabla 1 y Figura 6). La mayor precipitación ocurrió en junio-septiembre (verano-otoño); fuera de esta temporada fue notablemente escasa. Las mayores diferencias de precipitación en un mes dado de los tres años ocurrieron entre 1992 y 1993 (Tablas 2a y 2b, Anexo I, página 66). La precipitación comparada mes a mes presentó correlaciones (Tabla 2c, Anexo I, página 66) que fueron positivas y altas si la precipitación de los meses respectivos de un año se mantenían más altas que las de los otros años; por ejemplo, las precipitaciones de enero, julio, agosto y septiembre, que muestran altas correlaciones, son los meses que en 1992 registraron picos mayores a los de los otros dos años. Así mismo, las correlaciones pueden ser bajas o bien altas y negativas para meses contiguos; es decir la precipitación de un mes podía afectar a la del siguiente.

Tabla 1. Promedios mensuales de precipitación (P, en mm) y temperatura (T, en °C) registrados en la estación CICOLMA durante los años en que se desarrolló el estudio.

Mes	1991		1992		1993	
	P	T	P	T	P	T
Ene.	4.0	21.0	38.5	19.37	2.0	22.3
Feb.	4.0	20.8	7.0	20.26	14.0	22.1
Mar.	86.6	23.3	34.5	23.05	0.0	22.6
Abr.	34.0	25.3	57.0	24.18	8.0	25.0
May.	11.0	27.4	62.5	25.15	58.0	26.2
Jun.	285.4	26.4	166.5	26.70	479.0	26.2
Jul.	312.5	26.6	370.5	26.10	337.0	26.3
Ago.	256.0	26.9	510.5	25.97	258.0	26.3
Sep.	305.5	26.1	424.5	25.93	315.5	26.7
Oct.	105.2	25.5	84.0	25.45	16.5	25.6
Nov.	48.0	23.0	10.5	25.53	13.5	23.7
Dic.	51.0	21.8	8.5	23.69	0.0	22.0
Total	1503.2	-	1774.5	-	1501.5	-

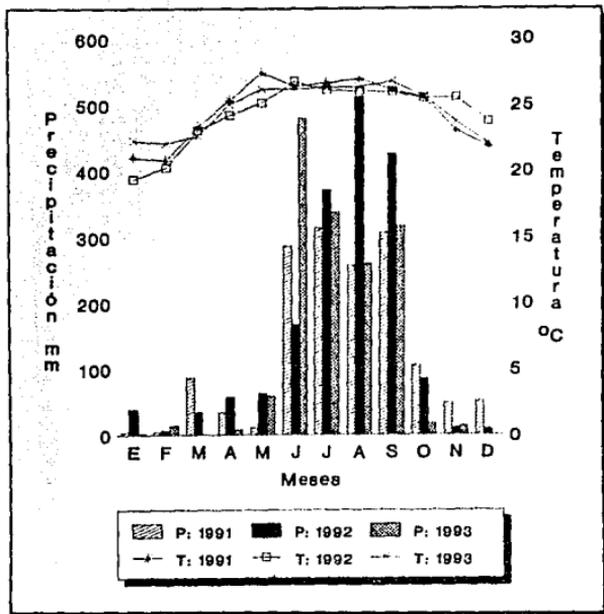


Figura 6. Datos de temperatura y precipitación de la estación climatológica CICOLMA para los años 1991, 1992 y 1993.

### 3.2. Ambiente físico y vegetación

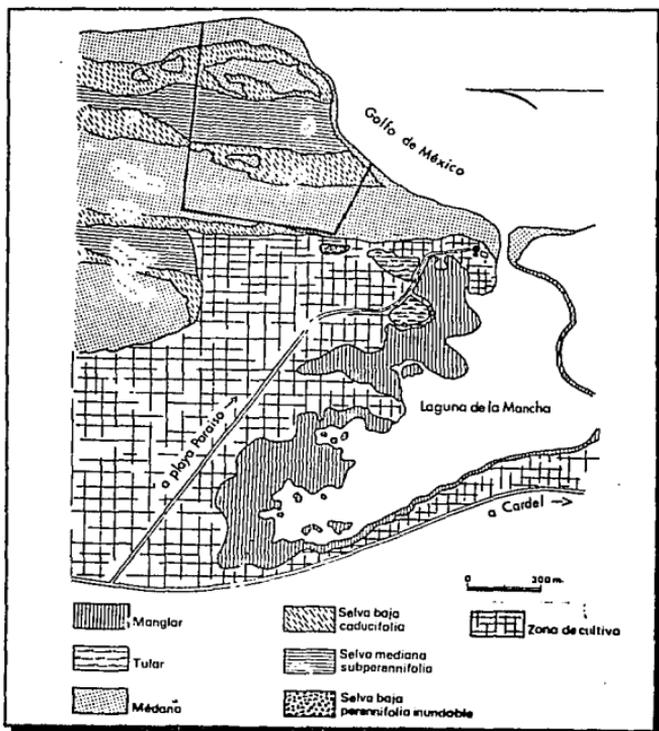
El sustrato en el CICOLMA está constituido por grandes acumulaciones de arena que conforman dunas fijas, móviles y semimóviles. La cercanía del mar confiere otras características: aspersión salina provocada por la brisa marina y fenómenos estacionales (en verano-otoño o en otoño-invierno) característicos de las costas del Golfo de México, tales como inundaciones, mareas altas, ciclones, tormentas y los llamados "nortes" (Martínez y Valverde, 1992).

Además de una topografía cambiante como resultado de la motilidad de las dunas, la composición arenosa del sustrato y la cercanía del mar propician condiciones deshidratantes debidas a la baja retención de humedad; y escasez de nutrimentos en el suelo, que se agrava debido a la rápida percolación de la materia orgánica (Salisbury, 1952). Otros factores abióticos importantes en la zona son la gran radiación solar, las altas temperaturas diurnas y nocturnas, y la marcada estacionalidad de las lluvias.

En consecuencia, la vegetación de la zona de estudio es sumamente dependiente de (a) la disponibilidad del agua, que cambia con la topografía, la cobertura vegetal y la estación del año; (b) la evapotranspiración, que es muy alta, y (c) la duración del estiaje, que puede llegar a ocupar la mitad del año. Así, la vegetación se distribuye en mosaicos dispersos heterogéneamente. Los fenómenos fenológicos y, por tanto, las fisomías particulares de cada mosaico, reflejan muy estrechamente la disponibilidad estacional del agua (ver Lerdau *et al.*, 1991). Hay, sin embargo, algunos cuerpos de agua permanentes (la laguna costera de La Mancha y una pequeña laguna de agua dulce) que permiten la existencia de vegetación con fisonomía no estacional adyacente a la vegetación estacional, y que pueden servir de refugio durante la sequía a animales no migratorios capaces de explotar ambos tipos de hábitat.

Los tipos de vegetación descritos para la zona son: selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia, manglar y matorral de dunas costeras (Figura 7) (Moreno-Casasola *et al.*, 1982;

Figura 7. Distribución de los principales tipos de vegetación presentes en el CICOLMA, cuyos terrenos aparecen enmarcados (tomado de Novelo, 1978).



Novelo, 1978; Rico-Gray y Lot, 1983). Estos tipos de vegetación se distribuyen de manera discontinua, conformando mosaicos de muy variables dimensiones y características microambientales de cobertura vegetal e insolación. Los elementos florísticos corresponden a la Provincia de la Costa del Golfo de México, Región Caribeña del Reino Neotropical (Rzedowski, 1978).

## 4. MATERIALES Y MÉTODO

### 4.1. Descripción de la planta: *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae)

*Turnera ulmifolia* es un complejo polimórfico poliploide de hierbas perennes, nativas de una gran parte de los trópicos del Nuevo Mundo y advenedizas en partes de Africa, India y el sudeste de Asia (Barret y Shore, 1987). Se reconocen 12 variedades integradas dentro de este complejo, aunque tratamientos regionales han elevado algunas variedades al rango de especie, mientras otras tienen un *status* taxonómico dudoso (Barret y Shore, 1987). Detalles de la variación morfológica y de interfertilidad se encuentran en Shore y Barret (1985).

En *T. ulmifolia* ocurren dos patrones contrastantes de morfología floral asociados con la cruz (e. g. tamaños de estilo, estambres y polen), de modo que las poblaciones son dimórficas o monomórficas (Barret, 1978). Las poblaciones dimórficas son fuertemente autoincompatibles sexualmente. Las poblaciones monomórficas pueden sufrir autopolinización automática si el morfo muestra sus órganos sexuales muy próximos. En México se encuentra la variedad *vetulina*, la cual es monomórfica y autocompatible sexualmente (Barret y Shore, 1987).

Las poblaciones de *T. ulmifolia* son conspicuas como hierbas a la orilla de caminos y en lugares abiertos, pero raramente colonizan tierras arables (Barret, 1978). En su distribución por continentes e islas siguen principalmente las vertientes costeras. Habitan en diferentes tipos de vegetación: selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia, matorral de dunas costeras y pastizales. La población en el área de estudio se ubica en dunas fijas y semifijas, a unos 100-300 m de la playa, siguiendo la línea de la costa. Esta población consta de agrupaciones de 5-10 individuos, los cuales forman mosaicos de 1-5 m de diámetro distribuidos en las zonas más abiertas de los matorrales de duna. Cada mosaico es visitado de manera dominante por una especie de hormiga, aunque puede haber mezcla de dos o más especies.

La planta es pequeña, subfrútice, de 0.4-1.2 m de alto, erecta, aromática; el tallo es ramificado, el indumento de pelos simples, más notorios en las partes inmaduras. Las hojas son alternas y/o verticiladas, ligeramente más claras en el envés, variables en forma, angostamente elípticas a lanceoladas, raramente oblongolanceoladas, de 0.4-7 cm de largo, 0.4-3.1 cm de ancho, pubescentes en ambas superficies, el envés con la nervación ligeramente prominente, el margen crenado en la mitad basal, el ápice acuminado a agudo, la base redondeada, cuneada o atenuada, algunas veces con dos glándulas basales conspicuas o inconspicuas; peciolo linear, de hasta 5 mm de largo, densamente adpreso-seríceo, piloso o glabro, el indumento más notorio en

las partes inmaduras. Las inflorescencias son axilares, de apariencia cimosa cuando inmaduras; las flores son solitarias sobre pedicelos al desarrollar el fruto; pedicelos unidos al peciolo foliar, cortos, de 2 mm de largo, o del mismo largo que los peciolos sustentantes; bracteolas lineares o subuladas, de 10-15 mm de ancho, pubescentes, con el margen liso o aserrado; flores amarillas, de 1.5-3 cm de largo,; sépalos angostamente triangulares a lineares, de 5-15 mm de largo, pubescentes o puberulentos en la superficie abaxial; pétalos amarillos, o algunas veces púrpura oscuro o pardos en la base, obovados, ligeramente unguiculados, de 2.5 cm de largo, translúcidos, unidos en la parte inferior formando un tubo (hipanto); estambres insertos cerca de la base del hipanto, de 1-1.5 cm de largo, los filamentos de 8-12 mm de largo, las anteras de 4 mm de largo; ovario súpero, densamente sericeo, los estilos de 5-10 mm de largo, los estigmas de 1.7 mm de largo, densamente fimbriados. El fruto es una cápsula verde, ampliamente elipsoide, de 4-9 mm de largo, de 5-12 mm de ancho, trivalvado, el pericarpo verdoso, tuberculado a densamente sericeo a corto-piloso, verrucoso a ampoloso; semillas ovoide-oblongas, ligeramente incurvadas, de 3 mm de largo, reticuladas, glabras (Gama *et al.* 1985) (Figura 8).

*Turnera ulmifolia* florece todo el año. Las ramas crecen continuamente por el meristemo apical, produciendo hojas regularmente y alrededor de una flor diaria (1-3). Las flores se originan de yemas en la axila del peciolo de las hojas; no a todas las hojas se asocia una flor. Las flores duran menos de un día en antesis; una vez polinizada, la formación del fruto dura alrededor de 20 días, hasta que se seca y abre. Las semillas muestran el elaisoma muy conspicuo. Las hojas permanecen durante todo el desarrollo del fruto y continúan aún después de la apertura de éste.

Las hojas presentan nectarios extraflorales a ambos lados del peciolo (Figura 8), muy cerca de la inserción del pedúnculo floral. El néctar producido por los nectarios extraflorales es una solución balanceada de sacarosa, glucosa y fructuosa, que puede ser utilizada directamente por los insectos sin tener que realizar ningún tipo de conversión (Elias *et al.* 1975). Los nectarios extraflorales son asiduamente visitados por varias especies de hormiga (*Camponotus planatus* Roger, *Camponotus rectangularis* Emery, *Conomyrma* sp., *Forelius* sp., *Crematogaster brevispinosa* Mayr.), dos especies de avispa (*Polistes* sp. (Vespidae) y una especie desconocida) y abejas (*Apis mellifera* L.). Los herbívoros observados (junio-septiembre), son las orugas de la mariposa *Euptoieta claudia* (Lepidoptera: Nymphalidae), que se alimentan de las hojas de la planta, y un insecto escama (Coccididae: Homoptera), que se alimenta de fluidos en el extremo apical de las ramas.

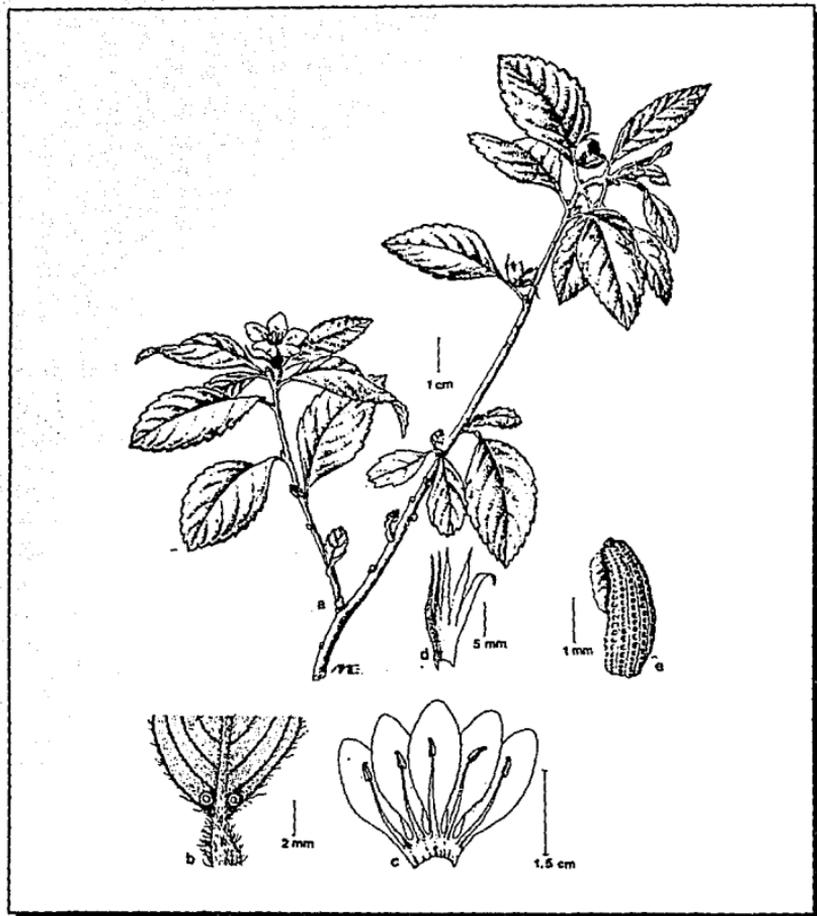


Figura 8. *Turnera ulmifolia*. a, rama con flor y fruto; b, detalle de la hoja con nectarios extraflorales; c, corola abierta con estambres; d, detalle del cáliz; e, semilla con eliosoma (tomado de Gama *et al.*, 1985).

## 4.2. Descripción general de las hormigas (Hymenoptera:Formicidae)

El género *Crematogaster* (Myrmicinae) se caracteriza por tener antenas con ocho segmentos. El peciolo se encuentra sujetado a la superficie dorsal anterior del primer segmento del gáster. El perfil del dorso del gáster es ligeramente convexo, plano, o cóncavo, en contraste con la fuertemente convexa porción ventral. En vista dorsal, el gáster es más o menos de forma acorazonada y es capaz de ser flexionado hacia adelante sobre el elitronco. El peciolo aplanado dorsalmente; el nodo es inconspicuo o ausente (Hölldobler y Wilson, 1990) (Figura 9).

El género *Forelius* (Dolichoderinae) se caracteriza por tener mandíbulas con cinco dientes prominentes (incluyendo al diente basal o ángulo), con 1-4 denticulos que separan el cuarto del tercero y el diente basal o ángulo. De perfil, el clipeus tiene dos o más pelos erectos, largos y derechos, que se proyectan hacia adelante y/o hacia arriba, y dos o más pelos (como regla más largos que los pelos rectos) originados en o cerca del margen anterior que se curva hacia abajo sobre las superficies superiores de las mandíbulas cerradas. La región metanotal ligera a moderadamente impresa; el perfil propodeal ligera o moderadamente distinto del resto del elitronco (Hölldobler y Wilson, 1990) (Figura 9).

El género *Conomyrma* (Dolichoderinae) se caracteriza por la falta de una proyección hipostomal tipo diente, adyacente a la superficie ventral de las inserciones mandibulares. El integumento es delgado y flexible, rara vez conspicuamente esculpido. Las espinas torácicas están generalmente ausentes, sin embargo, en vista de perfil se presenta en la unión de las caras propodeales una protuberancia tipo diente, que se proyecta más o menos verticalmente y/o hacia atrás desde la unión de las caras basal y declivicea. La tercera articulación de los palpos maxilares es usualmente elongada, comúnmente tan larga o más que los tres articulaciones distales combinadas. De perfil, el diente propodeal se proyecta hacia arriba (algunas veces ligeramente hacia adelante o hacia atrás). El peciolo, tipo escama, no nodiforme, su cresta de moderadamente a muy afilada (Hölldobler y Wilson, 1990) (Figura 9).

El género *Camponotus* (Formicinae) se caracteriza porque el perfil del elitronco es uniformemente convexo, con el propodeum no deprimido debajo del nivel del promesonotum y, la región metanotal, si acaso ligeramente impresa (usualmente no impresa). El elitronco en vista dorsal es usualmente de forma de cuña y se estrecha posteriormente. Sutura metanotal usualmente presente a través del dorsum y elitronco. La carina mesepisternal raramente elevada, abruptamente y reflexa cerca de la base de las coxa de las patas delantera, alcanzando hasta la base interna de la coxa media. Las obreras son continuamente polimórficas y algunas veces dimórficas. La cabeza en general no oblicuamente truncada en el frente; y, si acaso truncada,

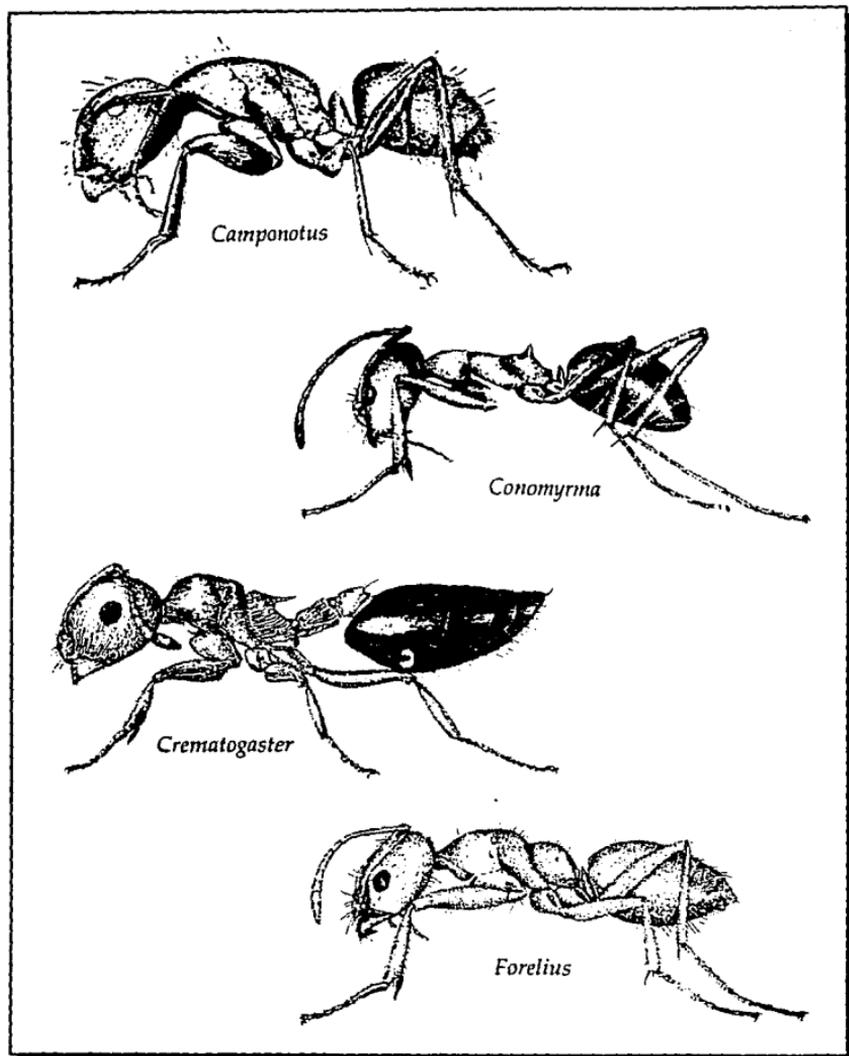


Figura 9. Géneros de hormigas identificados visitantes de los nectarios extraflorales de *Turnera ulmifolia* en el CICOLMA durante el estudio.

la zona truncada no tiene márgenes afilados. La mandíbula dentada a lo largo de todo el margen masticador (Hölldobler y Wilson, 1990) (Figura 9).

#### 4.3. Método

La investigación tuvo una duración de dos años. Constó de una serie de experimentos y observaciones en el campo (con una periodicidad de 15 días para las visitas de campo y una duración de cuatro o cinco horas por cada visita), y de análisis estadísticos de los datos generados. Los sitios de muestreo se establecieron a unos 100 m de la playa. Para alcanzar el primer objetivo, dedicado a la determinación experimental del efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos, se realizó un experimento de herbivoría artificial sobre individuos de *T. ulmifolia*. Para cubrir el segundo objetivo, sobre la determinación del efecto que tienen diferentes especies de hormiga visitantes de los nectarios extraflorales en el éxito reproductivo, se hicieron observaciones sobre la producción de frutos en plantas *T. ulmifolia* visitadas por hormigas y en plantas donde las hormigas visitantes fueron excluidas experimentalmente. Para lograr el tercer objetivo, orientado a la determinación de la presencia o ausencia de aleloquímicos, se realizaron análisis químico-biológicos sobre material seco de plantas de *T. ulmifolia* colectadas frescas en la zona de muestreo. Las actividades realizadas en la consecución de cada objetivo fueron las que se indican a continuación.

##### 4.3.1. Herbivoría artificial

Se eligieron cuatro grupos de plantas en los matorrales de dunas semimóviles, con tres individuos cada uno, visitados por una sola especie de hormiga (*Camponotus planatus*) y en similares condiciones de vigor y talla. Cada grupo se sometió aleatoriamente a 0%, 25%, 50% y 75% de herbivoría artificial. Para ello se eligieron en cada planta dos ramas de unos 20 cm de largo, en las que todas las hojas con más de 0.5 cm de largo fueron cortadas con tijeras rectas en los porcentajes respectivos y según indica la Figura 10. Cada 15 días durante dos meses se practicó la defoliación correspondiente, se contaron y retiraron los frutos producidos y se contaron las hojas nuevas. Con los datos obtenidos se validaron las hipótesis nulas indicadas en la Tabla 3.

Figura 10. Proporción de defoliación en cada hoja de las plantas de *Turnera ulmifolia* incluidas en el experimento de herbivoría artificial. Para detalles vea el texto.

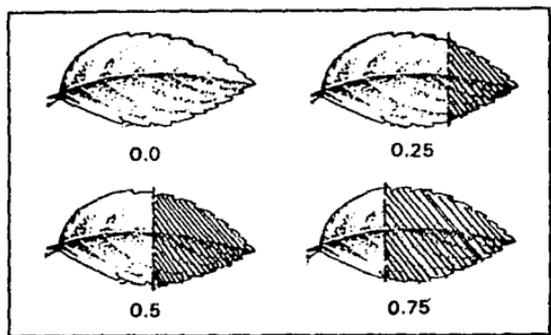


Tabla 3. Hipótesis nulas ( $H_0$ ) consideradas en el primer objetivo y análisis estadístico realizados para validarlas (ver Zar, 1984).

$H_0$	Prueba estadística
a) La herbivoría artificial no tiene efecto significativo sobre la producción de frutos	Spearman
b) La producción de hojas nuevas no tiene efecto significativo sobre la producción de frutos	Spearman
c) La herbivoría artificial no tiene efecto significativo sobre la producción de hojas nuevas	Spearman

#### 4.3.2. Efectos de las hormigas

En este punto es necesario adelantar un poco los resultados para explicar los métodos de trabajo. Al inicio de la investigación, de mediados de 1991 y durante todo 1992 (que fue una temporada muy lluviosa), las plantas bajo estudio fueron visitadas constantemente por una especie de hormiga o, en el caso de mezcla de especies, esta mezcla se mantuvo constante. Después, durante 1993 (que fue un año menos lluvioso, con un estiaje muy severo), la situación cambió notablemente; en primer lugar, la población de *T. ulmifolia* en el sitio de muestreo disminuyó notablemente, a unos 15 individuos en total, aislados y muy separados entre sí (más de 30 m); luego la dominancia de las especies de hormiga visitantes de las plantas muestreadas cambió con frecuencia. En este año las plantas mostraron una mezcla cambiante de especies de hormiga visitantes y de número de individuos por cada especie de hormiga. En esta situación,

cada especie de hormiga tendió a dominar solo un conjunto de ramas de cada planta, con modificaciones periódicas en las ramas dominadas. Por tanto se hicieron más observaciones para estudiar esta nueva situación, una vez que la población volvió a crecer (más de 100 plantas, formando mosaicos de 1-5 individuos).

**OBSERVACIONES DEL PRIMER AÑO.** Se eligieron cinco grupos de plantas para el muestreo, con un número inicial de cinco individuos por grupo. Cada grupo de plantas se clasificó de acuerdo con la identidad de la especie de hormiga presente como *Camponotus planatus*, *Camponotus rectangularis*, *Conomyrma* sp. y mezcla de especies (*Conomyrma* sp., *Forelius* sp., *Crematogaster brevispinosa*). Con un quinto grupo de plantas se estableció un experimento de exclusión de hormigas para contrastar el efecto de éstas sobre el éxito reproductivo en los otros grupos de plantas. Para ello se aplicó una resina con insecticida (Tanglefoot) en la base de las plantas incluídas en el grupo y se limpió de hojas y ramas el área para impedir todo acceso de las hormigas a las plantas. A este grupo se le clasificó como Experimental. En cada uno de estos grupos, cada 15 días durante un año (agosto de 1991 a junio de 1992), se contaron y removieron (no se les pudo marcar con tinta o etiquetas) todos los frutos por planta, excepto en el tiempo cero, en que todos los frutos fueron retirados sin ser contados. Con los datos obtenidos se validaron las hipótesis nulas indicadas en la Tabla 4. Adicionalmente se propiciaron encuentros entre las hormigas y los herbívoros localizados sobre las plantas en estudio. Para ello en cinco ocasiones se tomó un ejemplar de tales herbívoros y se colocó sobre los tallos y las hojas donde se velan hormigas circulando.

Tabla 4. Hipótesis nulas y análisis estadísticos realizados para validarlas considerados para el segundo objetivo durante el primer año de observaciones (ver Zar, 1984).

Ho	Prueba estadística
a) No existen diferencias en la producción de frutos entre los distintos grupos de plantas	Kruskal-Wallis
b) La producción de frutos de un mes dado no tiene correlación con la precipitación y la temperatura del mismo mes y de uno y dos meses posteriores	Spearman
c) La variación en la producción de frutos no es explicada por la variación de la precipitación y la temperatura sin desfazar y desfasadas uno dos meses posteriores	Pearson al cuadrado

**OBSERVACIONES DEL SEGUNDO AÑO.** Se eligieron 40 plantas para muestreo, en cada una de las cuales se marcaron al azar tres ramas para hacer conteos de producción de frutos. Estas plantas fueron aleatoriamente asignadas a dos grupos de plantas: uno con hormigas y otro

en el que se excluyeron experimentalmente las hormigas como en el caso anterior (Experimental). Cada 15 días durante 4 meses (en la época de mayor actividad de la planta, junio a septiembre de 1993) se contó el número de hormigas presentes, se identificó la especie a que pertenecía cada una de ellas y se contó la producción quincenal de frutos de cada una de las ramas muestreadas, y se asignó además una categoría de la herbivoría (Tabla 5) observada por cada planta individual en cada fecha de muestreo. Por razones desconocidas se perdieron 14 plantas; de las 26 restantes, 18 correspondieron a las plantas con hormigas y ocho al grupo Experimental. Con los datos generados se validaron las hipótesis nulas presentados en la Tabla 6. Además, se repitieron los encuentros propiciados entre hormigas y herbívoros.

Tabla 5. Categorías de defoliación por herbivoría asignadas a cada planta en cada fecha de muestreo y atributos representados de defoliación natural aparente.

Categoría	Atributo representado
0	0%
1	Mayor a 1% y menor o igual a 10%
2	Mayor a 10% y menor o igual a 20%
3	Mayor a 20% y menor o igual a 40%
4	Mayor a 40% y menor o igual a 60%
5	Mayor a 60%

Tabla 6. Hipótesis nulas y análisis estadísticos realizados para validarlas considerados para el segundo objetivo durante el segundo año de observaciones (ver Zar, 1984).

Ho	Prueba estadística
i) La producción de frutos es uniforme a lo largo del año	Kruskal-Wallis
ii) La producción de frutos es igual en plantas con y sin hormigas	Kruskal-Wallis
iii) La cantidad de frutos producidos no depende de la cantidad de hormigas presentes en la planta	Spearman
iv) La herbivoría no depende del número de hormigas	Spearman
v) El nivel de herbivoría no tiene efectos sobre la producción de frutos	Spearman

#### 4.3.3. Análisis químico-biológicos

Se colectaron plantas frescas de *T. ulmifolia* hasta reunir 5 kg en peso seco para

someterlo a análisis para la determinación de compuestos con potencial actividad defensiva, siguiendo métodos estandarizados en el Departamento de Bioquímica y Farmacia de la Facultad de Química, UNAM. El material colectado se secó al aire; al cabo fué desmenuzado finamente en un molino de cuchillas (Wiley 4) y se prepararon por maceración (dos veces por períodos de 48 horas cada vez, con un volúmen aproximado de 500 ml) extractos metanólico, clorofórmico y hexánico de 20 g de planta; luego cada uno de ellos se filtró y se concentró al vacío. Los extractos resultantes fueron sometidos a un análisis cromatográfico detallado, mediante cromatografía en capa delgada. De manera adicional se realizaron pruebas cualitativas para la detección de esteroides, flavonoides, alcaloides y triterpenoides.

Con estos mismos extractos posteriormente se determinó la toxicidad para el crustáceo *Artemia salina*. Adicionalmente se evaluó el potencial antimicrobiano en organismos Gram-positivo, Gram-negativo y *Candida albicans*, utilizando el método de difusión en agar.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Algunos aspectos de la historia natural de la asociación

La planta es perenne y produce hojas, flores y frutos continuamente, aunque durante la época de sequía (enero-mayo) algunos individuos pierden una gran cantidad de hojas, renovándose al iniciar la temporada de lluvias (en junio). Así mismo, la población puede disminuir notablemente si el estiaje es muy severo, pero el número de individuos vuelve a crecer durante las lluvias. Esto sugiere que la germinación de semillas ocurre en la estación lluviosa.

Las hormigas se encontraron presentes todo el año en la zona de estudio y se les observó forrajeando el néctar extrafloral de *Turnera ulmifolia* diariamente todo el año. Cada una de las especies dominaba varias plantas o ramas dentro de su ámbito de influencia. En algunos casos la cercanía del nido no era mérito suficiente para dominar una planta completa; específicamente se pudo observar que algunos nidos de *Forelius* sp. estaban a unos 10 cm de la base de algunas plantas, pero estas plantas eran visitadas también por individuos de *Conomyrma* sp. o *Camponotus planatus*. La dominancia era igualmente influida por el clima; por ejemplo, si no había lluvias, tendían a dominar las hormigas de mayor talla, especialmente *C. planatus*; si había lluvias, las especies que permanecían eran *Conomyrma* sp. y, secundariamente, *Crematogaster brevispinosa*. *Conomyrma* sp. era la especie que podía apropiarse más pronto y en mayor número de recursos alimenticios (restos de plantas y animales) liberados repentinamente.

Se observaron larvas de *Euptoieta claudia* (Lepidoptera: Nymphalidae) alimentándose de las hojas inferiores (las más viejas) de *T. ulmifolia* y a individuos de un homóptero no determinado alimentándose del sistema vascular en el extremo apical de las ramas. La presencia de tales organismos se registró a lo largo del año, particularmente en el otoño, pero esta presencia no fue constante ni sobre todas las plantas. En el primer año de observaciones no se percibieron graves infestaciones (una oruga por cada ocho plantas y cinco homópteros por cada cinco o seis plantas) o herbivoría (pérdida del follaje menores al 20% en la población en general). En el segundo año de observaciones el ataque por homópteros fue aparentemente menor, pero el ataque por orugas fue mucho mayor; en las plantas con orugas la defoliación sobrepasó el 20% (categoría 3 de herbivoría; véase Tabla 4, página 37) del área foliar total y en dos casos en que rebasó con mucho el 60% (categoría 5 de defoliación), las plantas murieron. Siempre se observó que las hojas con mayores daños por herbivoría tendían a caducar en menor tiempo que las restantes. La presencia de estos insectos se registró principalmente en las ramas no productoras de flores

y frutos, nunca en las ramas visitadas por las hormigas (aquellas con producción de flores y frutos y con nectarios extraflorales funcionales). No se observó que las hormigas atacaran activamente a estos herbívoros, sino que más bien parecían ser indiferentes a ellos; sin embargo, en encuentros entre hormigas y orugas provocados por el autor, las orugas hulan muy activamente al menor contacto. Cerca de los tallos se observaron también pequeños arácnidos, particularmente en los puntos o casos en que las hormigas estaban ausentes.

Durante el segundo año de observaciones no se registró la presencia de la hormiga *Camponotus rectangularis*, vista en el primer año, y tampoco del grupo de plantas que visitaba. En cambio, se presentaron dos especies de hormiga no determinadas, llamadas aquí Desconocida 1 (negra, 1 mm de largo) y Desconocida 2 (roja, 6 mm de largo). La especie Desconocida 1 visitaba los nectarios extraflorales, mientras que la Desconocida 2 permanecía en los tallos superiores con las mandíbulas abiertas cazando insectos (incluyendo hormigas). Igualmente, en el segundo año se registró la presencia ocasional de un himenóptero volador no determinado que cazaba hormigas (especialmente *C. planatus*) visitantes de *T. ulmifolia* en lapsos de 15 min.

Entre las plantas sometidas al experimento de exclusión de hormigas (grupo Experimental) en los dos años de observaciones, durante la temporada de lluvias los nectarios extraflorales fueron colonizados por hongos (*Capnodium* sp.; Dothiliales: Ascomycotyna) (G. Carrión, com. pers.), que crecían sobre el néctar no consumido que escurría rama abajo. Durante el primer año de observaciones, en la segunda mitad del verano y principio del otoño, los nectarios sin hormigas fueron asiduamente visitados por *Polistes* sp. (Hymenoptera: Vespidae) y otra especie de avispa no determinada (una o dos avispas por cada grupo de cinco plantas, cada 15-30 min aproximadamente).

A lo largo de los dos años de observaciones se registró la visita de abejas (*Apis mellifera*) a las flores y de hormigas a los frutos abiertos. Las hormigas tomaban las semillas y se las llevaban, al llegar al suelo las despojaban del elaiosoma y las arrojaban al piso. Las abejas visitaban específicamente las anteras forrajeando polen, pero con mucha frecuencia también se les podía ver en la base del pistilo sacando la lengua, aparentemente forrajeando néctar.

Otros visitantes ocasionales de las flores fueron un robador de néctar (no observado) y hormigas, especialmente *Conomyrma* sp., *Crematogaster brevispinosa* y la especie Desconocida 1. El robador de néctar practicaba un agujero de unos 2 mm de diámetro en la base de flores sin abrir. El robo sucedía invariablemente a horas tempranas de la mañana, presumiblemente en la madrugada, antes de que las flores abrieran, y siempre en flores de plantas o ramas visitadas por *Conomyrma* sp. Las flores así robadas nunca alcanzaron la antesis. Este robo ocurrió con muy baja frecuencia (aparentemente en menos del 10 % de la población, en una flor por planta afectada). Por su parte, las hormigas visitantes de las flores solo las patrullaban, excepto en el

caso de encontrar flores perforadas por el robador de néctar, en cuyo caso las hormigas (siempre *Conomyrma* sp., en números de 6-8 individuos) aparentemente forrajeaban el néctar floral, cumpliendo un posible papel de robador secundario. Las visitas de las tres especies de hormiga al interior de las flores era ocasional y parecía ser sólo de patrullaje, aunque se observaron grupos de 2-5 individuos de la especie Desconocida 1 en la base del pistilo de una o dos flores de aproximadamente cada cinco plantas en algunos días de mayor radiación solar.

Todos estas interacciones se representan en la Figura 11. En ella se indican los visitantes

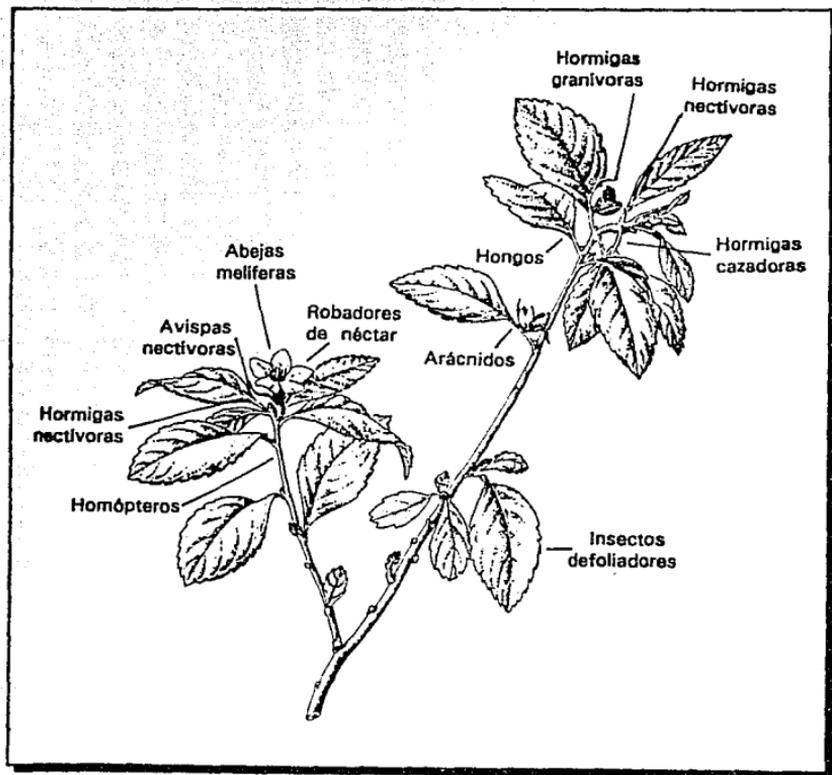


Figura 11. *Turnera ulmifolia* y los organismos que se le asociaron durante el estudio en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha.

de *T. ulmifolia* observados a lo largo del estudio, los cuales no necesariamente podían concurrir en una misma planta en un mismo instante. El escenario mínimo que presumiblemente resulta de la reunión de todos estos organismos muestra una gama muy compleja de interacciones tanto negativas como positivas o de resultados difíciles de predecir (Figura 12). Es necesario destacar que un modelo más completo indicaría tanto variaciones en la intensidad y el resultado de las interacciones debido a fluctuaciones en el ambiente, como relaciones de cada uno de los organismos registrados con otros organismos de la comunidad, mostrando así un sistema abierto.

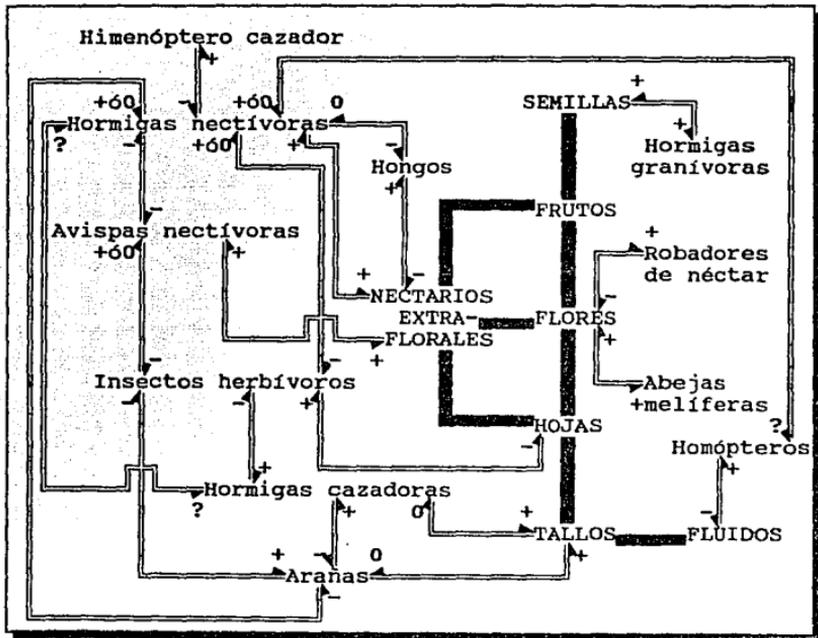


Figura 12. Escenario ecológico presunto de las interacciones de la población de *Turnera ulmifolia* estudiada. Se incluyen solo los elementos bióticos. Las líneas gruesas y los nombres en mayúsculas representan a la planta y sus partes. Los símbolos -, +, ? y 0 indican el resultado de la interacción tanto para la planta como para los organismos que se le asociaron durante el estudio (véase la Figura 11). Simbología: - = antagonismo; + = algún tipo de beneficio; 0 = ningún perjuicio o beneficio; ? = resultados difíciles de predecir.

## 5.2. Herbivoría artificial

Los resultados del experimento de herbivoría artificial se presentan en la Tabla 7 (Anexo II, página 67). De acuerdo con estos datos, la correlación: a) entre la producción de frutos fue significativamente menor en los grupos de plantas con mayores niveles de herbivoría artificial (Figura 13); b) entre la producción de hojas nuevas y el nivel de herbivoría artificial fue no significativa (Figura 14), y c) entre la producción de frutos y el número de hojas nuevas fue no significativa (Figura 15).

Figura 13. Producción de frutos en plantas de *Turnera ulmifolia* sometidas a diversas proporciones de herbivoría artificial. (Correlación de Spearman.- Ho:  $r_s > 0$  vs. Ha:  $r_s < 0$ ;  $n = 48$ ,  $\sigma = 0.05$ ,  $r_s = -0.268$ ,  $Z_{Calculada} = r_s(n-1)^{1/2} = -1.8373$ ,  $Z_{Tabulada} = -1.64$ . Como  $|Z_{Calculada}| > |Z_{Tabulada}|$ , se rechaza  $H_0$  en favor de  $H_a$ , es decir la correlación es significativamente negativa).

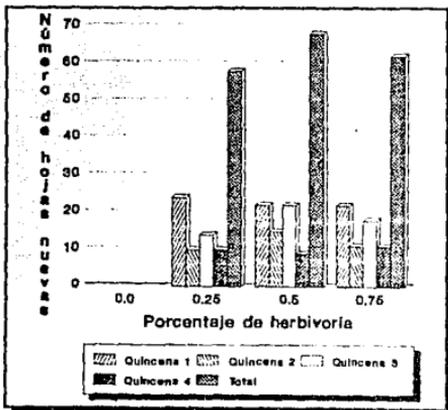
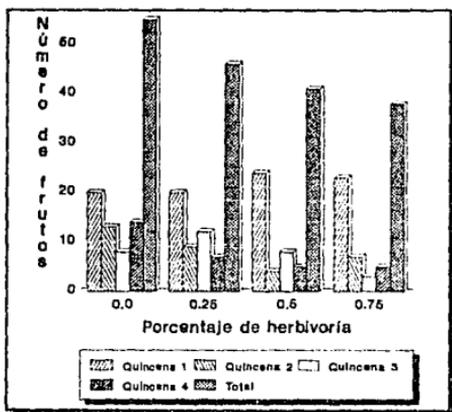
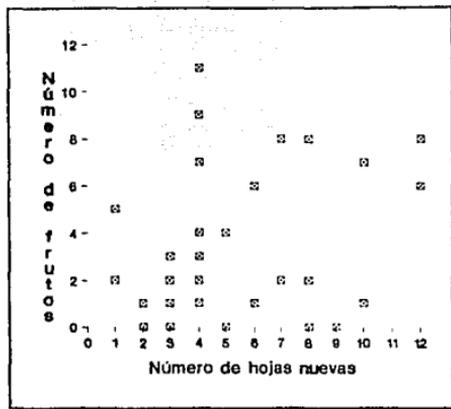


Figura 14. Producción de hojas nuevas en plantas de *Turnera ulmifolia* sometidas a diversos niveles de herbivoría artificial. (Correlación de Spearman.- Ho:  $r_s = 0$  vs. Ha:  $r_s \neq 0$ ;  $n = 36$ ,  $\sigma = 0.025$ ,  $r_s = 0.137$ ,  $Z_{Calculada} = r_s(n-1)^{1/2} = 0.8105$ ,  $Z_{Tabulada} = 1.96$ . Como  $|Z_{Calculada}| < |Z_{Tabulada}|$ , se acepta  $H_0$ , es decir la correlación es no significativa).

Figura 15. Producción de frutos con relación a la producción de hojas nuevas en plantas de *Turnera ulmifolia* sometidas a diversos niveles de herbivoría artificial. (Correlación de Spearman.-  $H_0: r_s = 0$  vs.  $H_a: r_s \neq 0$ ;  $n = 36$ ,  $\alpha = 0.025$ ,  $r_s = 0.23$ ,  $Z_{\text{Calculada}} = r_s(n-1)^{1/2} = 1.5768$ ,  $Z_{\text{Tabulada}} = 1.96$ . Como  $|Z_{\text{Calculada}}| < |Z_{\text{Tabulada}}|$ , se acepta  $H_0$ , es decir la correlación es no significativa).



### 5.3. Efectos de las hormigas

**OBSERVACIONES DEL PRIMER AÑO.** Los resultados se muestran en la Tabla 8 (Anexo III, página 68). La producción de frutos varió grandemente dependiendo de la temporada del año y de la especie de hormiga visitante (Figura 16). A excepción de las plantas asociadas con *Conomyrma* sp., que desde el inicio tuvo una producción de frutos comparativamente pequeña, en todos los grupos de plantas muestreadas inicialmente hubo una producción de frutos muy similar. Después, todas mostraron una tendencia igualmente declinante a lo largo del año, a excepción de las plantas asociadas con *C. rectangularis*, que es la especie de hormiga de mayor tamaño. En este grupo las mayores cantidades de frutos producidos se dieron en los meses de noviembre y marzo-junio, cuando en los restantes grupos de plantas fue notoriamente menor. Con esto se rechaza la hipótesis nula de no diferencia en la producción de frutos dependiendo de la especie de hormiga visitante de los nectarios extraflorales.

Así mismo hubo una diferencia significativa en la cantidad de frutos producidos por las plantas con hormigas respecto de las plantas sin hormigas (grupo Experimental). Sin embargo, las diferencias no fueron uniformes, es decir, la producción del grupo de plantas asociadas con *C. rectangularis* fue significativamente mayor que la del grupo Experimental, mientras que para los grupos asociados con *C. planatus*, *Conomyrma* sp. y con una mezcla de especies (*Crematogaster brevispinosa*, *Forelius* sp. y *Conomyrma* sp.) fue significativamente menor que

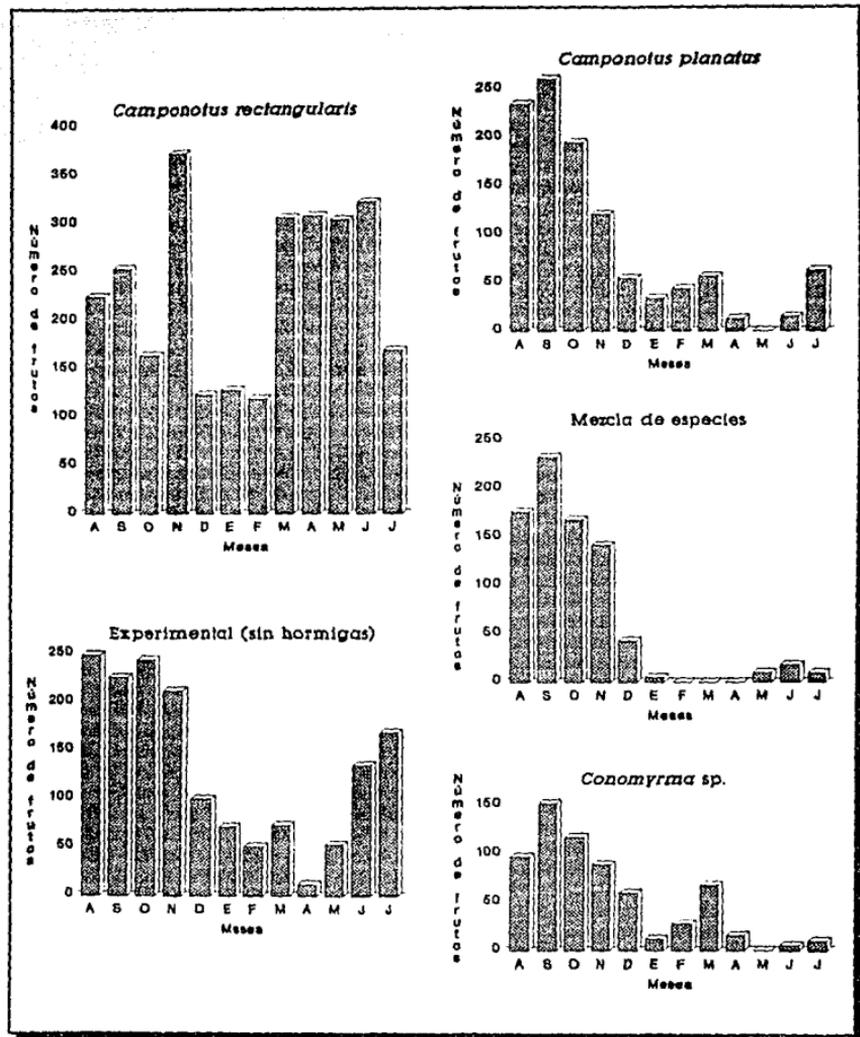


Figura 15. Producción mensual de frutos en plantas visitadas por las especies de hormiga indicadas durante el primer año de observaciones. (ANOVA de Kruskal-Wallis: diferencias significativas con  $p < 0.05$ ).

la producción de frutos del grupo Experimental.

La correlación (Pearson) de la producción mensual de frutos junto con los datos climáticos (precipitación y temperatura) produjo las matrices dadas en las Tablas 9a, 9b y 9c (Anexo III, página 69). La Tabla 9a corresponde a la correlación de los datos de producción de frutos sincronizados con los datos de los meses correspondientes. En las Tablas 9b y 9c los datos han sido desfasados uno y dos meses, respectivamente; es decir, se hizo que a los datos de producción de frutos de un mes dado le correspondieran los datos climáticos de uno y dos meses anteriores. Las altas correlaciones (señaladas con asterisco) entre producción de frutos de los lotes de plantas se pueden interpretar como respuestas similares a los condicionantes de la producción de frutos, cualesquiera que hayan sido. Para las asociaciones numéricas entre variables climáticas y producción de frutos, esto implicaría influencia significativa de la precipitación o la temperatura en la producción de frutos del tratamiento respectivo. Las Tablas 10a, 10b y 10c (Anexo III, página 70) presentan el porcentaje de variación explicado entre las variables para datos sincronizados y desfasados uno y dos meses. El análisis de correlación (Spearman) usando los datos de producción de frutos sincronizados y desfasados uno y dos meses respecto de los datos climáticos, indicó correlaciones positivas significativas en cuatro de los cinco tratamientos (la excepción es el lote con *C. rectangularis*) con la precipitación y la temperatura. Los resultados se enlistan en la Tabla 11 (Anexo III, página 71). Para datos desfasados un mes las correlaciones fueron menores y para un desfase de tres meses las correlaciones se tornaron no significativas.

**OBSERVACIONES DEL SEGUNDO AÑO.** Los resultados de estas observaciones se muestran en las Tablas 12 a 19 (Anexo IV, páginas 72-79). Estos resultados difirieron notablemente de los resultados del año anterior. Los análisis estadísticos permitieron rechazar con altos niveles de significancia todas las hipótesis nulas propuestas en relación a los efectos de las hormigas sobre *T. ulmifolia* analizables con este conjunto de datos. Esto es: i) la producción de frutos fue significativamente diferente a lo largo del año (Figura 17); ii) la presencia de hormigas (sin importar la especie) produjo una diferencia significativa en la producción de frutos respecto de las plantas sin hormigas (Figura 18); iii) la producción de frutos aumentó significativamente con la cantidad de hormigas visitantes (sin importar la especie) (Figura 19); v) la cantidad de hormigas (sin importar la especie de que se trate) presentes en cada planta tuvo una correlación positiva significativa con la cantidad de daño por herbivoría sufrida por la planta (Figura 20); iv) la producción de frutos fue significativamente mayor mientras menor fuera el daño por herbivoría sufrido por las plantas (Figura 21). Esta última correlación es cualitativamente igual a la del experimento de herbivoría artificial en cuanto a la producción de frutos y herbivoría.

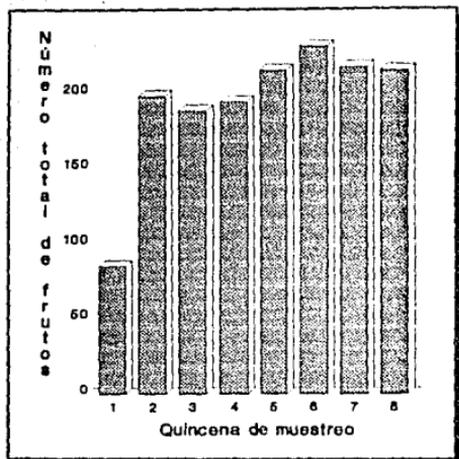


Figura 17. Producción de frutos de *Turnera ulmifolia* por quincena de muestreo en el segundo año de observaciones. (ANOVA de Kruskal-Wallis: diferencias significativas con  $n=204$ ,  $KW=17.355$ ,  $\alpha=0.15$ ,  $g.l.=7$ ).

Figura 18. Producción promedio de frutos por planta de *Turnera ulmifolia* en individuos con y sin hormigas en el segundo año de observaciones. (ANOVA de Kruskal-Wallis: diferencias altamente significativas con  $n=204$ ,  $U=5785$ ,  $\alpha=0.01$ ,  $g.l.=1$ ).

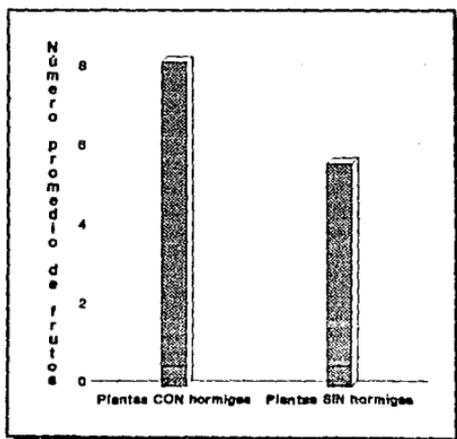


Figura 19. Producción de frutos de *Turnera ulmifolia* con relación al número de hormigas visitantes en cada quincena de muestreo en el segundo año de observaciones. (Correlación de Spearman.-  $H_0: r_s < 0$  vs.  $H_a: r_s > 0$ ;  $n=204$ ,  $\alpha=0.01$ ,  $r_s=0.485$ ,  $Z_{Calculada} = r_s(n-1)^{1/2} = 6.91$ ,  $Z_{Tabulada} = 2.33$ . Como  $|Z_{Calculada}| > |Z_{Tabulada}|$ , se rechaza  $H_0$  en favor de  $H_a$ , es decir la correlación es significativamente positiva).

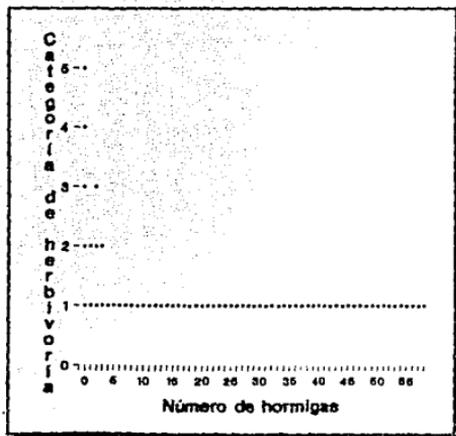
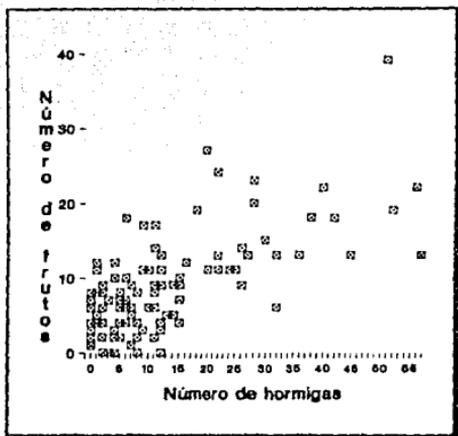


Figura 20. Categorías de herbivoría sufrida por *Turnera ulmifolia* en relación al número de hormigas visitantes en el segundo año de observaciones. (Correlación de Spearman.-  $H_0: r_s > 0$  vs.  $H_a: r_s < 0$ ;  $n=204$ ,  $\alpha=0.01$ ,  $r_s=-0.329$ ,  $Z_{Calculada} = r_s(n-1)^{1/2} = -4.63$ ,  $Z_{Tabulada} = -2.33$ . Como  $|Z_{Calculada}| > |Z_{Tabulada}|$ , se rechaza  $H_0$  en favor de  $H_a$ , es decir la correlación es significativamente negativa).

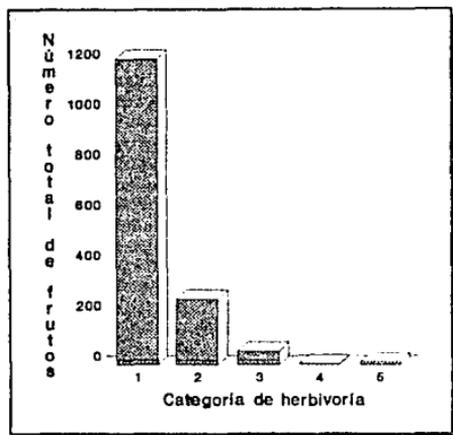


Figura 21. Producción total de frutos de *Turnera ulmifolia* por categorías de herbivoría en el segundo año de observaciones. (Correlación de Spearman.-  $H_0: r_s > 0$  vs.  $H_a: r_s < 0$ ;  $n = 204$ ,  $\alpha = 0.01$ ,  $r_s = -0.378$ ,  $Z_{\text{Calculada}} = r_s(n-1)^{1/2} = -5.386$ ,  $Z_{\text{Tabulada}} = -2.32$ . Como  $|Z_{\text{Calculada}}| > |Z_{\text{Tabulada}}|$ , se rechaza  $H_0$  en favor de  $H_a$ , es decir la correlación es significativamente negativa).

#### 5.4. Análisis químico-biológicos

Los análisis realizados sobre los extractos obtenidos del material seco descartaron en la población de *T. ulmifolia* muestreada la existencia de esteroides, flavonoides, alcaloides y triterpenoides. Así mismo, no se reveló la existencia de sustancias con algún poder antimicrobiano importante.

## 6. DISCUSION

Los factores abióticos de precipitación y temperatura en la zona de estudio fueron muy variantes a lo largo del estudio. Parecieron ser los principales determinantes de la fisonomía y funcionamiento de la vegetación, influyendo con ello en las conductas de las especies animales. Esto se reflejó en las interacciones de *Turnera ulmifolia*, la cual mantuvo relaciones con muchos otros organismos además de las hormigas neotrópicas, conformando un escenario ecológico complejo que varió grandemente de un año a otro.

La visita de individuos de todas las especies de hormiga fue diaria y constante a lo largo del año, a excepción hecha de *Camponotus rectangularis*, que fue vista tan solo en el primer año y no en el segundo. Esto no implica que la especie haya desaparecido de la zona, sino que tal vez el nido fue destruido o movido de lugar, o que al desaparecer el grupo de plantas de las que forrajeaba hubiera optado por otra fuente de alimento. Rico-Gray (1993) reportó que algunas de las especies de hormiga visitantes de los nectarios extraflorales de *T. ulmifolia* (e. g. *C. planatus*, *Crematogaster brevispinosa*) utilizan varias fuentes de alimento, incluyendo néctar extrafloral de varias especies de plantas (72 y 42 fuentes diferentes a lo largo del año, respectivamente).

Se observó que las hormigas patrullaban poco las partes basales (las más viejas de la planta), en cambio patrullaban muy activamente los extremos distales de las ramas, donde se generaban hojas nuevas, flores y frutos. Muchos factores pueden afectar la distribución del patrullaje de las hormigas, tal como la distribución de comida ofrecida por la planta (Janzen, 1966, 1967). Por ejemplo, los nectarios extraflorales pueden ser más activos en hojas jóvenes (Bentley, 1977a; Tilman, 1978; Koptur, 1984). Se ha sugerido que también la captura de insectos que complementen la dieta de las hormigas puede ser mayor en las hojas jóvenes (McKey, 1984). La actividad de los nectarios extraflorales en *T. ulmifolia* está asociado con la producción de flores y frutos, como lo demuestra el hecho de que los nectarios visitados por hormigas y avispas, así como los atacados por hongos, fueron tan solo los de hojas cercanas a flores o frutos en desarrollo. Sin embargo, estas estructuras reproductivas no parecieron sufrir ninguna herbivoría. Por tanto, la protección de las hormigas estuvo dirigida solamente hacia las hojas. Así, puede ser importante defender a las hojas como fuentes de energía para flores y frutos. Los resultados del experimento de herbivoría artificial apuntan en este mismo sentido, es decir hacia ventajas de protección contra la herbivoría para la mayor producción de frutos, ya que la correlación entre número de frutos y nivel de herbivoría artificial fue significativamente negativa.

## 6. DISCUSION

Los factores abióticos de precipitación y temperatura en la zona de estudio fueron muy variables a lo largo del estudio. Parecieron ser los principales determinantes de la fisonomía y funcionamiento de la vegetación, influyendo con ello en las conductas de las especies animales. Esto se reflejó en las interacciones de *Turnera ulmifolia*, la cual mantuvo relaciones con muchos otros organismos además de las hormigas neotrópicas, conformando un escenario ecológico complejo que varió grandemente de un año a otro.

La visita de individuos de todas las especies de hormiga fue diaria y constante a lo largo del año, a excepción hecha de *Camponotus rectangularis*, que fue vista tan solo en el primer año y no en el segundo. Esto no implica que la especie haya desaparecido de la zona, sino que tal vez el nido fue destruido o movido de lugar, o que al desaparecer el grupo de plantas de las que forrajeaba hubiera optado por otra fuente de alimento. Rico-Gray (1993) reportó que algunas de las especies de hormiga visitantes de los nectarios extraflorales de *T. ulmifolia* (e. g. *C. planatus*, *Crematogaster brevispinosa*) utilizan varias fuentes de alimento, incluyendo néctar extrafloral de varias especies de plantas (72 y 42 fuentes diferentes a lo largo del año, respectivamente).

Se observó que las hormigas patrullaban poco las partes basales (las más viejas de la planta), en cambio patrullaban muy activamente los extremos distales de las ramas, donde se generaban hojas nuevas, flores y frutos. Muchos factores pueden afectar la distribución del patrullaje de las hormigas, tal como la distribución de comida ofrecida por la planta (Janzen, 1966, 1967). Por ejemplo, los nectarios extraflorales pueden ser más activos en hojas jóvenes (Bentley, 1977a; Tilman, 1978; Koptur, 1984). Se ha sugerido que también la captura de insectos que complementen la dieta de las hormigas puede ser mayor en las hojas jóvenes (McKey, 1984). La actividad de los nectarios extraflorales en *T. ulmifolia* está asociado con la producción de flores y frutos, como lo demuestra el hecho de que los nectarios visitados por hormigas y avispas, así como los atacados por hongos, fueron tan solo los de hojas cercanas a flores o frutos en desarrollo. Sin embargo, estas estructuras reproductivas no parecieron sufrir ninguna herbivoría. Por tanto, la protección de las hormigas estuvo dirigida solamente hacia las hojas. Así, puede ser importante defender a las hojas como fuentes de energía para flores y frutos. Los resultados del experimento de herbivoría artificial apuntan en este mismo sentido, es decir hacia ventajas de protección contra la herbivoría para la mayor producción de frutos, ya que la correlación entre número de frutos y nivel de herbivoría artificial fue significativamente negativa.

La discriminante distribución del patrullaje de las hormigas permitía a algunos herbívoros, como la oruga de la mariposa *Euptoleta claudia*, permanecer en las partes menos patrulladas. Esto podría interpretarse como evidencia de que las hormigas no ofrecen una protección efectiva. Pero también podría indicar que las hojas no patrulladas (las más viejas) no son del todo importantes para el crecimiento, el mantenimiento o la reproducción de la planta. Se ha sugerido que la actividad de patrullaje de las hormigas restringida a hojas jóvenes puede interpretarse como el direccionamiento solo a aquellos tejidos de la planta que realmente requieren protección por hormigas, lo cual refleja el valor para la planta de cada clase de hoja (e. g. Downhower, 1975; McKey, 1984). Igualmente se ha sugerido que la vulnerabilidad de los tejidos al ataque de herbívoros, tanto como su valor para la planta, puede influir en la inversión de la planta en su defensa específica (McKey, 1974). La aparente no agresividad de las hormigas hacia animales de talla mayor (como el propio autor), puede indicar que la defensa está dirigida a pequeños herbívoros, como las orugas de mariposas. De tal modo, las hormigas serán agresivas y atacarán efectivamente a insectos herbívoros de talla equivalente que cotidianamente ataquen a la planta, y no lo harán contra organismos antagonistas que se salgan de ese rango de talla, que inusualmente interaccionen con la planta y que sean poco importantes para su crecimiento (McKey, 1984).

Varios tipos de evidencias indican que las hormigas atraídas a los nectarios extraflorales incrementan la adecuación de la planta visitada (e. g. Janzen, 1966; Bentley, 1977a; Schemske, 1980; Strong *et al.*, 1984; Rico-Gray, 1987; Madden and Young, 1991), es decir aumentan su sobrevivencia y éxito reproductivo. Aparentemente, *T. ulmifolia* cuenta contra la herbivoría tan solo con este tipo de defensa biótica, pues carece de defensas mecánicas (espinas, pelos u hojas duras) y, de acuerdo con los resultados de los análisis químico-biológicos, no parece contar con defensas químicas. Tampoco muestra estrategias de escape en espacio, ya que donde habita (microambientes abiertos o semiabiertos) parece bastante conspicua para sus potenciales herbívoros. Igualmente no parece contar con estrategias de escape en tiempo, dado que no muestra pulsos de productividad sino, por el contrario, produce hojas, flores y frutos todo el tiempo, lo que la hace una especie particularmente atractiva para los herbívoros. Pero la defensa contra la herbivoría no es algo de todo o nada, sino que es en extremo circunstancial. Los factores que dan valor a la defensa son, por un lado, las consecuencias del daño recibido, es decir el valor (fotosintético, nutritivo, reproductivo) del tejido removido (Downhower, 1975); y, por otro lado, la vulnerabilidad de los tejidos, o sea, la posibilidad de ser atacados si no fueran defendidos mediante una estrategia en particular (McKey, 1974). Las circunstancias que hacen oscilar en un sentido u otro (entre negativo y positivo, según los intereses de la planta) el balance costo-beneficio de la defensa están en relación tanto al fenotipo de la planta (Dirzo, 1984)

como a los factores bióticos y abióticos del escenario ecológico en que se da la interacción hormiga-herbívoro-planta.

La producción de frutos en *T. ulmifolia* varió grandemente de un mes a otro en un mismo año y de un año a otro. Dos factores parecen explicar la variación, al menos en el primer año de observaciones: el primer determinante de esta variación aparentemente estuvo en relación con el cambio en la precipitación y la temperatura; el segundo determinante dependió de la especie de hormiga visitante de los nectarios extraflorales.

Considerando sincronizadamente los datos de producción de frutos, precipitación y temperatura, las variables ambientales no influyeron significativamente en la producción de frutos. Para datos desfasados un mes aumentó la posibilidad de influencia de las variables ambientales en la producción de frutos, particularmente para la precipitación. Para datos desfasados dos meses las correlaciones fueron aún mayores. Esto significa que las lluvias por sí mismas no tienen un efecto instantáneo sobre la producción de frutos, pero la posibilidad de su influencia aumenta con el tiempo. Las razones de esto último podrían ser que el manto freático alcanza un nivel importante para las plantas solo después de varias semanas de haberse iniciado las lluvias, o que las plantas puedan tener un tiempo de no-respuesta a los cambios ambientales en el que acumulen metabolitos y/o sus células meristemáticas dedicadas al crecimiento alcancen un número crítico.

Los beneficios obtenidos del papel protector de las hormigas también cambiaron a través del tiempo. Las posibles razones que explicarían la mayor producción de frutos en el grupo en el que fueron excluidas las hormigas en comparación con el grupo con hormigas (en tres de cuatro comparaciones) durante el primer año de observaciones, podrían relacionarse con la presencia de avispas. Solamente las plantas sin hormigas (grupo Experimental) fueron visitadas asiduamente por avispas nectívoras (especialmente en verano-otoño), que podrían haber ofrecido algún papel protector para las plantas, reduciendo la diferencia en la producción de frutos en las plantas con y sin hormigas. Es de destacar que las plantas en el grupo Experimental ocuparon el segundo lugar en la producción de frutos durante el primer año de observaciones, cuando estuvieron presentes las avispas. Este hecho sugiere que hormigas y avispas pudiesen competir por el néctar extrafloral de *T. ulmifolia*. Esto no sorprende, ya que a hormigas y avispas se les han reconocido características similares en cuanto al potencial de interacción mutualista con plantas, de modo que podría no solo existir competencia por el néctar, sino también interferencia ante una mejor relación mutualista (si la hubiese) para la planta, aunque esta se diera únicamente de manera estacional (Beattie, 1985; Domínguez *et al.*, 1989).

Es notable que durante el primer año de observaciones, únicamente en el grupo de plantas asociadas con *Camponotus rectangularis* (el grupo de plantas de mayor vigor y la especie de

de hormiga de mayor talla), la producción de frutos fue significativamente mayor en comparación con el grupo control. Las causas de ello podrían ser dos: que la producción de frutos tuviera relación con las condiciones microambientales (por ejemplo, mayor cercanía del manto freático) y no con la identidad de la hormiga visitante, la cual solo estaría aprovechando un recurso de alta calidad sin ofrecer mayor protección contra herbívoros potenciales; o bien, que la calidad de la protección ofrecida contra herbívoros por esta especie de hormiga fuera efectivamente más alta que la ofrecida por las restantes especies en virtud de la diferencias de talla y/o agresividad. La evidencia parece favorecer esta segunda explicación. Las diferencias de talla entre las especies de hormiga visitante, en orden decreciente, fueron: *C. planatus* > *C. rectangularis* > Mezcla de especies (*Crematogaster brevispinosa*, *Forelius* sp. y *Conomyrma* sp.) > *Conomyrma* sp. Las diferencias en la producción de frutos, todas ellas significativas, entre los grupos de plantas asociadas a cada especie de hormiga siguieron exactamente el mismo orden decreciente, por lo que es posible que la identidad (más específicamente la talla) haya participado efectivamente en la mayor producción de frutos del lote de plantas en cuestión. En otros estudios de interacciones planta-hormiga se ha asociado mayor calidad en la protección mutualista contra herbivoría a especies de hormiga de talla mayor (e. g. Rico-Gray y Thien, 1989a). En consecuencia, desde el punto de vista de los intereses de la planta, durante el primer año de observaciones, las hormigas (excepto *C. rectangularis*) no tuvieron el mejor papel protector y habría resultado mejor no recibir su visita.

En el segundo año de observaciones la interacción hormiga-planta cambió notablemente. No se dieron asociaciones de *T. ulmifolia* con una sola especie de hormiga, sino que era frecuente observar más de una especie visitando los nectarios extraflorales de la planta, aunque cada especie fuera dominante en una rama. Bajo estas condiciones, la mayor calidad defensiva de las hormigas contra los herbívoros aparentemente provino del número de hormigas y no de su identidad. A mayores números de hormigas se asociaron significativamente menores daños por herbivoría y mayores números de frutos producidos. De la misma manera, se observó que las plantas sin hormigas sufrieron significativamente mayores niveles de herbivoría y produjeron menos frutos que las plantas con hormigas. Esto está en concordancia con el resultado del experimento de herbivoría artificial que indica una producción de frutos declinante al aumentar los niveles de herbivoría artificial.

Es muy difícil aventurar una hipótesis para explicar los enlaces mecanísticos de tan grandes variaciones si no se conocen todas las condicionantes de la comunidad a lo largo del año. Sin embargo, no es desconocido que en las comunidades vegetales como la de La Mancha, donde hay una estrecha relación entre disponibilidad estacional de agua y fenología de la vegetación, el agua es el factor más importante en la regulación de productividad, biodiversidad, respiración

del suelo, etc. (Lerdau *et al.*, 1991). Así mismo, mientras el agua es el factor abiótico más importante en este tipo de vegetación, los insectos herbívoros y los polinizadores son los determinantes en las interacciones bióticas, pues, por ejemplo, las tasas de herbivoría anual son elevadas y no son raros los aumentos explosivos de insectos y los eventos de defoliación completa (Lerdau *et al.*, 1991). Las condiciones de semiaridez en la época seca propician en las plantas un cambio de disponibilidad y palatabilidad de sus tejidos como comida para potenciales herbívoros, ya sea por muerte de las partes aéreas o por incremento en la cantidad relativa de fibra con bajo contenido alimenticio, bajo contenido de agua y cutículas gruesas (Levit, 1972). Esto significa para los herbívoros la pérdida de las mayores fuentes de agua y una disminución drástica en la disponibilidad de comida. Para las plantas siempreverdes y que no modifican las características de sus tejidos en la época seca del año, como parece ocurrir en *T. ulmifolia*, el cambio funcional de la vegetación durante la sequía podría traducirse en un incremento en la presión de los herbívoros para alimentarse de ellas. En tales condiciones, el néctar extrafloral sería una de las pocas fuentes permanentes de agua y azúcares, estacionaria, inmediatamente renovable, rápidamente utilizable, de fácil localización y extremadamente generalizada para cualquier especie de hormiga que lo encuentre (Carroll y Janzen, 1973; Rico-Gray, 1989, 1993), o para cualquier organismo que pueda adueñarse de él en ausencia de las hormigas (como avispas u hongos). Tal reunión de recursos alimenticios (hojas, néctar, insectos) sobre una misma especie de planta puede atraer la atención de insectos depredadores de otros insectos que puedan aportar para la planta, ya sea algún beneficio (si disminuyen los daños por herbivoría y si no son interferidos competitivamente o depredatoriamente), o bien por el contrario, algún perjuicio (si interfiere compitiendo o depredando a especies que disminuyen efectivamente los daños por herbivoría). Así, el escenario ecológico resultante incluye una serie de interacciones positivas y negativas que no permiten prever el balance final de la inversión de la planta en su propia defensa.

## 7. CONCLUSIONES

Los experimentos llevados a cabo mostraron ventajas de la protección contra la herbivoría en *Turnera ulmifolia*, tanto para la mayor producción de frutos como para la mejor sobrevivencia debido a los menores daños por herbivoría. Al notar esto y al observar hormigas visitando los nectarios extraflorales de la planta, y registrar que donde están las hormigas no hay insectos defoliadores, tal como ocurrió entre las plantas estudiadas, se podrían tener razones para creer que se está atestigüando una interacción mutualista. Sin embargo, la naturaleza compleja del mutualismo hormiga-planta puede deparar varias sorpresas. La principal proviene de la gran dependencia del mutualismo respecto del ambiente, lo que hace que los efectos potencialmente benéficos para las especies participantes sean en extremo circunstanciales. En el caso aquí analizado, al intentar demostrar los posibles efectos protectores contra la herbivoría derivados de la interacción de *T. ulmifolia* con varias especies de hormiga, los resultados a lo largo del tiempo fueron contradictorios, pues el efecto protector, la producción de frutos y la presencia de las especies de hormiga sobre la planta cambiaron de un año a otro, modificando con esto el sentido de la interacción, oscilando entre beneficios y posibles perjuicios para la planta.

Es necesario destacar que las interacciones no son estables y pueden cambiar de un año a otro, dependiendo de un sinnúmero de factores (Thompson, 1988). En el caso presente, el principal de estos factores, o al menos con el que todos estuvieron relacionados en principio, fue la precipitación. La variación interanual en la precipitación y su muy desigual distribución estacional tuvieron efectos significativos directos e indirectos sobre la producción de frutos de *T. ulmifolia*. El efecto directo consistió en una mejor (o peor, durante la sequía) sobrevivencia de la planta. El efecto indirecto probablemente consistió en la modificación del tipo, número e intensidad de interacciones bióticas de la planta debido a las muchas posibles modificaciones en el total de la comunidad. Un resultado de tales modificaciones sería el aumento de la presión de alimentación sobre esta planta, particularmente atractiva para animales folívoros, polívoros, granívoros o nectívoros por su continuidad en la producción de hojas, flores, frutos y néctar extrafloral, cuando las fuentes de agua y alimento escasean debido a la desecación del resto de la vegetación. El entreluzo de todas estas variables podría rendir consecuencias tan diferentes como hacer que la interacción de las hormigas nectívoras con *T. ulmifolia* variara de un año a otro entre perjuicios y beneficios netos para la planta.

Los mutualismos son abundantes en la naturaleza. La mayor parte de las especies están involucradas en al menos uno y la organización de la comunidad es, en parte, producto de su

número y diversidad (Beattie, 1985, 1991). Sin embargo, existe la dificultad de identificar los beneficios para los participantes y, cuando esto se logra, no es fácil traducirlo a una medida de ventaja selectiva, como sobrevivencia o tasa reproductiva (Beattie, 1991; Cushman y Beattie, 1991). El problema se complica al involucrarse los nectarios extraflorales como el canal de interacción mutualista, dado que constituyen una fuente de agua y nutrimentos rápidamente utilizable, de fácil localización y extremadamente generalizada para cualquier organismo que sea capaz de apropiársela (Carroll y Janzen, 1973; Rico-Gray, 1989, 1993), con lo que no es posible especular acerca de las características e identidad del organismo visitante potencialmente benéfico.

Por otro lado, se han demostrado de diferente manera los beneficios para las plantas involucradas con hormigas (e. g. Janzen, 1966; Koptur, 1984; Rico-Gray *et al.*, 1989; Rico-Gray y Thien, 1989a), pero prácticamente se carece de beneficios demostrables para las hormigas. Por ejemplo, los recursos proporcionados por las plantas, incluyendo alimento, podrían tener poco impacto cuantitativo sobre la demografía de las hormigas (Beattie, 1991; Cushman y Beattie, 1991). Según Carroll y Janzen (1973), los volúmenes de recursos apropiados o las frecuencias de apropiación por las colonias de hormiga podrían ser medidas muy pobres de la reducción de la adecuación de la colonia que podría ocurrir si se modificaran dichos volúmenes o frecuencias. Diversos estudios han demostrado para las plantas, el participante mejor conocido, variación extrema en el resultado de las interacciones con hormigas (Horvitz y Schemske, 1986; Koptur y Lawton, 1988). Así, algunos mutualismos aparentes que involucran a hormigas defensoras contra herbívoros, no necesariamente benefician a las plantas (e. g. O'Dowd y Catchpole, 1983; Tempel, 1983; Rico-Gray y Thien, 1989b; Mackay y Whalen, 1991; Rashbrook *et al.*, 1991), o a las hormigas.

Es igualmente difícil pensar en el destino coevolutivo de la interacción de *T. ulmifolia* y las hormigas que le visitan. Algunos puntos de la interacción parecen favorecer tal coevolución desde la perspectiva de los intereses de la planta: (1) la planta efectivamente requiere de protección contra herbívoros; (2) la presencia o ausencia de herbívoros sobre hojas importantes para la planta es dictada por el patrullaje de las hormigas; y (3) la presencia de las hormigas puede llegar a contribuir a la mayor producción de frutos. Desde la perspectiva de los intereses de las hormigas nectívoras, es posible identificar al menos tres puntos favorables: (1) el néctar extrafloral es un alimento fácilmente apropiable y altamente predecible en espacio y tiempo; (2) la posición fija de la fuente de néctar puede facilitar la orientación visual para encontrar el alimento o para encontrar el camino después de una acción evasiva ante depredadores (Carroll y Janzen, 1973); y (3) las hormigas son altamente territoriales (Carroll y Janzen, 1973), de modo que la ocurrencia de la planta en grupos, además de la posible abundancia de nectarios

funcionales por cada rama, es propicia para la manifestación de esta territorialidad. En contrapartida, son varios los puntos opuestos a esta coevolución: (1) una colonia de hormigas reúne una gran cantidad de necesidades de corto y largo plazo (Carroll y Janzen, 1973) que deben ser cubiertos tanto por el sitio de anidación como por la fuente de alimento; (2) el néctar extrafloral no es un alimento completo, su abundancia varía junto con el número de plantas sobrevivientes en el momento de mayor necesidad (durante la sequía) y la planta por sí misma no ofrece más que este recurso; (3) la alta impredecibilidad de las consecuencias de las variaciones ambientales obliga a la apropiación oportunista de recursos, pues hace improbable el crecimiento cercano de especies de plantas que en conjunto puedan ofrecer un recurso completo o que pudieran permitir a las hormigas exhibir patrones de forrajeo capaces de minimizar la reducción proporcional de plantas alimenticias deseables dentro del territorio de la colonia; (4) la fácil ubicación de las hormigas para sus depredadores; y (5) la inconstancia de la presencia y conducta de las hormigas. Así, el resultado más viable de la coevolución entre *T. ulmifolia* y las hormigas que se le asociaban apunta hacia un mutualismo difuso, con consecuencias variables de acuerdo con las condicionantes ambientales.

En suma, la simple asociación de especies potencialmente mutualistas no es en general suficiente para que ocurra un mutualismo. Ha resultado claro en años recientes lo inadecuado de clasificar *a priori* y arbitrariamente a las interacciones entre especies como antagónicas, neutrales o mutualistas. Las interacciones directas e indirectas entre especies pueden variar entre mutualismo y antagonismo dependiendo de los contextos intrínseco y extrínseco de la interacción. La naturaleza condicional de la interacción (Cushman y Whitham, 1989; Cushman y Addicott, 1991; Cushman y Beattie, 1991) hace que el resultado de una asociación particular dependa de dónde se encuentre en el espacio (May, 1976; Schaffer y Kot, 1985) o en el tiempo.

Para superar la metodología de este tipo de investigaciones, es necesario tomar en cuenta varios factores de la comunidad, tales como el mosaicismo de la vegetación y de la fauna, así como la distribución y tamaño de tales mosaicos, ya que es importante definir bien la estructura de la comunidad de insectos, su densidad de población y el tipo de crecimiento, conjuntamente con la diversidad del ecosistema (Strong *et al.*, 1984). También es necesario determinar los efectos de la interacción sobre la adecuación de las colonias de hormigas incluidas en el estudio (Beattie, 1991), y afinar las mediciones de sus efectos protectores sobre la planta para poder distinguir con precisión factores que están en el umbral de influencia de la interacción pero que son importantes para su correcta dilucidación en términos de adecuación de la planta, como eficiencia de la polinización, número de frutos abortados (además de los logrados), tamaño de los frutos logrados y número de descendientes efectivos.

## 8. LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W. G. 1989. Plant-animal interactions: an overview. Pp. 1-22 in: W. G. Abrahamson (ed.), *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill. New York.
- Adler, F. R. y C. D. Harvell. 1990. Inducible defenses, phenotypic variability and biotic environments. *Trends Ecol. Evol.* 5: 407-410.
- Atsatt, P. R. 1981. Lycaenid butterflies and ants; selection for enemy-free space. *Am. Nat.* 118: 638-654.
- Barret, S. C. H. 1978. Heterostily in a tropical weed: the reproductive biology of the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Can. J. Bot.* 56: 1713-1725.
- Barrett, S. C. H. y J. S. Shore. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). *Evolution* 41: 340-354.
- Beattie, A. J. 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Beattie, A. J. 1989. Myrmecotrophy: plants feed by ants. *Trends Ecol. Evol.* 4: 172-176.
- Beattie, A. J. 1991. Problems outstanding in ant-plant interaction research. Pp. 55-576 in: C. R. Huxley y D. F. Cutler (eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press. Oxford.
- Beattie A. J. y D. C. Culver. 1983. The nest chemistry of two seed dispersing ant species. *Oecologia* 56: 99-103.
- Beattie A. J., C. Turnbull, F. B. Knox y E. G. Williams. 1984. Ant inhibition is rare. *Am. J. Bot.* 71: 421-426.
- Beattie, A. J., C. Turnbull, T. Hough, S. Jobson y R. B. Konx. 1985. The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications. *Am. J. Bot.* 72: 606-614.
- Becerra, J. X. y D. L. Venable. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos* 55: 276-280.
- Becerra, J. X. y D. L. Venable. 1991. The role of ant-Homoptera mutualisms in the evolution of extrafloral nectaries. *Oikos* 60: 105-106.
- Beltrán, J. y L. Torres. 1994. Aspectos cualitativos de la herbivoría de *Eumaeus debora* Hubner. (Lepidoptera: Lycaenidae) sobre *Ceratozamia mexicana* Bröng. (Cycadale: Zamiaceae). *La Ciencia y El Hombre (Xalapa)*: en prensa.
- Bengtsson, J., T. Fagerström y H. Rydin. 1994. Competition and coexistence in plant communities. *Trends Ecol. Evol.* 9: 246-250.
- Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.
- Bentley, B. L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.
- Bentley, B.L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 65: 27-36.
- Bowers, W. S., L. R. Nault, R. E. Webb y S. R. Durtky. 1972. Aphid alarm pheromone: isolation, identification, synthesis. *Science* 177: 1121-1122.
- Bristow, C. M. 1989. Host development offers new insight into insect-plant interactions. *Trends Ecol. Evol.* 4: 123-124.
- Bryant, J. P.; F. S. Chapin, III y D. R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Bryant, J. P. y P. J. Kuopat. 1980. Selection of winter forage by subarctic browsing

- vertebrates: the role of plant chemistry. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 261-285.
- Buckley, R. C. 1982. Ant-plant interactions: a world review. Pp. 111-142 in: R. C. Buckley (ed.), *Ant-Plant Interactions in Australia*. Dr. W. Junk. The Hague.
- Buckley, R. C. 1983. Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* 58: 132-36.
- Buckley, R. C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 111-135.
- Carroll, C. R. y D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- Castillo, S. y J. Carabias. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biotica* 7: 551-568.
- Cates, R. y G. Orians. 1977. Successional status and the palatability of plant to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Mon.* 53: 209-233.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin, III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P. D. y T. Aide. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Pp. 25-50 in: P. Price., T. Lewinsohn, G. Fernandes y W. Benson (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley and Sons. New York.
- Costa, F. M. C. B., A. T. Oliveira-Filho y P. S. Oliveira. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecol. Entomol.* 17: 363-365.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory*. Blackwell. Oxford.
- Cushman, J. H. y T. G. Whitham. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology* 70: 1040-1047.
- Cushman, J. H. y A. J. Beattie. 1991. Mutualisms: assessing the benefits to hosts and visitors. *Trends Ecol. Evol.* 6: 193-195.
- Cushman, J. H. y J. F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. Pp. 92-103 in: C. R. Huxley y D. F. Cutler (eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press. Oxford.
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of neotropical ant-gardens. *Ecology* 69: 1138-1152.
- Davidson, D. W., R. R. Snelling y J. L. Longino. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21: 64-73.
- Davidson, D. W., R. B. Foster, R. R. Snelling y P. W. Lozada. 1991. Variable composition of some tropical ant-plant symbioses. Pp. 145-162 in: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley and Sons. New York.
- Devall, M. S. 1987. Ecology of *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae) at Grand Isle, Louisiana. *Proc. La. Acad. Sci.* 50: 7-12.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. Pp. 141-167 in: R. Dirzo y J. Sarukhán (eds.), *Perspective on Plant Population Ecology*. Sinauer. Sunderland, USA.
- Dixon, A. F. G. 1985. *Aphid Ecology*. Blackie. London.
- Dominguez, C. A., R. Dirzo y S. H. Bullock. 1989. On the function of floral nectar in *Craton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* 56: 109-114.
- Downhower, J. 1975. The distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica* 7: 59-62.
- Downum, K. R. y E. Rodríguez. 1986. Toxicological action and ecological importance of plants photosensitizers. *J. Chem. Ecol.* 12: 823-835.
- Elias, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and functions. Pp. 174-203 in: B. Bentley y T. Elias (eds.), *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press. New York.

- Elias, T. S., W. R. Rozich y L. Newcombe. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. *Am. J. Bot.* 62: 570-576.
- Ewart, W. H. y R. L. Metcalfe. 1956. Preliminary studies of sugars and amino acids in the honeydews of five species of coccids feeding on citrus in California. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 49: 441-447.
- Feeny, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defenses. Pp. 1-40 in: J. Wallace y R. L. Mansell (eds.), *Biochemical Interactions Between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry, Volume 10.* Plenum Press, New York.
- Fiala, B. 1990. Extrafloral nectaries vs. ant-Homoptera mutualisms: a comment on Becerra and Venable. *Oikos* 59: 281-282.
- Futuyma, D. J. y M. Slatkin. 1983. Introduction. Pp. 1-13 in: D. J. Futuyma y M. Slatkin (eds.), *Coevolution.* Sinauer, Sunderland, USA.
- Gama, L., H. Narave y N. P. Moreno. 1985. Turneraceae. *Flora de Veracruz* 47: 1-17.
- Gay, H. y R. Hensen. 1992. Ant specificity and behaviour in mutualisms with epiphytes: the case of *Lecanopteris* (Polypodiaceae). *Biol. J. Linnean Soc.* 47: 261-284.
- Gottlieb, L. D. 1984. Genetics and morphological evolution in plants. *Am. Nat.* 123: 681-709.
- Gray, R. A. 1952. Composition of honeydew excreted by pineapple mealybugs. *Science* 115: 129-133.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants.* Academic Press, London.
- Herrera, C. M., J. Herrera y X. Espadaler. 1984. Nectar thievery by ants from southern Spanish insect-pollinated flowers. *Insectes Soc.* 31: 142-154.
- Hickman, J. C. 1974. Pollination by ants: a low energy system. *Science* 184: 1290-1292.
- Hocking, B. 1980. Ant-plant mutualisms: evolution and energy. Pp. 78-90 in: L. E. Gilbert y P. H. Raven (eds.), *Coevolution of Animal and Plants.* University of Texas Press, Austin.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The Ants.* Harvard University Press, Cambridge.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18: 319-323.
- Howard, B. H. 1967. Intestinal micro-organisms of ruminants and other invertebrates. Pp. 35-61 in: S. M. Henry. *Symbiosis.* Vol. 2. Academic Press, New York.
- Howe, H. F. y L. C. Westley. 1988. *Ecological Relationships of Plants and Animals.* Oxford University Press, Oxford.
- Huxley, C. R. 1980. Symbiosis between ants and epiphytes. *Biol. Rev.* 55: 321-340.
- Huxley, C. R. 1991. Ants and plants: a diversity of interactions. Pp. 1-11 in: C. R. Huxley y D. F. Cutler (eds.), *Ant-Plant Interactions.* Oxford University Press, Oxford.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- Janzen, D. H. 1967a. Fire, vegetation structure, and the ant X acacia interaction in Central America. *Ecology* 48: 26-35.
- Janzen, D. H. 1967b. Interactions of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant *Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sc. Bul.* 47: 315-558.
- Janzen, D. H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia* 50: 146-153.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The Amer. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1973. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica* 5: 15-28.
- Janzen, D. H. 1974a. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6: 237-259.
- Janzen, D. H. 1974b. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 89-103.

- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 347-91.
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- Jeffrey, D. C.; J. Ardittl y H. Koopowitz. 1970. Sugar content in floral and extrafloral exudates of orchids: pollination, myrmecology and chemotaxonomy implications. *New Phytol.* 69: 187-95.
- Jeon, K. W. y M. S. Jeon. 1976. Endosymbiosis in amoebae: recently established endosymbionts have become required cytoplasmatic components. *J. Cellular Physiology* 89: 337-344.
- Keeler, K. H. 1979. Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants at two elevations in Jamaica. *Biotropica* 11: 152-154.
- Keeler, K. H. 1989. Ant-plant interactions. Pp. 207-242 in: W.G. Abrahamson (ed.), *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill. New York.
- Kiester, A. R., F. Lande y D. W. Schemske. 1984. Models of coevolution and speciation in plants and their pollinators. *Am. Nat.* 124: 220-243.
- Kimmins, F. M. 1986. Ultrastructure of the stylet pathway of *Brevicoryne brassicae* in host plant tissue, *Brassica oleracea*. *Entomol. Exp. Appl.* 41: 283-290.
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59: 449-456.
- Koptur, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Amer. J. Bot.* 66: 1018-1020.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* samplings (Mimosoideae) by ants. *Ecology* 65: 1787-1793.
- Koptur, S. y J. H. Lawton. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology* 69: 278-283.
- Landsberg, J. y C. Ohmart. 1989. Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts. *Trends Ecol. Evol.* 4: 96-100.
- Lanza, J. 1988. Ant preferences for *Passiflora* nectar mimics that contain amino acids. *Biotropica* 20: 341-344.
- Lapointe, S. L. y W. M. Tingey. 1986. Glandular trichomes of *Solanum neocardenasii* confer resistance to green peach aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 79: 1264-1268.
- Larson, R. A. 1986. Insect defenses against phytotoxic plant chemicals. *J. Chem. Ecol.* 12: 859-871.
- Lawton, J. H. 1986. Surface availability and insect community structure: the effects of architecture and fractal dimension of plants. Pp. 317-331 in: B. E. Juniper y T. R. E. Southwood (eds.), *Insects and the Plant Surface*. Edward Arnold. London.
- Lerdau, M., J. Whiteback y N. M. Holbrook. 1991. Tropical deciduous forest: death of a biome. *Trends Ecol. Evol.* 6: 201-202.
- Levitt, J. 1972. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press. New York.
- Linhart, Y. B. 1991. Disease, parasitism, and herbivory: multidimensional challenges in plant evolution. *Trends Ecol. Evol.* 6: 392-396.
- Mackay, D. A. y M. A. Whalen. 1991. Some associations between ants and euphorbs in tropical Australia. Pp. 238-249 in: C. R. Huxley y D. F. Cutler (eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press. Oxford.
- Madden, D. y T. P. Young. 1991. Symbiotic ants as an alternative defense against herbivory in spinescent in *Acacia drepanolobium*. *Oecologia* 91: 235-238.
- Maltais, J. B. y J. L. Auclair. 1952. Occurrence of amino acids in the honeydew of the crescent-marked lily aphid *Myzus circumflexus* (Buck.). *Can. J. Zool.* 30: 191-193.
- Martínez, M. L. y M. T. Valverde. 1992. Las dunas costeras. *Ciencias (México)* 26: 35-42.
- Mattson, W. J., Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261:

459-467.

- McDade, L. A. y S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34: 944-958.
- McGraw, J. B. y K. Garbutt. 1990. The analysis of plant growth in ecological and evolutionary studies. *Trends Ecol. Evol.* 5: 251-254.
- McKey, D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *Amer. Natur.* 108: 305-320.
- McKey, D. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.
- McKey, D. 1988. Promising new directions in the study of ant-plant mutualisms. Pp. 335-355 in: W. Greuter y B. Zimmer (eds.), *International Botanical Congress, Berlin 1987-Proceedings*. Koeltz. Königstein.
- McKey, D. y D. W. Davidson. 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the neotropics: history, biogeography and diversity. Pp. 568-608 in: P. Goldblatt (ed.), *Biological Relationships Between Africa and South America*. Yale University Press. New Haven.
- Moreno-Casasola, P., E. van der Maarel, S. Castillo, M. G. Huesca e I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de La Mancha. *Ver. Biótica* 7: 491-526.
- Norment, C. J. 1988. The effect of nectar-thieving ants on the reproductive success of *Frasera speciosa* (Gentianaceae). *Am. Midl. Nat.* 120: 331-336.
- Novelo, A. 1978. La vegetación de la Estación El Morro de la Mancha. *Biotica* 3: 9-21.
- O'Dowd, D. J. y E. A. Catchpole. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp.-ant interactions. *Oecologia* 59: 191-200.
- Odum, E. P. 1963. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Peakall, R. 1989. The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae): pollination by pseudocopulating male ants (*Myrmecia urens*, Formicidae). *Pl. Syst. Evol.* 167: 137-148.
- Peakall, R. y A. J. Beattie. 1989. Pollination of the orchid *Microtis parviflora* R. Br. by flightless worker ants. *Fun. Ecol.* 3: 515-522.
- Price, P. W. 1983. Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities. Pp. 559-596 in: R. F. Denno y M. S. McClure (eds.), *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press. New York.
- Price, P. W. 1991. Patterns in communities along latitudinal gradients. Pp. 51-69 in: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley and Sons. New York.
- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheron, J. N. Thompson y A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- Rashbrooke, V. K., S. G. Compton y J. H. Lawton. 1991. Bracken and ants: why is there no mutualism? Pp. 231-237 in: C. R. Huxley y D. F. Cutler (eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press. Oxford.
- Rhoades, D. F. y R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Pp. 168-213 in: J. Wallace y R. L. Mansoll (eds.), *Biochemical Interactions Between Plants and Insects*. *Rec. Adv. Phytochem.* 10: 168-213. Plenum Press. New York.
- Richardson, I. B. K. 1985. Turneráceas. Pp. 99-100 in: V. H. Heywood (ed), *Las Plantas con Flores*. Reverté. Barcelona.
- Rico-Arce, M. L. 1994. Nueva especie mirmecófila de *Acacia* (Leguminosae) de la península de Yucatán, México. *Acta Bot. Mex.* 26: 7-10.
- Rico-Gray, V. 1980. Ants and tropical flowers. *Biotropica* 12: 223-224.
- Rico-Gray, V. 1987. *Schomburgkia tibicinis* Batem (Orchideaceae), effect of myrmecophily on

- reproductive fitness. Ph. D. Dissertation, Tulane University. New Orleans.
- Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biol. J. Linnean Soc.* 38: 173-181.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowland of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25: 301-315.
- Rico-Gray, V. y A. Lot. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de la Mancha, Veracruz, México. *Biotica* 8: 295-301.
- Rico-Gray, V. y L. da S. L. Sternberg. 1991. Carbon isotopic evidence for seasonal change in feeding habits of *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 23: 93-95.
- Rico-Gray, V. y L. B. Thien. 1989a. Effect of different ant species on the reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* 81: 487-489.
- Rico-Gray, V. y L. B. Thien. 1989b. Ant-mealybug interaction decreases reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 5: 109-112.
- Rico-Gray, V., J. T. Barber, L. B. Thien, E. G. Elgaard y J. J. Toney. 1989. An unusual animal-plant interaction: feeding of *Schomburgkia tibicinis* by ants. *Am. J. Bot.* 76: 603-608.
- Risch, S.; L. Andow y M. Altieri. 1983. Agroecosystems diversity and pest control: data, tentative conclusions and new directions. *Environmental Entomology* 12: 625-629.
- Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan, New York.
- Ruffner, G. A. y W. D. Clark. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): composition and its importance to ants. *Am. J. Bot.* 73: 185-189.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Salisbury, E. 1952. *Downs and dunes. Their plant life and its environment*. G. Bell and Sons. London.
- Schaffer, W. M. y M. Kot. 1985. Do strange attractors govern ecological systems? *Bioscience* 35: 342-350.
- Schemske, D. W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.* 68: 959-967.
- Schemske, D. W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. Pp. 67-109 in: M. H. Nitecki (ed.), *Coevolution*. University of Chicago Press. Chicago.
- Shore, J. S. y S. C. H. Barret. 1985. Morphological differentiation and crossability in the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Syst. Bot.* 10: 208-321.
- Simms, E. L. y R. S. Fritz. 1990. The ecology and evolution of host-plant resistance to insects. *Trends Ecol. Evol.* 5: 356-360.
- Singh, B. B., H. H. Hadley y R. C. Bernar. 1971. Morphology of pubescence in soybean and its relationship to plant vigor. *Crop Sci.* 11: 13-16.
- Skogsmyr, I. y T. Fagerström. 1992. The cost of anti-herbivory defence: an evaluation of some ecological and physiological factors. *Oikos* 64: 451-457.
- Smith, L. L., J. Lanza y G. C. Smith. 1990. Amino acid concentrations in extrafloral nectar of *Impatiens sultani* increase after simulated herbivory. *Ecology* 71: 107-115.
- Smith, R. L. 1980. *Ecology and Field Biology*. 3a. ed. Harper and Row. New York.
- Southwood, T. R. E. 1972. The insect-plant relationship: an evolutionary perspective. Pp. 3-30 in: H. F. van Emden (ed.), *Insect-Plant relationships*. Blackwell. Oxford.
- Stamp, N. y M. Bower. 1990. Phenology of nutritional differences between new and mature leaves and its effect on caterpillar growth. *Ecological Entomology* 15: 447-454.
- Stone, T. B., A. C. Thompson y H. N. Pitre. 1985. Analysis of lipids in cotton extrafloral nectar. *J. Entomol. Sci.* 20: 422-428.

- Strong, D. R., J. H. Lawton y T. R. E. Southwood. 1984. *Insects on Plants*. Harvard University Press. Cambridge.
- Strong, F. E. 1963. Studies on lipids in some homopterous insects. *Hilgardia* 34: 42-61.
- Strong, F. E. 1965. Detection of lipids in the honeydew of an aphid. *Nature* 205: 1242.
- Tempel, A. S. 1983. Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar-feeding ants: a non-mutualistic interaction. *Ecology* 64: 1411-1422.
- Thompson, J. N. 1981. Reversed animal-plant interactions: the evolution of insectivorous and ant-fed plants. *Biol. J. Linnean Soc.* 16: 147-155.
- Thompson, J. N. 1982. *Interaction and Coevolution*. Jonh Wiley and Sons. New York.
- Thompson, J. N. 1988. Variation in interspecific interactions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 65-87.
- Thompson, J. N. 1989. Concepts of coevolution. *Trends Ecol. Evol.* 4: 179-183.
- Tilman, D. 1978. Cherries, ants and tent caterpillars to ant predation. *Ecology* 59: 686-692.
- Tingey, W. M. y J. E. Laubengayer. 1986. Glandular trichomes of a resistant hybrid potato alter feeding behaviour of the potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae). *J. Econ. Entomol.* 79: 1230-1234.
- Towers, G. H. N. 1986. Significance of phototoxic phytochemicals in insect herbivory. *J. Chem. Ecol.* 12: 813-823.
- van Emdem, H. F. 1978. Insects and secondary plant substances. An alternative viewpoint with special reference to aphids. Pp. 309-323 in: J. B. Harbone (ed.), *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press. New York.
- Vandermeer, J. 1984. The evolution of mutualism. Pp. 221-232 in: B. Shorrocks (ed.), *Evolutionary Ecology*. The 23rd. Symposium of the British Ecological Society, Leeds (1982). Blackwell, London.
- Vasconcelos, H. L. 1993. Ant colonization of *Maieta guianensis* seedlings, an Amazon ant-plant. *Oecologia* 95: 439-443.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 8: 307-343.
- Weber, G. 1986. Ecological genetics of host plant exploitation in the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 40: 161-168.
- Wood, T. K. 1983. Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). *Sociobiol.* 8: 299-343.
- Wyatt, F. 1981. Ant-pollination of the granite outcrop endemic *Diamorpha smallii* (Crassulaceae). *Am. J. Bot.* 68: 1212-1217.
- Wyatt, F. y A. Stoneburner. 1981. Patterns of ant-mediated pollen dispersal in *Diamorpha smallii* (Crassulaceae). *Syst. Bot.* 6: 1-7.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. New Jersey.



## ANEXO II

Tabla 7. Resultados del experimento sobre herbivoría artificial en cada quincena de muestreo. Simbología: % HERB = porcentaje de herbivoría artificial; F = número de frutos contados; H = número de hojas nuevas; R = rama muestreada (1 ó 2). Los guiones indican que no se pudieron tomar los datos.

PLANTA	% HERB	QUINCENA 1		QUINCENA 2		QUINCENA 3		QUINCENA 4									
		R1		R2		R1		R2									
		F	H	F	H	F	H	F	H								
1	0	3	-	4	-	0	-	3	-	0	-	0	-	1	-	2	-
2	0	4	-	3	-	3	-	2	-	4	-	0	-	5	-	3	-
3	0	3	-	3	-	3	-	2	-	3	-	1	-	1	-	2	-
4	25	2	6	6	6	1	2	3	3	0	3	0	6	0	2	4	3
5	25	2	2	2	2	0	0	2	1	3	3	4	1	1	3	1	0
6	25	2	3	6	5	2	1	1	3	1	1	4	0	0	2	1	0
7	50	5	2	6	2	1	3	0	0	0	5	0	3	0	1	0	1
8	50	3	6	4	4	0	2	2	6	3	3	4	1	3	3	0	0
9	50	4	7	2	5	1	2	0	2	1	5	0	5	2	2	0	2
10	75	3	4	5	3	1	1	0	2	0	2	0	3	0	1	3	3
11	75	3	5	3	1	2	2	0	1	1	3	0	3	0	2	0	1
12	75	4	4	5	5	1	2	3	3	0	3	2	4	0	2	2	2

## ANEXO III

Tabla 8. Producción mensual y total de frutos de grupos de *Turnera ulmifolia* visitados por las especies de hormiga que se indican y del grupo Experimental (sin hormigas), durante el primer año de observaciones. Se anexan los datos de precipitación y temperatura de los meses respectivos. Simbología: CR = *Camponotus rectangularis*; CP = *Camponotus planatus*; MX = mezcla de especies (*Crematogaster brevispinosa*, *Forelius* sp., *Conomyrma* sp.); CO = *Conomyrma* sp.; EX = grupo Experimental (exclusión de hormigas); PR = precipitación promedio mensual, en mm; TE = temperatura promedio mensual, en °C.

MES	LOTES DE PLANTAS					DATOS CLIMATICOS	
	CR	CP	MX	CO	EX	PR	TE
Ago	225	235	176	97	249	256	26.9
Sep	254	261	233	152	226	305.5	26.1
Oct	164	195	168	117	244	105.5	25.53
Nov	373	121	142	89	212	48	23.0
Dic	123	55	43	60	100	51	21.74
Ene	128	34	5	12	71	3.5	19.37
Feb	119	44	0	28	51	7	20.26
Mar	306	57	0	68	73	34.5	23.05
Abr	308	13	0	16	12	57	24.18
May	304	0	10	0	53	62.5	25.15
Jun	322	15	18	5	135	166.5	26.75
Jul	169	63	10	10	169	370.5	26.1
TOTAL	2607	1156	818	654	1560		

Tabla 9a. Coeficientes de correlación de Pearson de la producción mensual de frutos de *Turnera ulmifolia* bajo los tratamientos que se indican, y de los datos de precipitación y temperatura correspondientes (véase Tabla 8). Los números señalados con asteriscos indican alta correlación. Simbología: CR = *Camponotus rectangularis*; CP = *Camponotus planatus*; MX = mezcla de especies (*Crematogaster brevispinosa*, *Forelius* sp., *Conomyrma* sp.); CO = *Conomyrma* sp.; EX = grupo experimental (exclusión de hormigas); PR = precipitación promedio mensual; TE = temperatura promedio mensual.

	CR	CP	MX	CO	EX	PR	TE
CR	1.000	-0.056	0.102	0.036	0.097	-0.004	0.427
CP		1.000	*0.888	*0.919	*0.956	0.522	0.423
MX			1.000	*0.825	*0.931	0.413	0.472
CO				1.000	*0.912	0.276	0.256
EX					1.000	0.441	0.443
PR						1.000	*0.754
TE							1.000

Tabla 9b. Coeficientes de correlación de Pearson para la producción mensual de frutos de *Turnera ulmifolia* bajo los tratamientos que se indican, y los datos de precipitación y temperatura adelantados un mes. Se señalan con asterisco las mayores correlaciones. Simbología: CR = *Camponotus rectangularis*; CP = *Camponotus planatus*; MX = mezcla de especies; CO = *Conomyrma* sp.; EX = grupo experimental (exclusión de hormigas); PR = precipitación promedio mensual; TE = temperatura promedio mensual.

	CR	CP	MX	CO	EX	PR	TE
CR	1.000	-0.049	0.117	0.045	0.129	-0.111	0.248
CP		1.000	*0.926	*0.942	*0.836	*0.849	0.537
MX			1.000	*0.912	*0.918	*0.822	0.401
CO				1.000	*0.821	*0.682	0.128
EX					1.000	*0.794	0.413
PR						1.000	*0.622
TE							1.000

Tabla 9c. Coeficientes de correlación de Pearson para la producción mensual de frutos de *Turnera ulmifolia* bajo los tratamientos que se indican, y los datos de precipitación y temperatura adelantados dos meses. Se señalan con asterisco las mayores correlaciones. Simbología: CR = *Camponotus rectangularis*; CP = *Camponotus planatus*; MX = mezcla de especies; CO = *Conomyrma* sp.; EX = grupo experimental (exclusión de hormigas); PR = precipitación promedio mensual; TE = temperatura promedio mensual.

	CR	CP	MX	CO	EX	PR	TE
CR	1.000	-0.056	0.097	0.036	0.032	0.117	-0.168
CP		1.000	*0.956	*0.919	*0.864	*0.914	*0.690
MX			1.000	*0.912	*0.872	*0.971	*0.769
CO				1.000	*0.743	*0.882	0.561
EX					1.000	*0.899	*0.869
PR						1.000	*0.795
TE							1.000

Tabla 10a. Porcentajes de variación que cada una de las variables explica con respecto a la variación de las otras, suponiendo normalidad en la distribución de las frecuencias de los datos. Se obtuvieron elevando al cuadrado los coeficientes de correlación de la matriz de correlaciones de producción de frutos de *Turnera ulmifolia* entre sí y con los datos climatológicos de los meses respectivos (Tabla 8). Se señalan con asterisco los mayores porcentajes de variación.

	CR	CP	MX	CO	EX	PR	TE
CR	1.000	0.003	0.010	0.001	0.009	0.000	0.182
CP		1.000	*0.789	*0.845	*0.917	0.272	0.179
MX			1.000	*0.681	*0.867	0.171	0.223
CO				1.000	*0.832	0.076	0.065
EX					1.000	0.194	0.196
PR						1.000	0.569
TE							1.000

Tabla 10b. Porcentajes de variación que cada una de las variables explica con respecto a la variación de las otras, suponiendo normalidad en la distribución de la frecuencia de los datos. Se obtuvieron elevando el cuadrado el coeficiente de correlación de la matriz de correlaciones de producción mensual de frutos de *Turnera ulmifolia* entre sí y con datos climatológicos desfasados un mes. Se señalan con asterisco los mayores porcentajes de variación explicados.

	CR	CP	MX	CO	EX	PR	TE
CR	1.000	0.002	0.014	0.002	0.017	0.012	0.062
CP		1.000	*0.908	*0.888	*0.699	*0.722	0.288
MX			1.000	*0.832	*0.844	*0.676	0.401
CO				1.000	*0.674	0.465	0.128
EX					1.000	*0.631	0.413
PR						1.000	*0.622
TE							1.000

Tabla 10c. Porcentajes de variación que cada una de las variables explica con respecto a la variación de las otras, suponiendo normalidad en la distribución de la frecuencia de los datos. Se obtuvieron elevando el cuadrado el coeficiente de correlación de la matriz de correlaciones de producción mensual de frutos de *Turnera ulmifolia* entre sí y con datos climatológicos desfasados dos meses. Se señalan con asterisco los mayores porcentajes de variación explicados.

	CR	CP	MX	CO	EX	PR	TE
CR	1.000	0.003	0.009	0.001	0.001	0.013	0.028
CP		1.000	*0.914	*0.844	*0.746	*0.835	*0.476
MX			1.000	*0.832	*0.760	*0.943	0.591
CO				1.000	0.552	*0.778	0.315
EX					1.000	*0.808	*0.755
PR						1.000	*0.632
TE							1.000

Tabla 11. Coeficientes de correlación de Spearman de la producción de frutos de *Turnera ulmifolia* en relación con los datos de temperatura y precipitación adelantados dos meses. Simbología: ns=no significativo; \* = significativo; + = no significativo con  $p < 0.01$ , pero significativo con  $p < 0.05$ .

Coeficiente determinado en tablas: $P < 0.01$ : $r =$		
Plantas asociadas con	Temperatura	Precipitación
<i>Camponotus rectangularis</i>	0.22 <sup>ns</sup>	0.28 <sup>ns</sup>
<i>Camponotus planatus</i>	0.65*	0.84*
Mezcla de especies	0.91*	0.91*
<i>Conomyrma</i> sp.	0.51*	0.71*
Sin asociación (Experimental)	0.78*	0.87*

## ANEXO IV

Tabla 12. Resultados de la primera quincena de muestreo del segundo año de observaciones (junio 20, 1993; día muy lluvioso). Simbología: R=rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb.= categoría de herbivoría sufrida (véase Tabla 5, página 38); a =Desconocida 1; b = *Conomyrma* sp.; c = *Forelius* sp.; e = *Camponotus planatus*; d = *Camponotus rectangularis*.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	1	0	0	0	0	1a,1c	0	0	2
2	1	3	2	3	8	0	0	0	0
3	1	0	1	1	2	0	0	0	0
4	1	2	1	0	3	0	0	0	0
5	1	2	3	1	6	0	0	0	0
6	1	0	1	1	2	0	4b	0	4
7	1	0	0	0	0	8b	0	0	8
8	1	0	0	1	1	0	0	0	0
9	1	2	1	1	4	6c	3c	3c	12
10	1	0	2	2	4	0	2e	0	2
11	1	2	2	3	7	0	0	0	0
12	1	3	2	4	9	1a	0	1a	2
13	1	1	3	0	4	0	0	0	0
14	1	3	2	2	7	0	0	0	0
15	1	2	1	0	3	0	0	0	0
16	1	2	4	5	11	0	0	0	0
17	1	2	0	4	6	0	0	0	0
18	1	1	2	4	7	0	0	0	0
19	4	0	0	0	0	0	0	0	0
20	3	0	0	0	0	0	0	0	0
21	4	0	0	0	0	0	0	0	0
22	1	0	0	0	0	0	0	0	0
23	1	1	0	0	1	0	0	0	0
24	1	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	0	0	0	0	0	0	0	0
26	1	0	0	0	0	30	0	0	0

Tabla 13. Resultados de la segunda quincena de muestreo del segundo año de observaciones (julio 4, 1993; día muy soleado, días previos lluviosos). Simbología: R = rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb. = categoría de herbivoría sufrida (véase Tabla 5, página 38); a = Desconocida 1; b = *Conomyrma* sp.; c = *Forelius* sp.; d = *Crematogaster brevispinose*; e = *Camponotus planatus*; d = *Camponotus rectangularis*.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	1	2	0	1	3	0	0	0	0
2	1	3	0	2	5	10a	0	4a	14
3	1	3	0	0	3	2a	2a	0	4
4	1	4	0	0	4	0	0	0	0
5	1	3	1	4	8	1d	1d	0	2
6	1	2	6	2	10	1a	1d	1a	3
7	1	6	0	0	6	1c	0	1c	2
8	1	4	2	4	10	0	0	0	0
9	1	5	4	4	13	16c	10c	19c	45
10	1	2	4	3	9	0	15c	0	15
11	2	3	5	7	15	10a	12b	8b	30
12	2	4	0	4	8	5a	0	0	5
13	1	4	8	5	17	5e	3e	3e	11
14	1	1	5	4	10	0	0	4e	4
15	1	3	2	6	11	0	0	1e	1
16	1	3	5	2	10	0	0	0	0
17	1	3	2	6	11	0	0	10b	10
18	1	2	2	5	9	0	0	0	0
19	4	0	0	0	0	0	0	0	0
20	3	0	0	0	0	0	0	0	0
21	5	0	0	0	0	0	0	0	0
22	2	3	3	0	6	0	0	0	0
23	1	2	0	0	2	0	0	0	0
24	1	4	3	1	8	0	0	0	0
25	1	2	3	2	7	0	0	0	0
26	1	4	2	7	13	0	0	0	0

Tabla 14. Resultados de la tercera quincena de muestreo del segundo año de observaciones (julio 18, 1993; día soleado, días previos lluviosos). Simbología: R = rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb. = categoría de herbivoría sufrida (véase Tabla 5, página 38); a = Desconocida 1; b = *Camponotus* sp.; e = *Camponotus planatus*; d = *Camponotus rectangularis*.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	1	3	1	0	4	0	0	0	0
2	1	4	3	3	10	6	4a	5a	15
3	1	4	2	3	9	4	6a	1a	11
4	1	4	3	0	7	0	0	0	0
5	1	2	3	2	7	7a	6b	2d	15
6	1	3	4	4	11	5b	3a	1a	9
7	1	6	3	2	11	18b	23b	25b	66
8	1	1	1	0	2	4b	1b	6b	11
9	1	3	6	4	13	13b	29b	15b	57
10	1	1	4	4	9	6a	4b	2b	12
11	1	4	2	3	9	6b	12a	8b	26
12	1	0	0	4	4	3a	1a	4a	8
13	1	4	8	5	17	3e	0	6e	9
14	1	1	0	4	5	2e	6e	5e	13
15	1	3	2	3	8	4e	4e	3e	11
16	1	3	1	0	4	0	0	0	0
17	1	2	4	4	10	0	0	0	0
18	1	5	3	4	12	6e	2e	8e	16
19	4	0	0	0	0	0	0	0	0
20	4	2	1	0	3	0	0	0	0
21	4	0	0	0	0	0	0	0	0
22	3	2	1	0	3	0	0	0	0
23	2	2	1	0	3	0	0	0	0
24	2	5	3	7	15	0	0	0	0
25	1	4	1	0	5	0	0	0	0
26	1	2	2	3	7	0	0	0	0

Tabla 15. Resultados de la cuarta quincena de muestreo del segundo año de observaciones (julio 31, 1993; día soleado). Simbología: R = rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb. = categoría de herbivoría sufrida (véase Tabla 5, página 38); a = Desconocida 1; b = *Conomyrma* sp.; e = *Camponotus planatus*; d = *Camponotus rectangularis*.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	2	2	0	3	5	3a	3a	1a	7
2	2	0	4	2	6	0	0	0	0
3	2	3	0	1	4	2a	3a	1a	6
4	1	4	2	2	8	3a	1a	4a	8
5	1	2	1	4	7	7b	3b	5b	15
6	1	0	1	1	2	2b	1b	1b	4
7	1	3	4	0	7	0	0	0	0
8	1	2	6	4	12	1e	2e	1e	4
9	1	0	1	1	2	2e	4e	2e	8
10	1	3	4	4	11	6a	9a	7a	22
11	1	2	7	4	15	9a	6e	7a	22
12	1	0	4	2	8	5a	4a	1a	10
13	1	1	4	6	11	6e	7e	9e	22
14	1	2	4	5	11	0	0	0	0
15	1	6	1	1	8	1e	0	0	1
16	1	1	3	2	6	4e	2e	5e	11
17	1	2	1	1	4	0	0	0	0
18	1	4	3	1	8	0	0	0	0
19	5	2	4	1	7	0	0	0	0
20	3	4	0	3	7	0	0	0	0
21	5	3	0	1	4	0	0	0	0
22	2	1	2	4	7	0	0	0	0
23	1	1	0	4	5	0	0	0	0
24	1	3	2	3	8	0	0	0	0
25	1	3	4	4	11	0	0	0	0
26	1	5	3	6	14	0	0	0	0

Tabla 16. Resultados de la quinta quincena de muestreo del segundo año de observaciones (agosto 14, 1993; día soleado). Simbología: R = rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb. = categoría de herbivoría sufrida (véase Tabla 5, página 38); a = Desconocida 1; b = *Conomyrma* sp.; c = *Forelius* sp.; d = *Crematogaster brevispinosa*; e = *Camponotus planatus*; d = *Camponotus rectangularis*.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
2	2	3	0	2	5	0	0	1a	1
3	2	3	1	0	4	0	0	0	0
4	2	3	4	0	7	0	0	0	0
5	1	1	0	3	4	3b	5b	0	8
6	1	10	1	0	11	11e	1e	0	12
7	1	0	5	8	13	0	9b	18b	27
8	1	3	9	7	19	9b	22b,1e	20b	52
9	1	5	0	6	11	7b	0	18b	25
10	1	0	2	0	2	0	0	0	0
11	1	6	3	4	13	3c	3c	6b	12
12	1	6	0	0	6	6d	0	0	6
13	1	5	3	6	14	4e	0	7e	11
14	1	0	1	2	3	0	0	0	0
15	1	3	6	3	12	0	0	1e	1
16	1	7	4	4	15	0	0	0	0
17	1	6	7	6	19	6a	2a	10b	18
18	1	0	4	7	11	0	0	1d	1
19	4	0	0	0	0	0	0	0	0
20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
21	5	0	0	0	0	0	0	0	0
22	2	0	0	0	0	0	0	0	0
23	2	5	4	3	12	6c	0	0	0
24	2	5	4	3	12	30b	0	0	0
25	3	1	3	3	7	0	0	0	0
26	3	7	5	3	15	1a	0	0	0

Tabla 17. Resultados de la sexta quincena de muestreo del segundo año de observaciones (agosto 28, 1993; día soleado). Simbología: R = rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb. = categoría de herbivoría sufrida (véase Tabla 5, página 38); a = Desconocida 1; b = *Conomyrma* sp.; c = *Forelius* sp.; d = *Crematogaster brevispinosa*; e = *Camponotus planatus*; d = *Camponotus rectangularis*; f = Desconocida 2.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	2	0	0	0	0	0	0	2a	2
2	2	3	2	2	7	0	0	6a	6
3	2	1	0	0	1	0	1e	0	1
4	2	2	2	0	4	15a	0	0	15
5	1	0	1	1	2	1e	1e	1e,1d,1f	5
6	1	4	2	0	6	5b	0	0	5
7	1	4	8	10	22	10b	34b	12b	56
8	1	0	6	14	20	4b	5b	18b,1e,1f	29
9	1	3	0	6	9	10b	1f	3b	14
10	1	0	0	0	0	0	0	0	0
11	1	4	4	3	11	4c	4c	2c	10
12	1	4	7	7	18	8a	13a	17a	38
13	1	4	6	6	16	0	6e	0	6
14	1	0	0	4	4	0	0	0	0
15	1	1	7	16	24	0	0	0	0
16	1	5	2	2	9	0	0	2e	2
17	1	6	4	6	16	0	0	0	0
18	1	2	1	5	8	0	0	0	0
19	5	0	0	0	0	0	0	0	0
20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
21	5	0	0	0	0	0	0	0	0
22	2	0	0	0	0	0	0	0	0
23	2	4	2	2	8	0	0	0	0
24	2	6	5	15	26	0	0	0	0
25	2	0	0	4	4	0	0	0	0
26	2	6	2	6	14	0	0	0	0

Tabla 18. Resultados de la séptima quincena de muestreo del segundo año de observaciones (septiembre 12, 1993; mañana lluviosa, resto del día soleado). Simbología: R = rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb. = categoría de herbivoría (véase Tabla 5, página 38); a = Desconocida 1; b = *Conomyrma* sp.; c = *Forelius* sp.; d = *Crematogaster brevispinosa*; e = *Camponotus planatus*; d = *Camponotus rectangularis*; + = planta muerta; - = datos faltantes por muerte de la planta.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
2	2	0	2	2	4	0	5a	0	5
3	2	0	0	0	0	3a	0	0	3
4	2	3	0	0	3	7a	5a	0	12
5	1	0	2	5	7	2b	0	0	2
6	1	4	6	3	13	10b	12b	10b	32
7	1	10	13	16	39	11b	20b	20b	51
8	1	4	5	15	24	8b	5b	9b	22
9	1	5	2	4	11	14b	4b	2b	20
10	1	0	0	0	0	10b	0	2b	12
11	1	14	5	4	23	18c	6c	4c	18
12	1	0	6	0	6	0	3e	1e,6a,2d	12
13	1	7	5	0	12	1e	3e	0	4
14	1	0	0	0	0	0	0	0	0
15	1	0	7	13	20	0	0	0	0
16	1	6	7	2	15	0	0	0	0
17	1	5	0	3	8	0	0	0	0
18	1	0	1	3	4	0	0	0	0
19+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	4	0	0	0	0	0	0	0	0
21+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	3	0	0	2	2	0	0	0	0
23	2	3	2	5	10	0	0	0	0
24	2	11	6	36	53	0	0	0	0
25	1	0	1	3	4	0	0	0	0
26	1	5	2	3	10	0	0	0	0

Tabla 19. Resultados de la octava quincena de muestreo del segundo año de observaciones (septiembre 25, 1993; día soleado, días previos muy lluviosos). Simbología: R = rama muestreada (1, 2 ó 3); Cat. herb. = categoría de herbivoría sufrida (véase Tabla 5, página 38); a = Desconocida 1; b = *Conomyrma* sp.; c = *Forelius* sp.; d = *Crematogaster brevispinosa*; e = *Camponotus planatus*; f = *Camponotus rectangularis*; g = Desconocida 2; + = planta muerta; - = datos faltantes por muerte de la planta.

Individuo	Cat. herb.	Cantidad de frutos				Cantidad de hormigas			
		R1	R2	R3	Total	R1	R2	R3	Total
1	1	0	0	0	0	0	3a	0	3
2	3	2	1	3	6	1e	0	1a	2
3	3	2	1	0	3	0	0	0	0
4	3	3	3	0	6	2b	30a	0	32
5	1	1	0	2	3	1b	0	8b	9
6	1	5	4	2	11	29b	9b	14b	52
7	1	2	4	12	18	8b	10b	24b	42
8	1	1	14	7	22	4b	20b	16b	40
9	1	3	7	3	13	13b	9b	14b	36
10	2	1	0	0	1	4a	0	3a	7
11	1	8	3	3	14	4b	16b	6b	26
12	1	2	3	4	9	2a	4d,1a	0	7
13	1	0	9	2	11	4e	15c,2e	3c	24
14	1	0	0	0	0	0	0	0	0
15	1	2	9	16	27	2a	2b,2e,2c,2f	8b,1f,1d	20
16	1	3	0	4	7	1f	1e,1c,1a	1b	5
17	1	5	2	3	10	0	3c	3c	6
18	1	0	3	3	6	6b	0	1b	7
19+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	3	0	0	0	0	0	0	0	0
21+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	3	0	1	4	5	0	0	0	0
23	2	1	2	2	5	0	0	0	0
24	2	6	3	20	29	0	0	0	0
25	1	0	0	1	1	0	0	1e	0
26	1	3	0	5	8	0	0	0	0

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA