

VARIABILIDAD EN LA RESPUESTA DE *PHEIDOLE PALLIDULA* (NYL.) COMO DISPERSANTE DE SEMILLAS DE ESPECIES DEL GÉNERO *EUPHORBIA* L.

Crisanto Gómez¹, Xavier Espadaler²

1.-Unidad de Biología Animal, Departamento de Ciencias Ambientales. Universitat de Girona, Pl. Hospital, 6. 17071-Girona.

2.- CREAF Universidad Autónoma de Barcelona. 08193-Bellaterra.

RESUMEN

Se presentan los resultados de la interacción de la hormiga *Pheidole pallidula* (Nyl.) con semillas de varias especies de euforbiáceas en lugares donde coexisten ambas y la respuesta de diferentes poblaciones de *P. pallidula* frente a semillas de una de las especies estudiadas, *E. characias*. Hormigas mantenidas en nidos artificiales en laboratorio no consumieron semillas de *E. characias*, *E. serrata* y *E. nicaeensis* durante un periodo de observación de dos meses. *Pheidole pallidula* se comporta como dispersante de *E. characias*, *E. serrata serrata*, *E. serrata phylloclada*, *E. nicaeensis* y *E. biumbellata*. Las pequeñas semillas de *E. helioscopia* (longitud 1.73 mm) provocan una respuesta de transporte en *P. pallidula* menor; en este caso la posibilidad de granivoría no puede ser rechazada.

RESUM

Es presenten els resultats de la interacció de la formiga *Pheidole pallidula* (Nyl.) amb granes de diferents espècies de lleterasses en llocs on coexisteixen totes dues i la resposta de diferents poblacions de *P. pallidula* davant de granes d'una de les espècies estudiades, *E. characias*. Formigues instal·lades en nius artificials al laboratori no van consumir granes d'*E. characias*, *E. serrata* i *E. nicaeensis* durant un període d'observació de dos mesos. *Pheidole pallidula* es comporta com a dispersant d'*E. characias*, *E. serrata serrata*, *E. serrata phylloclada*, *E. nicaeensis* i *E. biumbellata*. Les petites granes d'*E. helioscopia* (longitud 1,73 mm) provoquen una resposta de transport en *P. pallidula* menor; en aquest cas la possibilitat de granivoría no pot ser rebutjada.

ABSTRACT

Variation in the myrmecochorous response of *Pheidole pallidula* (Nyl.) as disperser of *Euphorbia* species seeds.

We document the outcome of the interaction of the ant *Pheidole pallidula* (Nyl.) with seeds of several *Euphorbia* species at sites where both partners coexist and the response of different *P. pallidula* populations to seeds of a single spurge (*E. characias*). Ants at laboratory nests did not consume seeds of *E. characias*, *E. serrata*, and *E. nicaeensis* during an observation period of two months. *Pheidole pallidula* behaves as seed disperser of *E. characias*, *E. serrata serrata*, *E. serrata phylloclada*, *E. nicaeensis* and *E. biumbellata*. The smaller seeds of *E. helioscopia* (1.73 mm length) release a less strong transport to the nest. In this last case an eventual granivory cannot be rejected.

Keywords: ants, *Euphorbia*, myrmecochory, seed, seed dispersal.

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la dispersión de semillas por hormigas (mirmecocoria) en general se han dirigido hacia el estudio y la evaluación de los potenciales beneficios que esta interacción puede dar a las plantas que son dispersadas por este sistema (Andersen, 1988; Beattie, 1985; Berg, 1975; Culver, 1980; Hanzawa *et al.*, 1988; O'Dowd y Hay, 1980; Rissing, 1986; Westoby y Ricc, 1981).

El destino final de la semilla que es recolectada por una hormiga deriva hacia un efecto positivo (dispersión) o negativo (granivoría) en función de la especie de hormiga que la haya recolectado, su comportamiento y sus hábitos alimentarios. *Pheidole* es uno de los géneros considerados como mayores dispersantes de semillas, favorecido por su amplia distribución biogeográfica (Beattie, 1983; Berg, 1979; Bond y Slingsby, 1984) (tabla 1). Dentro del mismo género se han descrito relaciones de predación de semillas (granivoría) (Hughes y Westoby, 1992; Majer, 1990; Majer y Lamont, 1985). Este rol dual de *Pheidole* como dispersante y predador se ha interpretado como que dentro del género *Pheidole* existen diversos estadios en la transición evolutiva desde un antagonismo (granivoría) hacia una relación no negativa (dispersión) con las plantas mirmecócoras (Levey y Byrne, 1993).

Tabla 1: especies del género *Pheidole* citadas como dispersantes de semillas de plantas mirmecócoras con carúnculas que actúan como eleosomas. (* Trabajos en los que se describe predación o granivoría por parte de *Pheidole*).

Australia	Pheidole spA, spB	Auld (1986)
	Pheidole	Berg (1975)
	Pheidole, spB	Davidson y Morton (1981,84)
	Pheidole, sp1 *	Hughes y Westoby (1992)
	Pheidole, spB, sp4	Hughes y Westoby (1990), Westoby <i>et al.</i> (1982)
	Pheidole spp *	Majer (1990), Majer y Lamont (1985)
Sudáfrica	Pheidole spB, sp4, sp6, sp7	Mossop (1989)
	Pheidole sp	Bond y Breytenbach (1985)
	Pheidole capensis	Bond y Slingsby (1984), Bond <i>et al.</i> (1991), Slingsby y Bond (1985)
Japón	Pheidole	Milewski y Bond (1982)
	Pheidole fervida	Nakanishi (1988)
	Pheidole indica	
EEUU	Pheidole nodus	
	Pheidole dentata	Nesom (1981)
	P. crassicornis ssp tetra	
	Pheidole dentata	Stamp y Lucas (1990)
	Pheidole floridana	
	Pheidole metallescens	

	<i>Pheidole morrissi</i>	
Méjico	<i>Pheidole ursus</i>	Horvitz y Beattie (1980)
	<i>Pheidole</i> sp3, sp4, sp5, sp6, sp7	
Costa Rica	<i>Pheidole radoszkowskii</i>	Horvitz (1991)
Panamá	<i>Pheidole</i> sp	Lu y Mesler (1981)
Venezuela	<i>Pheidole</i> sp	Escala y Xena d'Enrech (1993)
Brasil	<i>Pheidole</i> sp1, sp2	Barret (1978)
España	<i>Pheidole pallidula</i>	Espadaler <i>et al.</i> (1994), Gómez <i>et al.</i> (1994)
Ceilán	<i>Pheidole spathifera</i>	Lock (1904)

En este trabajo se estudia la relación de *Pheidole pallidula* con varias especies de plantas del género *Euphorbia*. El género *Euphorbia* define el tipo *Euphorbia*, uno de los tipos de dispersión mirmecócora descritos por Sernander (1906) que incluye una primera fase dispersiva de tipo balístico, la cual implica un lanzamiento de las semillas lejos de la planta madre, y una segunda fase dispersiva por parte de las hormigas hacia sus nidos. *Pheidole pallidula* es una especie de hormiga descrita como especie dispersante de semillas de euforbiáceas (Espadaler *et al.*, 1994; Gómez *et al.*, 1994). Es una especie de pequeño tamaño (2.2-4.5 mm) y dimórfica con unos hábitos alimentarios omnívoros. Es una especie común en biotopos abiertos del Mediterráneo occidental. A través del estudio del comportamiento de las obreras que interaccionan con las semillas, nos planteamos las siguientes cuestiones:

- ¿Las obreras de *Pheidole pallidula* responden igual ante semillas de diferentes especies de *Euphorbia*?

- ¿Las obreras de *Pheidole pallidula* de diferentes zonas responden igual ante semillas de una población de euforbiáceas de un lugar concreto?

Ambas cuestiones nos servirán para situar esta especie dispersante dentro del rango de relaciones del género *Pheidole* con algunas de las plantas de las que recolectan semillas.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Especies de euforbiáceas:

Todas las especies utilizadas en este estudio son especies que presentan semillas con una carúncula que se origina en el micrópilo y es característica para la familia *Euphorbiaceae* (Escala y Xena d'Enrech, 1993).

Se han utilizado las siguientes especies:

Euphorbia characias L.. Las inflorescencias de esta especie se recogieron de una población en Can Llavallol en la Serra de Collserola, Barcelona (Junio 1993, 1994), y de una segunda población de *E. characias* en Aristot, Baixa Cerdanya, en la vertiente Sur de los Pirineos (Julio 1993).

Euphorbia serrata L., con semillas de individuos de las dos formas que se pueden distinguir. Las semillas de la forma *serrata* de poblaciones de la Serra de Coll-

serola (Julio 1991) y semillas de la forma *phylloclada* provenientes de poblaciones de la Baixa Cerdanya (Julio 1991).

Euphorbia biumbellata Poir., con semillas de individuos de una población del Turó d'en Cors en la Serra de Collserola (Junio 1994).

Euphorbia helioscopia L. Inflorescencias y semillas provenientes de una población en Can Llavallol en la Serra de Collserola (junio 1993).

Euphorbia nicaeensis All. Inflorescencias y semillas provenientes de poblaciones de esta especie situadas en el Valle de Sant Daniel, cercano a la ciudad de Girona (Junio 1993).

2. Obtención de semillas:

Se recogieron inflorescencias de las diferentes especies de euforbiáceas de las zonas indicadas anteriormente. Éstas fueron transportadas al laboratorio y se colocaron en bandejas de plástico o cartón con papel secante. Por encima se cubrieron con gasa para facilitar la aireación de los recipientes y la entrada de luz solar. Se colocaron los recipientes en un lugar con poca corriente de aire y una fuerte insolación con el objetivo de obtener temperaturas altas que provocasen la explosión de las cápsulas. Periódicamente, cada hora se recogieron las semillas mediante un cedazo para separarlas del resto de estructuras de la inflorescencia. En alguna ocasión se calentaban los recipientes y las inflorescencias con luz artificial colocada cerca de ellos.

3. Ofrecimiento de semillas a las hormigas:

Para detectar las respuestas de las obreras de *Pheidole pallidula* se ofrecieron 20 semillas de cada una de las diferentes especies de euforbiáceas a obreras que se encontraban activas. La reacción de cada hormiga durante la interacción con los ítems ofrecidos se registró según cuatro categorías de comportamiento similares a las que utilizaron Culver y Beattie (1978): 1. Sin respuesta, o bien la hormiga inspecciona la semilla con sus antenas un corto periodo de tiempo y la abandona; 2. Examina: la hormiga utiliza las antenas y las piezas bucales, y abandona la semilla; 3. Intento de transporte: la hormiga utiliza las antenas y las piezas bucales, intenta mover la semilla, pero el transporte se limita a 1-2 cm y la abandona; 4. Transporte: la hormiga reacciona rápidamente, la coge con la mandíbulas, no la abandona y la transporta al nido. Otros autores han utilizado diferentes clasificaciones de las reacciones de las hormigas para detectar un comportamiento dispersivo de semillas (Andersen 1988, Oöstermeijer 1989).

La manipulación de las semillas por nuestra parte se realizó con pinzas para evitar el contacto de la semilla con otras sustancias que pudieran interferir o afectar a la respuesta normal de las hormigas con las semillas.

Para testar la primera cuestión se ofrecieron 20 semillas a obreras de *P. pallidula* de la misma zona de la que provenían las semillas: *E. characias*, *E. serrata serrata* y *E. helioscopia* a obreras en Can Llavallol, Serra de Collserola; *E. biumbellata* a obreras en el Turó d'en Cors, Serra de Collserola; *E. characias* y *E. serrata phylloclada* a obreras en Aristot, Pirineos; y *E. nicaeensis* a obreras en el Valle de Sant Daniel. Todos estos ofrecimientos se realizaron durante las épocas en que se da el proceso de dechiscencia de las semillas.

Para comprobar la segunda cuestión se ofrecieron semillas de *E. characias* de

Can Llavallol a obreras de *P. pallidula* en 6 zonas diferentes repartidas por el área de distribución biogeográfica de esta especie de euforbiácea en Catalunya (NE. España): Can Llavallol, Barcelonès; Aristot, Baix Cerdanya; Granollers, Vallès Oriental; Rubí, Baix Llobregat; Calafell, Baix Penedès; y Tortosa, Baix Ebre. El hecho de que sean zonas incluidas en el área de distribución de *E. characias* no implica que hubiera individuos maduros de esta especie en una zona próxima al nido de hormigas donde se realizaron los ofrecimientos. Además, se hicieron los ofrecimientos de estas semillas a obreras de *P. pallidula* en Bocigas, Valladolid, una zona muy alejada del área de distribución de *E. characias* (Bolòs y Vigo, 1990). El objetivo de estos últimos ofrecimientos era obtener datos del comportamiento de esta especie de hormigas dispersantes que seguro que no tenían ninguna experiencia de contacto con semillas de *E. characias*.

P. pallidula es una especie con hábitos alimentarios omnívoros; no obstante, se observó el comportamiento de estas hormigas dentro del nido para comprobar si existía predación de semillas en el caso de *E. characias*, *E. serrata* y *E. nicaeensis*. Se colocaron entre 200 y 300 obreras de tres nidos diferentes de *P. pallidula* en tres nidos artificiales a las que se ofrecieron 20 semillas de *E. characias*, *E. serrata* y *E. nicaeensis*. Los nidos artificiales consistían en una caja de plástico de 15 x 10 x 3 cm que correspondía a la zona exterior, unida a un tubo de vidrio de 1 cm de diámetro y 20 cm de longitud que actuaba como verdadero nido. Este tubo se mantenía aislado de la luz cubriéndolo con un tubo de papel. En la parte final de este tubo se colocó una fuente de humedad. Estos nidos se controlaron durante un periodo de 2 meses, durante los cuales las hormigas fueron alimentadas con una dieta artificial (Bhatkar y Whitcomb, 1970).

RESULTADOS

1. Comportamiento con semillas de la misma zona:

Las reacciones de las obreras de *P. pallidula* mayoritariamente se agrupan en la categoría 4 (transporte de las semillas hacia el nido) de manera que los porcentajes de transporte de ítems fue del 80 al 100 %, excepto en el caso de las reacciones de las obreras de *P. pallidula* de Can Llavallol ante las semillas de *E. helioscopia* (tabla 2). En este caso el porcentaje de las respuestas de la categoría 4 fue del 35 %. Independientemente de que el 65 % de las repuestas con *E. helioscopia* no supusieron un transporte efectivo final, en 12 de los 20 ofrecimientos existió una respuesta de cierto interés (examinar o intento de transporte, categorías 2 y 3).

El patrón de las respuestas de comportamiento de las diferentes poblaciones de hormigas fue el mismo en los casos de *E. characias*, *E. serrata serrata*, *E. serrata phylloclada*, *E. biumbellata*, y *E. nicaeensis*; para el análisis se agruparon los resultados de las categorías 1, 2 y 3, que no suponen un transporte por un lado, de forma que se contrastaron dos categorías, transporte y no transporte, por las frecuencias obtenidas, y porque son las que tienen un sentido biológico desde el punto de vista de las plantas dispersadas ($X^2 = 9.38$, $df=5$, $p=0.095$). Comparando los resultados como hemos explicado de las respuestas de las obreras de *P. pallidula* en Can Llavallol ante semillas de *E. helioscopia*, nos encontramos con que son diferentes de

los otros resultados de las restantes euforbiáceas ($X^2= 37.535$, $df=6$, $p<0.001$).

Tabla 2: Respuestas de obreras de *Pheidole pallidula* ante las semillas de diferentes especies de euforbiáceas presentes en la misma zona donde se hicieron los ofrecimientos a las hormigas. Categorías de comportamiento: 1= sin respuesta o antenación, 2= examinar, 3= intento de transporte, 4= transporte de la semilla hacia el nido. Medidas de las semillas según Baiges (1989).

Zona de estudio	Especies	Tamaño semilla (largo x ancho) mm	Categorías de comportamiento			
			1	2	3	4
Collserola (Can Llavallol)	<i>E. characias</i>	3.87 x 2.30	0	0	0	20
	<i>E. serrata serrata</i>	3.50 x 2.38	1	0	3	16
	<i>E. helioscopia</i>	1.73 x 1.32	1	9	3	7
Collserola (Turó d'en Cors)	<i>E. biumbellata</i>	3.01 x 1.79	0	0	0	20
Pirineos (Aristot)	<i>E. characias</i>	3.87 x 2.30	1	0	3	16
	<i>E. serrata phylloclada</i>	3.85 x 2.31	1	1	0	18
Vall de Sant Daniel (Girona)	<i>E. nicaeensis</i>	2.90 x 2.03	0	2	2	16

2. Comportamiento de obreras de *P. pallidula* de zonas diferentes con semillas de una población de una especie de euforbiácea (*E. characias*):

En las seis zonas en que se realizaron los ofrecimientos se obtuvo siempre la misma pauta de comportamiento. En todos los casos las respuestas de las hormigas fueron de la categoría 4, respuesta rápida de transporte de las semillas hacia los hormigueros, siendo el tanto por ciento de transporte del 100 %.

En los nidos artificiales montados en el laboratorio todas las semillas ofrecidas fueron transportadas rápidamente de la zona exterior al nido, como ocurrió en los experimentos de campo. Una vez dentro, las obreras y soldados separaban la carúncula de la testa, se comían la carúncula y dejaban las testas dentro del nido intactas. En ningún caso las testas fueron rotas ni comidas durante los dos meses de observación que las semillas permanecieron en los nidos.

DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo nos indican, por un lado, que la relación entre plantas mirmecócoras y esta especie de hormiga no es específica. Por otro lado, que *P. pallidula* no disperse las semillas de *E. helioscopia* no significa que otras especies de hormigas no la dispersen. Los estudios realizados sobre mirmecocoria indican que sustancias lipídicas derivadas del ácido oleico localizadas en las carúnculas de las semillas son las responsables de la respuesta dispersiva por parte de las hormigas (Bresinski, 1963), y más concretamente la 1,2-dioleína parece ser la sustancia más activa (Brew *et al.*, 1989; Hughes *et al.*, 1994; Lanza *et al.*, 1992; Marshall *et al.*, 1979). En las carúnculas del género *Euphorbia*, los reservorios de ácidos grasos se encuentran en las células más superficiales (Bresinski, 1963), pero en el caso de *E. helioscopia*, además de presentar una carúncula relativamente más pequeña en relación a la testa que el resto de especies estudiadas aquí (Baiges, 1989), no se indica ninguna estructura que actúe como acúmulo de ácidos grasos en los dibujos de cortes histológicos de las carúnculas hechos por Bresinski (1963), que sí aparecen en las otras especies del mismo género estudiadas por este autor. La combinación de los dos factores puede explicar la diferencia de "atractividad" de las semillas de *E. helioscopia* sobre las obreras de *P. pallidula* en comparación con las otras especies aquí tratadas.

Los resultados del segundo experimento confirman la constancia del comportamiento de *P. pallidula* ante las semillas de *E. characias*. Parece ser que la presencia conjunta de las dos especies, *E. characias* como dispersada y *P. pallidula* como dispersante, en un lugar, predice la existencia del fenómeno de la mirmecocoria. El comportamiento registrado en Valladolid es importante porque demuestra que el efecto de las sustancias atractivas de los eleosomas de *E. characias* no depende de las experiencias previas de esta hormiga con las semillas de las especies de este género que las presentan, ya que la zona donde se ofrecieron las semillas está situada a una distancia mínima de 300 km de las áreas de distribución biogeográfica de *E. characias* en la Península Ibérica (Bolòs y Vigo, 1990), pero otras especies del mismo género sí que se encontraron en esta zona, por ejemplo *E. serrata*. Estas obreras podían haber tenido experiencias de interacciones con alguna semilla de alguna euforbia, pero no de *E. characias*, lo que reafirma la idea de una relación más genérica que específica. Por otro lado, si estas obreras no han tenido ninguna experiencia de interacción con semillas de alguna euforbiácea u otra especie mirmecócora, su respuesta podría enmarcarse en la propuesta de Hughes *et al.* (1994), en el sentido de que el comportamiento de las obreras de hormigas de especies dispersantes de semillas de especies mirmecócoras se debe a una convergencia entre la composición bioquímica de los eleosomas y de las presas que las especies dispersantes también recolectan.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Josep Morera y a la familia Sangrà que nos hayan permitido trabajar en sus propiedades. Cèsar Renau colaboró en los trabajos de campo. Este trabajo ha sido financiado por la DGICYT (PB91-0482).

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSEN, A. 1988. Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia* 75:507-511.
- AULD, T. 1986. Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Willd.: dispersal and the dynamics of the soil seed bank. *Aust. J. Ecol.* 11:235-254.
- BAIGES, J.C. 1989. *Estudi morfològic, anatòmic i de la dispersió de les granes de les espècies ibero-baleàriques del gènere Euphorbia L.* Tesi de Llicenciatura. Barcelona
- BARRET, S.C.H., 1978. Heterostyly in a tropical weed: the reproductive biology of the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Can. J. Bot.*, 56:1713-1725.
- BEATTIE, A.J. 1983. Distribution of ant-dispersed plants. *Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg* 7:249-270.
- BEATTIE, A.J., 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism.* Cambridge Univ. Press. Cambridge. U. K.
- BERG, R.Y. 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Aust J. Ecol.* 23:475-508.
- BERG, R.Y. 1979. Legume, seed, and myrmecochorous dispersal in *Kennedia* and *Handenbergia* (Fabaceae), with a remark on the Durian theory. *Nor.J.Bot.*, 4:229-253.
- BHATKAR, A. y WHITCOMB, W.H., 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *The Florida Entomologist*, 53:229-232.
- BOLOS, O. DE y VIGO, J. 1990. *Flora dels Països Catalans.* Ed. Barcino. Barcelona. España.
- BOND, W.J., YEATON, R. y STOCK, W.D., 1991. Myrmecochory in Cape fynbos. In: "Ant-plant interactions" Huxley, C.R. y Cutler, D.F. ed. Oxford University Press. UK
- BOND, W.J. y BREYTENBACH, G.J. 1985. Ants, rodents and seed predation in Proteaceae. *S.Afr.J.Zool.*, 20:150-154.
- BOND, W.J. y SLINGSBY, P. 1984. Collapse of an ant-plant mutualism: the argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecol.*, 65:1031-1037.
- BRESINSKI, A. 1963. Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. *Bibl.Bot.*126.
- BREW, C.R., O'DOWD, D.J., y RAE, I.D. 1989. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia* 80:490-497.
- CULVER, D.C. 1980. The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. *Am. J. Bot.* 67:710-714.
- CULVER, D.C. y BEATTIE, A.J. 1978. Myrmecochory in *Viola*: Dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia species. *J.Ecol.* 66:53-72.
- DAVIDSON, D.W. y MORTON, S.R. 1981. Myrmecochory in some plants (F. Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia* 50:357-366.
- DAVIDSON, D.W. y MORTON, S.R. 1984. Dispersal adaptations of some *Acacia* species in the Australian arid zone. *Ecology* 65:1038-1051.
- ESCALA, M. y XENA D'ENRECH, N., 1993. Morfoanatomía de diásporas en áreas perturbadas de un bosque húmedo achaparrado (Cerro Copey, Isla Margarita). *Acta Biol. Venez.*, 14:39-51.
- ESPADALER, X., GÓMEZ, C. y SUÑER, D., 1994. Seed-robbing between ant species intervenes in the myrmecochory of *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Psyche* (en prensa).
- GÓMEZ, C., SUÑER, D., y ESPADALER, X., 1994. Formigues dispersants de llavors d'*Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae) en una brolla de romaní i bruc d'hivern a la vall de Sant Daniel (Girona). *Sci.Ger.* 20:77-84..
- HANZAWA, F.M., BEATTIE, A.J. y CULVER, C.C. 1988. Directed dispersal: demographic analysis of ant-seed mutualism. *Am. Nat.* 131:1-13.
- HORVITZ, C.C., 1991. Light environments, stage structure and dispersal syndromes of Costa Rica Marantaceae. In Huxley, C.R. & Cutler, D.F. *Ant-plant interactions.* Oxford Univ. Press, UK

- HORVITZ, C.C. y BEATTIE, A.J. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *Am. J. Bot.* 67:321-326.
- HUGHES, L. y WESTOBY, M. 1990. Removal rates of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 71:138-148.
- HUGHES, L. y WESTOBY, M. 1992. Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 73:1300-1312.
- HUGHES, L. y WESTOBY, M. 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australia sclerophyll vegetation. *Ecology* 73:1285-1299.
- HUGHES, L.; WESTOBY, M. y JURADO, E. 1994. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology* 8:358-365.
- LANZA, J., SCHMITT, M.A., y AWAD, A.B. 1992. Comparative chemistry of elaiosomes of three species of *Trillium*. *J. Chem. Ecol.* 18:209-220.
- LEVEY, D.J. y BYRNE, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74:1802-1812.
- LOCK, R.H. 1904. Ecological notes on *Turnera ulmifolia*, L. var. *elegans*. *Urban. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya*, 11:107-109.
- LU, K.L. y MESLER, M.R. 1981. Ant dispersal of a neotropical forest floor Gesneriad. *Biotropica* 13:159-160.
- MAJER, J.D. 1990. The role of ants in Australia land reclamation seeding operations. In Van der Meer, ed. *Applied myrmecology: a world perspective*. Westview, Boulder, Colorado.
- MAJER, J.D. y LAMONT, B.B. 1985. Removal of seed of *Grevillia pteridiflora* (Protaceae) by ants. *Aust. J. Bot.* 33:611-618.
- MARSHALL, D.L., BEATTIE, A.J. y BOLLENBACHER, W.E. 1979. Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. *J. Chem. Ecol.* 5:335-344.
- MILEWSKY, A.W. y BOND, W.J. 1982. Convergence of myrmecochory in mediterranean Australia and South Africa. In: R.C. Buckley (ed.). *Ant-Plant interactions in Australia*. Junk Press, The Hague, pp. 89-98.
- MOSSOP, M.K. 1989. Comparison of seed removal by ants in vegetation on fertile and infertile soils. *Aust. J. Ecol.* 14:367-374.
- NAKANISHI, H. 1988. Myrmecochorous in warm-temperate zone of Japan. *Jpn. J. Ecol.*, 38:169-176.
- NESOM, G.L. 1981. Ant dispersal in *Wedellia hispida* HBK (Heliantheae-Compositae). *Southw. Nat.*, 26:5-12.
- O'DOWD, D.J. y HAY, M.E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: escape from rodents. *Ecology* 61:531-540.
- OOSTERMEIJER, J.G.B. 1989. Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) D.C. and *Viola curtisii* Forster in a Dutch dune area. *Oecologia* 78:302-311.
- RISSING, S.W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia* 68:231-234.
- SERNANDER, R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Kungliga Svenska Vetenskapsakad. Handlingar* 41:1-410.
- SLINGSBY, P. y BOND, W.J. 1985. The influence of ants on the dispersal distance and seedling recruitment of *Leucospermum conocarpodendron* (L.) Bueck (Protaceae). *S. Afr. J. Bot.* 51:30-34.
- STAMP, N.E. y LUCAS, J.R. 1990. Spatial patterns and dispersal distances of explosively dispersing plants in Florida sandhill vegetation. *J. Ecol.* 78:589-600.
- WESTOBY, M. y RICE, B. 1981. A note on combining two methods of dispersal for distance. *Aust. J. Ecol.* 6:189-192.
- WESTOBY, M., RICE, B., SHELLEY, J.M. HAIG, D. y KOHEN, J.L. 1982. Plant's use of ants for dispersal at West Head, NSW. In: R.C. Buckley (ed) *Ant-Plant interactions in Australia*. Junk Press, The Hague, pp. 75-87.