

MANIPULACIÓN POR HORMIGAS DE SEMILLAS DE *EUPHORBIA CHARACIAS* (*EUPHORBIACEAE*) DENTRO DEL HORMIGUERO

C. Gómez (1), X. Espadaler (2)

(1) Departament de Ciències Ambientals. Campus de Montilivi. Universitat de Girona. 17071 Girona.
(2) CREA Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra.

RESUM

Es descriu el procés de manipulació per obreres de *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum*, *Aphaenogaster senilis* i *Messor barbarus* de les granes d'*Euphorbia characias*, espècie mirmecòcora mediterrània, dintre del formiguer. *P.pallidula* i *T.nigerrimum* consumeixen l'eleosoma, i la grana sense eleosoma és abandonada dintre del formiguer. *A.senilis* separa l'eleosoma de la grana, consumeix la zona més externa de l'eleosoma i posteriorment grana i eleosoma són transportats i abandonats fora del niu. *M.barbarus*, espècie granívora, defineix una relació perjudicial per a les granes de *E.characias*, ja que les obreres d'aquesta espècie de formigues consumeixen tant l'eleosoma com la resta de la grana. El tractament per les formigues té un efecte addicional. Les llavors manipulades per *P.pallidula*, *T.nigerrimum* o *A.senilis*, sense eleosoma i amb rascades a la cutícula, tenen una emergència superior (82.7%, n=122 llavors sembrades) que les llavors amb l'eleosoma intacte (63.9%, n=172 llavors sembrades). Llavors sense eleosoma -eliminats amb pinces- però sense rascades tenen una mateixa emergència que les tractades per formigues (76.0%, n=142 llavors sembrades). La presència d'eleosoma té un efecte negatiu en l'emergència de plàntules d'*E.characias*.

RESUMEN

Se describe el proceso de manipulación por obreras de *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum*, *Aphaenogaster senilis* y *Messor barbarus* de las semillas de *Euphorbia characias*, especie mirmecócora mediterránea, dentro del hormiguero. *P.pallidula* y *T.nigerrimum* consumen el eleosoma y la semilla sin eleosoma queda situada dentro del nido. *A.senilis* separa el eleosoma de la semilla, consumen la zona más externa del eleosoma y posteriormente la semilla y el eleosoma manipulado son transportados fuera del nido. *M.barbarus*, especie granívora, define una relación perjudicial para las semillas de *E.characias* ya que acaban siendo consumidos tanto el eleosoma como el resto de la semilla. El tratamiento por hormigas tiene un efecto adicional. Las semillas manipuladas por *P.pallidula*, *T.nigerrimum* o *A.senilis*, sin eleosoma y con raspaduras en la cutícula, muestran una emergencia superior (82.7%, n=122 semillas sembradas) que las semillas con el eleosoma intacto (63.9%, n=172 semillas sembradas). Semillas sin eleosoma -eliminadas con pinzas- tienen un mismo nivel de emergencia que las tratadas por hormigas (76.0%, n=142 semillas sembradas). La presencia de eleosoma tiene un efecto negativo en la emergencia de plántulas de *E.characias*.

ABSTRACT

The process of seed manipulation in the nest by seed-gathering ants of the seeds of *Euphorbia characias*, a mediterranean myrmecochore, is described. Workers of *Pheidole pallidula* and *Tapinoma nigerrimum* consume the elaiosome; the seed, without elaiosome, is left within the nest. Small and big (soldier) workers of *P.pallidula* intervene in this process. *Aphaenogaster senilis* workers separate the elaiosome of the seed, consume the most external zone of elaiosome and, subsequently, the seed and the manipulated elaiosome are transported outside the nest. *Messor barbarus*, a granivorous ant, defines a harmful relationship since the seeds of *E.characias* finish by being consumed. Ant treatment has an additional effect: seeds manipulated by *P.pallidula*, *T.nigerrimum* or *A.senilis*, deprived of the elaiosome and with scars on the seed cuticle have a higher emergence level (82.7%, n=122 sown seeds) than seeds with the elaiosome (63.9%, n=172 sown seeds). Seeds artificially deprived of the elaiosome but without scars do not show any difference in emergence as compared with ant-treated seeds (76.0%, n=142 sown seeds). The presence of the elaiosome has a negative effect on the emergence of seedlings of *E.characias*.

Keywords: ant, elaiosome, myrmecochory, seed, seed dispersal.

INTRODUCCIÓN

Euphorbia characias Linné es una planta mirmecócora mediterránea (Baiges et al. 1991, Gómez 1994, Gómez et al. 1994, Sernander 1906). Sus semillas presentan una carúncula con función de eleosoma, el cual es atractivo para algunas especies de hormigas. En los hábitats esclerófilos donde se ha estudiado la dispersión por hormigas de semillas de *E.characias* se ha detectado que son 4 las especies de hormigas que las recolectan y transportan a sus nidos: *Pheidole pallidula* (Nylander), *Tapinoma nigerrimum* (Nylander), *Aphaenogaster senilis* (Mayr) y *Messor barbarus* (Linné)(Gómez et al. 1994, Espadaler y Gómez 1996). De estas cuatro especies de hormigas se ha descrito el proceso de transporte de la semilla desde que es encontrada hasta que ésta es introducida en el hormiguero, habiéndose detectado robos de semillas entre las diferentes especies de hormigas (Espadaler et al. 1996). El objetivo de este trabajo es describir la manipulación de semillas de *E.characias* una vez que se encuentran dentro de los hormigueros y determinar el efecto de la manipulación en la emergencia de plántulas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Manipulación de las semillas:

Las observaciones se realizaron en nidos artificiales (Chauvin, 1947) montados en laboratorio. Estos nidos artificiales estaban formados por una caja de plástico de 10 x 15 x 3 cm que actuaba como zona exterior. En ella se les ofrecía la comida y se garantizaba un espacio suficiente para que las obreras pudieran deambular. En uno de los laterales de la caja exterior se había practicado un orificio donde se encajaba un tubo transparente de vidrio o plástico de unos 20 cm de longitud y 1 cm de diámetro. Al final del tubo de vidrio se conectaba una fuente de humedad que consistía en un tubo de ensayo de 5 cm de longitud y 1 cm de diámetro lleno de agua y tapado con algodón. El tubo de vidrio es propiamente el nido. Este tubo permanecía cubierto por un tubo de papel o de plástico para aislarlo de la luz. La obscuridad generada por la cubierta externa del tubo de vidrio y el gradiente de humedad que se crea por la fuente de humedad dan al nido las condiciones para que las hormigas se instalen sin problemas. Las hormigas fueron recogidas en Can Llavallol (Serra de Collserola, Barcelona), la misma zona de donde se obtuvieron las semillas que se ofrecieron a los nidos en el laboratorio, y que es uno de los lugares donde se ha estudiado la dispersión por hormigas de las semillas de *E.characias* (Espadaler y Gómez 1996, Gómez 1994, Gómez y Espadaler 1994). Para ello se excavaron nidos de las especies implicadas salvo de *Messor barbarus*, debido a que los nidos de esta especie pueden tener dimensiones importantes que dificultan su estudio en laboratorio. Una vez excavado el nido las hormigas fueron trasladadas al laboratorio. Se depositaron en la caja exterior del nido artificial y al cabo de uno o dos días las hormigas se instalaron dentro del tubo de vidrio y desarrollaron una actividad normal. Los nidos artificiales se mantuvieron durante junio y julio de 1994 (meses que incluían el período de dehiscencia de *E.characias* en Can Llavallol) y se alimentaron con una dieta artificial (Bhatkar y Whitcomb, 1970).

Para las observaciones de manipulación se colocaba una semilla en la caja exterior, se retiraba la protección de la luz y se observaba la evolución de las obreras con las semillas bajo un microscopio estereoscópico. Se montaron 5 nidos artificiales de *P.pallidula*, cada uno con 200 obreras y 5 - 10 soldados, 5 nidos de *T. nigerimum* con 100 - 150 obreras, y 3 nidos de *A.senilis* con 100 obreras cada uno. También se anotó el tiempo que las obreras invertían en la manipulación de la semilla y el eleosoma y el número de individuos que participaban en el proceso.

En el caso de *Messor barbarus*, especie granívora, se recogieron los basureros externos de 9 nidos tras el periodo de dehiscencia de *E.characias*, y se trasladaron al laboratorio con objeto de obtener información sobre el destino de las semillas manipuladas por esta especie de hormiga.

Efecto en las semillas:

Tanto *Pheidole* como *Tapinoma* y *Aphaenogaster*, al eliminar el eleosoma y manipular la semilla, producen un raspado en la zona cercana al eleosoma. Este raspado deja ver la superficie oscura de la testa al eliminar la cutícula que rodea la semilla. Se probó si el efecto de raspado, junto con la ausencia de eleosoma, podía influir en algún sentido en la emergencia. Para ello se sembraron semillas previamente ofrecidas a *Pheidole*, *Tapinoma* y *Aphaenogaster* recuperadas por excavación (*Pheidole*, *Tapinoma*; recuperadas a los cuatro días) o por recolección de las manipuladas por *Aphaenogaster* (ver Resultados). También se sembraron semillas a las que se les quitó el eleosoma con pinzas y semillas enteras. El medio de plantación fue suelo de Collserola (para semillas recuperadas de *Pheidole*, *Tapinoma* y semillas sin eleosoma (eliminado artificialmente); para semillas con eleosoma y semillas manipuladas por *Aphaenogaster* el medio fue suelo comercial). Se plantaron en macetas y se regaron semanalmente. El recuento de plántulas se alargó más de dos meses, hasta que no hubo posteriores emergencias.

RESULTADOS

Manipulación de las semillas:

Pheidole pallidula

Las obreras de esta especie, tras encontrar la semilla en la caja exterior, la transportan dentro del tubo-nido. Una vez allí las obreras arrancaron el eleosoma (figura 1 y 2). En el proceso de arrancar el eleosoma participaron una media de 3.44 obreras *minor* (sd=3.5, rango=0-11) y 1.7 obreras *major* (soldados) (sd=0.8, rango=0-4) tras un total de 25 observaciones. El máximo de individuos observados que participaron en la manipulación de una semilla fue de 12. El tiempo medio de manipulación hasta conseguir arrancar el eleosoma fue de 157.5 minutos (sd=37.8, n=10). El eleosoma una vez arrancado fue dividido en trozos más pequeños por las obreras *minor*. Éstas, con el trozo de eleosoma en las mandíbulas, lo ofrecían a otras obreras y soldados de la colonia. Posteriormente era consumido. Para arrancar el eleosoma las obreras *minor* sujetaban la semilla por el extremo contrario al que se encuentra el eleosoma, mientras otras tiraban del extremo del eleosoma. Las obreras *major* (soldados) intentaban meter sus mandíbulas y la cabeza entre la semilla y el eleoso-

ma haciendo palanca e intentando cortar el punto de unión de la semilla y el eleosoma. Una vez arrancado y consumido el eleosoma, la semilla no presentaba ningún atractivo para las obreras y permanecieron dentro del tubo-nido durante el resto del período de observación. En ningún momento fueron sacadas al exterior.

Tapinoma nigerrimum

Las obreras, tras encontrar las semillas en la caja exterior, las trasladaron al interior del tubo-nido. En el proceso de intento de arrancar el eleosoma y su posterior desmenuzamiento participaron 2.04 obreras (sd= 0.9, rango= 1-5, n=24). El tiempo medio de manipulación fue de 185 minutos (sd= 37.8, n=10). En este caso no podemos interpretar este número de obreras en el mismo sentido que en el caso anterior. Las obreras de *T. nigerrimum*, más que intentar arrancar el eleosoma, lo iban deshaciendo sin arrancarlo. Esta especie, a pesar de ser de mayor tamaño que *P. pallidula*, presenta una abertura mandibular mucho menor. Este hecho dificulta también el transporte de estas semillas hasta el nido en condiciones naturales (Espadaler et al. 1996). Las semillas sin eleosoma permanecieron dentro del tubo-nido sin despertar interés durante todo el período de observación (figura 1 y 2).

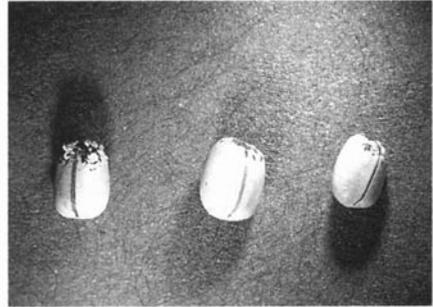
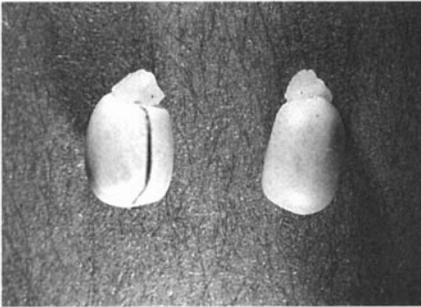


Figura 1. Semillas intactas de *Euphorbia characias*. Se distingue la carúncula (eleosoma), en la zona superior de la semilla.

Figura 2. Semillas de *E. characias* tras ser manipuladas por las obreras de *P. pallidula* y *T. nigerrimum*. Se observan en la zona donde se situaba el eleosoma las señales de la manipulación.

Aphaenogaster senilis

Las obreras de esta especie, tras encontrar las semillas en el exterior de los nidos artificiales, las trasladaban al interior del tubo-nido. En el proceso de manipulación participaron 2 obreras, que no necesariamente eran las mismas durante el tiempo que tardaban en arrancar el eleosoma. El tiempo que tardaron en arrancar el eleosoma fue de 36.8 minutos (sd= 11.8, n=10). Las obreras, tras arrancar el eleosoma, continuaban manipulándolo entre sus mandíbulas, pero no lo desmenuzaban. Tras esta manipulación el eleosoma era sacado del tubo-nido y abandonado en el basure-

ro exterior. Estos eleosomas manipulados por las obreras de *A. senilis* presentaban un color blanco, diferente del color amarillo que presentan normalmente. Esto indica que las obreras de *A. senilis* aprovechan solamente la zona exterior del eleosoma, donde están situados los acúmulos lipídicos (Bresinsky 1963) que dan nombre a este tipo de carúnculas (figura 3 y 4). Igual que ocurre con los eleosomas, las semillas sin eleosoma son sacadas del tubo-nido y abandonadas en el exterior.

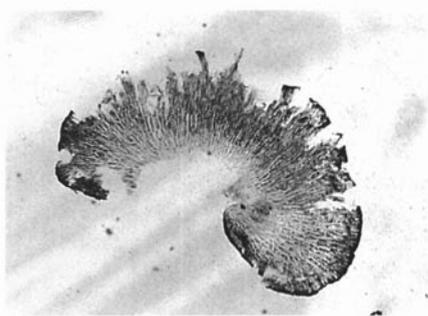


Figura 3. Corte histológico de un eleosoma de *E. characias* sin haber sido manipulado por las hormigas.

Figura 4. Corte histológico de un eleosoma de *E. characias* tras haber sido manipulado por obreras de *A. senilis*.

Messor barbarus

Tras la observación de los basureros se encontraron 2 semillas intactas sin eleosoma y 185 semillas abiertas y comidas. Ninguno de los restos de las semillas presentaba eleosoma (figura 5). Las semillas enteras que se encontraron fueron abiertas posteriormente y se comprobó que estaban vacías y por lo tanto eran inviables. Estos resultados sugieren que las semillas y los eleosomas que son cogidos por las obreras de *M. barbarus* son depredados o consumidos.

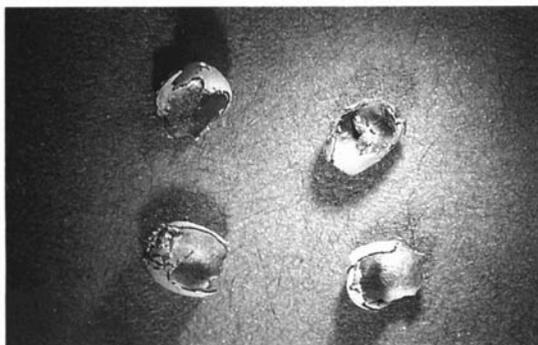


Figura 5. Restos de semillas de *E. characias* recuperados de los basureros de *M. barbarus*.

Efecto en las semillas:

Se detecta una diferencia en el número de plántulas emergidas según los diferentes tratamientos de las semillas (chi-cuadrado=13.7, g.l.=2, $p < 0.01$). La inspección de los componentes del estadístico muestra que la significación es debida especialmente al tratamiento C, en el sentido de una menor emergencia de la esperada. Aparece un gradiente de germinación (tabla 1). De las semillas manipuladas por las hormigas (tratamiento A: sin eleosoma, con raspados) emergen plántulas en un porcentaje muy superior a las semillas íntegras (tratamiento C: con eleosoma y sin raspado; test de comparación de porcentajes, $z=3.48$, $p < 0.001$). Las semillas del tratamiento C (sin eleosoma y sin raspado) germinan en una proporción intermedia pero no significativamente diferente ($z=1.34$, $p=0.18$) del tratamiento A, aunque sí del C ($z=2.3$, $p=0.02$). Por tanto, el raspado en la cutícula no parece tener un efecto en la emergencia. En resumen, la presencia de eleosoma tiene un efecto claramente negativo en la emergencia de plántulas. En intentos previos –fallidos– de germinación de semillas en cápsulas de Petri se detectó el desarrollo de hongos sobre las semillas, empezando siempre por la zona del eleosoma. Esta observación sugiere un mecanismo que explique la menor emergencia obtenida en las semillas con eleosoma. Sería necesario repetir dichos experimentos en semillas tratadas con antifúngicos para confirmar esta hipótesis.

	A	B	C
	- eleosoma	- eleosoma	+ eleosoma
	+ raspado	- raspado	- raspado
% germinación	82.7 ^a	76.0 ^a	63.9 ^b
Emergidas	101	108	110
No emergidas	21	34	62
TOTAL	122	142	172

Tabla 1. Emergencia de plántulas a partir de semillas según tres tratamientos. A: Ofrecidas a *Pheidole*, *Tapinoma* y *Aphaenogaster* (y recuperadas a los 2-4 días). B: Semillas con remoción artificial del eleosoma. C: Semillas completas. Superíndices iguales indican ausencia de diferencia estadística ($p > 0.05$), test de comparación de porcentajes).

Table 1. Seedling emergence from seeds under three treatments. A: seeds offered to *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum* or *Aphaenogaster senilis* and excavated 2-4 days later; seeds are devoid of elaiosome and show scars on the cuticle. B: seeds with elaiosome artificially removed with forceps, without scars. C: full, intact seeds. Same superindex indicates absence of difference ($p > 0.05$); test of difference between two percentages, two sided.

DISCUSIÓN

Las observaciones realizadas sugieren el establecimiento de tres patrones de comportamiento de las especies de hormigas en relación a la manipulación de las semillas de *E.characias* dentro del nido. En primer lugar, *Pheidole pallidula* y *Tapinoma nigerrimum*, las cuales consumen el eleosoma y la semilla sin el eleosoma queda situada dentro del nido. En estos casos se podría decir, en sentido figurado, que estas especies de hormigas "siembran" semillas (Beattie y Culver 1982). No se puede argumentar si esta siembra es una respuesta intencionada de las hormigas o una simple consecuencia de no poder transportarla de nuevo fuera del nido. Al quitar el eleosoma eliminan el lugar por donde la semilla es cogida para ser transportada (Espadaler et al. 1996). Un segundo patrón es el que presentan las obreras de *Aphaenogaster senilis*, que separan el eleosoma de la semilla, consumen la zona más externa del eleosoma y posteriormente la semilla y el eleosoma manipulado son transportados fuera del nido. La semilla, una vez manipulada por *A.senilis*, ya no presenta el elemento atractivo para las otras especies de hormigas no granívoras que interactúan con *E.characias*. Estas semillas sólo son atractivas para las especies de hormigas granívoras, en las cuales la ausencia del eleosoma no condiciona su respuesta de recolección (Gómez 1994, Gómez et al. 1994). El tercer patrón lo define *Messor barbarus*. Esta especie granívora tiene un efecto perjudicial para las semillas de *E.characias* ya que acaban siendo consumidos tanto el eleosoma como el resto de la semilla. Consideradas en conjunto, las hormigas tienen un efecto variable con respecto al destino final de las semillas de *E.characias* y al posible reclutamiento en esta planta. Según la escala temporal de análisis, el efecto detectado puede ser -por parcial- erróneo. Así, un estudio puntual y limitado en el tiempo de la interacción *A.senilis* - semillas de *E.characias* mostraría un efecto aparentemente beneficioso para la semilla ya que esta especie no es granívora. Obviamente, sería incorrecto asumir esta acción positiva ya que, a la larga, estas semillas acaban siendo recolectadas y comidas por *Messor*.

Aunque para *E.characias* la manipulación de semillas por hormigas aumenta la tasa de emergencia, no hay un patrón consistente por lo que se refiere al efecto de la eliminación del eleosoma en la germinación de semillas y emergencia de plántulas. Así, Rockwood y Blois (1986) encuentran que la eliminación experimental del eleosoma puede afectar a la germinación de *Sanguinaria canadensis* pero no afecta a la de *Viola pennsylvanica*. Horvitz (1981) describe que la eliminación del eleosoma no afecta significativamente a la germinación en semillas de *Calathea microcephala* que dispongan de un lugar para germinar inmediatamente después de su dispersión; si no pueden germinar enseguida, las semillas sufren dormición inducida y, posteriormente, sí aparece un efecto significativo, siendo favorecida la germinación por la eliminación del eleosoma, que podría actuar como un estímulo ambiental para romper la dormición. Lobstein y Rockwood (1993) señalan que una eliminación experimental del eleosoma sólo afecta a la germinación en *Sanguinaria canadensis* y no en *Asarum canadense*, *Jeffersonia diphylla* o *Viola striata*. Culver y Beattie (1980) encuentran que la eliminación experimental del eleosoma tiene un efecto positivo, pero no afecta significativamente a la emergencia de plántulas de *Viola hirta* y *Viola odorata*. Los mismos autores obtuvieron resultados similares de

germinación de semillas de *Viola papilionacea* manipuladas por obreras de *Aphaenogaster rudis* (Culver y Beattie 1978). Handel (1976), para *Carex pedunculata*, demuestra que la eliminación del eleosoma u otro tratamiento por las hormigas no son necesarios para la germinación, aunque no ofrece datos de porcentajes de la misma. Slingsby y Bond (1985), en experimentos con *Leucospermum conocarpo-dendron*, no encuentran diferencias en la germinación de semillas con o sin eleosoma.

Es posible que las condiciones locales, precisas, de germinación y emergencia de plántulas tengan un efecto decisivo sobre la mayor o menor tasa de germinación de semillas de una especie en particular.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Josep Morera y a la familia Sangrà que nos hayan permitido trabajar en sus propiedades. A Gabriel Genové, Josep M. Vidal y César Renau su colaboración. Este trabajo ha sido financiado por la DGICYT (PB91-0482) y la DGES (PB96-1146).

Bibliografía

- BAIGES, J.C., ESPADALER, X. y BLANCHÉ, C. 1991. Seed dispersal by ants in West Mediterranean *Euphorbia* species. *Bot. Chron.* 10: 679-705.
- BEATTIE, A.J. y CULVER, D.C. 1982. Inhumation: how ants and the invertebrates help seeds. *Nature* 297: 627.
- BHATKAR, A. y WHITCOMB, W.H. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Fla. Entomol.* 53: 229-232.
- BRESINSKY, A. 1963. Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. *Bibl. Bot.* 126: 1-54.
- CHAUVIN, R. 1947. Sur l'élevage du *Leptothorax nylanderi* (Hyménoptère, Formicidae) et sur l'essaimage in vitro. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 77: 151-157.
- 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.
- CULVER, D.C. y BEATTIE A.J. 1980. The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. *Am. J. Bot.* 67: 710-714.
- ESPADALER, X. y GÓMEZ, C. 1996. Seed production, predation and dispersal in the Mediterranean myrmecochore *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Ecography* 19: 7-15.
- ESPADALER, X., GÓMEZ, C. y SUÑER, D. 1996. Seed robbing between ant species intervenes in the myrmecochory of *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Psyche* 102: 19-25.
- GÓMEZ, C. 1994. Dispersió de llavors per formigues: llavors d'*Euphorbia characias* L. (Euphorbiaceae) a la serra de Collserola (NE. Espanya). *Ses. Entom. ICHN-SCL* 8: 117-124.
- GÓMEZ, C. y ESPADALER, X. 1994. Curva de dispersión de semillas por hormigas en *Euphorbia characias* L. y *Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae). *Ecol. Med.* 20: 51-59.

- GÓMEZ, C., SUÑER, D. y ESPADALER, X. 1994. Formigues dispersants de llavors d'*Euphorbia nicaeensis* All. (*Euphorbiaceae*) en una brolla de romani i bruc d'hivern a la vall de Sant Daniel (Girona). *Sci. ger.* 20: 77-84.
- HANDEL, S.N. 1976. Dispersal ecology of *Carex pedunculata* (Cyperaceae), a new North American myrmecochore. *Amer. J. Bot.* 63: 1071-1079.
- HORVITZ, C.C. 1981. Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P.&E.) Koernicke (Marantaceae): microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). *Oecologia* 51: 47-52.
- LOBSTEIN, M.B. y ROCKWOOD, L.L. 1993. Influence of elaiosome removal on germination in five ant-dispersed plant species. *Virginia J. Sci.* 44: 59-72.
- ROCKWOOD, L.L. y BLOIS, M.C. 1986. Effects of elaiosome removal on germination on two ant-dispersed plants. *Amer. J. Bot.* 73: 675.
- 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.) Buek (Proteaceae). *S. Afr. J. Bot.* 51 : 30-34.