
MIRMECOFILIA: LAS PLANTAS CON EJÉRCITO PROPIO

EK DEL VAL y RODOLFO DIRZO

Interacciones Mutualistas entre Plantas y Animales

Las interacciones ecológicas entre plantas y animales constituyen un sistema de estudio que permite poner de manifiesto la complejidad del proceso evolutivo en la naturaleza (Howe y Westley, 1989). Esto se debe a que todos los seres vivos se desarrollan en una red de relaciones biológicas que pueden ser benéficas, antagónicas o neutras para los individuos que interactúan, de manera que la ecología y la evolución de un determinado grupo de organismos depende no solo del ambiente físico, sino de sus relaciones con los demás organismos interactuantes. Además, si bien típicamente se consideran las interacciones como si fuesen “uno a uno” (es decir, por ejemplo, una especie de planta que interactúa con una especie de animal), la realidad es que las interacciones bióticas involucran a muchas especies tanto del mismo, como de diferentes niveles tróficos.

Cuando una relación entre organismos es benéfica para las especies que interactúan la relación se denomina mutualismo (de beneficio mutuo). Dicho de otra manera, se trata de interacciones entre especies donde la adecuación de cada organismo interactuante se incre-

menta por la acción del otro (Harper, 1977).

En el caso de las interacciones entre plantas y animales, encontramos que las plantas dependen de interacciones mutualistas con animales para sobrevivir y viceversa. Uno de los tipos de mutualismo entre plantas y animales más conocido es la polinización. En esta interacción un animal, ya sea un insecto, ave o mamífero, lleva polen de una flor a otra haciendo posible la fecundación de la planta; al mismo tiempo, el polinizador obtiene alimento de recompensa en forma de polen, de aceites o de néctar de las flores. Otra relación mutualista ocurre entre animales frugívoros y plantas. En este caso, la planta produce frutos con olores y/o colores atractivos para los frugívoros. Al alimentarse de dichos frutos, estos animales dispersan las semillas de las plantas, permitiendo el establecimiento de las semillas en lugares que pueden ocasionalmente favorecer la germinación y establecimiento de las plantas.

Además de las asociaciones mutualistas mencionadas, a principios del siglo XX se describió otro tipo de interacción mutualista entre plantas y hormigas “jardineras”. Este tipo de hormigas transporta a su nido las semillas de algunas plantas epífitas. El nido resulta

ser el lugar óptimo para la germinación de estas plantas, y a su vez las epífitas generan una sustancia olorosa que atrae a muchos insectos, que sirven como alimento para la colonia de hormigas (Krebs, 1994). La existencia de tales jardines epífitos, conspicuos en muchas selvas tropicales, ha hecho evidente el potencial de interacciones diversas entre hormigas y plantas, ha promovido el interés por las relaciones entre tales organismos, y ha generado toda una disciplina de estudio conocida como la mirmecofilia. Si bien el término implica una amplia gama de tipos de interacciones planta-hormiga, incluyendo el cultivo de jardines epífitos y la dispersión de semillas por parte de hormigas, tradicionalmente el término se asocia con interacciones defensivas de la planta por parte de la hormiga. Así, en este ensayo nos referiremos a la mirmecofilia en tal sentido.

Mirmecofilia y Defensa de las Plantas

Muchas especies de plantas han evolucionado en conjunto con algunos insectos, estableciendo una asociación mutualista defensiva por parte de estos. La asociación mutualista defensiva más conocida sucede entre hormigas y plantas (Hölldobler y Wilson, 1990). La Tabla I presenta una muestra de una va-

PALABRAS CLAVE / Defensa Biótica / Herbivoría / Mirmecofilia / Mutualismos /

Recibido: 02/09/2004. Modificado: 16/11/2004. Aceptado: 18/11/2004.

Ek del Val. **Bióloga, Universidad Autónoma de México (UNAM). Ph.D., Imperial College, University of London, RU. Investigadora Postdoctoral, Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, Pontificia Universidad Católica de Chile. e-mail: edlevald@bio.puc.cl**

Rodolfo Dirzo. **Biólogo, Universidad Autónoma de Morelos, México. Ph.D., University of Wales, RU. Investigador, UNAM. Dirección: Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM, A.P. 70-275, México 04510. e-mail: rdirzo@stanford.edu**



Figura 1. Investigadores pioneros en el campo de la mirmecofilia. a: Fritz Mueller; b: William Morton Wheeler. Figuras utilizadas con el permiso de J.T. Longino.

riedad de especies mirmecófitas y sus hormigas asociadas. En esta relación particular, las hormigas proveen defensa para la planta atacando a los herbívoros que intentan alimentarse de los tejidos de aquellas, ya sea hojas y tallo, o tejido reproductivo como flores y brácteas. En algunos casos, además, las hormigas activamente quitan aquellas plantas epífitas que se encaraman sobre la mirmecófitas, o que se establezcan en el vecindario inmediato del tronco de la planta mirmecófitas (Janzen, 1967, 1969). A su vez, las plantas proporcionan alimento y, a veces, además, un lugar para vivir para sus hormigas protectoras. El primer autor que mencionó por escrito a las mirmecófitas fue el naturalista Francisco Hernández en 1651, al referirse a la planta “huitzmaxalli” (*Acacia cornigera*), afirmando que dicha planta vive en asociación con “hormigas muy feroces” (Jolivet, 1987). Otros pioneros en el estudio de la mirmecofilia fueron los biólogos de campo Fritz Mueller en el siglo XIX y William Morton Wheeler a principios del siglo XX (Figura 1). Este último, un gran naturalista, fue particularmente prolífico en su descripción de casos de interacción mirmecófila y de sus estudios pioneros presentamos varias de sus ilustraciones clásicas (Figuras 2a-d).

En la interacción mirmecófila el alimento que es suministrado

por las plantas para las hormigas puede ser en forma de néctar, u otro tipo de recompensas alimenticias empacadas en corpúsculos (por ejemplo corpúsculos ricos en azúcares, lípidos o proteínas), o ambas cosas (Figuras 2a-b). Las estructuras donde viven las hormigas dentro de la planta son denominadas domacios y pueden estar en el tronco hueco de la planta o en otras estructuras vegetales modificadas provistas de cavidades que den albergue a la colonia, incluyendo espinas, ramas o dobleces en el peciolo de las hojas (Figura 2; Janzen, 1969; Rickson, 1971; Fonseca, 1994).

El ejemplo clásico de una asociación mirmecófila entre la planta *Acacia cornigera* y sus hormigas mutualistas *Pseudomyrmex ferruginea* fue descrito en detalle por Janzen (1967). En este caso particular, las hormigas habitan en las espinas huecas de la planta y se alimentan de unos pequeños glóbulos ricos en glucógeno (cuerpos de Belt) que son secretados por el ápice de los foliolos (Figura 2b). Janzen (1967) demostró experimentalmente que las hormigas ejercen una acción benéfica para las acacias, y el mensaje de sus experimentos es que las plantas que no tienen (o pierden) la asociación con las hormigas disminuyen su adecuación, debido a que son atacadas ferozmente por herbívoros y a veces invadidas por lianas trepadoras, lo que puede resultar en la muerte de la planta. Estos efectos positivos sobre la supervivencia y bienestar de las plantas pueden, a su vez, tener un efecto positivo sobre el éxito reproductivo de las mismas.

En algunos casos como el de *Acacia* y *Cecropia*, las mirmecófitas tienen una adaptación muy particular en su metabolismo. Dichas plantas son capaces de producir glucógeno como compo-

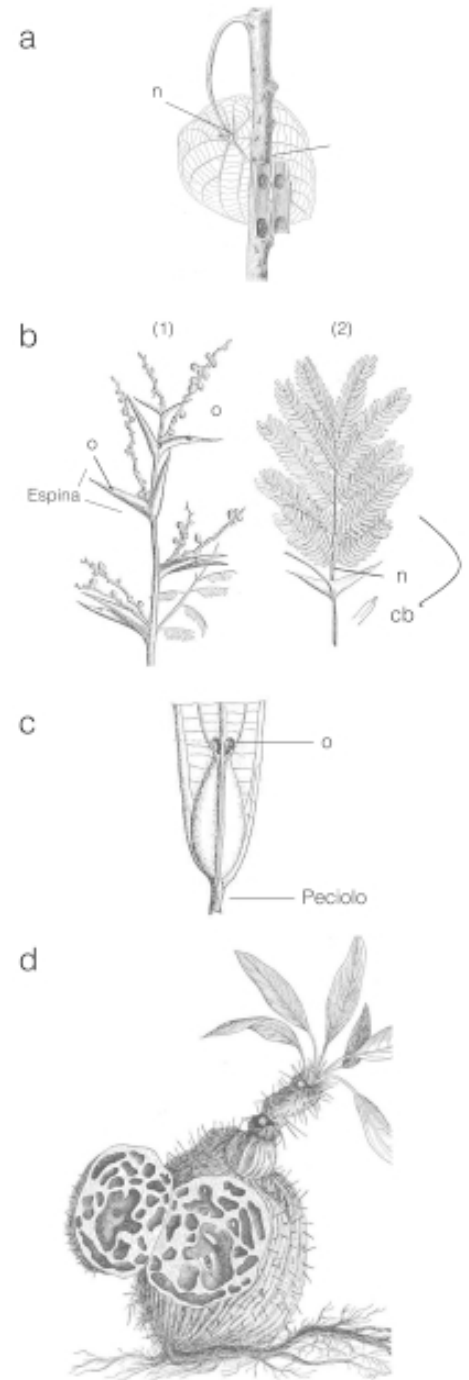


Figura 2. Domacios y nectarios extraflorales de varias especies mirmecófitas. a: *Endospermum formicarum*, mostrando el tronco hueco donde habitan hormigas del género *Camponotus quadriceps*. n, nectario extrafloral; b: *Acacia* sp. mostrando rama terminal (1) con espinas huecas (domacios), con los orificios de acceso para las hormigas (o), y hoja de la misma planta (2) con nectarios extraflorales en la superficie del peciolo (n) y cuerpos de Belt (cb) en el ápice de las hojuelas; c: *Tococa lancifolia* con domatic en la base del peciolo y orificio de entrada para las hormigas (o), vista adaxial; d: *Myrmecodia pentasperma* con el hipocotiledón ahuecado donde anidan las hormigas (domatic). Modificados de Wheeler (1913).

nente de los cuerpos alimenticios. Esta modificación en el metabolismo de las plantas es muy significativa, pues por regla general, únicamente los animales son productores de glucógeno. También hacemos notar que la producción de un elemento nutritivo de tipo animal por parte de estas plantas para alimentar hormigas, es consistente con el hecho de que las hormigas, que son un linaje evolutivo de tipo carnívoro pero adaptado a alimentarse de productos vegetales, reciben de su interacción mirmecófila un alimento que, sorprendentemente, se asemeja a un producto animal. Debido a esto, algunos autores (p.e., Bentley, 1977; Jolivet, 1998) postulan que el desarrollo de nectarios extraflorales y la producción excepcional de glucógeno provienen de la evolución de estrategias que seleccionaron a las plantas para mantener su relación con las hormigas.

En muchas de las relaciones mirmecófilas se ha encontrado que la colonia de hormigas que habita en la planta también "cultiva" (es decir cuida, mantiene) insectos homópteros (Coccidae) en la misma (Bentley, 1977; Hölldobler y Wilson, 1990). El cultivo de estos insectos sirve para complementar la dieta de azúcares y proteínas de las hormigas que es aportada por las plantas. Incluso algunos estudios apuntan que las secreciones de los homópteros constituyen el principal alimento para las hormigas (Blüthgen *et al.*, 2000). Sin embargo, como los homópteros se alimentan del floema de las mirmecófitas, aún no es muy claro qué tan negativo es el impacto que tiene el cultivo de estos insectos para las plantas. Si bien en las relaciones mirmecófilas las plantas dependen de las hormigas y viceversa, se sabe que una sola especie de planta puede estar asociada con varias especies de hormigas. Esta baja especificidad se ve reflejada en un gradiente de calidad en la defensa para la planta, pues hay hormigas más eficientes (más agresivas, o que se reclutan más rápidamente en presencia de herbívoros) que otras (Murase *et al.*, 2003; Bruna *et al.*, 2004)

Además, algunas investigaciones recientes revelan que a partir de las interacciones entre mirmecófitas y sus hormigas asociadas, las plantas pueden obtener nutrientes de manera antes desconocida. Basados en experimentos que involucraron insectos alimentados con compuestos radiactivos insertados en las cavidades de *Hydnophyton* (Rickson, 1979) y en los rizomas de *Lecanopteris* spp. (Gay, 1993), Sagers *et al.* (2000) utilizaron isótopos estables de carbono y nitrógeno para demostrar que los individuos de *Cecropia* spp. son capaces de absorber

una impresionante cantidad de nitrógeno (ca. 90%) de los desechos que las hormigas dejan en los domacios. Recientemente Fischer *et al.* (2003) también llegaron a la conclusión de que dos especies mirmecófitas del género *Piper* son capaces de incorporar en su tejido hasta el 25% del nitrógeno consumido por las hormigas *Pheidole bicornis*, absorbiéndolo a través de la pared de los domacios. Estos descubrimientos sugieren que el beneficio que la planta obtiene de la interacción con las hormigas es aún mayor que la defensa, como antes se creía.

Un componente importante del síndrome de mirmecofilia es que muchas plantas producen algún tipo de secreción nutritiva, por ejemplo néctar, para atraer hormigas a su follaje. Algunos autores calculan que un tercio de las plantas tropicales tienen algún tipo de nectario extrafloral. Sin embargo, únicamente son consideradas como verdaderas mirmecófitas aquellas plantas que, además de producir algún tipo de alimento, también poseen estructuras para albergar a la colonia de hormigas en su interior. Cabe mencionar que también hay plantas que, en el otro extremo del espectro, tienen estructuras para alojar a las hormigas pero no producen ningún tipo de alimento (Tabla I). En concordancia con esto, hacemos notar que la interacción mirmecófila se desplaza a lo largo de un gradiente de dependencia de los interactuantes, desde mutualismos obligatorios (en los que la hormiga no puede sobrevivir sin la planta), hasta mutualismos laxos (en los cuales la hormiga sólo utiliza a la planta como fuente de alimento ocasional). Preferimos ubicar a las diversas relaciones mirmecófilas a lo largo de este gradiente de dependencia, en vez de considerar a la mirmecofilia en una dicotomía excluyente (todo o nada).

Distribución de la Mirmecofilia

¿Dónde es más abundante?

La revisión de la literatura refleja que la relación mirmecófila se conoce en 465 especies de plantas distribuidas en 52 familias. Sin embargo, este número se incrementa cada año con los nuevos estudios, particularmente aquellos enfocados a las zonas tropicales (Jolivet, 1998).

La información disponible hace evidente que la distribución de mirmecófitas está concentrada cerca de la región ecuatorial, de manera que es más abundante en los trópicos con respecto a las regiones templadas (Figura 3). Una posible explicación para esta distribución sesgada tiene que ver con los cambios de

temperatura a lo largo del día y entre las estaciones del año en las regiones templadas, pues en climas fríos las plantas no tendrían la capacidad de albergar y alimentar a las hormigas de manera permanente (Davidson *et al.*, 1989), lo que implicaría que la defensa no es consistente en el tiempo.

Dentro de la región tropical, la mirmecofilia es más común en el Nuevo Mundo. En América se han descrito 250 especies de plantas (el 53% del total de especies mirmecófitas) pertenecientes a 19 familias, y 180 especies de hormigas dentro de cinco subfamilias que presentan este tipo de mutualismo (Jolivet, 1998). Se calcula que en África existen 65 especies de mirmecófitas y 150 en Asia. Cabe resaltar que de Oceanía no se conoce ninguna mirmecófila verdadera que provea alimento para la colonia; solamente hay algunas especies que presentan estructuras donde la colonia puede vivir. Curiosamente, en géneros cosmopolitas como *Acacia*, las especies australianas no presentan asociaciones con hormigas.

Si bien el porcentaje de mirmecófitas es relativamente alto en el neotrópico, a escala local los porcentajes son bajos. Por ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas, México, se encontró que de 289 especies de plantas analizadas sólo 9 (3,1%) son mirmecófitas, asociadas a 26 especies de hormigas (Ibarra y Dirzo, 1990). En la Reserva del Manu, en Perú, también se observó un porcentaje similar, con 8 mirmecófitas de un total de 229 especies de plantas analizadas (3,5%; Davidson *et al.*, 1989).

Otra pregunta relacionada con la abundancia de las mirmecófitas es la distribución de la mirmecofilia en el reino vegetal, en particular analizando los caracteres mirmecófilos involucrados y su frecuencia de aparición en la filogenia de las plantas vasculares. Por una parte vemos que las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que permiten esta asociación son poco parecidas entre diferentes plantas (*i.e.* algunas tienen espinas huecas mientras que otras tienen cavidades en el tronco) y, en otros casos, varias familias poco relacionadas filogenéticamente presentan una misma característica mirmecófila. En algunos casos se sabe que, a nivel local, la representación del carácter mirmecófilo está relacionada con ciertos géneros o familias de plantas, los cuales contienen varias especies mirmecófitas. Por ejemplo, en la región de Panamá se ha descubierto que la mayoría de los géneros de mirmecófitas (87%) tiene al menos dos especies que se asocian con hormigas (Schupp y Feener, 1990). Esto su-

TABLA I
EJEMPLOS DE MIRMECÓFITAS VERDADERAS (MUTUALISMOS OBLIGATORIOS)*
Y PLANTAS CON ALGÚN TIPO DE MODIFICACIÓN ESTRUCTURAL PARA ATRAER HORMIGAS, PERO QUE NO
MANTIENEN UN MUTUALISMO OBLIGATORIO

Mirmecófitas	Familia	Forma de vida	Tipo de domacio	Recompensa	Hormigas asociadas
<i>Nepenthes bicalcarata</i> * ¹	Nepenthaceae	Carnívora	Zarcillos huecos	Nectarios extraflorales	<i>Camponotus</i> spp.
<i>Cecropia</i> spp.* ²	Cecropiaceae	Árbol	Tronco hueco	Cuerpos müllerianos	<i>Azteca</i> spp.
<i>Piper</i> spp.* ³	Piperaceae	Arbusto		Cuerpos unicelulares	<i>Pheidole bicornis</i>
<i>Macaranga</i> spp.* ⁴	Euphorbiaceae	Árbol		Cuerpos beccarianos	<i>Crematogaster</i> spp.
<i>Acacia</i> spp.* ⁵	Leguminosae	Árbol	Espinas huecas	Cuerpos de Belt y nectarios extraflorales	<i>Pseudomyrmex</i> spp.
<i>Myrmecodia</i> spp. ⁶	Rubiaceae	Epífita	Hipocotiledón hueco	Ninguna	<i>Philidris</i> spp.
<i>Hoya</i> spp. ⁷	Asclepidaceae	Epífita	Hojas modificadas	Ninguna	<i>Philidris</i> spp.
<i>Solanopteris</i> spp. ⁸	Polypodiaceae	Epífita	Rizoma hueco	Ninguna	<i>Azteca</i> spp.
<i>Triplaris</i> spp. ⁹	Polygonaceae	Árbol	Tronco hueco	Ninguna	<i>Pseudomyrmex viduus</i> y <i>Azteca</i> spp.
<i>Leonardoxa africana</i> ¹⁰	Leguminosae	Árbol		Ninguna	<i>Aphomyrmex afer</i> y <i>Petalomyrmex</i> spp.
<i>Maieta</i> spp. ¹¹	Melastomataceae	Arbusto	Base de peciolo hueco	Ninguna	<i>Pheidole</i> spp.
<i>Vochysia vismiaeifolia</i> ¹²	Vochysiaceae	Árbol	Tallos huecos	Ninguna	<i>Pseudomyrmex</i> sp.
<i>Cordia alliodora</i> ¹³	Boraginaceae	Árbol	Internodos huecos	Ninguna	<i>Azteca pittieri</i> , <i>Cephalotes setulifer</i> , <i>C. multispinosus</i> , <i>Crematogaster curvispinosa</i> , <i>Myrmelachista</i>
<i>Ocotea pedalisifolia</i> ¹⁴	Lauraceae	Árbol	Peciolo huecos	Ninguna	<i>Pseudomyrmex concolor</i> , <i>P. nigrescens</i> , <i>Azteca polymorpha</i> , <i>A. schummani</i>
<i>Tachigali</i> spp. ¹⁵	Cesalpiniaceae	Árbol	Hojas modificadas	Ninguna	<i>Moog 2002 sociobiology</i>
<i>Zanthoxylum myriacanthum</i> ¹⁶	Rutaceae	Arbol	Tallos huecos	Ninguna	<i>Azteca</i> spp., <i>Allomerus</i> spp., <i>Dolichoderus</i> spp., <i>Pseudomyrmex</i> spp., <i>Crematogaster</i> spp., <i>Gnamptogenys</i> spp., <i>Solenopsis</i> spp. y <i>Myrmelachista</i> spp.
<i>Tococa</i> spp. ¹⁷	Melastomataceae	Arbusto, árbol		Ninguna	<i>Chelaner</i> spp.
<i>Ochroma pyramidale</i> ¹⁸	Bombacaceae	Árbol	Ninguno	Cuerpos ricos en lípidos	<i>Meranoplus bicolor</i> , <i>Polyrhachis exercita</i> , <i>Componatus sericeus</i> , <i>Tapinoma melano</i> <i>chephalum</i> , <i>Crematogaster</i> sp., <i>Sole-</i> <i>nopsis geminata</i> , <i>Camponotus compusculus</i> , <i>Pheidole woodrasoni</i> , <i>Monomorium indicum</i>
<i>Croton bonplandianum</i> ¹⁹	Euphorbiaceae	Arbusto	Ninguno	Nectarios extraflorales	<i>Crematogaster lineolata</i> , <i>Dolichodeus</i> <i>plagiatus</i> , <i>Formica pallidefulva</i>
<i>Chamaecrista</i> sp. ²⁰	Cesalpiniaceae	Herbácea	Ninguno	Nectarios extraflorales	<i>Crematogaster</i> spp.
<i>Macaranga tanarius</i> ²¹	Euphorbiaceae	Árbol	Ninguno	Nectarios extraflorales	<i>Camponotus planatus</i> , <i>C. abdominalis</i> , <i>Paratrechina longicornis</i> , <i>Crematogaster</i> <i>brevispinosa</i> , <i>Monomorium cyanenum</i> , <i>Pseudomyrmex</i> spp.
<i>Opuntia stricta</i> ²²	Cactaceae	Arbusto	Ninguno	Nectarios extraflorales	<i>Wasmannia auro-punctata</i> , <i>Ectatomma ruidum</i>
<i>Stryphnodendron microstachyum</i> ²³	Leguminosae	Árbol	Ninguno	Nectarios extraflorales	<i>Ectatomma ruidum</i> , <i>E. tuberculatu</i> , <i>Crematogaster</i> , <i>Pheidole</i> , <i>Solenopsis</i> , <i>Pseudomyrmex</i> , <i>Brachymyrmex</i> , <i>Camponotus</i> , <i>Paratrechina</i> , <i>Tapinoma</i> <i>Crematogaster</i> spp.
<i>Pasiflora</i> spp. ²⁴	Passifloraceae	Herbácea-enredadera	Ninguno	Nectarios extraflorales	<i>Camponotus</i> spp. y otras
<i>Alchornea floribunda</i> ²⁵	Euphorbiaceae	Arbusto	Ninguno	Nectarios extraflorales	<i>Iridomyrmex pruinosus</i> y otras
<i>Inga densiflora</i> ²⁶	Leguminosae	Árbol	Ninguno	Nectarios extraflorales	
<i>Cassia fasciculata</i> ²⁷	Leguminosae	Herbácea	Ninguno	Nectarios extraflorales	

¹Merbach *et al.* (2001), ²Janzen (1969) y Rickson (1971), ³Marquis (1987), ⁴Fiala *et al.* (1991), ⁵Janzen (1967), ⁶Huxley (1978), ⁷Kelijn y van Donkelaar (2001), ⁸Gómez-Pignataro (1974), ⁹Oliveira *et al.* (1987), ¹⁰McKey (1984, 1991), ¹¹Vasconcelos (1991), ¹²Blüthgen y Wesenberg (2001), ¹³Tillberg (2004), ¹⁴Stout (1979), ¹⁵Fonseca (1994), ¹⁶Moog *et al.* (2002), ¹⁷Michelangeli (2003), ¹⁸Jolivet (1987), ¹⁹Veena *et al.* (1989), ²⁰Rühren (2003), ²¹Murase *et al.* (2003), ²²Oliveira *et al.* (1999), ²³de la Fuente y Marquis (1999), ²⁴Apple y Feener (2001), ²⁵Morini *et al.* (2004), ²⁶Koptur (1994), ²⁷Kelly (1986).

giere que a pesar de que la mirmecofilia esté presente en especies de varias familias de plantas, dentro de cada familia esta característica es compartida por varias especies, por lo que probablemente la heredaron de un ancestro común. La familia Melastomataceae es un ejemplo donde la mirmecofilia puede relacionarse con la filogenia. Del total de las mirmecófitas descritas globalmente (465), 80 especies (17,2%) pertenecen a esta familia (Vasconcelos, 1991). Este porcentaje es mayor de lo que se podría esperar por azar. Por otro lado, la familia Cecropiaceae está formada por seis géneros de

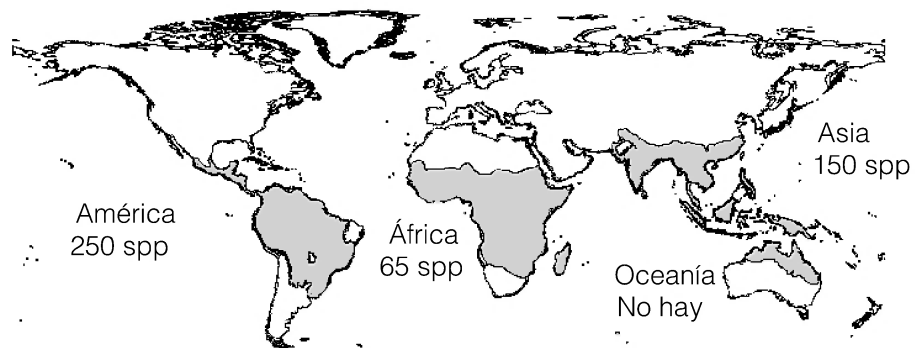


Figura 3. Mapa de las zonas tropicales en el mundo señalando el número de especies de mirmecófitas por continente.

los cuales cuatro tienen especies mirmecófitas (*Cecropia*, *Coussapoa*, *Poikilospermum*, *Pouruma*). En otros taxa como el género *Neonauclea* (Rubiaceae) encontramos 17 especies (28%) que son mirmecófitas y el género *Macaranga* (Euphorbiaceae), con 300 especies, tiene 26 (8,6%) que son mirmecófitas (Fonseca, 1994; Maschwitz y Fiala, 1995). Finalmente, los datos de registros fósiles sugieren que la asociación entre hormigas y plantas se originó a mediados del Cretácico, cuando las angiospermas estaban en proceso de diversificación, y evidentemente dicha asociación ocurrió varias veces en diferentes linajes de plantas. El avance actual y futuro de las técnicas moleculares promete que pronto será posible mapear la mirmecofilia en la filogenia de las plantas.

¿Qué tipos ecológicos de plantas son mirmecófitas?

La mayoría de las especies mirmecófitas de los trópicos (61%) son plantas demandantes de luz y de rápido crecimiento, conocidas como plantas pioneras (Schupp y Feener, 1990). El hecho que la mirmecofilia sea más frecuente en este tipo de especies que en plantas de crecimiento lento (tolerantes a la sombra) puede ser explicado por dos hipótesis, que no son mutuamente excluyentes. Por un lado, en el marco de la hipótesis de crecimiento y asignación de recursos en las plantas (Coley *et al.*, 1985) para explicar la evolución de las defensas anti-herbívoro se postula que las plantas pioneras, que habitan en sitios de abundancia de recursos, asignan la mayoría de su presupuesto energético al crecimiento y solo invierten pocos recursos en la defensa en contra de herbívoros. Se propone que la asociación con hormigas es relativamente barata de producir y mantener, por lo que la mirmecofilia podría ser considerada como una defensa de este tipo (Fonseca, 1994). No obstante, varios estudios en diferentes mirmecófitas sugieren que la producción de cuerpos alimenticios puede tener un costo que podría ser no despreciable. Por ejemplo, en *Macaranga triloba* (Heil *et al.*, 2002), *Cecropia* spp. (Folgarait y Davidson, 1995) y *Piper cenocladum* (Dyer y Letourneau, 1999) la producción de recompensas se incrementa con la adición de fertilizantes, sugiriendo que tal producción está limitada por nutrientes. No obstante, hasta ahora no se cuenta con estudios que permitan definir el costo relativo de la inversión en recursos que supone la defensa mirmecófila. Este también es un campo promisorio para estudios subsecuentes.

La otra posible explicación se basa en la limitación por hormigas. Esta hipótesis propone que el origen y la manutención de la defensa por hormigas en las plantas están determinados por la comunidad de insectos (Schupp y Feener, 1990). Dado que las hormigas son organismos principalmente carnívoros, los insectos son el alimento más importante para las colonias, y éstos son más abundantes en los lugares abiertos. Como consecuencia, las hormigas son menos abundantes en lugares con pocos insectos y esto se ve reflejado en la menor cantidad de mirmecófitas en sitios cerrados. No obstante, esta explicación responde al origen de la mirmecofilia, más que a su manutención, puesto que las hormigas que habitan dentro de las plantas generalmente ya no dependen de los insectos forrajeadores, pues solo ocasionalmente se alimentan de ellos.

Además de que la variación en la presencia de mirmecofilia tiene que ver con la identidad de las especies, localidades y linajes, también varía con la forma de vida de las plantas. En un estudio en Panamá se analizó el carácter mirmecófilo en relación con la forma de crecimiento de las plantas (Schupp y Feener, 1990) y se encontró que a nivel de especie, la mayoría de las mirmecófitas son lianas. Reforzando este hallazgo, Bentley (1976) postula que la mirmecofilia puede estar favorecida en las lianas porque esta forma de vida resulta benéfica para aumentar el área de forrajeo de la colonia de hormigas, ya que las lianas están en contacto con un gran número de ramas de diferentes árboles, donde las hormigas podrían conseguir un mayor número de presas. De nuevo, este argumento se refiere a la hipótesis del origen de las mirmecófitas, mas no explica el mantenimiento del mutualismo. En todo caso, esta inferencia podría aplicarse en mayor medida a las hormigas que mantienen una asociación con mirmecófitas, pero que no dependen exclusivamente del alimento que les proporcionan las plantas en donde viven (caso de hormigas con asociación no obligatoria), sino que además buscan comida en las inmediaciones de la planta.

¿En qué ambientes viven?

Como la mayoría de las especies mirmecófitas tropicales son plantas pioneras, los ambientes en los que se desarrollan son principalmente lugares con abundancia de recursos (luz y/o nutrientes en el suelo), es decir en claros de la selva o bosques, a los costados de caminos, cerca de fuentes de agua y en lugares perturbados por el hombre. En América tropical, los géneros *Cecropia* y

Pouruma (Cecropiaceae), *Acacia* (Mimosoidae), *Ochroma* (Bombacaceae) y *Cordia* (Boraginaceae) son muy abundantes tanto en los claros selváticos como a la orilla de los caminos (Jolivet, 1987) y lo mismo ocurre con *Triplaris* spp. (Polygonaceae). En Asia, las especies del género *Macaranga* (Euphorbiaceae) y *Neonauclea* (Rubiaceae) también habitan en lugares similares (Fiala *et al.*, 1994; Maschwitz y Fiala, 1995). En África, *Bartleria* (Passifloraceae) y *Bracystephanus* (Acanthaceae) son representantes de especies pioneras que también viven en ambientes con gran disponibilidad de luz (Janzen, 1972; Champluvier, 1994).

A pesar de ser menos comunes, también existen mirmecófitas que habitan en lugares más umbrófilos de selva madura como *Maieta guianensis* y *Tococa macrosperma* (Melastomataceae), *Tachigali myrmecophila* (Caesalpinaceae), *Douroia* sp. (Rubiaceae), *Piper aerianum* (Piperaceae) y *Cordia nodosa* (Boraginaceae) en Amazonia (Fonseca, 1994; Michelangeli, 2003). En África se conoce a *Leonardoxa africana* (Leguminosae: Caesalpinioideae) y a *Barteria* spp. (Passifloraceae) que habitan en el sotobosque de los bosques tropicales de Camerún y Nigeria (Janzen, 1972; McKey, 1984; Marquis, 1987), mientras que diversas especies mirmecófitas de *Inga* (Mimosoidae) habitan en un ámbito amplio de hábitats, desde los abiertos hasta los relativamente umbrófilos.

Perspectivas y Conclusiones

Las mirmecófitas y sus hormigas asociadas presentan un ejemplo de cómo especies de diferentes reinos y niveles tróficos pueden establecer relaciones de beneficio mutuo. En este caso el mutualismo provee defensa anti-herbívoro para las plantas a cambio de alojamiento y/o comida para la colonia de hormigas.

Los procesos que favorecieron este mutualismo en el curso de la evolución de estos grupos de organismos constituyen un reto para el entendimiento de la selección natural en acción. Se requieren nuevos estudios para afinar los detalles de cómo se mantiene a través del tiempo la relación mirmecófila entre plantas y hormigas, así como cuáles son las condiciones que favorecieron la evolución de este tipo de interacción mutualista. Las perspectivas para el desarrollo de este campo en el marco de la ecología evolutiva son promisorias y fascinantes, en particular en el contexto de la aplicación conceptual y técnica de disciplinas afines, incluyendo la biología molecular, la biogeografía, la sistemática, la filoge-

nia y la biología de la conservación. Los enfoques de estudios promisorios incluyen tanto la práctica de la historia natural (quehacer que dio origen a este campo), como las observaciones y la manipulación experimental, así como la modelación matemática.

Finalmente, cabe apuntar que a través del estudio de las interacciones entre especies se hace evidente la importancia de la conservación de los procesos ecológicos. Ahora es claro que no es posible mantener a las especies aisladas pues naturalmente viven en asociación con muchos otros organismos, tanto en interacciones mutualistas como antagonistas, y por lo tanto la conservación de la biodiversidad no puede concebirse manteniendo especies aisladas. Por ejemplo, la conservación ex situ de *Cecropia* spp., de *Acacia cornigera* o *A. mayana*, ya sea en jardines botánicos, a orillas de caminos o en fragmentos aislados de selva tropical, difícilmente podría asegurar la conservación de sus hormigas asociadas, y menos aún de los procesos ecológicos y evolutivos asociados a la mirmecofilia. Si bien un enfoque necesario y justificado de la biología de la conservación es evitar la extinción de especies y poblaciones, es crítico pasar a una fase de conservación de los procesos ecológicos, incluyendo las interacciones bióticas como la mirmecofilia.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Karina Boege por sus comentarios valiosos y referencias.

REFERENCIAS

- Apple JL, Feener DH (2001) Ant visitation of extrafloral nectaries of Passiflora: The effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia* 127: 409-416.
- Bentley BL (1976) Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.
- Bentley BL (1977) Extrafloral nectaries and the protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 8: 407-427.
- Blüthgen N, Wesenberg J (2001) Ants induce domatia in a rain forest tree (*Vochysia vismiaefolia*). *Biotropica* 33: 637-642.
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitia W, Jaffé K, Morawetz W, Bartholt W (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125: 229-240.
- Bruna EM, Lapola DM, Vasconcelos HL (2004) Interspecific variation in the defensive responses of obligate plant-ants: experimental tests and consequences for herbivory. *Oecologia* 138: 558-565.
- Champluvier D (1994) *Bracysteoehanus myrmecophilus* (Acanthaceae) espece nouvelle du Zaïre Oriental: Un cas intéressant de myrmécophilie. *Belgian J. Bot.* 127: 45-60.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Davidson DW, Snelling RR, Longino JT (1989) Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21: 64-73.
- de la Fuente MA, Marquis RJ (1999) The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118: 192-202.
- Dyer LA, Letourneau DK (1999) Relative strength of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia* 119: 265-274.
- Fiala B, Maschwitz U, Pong TY (1991) The association between *Macaranga* trees and ants in Southeast Asia. En Huxley CR, Cutler DF (Eds.) *Ant-Plant interactions*. Oxford Science Publications. New York, EEUU. pp. 263-270
- Fiala BH, Grunsky U, Maschwitz P, Linsenmair KE (1994) Diversity of ant-plant interactions: protective efficacy in *Macaranga* species with different degrees of ant association. *Oecologia* 97: 186-192.
- Fischer RC, Wanek W, Richter A, Mayer V (2003) Do ants feed plants? A ¹⁵N labelling study of nitrogen fluxes from ants to plants in the mutualism of *Pheidole* and *Piper*. *J. Ecol.* 91: 126-134.
- Folgarait PJ, Davidson DW (1995) Myrmecophytic *Cecropia*: ant-herbivore defenses under different nutrient treatments. *Oecologia* 104: 189-206.
- Fonseca CR (1994) Herbivory and the long-lived leaves an Amazonian ant-tree. *J. Ecol.* 82: 833-842.
- Gay H (1993) Animal-fed plants: an investigation into the uptake of ant-derived nutrients by far-eastern epiphytic fern *Lecanopteris Reinw.* (Polypodiaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 221-233.
- Gómez-Pignataro L (1974) Biology of the potato fern *Solanopteris brunei*. *Brenesia* 4: 37-61.
- Harper JL (1977) *Population biology of plants*. Academic Press. New York, EEUU. 892pp.
- Heil M, Hilpert A, Fiala B, bin Hashim R, Strohm E, Zotz G, Linsenmair KE (2002) Nutrient allocation of *Macaranga triloba* ant plants to growth, photosynthesis, and indirect defence. *Funct. Ecol.* 16: 475-483
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Harvard University Press. EEUU. 712 pp.
- Howe HF, Westley LC (1989) *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. RU. 273 pp.
- Huxley CR (1978) The ant-plants *Myrmecodia* and *Hydnophytum* (Rubiaceae), and the relationship between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytologist* 80:231-268.
- Ibarra B, Dirzo R (1990) Plantas mirmecófitas arbóreas de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 38: 79-82.
- Janzen DH (1967) Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *University of Kansas Sci. Bull.* 47: 315-558.
- Janzen DH (1969) Allelopathy by myrmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50: 147-153.
- Janzen DH (1972) Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rainforest. *Ecology* 53: 885-892.
- Jolivet P (1987) Nouvelles observations sur les plantes a fourmis Réflexions sur la myrmécophilie. *L'Entomologiste* 43: 39-52.
- Jolivet P (1998) *Interrelationship between insects and plants*. CRC. EEUU. 309 pp.
- Kelly CA (1986) Extrafloral nectaries-ants, herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata*. *Oecologia* 69: 600-603.
- Kleijn D, van Deonkelaar R (2001) Notes on the taxonomy and ecology of the genus *Hoya* (Asclepidaceae) in Central Salawasi. *Blumea* 46: 457-483.
- Koptur S (1994) Floral and extrafloral nectaries of Costa-rican *Inga* trees – a comparison of their constituents and composition. *Biotropica* 26: 276-284.
- Krebs CJ (1994) *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins. EEUU. 801 pp.
- Marquis RJ (1987) Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper aërianum* (Piperaceae). *Revista de Biología Tropical* 35: 133-150.
- Maschwitz U, Fiala B (1995) Investigations on ant-plant associations in the South-East-Asian genus *Neonauclaea* Merr (Rubiaceae). *Acta Oecologica* 16: 3-18.
- McKey D (1984) Interaction of the ant plant *Leonardoxa africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.
- McKey D (1991) Phylogenetic análisis of the evolution of a mutualism: *Leonardoxa* (Caesalpinaceae) and its associated ants. En Huxley CR, Cutler DF (Eds.) *Ant-Plant interactions*. Oxford Science Publications. New York, EEUU. pp. 310-334.
- Merbach MA, Zizka G, Fiala B, Maschwitz U, Booth WE (2001) Patterns of nectar secretion in five *Nephentes* species from Brunei Darussalam, Northwest Borneo, and implications for ant-plant relationships. *Flora* 196: 153-160.
- Michelangeli FA (2003) Ant protection against herbivory in three species of *Tococa* (Melastomataceae) occupying different environments. *Biotropica* 35: 181-188.
- Moog J, Feldhaar H, Maschwitz U (2002) On the caulinary domatia of the SE-Asian ant-plant *Zanthoxylum myriacanthum* Wall.ex Hook. f. (Rutaceae) their influence on branch statics and the protection against herbivory. *Sociobiology* 40:547-574.
- Morini MSD, Kato LM, Bueno OC (2004) The ant (Hymenoptera : Formicidae) community in two species of the Euphorbiaceae, *Alchornea sidifolia* and *Croton floribundus*, in an area of the Atlantic Forest of Brazil. *Sociobiology* 43: 467-475.
- Murase K, Itoika T, Nomura M, Yamane S (2003) Intraspecific variation in the status of ant symbiosis on a myrmecophyte *Macaranga bancana*, between primary and secondary forests in Borneo. *Popular. Ecol.* 45: 221-226.

- Oliveira PS, Oliveira-Filho AT, Cintra R (1987) Ant foraging on ant-inhibited *Triplaris* (Polygonaceae) in western Brazil: a field experiment using live termite-baits. *J. Trop. Ecol.* 3: 193-200.
- Oliveira PS, Rico-Gray V, Díaz-Castelazo C, Castillo-Guevara C (1999) Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: Herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Funct. Ecol.* 13: 623-631.
- Rickson FR (1971) Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata* - A higher green plant. *Science* 173: 344-347.
- Rickson FR (1979) Absorption of animal tissue breakdown products into a plant stem - the feeding of a plant by ants. *Am. J. Bot.* 66: 87-90.
- Ruhren S (2003) Seed predators are undeterred by nectar feeding ants on *Chamaecrista nictitans* (Caesalpinaceae). *Plant Ecol.* 166: 189-189.
- Sagers CL, Ginger SM, Evans RD (2000) Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism. *Oecologia* 123: 582-586.
- Schupp EW, Feener DH (1990) Phylogeny, life form and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. En Huxley CR, Cutler DF (Eds.) *Ant-Plant interactions*. Oxford Science Publications. New York, EEUU. pp. 250-259.
- Stout J (1979) An association of an ant *Myrmelachista*, a mealy bug and an understory tree, *Ocotea pedatifolia* from a Costa Rican rain forest. *Biotropica* 11:309-311.
- Tillberg CV (2004) Friend or foe? A behavioral and stable isotopic investigation of an ant-plant symbiosis. *Oecologia* 140: 506-515.
- Vasconcelos H (1991) Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia* 87: 295-298.
- Veena T, Kumar ARV, Ganeshiah KN (1989) Factors affecting ant (Formicidae: Hymenoptera) visits to the extrafloral nectaries of *Croton bonplandianum* Baill. *Proc. Indian Acad. Sci.* 98: 57-64.
- Wheeler WM (1913) The relationships of ants and vascular plants: Ants, their structure, development and behaviour. Columbia University Press. New York, EEUU. pp. 294-317