

Señales químicas en la interacción *Acacia cornigera*-*Pseudomyrmex ferruginae*: una demostración de campo en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México

Juan Carlos Lopez Acosta¹ y Sergio López²

¹Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, calle Araucarias s/n, interior de la exhacienda Lucas Martin, col. Periodistas, C.P. 91019, Xalapa, Veracruz, México. E-mail: carlolopez@uv.mx | ²Laboratorio de Ecología Evolutiva, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente s/n, col. Lajas Maciel, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Tel 01(961)1210894. E-mail: sergio.lopez@unicach.mx

RESUMEN

Se exploró la presencia potencial de mecanismos de inducción de las defensas bióticas en la relación mirmecófila entre las plantas de la especie *Acacia cornigera* y las hormigas de la especie *Pseudomyrmex ferruginae*. En este estudio se probaron tratamientos *in situ*, los cuales intentaron emular señales químicas que emiten las plantas después de sufrir daños foliares, evaluando la velocidad e intensidad de las respuestas de las hormigas. Los resultados indican que existen señales químicas, las cuales fomentan el reclutamiento de las hormigas y su patrullaje en las zonas dañadas; este estudio confirma que las respuestas inducidas son un factor primordial que pueden llegar a modular las interacciones bióticas en relaciones mirmecófilas mutualistas y estas pueden ser evaluadas de manera práctica en campo.

Palabras clave: respuestas inducidas, herbivoría, mutualismo, mirmecofilia.

ABSTRACT

This study explored the potential presence of biotic defenses for mechanisms induction in the myrmecophile relationship between plants (*Acacia cornigera*) and ants (*Pseudomyrmex ferruginae*). Treatments were tested *in situ*, which tried to emulate chemical clues emitted by plants after foliar damage, assessing the speed and intensity of ants' responses. The results indicate chemical signals which promote the recruitment of ants and their patrols in the damaged areas. This study confirms that the induced responses are a major factor that can modulate biotic interactions in myrmecophile relationships and these can be evaluated in a practical way on the field.

Keywords: induced responses, herbivory, mutualism, myrmecophily.

INTRODUCCIÓN

La herbivoría constituye un factor importante en la ecología y la evolución de las plantas, ya que puede limitar su sobrevivencia, crecimiento, habilidad competitiva y su éxito reproductivo (Harper, 1977; Coley & Barone, 1996; Marquis, 2005). Desencadenando mecanismos de defensa en plantas (Marquis, 1992; Coley & Barone, 1996; Crawley, 1997, Agrawal, 2007). Estos mecanismos de defensa pueden ser agrupados funcionalmente en mecanismos directos e indirectos (Takabayashi & Dicke, 1996).

Las defensas directas son aquellas que actúan modulando solamente la relación con el depredador; esto puede ser mediante sustancias químicas, como los metabolitos secundarios los cuales pueden anular el riesgo de ataque o intoxicar a los depredadores. Por otro lado, las defensas indirectas actúan a través de una tercera parte o especie

mediadora, este patrón defensivo también se ha llamado defensa biótica (Agrawal, 1998; Rico-Gray y Oliveira, 2007). Estos mecanismos defensivos son comunes en la naturaleza y pueden expresarse constitutivamente, inducirse ante la amenaza de depredación o después de un ataque inicial (Karban & Baldwin, 1997; Agrawal *et al.*, 1999).

Una de las defensas bióticas más conspicuas en la naturaleza es la relación mirmecófila, la cual es generalmente de tipo mutualista. En esta relación, la hormiga asociada repele ataques de herbívoros a la planta hospedera, a cambio de recompensa, usualmente alimento y refugio, incrementando así la adecuación de ambos participantes de la interacción (Huxley, 1991; Crawley, 1997; Rosumek *et al.*, 2009).

Las respuestas inducidas en sistemas defensivos, que no asocian a plantas y hormigas, han sido caracterizadas

de manera extensa (Agrawal y Rutter, 1998; Röder, 2011) demostrándose que reducen el desempeño y la preferencia de los herbívoros en plantas previamente dañadas (Karban & Myers, 1989; Karban & Baldwin, 1997). Sin embargo, el papel de las respuestas inducidas, como mediadoras de interacciones como la mirmecófila, han sido poco explorada (Agrawal, 1998; Inui & Itioka, 2007; Bruna, 2008). No obstante, este sistema es ideal para el estudio de la mediación en respuestas inducidas, debido a que: *i*) las hormigas defensivas pueden ser análogas a compuestos secundarios (Janzen, 1966), y *ii*) las hormigas poseen mecanismos de detección de sistemas fitoquímicos (Hölldobler & Wilson, 1990) que potencialmente pueden emitir como alerta para las plantas.

Uno de los sistemas más notables y mejor estudiados de relación defensiva entre hormigas y plantas, es la interacción mutualista entre los árboles de *Acacia* y las hormigas del género *Pseudomyrmex*, en esta relación *Acacia* ofrece espinas huecas de origen estipular como sitio para el establecimiento y mantenimiento de la colonia de hormigas. Además, la planta suministra alimento por medio de nectarios extraflorales ubicados en los pecíolos de las hojas y cuerpos de Belt, los cuales son agregaciones amarillentas de lípidos y proteínas (Heil *et al.*, 2004) que se encuentran en la parte apical de los folíolos de hojas nuevas. Estas recompensas son continuamente cosechadas por las hormigas, las cuales se mantienen y anidad permanentemente en la planta (Janzen 1966; 1983, Dirzo *et al.*, 1997). En su permanencia, las hormigas defienden vigorosamente a su hospedero y a la colonia ante depredadores como mamíferos, reptiles y principalmente insectos herbívoros (Rehr *et al.*, 1973; Janzen, 1983, 1996).

No obstante el alto grado de estudio de esta interacción, existen pocas evidencias que apunten sobre la importancia potencial de las defensas inducidas en la relación *Acacia-Pseudomyrmex*. En Algunos trabajos se ha sugerido que el comportamiento agresivo de las hormigas es inducido por movimientos eventuales del follaje de la planta (Madden & Yung, 1992; Cronin, 1998). A pesar de estos estudios, no existen en la literatura evidencias de que el comportamiento defensivo de las hormigas sea inducido por sustancias volátiles de las plantas; sin embargo, este escenario es potencialmente probable. Por ejemplo, Agrawal, (1998) encontró en un sistema mirmecofílico (*Cecropia-Azteca*) que las sustancias volátiles inducen un mayor reclutamiento de hormigas en zonas dañadas, vislumbrando que este escenario puede ser generalizable a los demás sistemas mirmecófilos.

En este trabajo se pretende generar evidencia que apoye la predicción sobre el papel importante de las

defensas inducidas en la dinámica planta-hormiga. Para ello se realizaron experimentos mediante una sencilla manipulación en campo, la cual de una manera práctica, pueda evaluar la presencia potencial de señales químicas que provoquen el comportamiento defensivo de las hormigas en un sistema mirmecófilo.

MÉTODO

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el mosaico antropizado circundante a la Estación Biológica Tropical “Los Tuxtles”, del Instituto de Biología de la U.N.A.M (figura 1), cuya matriz de vegetación es de Selva Alta Perennifolia (González *et al.*, 1997). Todos los individuos de estudio fueron localizados en un pastizal aledaño a la estación, el cual presentaba una alta densidad de plantas de *Acacia cornigera* en una relativa homogeneidad ambiental (aproximadamente 300 plantas de acacia por hectárea). Dentro de este sitio se localizaron y marcaron plantas con altura (1.5 m aproximadamente) y arquitecturas foliares similares, que tuvieran como hormiga huésped a *Pseudomyrmex ferruginae*.

Se diseñaron tratamientos que intentaran extraer o desencadenar *in situ* dichas respuestas, cada uno de estos tratamientos fue aplicado conjuntamente con controles, en un diseño pareado dentro de una misma planta, tomando como área de observación hojas focales que compartieran la misma filotaxia, aplicando simultáneamente cada tratamiento y su respectivo control. La asignación de tratamientos en las plantas, así como dentro de las plantas (al nivel de hojas) se realizó mediante un sorteo al azar. Los tratamientos fueron:

Daño mecánico (DM): se realizó un corte con tijera removiendo el 40% del área foliar total de cada hoja focal seleccionada. El control para este tratamiento consistió en la manipulación de una hoja por medio de las tijeras pero sin realizar el corte, esto con el propósito de descontar el efecto del movimiento de las hojas al efecto del corte. Este tratamiento intenta emular a la herbivoría natural.

Maceración de Acacia

En una de las hojas se colocó una maceración de hojas de *Acacia cornigera*, para ello se recolectó follaje de *Acacia* (0.5 gr aproximadamente) en plantas independientes a los tratamientos, tomado hojas del mismo nivel de filotaxia que las hojas focales, este tejido fue macerado y colocado su totalidad en la parte central de las hojas seccionadas. Como control a este tratamiento se colocó una mace-

ración de lechuga (*Lactuca sativa*) en la misma forma y cantidad que la colocada en la hoja de tratamiento, descontando así la presencia de un objeto extraño sobre la hoja focal.

Extracto de Acacia

Se realizaron extractos de hojas de *Acacia*, para ello colectó follaje (0.5 g aproximadamente) en plantas independientes que se maceró en un ml de agua destilada; posteriormente este extracto fue filtrado en una tela de algodón y aplicado (0.5 gr aproximadamente) en el centro de la hoja focal designada. Como control a este tratamiento se colocaron igualmente un ml de agua pura filtrada en la tela de algodón a la hoja focal control.

Análisis estadístico

En cada una de las hojas focales (tratamiento y control) se registró el tiempo de llegada de la primera hormiga, lo cual da una estimación de la velocidad de respuesta de las hormigas al estímulo aplicado; además se realizaron censos puntuales a partir de primer minuto y hasta el minuto 20, para tener un registro del número de hormigas que se encuentran sobre las hojas focales en intervalos fijos de tiempo.

Debido a que el diseño planteado se basa en un modelo pareado (dos hojas de una misma planta) con tratamiento vs. control, se aplicaron pruebas de T-Student para muestras dependientes y así poder contrastar el número promedio de hormigas en las hojas focales; mientras que, para analizar diferencias en la velocidad de respuesta de las hormigas a los estímulos aplicados, se utilizó un rutina de Análisis de Tiempo de Fallas (Fox, 2001).

RESULTADOS

Número de hormigas por tratamiento

En total se analizaron 12 plantas por tratamiento (36 plantas en total para los tres tratamientos). En general, el tratamiento que tuvo un mayor promedio de visitas por minuto fue el de extracto de *Acacia* (media= 2.63 ± 1.72); mientras que el menor número de visitas lo mostró el tratamiento control de herbivoría (sólo movimiento; cuadro 1).

Daño mecánico (DM) vs. Movimiento

Al realizar la comparación para el número de hormigas entre los tratamientos de DM y movimiento, se encontró que el tratamiento de DM mostró una mayor tasa de visitas (1.62 ± 1.57) que el control de movimiento (0.4 ± 0.77); las diferencias fueron estadísticamente significativas ($t= 8.77$, $P<0.0001$). El intervalo donde se observó una mayor actividad de hormigas, en el tratamiento de herbivoría, fue en el minuto

tres y cinco; mientras que para el control de movimiento fueron los minutos siete y diez.

Maceración de Acacia vs. Maceración de Lechuga

Al realizar la comparación para el número de hormigas entre los tratamientos maceración de *Acacia* y de lechuga se encontró que, el tratamiento de *Acacia* mostró una mayor tasa de visitas (1.97 ± 1.72) que el control con extracto de lechuga (0.84 ± 1.04), las diferencias fueron estadísticamente significativas ($t=7.52$, $P<0.0001$). En el intervalo donde se observó una mayor actividad de hormigas fue en el minuto cuatro para el macerado de *Acacia*; mientras que para el macerado de lechuga, fueron los minutos cinco y once.

Extracto de Acacia vs. Agua

Al realizar la comparación, para el número de hormigas entre los tratamientos extracto de *Acacia* y agua, se encontró que el tratamiento de *Acacia* mostró una mayor tasa de visitas (63 ± 1.72) que el control con agua (1.6 ± 2.09), las diferencias fueron estadísticamente significativas ($t= 6.46$, $P<0.0001$). El intervalo donde se observó una mayor actividad de hormigas fue en el minuto doce para el extracto de *Acacia*, mientras que para el agua fue el minuto veinte.

Tiempo de arribo de la primera hormiga

En general, el tratamiento que mostró un tiempo más corto en la respuesta de las hormigas fue el extracto de *Acacia* (35.8 ± 24.9); mientras que el tratamiento de daño mecánico mostró la mayor demora en la respuesta de las hormigas (202.76 ± 446.5 ; cuadro 1).

Daño mecánico vs. Movimiento

Al realizar la comparación para el tiempo de arribo de la primera hormiga, entre los tratamientos de herbivoría y movimiento, se encontró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre ambos tratamientos (Cox's $F=1.02$, $P<0.4864$; figura 2).

Maceración de Acacia vs. Maceración de Lechuga

Para la comparación del tiempo de arribo de la primera hormiga, entre los tratamientos maceración de *Acacia* y de lechuga, se encontró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre ambos tratamientos (Cox's $F=1.93$, $P<0.1529$; figura 3).

Extracto de Acacia vs. Agua

Para la comparación del tiempo de arribo de la primera hormiga, entre los tratamientos extracto de *Acacia* y agua,

se encontró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre ambos tratamientos (Cox's $F=2.41$, $P<0.07$; figura 4).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A partir de los análisis de los coeficientes de variación se encontró que los controles mostraron valores altos (124-191%) en comparación a los tratamientos (65-96%; cuadro 1). Esto puede indicar que las hormigas responden de manera errática a las señales de disturbio y que, independientemente de la calidad de la señal, estas áreas pueden ser visitadas en un proceso de "verificación" más que de respuesta al ataque de herbívoros.

Por otro lado, este estudio mostró que los tratamientos (daño mecánico, macerado y extracto) tienen más visitas que sus respectivos controles. Esto señala que las hormigas tienen la capacidad de discriminar entre señales de mejor calidad (e.j. químicos volátiles) sobre simples señales de disturbio; las cuales pueden ser igualmente atendidas, pero sin desencadenar procesos de reclutamiento de hormigas. A este respecto, la efectividad de la defensa inducida debe de estar asociada a la capacidad de comunicación (e.j. feromonas) entre la colonia de hormigas (Agrawal, 1998; Agrawal & Rutter, 1998).

En el contraste entre el tratamiento de Daño Mecánico vs. Movimiento, se encontró que las plantas con daño tienen mayor número de visitas que el tratamiento control (movimiento); esto es un dato interesante debido a que Young *et al.*, (1990) reportaron que la actividad de *Pseudomyrmex spinicola* y *P. flavicornis*, en árboles de *Acacia*, se incrementaba a más del doble cuando las plantas sufrían un tipo de perturbación por movimiento. Esta observación ha sido confirmada por Cronin, (1998), quien evaluó la interacción entre *Pseudomyrmex-Acacia* y encontró que la actividad de las hormigas se ve incrementada con sólo la llegada de los herbívoros. Sin embargo, en el presente estudio no se encontraron evidencias de que el movimiento sea un factor que active significativamente el patrullaje de las hormigas. Desde un punto de vista zocéntrico, el activar el patrullaje por señales de movimiento es una estrategia riesgosa, debido a que esta señal puede ser sumamente inconsistente con el ataque de herbívoros (e.j. lluvia, ráfagas de aire., etc.). Por tanto, el responder a este tipo de señales erróneas puede tener un costo energético alto y riesgos de depredación para las hormigas. Si bien el daño mecánico, sugerido en este estudio, puede emular a la respuesta de la planta ante herbívora natural, esta extrapolación debe de ser cuidadosa debido a los procesos químicos que los herbívoros

pueden desencadenar en las plantas, un tratamiento que considere la adición de un inductor de respuestas (e.j. metil jasmonato) podría clarificar esta aseveración.

También se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de macerado y extracto con sus respectivos controles. Ambos tratamientos tienen en común el potencial de magnificar señales químicas de alerta para el patrullaje de las hormigas. Estas diferencias indican la existencia de dicha sustancia que funciona como señal (e.j. hexanal), la cual produce un efecto en el reclutamiento de las hormigas a las zonas de alerta; esta hipótesis deberá ser corroborada por estudios subsiguientes. Es interesante resaltar que el tratamiento de extracto de *Acacia* presentó la media más alta de visitas de todos los tratamientos, además del coeficiente de variación más bajo, lo que indica que esta es la señal más fidedigna, para desatar una respuesta en las hormigas, probada en este estudio.

Los análisis de fallas tiempo mostraron que no existen diferencias estadísticamente significativas en el tiempo de arribo de la primera hormiga después de un disturbio, este análisis es compatible con la idea de que las hormigas patrullan constantemente la planta y pueden responder a estímulos erróneos. Sin embargo, es importante señalar que la respuesta real a los estímulos fidedignos se traduce en una mayor efectividad del reclutamiento, en este sistema, no así en velocidad de respuesta al estímulo. En contraste a esta aseveración, en la comparación de tiempo de arribo en el tratamiento de extracto vs. agua, se encontró una tendencia marginal ($P=0.07$) apuntando hacia el tratamiento de extracto de *Acacia* con una mayor velocidad de respuesta. Esto puede estar relacionado por la calidad del estímulo y pone en evidencia que un estímulo adecuado y magnificado puede ocasionar una respuesta positiva en dos direcciones: *i*) mayor velocidad de llegada al estímulo y *ii*) mayor capacidad de reclutamiento de hormigas.

El patrullaje y defensa de las plantas, puede ser una actividad riesgosa para las hormigas e implica el uso de obreras que pueden ser destinadas para el cuidado de las larvas o recolectar alimento (Oster y Wilson, 1978). Por lo tanto, existe un interés implícito de minimizar el tiempo de patrullaje en el follaje de las plantas. Además, asociado al patrullaje, existe el riesgo de depredación, lo cual afectaría directamente al interés de la colonia de hormigas. De tal forma que las hormigas deben de responder a señales fidedignas para invertir tiempo y recursos en la defensa de sus plantas hospederas. Este escenario es compatible con los datos en este estudio, puesto que en general las hormigas incrementaron su

reclutamiento mediante estímulos asociados al daño real (maceraciones, extractos y herbivoría), lo cual sugiere la presencia de señales químicas honestas que estimulan el patrullaje y reclutamiento de *Pseudomyrmex*.

Los resultados discutidos traen una nueva pregunta a resolver: ¿por qué una relación mirmecófila “estable”, como la establecida en *Acacia-Pseudomyrmex*, es mediada por sistemas de defensas inducidas? (cf. Agrawal & Rutter, 1998). Existen evidencias indirectas que sugieren que las recompensas proporcionadas por las plantas, en las relaciones mirmecófilas (refugio y alimento), son costosas y pueden desviar recursos para el crecimiento de las plantas. Por lo tanto, la función defensiva de las hormigas debe de ser efectiva, sobre todo en plantas demandantes de luz y con tasas de crecimiento altas como los árboles de *Acacia* (Dirzo *et al.*, 1997), debido a que el mantenimiento de la colonia de hormigas en esta especie puede comprometer su desempeño ecológico (vía una menor tasa de crecimiento, supervivencia o reproducción).

En las plantas de *Acacia*, los cuerpos de Belt son producidos únicamente en las hojas nuevas, esto puede ser una estrategia de direccionar el patrullaje de las hormigas a tejido fotosintético más “valioso” para las plantas. Esto es una evidencia indirecta de que el recurso alimenticio (cuerpos de Belt) es costoso para las plantas, por lo tanto estos no pueden ser producidos en todo el follaje, lo cual traería como consecuencia un patrullaje intenso por toda la planta. Este argumento fortalece la alternativa de desarrollar compuestos menos costosos que alerten eficazmente a las hormigas sin invertir en recompensas

caras que comprometan el desempeño de la planta, por tanto cualquier sistema que potencialice la efectividad de las hormigas debería ser evolutivamente ventajoso. Sin embargo, es importante señalar que, la magnitud de la respuesta a los estímulos provocados por el daño pueden estar relacionados con el tamaño de la colonia así como a la especie de hormigas a la cual este asociada la planta (Cronin, 1990).

Estudios en sistemas similares, como *Cecropia-Azteca* (Agrawal, 1998), han reportado que la inducción del reclutamiento de las hormigas es regulado por químicos volátiles, esta interacción es mediada por un sistema de recompensa (cuerpos de Müller), estructuralmente diferentes a los ofrecidos por *Acacia* (cuerpos de Belt y nectarios). Sin embargo, este estudio muestra evidencias de que ambas interacciones pueden ser moduladas mediante la inducción de respuestas bióticas y que este sistema tiene el potencial de ser común y generalizable en las relaciones mirmecófilas. Finalmente, esta investigación confirma que las señales químicas de inducción son un factor notable y que pueden llegar a modular las interacciones bióticas y sus resultados para cada una de las especies interactuantes.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a las Dras. Betzabé Ruiz y Lucero Sevillano, y al Dr. Nestor Mariano por su ayuda en el trabajo de campo, así como al Dr. Rodolfo Dirzo por su apoyo y discusión en la idea original del proyecto.

LITERATURA CITADA

- AGRAWAL A.A., 1998. Leaf damage and associated cues induced aggressive ant recruitment in a Neotropical ant-plant. *Ecology* 79: 2100-2112.
- AGRAWAL A.A. & M.T. RUTTER, 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos* 83: 227-236.
- AGRAWAL A.A. & B.J. DUBIN-THALER, 1999. Induced responses to herbivory in the Neotropical ant-plant association between *Azteca* ants and *Cecropia* trees: response of ants to potential inducing cues. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 47-54.
- AGRAWAL A.A., S. TUZUN, & E. BENT (eds), 1999. *Induced plant defenses against pathogens and herbivores: biochemistry, ecology, and agriculture*. American Phytopathological Society, St Paul. 390 p.
- AGRAWAL A.A., 2007. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology & Evolution* 22 (2), 103-109.

- BRUNA E.M., M.R. DARRIGO, P.A.M. FURUYA & H.L. VASCONCELOS, 2008.** Interspecific variation in the defensive responses of ant mutualists to plant volatiles. *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 241-249.
- BUCKLEY R., 1987.** Ant-plant homopteran interactions. *Advances in Ecological Research* 16: 53-85.
- COLEY P.D. & J.A. BARONE, 1996.** Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- CRAWLEY J.M., 1997.** *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London. Pp. 401-474.
- CRONIN G., 1998.** Between-species and temporal variation in acacia-ant-herbivore interactions. *Biotropica* 30: 135-139.
- DIRZO R., MARTÍNEZ, R.I., y S. SINACA COLÍN, 1997.** *Acacia cornigera* (cornizuelo) En: González E, Dirzo R. y Vogt R.C. (Eds.) 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. U.N.A.M. México. Pp. 87-88.
- FOX, G.A., 2001.** Failure time analysis: studying times-to-events and rates at which events occur. En: Scheiner S y J Gurevitch (Eds). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 253-289.
- GONZÁLEZ E., R. DIRZO y R.C. VOGT, 1997.** *Historia Natural de Los Tuxtlas*. U.N.A.M. Mexico, 647 p.
- HARPER J.L., 1977.** *Population biology of plants*. Academic Press, London. 892 p.
- HEIL M., B. BAUMANN, R. KRÜGER & E. LINSENMAIR, 2004.** Main nutrient compounds in food bodies of Mexican Acacia ant- plants. *Chemoecology* 14: 45-52.
- HÖLLDOBLER B. & E.O WILSON, 1990.** *The ants*. Belknap Press, Cambridge. 732 p.
- HUXLEY C.R., 1991.** Ants and plants: a diversity of interactions. En Huxley C R y D F Cutler (Eds.). *Ant-Plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 1-14
- INUI Y. & E. ITIOKA, 2007.** Species-specific leaf volatile compounds of obligate *Macaranga* mirmecophytes and host-specific aggressiveness of symbiotic *Crematogaster* ants. *Journal of Chemical Ecology* 33: 2054-2063.
- JANZEN D.H., 1966.** Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- JANZEN, D.H., 1983.** *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago. 816 p.
- KARBAN R. & J. H. MYERS, 1989.** Induced Plant Responses to Herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 331-348.
- KARBAN R. y I.T. BALDWIN, 1997.** *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago. 319 p.
- MADDEN D. & T.P. YOUNG, 1992.** Symbiotic ants as an alternative defense against girafe herbivory in spinescent *Acacia drepanolobium*. *Oecologia* 91: 235-238.
- MARQUIS R.J., 1992.** Selective impact of herbivores. En Fritz R S. y E L Simms (Eds.). *Plant resistance to herbivores and pathogens: Ecology, Evolution and Genetics*. Chicago Press, Chicago. Pp. 301-322

- MARQUIS R.J., 2005.** Impacts of herbivores on tropical plant diversity. En Burslem D. F. R. P., Pinard M. A. y S E Hartley (Eds.). *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 328-346.
- MILEWSKI A.V., T.P. YOUNG & D. MADDEN, 1991.** Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia* 86: 70-75.
- OSTER G.F. & E.O. WILSON, 1978.** *Caste and ecology in the social insects*. Princeton Univ. Press, Princeton. 372 p.
- REHR S.S., P.P. FEENY & D.H. JANZEN, 1973.** Chemical defense in Central American non-ant-acacias. *Journal of Animal Ecology* 42: 405-416.
- RICO-GRAY V. & P.S. OLIVEIRA, 2007.** *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. Chicago Press, Chicago. 320 p.
- RÖDER G., M. RAHIER & R.E. NAISBIT, 2011.** Do Induced Responses Mediate the Ecological Interactions Between the Specialist Herbivores and Phytopathogens of an Alpine Plant? *PLoS ONE* 6: e19571.10.1371/journal.pone.0019571
- ROSUMEK F.B., F.A.O SILVEIRA, F. DE S. NEVES, N.P. DE U. BARBOSA, L. DINIZ, Y. OKI, F. PEZZINI, G.W. FERNANDES & T. CORNELISSEN, 2009.** Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160: 537-549.
- TAKABAYASHI J. & M. DICKE, 1996.** Plant carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends Plant Sciences* 1: 109-113.
- YOUNG B.E., M. KASPARI & T.E. MARTIN, 1990.** Species-specific nest site selection by birds in ant-*Acacia* trees. *Biotropica* 22: 310-315.

Tratamiento	Media	S.D.	C.V.
Daño mecánico	1.62	1.57	96.82
Control (movimiento)	0.4	0.77	191.35
Macerado Acacia	1.97	1.72	87.31
Control (macerado lechuga)	0.84	1.04	124.02
Extracto de Acacia	2.63	1.72	65.22
Control (agua)	1.6	2.09	130.86

TABLA 1

Valores promedio, desviaciones estándar y coeficientes de variación para el número de hormigas por minuto al final de veinte minutos de observación en *Acacia cornigera*. das en algunas regiones de México.

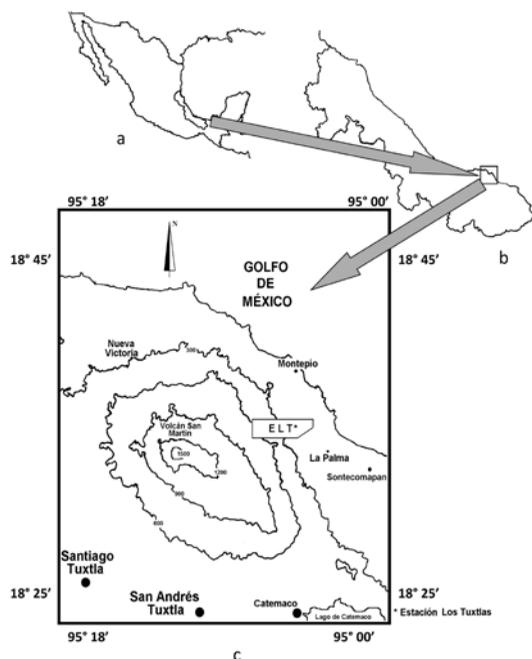


FIGURA 1

Localización del área de estudio, zona de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz a) México, b) Veracruz, c) Los Tuxtlas (Gonzalez *et al.*, 1997).

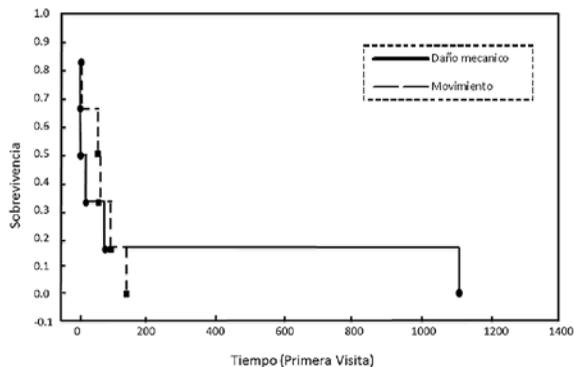


FIGURA 2

Función de sobrevivencia que muestra el tiempo de arribo de la primera hormiga, contrastando entre tratamiento de herbivoría vs. movimiento.

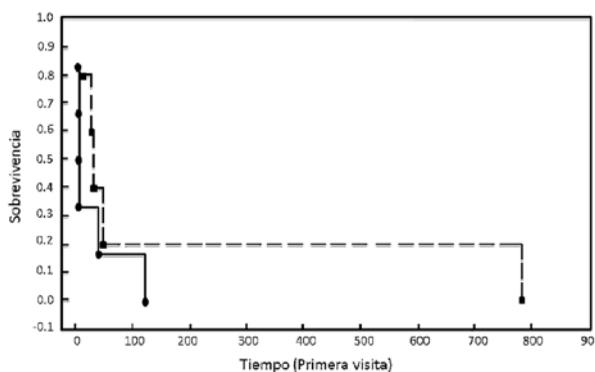


FIGURA 3

Función de sobrevivencia que muestra el tiempo de arribo de la primera hormiga, contrastando entre tratamiento de herbivoría vs. movimiento.

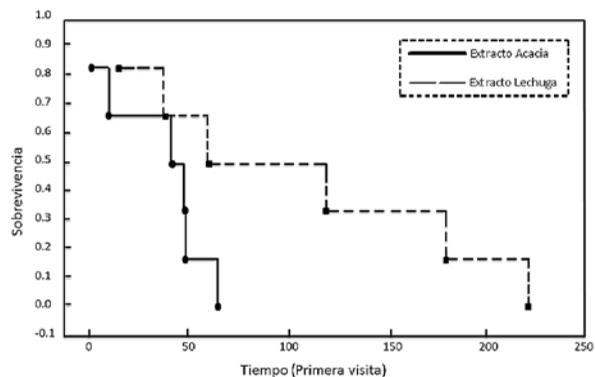


FIGURA 4

Función de sobrevivencia que muestra el tiempo de arribo de la primera hormiga, contrastando entre tratamiento de Macerado de *Acacia* vs. Macerado de Lechuga