



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

Efecto de las hormigas en el crecimiento y reproducción de *Tillandsia
caput-medusae* E. Morren en el bosque tropical caducifolio de San
Andrés de la Cal, Tepoztlán

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRA EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE
LA BIODIVERSIDAD Y LA CONSERVACIÓN**

Biól. Ana Karen Santillán Vázquez

DIRECTOR: Dr. Alejandro Flores Palacios



CUERNAVACA, MORELOS.

Noviembre, 2019

Agradezco a la Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

Al Consejo Nacional de la Ciencia y la Tecnología de México (CONACYT) por la beca con CVU 859384.

A mi comité: Dra. Cecilia Díaz Castelazo, Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández, Dr. Miguel Vásquez Bolaños, Dr. Jonas Morales Linares y a mi director de tesis el Dr. Alejandro Flores Palacios; por ayudarme a dar forma a este proyecto.

Agradecimientos personales

A mi director de tesis el **Dr. Alejandro** por todo su apoyo, dedicación, consejos, trabajo, por haber confiado en mí y darme la oportunidad de trabajar con usted, por compartir todos sus conocimientos y experiencia para la elaboración de esta tesis.

A todos los **integrantes de mi comité** por su retroalimentación en los seminarios, pero sobre todo por su tiempo, consejos y aportaciones para que este proyecto se pudiera concluir.

A **Adrián**, esposo, amigo y compañero. Por todo el amor, por estar en las buenas, malas y peores. Por haberte enamorado de mí y mi gusto loco/extraño por la biología y porque no hay mejor muestra de amor que motivarme a seguir creciendo profesionalmente. Gracias por todos los momentos felices, el tiempo juntos, por ser mi compañero de campo no importando lo cansado que fuera y por todas las ocasiones que te desvelabas acompañándome. ¡Te amo!

A mis adorados padres **Rafael y Lorena** que han estado presentes en mi vida siempre, por brindarme su apoyo incondicional en todas mis decisiones. Gracias por todo lo que me han enseñado, por comprenderme y no dejarme sola en ningún momento. A ustedes les debo todo lo que soy, son mi inspiración, mi motor y mi ejemplo a seguir. ¡Los amo!

A mis hermanos **Viviana y Rafael** gracias por todo su cariño, por todos los bellos momentos que pasamos juntos. Gracias hermanito por acompañarme a campo. ¡Los quiero!

A **Norma y Rocío**, gracias por brindarme su amistad y apoyo durante toda la maestría. Por las experiencias y aventuras compartidas y por siempre estar incondicionalmente cuando las necesito. Sin duda nuestra amistad será hasta la eternidad.

A la **Dra. Carmen** por su paciencia, disponibilidad y generosidad para compartir su experiencia y amplio conocimiento en el complicado mundo de las hormigas, por todas las enseñanzas que me ha dado en este tiempo, por brindarme su apoyo y toda su ayuda siempre.

A mis valiosos ayudantes en campo: **Jesús, Alejandro y Robert**. A todos aquellos que en algún momento no les quedo de otra que acompañarme.

A todos los integrantes del grupo de **chic@s del dosel** por haber compartido su conocimiento cada jueves y por su sincera amistad.

A todas las personas que se cruzaron en mi camino como compañeros, maestros y amigos. ¡Haciendo todo este proceso maravilloso!



Tillandsia caput-medusae con *Camponotus rectangularis willowsi*

Índice

Resumen	1
Introducción.....	3
Mirmecofilia	4
Interacciones epífita-hormiga.....	7
Antecedentes	10
Objetivo general	14
Objetivos particulares.....	14
Hipótesis general.....	14
Materiales y métodos	15
Área de estudio	15
Trabajo de campo	17
Fenología.....	18
Experimento: efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias	18
Análisis de datos	20
Fenología y ocupación	20
Efecto en la reproducción y el crecimiento.....	20
Experimento: efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias	21
Resultados	22
Experimento: efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias	27
Discusión.....	29
Conclusiones.....	35
Literatura citada.....	36

Índice de figuras

Figura 1. <i>Tillandsia caput-medusae</i> en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal Tepoztlán, Morelos. Se muestra el hábito general con hojas ensanchadas en la base (a, b), hormigas patrullando (b) y anidando (c) y los orificios de entrada a los domacios foliares (d).....	9
Figura 2. Larvas de <i>Strymon serapio</i> (Lepidoptera: Lycaenidae) y daño a las inflorescencias de <i>Tillandsia caput-medusae</i> en San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, México.	13
Figura 3. Zona de estudio en San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, México. Los árboles corresponden a los usados en este trabajo.	16
Figura 4. Medición de la altura de las rosetas de <i>Tillandsia caput-medusae</i>	17
Figura 5. Experimento efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias a) exclusión de hormigas y herbívoros, b) exclusión de hormigas, pero no de herbívoros, c) exclusión de herbívoros, pero no de hormigas y d) ninguna exclusión.	19
Figura 6. Número de plantas de <i>Tillandsia caput-medusae</i> con hormigas en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Morelos. El recuadro color verde indica el periodo de floración de <i>T. caput-medusae</i>	23
Figura 7. Porcentaje de plantas de <i>Tillandsia caput-medusae</i> ocupadas por <i>Camponotus rectangularis willowsi</i> o por otras de las siete especies de hormigas, en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Morelos.	24
Figura 8. Asociación entre el tamaño de <i>Tillandsia caput-medusae</i> , la presencia de inflorescencia y hormigas en un bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Morelos, México. La asociación está basada en análisis de correspondencia múltiple.	25

Índice de cuadros

Cuadro 1. Lista de especies de hormigas asociadas a <i>Tillandsia caput-medusae</i> , en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos (Vergara-Torres <i>et al.</i> , 2018). Para cada especie de hormiga se muestra su frecuencia entre las plantas.....	10
Cuadro 2. Especies de hormigas asociadas a <i>Tillandsia caput-medusae</i> en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la cal, Tepoztlán, Morelos. Para cada especie de hormiga se muestra el porcentaje de ocupación en las plantas (n=147).	22
Cuadro 3. Porcentaje de plantas de <i>Tillandsia caput-medusae</i> (n = 123) con presencia de hormigas, en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos.....	25
Cuadro 4. Promedio ($\pm$ desviación estándar) proporción de ramas dañadas y flores dañadas de <i>Tillandsia caput-medusae</i> con colonias de <i>Camponotus rectangularis willowsi</i> y otras especies de hormigas.....	26
Cuadro 5. Fuentes variación del crecimiento en plantas de <i>Tillandsia caput-medusae</i>	27
Cuadro 6. Especies de hormigas asociadas a <i>Tillandsia caput-medusae</i> en el experimento de exclusión de hormigas y herbívoros.	28
Cuadro 7. Promedios de daño a las inflorescencias de <i>Tillandsia caput-medusae</i> en el experimento de exclusión de hormigas y herbívoros.....	28

Resumen

La mirmecofilia es la interacción entre plantas y hormigas. Existen diferentes servicios que las hormigas pueden brindar a las plantas: 1) protección contra herbívoros, 2) brindan nutrientes a las plantas, 3) dispersión de semillas y 4) polinización; a cambio las plantas ofrecen a las hormigas sitios de anidación y alimento en forma de néctar u otro tipo de recompensas. Entre las plantas mirmecófitas se encuentran algunas especies de epífitas como *Tillandsia caput-medusae*. En este trabajo se determinó si la ocupación por hormigas es benéfica para el crecimiento, protección y reproducción de la bromelia epífita *Tillandsia caput-medusae*, en un bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Se revisaron mensualmente plantas de *T. caput-medusae* durante febrero del 2017 a febrero del 2018 para conocer el ritmo y preferencia de ocupación de las especies de hormigas, el tiempo de permanencia en las plantas, las diferencias que existen entre especies de hormigas respecto a la protección de las inflorescencias y un monitoreo del crecimiento en plantas jóvenes y adultas. Además, durante la temporada de floración marzo-junio (2018) se seleccionaron 80 plantas para probar experimentalmente el efecto de las hormigas en la defensa de las inflorescencias, en el cual los factores fueron la presencia/ausencia de herbívoros y la presencia/ausencia de hormigas. Se identificaron nueve especies de hormigas asociadas a *T. caput-medusae* de las cuales la especie más abundante fue *Camponotus rectangularis willowsi*. La mayor ocupación de domacios se registró durante los meses de floración (mayo-junio) mientras que durante los meses de noviembre-febrero la ocupación de domacios fue mínima. La disponibilidad de recursos alimenticios podría ser el factor más importante para la ocupación de las plantas. Encontramos, una asociación entre la presencia de hormigas y el tamaño de las plantas, la cantidad de rosetas y la presencia de inflorescencias. También se detectó una relación entre las plantas asociadas con *C. rectangularis willowsi* en las cuales existe una mayor producción de frutos y mayor cantidad de flores. Al ser *C. rectangularis willowsi* la especie que ocupa los domacios durante la época de floración, estas plantas tienden a disminuir el daño provocado por larvas de *Strymon*

serapio por lo que su atractivo para los polinizadores no se ve reducido y su éxito reproductivo es mayor. El crecimiento de *T. caput-medusae* también está influenciado por la especie de hormiga asociada, siendo mayor en presencia de *C. rectangularis willowsi*. Finalmente, encontramos diferencias en el experimento del 2018 entre la proporción del daño a las brácteas en plantas con y sin hormigas, lo que indica que el éxito reproductivo de *T. caput-medusae* aumenta con la presencia de hormigas.

Introducción

Las interacciones ecológicas como la depredación, competencia, parasitismo y mutualismo, intervienen en el mantenimiento y la generación de la diversidad biológica (Itino *et al.*, 2001), formando complejas redes ecológicas. Las interacciones pueden ser benéficas, antagónicas o neutrales para las especies involucradas directamente, por lo que el tipo y la dirección de la interacción se determinan por los costos y beneficios que cada especie interactuante obtiene (Bronstein, 1998). Además, como resultado de estas interacciones directas también se generan efectos indirectos como las cascadas tróficas o los mutualismos indirectos.

En el caso del mutualismo este puede definirse como una interacción interespecífica que implica un beneficio mutuo neto, en el que los miembros de dos especies experimentan mayor adecuación cuando ocurren juntos, que cuando están solos (Delabie *et al.*, 2003). Existe mucha información sobre aquellas interacciones que involucran a plantas y animales, pero es menos conocido acerca de los costos del mutualismo, en comparación con otros tipos de interacciones como la competencia y depredación, aunque se sabe que los sistemas mutualistas no obligatorios pueden ser inestables y transformarse en el tiempo y en el espacio (Bronstein, 1998).

Uno de los ejemplos clásicos de mutualismo entre plantas y animales es la mirmecofilia, que es la interacción entre plantas y hormigas (Janzen, 1974; Itino *et al.*, 2001; Rico-Gray y Oliveira, 2007). Estas interacciones son el resultado de procesos evolutivos y han modelado rasgos de historia de vida de ambos grupos (Itino *et al.*, 2001). La evidencia fósil es extremadamente escasa sobre las mismas, pero se cree que pueden haberse desarrollado en el cretácico medio y que la diversificación de las interacciones entre las hormigas y las angiospermas ocurrió probablemente por una serie de adaptaciones tróficas basadas en alimentos proporcionados por las plantas (Rico-Gray y Oliveira, 2007).

Mirmecofilia

Durante la década de los años 60, Janzen (1966) estudió la interacción de *Acacia cornigera* (Fabaceae) y *Pseudomyrmex ferrugineus* (Formicidae) y ésta se convirtió en uno de los ejemplos de mutualismo mirmecófilos más conocidos. Desde entonces el estudio de las interacciones planta-hormiga se ha desarrollado enormemente y se han publicado numerosas revisiones sobre diferentes aspectos de la historia natural y la ecología de estos sistemas (Del-Val y Dirzo, 2004). Estas interacciones están geográficamente extendidas y son comunes en muchas comunidades. En el mundo se conocen al menos 681 especies en 159 géneros y 50 familias de plantas mirmecófitas (Chomicki y Renner, 2015), particularmente en zonas tropicales (Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1989).

Las hormigas no sólo establecen relaciones mirmecófitas, también pueden establecer relaciones de diversa índole como: depredación o competencia (Delabie *et al.*, 2003), por lo que pueden explotar diversos recursos. En los trópicos las hormigas representan el 60% de la biomasa de los artrópodos y el 90% de los individuos (Dejean *et al.*, 2018), posiblemente debido a su capacidad para ocupar diversos nichos (Holldöbler y Wilson, 1990). Entonces, las podemos encontrar tanto en el suelo como en la hojarasca, e incluso pueden habitar el dosel de los árboles (Wilson, 1987). Existen varios grupos de hormigas que basan o complementan su dieta con las secreciones azucaradas de insectos del orden Hemiptera, mientras que otras aprovechan las secreciones de las plantas producto de nectarios extraflorales o cuerpos alimenticios, por lo que han establecido relaciones mutualistas con ambos grupos (Rico-Gray y Oliveira, 2007).

Algunas de estas relaciones mirmecófitas son consideradas especializadas, ya que las hormigas se pueden encontrar restringidas a las plantas en las que anidan o bien poco relacionadas ecológicamente con otras especies e.g. jardines de hormigas (Morales-Linares *et al.*, 2016, 2017); sin embargo, más de una especie de hormiga se asocia generalmente con individuos de una población de mirmecófitas lo que da como resultado que el grado de protección hacia la planta

varíe, dependiendo de la especie. Beattie (1885) consideró a este tipo de interacción entre hormigas y plantas como altamente facultativa; por lo que la diversidad de las especies de hormigas involucradas puede variar en distancias cortas y en el tiempo (Díaz-Castelazo y Rico-Gray, 1998).

La mayoría de las plantas mirmecófitas alimentan a las hormigas a través de nectarios extraflorales o cuerpos alimenticios. Los nectarios extraflorales son glándulas que producen néctar, se pueden encontrar en diversas partes de la planta y no se encuentran relacionadas con la polinización (Koptur, 1992). El néctar producido por las plantas contiene fructosa, sacarosa y glucosa, además de proteínas, aminoácidos, ácidos orgánicos, lípidos, alcaloides, fenoles, vitaminas y otros elementos (Bentley, 1977). La presencia de plantas con nectarios extraflorales es más común en los ambientes tropicales que en ambientes templados (Díaz-Castelazo y Rico-Gray, 1998). No obstante, las secreciones azucaradas de los nectarios extraflorales pueden atraer a una variedad de organismos que se alimentan de néctar, sin embargo, las hormigas suelen ser los visitantes más frecuentes (Delabie *et al.*, 2003).

En algunas especies de plantas se ha observado que la producción de néctar puede reducirse después de la fecundación, cuando todos los recursos energéticos son destinados a la fructificación, pero en otras la producción de néctar ocurre durante la fecundación, para proteger los frutos (Castaño-Meneses, 2005), por lo que la mirmecofilia es una estrategia de defensa y puede presentarse en distintas etapas del desarrollo de las plantas (Del-Val y Dirzo, 2004). Debido a la capacidad que tienen los insectos herbívoros de consumir todos los tipos de tejido vegetal (vegetativo y reproductivo) y el daño que pueden generar en cualquier etapa del ciclo de vida de una planta (Rico-Gray *et al.*, 2008), las plantas han desarrollado diversas defensas químicas, mientras que los insectos herbívoros desarrollaron adaptaciones para resistir estas defensas, sin embargo, estos no han sido tan exitosos cuando se trata de eludir la protección por hormigas. Lo anterior se puede explicar debido a que entre los artrópodos, las hormigas son conocidas por ser los depredadores efectivos, por lo tanto, en las interacciones mirmecófitas las hormigas

protegen a las plantas de los insectos herbívoros a través de su comportamiento territorial y depredador (Delabie *et al.*, 2003). En las interacciones mirmecófitas, existen cuatro tipos de servicios que las hormigas pueden dar a las plantas: 1) protección contra herbívoros o plantas invasoras que se establezcan cerca de ellas (Vergara-Torres *et al.*, 2018), 2) brindan nutrientes a las plantas (Rico-Gray y Thien, 1987), 3) dispersión de semillas (Morales-Linares *et al.*, 2018) y 4) en ocasiones polinizan a las plantas (Jolivet, 1996); a cambio las plantas ofrecen sitios de anidación y alimento que puede ser en forma de néctar u otro tipo de recompensa alimenticia (Rico-Gray y Thien, 1987; Ibarra-Manríquez y Dirzo, 1989; Bronstein, 1998; Del-Val y Dirzo, 2004; Rico-Gray y Oliveira, 2007). Las estructuras donde viven las hormigas dentro de la planta son denominadas domacios y pueden ser huecos en los troncos o en otras estructuras vegetales modificadas que proveen cavidades que sirven de albergue a las colonias de hormigas, estas incluyen espinas, pseudobulbos hueco y ramas o dobleces en el pecíolo de las hojas (Janzen, 1974; Del-Val y Dirzo, 2004).

Se asume que el proveer a las hormigas de sitios de anidación no representa un gasto energético para las plantas, ya que los domacios pueden desarrollarse a partir de tejido en descomposición o por la extracción que hacen algunas especies de hormigas del tejido medular (Huxley, 1978). Sin embargo, los costos para la producción de domacios pueden variar según la etapa de ontogenia de la planta (Fischer *et al.*, 2003). La defensa de las plantas a través del comportamiento de las hormigas suele considerarse el principal beneficio para las plantas mirmecófitas, aunque también se pueden beneficiar de la provisión de nutrientes generados dentro de los domacios (Rico-Gray y Thien, 1987). Los nutrientes proporcionados por las hormigas pueden ser generados a partir del almacenamiento de los alimentos, por defecar y al acumular materia orgánica en los sitios de anidación (Fischer *et al.*, 2003, Chomicki y Renner, 2019). Estas fuentes de nutrientes pueden ser particularmente significativas para las epífitas mirmecófitas (Janzen, 1974; Treseder *et al.*, 1995), ya que las hormigas son con mucho los animales más comunes asociados con las epífitas (Davidson y Epstein, 1989).

Interacciones epífita-hormiga

Entre las plantas mirmecófitas se encuentran algunas especies de epífitas que han generado diversas relaciones con hormigas, como los jardines de hormigas (Morales-Linares *et al.*, 2016; 2017) y la asociación directa de defensa contra herbívoros (Rico-Gray y Thien, 1987). Las epífitas son plantas que se han adaptado a crecer y vivir sobre otras especies de plantas, sin parasitarlas (Zotz, 2016). A nivel mundial se estima que las especies conocidas de epífitas representan el 9% de las plantas vasculares de todo el mundo y su mayor diversidad ocurre en las zonas tropicales de América (Zotz, 2013). Las epífitas representan un porcentaje significativo de la biodiversidad de los bosques tropicales y templados. Tienen modificaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les permiten captar, absorber y almacenar agua (Benzing, 1970; Ceja-Romero *et al.*, 2008), lo que también contribuye a la diversidad florística, el ciclo de nutrientes y el microclima dentro de los árboles (Woods, 2017). Algunos ejemplos de estas modificaciones son: rosetas que forman un tanque, en las que las hojas se disponen formando una especie de embudo que permite retener líquidos y llevarlos hacia el centro, favoreciendo la captación de agua y materia orgánica; succulencia, es decir engrosamiento de hojas y/o tallos para el almacenamiento de agua; domacios, donde albergan insectos, sobre todo hormigas. Estas modificaciones han propiciado que las epífitas, incluyendo las bromelias, sean parte fundamental de los ecosistemas neotropicales y desempeñen un papel muy importante en la dinámica de las comunidades, ya que ofrecen una variedad de espacios y recursos que son aprovechados por otros organismos como artrópodos, anfibios y aves (Ceja-Romero *et al.*, 2008).

Bromeliaceae es un clado con distribución neotropical e incluye 3352 especies dentro de 58 géneros (Luther, 1990), de las cuales aproximadamente 426 especies en 19 géneros están reportados para México (Villaseñor, 2016). Sus hábitos incluyen plantas terrestres, saxícolas y epífitas (Pool-Chalé *et al.*, 2018), sin embargo, aproximadamente el 60% de estas son epífitas (Benzing, 1970, Zotz, 2013). Particularmente las epífitas aumentan la diversidad estructural del bosque y

crean nuevas condiciones de hábitat en los troncos desnudos y las ramas (Ortega-Solís *et al.*, 2017). Además, son capaces de modificar directa o indirectamente su entorno, influenciando la cantidad de recursos, los grupos funcionales y el número de especies que habitan el dosel (Ortega-Solís *et al.*, 2017). Este grupo de plantas se encuentran asociadas con insectos y pequeños vertebrados polinizadores, ya que proporcionan recompensas alimenticias (*e. g.* polen y néctar) lo que contribuye significativamente a la diversidad local, proporcionando recursos a una gran cantidad de visitantes (Sazima *et al.*, 1999).

Dentro de la familia Bromeliaceae el género más diverso es *Tillandsia*, las especies de este género se distribuyen desde México hasta Sudamérica y las Antillas (González-Rocha *et al.*, 2016) con más de 670 especies (Luther, 1990). La polinización predominante de bromelias es por vertebrados y particularmente la mayoría de las especies son polinizadas por colibríes (Canela y Sazima, 2005; Krömer *et al.*, 2006; Kessler y Krömer, 2008). Algunas especies de epífitas del género *Tillandsia*, conocidas como *Tillandsia pseudobulbosas* (Gardner, 1986), generan cámaras con la base de sus hojas en donde pueden habitar hormigas (Benzing, 1970; Vergara-Torres *et al.*, 2018), como en el caso de los individuos de *Tillandsia caput-medusae* E. Morren. En Morelos éstas se encuentran en el bosque tropical caducifolio, bosque de galería y vegetación secundaria, se distribuyen en 21 municipios incluyendo Tepoztlán y tienen un periodo de floración de marzo a junio (Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015; González-Rocha *et al.*, 2016) (Figura 1).



Figura 1. *Tillandsia caput-medusae* en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal Tepoztlán, Morelos. Se muestra el hábito general con hojas ensanchadas en la base (a, b), hormigas patrullando (b) y anidando (c) y los orificios de entrada a los domacios foliares (d).

Antecedentes

En el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, México, *Tillandsia caput-medusae* es la cuarta especie de Bromeliaceae más abundante (Vergara-Torres *et al.*, 2010) y junto con *T. circinnatioides* son las únicas mirmecófitas (Vergara-Torres, 2017). En dos zonas de estudio, Vergara-Torres *et al.* (2018) describió la conducta de forrajeo de hormigas asociadas a *Tillandsia caput-medusae*, encontró que estas reducían el establecimiento de semillas cualquier especie de *Tillandsia* que caían en las inmediaciones de *T. caput-medusae*. En dicho trabajo se reporta en promedio una remoción de 81% de las semillas, sin que las hormigas hicieran alguna distinción entre especies de *Tillandsia*. Se registraron nueve especies de hormigas asociadas a *T. caput-medusae* (Cuadro 1). Además, dependiendo de la zona de estudio entre el 43.9% y el 28% de las plantas tienen hormigas y la presencia de las hormigas depende del tamaño de las rosetas, siendo más frecuente en rosetas con inflorescencias (Vergara-Torres *et al.*, 2018).

Cuadro 1. Lista de especies de hormigas asociadas a *Tillandsia caput-medusae*, en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos (Vergara-Torres *et al.*, 2018). Para cada especie de hormiga se muestra su frecuencia entre las plantas.

Especie de hormiga	Zona del bosque	
	Calizas (n = 57)	Derrame de lava (n = 50)
<i>Camponotus conspicuus zonatus</i> Emery, 1894	3.5%	2.0%
<i>Camponotus mina</i> Forel, 1879	1.8%	0.0%
<i>Camponotus rectangularis willowsi</i> Wheeler, 1933	36.8%	14.0%
<i>Cephalotes setulifer</i> (Emery, 1894)	1.8%	0.0%
<i>Crematogaster curvispinosa</i> Mayr, 1862	0.0%	12.0%
<i>Nesomyrmex echinatinodis</i> Forel, 1886	7.0%	0.0%
<i>Temnothorax</i> sp.	0.0%	2.0%
<i>Pseudomyrmex pallidus</i> (Smith, 1855)	1.8%	0.0%
<i>Pseudomyrmex subater</i> (Wheeler & Mann, 1914)	0.0%	2.0%

Los artrópodos herbívoros asociados a las inflorescencias de algunas especies de bromelias interfieren directamente con la reproducción al alimentarse de tejidos reproductivos de flores y frutos (Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015). Los lepidópteros son los principales herbívoros asociados a las bromelias, ya que muchas orugas se alimentan su follaje (Schmid *et al.*, 2010). Lepidoptera es un orden muy diverso, son insectos holometábolos, lo que les posibilita explotar diferentes entornos y dietas. Los adultos son móviles y esto les permite escapar fácilmente de los depredadores; sin embargo, las larvas (orugas) tienen una movilidad reducida y generalmente se alimentan de follaje lo que las hace vulnerables a enemigos naturales. Las hormigas son los principales depredadores de las larvas de lepidópteros. No obstante, las orugas han desarrollado diversas estrategias para evitar la depredación como el gregarismo, camuflaje y aposematismo (Bernays, 2003). Las larvas de *Strymon serapio* (Lepidoptera: Lycaenidae) junto con las larvas de avispas se encuentran entre los principales florívoros de *T. caput-medusae* (Schmid *et al.*, 2010, Orozco-Ibarrola *et al.* 2015). Se ha observado que las larvas de *Strymon* tienen una coloración críptica que se adapta bien a las partes de las plantas de las que se alimentan, particularmente éstas se encuentran asociadas con las inflorescencias e incluso son más selectivas en el sentido de que se alimentan sólo de las partes internas de los frutos en desarrollo, es decir, los ovarios, pero no de las hojas, sépalos u otros tejidos de las plantas. Al ahuecar los frutos, crean su propio refugio para la alimentación o incluso cámaras de pupas (Schmid *et al.*, 2010). Además de ser crípticas, las larvas de Lycaenidae también pueden reclutar a las hormigas para usarlas como protección contra sus enemigos naturales, especialmente parasitoides; por su parte las hormigas se benefician a través de las recompensas alimenticias (secreciones azucaradas) que son producidas por estas larvas (Alves-Silva *et al.*, 2018).

En el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal Orozco-Ibarrola *et al.* (2015), encontraron que el porcentaje natural de producción de frutos en individuos de *T. caput-medusae*, sin señales de florivoría, fue de 13%, mientras que en aquellos individuos que sufrieron florivoría el porcentaje de generación de frutos

fue de sólo el 4%, por lo que los florívoros reducen el éxito reproductivo de *T. caput-medusae* (Figura 2).

En este estudio esperamos encontrar que la interacción existente entre *T. caput-medusae* y las hormigas asociadas a ésta sea benéfica para el crecimiento, protección y reproducción de *T. caput-medusae*. Sin embargo, la existencia de inflorescencias con y sin florivoría sugiere tres hipótesis con respecto a la defensa por hormigas, a.- que no todas las plantas de *T. caput-medusae* son defendidas por hormigas, b.- que la capacidad de defensa depende de la especie de hormiga o c.- que las hormigas no defienden a las inflorescencias.

En las interacciones planta-hormiga se sabe que la defensa no ocurre siempre. Algunas plantas mirmecófitas ofrecen recursos estacionalmente (e.g. flores) y las hormigas entonces emigrarían hacia otros recursos durante un tiempo (Rico-Gray y Oliveira, 2007), así que la defensa de la planta sólo ocurriría cuando está el recurso disponible. Además, se sabe que en algunos casos las hormigas pueden proteger a los herbívoros a cambio de recompensas alimenticias (sustancias azucaradas), lo que cambiaría el sentido de la interacción con la planta huésped (Alves-Silva *et al.*, 2018). Tomando en cuenta que la floración de *T. caput-medusae* ocurre durante los meses de marzo a junio, se espera que sea durante esta temporada cuando las hormigas podrían defender a *T. caput-medusae* de los herbívoros y en aquellos individuos en los que se establezcan sus colonias muestren una significativa reducción de la florivoría y aumenten su crecimiento y su éxito reproductivo.



Figura 2. Larvas de *Strymon serapio* (Lepidoptera: Lycaenidae) y daño a las inflorescencias de *Tillandsia caput-medusae* en San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, México.

Objetivo general

Determinar si la ocupación por hormigas es benéfica para el crecimiento, protección y reproducción de *T. caput-medusae*, en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, México.

Objetivos particulares

- Determinar el período en el cual las hormigas colonizan a *T. caput-medusae* y el tiempo durante el cual permanecen en la misma.
- Conocer si las hormigas protegen a las inflorescencias de *T. caput-medusae*, lo que aumentaría su éxito reproductivo.
- Monitorear el crecimiento de *T. caput-medusae*, tanto de individuos jóvenes como adultos a lo largo del período de estudio en presencia o no de hormigas.
- Probar experimentalmente el efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias de *T. caput-medusae*.

Hipótesis general

Si las hormigas establecen interacciones mutualistas con *T. caput-medusae*; entonces, las plantas con hormigas crecerán más, el daño por herbívoros a las inflorescencias será menor y el éxito reproductivo será mayor que el de plantas sin hormigas. Por el contrario, si las hormigas no son mutualistas, entonces el crecimiento, el daño a inflorescencias y el éxito reproductivo serán similares entre plantas con y sin hormigas.

Materiales y métodos

Área de estudio

Este estudio se desarrolló en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, municipio de Tepoztlán, en el estado de Morelos (18°57'22.2" N - 99°06'50.2" O) a una altitud de 1500 m s.n.m (Figura 3). El clima es templado subhúmedo, con lluvias en verano e invierno (mayo octubre), con una precipitación de 1200 mm anuales y una temperatura promedio de 20 °C. En la mayor parte de la zona el suelo se desarrolla sobre roca caliza y la vegetación primaria es bosque tropical caducifolio. Las especies de árboles dominantes son *Sapium macrocarpum* Müll. Arg., *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl., *B. glabrifolia* (Kunth) Engl. y *Conzattia multiflora* (B. L. Rob.) Standl.

Se tienen registradas 19 especies de epífitas, las especies de epífitas más abundantes son *Tillandsia recurvata* (L.) L., *T. achyrostachys* E. Morren ex Baker, *T. hubertiana* Matuda y *T. caput-medusae* E. Morren (Vergara-Torres *et. al.*, 2010; Vergara-Torres *et. al.*, 2016). En esta zona de estudio se tienen registradas 27 especies de hormigas en el dosel, de las cuales nueve están asociadas a *T. caput-medusae* y la más frecuente es *Camponotus rectangularis willowsi* Wheeler (Vergara-Torres *et al.*, 2018).

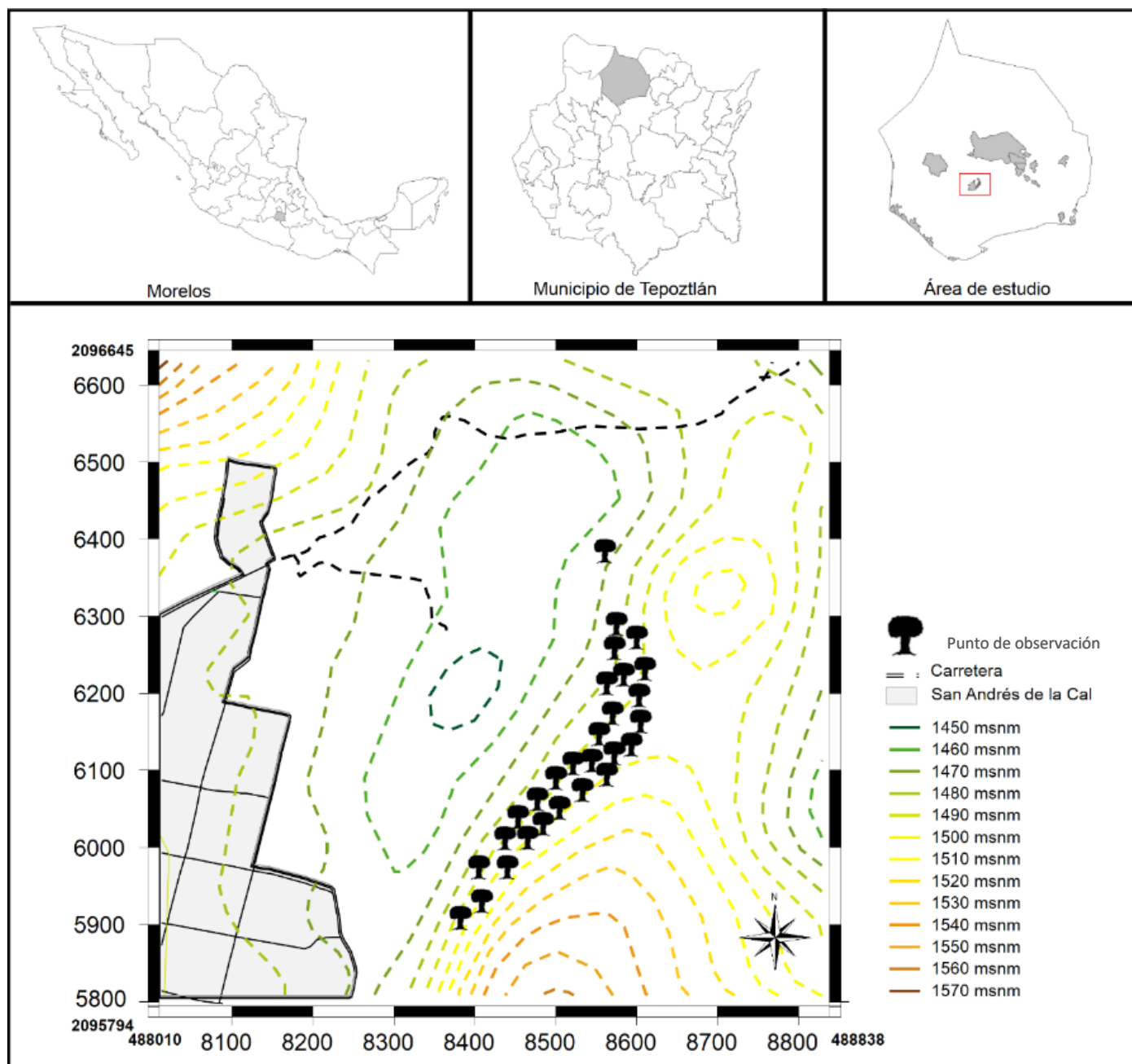


Figura 3. Zona de estudio en San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos, México. Los árboles corresponden a los usados en este trabajo.

Trabajo de campo

En el cerro de la Cal, se realizó una búsqueda directa de 147 plantas de *T. caput-medusae* a lo largo de un transecto de aproximadamente un 1 km (Figura 3). Para cada planta se registró el árbol en que se encontraba, las coordenadas de éste, el número de rosetas, la altura de las mismas y el estado de desarrollo. La altura de cada roseta se midió con una cinta métrica, alineando las hojas y midiendo desde la base de la roseta hasta la hoja más larga (Mondragón *et al.*, 1999) (Figura 4). Cada roseta fue marcada con una etiqueta de aluminio, en la cual se añadía el número de la planta y el número de roseta. Para el estado de desarrollo las plantas fueron clasificadas como adultas o juveniles, se consideró una planta adulta cuando alguna de sus rosetas tenía inflorescencia reciente o rastros de inflorescencia; en cambio las plantas juveniles fueron aquellas que no presentaban inflorescencia. Para comprobar la presencia de hormigas cada roseta fue revisada directamente moviendo las hojas o apretando ligeramente la base para que las hormigas salieran, una vez que salían se colectaban ejemplares con ayuda de un pincel humedecido en alcohol etílico. Los individuos obtenidos se depositaron en tubos Eppendorf con alcohol al 70% y se identificaron en la colección de insectos de la UAEM (CIUM).



Figura 4. Medición de la altura de las rosetas de *Tillandsia caput-medusae*.

Fenología

Para registrar los periodos de colonización y tiempos de permanencia de las colonias de hormigas en las plantas, se revisó mensualmente cada una de las plantas de febrero 2017 a febrero del 2018. En cada visita se registró de la presencia de hormigas en cada roseta y la identidad de las mismas. Durante el periodo de floración se contaron el número de flores y frutos y se observó si existía daño en las inflorescencias y la presencia de herbívoros. Al final de la floración se calculó el porcentaje de brácteas dañadas, siguiendo el procedimiento de Orozco-Ibarrola *et al.* (2005). Con los datos obtenidos se calculó el tiempo de permanencia de las diferentes especies de hormigas, además se analizó el éxito reproductivo de *T. caput-medusae* dependiendo de la especie de hormiga que anidaba en cada planta. Para conocer las diferencias en el crecimiento de *T. caput-medusae* tanto de individuos jóvenes como adultos en presencia o no de hormigas, en febrero del 2018 se registró el crecimiento como el número de brotes nuevos en cada planta.

Experimento: efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias

Para probar experimentalmente el efecto de las hormigas en la defensa de *T. caput-medusae*. Durante la temporada de floración de abril-junio 2018 se realizó un experimento *in situ*, en el cual los factores fueron la presencia/ausencia de herbívoros y la presencia/ausencia de hormigas. Se seleccionaron 80 plantas con desarrollo de inflorescencia, 20 plantas fueron utilizadas para cada uno de los tratamientos: 1) exclusión de hormigas y herbívoros, 2) exclusión de hormigas, pero no de herbívoros, 3) exclusión de herbívoros, pero no de hormigas y 4) ninguna exclusión. Para excluir a los herbívoros de las inflorescencias se envolvieron las inflorescencias inmaduras con tela de tul, para el caso de la exclusión de hormigas se colocó una barrera con Tanglefoot como obstáculo para que las hormigas no pudieran acceder a la rama donde se encontraba *T. caput-medusae* y en la base de la inflorescencia para que las hormigas no puedan subir a esta (Figura 5). Durante el mes de febrero y principios de marzo del 2018 fueron seleccionadas las plantas,

debido a que no se contaban con las suficientes plantas con desarrollo de inflorescencia producto del seguimiento hecho durante el 2017, se seleccionaron nuevas plantas que tuvieran desarrollo de inflorescencias, además de que fueran accesibles. De igual manera al final del periodo de floración fueron contabilizados el número de flores y frutos.



Figura 5. Experimento efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias a) exclusión de hormigas y herbívoros, b) exclusión de hormigas, pero no de herbívoros, c) exclusión de herbívoros, pero no de hormigas y d) ninguna exclusión.

Análisis de datos

Fenología y ocupación

Una vez obtenidos los datos del muestreo mensual de febrero 2017 a febrero 2018 de las especies de hormigas asociadas a *T. caput-medusae*, con una prueba de χ^2 de bondad de ajuste se comparó si la frecuencia de plantas de *T. caput-medusae* en el tiempo, ocupadas por una especie de hormiga diferente a *Camponotus rectangularis willowsi* era diferente a la ocupación por *C. rectangularis willowsi*. No se comparó especie por especie porque la mayor parte de las especies fueron poco frecuentes.

Para probar qué atributos de *T. caput-medusae* se asocian a su ocupación por hormigas, se hizo un análisis de correspondencia múltiple (Johnson y Wichern, 2002). En este análisis se usó un cuadro de contingencia en el que las variables fueron el tamaño de las plantas de *Tillandsia caput-medusae* (cinco intervalos de tamaño, en grupos de 10 cm de longitud de la roseta más larga), la presencia de inflorescencias y la presencia de hormigas.

Efecto en la reproducción y el crecimiento

Para examinar si existen efectos entre la ocupación de *C. rectangularis willowsi* en comparación con las otras especies de hormigas en el porcentaje de ramas dañadas de las inflorescencias, en el porcentaje de flores dañadas y en la producción de frutos se realizaron análisis de *t* (porcentajes de ramas y flores dañadas en las inflorescencias) (Zar, 2010) y un modelo lineal generalizado (MLG) (producción de frutos) (Crawley, 1993). El porcentaje de ramas y flores dañadas de las inflorescencias se comparó entre *T. caput-medusae* con colonias de *C. rectangularis willowsi* o con otras especies de hormigas, en este análisis las variables fueron transformadas como el ArcoSeno de la raíz cuadrada de la proporción de ramas o flores dañadas (Zar, 2010). Para analizar el efecto de *C. rectangularis willowsi* en la producción de frutos se realizó un modelo lineal generalizado (GLM), ya que el número de frutos es una variable Poisson, se hizo un modelo Poisson con función

liga log (Crawley, 1993), en este modelo se incluyó el efecto del número de flores en las rosetas con inflorescencias como una covariable y cómo factor la presencia de *C. rectangularis willowsi* o de otra especie de hormiga.

Para probar el efecto de las hormigas en el crecimiento (número de brotes de *T. caput-medusae* durante el 2018, se hizo un modelo lineal generalizado (Crawley, 1993). En este modelo el factor principal fue la ocurrencia de hormigas, con tres niveles (*C. rectangularis willowsi*, otra especie de hormiga y sin hormiga), y se incluyeron las covariables: número de rosetas de la planta, número de rosetas juveniles durante 2017, longitud de la roseta más larga, número de semanas con ocupación por cualquier hormiga. El número de brotes es una variable Poisson, así que se analizó con un modelo Poisson, con función liga log (Crawley 1993).

Experimento: efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias

Para probar si el daño difiere entre tratamientos sólo se usaron los tratamientos de exclusión de hormigas y ningún tratamiento, se comparó el daño entre estos tratamientos causados por los herbívoros, con un modelo lineal generalizado, con error binomial y función liga logit (Crawley, 1993). No se compararon los otros tratamientos ya que en estos no ocurrió ningún daño por herbívoros debido a la protección de la tela tul. Además, se registraron las especies de hormigas asociadas a cada planta.

Resultados

Durante los muestreos se perdieron 24 plantas a causa de la tala, así que los tamaños de muestra varían de acuerdo a los datos perdidos. Se encontraron ocho especies de hormigas asociadas a *T. caput-medusae* (Cuadro 2), la especie de hormiga más frecuente fue *Camponotus rectangularis willowsi*; el porcentaje de ocupación de plantas fue de 39% (n=123). El tiempo mínimo de ocupación fue de dos semanas (*Cardiocondyla wroughtoni*), mientras que *C. rectangularis willowsi* fue la especie que permaneció por más tiempo en las plantas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Especies de hormigas asociadas a *Tillandsia caput-medusae* en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la cal, Tepoztlán, Morelos. Para cada especie de hormiga se muestra el porcentaje de ocupación en las plantas (n=147).

Especie de hormiga	Periodo de ocupación	Semanas de ocupación (promedio $\pm$ desviación estándar)	Ocurrencia en las plantas (%)
<i>Camponotus atriceps</i>	mayo-noviembre	8.87 $\pm$ 8.09	29.79
<i>Camponotus conspicuus zonatus</i>	agosto	4.00 $\pm$ 4.00	4.26
<i>C. fumidus toltecus</i>	mayo-septiembre	8.50 $\pm$ 10.60	6.38
<i>C. rectangularis willowsi</i>	febrero-febrero	14.04 $\pm$ 10.75	72.34
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	mayo	1.00	4.26
<i>Nesomyrmex echinatinodis</i>	abril-mayo	5.00	4.26
<i>Pseudomyrmex subater</i>	abril-septiembre	22.00	2.13
<i>Temnothorax skwarrae</i>	mayo y agosto	1.00	4.26

El porcentaje de plantas ocupadas por hormigas cambió en el tiempo (Figura 6). El mayor número de plantas habitadas ocurrió durante los meses de marzo a mayo y el número de domacios ocupados por colonias de hormigas disminuyó entre los meses de noviembre a febrero (Figura 6). En general, la mayoría de las especies de hormigas fueron poco frecuentes en las plantas de *T. caput-medusae*. Durante

la época de floración de *T. caput-medusae*, *Camponotus rectangularis willowsi* fue la especie más frecuente (mayo-junio) en comparación con las otras especies (Figura 6 y 7). El ritmo de ocupación fue diferente ($\chi^2=37.4$, $P=0.0046$) entre *C. rectangularis willowsi* y las demás especies de hormigas agrupadas (Figura 7).

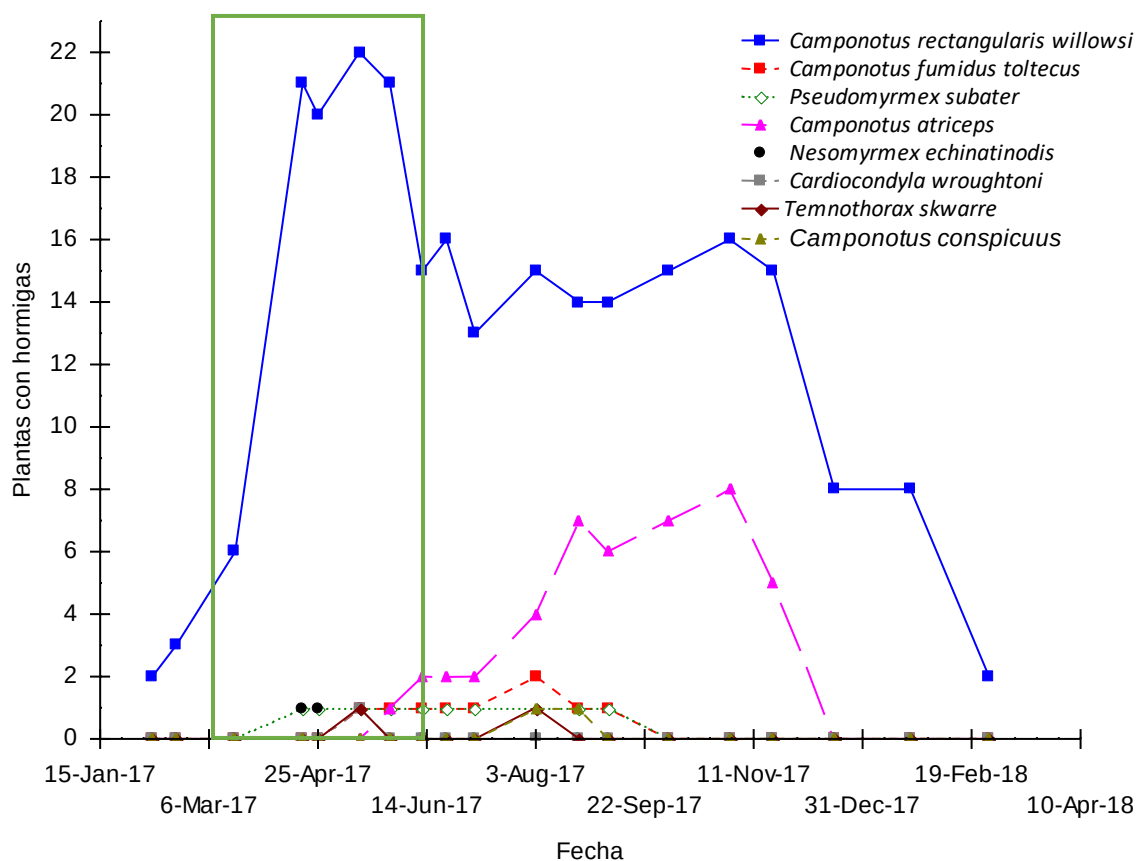


Figura 6. Número de plantas de *Tillandsia caput-medusae* con hormigas en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Morelos. El recuadro color verde indica el periodo de floración de *T. caput-medusae*.

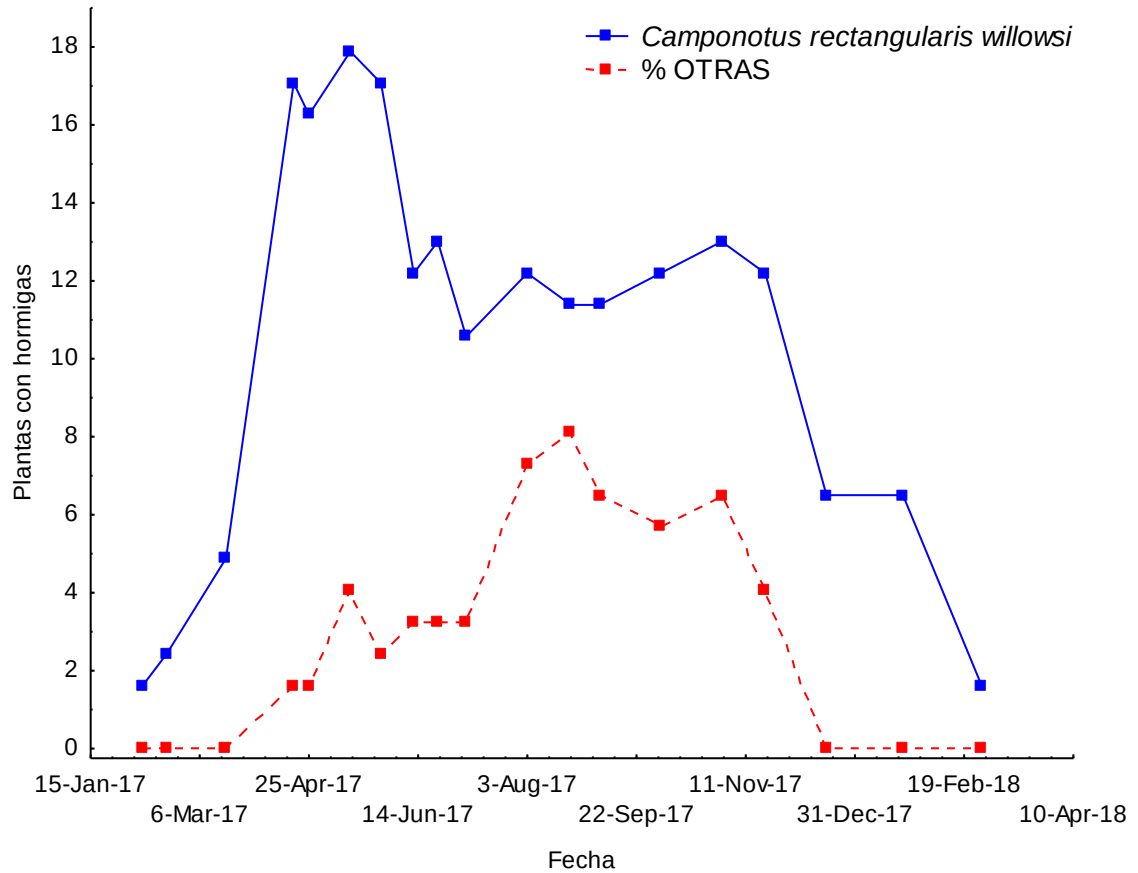


Figura 7. Porcentaje de plantas de *Tillandsia caput-medusae* ocupadas por *Camponotus rectangularis willowsi* o por otras de las siete especies de hormigas, en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Morelos.

El análisis de correspondencia múltiple señaló que la presencia de hormigas, se asocia con el tamaño de *T. caput-medusae* y la presencia de su inflorescencia ($\chi^2 = 1049.69$, $P < 0.0001$, Figura 8). En este análisis, dos dimensiones explicaron el 55% de la incidencia y el ordenamiento (Figura 8), lo que sugiere que la presencia de hormigas se asocia a plantas cuya roseta más grande es mayor a 31 cm y con inflorescencia, de hecho el 86% de las plantas ocupadas por alguna hormiga tenían inflorescencias (Cuadro 3).

Cuadro 3. Porcentaje de plantas de *Tillandsia caput-medusae* (n = 123) con presencia de hormigas, en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos.

		Tamaño de la planta					
Hormiga	Inflorescencia	1-10 cm	11-20 cm	21-30 cm	31-40 cm	>40 cm	Total
Si	No	0.0	0.8	0.0	4.9	0.8	7
Si	Si	0.8	0.8	0.8	13.0	17.9	33
No	No	11.4	20.3	8.9	5.7	2.4	49
No	Si	0.0	0.0	0.8	6.5	4.1	11

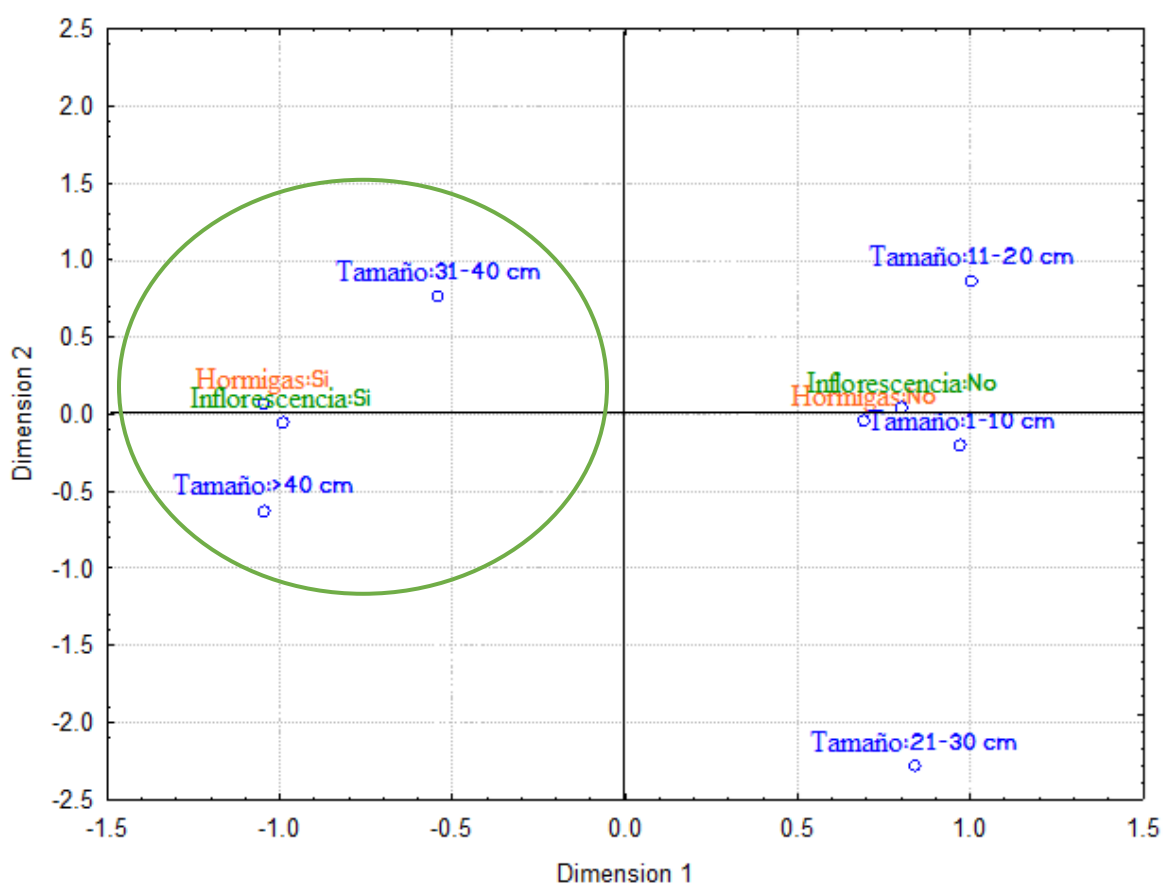


Figura 8. Asociación entre el tamaño de *Tillandsia caput-medusae*, la presencia de inflorescencia y hormigas en un bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Morelos, México. La asociación está basada en análisis de correspondencia múltiple.

No se encontraron diferencias entre el porcentaje de inflorescencias dañadas ($t = 0.8724$, $P = 0.3903$) y el porcentaje de flores dañadas ($t = 0.1532$, $P = 0.8792$) entre plantas con colonias de *C. rectangularis willowsi* y de otras especies de hormigas (Cuadro 4).

Cuadro 4. Promedio ($\pm$ desviación estándar) proporción de ramas dañadas y flores dañadas de *Tillandsia caput-medusae* con colonias de *Camponotus rectangularis willowsi* y otras especies de hormigas.

Daño en la inflorescencia	Con <i>Camponotus rectangularis willowsi</i> (n=23)	Con otra especie de hormiga (n= 7)
Ramas dañadas (%)	0.2273 ± 0.34	0.3552 ± 0.35
Flores dañadas (%)	0.469 ± 0.31	0.4885 ± 0.24

La fructificación de *Tillandsia caput-medusae* está influenciada por la presencia de hormigas (MLG, $\chi^2=16.005$, $P = 0.000063$), el número de flores ($\chi^2=33.4176$, $P=0.0015$) y la interacción entre “especie” de hormiga y el número de flores ($\chi^2=10.0778$, $P = 0.0015$). El MLG mostró que la mayor producción de frutos ocurre en aquellas plantas de *Tillandsia caput-medusae* que tienen mayor cantidad de flores y que se encuentran asociadas a *C. rectangularis willowsi*, siendo menor en aquellas asociadas con otras especies de hormigas.

El crecimiento de brotes de *Tillandsia caput-medusae* depende del número de rosetas que tenía en el año previo, la altura de la roseta más grande, y la presencia de hormigas y en menor grado de las interacciones entre el desarrollo previo de inflorescencias, el número de rosetas y la presencia de hormigas (Cuadro 5). Las variables, número de rosetas (coeficiente = 0.03806) y la altura de la roseta más grande (coeficiente = 0.98419) representa al tamaño de la planta y conforme las plantas son más grandes hay más brotes nuevos. Cuando *Tillandsia caput-medusae* tiene otra especie de hormiga (coeficiente = -0.40384) el número de brotes es ligeramente inferior a no tener hormigas (coeficiente = -2.29367), mientras que

la presencia de *C. rectangularis willowsi* aumenta el número de brotes (coeficiente = 0.98419).

Cuadro 5. Fuentes variación del crecimiento en plantas de *Tillandsia caput-medusae*.

Fuente de variación	G. L.	χ^2	P
Número rosetas	1	52.63152	0.001
Altura máxima	1	45.8827	0.001
Hormiga	2	26.94418	0.001
inflorescencia 2017	1	1.81575	0.17782
Semana cualquiera	1	0.51247	0.47407
Juveniles	1	1.20411	0.272501
Hormiga*inflorescencia 2017	2	10.89287	0.001
inflorescencia 2017*Semana cualquiera	1	1.24604	0.26431
Hormiga*Número rosetas	2	0.07417	0.963594
inflorescencia 2017*Número rosetas	1	5.92848	0.005
Hormiga*Altura máxima	2	3.1467	0.207349
inflorescencia 2017*Altura máxima	1	2.01615	0.155633
Hormiga*Juveniles	2	4.48202	0.106351
inflorescencia 2017*Juveniles	1	0.82813	0.362815

Experimento: efecto de las hormigas en la defensa de inflorescencias

En los tratamientos de exclusión de hormigas y ningún tratamiento se registraron anidando en *T. caput-medusae* tres especies de hormigas *C. rectangularis willowsi*, *C. atriceps* y *Crematogaster curvispinosa*, la última no había sido registrada previamente en la zona de calizas asociada a *T. caput-medusae*. Aunque en los tratamientos de exclusión de hormigas fue aplicado Tanglefoot en algunas de las plantas las hormigas pudieron acceder a los domacios de *T. caput-medusae* debido a las hojas o los puentes que se pueden generar entre las ramas de los árboles (Cuadro 6).

Cuando comparamos el porcentaje de daño producido por los herbívoros en los tratamientos de exclusión de hormigas y ningún tratamiento, no encontramos diferencias entre el promedio de daño por herbívoros ($t = 1.22$, $P = 0.2308$) (Cuadro 7).

Cuadro 6. Especies de hormigas asociadas a *Tillandsia caput-medusae* en el experimento de exclusión de hormigas y herbívoros.

Tratamiento	% de ocupación (n=20)	Especies anidando
Exclusión de hormigas/Tanglefoot	25%	<i>Crematogaster curvispinosa</i> y <i>Camponotus rectangularis willowsi</i>
Exclusión de herbívoros y hormigas/Tanglefoot + bolsa tul	10%	<i>C. rectangularis willowsi</i> y <i>C. atriceps</i>
Ningún tratamiento	55%	<i>C. curvispinosa</i> y <i>C. rectangularis willowsi</i>
Exclusión de herbívoros bolsa tul	40%	<i>C. curvispinosa</i> y <i>C. rectangularis willowsi</i>

Cuadro 7. Promedios de daño a las inflorescencias de *Tillandsia caput-medusae* en el experimento de exclusión de hormigas y herbívoros.

	Presencia de Herbívoros		
		Si	No
Presencia de Hormigas	Si	27.29 ± 33.31 (11)	0 (21)
	No	42.13 ± 33.3 (22)	0 (18)

No encontramos daño en los tratamientos de exclusión de herbívoros y hormigas y exclusión de herbívoros, debido a la protección de la bolsa de tul. Encontramos que la proporción de daño es diferente entre los tratamientos exclusión de hormigas y ningún tratamiento ($\chi^2=10.8$, $P=0.001015$).

Discusión

Se ha sugerido que generalmente más de una especie de hormiga puede estar asociada con una población de individuos mirmecófitos y que el grado de protección varía dependiendo de la especie de hormiga (Janzen, 1974). En el presente estudio se observó la presencia de nueve especies de hormigas asociadas a *Tillandsia caput-medusae* (*Camponotus atriceps*, *Camponotus conspicuus zonatus*, *C. fumidus toltecus*, *C. rectangularis willowsi*, *Cardiocondyla wroughtoni*, *Nesomyrmex echinatinodis*, *Pseudomyrmex subater*, *Temnothorax skwarrae* y *Crematogaster curvispinosa*); sin embargo al comparar los datos del periodo de ocupación y el porcentaje de ocurrencia en las plantas es claro que muchas de estas interacciones pueden ser oportunistas o casuales. No obstante, confirmamos que *C. rectangularis willowsi* fue la hormiga que se encontró con más frecuencia ocupando los domacios de *T. caput-medusae*, por lo menos para esta zona de estudio y especialmente durante el periodo de floración, tal y como previamente había sido reportado en el trabajo de Vergara-Torres *et al.* (2018).

Si bien las interacciones observadas no son específicas, estas son de interés ya que pueden proporcionar información sobre las etapas evolutivas tempranas de la simbiosis de plantas-hormigas y las presiones para su especialización (Djiéto-London *et al.*, 2004). La ocupación de domacios por diferentes especies de hormigas puede estar relacionada a la escasez de refugios adecuados, ya que las hormigas arbóreas que no pueden construir sus propios nidos utilizan los sitios existentes (Jolivet, 1996). Por otro lado, la vida de las plantas mirmecófitas es mucho más larga que la de las colonias de hormigas por lo que al existir un posible nido desocupado este es colonizado por algunas otras especies de hormigas (Dejean *et al.*, 2018). Estos factores pueden explicar la presencia de diferentes especies de hormigas durante las etapas del crecimiento de *T. caput-medusae*. Al conocer los tiempos de ocupación durante el 2017, la mayoría de las especies fueron poco frecuentes en comparación con *C. rectangularis willowsi*, esta especie es la que contribuye de manera más significativa en la protección de las

inflorescencias durante marzo-junio ya que es cuando se registran daños a las inflorescencias por *Strymon serapio*.

Entre las plantas mirmecófitas, es común que los recursos se ofrezcan estacionalmente, por lo que las especies de hormigas pueden migrar hacia otros recursos (Rico-Gray y Oliveira, 2007). Particularmente las bromelias mirmecófitas ofrecen condiciones físicas de anidación para las hormigas y diferentes nichos lo que también las hace atractivas para otros artrópodos que se pueden convertir en presas potenciales de las hormigas (DaRocha *et al.*, 2016), las cuales pueden contribuir a complementar la dieta de las hormigas nectarívoras. Este patrón podría explicar lo observado en la ocupación de domacios de *T. caput-medusae* ya que durante los meses de febrero-noviembre los domacios fueron abandonados por las hormigas. Es posible que el abandono de los domacios esté relacionado con la poca disponibilidad de recursos durante la estación seca del bosque tropical caducifolio y que las hormigas de *C. rectangularis willowsi* migren en busca de recursos.

El uso de grupos funcionales constituye una herramienta para la identificación de patrones generales y la estructura de las comunidades de hormigas. Las especies de hormigas encontradas en este estudio representan principalmente dos grupos funcionales: Camponotini subordinadas y Myrmicinae generalistas, usados para comunidades de América del Norte (Andersen, 1997). En el caso del grupo Camponotini subordinadas son competitivamente dominantes, suelen encontrarse en casi todos los hábitats (Andersen, 1995) y en este estudio cuatro de las especies corresponden a este grupo (*Camponotus atriceps*, *Camponotus conspicuus zonatus*, *C. fumidus toltecus* y *C. rectangularis willowsi*). La presencia de Myrmicinae generalistas se puede atribuir a la riqueza de especies de la familia y a la rápida capacidad de búsqueda de los recursos alimenticios ya que tienen hábitos generalistas con relación a la anidación, aunque este grupo es extremadamente competitivo sobre las fuentes de alimento depende del reclutamiento rápido y de la movilización masiva para su éxito en comparación con otros grupos que son dominantes.

Las hormigas del género *Camponotus* pueden hacer sus nidos en troncos de árboles caídos o cerca de la superficie del suelo, forrajean en los alrededores, cazando organismos vivos y colectando cadáveres o explotando secreciones de las plantas. Son un género dominante a nivel mundial y se sabe que frecuentemente se encuentran asociados a nectarios extraflorales en hábitats subtropicales y templados, además no tienen aguijón pero son muy agresivas ante cualquier intruso que se acerque al nido (Hölldobler y Wilson, 1990), este comportamiento territorial podría reducir la herbivoría en plantas mirmecófitas. Un comportamiento común en las hormigas que habitan las copas de los árboles es que pueden distribuirse en mosaicos de hormigas, en el que las especies dominantes se caracterizan por ser colonias muy pobladas y con una territorialidad elevada y suelen excluir a competidores de sus territorios o fuentes de alimentación (Dejean *et al.*, 2003), lo que junto con los hábitos alimenticios podría explicar la dominancia de *C. rectangularis willowsi* en *T. caput-medusae*. Sin embargo, durante los meses de mayo a noviembre *C. atriceps* fue la segunda hormiga con mayor ocupación de domacios en algunos casos desplazando a *C. rectangularis willowsi* de algunas plantas. Esto podría ser resultado de la reducción de recursos, por lo que *C. rectangularis willowsi* probablemente muda sus nidos en busca de más recursos y *C. atriceps* ocupa estos sitios de anidación.

En el análisis de correspondencia múltiple se observó un patrón en la ocupación de domacios de *T. caput-medusae*, en el que las plantas juveniles que no presentan inflorescencia rara vez albergan hormigas, lo que sugiere que la colonización por parte de las hormigas está asociada a plantas adultas; estos resultados son similares a los obtenidos para *Philodendron insigne* (Araceae) (Gibernau *et al.*, 2007) que es una epífita que a medida que crece es colonizada por hormigas y el 90.2% de las plantas maduras albergaban hormigas. Al igual que *T. caput-medusae* puede albergar a diferentes especies de hormigas; sin embargo, existe una preferencia de las plantas por *Odontomachus hastatus* (Fabricius) y las plantas asociadas con esta hormiga muestran una mayor protección contra los herbívoros en comparación a tener otras especies de hormigas.

Djiéto-London *et al.* (2004) al estudiar una población de plantas mirmecófitas de *Barteria nigratana* (Passifloraceae) describieron nueve especies de hormigas asociadas, de las cuales *Crematogaster* sp. y *Oecophylla longinoda* fueron especies dominantes, pero compiten por *B. nigratana* y a medida que esta mirmecófila crece es dominada por *Crematogaster* sp., por lo que incluso llega a monopolizar los recursos y excluir a otras hormigas. En *T. caput-medusae* *C. rectangularis willowsi* tiene un porcentaje de ocupación del 72% de las plantas ocupadas y monopoliza la mayoría de las plantas durante el desarrollo de la inflorescencia compitiendo con las otras especies de hormigas por este recurso.

Camponotus rectangularis willowsi fue la especie más eficaz para defender las inflorescencias, sin embargo las otras especies también las pueden proteger. Plantas con *C. rectangularis willowsi* tienen una tendencia a una disminución del daño en las brácteas en comparación de plantas sin hormigas. Al ser las primeras especies que llegan a *T. caput-medusae* durante el desarrollo de inflorescencia, *C. rectangularis willowsi* brinda una mejor protección durante el desarrollo de las flores por lo que hay mayor producción de frutos. La florivoría tiene un efecto directo sobre el éxito reproductivo de las plantas, principalmente cuando los herbívoros se alimentan de las estructuras florales; como *Strymon serapio*, que se alimenta de las partes internas de los frutos en desarrollo (ovarios). Otra consecuencia de la florivoría es que se pueden ver afectadas las visitas de los polinizadores ya que se reduce el atractivo de las flores o la cantidad de recompensas (Malo *et al.*, 2001). Se ha registrado que los colibríes pueden rechazar las inflorescencias dañadas por herbívoros o incluso también por la presencia o la interferencia de los herbívoros, tal como *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae) (Canela y Sazima, 2003). En nuestros resultados, aquellas plantas asociadas a *C. rectangularis willowsi* tienen mayor producción de frutos en comparación con plantas que se encuentran asociadas a otras especies de hormigas, lo que podría ser resultado de una mayor producción de flores en plantas asociadas a *C. rectangularis willowsi* o de una mayor agresión de las otras especies de hormigas hacia los colibríes o que la presencia de éstas causara una reducción en las visitas por los colibríes.

Entre los principales herbívoros que se alimentan de *T. caput-medusae* se encuentran las larvas de *Strymon serapio* (Orozco-Ibarrola *et al.*, 2015) y se sabe que algunas larvas de Lycanidae y Riodinidae secretan una solución similar al néctar para que las hormigas las protejan de sus enemigos naturales o parasitoides, sin embargo, pueden ser atendidas, atacadas o ignoradas dependiendo de la especie de hormiga (Stadler *et al.*, 2003). Para las plantas mirmecófitas, que las hormigas atiendan a las larvas implica que habrá una mayor florivoría en las plantas donde se encuentre esta asociación (Alves-Silva *et al.*, 2018). Schmid *et al.* (2010) registraron el comportamiento de orugas de *Strymon* en cuatro especies de bromelias [*Aechmea nudicaulis*, *Ae. lindenii* (E. Morren) Baker, *Ae. caudata* Lindman 1891 (Bromelioideae) y *Vriesea friburgensis* (Tillandsioideae)] y encontraron larvas alimentándose de las inflorescencias donde anidaban las hormigas *Crematogaster limata* y *Linepithema iniquum*; aunque estas hormigas sí pueden establecer interacciones con las larvas de *Strymon*, en dicho trabajo no se observaron hormigas atendiendo a las orugas al igual que en el presente estudio. No hay datos sobre el tipo de relación que puedan tener las hormigas que habitan *T. caput-medusae* particularmente *C. rectangularis willowsi* y las larvas de *Strymon*, ya que no encontramos diferencias significativas entre los porcentajes de inflorescencias y flores dañadas con *C. rectangularis willowsi* y otras especies de hormigas. Entonces, es posible que exista una relación entre las larvas de *Strymon* y *C. rectangularis willowsi*, ya que aunque la herbivoría disminuye no es suprimida por completo.

Para analizar el crecimiento de *T. caput-medusae* lo hicimos en función del número de nuevos brotes, una de las variables que contribuyó al crecimiento fue la presencia de hormigas; principalmente *C. rectangularis willowsi*. Nuestros resultados sugieren que cuando *T. caput-medusae* tiene otra especie de hormiga el crecimiento es menor que en aquellas plantas que no tienen hormigas, hipotetizamos que esto podría ser un efecto de la acumulación de nutrientes a través de la materia orgánica y desechos de la colonia en los domacios (Rico-Gray y Thien, 1987); ya que es bien sabido que las hormigas pueden proporcionar nutrientes a las epífitas (Davidson y Epstein, 1989, Chomicki y Renner, 2019), aunque es necesario

evaluar las diferencias de nutrimentales generadas por las diferentes especies de hormigas

Cuando realizamos el experimento del efecto de las hormigas en las inflorescencias, encontramos una diferencia entre el tratamiento de exclusión de hormigas y ningún tratamiento respecto al daño producido en las brácteas, lo que significa que en aquellas plantas donde se encuentren las hormigas el éxito reproductivo será mayor en comparación con las que no tengan esta asociación; sin embargo, los efectos de las hormigas podrían no ser tan claros cuando se realizan estos diseños experimentales. Frederickson *et al.* (2013) sugieren que en tratamientos de plantas mirmecófitas la exclusión de hormigas se suele comparar contra un control, por lo que con frecuencia se puede subestimar la contribución que hacen las hormigas en la defensa de las plantas, debido a que cualquier exclusión tiende a minimizar las diferencias en la herbivoría y el rendimiento de las plantas. Entonces, es probable que no se reflejen todos los beneficios de las hormigas para las plantas e incluso se puede llegar a ocultar la intensidad de las interacciones hormiga-planta.

Conclusiones

- ✓ Existen nueve especies de hormigas (*Camponotus atriceps*, *Camponotus conspicuus zonatus*, *C. fumidus toltecus*, *C. rectangularis willowsi*, *Cardiocondyla wroughtoni*, *Nesomyrmex echinatinodis*, *Pseudomyrmex subater*, *Temnothorax skwarrae* y *Crematogaster curvispinosa*) que establecen relaciones facultativas con *Tillandsia caput-medusae*, sin embargo la asociación más benéfica para el crecimiento y la reproducción es con *C. rectangularis willowsi* en la zona de estudio.
- ✓ Las plantas con mayor número de rosetas, desarrollo de inflorescencias y con un tamaño mayor a 31 cm son en las que en general se puede encontrar a hormigas ocupando sus domacios.
- ✓ Existe un patrón de ocupación en el que la mayoría de las plantas durante los meses de marzo a junio presentaron asociaciones con hormigas, sin embargo, durante los meses de noviembre- febrero la ocupación es nula.
- ✓ Las plantas que se encuentren asociadas a *C. rectangularis willowsi* tendrán menor daño por herbívoros y mayor desarrollo de frutos.
- ✓ El crecimiento de nuevas rosetas de *T. caput-medusae* será mayor en aquellas plantas que en el periodo de floración tuvieron hormigas anidando en sus domacios.
- ✓ Finalmente, el conocimiento en los alcances de las interacciones entre las hormigas y *T. caput-medusae* puede brindar herramientas para el mantenimiento de las poblaciones de dichas epífitas en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Morelos.

Literatura citada

- Alves-Silva, E., A. Bächtold y K. Del-Claro. 2018. Florivorous myrmecophilous caterpillars exploit an ant-plant mutualism and distract ants from extrafloral nectaries. *Austral Ecology*, 43: 643-650.
- Andersen, A. 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22: 15-29.
- Andersen, A. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24: 433-460.
- Beattie, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Oxford pp. 182.
- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 407-427.
- Benzing, D. H. 1970. An investigation of two bromeliad myrmecophytes: *Tillandsia butzii* Mez, *T. caput-medusae* E. Morren and their ants. *The Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 97: 109-115.
- Bernays, E. A. 2003. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology*, 22: 121-123.
- Bronstein, J. L. 1998. The Contribution of Ants-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualisms. *Biotropica*, 30: 150-161.
- Canela, M. B. y M. Sazima. 2003. Florivory by the Crab *Armases angustipes* (Grapsidae) Influences Hummingbird Visits to *Aechmea pectinata* (Bromeliaceae). *Biotropica*, 35: 289-294.
- Canela, M. B. y M. Sazima. 2005. The pollination of *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae) in Southeastern Brazil: ornithophilous versus melittophilous features. *Plant Biology*, 7: 411-416.

- Castaño-Meneses, G. 2005. Las hormigas y sus relaciones con homópteros y plantas. *Dugesiana*, 3: 21-31.
- Ceja-Romero, J., S. A. Espejo, A. R. López-Ferrari, J. C. García, M. A. Ruiz y G. B. Pérez. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias*, 91: 35-41.
- Chomicki, G., S. Renner. 2015. Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant-plants after the later Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. *New Phytologist*, 207: 411-424.
- Chomicki, G., S. Renner. 2019. Farming by ants remodels nutrient uptake in epiphytes. *New Phytologist*, 223: 2011-2023.
- Crawley, M. J. 1993. *Methods in ecology: GLIM for ecologists*. Blackwell, London.
- DaRocha, W., F. Neves, D. Wesley y J. Delabie. 2016. Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant-bromeliad interactions in agroforestry system canopies. *Forest Ecology and Management*, 372:128-136.
- Davidson, D. W. y W. W. Epstein. 1989. Epiphytic associations with ants. En: U. Lüttge (Ed). *Vascular plants as epiphytes* (pp. 200-233). Berlín, Alemania. Springer.
- Dejean, A., B. Corbara, F. Fernández y J. Delabie. 2003. Mosaico de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales. En: *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* (pp.149-158). Bogotá, Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Dejean, A., J. Orivel, M. Leponce, A. Compin, J. Delabie, F. Azémar y B. Corbara. 2018. Ant-plant relationships in the canopy of an Amazonian rainforest: the presence of an ant mosaic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 125:344-354.
- Delabie, J., M. Ospina y G. Zabala. 2003. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En: *Fernández, Introducción a las hormigas de la región tropical*

- (pp. 167-180). Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación Alexander Von Humboldt.
- Del-Val, E. y R. Dirzo. 2004. Mirmecofilia: Las plantas con ejército propio. *Interciencia*, 29: 673-679.
- Díaz-Castelazo, C. y V. Rico-Gray. 1998. Número y variación estacional de asociaciones hormiga-planta en un bosque montaña bajo de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 73: 45-55.
- Djiéto-London, C., A. Dejean, M. Gibernau, M. Hossaert-McKey y D. McKey. 2004. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, completion and occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigritana* (Passifloraceae). *Acta Oecologica*, 26:109-116.
- Fischer, R., W. Wanek, A. Richter y V. Mayer. 2003. Do ants feed plants? A ^{15}N labelling study of nitrogen fluxes from ants to plants in the mutualism of *Pheidole* and *Piper*. *Journal of Ecology*, 91: 126-134.
- Frederickson, M., A. Ravenscraft, L. Arcila, G. Booth, V. Astudillo y G. Miller. 2013. What happens when ants fail at plant defense? *Cordia nodosa* dynamically adjusts its investment in both direct and indirect resistance traits in response to herbivore damage. *Journal of Ecology*, 101:400-409.
- Gardner, C. S. 1986. Preliminary classification of *Tillandsia* based on floral characters. *Selbyana*, 9: 130–146.
- Gibernau, M., J. Orivel, J. Delabie, D. Barabé y A. Dejean. 2007. An asymmetrical relationship between an arboreal ponerine ant and trash-basket epiphyte (Araceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91:341-346.
- González-Rocha, E., A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferari y R. Cerros-Tlatilpa. 2016. Las Bromeliaceae del estado de Morelos. Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
- Holldöbler, B. y E. O. Wilson. 1990. The Ants. The Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Huxley, C. 1978. The ant-plants myrmecodia and hydnohytium (Rubiaceae), and the relationships between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytologist*, 80: 231-268.
- Ibarra-Manríquez, G. y R. Dirzo. 1989. Plantas mirmecófilas arbóreas de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 38(1): 79-82.
- Itino, T., S. J. Davies, H. Tada, Y. Hieda, M. Inoguchi, T. Itioka, S. Yamane y T. Inoue. 2001. Coespeciation of ants and plants. *Ecological Research*, 16: 787-793.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.
- Janzen, D. H. 1974. Epiphytic Myrmecophytes in Sarawak: Mutualism through the Feeding of Plants by Ants. *Biotropica*, 6(4): 237-259.
- Johnson, R. A. y D. W. Wichern. 2002. *Applied multivariate statistical analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey.
- Jolivet, P. 1996. *Ants and plants-an example of coevolution*. Paris: Société Nouvelles des Éditions Boubée.
- Kessler, M. y T. Krömer. 2008. Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, 2: 659–669.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. En: E. Bernays (Ed.), *Insects-plants interactions* (pp. 81-129). Florida, E. U. A: CRC Press.
- Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica*, 38: 183–195.
- Luther, H. E. (2004) *An alphabetical list of bromeliad binomials*, 9th edn. The Bromeliad Society International, Inc., Orlando, Florida, USA

- Malo, J., J. Leirana-Alcocer y V. Parra-Tabla. 2001. Population fragmentation, florivory, and the effects of flower morphology alterations on the pollination success of *myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae). *Biotropica*, 33(3): 529-534.
- Mondragón, D., R. Durán, I. Ramírez y I. Olmsted. 1999. Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. (Bromeliaceae) in Dzibilchaltun National Park, Yucatán. *Selbyana*, 20(2): 250–255.
- Morales-Linares, J., J. G. García-Franco, A. Flores-Palacios, J. E. Valenzuela-González, M. Mata-Rosas y C. Díaz-Castelazo. 2016. Vascular epiphytes and host trees of ant-gardens in an anthropic landscape in southeastern Mexico. *The Science of Nature- Naturwissenschaften*, 103: 96.
- Morales-Linares, J., J. G. García-Franco, A. Flores-Palacios, J. Valenzuela-González, M. Mata-Rosas y C. Díaz-Castelazo. 2017. Spatial structure of ant-gardens: vertical distribution on host trees and succession/segregation of associated vascular epiphytes. *Journal of Vegetation Science*, 28: 1036-1046.
- Morales-Linares, J., J. G. García-Franco, A. Flores-Palacios, J. E. Valenzuela-González, M. Mata-Rosas y C. Díaz-Castelazo. 2018. Orchid seed removal by ants in Neotropical ant-gardens. *Plant Biology* 20:525-530.
- Orozco-Ibarrola, O., P. Flores-Hernández, E. Victoriano-Romero, A. M. Corona-López y A. Flores Palacios. 2005. Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)?. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177, 50-65.
- Ortega-Solís, G., I. Díaz, D. Mellado-Mansilla, F. Tello, R. Moreno y C. Tejo. 2017. Ecosystem engineering by *Fascicularia bicolor* in the canopy of the South-American temperate rainforest. *Forest Ecology and Management*, 417-428.
- Pool-Chalé, M., I. Ramírez-Morrillo, G. Fernández-Concha y C. Hornung-Leoni. 2018. Reproductive biology of *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromelioideae: Bromeliaceae). *Plant Biology*, 20: 113-120.

- Rico-Gray, V. y L. B. Thien. 1987. Some aspects of the reproductive biology of *Schomburgkia tibicinis* Batem. (Orchidaceae) in Yucatán, México. *Brenesia*, 28:13-24.
- Rico-Gray, V. y P. Oliveira. 2007. *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Rico-Gray, V., P. S. Oliveira, V. Parra-Tabla, M. Cuautle y C. Díaz-Castelazo. 2008. Ant-Plant Interactions: Their Seasonal Variation and Effects on Plant Fitness. En: M. L. Martínez y N. P. Psuty (Eds.). *Costal Dunes. Ecological and Conservation* (pp. 221-239). Berlin: Springer.
- Sazima, M., S. Buzato y I. Sazima. 1999. Bat pollinated Flower Assemblages and Bat Visitor at Two Atlantic Forest Sites in Brazil. *Annals of Botany*, 83: 705-712.
- Schmid, S., V. S. Schmid, R. Kamke, J. Steiner y A. Zillikens. 2010. Association of three species of *Strymon* Hübner (Lycanidae: Theclinae: Eumaeini) with bromeliads in southern Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 42: 50-55.
- Stadler, B., P. Kindlmann, P. Smilauer y K. Fiedler. 2003. A comparative analysis of morphological and ecological caracteres of European aphids and lycaenids in relation to ant attendance. *Oecologia*, 135: 422-430.
- Treseder, K., D. W. Davidson y J. R. Ehleringer. 1995. Absorption of ant-provided carbón dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature*, 375: 137-139.
- Vergara-Torres, C. A., M. C. Pacheco-Álvarez y A. Flores-Palacios. 2010. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in tropical dry forest of central México. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 563-570.
- Vergara-Torres, C. A. 2017. Asociaciones hormiga-árbol y hormiga-epífita como elementos que determinan la abundancia de epífitas en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Tesis de Doctorado (Ciencias Naturales). Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

- Vergara-Torres, C. A., M. Vásquez-Bolaños, A. M. Corona-López, V. H. Toledo-Hernández y A. Flores-Palacios. 2016. Ant (Hymenoptera: Formicidae) Diversity in the Canopy of Tropical Dry Forest in Tepoztlán, Central Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 10.1093 (23-29).
- Vergara-Torres, C. A., A. M. Corona-López, C. Díaz-Castelazo, V. H. Toledo-Hernández y A. Flores-Palacios. 2018. Effect of seed removal by ants on the host-epiphyte associations in a tropical dry forest of central México. *AoB Plants*, 10(5): ply056.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Catálogo de las plantas vasculares nativas de México. Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 229-902.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon Forest: a first assessment. *Biotropica*, 19(3): 245-251.
- Woods, C. 2017. Primary ecological succession in vascular epiphytes: the species accumulation model. *Biotropica*, 49(4): 452-460.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson Education, Inc., New Jersey.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171:453-48.
- Zotz, G. 2016. *Plants on plants—the biology of vascular epiphytes*. Springer International Publishing, Switzerland.

Cuernavaca, Morelos, 28 de octubre de 2019

**COMISIÓN DE SEGUIMIENTO ACADÉMICO
MAESTRÍA EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE LA
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACION**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada: "Efecto de las hormigas en el crecimiento y reproducción de *Tilandsia caput-medusae* E. Morren en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la cal, Tepoztlán, Morelos", de la alumna **Ana Karen Santillán Vázquez**, con número de matrícula **10009419**, aspirante al grado de maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia



DR. ALEJANDRO FLORES PALACIOS
Profesor Investigador Titular B - Definitivo



"2019, Año del Caudillo del Sur, Emiliano Zapata"

Fecha: 24 de octubre de 2019

**Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la
Biodiversidad y la Conservación
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "Efecto de las hormigas en el crecimiento y reproducción de *Tillandsia caput-medusae* E. Morren en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán" de la alumna **Ana Karen Santillán Vázquez**, con número de matrícula **10009419**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto, emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente,

Dra. Cecilia Díaz Castelazo
Investigadora Titular "B"
Red de Interacciones Multitróficas

Cuernavaca, Morelos, 28 de octubre de 2019

**COMISIÓN DE SEGUIMIENTO ACADÉMICO
MAESTRÍA EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE LA
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACION**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada: "Efecto de las hormigas en el crecimiento y reproducción de *Tilandsia caput-medusae* E. Morren en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la cal, Tepoztlán, Morelos", de la alumna **Ana Karen Santillán Vázquez**, con número de matrícula **10009419**, aspirante al grado de maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia



DR. VICTOR HUGO TOLEDO HERNÁNDEZ
Profesor Investigador Titular A - Definitivo



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

"1919-2019: en memoria del General Emiliano Zapata Salazar"

Cuernavaca, Morelos, 08 de octubre de 2019

Comisión de Seguimiento Académico Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación Presente

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "Efecto de las hormigas en el crecimiento y reproducción de *Tillandsia caput-medusae* E. Morren en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán" de la alumna **Ana Karen Santillán Vázquez**, con número de matrícula **10009419**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente


Dr. Jonas Morales Linares
Estancia Posdoctoral

Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC)
Universidad Autónoma del Estado de Morelos



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA Y ZOOLOGÍA
CENTRO DE ESTUDIOS EN ZOOLOGÍA

Las Agujas, Zapopan, Jalisco, México a 7 de octubre de 2019

Comisión de Seguimiento Académico
Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación
Presente:

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "Efecto de las hormigas en el crecimiento y reproducción de *Tillandsia caput-medusae* E. Morren en el bosque tropical caducifolio de San Andrés de la Cal, Tepoztlán" de la alumna **Ana Karen Santillán Vázquez**, con número de matrícula **10009419**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

ATENTEMENTE

Dr. Miguel Vázquez-Bolaños
Profesor Investigador
mvb14145@hotmail.com

<https://sites.google.com/udg.mx/hormigasdemexico>

Entomología, Centro de Estudios en Zoología, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Edificio E Planta alta.
Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez, Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco, 45220 México.
Teléfono (33) 37 77 11 50 extensión 33218.