

BIOGEOGRAFIA DELS GENÈRES DE FORMIGUES DISPERSANTS DE LLAVORS

C. Gómez & X. Espadaler

ABSTRACT

Biogeography of seed-dispersing ant genera. Two hundred ant species of 47 different ant genera have been cited as seed dispersers since 1895. This updated ant genera list is presented. They belong to Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae and Ponerinae. The distribution of genera of seed-dispersing ants is not different from the proportion of genera on any the four subfamilies, neither biogeography of those genera does show any consistent pattern. Myrmecochorous plants have a greater concentration in Australian and southern Afrotropical biogeographical regions, but this differential distribution is not paralleled by ants.

Key words: ant, ant genera, ant subfamilies, biogeography, Formicidae, myrmecochory, seed dispersal.

Recepció: 23 I 1996; Acceptacio: 4 V 1996; ISSN: 1134-7783

Crisanto Gómez. Departament Ciències Ambientals, Universitat de Girona, Campus de Montilivi, 17071 Girona.

Xavier Espadaler. CREA, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra.

RESUM

Es presenta el llistat actualitzat dels gèneres de formigues amb espècies que han estat citades com a dispersants de llavors de plantes mirmecòcores. Des de 1895 a l'actualitat han estat citades unes 200 espècies de formigues de 47 gèneres diferents com a dispersants. Tots els gèneres pertanyen a les Subfamílies Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae. Globalment, la proporció de gèneres amb formigues dispersants no és diferent a les quatre Subfamílies. La representació de gèneres amb espècies de formigues dispersants de llavors de les quatre Subfamílies és una representació de la mirmecofauna a nivell genèric de les zones zoogeogràfiques on ha estat estudiada la mirmecòcoria. Quant a plantes mirmecòcores existeix una major concentració, de les 70 famílies citades, a la zona Australiana i el Sud de la zona Afrotropical, pel que fa als gèneres de formigues dispersants no ha estat trobada cap distribució diferencial.

INTRODUCCIÓ

Els estudis sobre dispersió de llavors per formigues (mirmecòcoria) van començar a Europa (SERNANDER, 1906). Des d'aleshores s'han desenvolupat a diverses zones del món. Actualment es coneix que les plantes dispersades per aquest sistema es troben a diferents hàbitats de tots els continents a excepció de l'Antàrtida (BEATTIE, 1983). La mirmecòcoria és un sistema de dispersió important per un gran nombre d'espècies de plantes superiors en determinats ambients. BERG (1975) i RICE & WESTOBY (1981) van censar 1500 espècies de plantes australianes, que pertanyien a 87 gèneres, que potencialment podrien ser dispersades per formigues. La vegetació del fynbos sudafricà conté més de 1000 espècies de plantes potencialment mirmecòcores (MILEWSKI & BOND, 1982; BOND & SLINGSBY, 1983). A la resta del món han estat adjudicades 300 espècies (BERG, 1975). En conjunt es coneixen espècies de plantes mirmecòcores que pertanyen a 70 famílies. Aquestes espècies són particularment comunes a les zones de vegetació escleròfila de Sudàfrica i Austràlia (MILEWSKI & BOND, 1982; BREYTENBACH, 1988; WESTOBY *et al.*, 1982; DAVIDSON & MORTON, 1984), i en prats herbacis i boscos d'Amèrica del Nord (BEATTIE *et al.*, 1979; BEATTIE & CULVER, 1981; HANDEL *et al.*, 1981; TURNBULL *et al.*, 1983), Europa (ULBRICH, 1939) i Japó (OHARA & HIGASHI, 1987; NAKANISHI, 1988; HIGASHI *et al.*, 1989; OHKAWARA & HIGASHI, 1994). Aquesta distribució coneguda de les plantes mirmecòcores suggereix que l'informació sobre la distribució biogeogràfica actual és incompleta (BOUCHER *et al.*, 1982).

L'únic treball on es va recollir informació referent als gèneres de formigues citats com a dispersants de llavors de plantes mirmecòcores és el de BEATTIE (1983). En aquell treball es van mencionar 31 gèneres de formigues amb espècies dispersants de llavors que pertanyien a 4 subfamílies de formigues (Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae i Ponerinae). El fet de que un gènere hagi estat mencionat com a dispersant de llavors no implica que totes les espècies de formigues del gènere siguin dispersants. Els gèneres *Aphaenogaster* Mayr, 1853 i *Camponotus* Mayr, 1861 tenen espècies que han estat citades com agents dispersants en algunes àrees, i espècies no dispersants a d'altres (RIDLEY, 1930; BERG, 1975; CULVER & BEATTIE, 1978). Fins i tot una mateixa espècie pot mostrar una marcada variabilitat enfront diferents mirmecòcores (GÓMEZ & ESPADALER, 1995). Alguns d'aquest gèneres presenten espècies de les quals s'han descrit els seus hàbits alimentaris granívors. Encara que en principi la interacció entre granes de plantes mirmecòcores i formigues granívors podria ser considerada com una depredació, es pot donar una activitat disseminadora en determinades circumstàncies (O'DOWD & HAY, 1980; RISSING, 1986; DANIN & YOM-TOV, 1990).

Sobre la distribució biogeogràfica de les formigues citades com a dispersants de llavors, l'únic apunt biogeogràfic proposat ha estat el gradient latitudinal que defineix BEATTIE (1983). Segons aquest autor la riquesa d'espècies i l'abundància de plantes mirmecòcores i de formigues dispersants d'aquestes augmenta dels pols a l'equador a mesura que la latitud disminueix. L'objectiu d'aquest treball és actualitzar el llistat de gèneres de formigues amb espècies

citades com a dispersants de granes i respondre a les següents preguntes: *a*) ¿existeix cap subfamília amb un nombre significativament major de gèneres amb espècies dispersants de llavors de plantes mirmecòcores?, i *b*) ¿existeix cap zona zoogeogràfica amb una major concentració d'aquests gèneres de formigues?

MATERIAL I MÈTODES

Per l'elaboració del llistat de gèneres es va partir del publicat per BEATTIE (1983) i es van afegir els nous gèneres mencionats a la literatura fins l'actualitat i d'anteriors no recollits per aquest autor. La distribució dels gèneres de formigues dispersants dintre de les diferents subfamílies van ser comparats amb el nombre total de gèneres de formigues que han estat descrits a cada subfamília mitjançant un test de ji-quadrat. El nombre total de gèneres va ser establert a partir de les dades de BOLTON (1994).

L'anàlisi de la distribució biogeogràfica dels gèneres de formigues es va realitzar en tres nivells. *a*) Es va comparar el nombre de gèneres mencionats a cada zona zoogeogràfica en front del nombre total de gèneres de formigues de les subfamílies amb espècies dispersants, i amb el nombre total de gèneres de la mirmecofauna de cada zona zoogeogràfica. En aquest últim anàlisi es va tenir en compte primer totes les zones zoogeogràfiques, i segon totes menys les dues zones on no existeix cap dada (zones Indoaustraliana i Malgaixa) i la zona Oriental de la qual existeix molt poca informació (LOCK, 1904; STEENIS, 1934). *b*) Es va comparar dintre de cada zona zoogeogràfica el nombre total de gèneres mencionats per subfamílies amb el nombre total de gèneres d'aquestes subfamílies. *c*) Es va comparar dintre de cada subfamília de formigues els gèneres mencionats com a dispersants amb el nombre total de gèneres de formigues de cada subfamília a les diferents zones zoogeogràfiques. Per l'anàlisi en els nivells *b*) i *c*) no es van tenir en compte les zones Indoaustraliana i Malgaixa. En tots els casos l'anàlisi es va realitzar mitjançant test de ji-quadrat. Les zones zoogeogràfiques van ser les zones per faunes de formigues segons BOLTON (1994).

RESULTATS

El nombre de gèneres de formigues amb espècies que han estat mencionades com a dispersants de llavors de plantes mirmecòcores actualment es de 47 (Taula 1). A més de la recopilació feta per BEATTIE (1983) han estat mencionats 16 gèneres més. Els últims gèneres mencionats han estat el gènere *Trachymyrmex* Forel, 1893 de la subfamília Myrmicinae i el gènere *Hypoconer* Santschi, 1939 de la subfamília Ponerinae, tots dos a Costa Rica (LE CORFF & HORVITZ, 1995).

Taula 1. Llistat de gèneres amb espècies de formigues dispersants de llavors de plantes mirmecòcores citats a la literatura. (* mencionats a BEATTIE, 1983).

sbf. Dolichoderinae:	sbf. Formicinae:
<i>Azteca</i> *	<i>Lepisiota</i> (Breytenbach, 1986)
<i>Dorimyrmex</i> (Escala & Xena d'Enrech, 1991)	<i>Anoplolepis</i> (Milewski & Bond, 1982)
<i>Dolichoderus</i> (O'Dowd & Gill, 1986)	<i>Camponotus</i> *
<i>Iridomyrmex</i> *	<i>Formica</i> *
<i>Liometopum</i> *	<i>Lasius</i> *
<i>Tapinoma</i> *	<i>Melophorus</i> *
<i>Technomyrmex</i> (Drake, 1981)	<i>Notoncus</i> *
	<i>Opisthopsis</i> (Majer & Lamont, 1985)
sbf. Myrmicinae:	<i>Paratrechina</i> *
<i>Acromyrmex</i> (Barret, 1978)	<i>Polyrhachis</i> *
<i>Aphaenogaster</i> *	<i>Prenolepis</i> *
<i>Cardiocondyla</i> *	<i>Prolasius</i> (Brew <i>et al.</i> , 1989)
<i>Crematogaster</i> *	
<i>Leptothorax</i> *	sbf. Ponerinae:
<i>Meranoplus</i> *	<i>Anochetus</i> (Escala M., com.per.)
<i>Messor</i> *	<i>Ectatomma</i> (Horvitz, 1991)
<i>Monomorium</i> *	<i>Odontomachus</i> *
<i>Myrmica</i> *	<i>Leptogenys</i> *
<i>Myrmecaria</i> (Milewski & Bond, 1982)	<i>Hypoconer</i> (LeCorff & Horvitz, 1995)
<i>Pheidole</i> *	<i>Pachycondyla</i> *
<i>Pogonomyrmex</i> *	<i>Paltothyreus</i> *
<i>Pristomyrmex</i> *	<i>Rhytidoponera</i> *
<i>Rhoptromyrmex</i> (Bond & Breytenbach, 1985)	
<i>Solenopsis</i> *	
<i>Stenamma</i> *	
<i>Tetramorium</i> *	
<i>Trachymyrmex</i> (LeCorff & Horvitz, 1995)	
<i>Wasmannia</i> (Horvitz & Schemske, 1986)	
<i>Zacryptocerus</i> (Escala & Xena d'Enrech, 1991)	

Les subfamílies a les que pertanyen tots els gèneres són les mateixes que es coneixien fins ara: Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae i Ponerinae. Han estat mencionats 7 gèneres de la subfamília Dolichoderinae, 12 gèneres de Formicinae, 20 gèneres de Myrmicinae i 8 gèneres de Ponerinae. Aquesta distribució del nombre de gèneres no és diferent de la del nombre total de gèneres de les quatre subfamílies ($\chi^2 = 4.75$, g.l. = 3, $p = 0.19$) (Taula 2).

Quan es va comparar la proporció de gèneres mencionats per zones zoogeogràfiques amb els gèneres de les 4 subfamílies, i amb el total de gèneres de les subfamílies de formigues representades a les mirmecofaunes de cada zona, es van trobar diferències significatives ($\chi^2 = 50.27$ i 51.34 respectivament, g.l. = 7, $p < 0.001$) (Taula 3). Sense tenir en compte les zones Indoaustraliana, Malgaixa i Oriental les diferències desapareixen ($\chi^2 = 6.5$ i 6.84 , g.l. = 4, $p = 0.17$ i $p = 0.14$ respectivament).

Taula 2. Proporció del nombre de gèneres per subfamília amb espècies de formigues dispersants de llavors de plantes mirmecòcores sobre el total de gèneres descrits de cada subfamília. ($\chi^2= 4.75$, g.l.=3, $p=0.19$). Entre parèntesis s'expressa el percentatge de gèneres citats del total de gèneres de cada subfamília.

Subfamílies	gèneres dispersants citats	total gèneres
Dolichoderinae	7 (32 %)	22
Formicinae	12 (24 %)	49
Myrmicinae	20 (13 %)	155
Ponerinae	8 (19 %)	42
TOTAL	47	268

Taula 3. Distribució biogeogràfica dels gèneres amb espècies de formigues dispersants de llavors de plantes mirmecòcores. Zones zoogeogràfiques segons Bolton (1994). sbf.D,F,M,P = subfamílies Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae i Ponerinae. S'indica també el nombre de gèneres per totes les subfamílies de formigues.

Zones zoogeogràfiques	gèneres citats	gèneres sbf.D,F,M,P.	gèneres totes les subfamílies
Paleàrtica	16	63	70
Afrotropical	10	80	89
Malgaixa	0	42	46
Oriental	3	91	101
Indoaustraliana	0	114	126
Australiana	18	87	94
Neàrtica	19	57	62
Neotropical	19	107	118

Dintre de cada zona zoogeogràfica la distribució de la proporció de gèneres amb espècies dispersants no és diferent de la del nombre total de gèneres de les quatre subfamílies ($p \geq 0.33$ a totes les zones) (Taula 4). I, dintre de cada subfamília els gèneres mencionats són un subconjunt o representació del nombre de gèneres a les diferents zones zoogeogràfiques (Dolichoderinae $p = 0.41$, Formicinae $p = 0.45$, Myrmicinae $p = 0.12$ i Ponerinae $p = 0.11$) (Taula 4).

DISCUSSIÓ

Tots els gèneres amb espècies dispersants de llavors recollits de la literatura pertanyen a les 4 subfamílies de formigues que Beattie (1983) va mencio-

Taula 4. Distribució dels gèneres de formigues citats com a dispersants de llavors de plantes mirmecòcores per subfamílies i zones zoogeogràfiques. Entre parèntesis s'expressa el nombre de gèneres per subfamília descrits a la mirmecofauna de cada zona zoogeogràfica.

Zona	Dolichoderinae	Formicinae	Myrmicinae	Ponerinae
Paleàrtica	2 (5)	5 (16)	9 (31)	0 (11)
Afrotropical	0 (4)	3 (15)	6 (38)	1 (23)
Oriental	0 (8)	1 (16)	2 (46)	0 (21)
Australiana	3 (13)	7 (18)	6 (35)	2 (21)
Neàrtica	3 (5)	5 (19)	9 (31)	2 (11)
Neotropical	2 (8)	2 (9)	9 (66)	6 (24)

nar. Aquestes subfamílies comparteixen dues característiques importants probablement relacionades amb els resultats de les anàlisi. Totes quatre tenen una distribució mundial i són les subfamílies amb el major nombre de gèneres, i més variació d'hàbits de ferratgement i ubicació dels nius (BEATTIE, 1983). Globalment, la proporció de gèneres amb formigues dispersants no és diferent a les quatre subfamílies. La representació de gèneres amb espècies de formigues dispersants de llavors de les quatre subfamílies en tots els casos és una representació de la mirmecofauna a nivell genèric de les zones zoogeogràfiques on ha estat estudiada la mirmecocòria. Aquest resultat suggereix que el nombre de gèneres i espècies dispersants de llavors ha d'augmentar en el futur si es realitzen estudis sobre mirmecocòria a les zones amb menor informació (zones Indoaustraliana, Malgaixa i Oriental). Més si tenim en compte que, per exemple, a la zona Indoaustraliana existeixen 114 gèneres citats de les subfamílies Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae i Ponerinae, 91 a la zona Oriental i 42 a la zona Malgaixa.

Per les plantes mirmecòcores, sembla ser que existeix una major concentració de les 70 famílies citades a la zona Australiana i el Sud de la zona Afrotropical, però pels gèneres de formigues dispersants no ha estat trobada cap distribució diferencial. A més de les zones ja comentades que presenten una manca parcial o total d'informació hauríem d'afegir les zones tropicals properes a l'equador de les zones zoogeogràfiques Neotropical i Afrotropical com a zones que probablement oferiran un gran nombre de dades. Amb el coneixement actual es pot suggerir que l'existència d'un comportament de transport vers els formiguers de llavors de plantes mirmecòcores en espècies de formigues de les subfamílies Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae i Ponerinae és global i uniforme a tot el món. Aixó és consistent amb la proposta de HUGHES *et al.* (1994) de que els eleosomes actuen com a anàlegs d'insectes presa de les formigues o cadavers d'insectes.

AGRAÏMENTS

Aquest treball ha estat realitzat dins el marc del projecte PB-91-0482 finançat per la DGICYT.

REFERÈNCIES

- BARRET, S.C.H., 1978. Heterostily in a tropical weed: the reproductive biology of the *Turnera ulmilifolia* complex (Turneraceae). *Can. J. Bot.*, 56: 1713-1725.
- BEATTIE, A.J., 1983. Distribution of ant-dispersed plants. *Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg*, 7: 249-270.
- BEATTIE, A.J. & CULVER, D.C., 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forest. *Ecology*, 62: 107-115.
- BEATTIE, A.J., CULVER, D.C. & PUDLO, R.J., 1979. Interactions between ants and diaspores of some common spring flowering herbs in West Virginia. *Castanea*, 44: 177-186.
- BERG, R.Y., 1975. Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Aust. J. Ecol.*, 23: 475-508.
- BOLTON, B., 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University Press. USA.
- BOND, W.J. & BREYTENBACH, G.J., 1985. Ants, rodents and seed predation in Protaceae. *S. Afr. J. Zool.*, 20: 150-154.
- BOND, W.J. & SLINGSBY, P., 1983. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its evolutionary implications. *S.Afr. J. Sci.*, 79: 231-233.
- BOUCHER, D.H., JAMES, S. & KEELER, K.H., 1982. The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 315-347.
- BREW, C.R., O'DOWD, D.J. & RAE, I.D., 1989. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia*, 80: 490-497.
- BREYTENBACH, G.J., 1986. Dispersal: the case of the missing ant and the introduced mouse. *S. Afr. J. Bot.*, 52: 463-466.
- BREYTENBACH, G.J., 1988. Why are myrmecochorous plants limited to fynbos (*Macchia*) vegetation type? *S. Afr. Forest. J.*, 144: 3-5.
- CULVER, D.C. & BEATTIE, A.J., 1978. Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia species. *J. Ecol.*, 66: 53-72.
- DANIN, A. & YOM-TOV, Y., 1990. Ant nests as a primary habitats of *Silybum marianum* (Compositae). *Pl. Syst. Evol.*, 169: 209-217.
- DAVIDSON, D.W. & MORTON, S.R., 1984. Dispersal adaptations of some *Acacia* species in the Australian arid zone. *Ecology*, 65: 1038-1051.
- DRAKE, W.E., 1981. Ant-seed interactions in dry sclerophyll forest on North Stradbroke Island, Queensland. *Aust. J. Bot.*, 29: 293-309.
- ESCALA, M. & XENA D'ENRECH, N., 1991. Estudio morfoanatómico de semillas mirmecócoras en un ecosistema semiárido venezolano. *Orsis*, 6: 45-49.
- GOMEZ, C. & ESPADALER, X., 1995. Variabilidad en la respuesta de *Pheidole pallidula* (Nyl.) como dispersante de semillas de especies del género *Euphorbia*. *Scientia ger.*, 21: 17-34.
- HANDEL, S.N., FISCH, S.B. & SCHATZ, G.E., 1981. Ant disperse a majority of herbs in a mesic forest community in New York state. *Bull. Torrey Bot. Club*, 108: 430-437.
- HIGASHI, S., TSUYUZAKI, S., OHARA, M. & ITO, F., 1989. Adaptive advantages of an ant-dispersed seed in the myrmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). *Oikos*, 54: 389-394.
- HORVIT, C.C., 1991. Light environments, stage structure and dispersal syndromes of Costa Rica Marantaceae. In: *Ant-plant interactions*. Huxley, C.R. & Cutler, D.F. Oxford University Press, UK.
- HORVITZ, C.C. & SHEMSKE, D.W., 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica*, 18: 319-323.
- HUGHES, L., WESTOBY, M. & JURADO, E., 1994. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Funct. Ecol.*, 8: 358-365.
- LE CORFF, J. & HORVITZ, C., 1995. Dispersal of seeds from chasmogamous and cleistogamous flowers in an ant-dispersed neotropical herb. *Oikos*, 73: 59-64.
- LOCK, R.H., 1904. Ecological notes on *Turnera ulmifolia*, L. var. *elegans*. *Urban. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya*, 19: 107-109.
- MAJER, J.D. & LAMONT, B.B., 1985. Removal of seeds of *Grevillia pteridiflora* (Protaceae) by ants. *Aust. J. Bot.*, 33: 611-618.
- MILEWSKI, A.W. & BOND, W.J., 1982. Convergence of myrmecochory in mediterranean Australia and South Africa. In: *Ant-Plant interactions in Australia*. R.C. Buckley (ed.). Junk Press, The Hague.
- NAKANISHI, H., 1988. Myrmecochores in warm-temperate zone of Japan. *Jpn. J. Ecol.*, 38: 169-176.
- O'DOWD, D.J. & GILL, A.M., 1986. Seed dispersal syndromes in Australian *Acacia*. In Murray de. *Seed dispersal*. Ac. Press Aust., Sidney.
- O'DOWD, D.J. & HAY, M.E., 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: escape from rodents. *Ecology*, 61: 531-540.
- OHARA, M. & HIGASHI, S., 1987. Interference by ground beetles with the dispersal by ants of seeds of *Trillium* species (Liliaceae). *J. Ecol.*, 75: 1091-1098.
- OHKAWARA, K. & HIGASHI, S., 1994. Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae). *Oecologia*, 100: 135-140.
- RICE, B. & WESTOBY, M., 1981. Myrmecochory in sclerophyll vegetation of the West Head, NSW. *Aust. J. Ecol.*, 6: 291-298.
- RIDLEY, H.N., 1930. The dispersal of plants throughout the world. Reeve. Ashford. UK.
- RISSING, S.W., 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants: plants species composition and reproductive increase near ant nest. *Oecologia*, 68: 231-234.
- SERNANDER, R., 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Kungliga Svenska Vetenskapsakad. Handlingar*, 41: 1-410.
- STEENIS, C.G.G.J. VAN, 1934. Verspreiding der Zaden van *Lochnera rosea* (L.) Rehb. door mieren. *Trop. Natur.*, 23: 31-33.
- TURNBULL, C.L., BEATTIE, A.J. & HANZAWA, F.M., 1983. Seed dispersal by ants in the Rocky Mountains. *Southw. Nat.*, 28: 289-293.
- ULBRICH, E., 1939. Deutsche myrmekochoren. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, 67: 1-60.
- WESTOBY, M., RICE, B. SHELLEY, J.M., HAIG, D. & KOHEN, J.L., 1982. Plant's use of ants for dispersal at West Head, NSW. In: *Ant-Plant interactions in Australia*. R.C. Buckley (ed.). Junk Press, The Hague.