

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Interacciones bióticas entre especies invasoras en las islas
Galápagos**
Proyecto de investigación

Karen Viviana Ascencio Lárraga

Biología

Trabajo de titulación presentado como requisito
para la obtención del título de:
Licenciatura en Biología: concentración Ecología Aplicada.

Quito, 21 de diciembre de 2018

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ
COLEGIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

**HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE TITULACIÓN**

Interacciones bióticas entre especies invasoras en las islas Galápagos

Karen Viviana Ascencio Lárraga

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico

Gonzalo Rivas Torres, Ph.D.

Firma del profesor

Quito, 21 de diciembre de 2018

Derechos de Autor

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma del estudiante: _____

Nombres y apellidos: Karen Viviana Ascencio Lárraga

Código: 00110314

Cédula de Identidad: 2000117347

Lugar y fecha: Quito, 21 de diciembre del 2018

DEDICATORIA

A mi hermano Gabriel,

Por todo el amor que compartió con nosotros mientras estuvo aquí en la tierra.

Por enseñarme a intentarlo una y otra vez hasta que salga bien, a vivir intensamente cada día

como si fuese el último, a hacer todo con pasión, y amar intensamente el brillo del mar,

el mismo que iluminaba sus ojos cuando sonreía.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres y hermanos, por impulsarme a crecer personal y profesionalmente, por acompañarme en cada paso de mi vida, y por creer en mí. A la USFQ, especialmente a mis profesores del COCIBA por todos los conocimientos impartidos durante estos años. A mi tutor de tesis Gonzalo Rivas por todas sus enseñanzas y por guiarme durante las distintas etapas de este proyecto de investigación. A Selene Escobar por compartir conmigo todos sus conocimientos sobre mirmecología. Al Laboratorio de Ecología Acuática de la USFQ por permitirme hacer la identificación taxonómica en sus instalaciones. Al Parque Nacional Galápagos por los permisos de investigación otorgados. A mis asistentes: Roberto Guerra y María Alejandra Romero, por toda la ayuda brindada. A Josue Vallejo por su increíble paciencia y amor. A mis compañeros de clases con quienes compartimos muchísimo todos estos años, y a mis amigos de toda la vida por siempre estar apoyándome.

RESUMEN

Los impactos asociados a especies no-nativas invasoras han crecido exponencialmente en los últimos años debido a la migración y colonización de nuevas áreas por parte de seres humanos. Las Islas Galápagos no han podido escapar de estas invasiones. Debido al alto número de especies invasoras registradas en estas islas, es posible que se presenten nuevas interacciones entre distintos grupos taxonómicos colonizadores. Sin embargo, no existe información acerca de las interacciones bióticas entre especies no-nativas o invasoras en Galápagos. Este estudio investiga si una de las plantas invasoras del archipiélago: *Cestrum auriculatum* (Solanaceae), está siendo beneficiada por interacciones bióticas con otras especies no-nativas o invasoras presentes en las zonas donde esta planta ha sido registrada. Los resultados aquí presentados proveen evidencia preliminar que detalla cómo varias especies de hormigas, todas invasoras, estarían beneficiando al crecimiento de esta planta mediante interacciones bióticas establecidas. Este trabajo resume lo que posiblemente sería el primer registro en las Islas Galápagos de especies invasoras (hormigas) que facilitarían mediante relaciones simbióticas (reducción de herbivoría), el éxito (mayor crecimiento) de otra especie nociva (*C. auriculatum*), mecanismo también conocido en la literatura especializada como “Invasional Meltdown”.

Palabras clave: no-nativo, plantas invasoras, interacciones bióticas, insectos, plantas, hormigas, Invasional Meltdown, *Cestrum auriculatum*, islas Galápagos.

ABSTRACT

The impacts associated with invasive species have grown exponentially, due to the migration and colonization of new areas by humans. The Galapagos Islands have not escaped from these invasions. Due to the high number of non-native species present in the islands, it is possible that these noxious organisms are interacting with each other. However, there is no information about the biotic interactions between non-native or invasive species in Galapagos. This study investigates if one of the invasive plants of the archipelago: *Cestrum auriculatum* (Solanaceae), is being positively affected by biotic interactions with other non-native or invasive species present in the islands. The results presented here suggest that several species of ants, all invasive, are apparently indirectly promoting higher growth of this invasive plant through established biotic interactions. The present study summarizes what would possibly be the first record in the Galapagos Islands of invasive species (ants) that would facilitate, through symbiotic relationships (herbivory reduction), the success (greater growth) of another harmful species (*C. auriculatum*) a mechanism known in the specialized literature as “Invasional Meltdown”.

Key words: no-native, invasive plants, biotic interaction, insect-plant, ant-plant, Invasional Meltdown, *Cestrum auriculatum*, Galapagos islands.

TABLA DE CONTENIDO

Introducción	11-15
Desarrollo del Tema.....	16-26
Metodología.....	16-20
Resultados.....	21-26
Conclusiones	27-30
Referencias bibliográficas	31-34
Anexo A: Área de estudio	35

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla # 1: Wilcoxon pareado para comparaciones del crecimiento (altura en cm) entre las especies muestreadas: Z y valor p.....22

Tabla # 2: Wilcoxon pareado para comparaciones de herbivoría (%) de las especies muestreadas: Z y valor p.....23

Tabla # 3: Wilcoxon pareado para comparaciones de frecuencia de hormigas entre las especies muestreadas: Z y valor p.....24

Tabla # 4: Especies de hormigas identificadas de 57 individuos de *Cestrum auriculatum*, 15 de *Psidium guajava*, 6 de *Psidium galapageium* y 12 individuos de *Psychotria rufipes*.....25

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura # 1: Sitio de estudio (modificado de Rivas-Torres, et al. 2018 con permiso del autor)	35
Figura # 2: Crecimiento (altura en cm) registrado en las especies muestreadas.....	21
Figura # 3: Herbivoría (en %) registrada en 270 hojas de las especies de plantas muestreadas.....	22
Figura # 4: Frecuencia de hormigas registrada en las especies de plantas muestreadas.....	24
Figura # 5: Modelo Lineal Generalizado para probar la interacción frecuencia x herbivoría en el crecimiento de <i>Cestrum auriculatum</i>	26

INTRODUCCIÓN

Las Islas Galápagos se formaron hace aproximadamente 3 a 4 millones de años (Hickman & Lippd, 1985). Durante este tiempo, han estado disponibles para la colonización de animales y plantas mediante procesos naturales (sin ayuda del hombre) de colonización. Por su ubicación geográfica estas islas son influenciadas por grandes sistemas de corrientes marinas que convergen en sus costas: la corriente ecuatorial de Cromwell, la corriente fría de Humboldt, la corriente cálida de Panamá, y la contra corriente ecuatorial del Norte (FCD & WWF, 2018), lo que a su vez proporciona una diversidad de hábitats y microclimas para la presencia y ocurrencia de distintas especies. Galápagos presenta, al año, dos estaciones: una fresca desde julio a diciembre, y una estación cálida desde enero a junio (Gradstein & Weber, 1982).

Gracias a estos factores climáticos y ecológicos, su aislamiento geográfico y ambientes únicos, las Islas Galápagos registran un alto nivel de endemismo, razón por la cual son conocidas a nivel mundial (Lanteri, 2001). Por ejemplo, estudios recientes detallan como: siete de cada nueve ecosistemas presentes en estas islas, serían endémicos, y que, dentro de estos ecosistemas, al menos una de cada tres plantas nativas, es también endémica (Rivas-Torres et al., 2018). Este patrón de endemismo ha sido observado en varios grupos taxonómicos. Los invertebrados terrestres en Galápagos presentan un 45% de endemismo con 1033 especies endémicas registradas, mientras que las plantas vasculares registran un 30% de endemismo con 180 especies únicas para estas islas hasta el momento (FCD, 2014).

El archipiélago de Galápagos es considerado como uno de los menos alterados del mundo (Blaine, 2001), ya que el 95% de especies endémicas ahí registradas se encuentran en un buen estado de conservación (Rueda, 2017). Sin embargo, los impactos asociados a las

especies invasoras, es decir aquellas que ocupan grandes áreas de terreno en detrimento de especies nativas y endémicas, ha crecido exponencialmente en los últimos años debido a la migración hacia las islas por parte de seres humanos (McNeely, 2001). Las personas son responsables de la introducción de forma directa o indirecta de nuevas especies a los medios que estos colonizan, y algunos de estos organismos, con el tiempo, pueden convertirse en invasores, colonizando grandes extensiones de terreno. La redistribución desenfadada de estos organismos y por ende el cruce de barreras geográficas naturales que los mantienen dentro de sus rangos históricos han sido favorecidos por actividades antropogénicas (Hederson et al., 2006). Actualmente, las especies invasoras representan una de las principales causas para la pérdida de biodiversidad, al igual que la destrucción de hábitat, contaminación, y cambio climático a nivel mundial (Lockwood et al., 2013).

Estos efectos negativos ocasionados por especies invasoras no-nativas a nuevos hábitats son más altos en islas oceánicas aisladas, debido a un reducido número de especies competitivas en las islas, su aislamiento geológico, geográfico, y el número de nichos disponibles para la colonización de nuevos organismos (Jager et al., 2009). En Galápagos, por ejemplo, en la actualidad se registran 897 especies de plantas no-nativas, las cuales compiten directamente por recursos con las especies nativas y endémicas que han vivido ahí por milenios. De este número de especies introducidas directa e indirectamente por el hombre, alrededor de 131 son consideradas invasoras debido a su capacidad colonizadora en el archipiélago y a los impactos negativos que producen en él (Guézou et al., 2016).

Este alto número de especies no-nativas e invasoras al parecer sería el resultado de la exclusión competitiva de las especies de plantas nativas y endémicas por parte de este grupo de plantas nocivas. En un estudio realizado en Galápagos, se evidenció que en zonas

dominadas por especies no-nativas de plantas, como el caso del árbol invasor *Cedrela odorata*, la abundancia, riqueza y diversidad de especies no-nativas es mayor, en comparación a zonas donde dominan especies nativas o endémicas, como el árbol endémico *Scalesia pedunculata* (Rivas-Torres et al., 2017).

A pesar del gran número de especies invasoras en Galápagos y la evidencia que sugiere que estas plantas estarían reemplazando a sus pares nativos y endémicos, se conoce muy poco acerca de los mecanismos utilizados por estas plantas para colonizar de manera exitosa nuevos hábitats en este archipiélago. Debido al creciente número de publicaciones en el campo de la biología de invasiones, existen una serie de hipótesis mecanísticas que pueden ayudar a entender los procesos de colonización de especies invasoras en estas islas (Hederson et al., 2006), sin embargo y como se mencionó anteriormente, son muy pocos los estudios que presentan evidencia de la existencia de estos mecanismos en las Islas Galápagos.

La hipótesis mecanística conocida como “Invasional Meltdown” es uno de los conceptos utilizados para explicar el éxito de ciertos invasores biológicos en los sistemas que colonizan. Esta hipótesis plantea que las especies no-nativas presentes en un ecosistema pueden facilitar el ingreso de nuevas especies invasoras (Green et al., 2011), mediante relaciones bióticas también nuevas (e.j. mutualismos) y en diferentes niveles tróficos (Mitchell et al., 2006). Este tipo de interacciones y por ende evidencia de la hipótesis “Invasional Meltdown” han sido registradas en otras islas oceánicas, por ejemplo, en las islas Christmas de Australia en el Océano Índico (O’Dowd et al., 2003).

Estos estudios y otros relacionados demuestran la importancia de entender las interacciones que afectan a la estructura ecológica de las comunidades de plantas, como

aquellas entre plantas invasoras y herbívoros (Harvey et al., 2010). Este conocimiento a su vez, puede ayudar a tomar las medidas de manejo necesarias para reducir el impacto de las especies invasoras sobre los ecosistemas naturales que colonizan (Mehta et al., 2006).

Justamente para obtener información necesaria y aún escasa para las Islas Galápagos, una investigación en curso, que se desarrolla en la Isla Santa Cruz (centro del archipiélago) desde el año 2012, analiza el crecimiento de plantas no-nativas, nativas y endémicas en un ecosistema dominado por *C. odorata*, con el fin de entender el impacto de las plantas invasoras sobre otros organismos endémicos de este archipiélago. Para esto, se sembraron cinco plántulas de ocho especies (cuatro endémicas/ nativas, y cuatro no nativas) en 48 parcelas de 4x4m dentro de este bosque dominado por el antes mencionado árbol invasor. Al momento los resultados preliminares de esta investigación permiten conocer que ciertas especies invasoras de plantas, en particular *Cestrum auriculatum* (Solanaceae), presentan un crecimiento superior, incluso que otras especies de plantas invasoras presentes en las parcelas, pese a que todas las plantas crecieron bajo las mismas condiciones ecológicas. Igualmente, observaciones directas realizadas en este estudio permitieron evidenciar un alto número de hormigas no-nativas forrajeando en *C. auriculatum*, mismas que aparentemente estarían interactuando con esta especie de planta invasora (Rivas-Torres et al., 2017).

Debido a la falta de estudios específicos y las observaciones realizadas por investigaciones en curso que buscan entender los mecanismos e impactos de las especies invasoras en Galápagos, la presente tesis analiza el aparente efecto positivo que tendrían las hormigas no-nativas sobre el crecimiento de una planta altamente invasora en Galápagos. Es decir, esta investigación plantea como objetivo principal responder si las plantas invasoras en las Islas Galápagos, en especial la especie altamente invasora *Cestrum auriculatum*, está

siendo beneficiada por interacciones bióticas con otras especies no-nativas o invasoras presentes en las islas, y determinar si existe evidencia que apoye que mecanismos como el conocido “Invasional Meltdown” estarían siendo registrados en Galápagos. Se esperaría a manera de predicción, que de existir una interacción beneficiosa entre hormigas y *C. auriculatum* (observada por Rivas-Torres et al., 2017), el aparente forrajeo de estos insectos en los individuos en esta planta podría ocasionar que la misma sea defendida de enemigos naturales (herbívoros) y por ende pueda utilizar la energía que ahorra en defensas, para un mayor crecimiento y capacidad competitiva (Schupp, 1986).

DESARROLLO DEL TEMA

METODOLOGÍA

Área de estudio

El archipiélago de Galápagos se encuentra ubicado en el Océano Pacífico, aproximadamente 925 km al oeste del Ecuador, sobre la placa de Nazca (Nicholls, 2014). Galápagos está formado un grupo de islas de origen volcánico, en el cual destacan 10 islas grandes, de más de 10km² (Traveset et al., 2015), pero solo 4 (San Cristóbal, Santa Cruz, Isabela y Floreana) de estas islas se encuentran habitadas.

Este archipiélago se encuentra dividido en varias subprovincias geológicas, basadas en la edad de los volcanes y su composición. La subprovincia vieja comprende a las islas: Santa Fe, Baltra y Española; la sub provincia central se compone por: San Cristóbal, Santa Cruz y Santiago; la sub provincia occidental está constituida por los volcanes activos de Isabela, Fernandina y el volcán Roca Redonda; y la sub provincia del norte por volcanes jóvenes de Marchena, Genovesa, Darwin y Wolf (FCD & WWF, 2018).

La Isla Santa Cruz, donde se realizó la fase de campo de esta investigación, se encuentra en el centro del archipiélago de Galápagos (Figura 1). Posee una altura máxima de 864 m.s.n.m. (Clark et al., 1982), y una extensión de 986 km², convirtiéndola en la segunda más grande del archipiélago (Dvorak, 2012).

Específicamente, este estudio fue realizado en la parte alta de la Isla Santa Cruz, en una zona ubicada dentro del área protegida del Parque Nacional Galápagos, conocida como bosque novel de *Cedrela* (Figura 1). En este bosque, se muestrearon 16 parcelas de 4x4m

ubicadas en la zona este del bosque y que son parte de otras investigaciones (Rivas-Torres et al., 2017) algunas de ellas en curso. La toma de datos se realizó en el mes de enero del 2018.

Especie focal

Cestrum auriculatum es una planta perteneciente a la familia de las Solanaceas, fue registrada por primera vez en la isla Santa Cruz en 1985 (Trueman et al., 2014), pero también se encuentra presente en la isla San Cristóbal (CDF, 2008). Se encuentra dentro de la lista de las plantas más invasoras en las islas Galápagos (Carvajal, 2016). En un estudio realizado en la zona de los Gemelos, en la parte alta de la central Isla Santa Cruz, se registraron 4915 individuos de *Cestrum auriculatum* en sólo 25 hectáreas (Rentería & Buddenhagen, 2006).

Esta especie es parte de una investigación en curso que busca entender cómo las especies de plantas nativas y endémicas que se registran en la zona alta de la isla Santa Cruz son impactadas por especies de plantas invasoras que también colonizan esta área (Rivas-Torres et al., 2017). Justamente *C. auriculatum* es una de las cuatro especies de plantas invasoras que se encuentran sembradas en las parcelas de 4x4m detalladas anteriormente. Dentro de estas parcelas y co-ocurriendo con los individuos de *C. auriculatum* se encuentran también individuos de otras cuatro especies de plantas nativas/endémicas que se pueden registrar en la Isla Santa Cruz. La investigación en curso por parte de Rivas-Torres et al. registró de manera llamativa un mayor crecimiento de *C. auriculatum* sobre sus pares nativos/endémicos e invasores en estas parcelas. Asimismo, este estudio registró un mayor número de nidos e individuos de hormigas creciendo en la base de los individuos de *C. auriculatum* o forrajeando en estas plantas.

Colección de datos

Con el fin de proveer evidencia para responder los objetivos planteados en esta investigación, se colectaron las siguientes variables dependientes en 57 individuos de *C. auriculatum* presentes en las 16 parcelas antes descritas (Figura 1): altura, herbivoría (ataque en hojas), identificación y frecuencia de hormigas en cada planta.

Durante la fase de campo de esta investigación, se registró la altura (cm) de cada uno de 57 individuos de *Cestrum auriculatum* en total repartidos en cada una de las 16 parcelas. La altura se midió con un flexómetro desde la base a la última inserción de las hojas de cada planta.

Para medir la herbivoría, o daño foliar, se colectaron 3 hojas de cada planta: una de la zona baja, otra de la zona media y una de la zona alta de cada individuo. Estas hojas fueron inmediatamente escaneadas, después de ser colectadas en el campo, para su posterior uso en el análisis de herbivoría en cada hoja e individuo.

Paralelamente, también se colectaron y contaron los individuos de hormigas presentes en cada planta, en tubos eppendorf de 1.5ml con alcohol al 90%. Cada individuo colectado o contado fue asignado a una muestra colectada o especie/morfoespecie para los posteriores análisis.

Los datos de altura, herbivoría y hormigas presentes en cada individuo fueron tomados para *Cestrum auriculatum* y también para otras 3 especies de plantas más registradas dentro de las parcelas de 4x4m: una invasora (15 individuos de *Psidium guajava*) y dos nativas/endémicas: (6 individuos de *Psidium galapageium* y 12 individuos de *Psychotria rufipes*). En total se muestrearon 90 individuos de plantas invasoras, y endémicas/ nativas. Los números

de individuos por especie varían ya que varias de estas plantas sembradas en las parcelas experimentales (a inicios del 2012), fallecieron como causa del estudio en marcha.

Los análisis descritos a continuación se realizaron para todos los individuos de las cuatro especies mencionadas.

Análisis de datos

La altura de cada individuo fue utilizada de manera directa en los análisis posteriormente descritos, ya que no necesitó ningún tratamiento post-colecta como las otras dos variables dependientes detalladas a continuación.

Con los datos de presencia de hormigas por individuo, se calculó la frecuencia de hormigas presentes en cada planta. La frecuencia de hormigas fue calculada considerando el número de especies registradas en un individuo de cada planta, dividido para el número total de especies de hormigas registradas en este estudio. El análisis de identificación de hormigas, hasta el nivel de especie/o morfoespecie, fue realizado en el laboratorio de Entomología Acuática de la USFQ, bajo la supervisión de Selene Escobar, PhD.

La herbivoría fue calculada de forma manual, utilizando los archivos digitales de cada hoja colectada según detalle anteriormente en esta sección. Se superpuso sobre cada imagen de las hojas escaneadas una hoja cuadrículada de 1x1mm, para proceder a contar el número de cuadrículas totales cubiertas por cada hoja (sin tomar en cuenta el pecíolo), y el número de cuadrículas que presentaban un daño (remoción de material foliar) de la misma. Posteriormente, se calculó el porcentaje de daño (con una regla simple de tres) como el producto del número de cuadrículas dañadas con respecto al total de cuadrículas ocupadas

por la hoja. Esta relación se la realizó para las tres hojas colectadas por individuo y se calculó el promedio de daño obtenido de estas tres mediciones. De acuerdo con Johnson et al., 2016: los métodos digitales proporcionan las estimaciones más precisas de daño, pero su nivel de sesgo es estadísticamente equivalente a las estimaciones visuales del daño. Por lo tanto, la medición de herbivoría manual es confiable (Johnson et al., 2016), y se utilizó en este estudio.

Las variables dependientes usadas en este proyecto no presentaron distribuciones normales por lo que se decidió usar modelos no paramétricos y Modelos Generalizados Lineares para presentar los resultados a continuación:

Modelos No Paramétricos: Para analizar si el crecimiento, herbivoría y la frecuencia de hormigas fue estadísticamente mayor en los individuos de *C. auriculatum* (como se plantea en la introducción de este estudio), se realizó un análisis de Wilcoxon pariado para obtener medidas estadísticas que permitan comparar el crecimiento de esta especie con las otras especies también analizadas.

Modelos Generalizados Lineares: Para probar si existe interacción, y analizar si la frecuencia de hormigas y la herbivoría pueden explicar un mayor crecimiento de *C. auriculatum*, se calculó un Modelo Generalizado Linear usando la frecuencia de hormigas y la herbivoría como factores, y la altura como variable dependiente.

Todos los análisis estadísticos aquí descritos se realizaron en el programa estadístico JMP SAS.

RESULTADOS:

La planta invasora *Cestrum auriculatum*, presentó un crecimiento significativamente superior (350cm en promedio, $p \leq 0.001$; Ver Tabla 1), que las otras tres especies utilizadas en este estudio. En la Figura 2 se observa que *C. auriculatum* registró un mayor crecimiento (~350 cm) a comparación de las otras especies muestreadas, incluso de otras invasoras como *Psidium guajava* (~200cm en promedio, $p \leq 0.001$). Es evidente, que las plantas endémicas presentaron un crecimiento significativamente menor a comparación de las plantas invasoras, pese a que han crecido bajo las mismas condiciones ambientales.

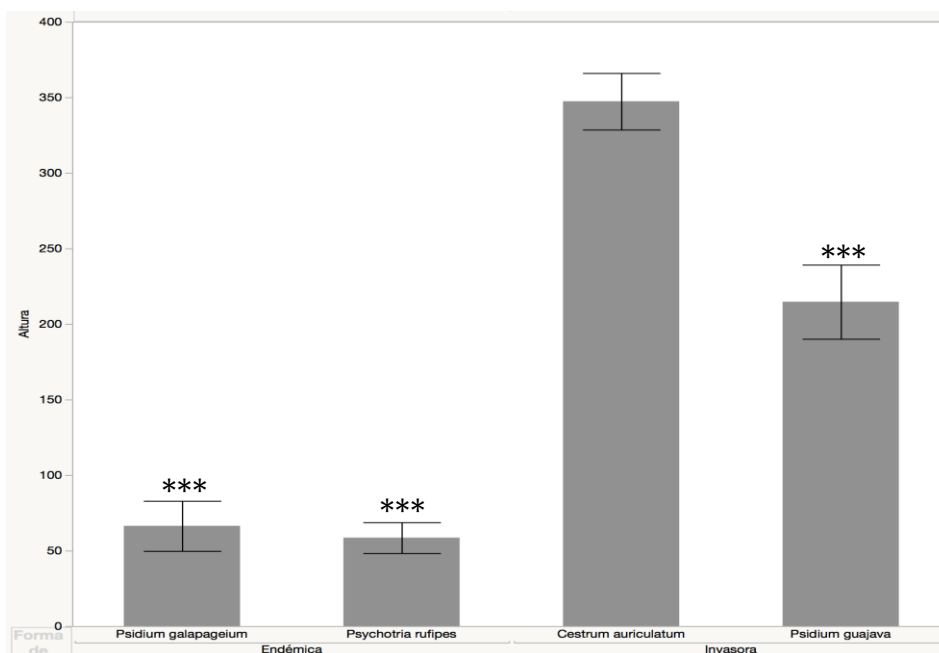


Figura 2: Crecimiento (altura en cm) registrado en 57 individuos de *Cestrum auriculatum* (invasora), 15 de *Psidium guajava* (invasora), 6 de *Psidium galapageium* (endémica) y 12 individuos de *Psychotria rufipes* (endémica) ($p > 0.05$: NS (No significativo); $p \leq 0.05$: *; $p \leq 0.01$: **, $p \leq 0.001$: ***).

Tabla 1: Wilcoxon pariado para comparaciones del crecimiento (altura en cm) entre las especies muestreadas: Z y valor p.

Nivel especie	Nivel especie	Z	valor p
<i>Psidium guajava</i>	<i>Psidium galapageium</i>	3,15702	0,0016*
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Psidium galapageium</i>	-0,61195	0,5406
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Psidium guajava</i>	-4,12949	<,0001*
<i>Psidium guajava</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	-3,26601	0,0011*
<i>Psidium galapageium</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	-3,99444	<,0001*
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	-5,40403	<,0001*

En la Figura 3 se observa que *C. auriculatum* presentó un menor porcentaje de herbivoría en comparación a otras especies de plantas invasoras y endémicas. Al igual que para el crecimiento, estos valores fueron significativos (~5% de daño en promedio, $p \leq 0.01$; Ver Tabla 2) según los análisis realizados en este estudio. La especie endémica de Galápagos *Psychotria rufipes* presentó el porcentaje más alto de herbivoría en sus hojas (~22% de daño en promedio, $p \leq 0.01$; Ver Figura 3).

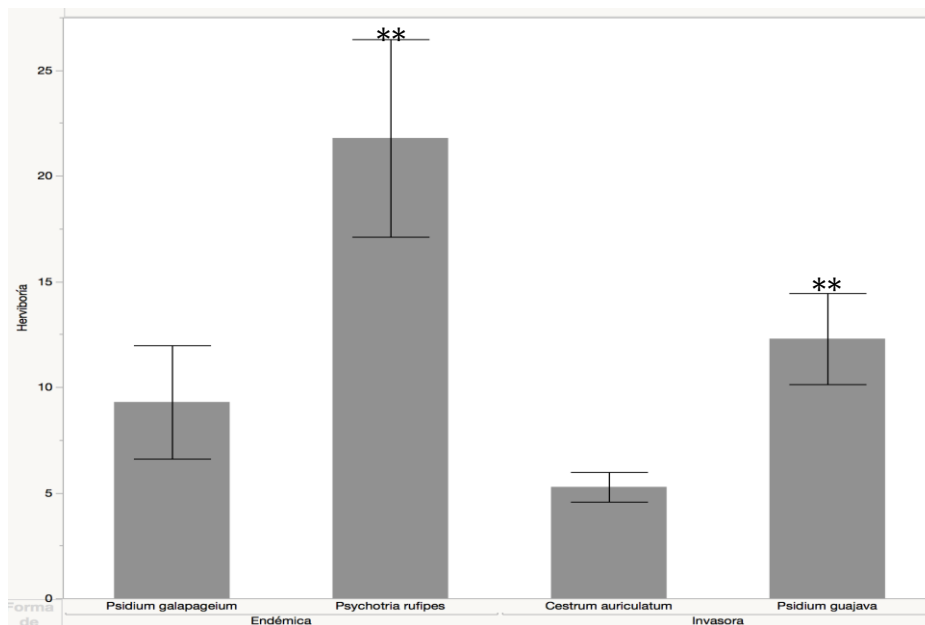


Figura 3: Herbivoría (en %) registrada en 270 hojas de 57 individuos de *Cestrum auriculatum*, 15 de *Psidium guajava*, 6 de *Psidium galapageium* y 12 individuos de *Psychotria rufipes* ($p > 0.05$: NS (No significativo); $p \leq 0.05$: *; $p \leq 0.01$:**, $p \leq 0.001$:***).

Tabla 2: Wilcoxon pariado para comparaciones de herbivoría (%) de las especies muestreadas: Z y valor p.

Nivel especie	Nivel especie	Z	valor p
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	3,490777	0,0005*
<i>Psidium guajava</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	3,570482	0,0004*
<i>Psidium galapageium</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	1,650732	0,0988
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Psidium guajava</i>	1,488248	0,1367
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Psidium galapageium</i>	1,545367	0,1223
<i>Psidium guajava</i>	<i>Psidium galapageium</i>	0,583874	0,5593

Al igual que para el crecimiento, *Cestrum auriculatum* presentó valores significativamente superiores (~ 0.17 en promedio, $p \leq 0.001$; Ver Tabla 3) en referencia a la frecuencia de hormigas encontradas en esta especie, en comparación a las otras plantas analizadas en este estudio. En la Figura 4 se observa que *C. auriculatum* presenta una mayor frecuencia de hormigas registradas en comparación a las especies endémicas censadas. Es evidente, que las plantas endémicas como *P. galapageium* y *P. rufipes* registraron una frecuencia (o presencia) de hormigas significativamente inferior ($p \leq 0.001$) en comparación a las plantas invasoras, pese a que se encuentra relativamente cerca unas de otras. La otra especie invasora *P. guajava* también presentó una frecuencia alta de hormigas ($\sim 0,12$ en promedio), pero esta fue significativamente inferior cuando se comparó estadísticamente con *C. auriculatum* (~ 0.17 en promedio, $p \leq 0.001$; Ver Tabla 3).

En total se registraron 8 especies distintas de hormigas para todas las especies de plantas muestreadas en las parcelas (Tabla 4). Se registraron 286 individuos pertenecientes a seis especies distintas de hormigas invasoras presentes en *C. auriculatum*, 57 hormigas de tres especies distintas en *P. guajava*, una especie de hormiga presente en la planta endémica *P. galapageium*, y ningún registro de hormigas para *P. rufipes*, también endémica para las islas Galápagos.

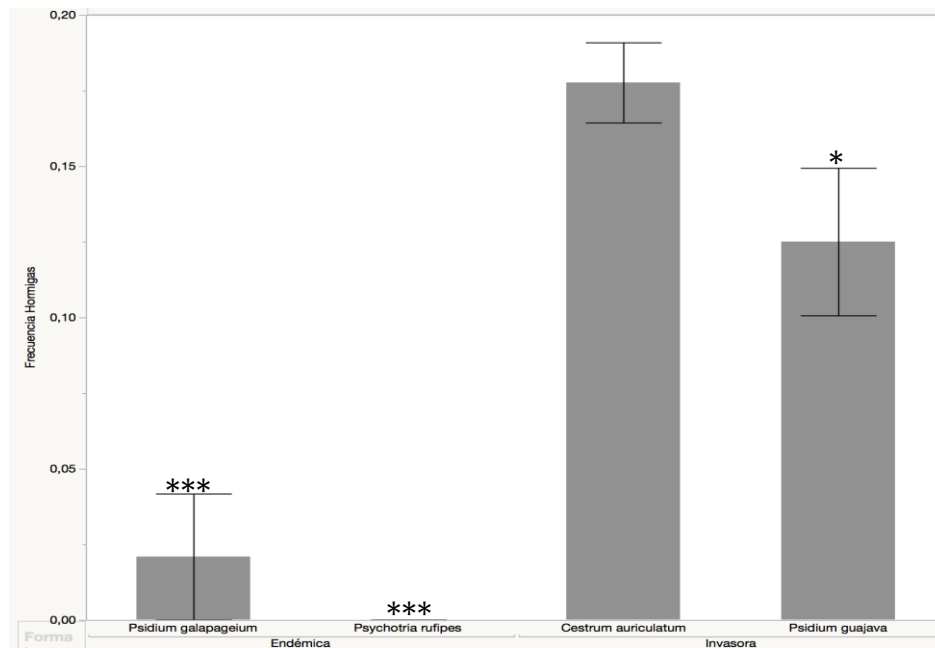


Figura 4: Frecuencia de hormigas registrada en 57 individuos de *Cestrum auriculatum*, 15 de *Psidium guajava*, 6 de *Psidium galapageium* y 12 individuos de *Psychotria rufipes* ($p > 0.05$: NS (No significativo); $p \leq 0.05$: *; $p \leq 0.01$: **, $p \leq 0.001$: ***).

Tabla 3: Wilcoxon pariado para comparaciones de frecuencia de hormigas entre las especies muestreadas: Z y valor p.

Nivel especie	Nivel especie	Z	valor p
<i>Psidium guajava</i>	<i>Psidium galapageium</i>	2,26522	0,0235*
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Psidium galapageium</i>	-1,29636	0,1949
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Psidium guajava</i>	-3,63687	0,0003*
<i>Psidium guajava</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	-1,79835	0,0010*
<i>Psidium galapageium</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	-3,29972	0,0010*
<i>Psychotria rufipes</i>	<i>Cestrum auriculatum</i>	-4,90352	<,0001*

Los análisis para identificar las especies de hormigas colectadas en cada individuo en estudio, realizados en el Laboratorio de Ecología Acuática de la USFQ permitieron registrar que las ocho especies, y morfoespecies, de hormigas en total identificadas en este estudio (Tabla 4). Todas las especies han sido reconocidas como invasoras para las islas Galápagos (Heraty & Herrera, 2018).

Tabla 4: Especies de hormigas identificadas de 57 individuos de *Cestrum auriculatum*, 15 de *Psidium guajava*, 6 de *Psidium galapageium* y 12 individuos de *Psychotria rufipes*.

	Especie	Estatus
1	<i>Pheidole</i> sp.	invasora
2	<i>Nylanderia stenheili</i>	invasora
3	<i>Solenopsis germinata</i>	invasora
4	<i>Sturmigenys</i> sp.	invasora
5	<i>Wasmannia auropunctata</i>	invasora
6	Myrmicinae sp.	invasora
7	<i>Brachymyrmex</i> sp.	invasora
8	<i>Cardiocondyla</i> sp.	invasora

Finalmente, el Modelo Lineal Generalizado (realizado para todas las especies en mención) permitió inferir que *C. auriculatum* fue la única especie en la que se encontró evidencia para determinar que su mayor crecimiento es aparentemente el resultado de la interacción entre una menor herbivoría y mayor frecuencia de hormigas registradas en los individuos censados en este estudio (Figura 5).

▼ Ajuste del modelo lineal generalizado SP=Cestrum auriculatum

Respuesta: Altura
 Distribución: Poisson
 Enlace: Identidad
 Método de estimación: máxima verosimilitud
 Observaciones (o suma de pesos) = 56

▼ Prueba del modelo completo

Modelo	-Log- verosimilitud	Ji cuadrado de la razón de verosimilitud	Grados de libertad	Prob > Ji cuadrado
Diferencia	317,751224	635,5024	3	<,0001*
Completo	1451,72212			
Reducido	1769,47334			

Estadístico de bondad de ajuste	Ji cuadrado	Grados de libertad	Prob > Ji cuadrado
Pearson	2491,152	52	<,0001*
Devianza	2477,676	52	<,0001*

AICc
2912,2286

▼ Resumen de efectos

Fuente	Log Utilidad	Valor p
Frecuencia	54,665	0,00000
Herviboria	5,481	0,00000
Frecuencia*Herviboria	1,350	0,04464

[Quitar](#) [Agregar](#) [Editar](#) FDR

▼ Pruebas de los efectos

Fuente	Grados de libertad	Ji cuadrado de la razón de verosimilitud	Prob > Ji cuadrado
Frecuencia	1	245,77934	<,0001*
Herviboria	1	21,630652	<,0001*
Frecuencia*Herviboria	1	4,0321575	0,0446*

▼ Estimaciones de los parámetros

Término	Estimación	Error estándar	Ji cuadrado de la razón de verosimilitud	Prob > Ji cuadrado	Límite de control inferior	Límite de control superior
Constante del modelo	285,35815	7,4889115	1724,7695	<,0001*	270,74347	300,09943
Frecuencia	468,00972	29,26218	245,77934	<,0001*	410,50653	525,2111
Herviboria	-3,282453	0,6915802	21,630652	<,0001*	-4,625914	-1,915145
(Frecuencia-0,17634)*(Herviboria-5,32554)	10,174783	5,0355782	4,0321575	0,0446*	0,2450497	19,988758

Figura 5: Modelo Lineal Generalizado, presentando solamente los resultados para *Cestrum auriculatum*. Este mismo modelo fue realizado para las restantes tres especies en estudio, pero ninguna de ellas presentó resultados significativos.

CONCLUSIONES

Los resultados descritos en esta investigación, particularmente aquellos detallados en las Figura 1, Figura 2 y Figura 3 proveen evidencia para determinar que la especie *Cestrum auriculatum* presenta mayor crecimiento, menor herbivoría en sus hojas, y mayor frecuencia (presencia) de hormigas en comparación a otras especies de plantas nativas/endémicas e invasoras que fueron incluidas en este estudio y que crecen en similares condiciones ambientales.

Igualmente, los resultados aquí encontrados permitieron evidenciar que este mayor crecimiento en las plantas de *C. auriculatum* aparentemente sería el resultado de una menor herbivoría y una mayor frecuencia de hormigas presentes en esta especie. Es decir, *C. auriculatum* probablemente estaría siendo beneficiada por una interacción con hormigas invasoras-protectoras.

Varias investigaciones plantean que, la protección contra herbívoros en algunas especies de plantas es evidentemente realizada por las hormigas (Rico & Olivera, 2007), gracias a asociaciones que realizan entre ellas, donde las hormigas patrullan las hojas con mucha intensidad, atacando a los herbívoros que se aproximen, ya que pueden representar competencia directa para ellas (Vasconcelos, 1991). En un estudio experimental, no realizado en las islas sino en la Amazonía Ecuatoriana, se demostró que hormigas del Género *Azteca* sp. protegen contra herbívoros a plantas del género *Cecropia*, lo que a su vez estaría explicando el mayor crecimiento de los individuos de esta especie vegetal ocupados por hormigas (Schupp, 1986). Otros estudios similares han realizado exclusiones de hormigas en plantas experimentales con la finalidad de medir cómo esto influye en su desarrollo,

encontrando que el daño en las frondas aumentó a causa de la presencia de orugas, lepidópteros y otros herbívoros en aquellos individuos sin hormigas. Este estudio expuso que uno de los factores que puede contribuir al establecimiento de asociaciones planta-hormiga es la presencia de nectarios extraflorales en las plantas, a cambio las hormigas protegen a la planta de los herbívoros (Koptur et al., 1998), incluso se sugiere que algunas plantas producen néctar, o EFN (néctar extra floral), a cambio de esta protección (Heil & McKey, 2003). La mayoría de las hormigas que se encuentran circundando potenciales simbioses vegetales defienden a las plantas de sus enemigos naturales a cambio de comida o refugio (Bronstein, 2006), o incluso zonas para poner sus nidos (Fiala et al., 1994). Cuando las hormigas son retiradas de las plantas, para medir el efecto de su exclusión, investigaciones particulares han registrado altos grados de acumulación de ligamaza, lo que también puede resultar en una mayor colonización de moho, y en el aumento de la tasa de muerte, abscisión de las hojas y obstrucción de la fotosíntesis (Bach, 1991). Queda aún por probar si este tipo de interacciones ocurren con las hormigas invasoras en Galápagos y *Cestrum auriculatum*.

Dentro de las especies de hormigas identificadas en este estudio se registró a *Wasmannia auropunctata* (Tabla 4), cuya presencia es más alta durante la estación húmeda, cuando la producción de flores incrementa (Schemske, 1980). *Wasmannia auropunctata* puede ser más efectiva en la defensa de herbívoros, incluso que otras especies de hormigas como *Camponotus* sp., ya que se alimenta de larvas que pueden causar herbivoría en las plantas que defiende (Schemske, 1980). Otras especies de hormigas también identificadas en este estudio, por ejemplo, *Pheidole* sp., pueden establecer relaciones con escamas (como la denominada escama verde: *Coccus viridis*), y la planta donde estas escamas habitan (por ejemplo, *Pluchea indica*). En un estudio donde se incluían a las tres especies antes mencionadas se observó que las plantas que tenían hormigas presentaban densidades

poblaciones y tasas de reproducción significativamente mayores, a comparación de las plantas sin hormigas, ya que la hormiga *Pheidole megacephala* elimina larvas de coccinélidas depredadoras, y larvas de lepidópteros herbívoros que afectan a la planta, mientras se beneficia de la fuente de alimento, rica en azúcar: ligamaza, producida por insectos como *Coccus viridis* con quienes establecen relaciones mutualísticas (Bach, 1991).

Otra de las especies identificadas en esta tesis de investigación, fue *Solenopsis geminata*, una especie altamente agresiva (Buckley & Gullan, 1991), que puede desplazar rápidamente semillas a su nido, se alimenta de los arilos ricos en lípidos de las semillas lo que aparentemente favorece su germinación, y al trasladarlas a micrositos y en presencia de humedad la mayoría de estas semillas pueden germinar en tan solo 29 días, por lo que favorece al establecimiento de nuevas plántulas y su dispersión hacia diferentes sitios (Horvitz, 1981). Este tipo de relaciones tri-tróficas e interacciones positivas también deben ser analizadas en más detalle para las especies focales usadas en el presente estudio, en investigaciones posteriores.

Debido a que las plantas, que estarían recibiendo protección directa (no descrita en este estudio) de las hormigas cuando estas están presentes, ya no requieren gastar energía en su protección contra herbivoría (mediante la síntesis de metabolitos secundarios, por ejemplo), este ahorro energético podría estar siendo enfocado en el crecimiento de *C. auriculatum*. Varios estudios han reportado un mayor crecimiento (Schupp, 1986), y una mayor producción de semillas (Messina, 1981) en plantas ocupadas por hormigas.

Esta interacción positiva planta-hormiga, que como se ha descrito en otras investigaciones puede ayudar a la supervivencia de un organismo, estaría ayudando para que

C. auriculatum sea un mejor competidor que sus pares nativos/endémicos. Esta deducción, misma que se debe tomar como precaución por la naturaleza correlacional de este estudio, es apoyada por resultados de otras investigaciones que directa e indirectamente sugieren que este mecanismo puede explicar el mayor crecimiento de la planta invasora objeto de esta tesis.

Cabe señalar que se realizarán análisis complementarios a esta tesis donde se incluirán registros de otros insectos encontrados en las parcelas (que fueron también tomados en campo, pero no fueron incluidos en los presentes análisis), los cuales podrían explicar una mayor o menor prevalencia de hormigas presentes en las distintas plantas estudiadas. De hecho, investigaciones en estas líneas sugieren que hormigas hospederas de ciertas plantas pueden alimentarse de la ligamaza (Blüthgen et al., 2000) de ciertos áfidos o insectos productores que habitan en especies vegetales que serían protegidos y/o atraídos por estas, para mantener cerca a las hormigas protectoras en busca de alimento (Völkl et al., 1999)

Finalmente, se debe mencionar que los resultados obtenidos en este estudio podrían posiblemente proveer evidencia del primer registro de Invasional Meltdown en las islas Galápagos. Para reducir la incertidumbre de las correlaciones aquí presentadas se sugiere realizar un experimento con manipulación de hormigas y controles, como próximo paso complementario a esta investigación y así entender los mecanismos que estarían ayudando al mayor crecimiento de la planta invasora *C. auriculatum*..

Asimismo, se debe dejar constancia que como complemento a esta investigación se realizarán análisis similares a los aquí presentados, pero incluyendo más años de muestreo (año 2016), y un mayor número de individuos (dentro de 32 parcelas en total), cuyos resultados serán posteriormente publicados en un artículo de difusión científica.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bach, C. (1991). *Direct and indirect interactions between ants (Pheidole megacephala), scales (Coccus viridis) and plants (Pluchea indica)*. Oecología Vol 87. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00325261>
- Blaine, S. (2001). *Smaller Orders of Insects of the Galápagos Islands, Ecuador*. Canada: Canadian Science Publishing. doi:<https://doi.org/10.1139/9780660182841>
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, M., & Barthlott, W. (2000). *How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew*. Oecologia 125(2). doi:10.1007/s004420000449
- Bronstein, J. (2006). *The Contribution of Ant-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualism*. Biotropica. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00050.x>
- Buckley, R., & Gullan, P. (1991). *More Aggressive Ant Species (Hymenoptera: Formicidae) Provide Better Protection for Soft Scales and Mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae)*. Australia: Biotropical 23(3).
- Carvajal, C. (2016). *Santa Cruz: Media Luna, Los Gemelos, El Chato, Zona de Pampa, y carretera via a Baltra*. Parque Nacional Galápagos.
- CDF. (2008). *Database inventory of introduced plant species in the rural and urban zones of Galapagos*. Galápagos, Ecuador: Charles Darwin Foundation.
- Clark, D., Guayasamin, C., Pazmiño, O., Donoso, C., & Paez, Y. (1982). *The Tramp Ant Wasmannia auropunctata: Autecology and Effects on Ant Diversity and Distribution on Santa Cruz Island, Galapagos*. Biotropica. Vol 14. doi:10. /2388026
- Dvorak, M., Fessl, B., Nemeth, E., & Kleindorfer, S. (2012). *Distribution and abundance of Darwin's finches and other land birds on Santa Cruz Island, Galápagos: evidence for declining populations*. Cambridge University Press. doi:<https://doi.org/10.1017/S0030605311000597>
- FCD y WWF. (2018). *Atlas de Galápagos-Ecuador: Especies Nativas e Invasoras*. Quito: FCD y WWF-Ecuador.
- FCD (2014). Data Zone 2014. Obtenido de: <https://www.darwinfoundation.org/es/>
- Fiala, B., Grunsky, H., Maschwitz, U., & Linsenmair, E. (1994). *Diversity of ant-plant interactions: protective efficacy in Macaranga species with different degrees of ant association*. Oecología. Vol 92. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00323148>
- Gradstein, S., & Weber, W. (1982). *Bryogeography of the Galapagos islands*. Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht. Vol 515.

- Green, P., O'Dowd, D., Abbott, K., Jeffery, M., Retallick, K., & Mac Nally, R. (2011). *Invasional meltdown: Invader-invader mutualism facilitates a secondary invasion*. Ecology Society of America.
- Guézou, A., Chamorro, S., Pozo, P., Guerrero, A., Atkinson, A., Buddenhagen, R., & Gardener, M. (2016). *CDF Checklist of Galapagos Introduced Plants*. Santa Cruz island: Charles Darwin Foundation.
- Harvey, J., Bukovinszky, T., & Van der Putten, W. (2010). *Interactions between invasive plants and insect herbivores: A plea for a multitrophic perspective*. doi:doi:2251-2259
- Hederson, S., Dawson, T., & Whittaker, R. (2006). *Progress in invasive plants research*. Oxford: Progress in Physical Geographt 30(1): 25-46.
- Heil, M., & McKey, D. (2003). *Protective Ant-Plant Interactions as Model Systems in Ecological and Evolutionary Research*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. Vol 34. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410>
- Heraty, J., & Herrera, H. (2018). *CDF Checklist of Galapagos Ants, bees, wasp, and related groups*. Charles Darwin Foundation. Obtenido de https://www.darwinfoundation.org/media/pdf/checklist/2018Jan17_Heraty_et_al_Galapagos_Hymenoptera_Checklist.pdf
- Hickman, C., & Lippd, J. (1985). *Geologic Youth of Galápagos Islands Confirmed by Marine Stratigraphy and Paleontology*. Science. doi:10.1126/science.227.4694.1578
- Horvitz, C. (1981). *Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore Calathea microcephala (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): Microsite selection and aril removal by neotropical ants, Odontomachus, Pachycondyla, and Solenopsis (Formicidae)*. Oecología Vol 51. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00344651>
- Jager, H., Kowarik, I., & Tye, A. (2009). *Destruction without extinction: long-term impacts of an invasive tree species on Galapagos highland vegetation*. Journal of Ecology 97.
- Johnson, M., Bertrand, J., & Turcotte, M. (2016). *Precision and accuracy in quantifying herbivory*. Ecological Entomology 41. Obtenido de <https://doi.org/10.1111/een.12280>
- Koptur, S., Rico, V., & Palacios, M. (1998). *Ant protection of the nectaried fern Polypodium plebeium in central Mexico*. American Journal of Botany.
- Lanteri, A. (2001). *Biogeografía de las islas Galápagos: Principales aportes de los estudios filogenéticos*. UNAM.
- Lockwood, J., Hoopes, M., & Marchetti, M. (2013). *Invasion ecology*. UK: Wiley-Blackwell.
- McNeely, J. (2001). *The Great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive Alien Species*. IUCN Biodiversity Policy Coordindination Division.
- Mehta, S., Haight, R., Homans, F., Polasky, S., & Venette, R. (2006). *Optimal detection and control strategies for invasive species management*. Elsevier: Ecological Economics. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2006.10.024>

- Messina, F. (1981). *Plant Protection as a Consequence of an Ant-Membracid Mutualism: Interactions on Goldenrod (Solidago Sp.)*. Ecological Society of America. doi:<https://doi.org/10.2307/1941499>
- Michell, C., Agrawal, A., Bever, J., Gilbert, G., Hufbauer, R., Klironomos, J., Maron, J., Morris, W., Parjer, I., Power, A., Seabloom, E., Torchin, M., & Vásquez, D. (2006). *Biotic interactions and plant invasion*. Ecology Letter. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00908.x>
- Nicholls, H. (2014). *The Galapagos A natural history*. Philadelphia: Basic Books.
- O'Dowd, D., Green, P., & Lake, P. (2003). *Invasional "meltdown" on an oceanic island*. Ecology Letters 6. doi:[046/j.1461-0248.2003.00512.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00512.x)
- Rentería, J., & Buddenhagen, C. (2006). *Invasive plants in the Scalesia pedunculata forest at Los Gemelos, Santa Cruz, Galapagos*. Galapagos Research, 64, pp. 31-35. Obtenido de <http://aquaticcommons.org/21128/>
- Rico, V., & Olivera, P. (2007). *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. The university of Chicago Press Books. doi:[10.7208/chicago/9780226713540.001.0001](https://doi.org/10.7208/chicago/9780226713540.001.0001)
- Rivas-Torres, G., Luke, S., & Loiselle, B. (2017). *Plant community composition and structural characteristics of an invaded forest in the Galapagos*. Biodiversity and Conservation. Vol 27. doi:<https://doi.org/10.1007/s10531-017-1437-2>
- Rueda, D. (2017). Estado de conservación de las especies de Galápagos.
- Schemske, D. (1980). *The Evolutionary Significance of Extrafloral Nectar Production by Costus Woodsonii*. Journal of Ecology, Vol 68. Obtenido de <https://www.jstor.org/stable/2259468>
- Schupp, E. (1986). *Azteca protection of Cecropia: ant occupation benefits juvenile trees*. Oecologia 70(3). doi:[10.1007/bf00379500](https://doi.org/10.1007/bf00379500)
- Traveset, A., Chamorro, S., Olesen, J., & Heleno, R. (2015). *Space, time and aliens: charting the dynamic structure of Galapagos pollination networks*. AoB Plants 7: plv068. doi:[doi:10.1093/aobpla/plv068](https://doi.org/10.1093/aobpla/plv068)
- Trueman, M., Standish, R., Orellana, D., & Cabrera, W. (2014). *Mapping the extend and spread of multiple plant invasion can help prioritise management in Galapagos National Park*. Neobiota. doi:[doi:10.3897/neobiota.23.7800](https://doi.org/10.3897/neobiota.23.7800)
- Vasconcelos, H. (1991). *Mutualism between Maieta guianensis Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores*. Oecología. doi:<https://doi.org/10.1007/BF00325269>

Völkl, W., Woodring, J., Fischer, M., Lorenz, M., & Hoffmann. (1999). *Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences*. *Oecologia*. Vol 118. doi: <https://doi.org/10.1007/s004420050751>

ANEXO A: ÁREA DE ESTUDIO

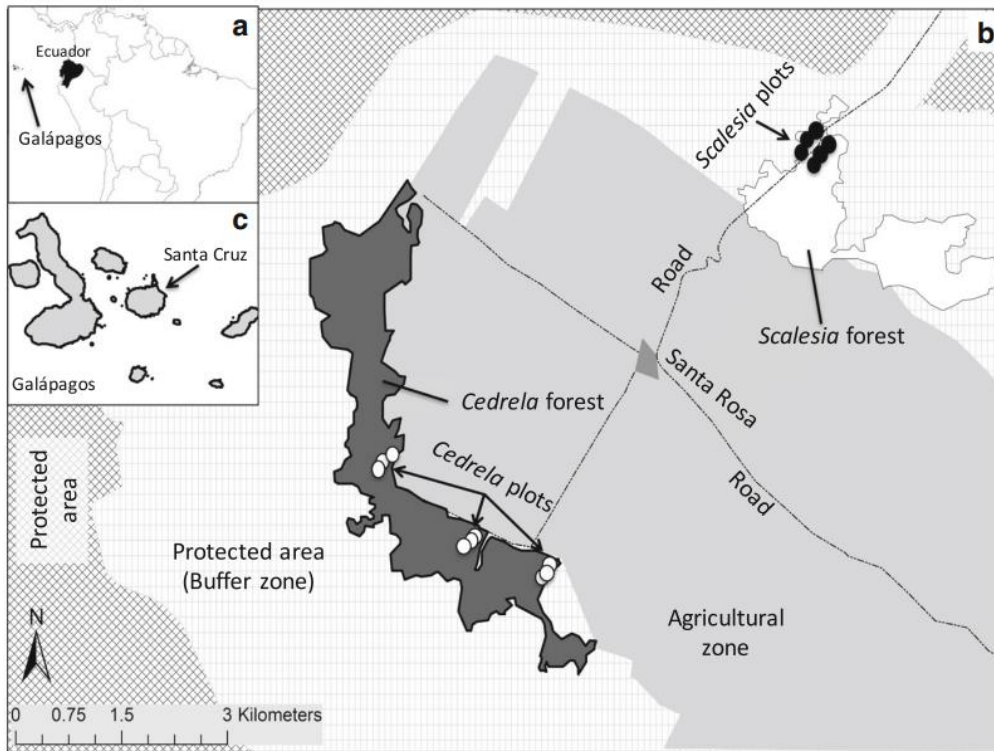


Figura 1: Sitio donde el estudio fue realizado: Isla Santa Cruz-Galápagos (modificado de Rivas-Torres, et al. 2018, con permiso del autor).