

A detailed scientific illustration of a yellow ant. The image shows a close-up of the ant's head on the right, featuring its mandibles, antennae, and compound eyes. The ant's legs are shown on the left, with visible segments and fine hairs. The illustration uses fine lines and stippling for shading and texture. The background is white, with semi-transparent grey bars containing text.

Introducción a las hormigas de la región Neotropical

Fernando Fernández

Editor



INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN
DE RECURSOS BIOLÓGICOS
ALEXANDER VON HUMBOLDT

© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt, excepto capítulo 6 y anexo 1.

Los textos pueden ser utilizados total o parcialmente
(excepto Capítulo 6 y Anexo 1) citando la fuente. 2003.

© Smithsonian Institution Press: Capítulo 6 y Anexo 1. 2003.

DIRECCIÓN GENERAL

Fernando Gast Harders

CORRECCIÓN DE ESTILO

Claudia María Villa García
Diego Andrés Ochoa Laverde
Jorge Escobar Guzmán

ILUSTRACIÓN

Edgar E. Palacio

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN

Liliana Patricia Aguilar Gallego

IMPRESIÓN

Acta Nocturna

Impreso en Bogotá, Colombia. Noviembre de 2003

ISBN: 958-8151-23-6

CÍTESE COMO:

Fernández F. (ed.). 2003. *Introducción a las Hormigas de la
región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos
Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
XXVI + 398 p.

PALABRAS CLAVE

Hormigas, Región Neotropical, Formicidae, Mirmecología

*Esta obra contribuye al Inventario Nacional
de la Biodiversidad de Colombia*



Portada: *Lenomyrmex costatus*, obrera (Panamá)



Libertad y Orden
MINISTERIO DE AMBIENTE, VIVIENDA
Y DESARROLLO TERRITORIAL
REPÚBLICA DE COLOMBIA



Embajada Real de los
Países Bajos



Banco Mundial



GEF

Tabla de contenido

Presentación

Fernando Gast H. – Director Instituto Humboldt IX

Índice de los autores XI

Índice de figuras, cuadros y tablas XIII

Introducción

Hormigas: 120 millones de años de historia
F. Fernández XXI

Agradecimientos XXV

SECCIÓN I – Sistemática, filogenia y biogeografía

Capítulo 1

Sistemática y filogenia de las hormigas: breve repaso a propuestas
F. Fernández y E. E. Palacio 29

Capítulo 2

La nueva taxonomía de hormigas
D. Agosti y N.F. Johnson 45

Capítulo 3

Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical
F. Fernández y M. Ospina 49

Capítulo 4

Biogeografía de las hormigas neotropicales
J.E. Lattke 65

SECCIÓN II – Biología

Capítulo 5

Breve introducción a la biología social de las hormigas
F. Fernández 89

Capítulo 6

Introducción a la ecología de las hormigas
M. Kaspari 97

Capítulo 7

Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del *Cerrado*
R. Silvestre, C.R.F. Brandão y R. Rosa da Silva 113

Capítulo 8	
Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales	
A. Dejean, B. Corbara, F. Fernández y J.H.C. Delabie	149
Capítulo 9	
Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo	
A.M. Arcila y F.H. Lozano-Zambrano	159
Capítulo 10	
Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción	
J.H.C. Delabie, M. Ospina y G. Zabala	167
Capítulo 11	
Relaciones entre hormigas y “homópteros” (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha)	
J.H.C. Delabie y F. Fernández	181
SECCIÓN III - Metodologías de captura y estudio	
Capítulo 12	
Metodologías de captura y estudio de las hormigas	
C.E. Sarmiento-M	201
Capítulo 13	
Conservación de una colección de hormigas	
J.E. Lattke	211
SECCIÓN IV – Claves y sinopsis de las subfamilias y géneros	
Capítulo 14	
Morfología y glosario	
B. Bolton, E.E. Palacio y F. Fernández	221
Capítulo 15	
Claves para las subfamilias y géneros	
E.E. Palacio y F. Fernández	233
Capítulo 16	
Subfamilia Ponerinae	
J.E. Lattke	261
Capítulo 17	
Subfamilia Cerapachyinae	
W.P. MacKay	277
Capítulo 18	
Subfamilia Ecitoninae	
E.E. Palacio.....	281
Capítulo 19	
Subfamilia Leptanilloidinae	
C.R.F. Brandão.....	287

Capítulo 20	
Subfamilia Dolichoderinae	
F. Cuezco	291
Capítulo 21	
Subfamilia Formicinae	
F. Fernández	299
Capítulo 22	
Subfamilia Myrmicinae	
F. Fernández	307
Capítulo 23	
Subfamilia Pseudomyrmecinae	
P.S. Ward	331
 SECCIÓN V – Importancia económica	
Capítulo 24	
Hormigas de importancia económica en la región Neotropical	
T.M.C. Della Lucia	337
Capítulo 25	
Hormigas urbanas	
P. Chacón de Ulloa	351
 SECCIÓN VI - Hiperdiversidad y listas	
Capítulo 26	
La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de <i>Pheidole</i>	
E.O. Wilson	363
Capítulo 27	
Listado de los géneros de hormigas del mundo	
F. Fernández	359
Capítulo 28	
Lista de las especies de hormigas de la región Neotropical	
F. Fernández	379
 ANEXOS	
Anexo 1:	
El Protocolo ALL: un estándar para la colección de hormigas del suelo	
D. Agosti y L.E. Alonso	415
Anexo 2:	
Listado de museos con colecciones de hormigas	
C. Lauk, C.R.F. Brandão y D. Agosti	419

Capítulo 8

Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales

*A. Dejean, B. Corbara, F. Fernández y
J.H.C. Delabie*

Estudios sobre artrópodos de las copas de los árboles en los bosques tropicales muestran la preponderancia de las hormigas, frecuentemente representando el 90% de los individuos y el 50% de la biomasa (para las definiciones de “*canopy*”, o copa de árboles, véase Moffett 2000). Las hormigas arbóreas tropicales se caracterizan por alta abundancia y diversidad moderada (Adis *et al.* 1984; Stork 1991; Tobin 1994, 1995; Davidson y Patrell-Kim 1996; Brühl *et al.* 1998; Fernández 1998). Este notable exitoso suceso puede ser un reflejo de las adaptaciones de estas hormigas arbóreas a este ambiente particular, tridimensional (en oposición al ambiente bidimensional de las hormigas habitantes del suelo). Entre las principales desventajas de este medio se puede notar el número limitado de sitios para nidificación y fuentes de alimentación, factores climáticos, y el hecho de que las copas de los árboles son más bien secas en comparación con el suelo (Adis *et al.* 1984; Wilson 1987; Stork 1991; Davidson y Patrell-Kim 1996; Davidson 1997; Floren y Linsenmair 1997; Yanoviak y Kaspari 2000).

Las hormigas que se encuentran en los árboles pueden incluir auténticas habitantes de árboles y además especies del suelo que pueden desarrollar colonias en suelo “colgante” y epífitas (Longino y Nadkarni 1990; Delabie y Dos Mariano, en prensa). Esto es frecuente en el neotrópico donde abundan bromelias y orquídeas epífitas, así como aráceas hemiepífitas del género *Phyllodendron* (Dejean *et al.* 1995; Blüthgen *et al.* 2000; Durou *et al.* 2002). En Africa, helechos epífitos y aráceas hemiepífitas del género *Rektophyllum* juegan el mismo papel, aún si son menos frecuentes (Ngnegueu y Dejean 1992; Djiéto-Lordon *et al.* 2002). Otras especies de hormigas crípticas nidifican en hendiduras de la corteza áspera de algunos árboles. Muchas especies arbóreas poseen nidos polídomos construidos con cartón, o en ramas huecas (véase Delabie *et al.* 1991; Fowler *et al.* 1997).

La técnica de niebla de insecticida (*fogging*) ha permitido que los investigadores obtengan información sobre la presencia de hormigas en copas de los árboles en términos de abundancia y riqueza de especies (Adis *et al.* 1998; Brühl *et al.* 1998; Schulz y Wagner, sin publicar). Como resultado, esta técnica es particularmente útil para estudios comparados sobre el impacto de la tala de árboles sobre las comunidades de artrópodos arbóreos (Lawton *et al.* 1997; Watt *et al.* 1997, 2002; Floren y Lisenmair 1999, 2001; Floren *et al.* 2001).

Otras técnicas de muestreo que dependen de artefactos de exploración, como las grúas de árbol, la «balsa de árbol» o el «trineo de árbol», son inadecuados para estimar la riqueza de especies de hormigas (detalles de estas técnicas pueden encontrarse en Basset *et al.* 2002). En Camerún del Sur, por medio de estas últimas dos técnicas encontraron sólo 28 especies de hormigas en 167 árboles en un bosque maduro (Dejean *et al.* 2000a), mientras que el *fogging* permitió a Watt *et al.* (2002) registrar 97 especies en plantaciones de la combretácea *Terminalia ivorensis*, un árbol maderable de rápido crecimiento. Entre estas especies, las 22 más comunes constituyeron hasta el 99% del número total de individuos de hormigas coleccionadas. Debido a su facilidad para observación directa, las grúas, “balsas” y “trineos” de copas de árboles pueden tener un mejor uso para hacer investigación en comportamiento y ecología a nivel de la colonia. Las grúas y “balsas” permiten estudios repetibles a largo plazo, mientras los “trineos” de copas de árboles permiten la colección de datos sobre un largo número de árboles (Blüthgen *et al.* 2000; Dejean *et al.* 2000b).

Mosaicos de hormigas: historia y definiciones

Wilson (1958) fue el primero en describir la distribución desigual de la fauna de hormigas arbóreas en los bosques tropicales. La noción de «mosaicos de hormigas» aparece después en una serie de estudios realizados en plantaciones de árboles de cacao en África (Room 1971; Majer 1972, 1976a, b; Leston 1973; Taylor 1977; Jackson 1984). Los cacaotales ofrecen una “copa” accesible que permite identificaciones rápidas y eficientes de las hormigas en cada árbol. El concepto de «mosaico de hormigas» se generalizó después para incluir bosques de América, Papúa y Australia, así como plantaciones de árboles de cultivo (Room 1975; Leston 1978; Winder 1978; Majer 1990, 1993; Paulson y Akre 1991; Adams 1994; Andersen y Reichel 1994; Majer *et al.* 1994; Medeiros *et al.* 1995, 1996; Armbrrecht *et al.* 2001). Este concepto no es exclusivo para copas de árboles, pues se ha atribuido en otras diferentes situaciones donde se ha estudiado la dominancia de especies de hormigas, como en casas, maderos caídos en descomposición y suelo (Delabie *et al.* 1995, 1997 y resultados en prensa).

Estos estudios han mostrado que las copas de los bosques tropicales y árboles cultivados están ocupados por especies de hormigas “dominantes”. Estas se caracterizan por colonias muy pobladas (varios cientos de miles a varios millones de individuos), la habilidad para construir nidos grandes o polídomos (constructoras de cartón, hormigas carpinteras y tejedoras), y una territorialidad elevada intra e interespecífica. Como consecuencia de su comportamiento territorial, las hormigas dominantes se distribuyen en un patrón de mosaicos de tres dimensiones en las copas de los bosques (Leston 1973). Estas hormigas arbóreas dominantes se llaman también “dominantes territoriales” o simplemente especies “territoriales” (Vepsäläinen 1982; Davidson 1998), siendo lo mismo la definición (i.e., especies de hormigas que defienden espacio *per se*, i.e., territorios espaciales absolutos, usualmente contra enemigos intraspecíficos y algunos interespecíficos). En comparación, en especies del suelo se puede hablar de “dominancia numérica”, o de la predominancia de especies en número, biomasa o frecuencia de ocurrencia en la comunidad de hormigas, “dominancia comportamental”, o dominancia en competencia interespecífica debido a habilidades superiores de lucha

o reclutamiento, y “dominancia ecológica” que aplica a especies invasivas, o la combinación de dominancia numérica y comportamental (Davidson 1998).

Hölldobler y Lumsden (1980) fueron los primeros en demostrar que las colonias de las hormigas tejedoras de África *Oecophylla longinoda* Latreille obtienen ventajas considerables al excluir competidores de su territorio, más allá de sus nidos y fuentes de alimentación cercanas. Ellos introdujeron el concepto de «territorio absoluto». En esta situación el territorio se marca con feromonas persistentes o con marcas territoriales que pueden persistir más de un año (Beugnon y Dejean 1992). Este territorio se defiende, especialmente en la periferia, día y noche, contra extraños de la misma especie y otras especies de hormigas dominantes. Colonias pequeñas de hormigas no dominantes pueden ser toleradas. La exclusión mutua de miembros extraños de colonias vecinas, durante interacciones agresivas, llevan a la formación de zonas “vacías” que constituyen una “tierra de nadie” (Hölldobler 1979; Hölldobler y Wilson 1978, 1990a).

Defender el “territorio absoluto”, aunque puede ser energéticamente costoso, no es un problema para las especies involucradas en explotación de néctares extraflorales ricos en azúcares (NEF) y ligamaza producida por trofobiontes (véase Delabie 2001 y capítulo 11). Estos últimos son principalmente hemipteros del antiguo taxón “Homoptera” (i.e. áfidos, cóccidos, pseudocóccidos, membráccidos, tetigométridos), aunque algunas veces son atendidos heterópteros (véase Dejean *et al.* 2000c; Gibernau y Dejean 2001; Dejean *et al.* 2002). Como resultado, la energía no es un factor limitante en la defensa del territorio. Más aún, los NEF o los trofobiontes son capaces de desarrollarse sobre diferentes especies de árboles, ciertamente modelando el mosaico de hormigas (Davidson 1997; Blüthgen *et al.* 2000; Dejean *et al.* 2000e; Hossaert-McKey *et al.* 2001). La necesidad de sustancias azucaradas puede ilustrarse por la ausencia de mosaicos de hormigas en árboles de copa baja de un bosque virgen en Borneo donde están notoriamente ausentes los hemipteros asociados a hormigas (Floren y Lisenmair 2000), mientras que hay mosaicos de hormigas en árboles de niveles superiores en la misma región biogeográfica (N. Stork, com. per.).

Relaciones entre hormigas dominantes y otras especies arbóreas

Las hormigas arbóreas dominantes toleran la presencia de especies “no dominantes” en sus territorios. Las hormigas no dominantes poseen colonias menos numerosas (hasta unos pocos miles de individuos) y generalmente dependen para nidificación de estructuras botánicas preexistentes (ramas huecas, cortezas, epífitas). Se ha descrito también un

estado intermedio, conocido como “subdominante”. Corresponde a especies que generalmente actúan como no dominantes pero que, bajo ciertas condiciones, defienden sus territorios en la misma forma en que lo hacen los dominantes (Majer 1972, 1993; Leston 1973; Hölldobler y Wilson 1977, 1978; Hölldobler 1979, 1983; Majer *et al.* 1994). Las no domi-

nantes toleradas por dominantes se seleccionan parcialmente por su tamaño, donde aquellas no dominantes similares en tamaño a las dominantes pueden ser posibles presas (Majer *et al.* 1994).

En Camerún, cuando grandes colonias de *O. longinoda* producen su cría, la necesidad de proteína es tan grande que ciertas obreras cazan en territorios secundarios a nivel del suelo (Dejean 1990b, 1991). Las obreras pueden atacar y diezmar las crías de colonias de *Camponotus* y *Polyrhachis*, colonias que éstas obreras normalmente toleran dentro de su territorio (Mercier *et al.* 1998; Dejean, observación personal). En esta situación, las especies no dominantes sirven como una especie de reserva alimenticia para las dominantes. Hormigas dominantes pueden también robar presas de las no dominantes (lo mismo es cierto entre especies no dominantes). Este es el caso de las especies africanas *Polyrhachis laboriosa* F. Smith y *P. weissi* Santschi que comparten árboles con *O. longinoda*. Para evitar robo de presas, algunas obreras guardias de *P. laboriosa* liberan alomonas sobre sus presas capturadas, mientras sus compañeras las despedazan en el sitio. Actos de intimidación entre guardias, más alomonas depositadas alrededor del perímetro de captura de la presa, impiden la confrontación directa entre obreras de esas especies (Mercier *et al.* 1998).

Majer (1976a,b) notó que ciertas especies subdominantes desarrollan colonias que pueden ocupar toda la copa de un árbol, comportándose como dominantes y excluyendo otras especies de hormigas de sus territorios, incluyendo conocidas dominantes. Lo mismo se observa en bosques de man-

gle en la costa oriental de Brasil donde algunas especies normalmente subdominantes (como *Camponotus*) actúan como verdaderas dominantes (Delabie y Dos Mariano en prensa). La hormiga africana *Polyrhachis laboriosa* es una típica especie subdominante que es capaz de ocupar árboles enteros de cacao o árboles pioneros en los bordes de bosque (Majer 1976a, b; Dejean y Gibernau 2000). Esta especie ha desarrollado una agresividad limitada a través de comportamiento ritualizado, a nivel intraespecífico o cuando está en confrontación con *Camponotus brutus* Forel. En este último caso, ambas especies pueden compartir el mismo territorio, siendo *P. laboriosa* activa durante el día y *C. brutus* en la noche, permitiendo la ocupación permanente del territorio (Mercier y Dejean 1996; Mercier *et al.* 1997).

Dos especies compartiendo el mismo territorio y que son dominantes se llaman “codominantes” de acuerdo con Majer (1976b) y frecuentemente resultan en ritmos complementarios de actividad de las dos especies, una diurna, la otra nocturna (véase Mercier y Dejean 1996; Dejean y Olmsted 1997; Mercier *et al.* 1998; Hossaert-McKey *et al.* 2001). La ocurrencia de especies codominantes en copas de árboles de la Guyana Francesa es relativamente frecuente si se compara con los bosques de África (Majer *et al.* 1994; Dejean *et al.* 1999). Entre las especies codominantes, “parabióticas”, como *Camponotus femoratus* Fabricius y *Crematogaster limata parabiótica* Smith es frecuente que compartan las mismas pistas y nidos (jardines de hormigas), aunque se abrigan en diferentes cavidades de los nidos (véase Wilson 1987; Davidson 1988; Dejean *et al.* 2000a; VanDunné y Mora 2001).

Comportamiento depredador de hormigas arbóreas

Se ha considerado generalmente que en hormigas la vida arbórea se adquirió secundariamente (Hölldobler y Wilson 1990a). Se mencionó arriba que las hormigas arbóreas explotan fuentes energéticas de azúcar como néctar extrafloral y ligamaza de hemípteros, sin que la “energía” sea un factor limitante. Por otro lado, el nitrógeno puede ser un factor limitante, de tal forma que muchas especies arbóreas dominantes poseen obreras con cutículas delgadas y veneno no proteínico (Davidson 1997; Orivel y Dejean 1999). Una gran proporción de nitrógeno se adquiere explotando el exceso de ligamaza de los trofobiontes (Way 1963; Carroll y Janzen 1973, Delabie 2001).

Modos especiales de depredación se consideran buenas adaptaciones a la vida arbórea (como en el caso de *Ectatomma tuberculatum* (Olivier), Delabie y Barbola 1990), donde muchas presas tienen generalmente más probabilidad de escaparse cuando están en el árbol. El comportamiento depredador de la hormiga tejedora *O. longinoda* ha sido el más estudiado y sirve de referencia. Esta hormiga dominante caza diurnamente en grupos. La presa, que puede ser detectada

por la vista a una distancia relativamente larga, es capturada e inmobilizada por una obrera que llama a sus compañeras con la ayuda de una feromona. Estas agarran algunos de los apéndices de la presa y halan hacia atrás, separando la presa. Este comportamiento, que aún se usa para presas relativamente pequeñas (solo presas muy pequeñas pueden ser el botín de obreras solitarias), también permite la captura de grandes insectos (Dejean 1990a, b; Hölldobler y Wilson 1990a). Presas enteras se recuperan cooperativamente, incluyendo presas tan pesadas como pájaros pequeños (Wojtusiak *et al.* 1995). Esta forma de captura y recuperación de presas requiere que las obreras se adhieran al sustrato por medio de poderosas almohadillas y uñas adhesivas, característica que parece ser general en especies arbóreas (Wojtusiak *et al.* 1995; Federle *et al.* 2000; Orivel *et al.* 2001; Richard *et al.* 2001; Djiéto-Lordon *et al.* 2001c).

Otras hormigas dominantes exhiben un comportamiento similar en su trato a la presa. La detección puede ocurrir desde una corta distancia o aún por contacto; el veneno generalmente se usa para someter la presa antes de destasarla en el

sitio y transportarla en pequeñas partes. Hay varios casos registrados para África (Ngnegueu y Dejean 1994; Kenne *et al.* 2000; Richard *et al.* 2001; Djiéto-Lordon *et al.* 2001c).

Las obreras de la especie subdominante *P. laboriosa* cazan solitariamente y son capaces de someter presas grandes. Cuando una obrera no puede hacerse a una presa, convoca a compañeras distantes. Sus compañeras reclutadas cortan la presa en el sitio y generalmente transportan las piezas

solas (Dejean *et al.* 1994b). La caza solitaria, observada en algunas especies tropicales no dominantes, parece ser un hecho de amplia distribución (Dejean y Corbara 1990; Orivel *et al.* 2000; Djiéto-Lordon *et al.* 2001a). Esto probablemente depende de venenos muy potentes como se ha observado en *Pachycondyla goeldii* (Forel) (Orivel y Dejean 2000; Orivel *et al.* 2001). En algunas especies, cuando se ha capturado una presa grande, toda la colonia puede desplazarse hacia la presa y consumirla allí (Djiéto-Lordon *et al.* 2001b).

Factores que influyen en la distribución de hormigas dominantes

Los mosaicos de hormigas no son una constante en copas de bosques y plantaciones tropicales. Por ejemplo, en las copas bajas de árboles de un bosque maduro en Borneo, no se detectaron mosaicos de hormigas (Floren y Lisenmair 2000). En bosques y plantaciones al norte de Australia, las coronas de árboles entre bloques de hormigas dominantes están sin hormigas, ocupadas por hormigas arbóreas no dominantes, o están visitadas por especies que nidifican en el suelo (Majer y Camer-Pesci 1991). También puede ocurrir que los investigadores puedan subestimar la presencia de ciertas especies dominantes, independientemente de la técnica usada. Este puede ser el caso de *Paraponera clavata* Fabricius, una ponerina nocturna de gran tamaño que nidifica en el suelo en la base de árboles que posean nectarios extraflorales. Durante el día, los árboles parecen estar desprovistos de hormigas o estar ocupados por *Crematogaster* spp., mientras que, en la noche, numerosas obreras gigantes forrajean entre las hojas (Young y Hermann 1980; Breed y Harrison 1989; Hölldobler y Wilson 1990b; A. Dejean, observación personal).

Comparaciones entre diferentes especies de árboles cultivados muestran diferentes asociaciones en la comunidad de hormigas. La presencia de nectarios extraflorales e insectos productores de ligamaza “modelan” la distribución de hormigas dominantes (Blüthgen *et al.* 2000; Dejean *et al.* 2000e; Hossaert-McKey *et al.* 2001). En plantaciones de árboles, las proporciones de diferentes hormigas dominantes varían con la especie de cultivo. Por ejemplo *O. longinoda*, como

Oecophylla smaragdina Fabricius de Asia, es relativamente frecuente en árboles de cítricos y mango, menos frecuente en cacaotales, y raras en palmas (Majer 1976 a, b; Jackson 1984; Dejean *et al.* 1997; Mercier 1997; Way y Bolton 1997).

En Camerún, estudios etológicos realizados con *O. longinoda* y *T. aculeatum*, dos especies que compiten por sitios de nidificación en formaciones pioneras y plantaciones, permiten demostrar que la selección de plantas hospedadoras por hembras aladas (diseminación de colonias) y obreras (gemación de colonias; i.e., nuevas colonias iniciadas por obreras y reinas originadas de una colonia ya existente) pueden tomar dos caminos. Individuos de *O. longinoda* escogen espontáneamente hojas de cítricos o mango en lugar de hojas de cacao y guava. Lo contrario es cierto para obreras de *T. aculeatum*. No obstante, usando hembras aladas y obreras originadas de una de las plantas para evaluar, se mostró en ambas especies la existencia de un proceso de familiarización, el cual puede suplantar la atracción “innata”. Individuos criados en contacto con una de las plantas evaluadas durante la vida larval (aprendizaje preimaginal) o en los primeros días de vida adulta (aprendizaje temprano), o ambos, tienen la tendencia a escoger hojas de la planta con la cual estuvieron en contacto. Después de varios días de vida adulta, esta condición no es posible. Hay, no obstante, un periodo sensible después del cual la influencia del ambiente es obsoleta, sugiriendo un proceso de *imprinting* (Djiéto-Lordon y Dejean 1999).

Dinámica de las asociaciones

En los bosques húmedos de Akok, en Camerún, sólo se registraron tres especies dominantes de hormigas en 167 árboles muestreados. Uno de éstas, *Crematogaster depressa* (Latreille) ocupó el 87.4% de los árboles (N. Stork, com. pers., también observó la excesiva representación de una especie de hormiga en un bosque de Asia). También se han encontrado *Crematogaster* sp.1 (1.8% de los árboles), y *O. longinoda* (6%). En el bosque de Makandé, Gabón, de carácter secundario debido a la presencia del árbol de Okoumé (*Aucoumea klaineana*; Burseraceae), *T. aculeatum* fue la más frecuente (en 27.5% de 200 árboles) entre 18 espe-

cies de hormigas. Resultados similares se obtuvieron en un bosque secundario de 50 años en Matomb, Camerún. En los bordes de bosque, *O. longinoda* y *T. aculeatum* fueron las especies más frecuentes, aunque especies que nidifican en el suelo y forrajean en los árboles compiten con estas hormigas (Dejean *et al.* 1994a; Dejean *et al.* 2000b; Dejean y Gibernau 2000; Dejean *et al.* 2000e). Algunas observaciones breves en los parques nacionales Amacayacú y Nukak Makú, amazonía colombiana, sugieren que *Cephalotes atratus* y *Dolichoderus* sp. pueden ser localmente muy abundantes en algunos árboles.

En 1990, Kenne (sin publicar), quien estudió plantaciones de citrus y guava en Camerún, observó que los tratamientos con insecticida favorecieron hormigas que nidifican en el suelo y buscan su alimento en los árboles. Estas hormigas ocupan el 94.2% de los árboles de cítricos (N=593) durante periodos de tratamiento con insecticida. Obreras de *Myrmicaria opaciventris* se observaron en todos los árboles (véase también Kenne y Dejean 1999), mientras que se observaron *Camponotus acvapimensis* Mayr y *Paratrechina longicornis* (Latreille) en 51.4% y 39.3% de los árboles, respectivamente. Estas tres especies se toleran entre sí y se observaron frecuentemente en el mismo árbol. Hormigas realmente arbóreas ocuparon sólo el 5.8% de los árboles. Una evaluación paralela realizada en plantación de guava donde se detuvieron tratamientos con insecticidas por dos años, mostró que las colonias de hormigas arbóreas ocuparon el 65.3% de los árboles (N = 414) donde excluyeron hormigas nidificadoras en el suelo y forrajeras en árboles. Mercier (1997) estudió una plantación de mango durante ocho años (1989-1996) después de tratamiento con insecticida. Se observó un establecimiento progresivo del mosaico. Dos años después de que se detuvo el tratamiento con insecticidas, el 73% de los árboles estaban ya ocupados por especies de hormigas arbóreas, y después de seis años este nivel alcanzó el 100% (N = 284). En plantaciones de cacao en Bahía, Brasil se observó una situación similar, donde *Wasmannia auropunctata* (Roger), que nidifica en el suelo y normalmente vive discretamente en la hojarasca, ocupó copas de cacaotales de amplias áreas, con el estatus de dominante, después de aplicación de insecticidas con la

consecuente eliminación de otras hormigas arbóreas dominantes, como *Azteca* spp. o *Crematogaster* spp. (Delabie 1988, 1990). Después de diez años (Delabie y Dos Mariano en prensa), la situación, favorecida por una fuerte crisis económica regional que disminuyó drásticamente el uso de insecticidas en los cacaotales de Brasil, ha vuelto a sus comienzos y, actualmente, *W. auropunctata* ha desaparecido virtualmente de las copas de los árboles.

Estas observaciones sugieren que, como una regla general en un ambiente de bosque tropical o algo parecido, la aplicación regular de insecticidas (o de cualquier otro impacto sobre ecosistemas o agrosistemas arbóreos), seguidas por su suspensión, es concomitante a una sucesión de diferentes grupos de especies de hormigas, donde las especies del suelo y que forrajean en los árboles, inicialmente favorecidas por el tratamiento, sustituyen a las hormigas originalmente dominantes en los árboles. Más aún, si la aplicación de insecticida se detiene, estas hormigas después son reemplazadas por otras “intermedias” o dominantes definitivas, de acuerdo con el tiempo desde la última aplicación y a la habilidad de la comunidad para regenerar. En cualquier forma, con o sin impactos grandes sobre los mosaicos de hormigas arbóreas dominantes, se ha observado que algunos cambios ocurren naturalmente en el equilibrio del mosaico, donde varias especies pueden cambiar oportunísticamente su estatus dominante o subdominante, y donde la ocupación espacial de los árboles está sujeta a reorganización entre las especies (Medeiros *et al.* 1995; Armbrecht *et al.* 2001).

Protección de plantas por hormigas dominantes: el uso de hormigas como agentes de control biológico

El uso de hormigas dominantes como agentes de control biológico es tradicional en el sur de Asia, donde *O. smaragdina* es tolerada, o aún más introducida en cítricos en jardines (Huang y Yang 1987; Way y Khoo 1992; van Mele y Cuc 2000). Se ha observado esta hormiga como un agente eficaz de control de plagas de anacardo en Australia (Peng *et al.* 1997). En Africa se ha observado la eficacia de hormigas arbóreas dominantes contra defoliadores en cacaotales, palmas y cocos (Way 1953; Majer 1976a, b, 1993; Dejean *et al.* 1991, 1997; Bigger 1993). Lo mismo se ha evidenciado en Suramérica (Majer y Delabie 1993). Bajo condiciones naturales, se han observado dominantes en Africa como buenos protectores de árboles contra langostas (Orthoptera) gregarias (Dejean 2000; Dejean *et al.* 2000d).

Con estudios de cacaotales, Majer (1976a, b; 1993) introdujo la noción de “manipulación de mosaicos de hormigas”. Efectivamente, las plantas mantienen hemípteros productores de ligamaza, a su vez explotados por hormigas, y a cambio las plantas están protegidas contra otros herbívoros (Delabie 2001). En este contexto, hormigas dominantes pueden ser

agentes efectivos de control biológico contra plagas de cosechas, bajo el supuesto de que los hemípteros no dañen la planta. Esta situación está demostrada satisfactoriamente por el uso de *O. smaragdina* en jardines de cítricos en Asia.

Numerosos estudios sobre mosaicos de hormigas se han realizado sobre cacaotales para determinar el impacto de diferentes especies de hormigas sobre control de plagas. Muchos de estos estudios se han realizado en Africa (Majer 1976a, b, 1993; Taylor 1977; Dejean *et al.* 1991; Bigger 1993), y algunos en Suramérica (Majer y Delabie 1993; Delabie y Dos Mariano, en prensa). *Tetramorium aculeatum*, *O. longinoda*, y varias especies de *Crematogaster* constituyen la base del mosaico en las copas de cacaotales en Africa. *Crematogaster* spp., que toleran móridos (Heteroptera) y explotan Pseudococcidae que transmiten enfermedades al cacao, deberían excluirse de cualquier esquema de manipulación de mosaicos de hormigas, mientras *O. longinoda*, que explota Stictococcidae (que no causa daños a la planta) debe favorecerse (Majer 1976a, b). Lo contrario es cierto para palmas de aceite, donde *Crematogaster gabonensis* Emery es

capaz de limitar ataques de un crisomélido minador de hojas, mientras que *T. aculeatum* es inefectivo y *O. longinoda* es raro (Dejean *et al.* 1997).

En jardines de cítricos en regiones subtropicales y templadas, las hormigas del suelo y forrajeras en árboles explotan grandes números de áfidos, pseudocóccidos y cóccidos que afectan la producción de frutas y la salud de los árboles de soporte. Como estas hormigas cazan toda clase de insectos, incluyendo depredadores y parasitoides de sus trofobiontes, deben excluirse (Samways 1990; James *et al.* 1999).

En conclusión, sabemos que (1) muchas especies de hormigas dominantes protegen los árboles que habitan, aunque en general también explotan hemípteros chupadores de savia; (2) en plantaciones ciertas especies de Hemiptera explotadas por hormigas dominantes pueden

ser agentes selectivos sobre los árboles hospederos; (3) una sucesión de especies de hormigas sigue a la aplicación y cesación de tratamientos con insecticidas; (4) hormigas arbóreas dominantes pueden ser atraídas a ciertas especies de plantas más que a otras; y (5) puede ser posible condicionarlas para ser atraídas a plantas blanco gracias al *imprinting*. Aunque se ha predicho que el mosaico de hormigas puede ser objeto de manipulación (Majer 1976a, b), al menos en cacaotales de Africa Occidental, quedan varias preguntas por resolver, en particular en las regiones Neotropical y Asiática, como por ejemplo el mejoramiento del estatus de las especies de hormigas dominantes, verificar si éstas realmente defienden territorios absolutos (Davidson 1997), el papel de la competencia (si lo hay) en modelar mosaicos (Ribas y Schoederer 2002) y si la selección de nidos depende de las especies de árboles.

Nota

Este capítulo ha sido especialmente traducido y adaptado para este libro a partir de: Dejean, A. y B. Corbara 2002. Review on mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. In Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller y R.L. Kitching (Eds.). *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

Literatura citada

- Adams, E. S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia* 97:202-208.
- Adis, J. Y. A. Harada, C. R. V. da Fonseca, W. Paarmann y J. A. Rafael. 1998. Arthropods obtained from the Amazonian tree species "cupiuba" (*Goupia glabra*) by repeated canopy fogging with natural pyrethrum. *Acta Amazonica* 28:273-283.
- Adis, J., Y. D. Lubin y G. C. Montgomery. 1984. Arthropods from the canopy of inundated terra firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum fogging technique. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19:223-236.
- Andersen, A. N. y H. Reichel. 1994. The ant (Hymenoptera: Formicidae) fauna of Holmes Jungle, a rainforest patch in the seasonal tropics of Australia's Northern Territory. *Journal of the Australian Entomology Society* 33:153-158.
- Armbrecht, I., E. Jiménez, G. Alvarez, P. Chacón y H. Armbrecht. 2001. An ant mosaic in the Colombian rain forest of Chocó (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37:491-509.
- Basset, Y., V. Novotny, S. E. Miller y R. L. Kitching. 2002. Methodological advances and limitations in canopy entomology, in: Y. Basset y S. E. Miller eds., *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Beugnon, G. y A. Dejean. 1992. Adaptive properties of the chemical trail system of the African weaver ant. *Insectes Sociaux* 39:341-346.
- Bigger, M. 1993. Ant-hemipteran interactions in a tropical ecosystem. Description of an experiment on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 83:475-505.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitía, K. Jaffé, W. Morawetz y W. Barthlout. 2000. How plant shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and hemipteran honeydew. *Oecologia* 125:229-240.
- Breed, M. D. y J. Harrison. 1989. Arboreal nesting in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 62:133-135.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam y K. E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14: 285-297.
- Carroll, C. R. y D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematic* 4:231-257.
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of neotropical ant-gardens. *Ecology* 69:1138-1152.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalance in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181.

- Davidson, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* 23:484-490.
- Davidson, D. W. y L. Patrell-Kim. 1996. Tropical arboreal ants: why so abundant?, pp. 127-140 in: A. C. Gibson, ed., *Neotropical Biodiversity and Conservation. Publication N°1*. Los Angeles: Mildred E. Mathias Botanical Garden, University of California.
- Dejean, A. 1990a. Prey capture strategy of the African weaver ant, pp. 472-481 in: R. K. Vander Meer, K. Jaffe y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: a World Perspective* Boulder, Westview Press.
- Dejean, A. 1990b. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation with territoriality and predatory behaviour. *Physiological Entomology* 15:393-403.
- Dejean, A. 1991. Adaptation d'*Oecophylla longinoda* aux variations spatio-temporelles de la densité en proies. *Entomophaga* 36:29-54.
- Dejean, A. 2000. Ant protection (Hymenoptera: Formicidae) of two pioneer plant species against the variegated locust. *Sociobiology* 36:217-226.
- Dejean, A., Amougou-Akoa, C. Djiéto-Lordon y A. Lenoir. 1994a. Mosaic ant territories in an African secondary forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 23:275-292.
- Dejean, A. y B. Corbara. 1990. Predatory behavior of a neotropical arboricolous ant: *Pachycondyla villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Sociobiology* 17:271-286.
- Dejean, A., B. Corbara y J. Orivel. 1999. The arboreal ant mosaic in two Atlantic rain forests. *Selbyana* 20:133-145.
- Dejean, A., B. Corbara, J. Orivel, R. R. Snelling, J. H. C. Delabie y M. Belin-Depoux. 2000a. The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana. *Sociobiology* 35:425-439.
- Dejean, A., C. Djiéto-Lordon y J. L. Durand. 1997. Ant mosaic in oil palm plantations of the South-west Province of Cameroon: impact on a leaf miner chrysomelid beetle. *Journal of Economic Entomology* 90:1092-1096.
- Dejean, A., S. Durou, B. Corbara, S. Lewis, B. Bolton, O. Pascal y F. J. Breteler. 2000b. La mosaïque des fourmis arboricoles dominantes dans la forêt de la Makandé, pp. 59-66 in : F. Hallé, ed., *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale IV. Rapport de la mission du radeau des cimes à la Makandé, forêt des Abeilles, Gabon*, Pro-natura International y Opération Canopée. Paris: Pro-natura International y Opération Canopée.
- Dejean, A. y M. Gibernau. 2000. A rainforest ant mosaic: the edge effect. *Sociobiology* 35: 385-401.
- Dejean, A., M. Gibernau y T. Bourgoïn. 2000c. A new case of trophobiosis between ants and heteropterans. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 323: 447-454.
- Dejean, A., M. Gibernau, J. L. Durand, D. Abehassera y J. Orivel. 2000d. Pioneer plant protection against herbivory: impact of different ant species (Hymenoptera: Formicidae) on a proliferation of the variegated locust. *Sociobiology* 36:227-236.
- Dejean, A., A. Lenoir y E. J. Godzinska. 1994b. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae; Formicidae). *Sociobiology* 23:293-313.
- Dejean, A., D. McKey, M. Gibernau y M. Belin-Depoux. 2000e. The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest. *Sociobiology* 35:403-423.
- Dejean, A., B. Nkongmeneck, B. Corbara y C. Djiéto-Lordon. 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une prolifération d'*Achaea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans une cacaoyère du Cameroun. *Acta Oecologica* 12:471-488.
- Dejean, A. y I. Olmsted. 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History* 31:1313-1334.
- Dejean, A., I. Olmsted y R. R. Snelling. 1995. Trees-epiphytes-ants relationships in the biosphere reserve of Sian Ka'an, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27:57-70.
- Dejean, A., J. Orivel y M. Gibernau. 2002. Specialized predation on plataspid heteropterans in a coccinellid beetle: adaptive behavior and responses of prey attended or not by ants. *Behavioral Ecology* 13:154-159.
- Delabie, J. H. C. 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahia. *Revista Theobroma* 18:29-37.
- Delabie, J. H. C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Braz, pp.555-569 in: R. K. Van der Meer, A. Jaffe y A. Cedeno, eds., *Applied Myrmecology: a World Perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Delabie, J. H. C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* 30:501-516.
- Delabie, J. H. C. y I. F. Barbola. 1990. Ecologia nutricional de *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ponerinae): observações preliminares *Resumos do XVII Congresso Brasileiro de Zoologia*, SBZ y UEL, Londrina (Brazil):148.
- Delabie, J. H. C., F. P. Benton y M. A. de Medeiros. 1991. La polydomie de Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive?. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 7:173-178.
- Delabie, J. H. C., S. Lacau, I. C. do Nascimento, A. B. Casimiro y I. M. Cazorla. 1997. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). *Ecologia Austral* 7:95-103.
- Delabie, J. H. C. y S. F. dos Mariano (en prensa). Papel das formigas (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) no controle biológico natural das pragas do cacauero na Bahia: síntese e limitações. *Proceedings, XIII International Cocoa Research Conference*, (Malaysia, 2000), Cocoa Producer's Alliance, Lagos, Nigeria.
- Delabie, J. H. C., I. C. do Nascimento, P. Pacheco y A. B. Casimiro. 1995. Community structure of house-infesting ants in southern Bahia, Brazil (Hymenoptera; Formicidae). *The Florida Entomologist* 78:264-20.

- Djiéto-Lordon, C. y A. Dejean. 1999. Tropical arboreal ant mosaic: innate attraction and imprinting determine nesting site selection in dominant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45:219-225.
- Djiéto-Lordon, C., J. Orivel y A. Dejean. 2001a. Predatory behaviour of an African ponerine ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38:303-316.
- Djiéto-Lordon, C., J. Orivel y A. Dejean, 2001b. Consuming large prey on the spot: the case of the arboreal foraging ponerine ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 48:324-326.
- Djiéto-Lordon, C., B. Nkonmeneck, M. Lowman y A. Dejean. 2002. Fauna of the tangle roots of *Platynerium* (Polypodiaceae) in southern Cameroon. *Selbyana* (en prensa).
- Djiéto-Lordon, C., F. J. Richard, C. Owona, J. Orivel y A. Dejean. 2001c. The predatory behavior of the dominant ant species *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 38:765-775.
- Durou, S., A. Dejean, I. Olmsted y R. R. Snelling. 2002. Ant Diversity in Coastal Zones of Quintana Roo, Mexico, with Special Reference to Army ants. *Sociobiology* (en prensa).
- Federle, W., K. Rohrseitz y B. Hölldobler. 2000. Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better "wax-runners" have a poorer attachment to a smooth surface. *Journal of Experimental Biology* 203:505-512.
- Fernández, F. 1998. ¿Por qué hay tantas hormigas en los árboles? *Innovación y Ciencia* 7(2):42-51.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 1997. Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Shaba, Malaysia with special reference to Formicidae, pp.344-381 in: N. E. Stork, J. Adis y R. K. Didham, eds., *Canopy Arthropods*. London, Chapman y Hall.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 1999. Changes in arboreal arthropod communities along a disturbance gradient. *Selbyana* 20:284-289.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 2000. Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? *Oecologia* 123:129-137.
- Floren, A. y K. E. Linsenmair. 2001. The influence of anthropogenic disturbances on the structure of arboreal arthropod communities. *Plant Ecology* (en prensa).
- Floren, A., A. Freking, M. Biehl y K. E. Linsenmair. 2001. Anthropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical communities. *Ecography* (en prensa).
- Fowler, H. G., M. A. Medeiros y J. H. C. Delabie. 1997. Carton nest allometry and spatial patterning of the arboreal ant *Azteca chartifex spiriti* (Hymenoptera, Formicidae). *Revista brasileira de Entomologia* 40:337-339.
- Gibernau, M. y A. Dejean. 2001. Ant protection of a Heteroptera trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia* 126:53-57.
- Hölldobler, B. 1979. Territories of the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* Latreille): a field study. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51:201-213.
- Hölldobler, B. 1983. Territorial behavior of the green tree ant (*Oecophylla longinoda*). *Biotropica* 15:241-250.
- Hölldobler, B. y C. J. Lumdsen. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210:732-739.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1977. Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 74:2072-2075.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:19-60.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990a. *The Ants*. Cambridge: Harvard University Press.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990b. Host tree selection by the neotropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 22:213-214.
- Hossaert-McKey, M., J. Orivel, E. Labeyrie, L. Pascal, J. H. C. Delabie y A. Dejean. 2001. Differential associations with ants of three co-occurring extrafloral nectary-bearing plants. *Ecoscience* 8:325-335.
- Huang, H. T. y P. Yang. 1987. The ancient cultured citrus ant. A tropical ant is used to control insect pests in southern China. *BioScience* 37:665-671.
- Jackson, D. A. 1984. Ant distribution patterns in a Cameroonian cocoa plantation: investigation of the ant-mosaic hypothesis. *Oecologia* 62:318-324.
- James, D. G., M. M. Stevens, K. J. O'Malley y R. J. Faulder. 1999. Ant foraging reduces the abundance of beneficial and incidental arthropods in citrus canopies. *Biological Control* 14: 121-126.
- Kenne, M. y A. Dejean. 1999. Spatial distribution, size density of nests of *Myrmecaria opaciventris* Emery (Formicidae: Myrmecinae). *Insectes Sociaux* 46:179-185.
- Kenne, M., B. Schatz y A. Dejean. 2000. Hunting strategy of a generalist ant species proposed as a biological control agent against termites. *Entomologia Experimentalis y Applicata* 94: 31-40.
- Lawton, J. H., D. E. Bignell, B. Bolton, G. F. Bloemers, P. Eggleton, P. M. Hammond, M. Hodda, R. D. Holt, T. B. Larsen, N. A. Mawdsley, N. E. Stork, D. S. Srivastava y A. D. Watt. 1997. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391:72-76.
- Leston, D. 1973. The ant mosaic, tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Articles and News Summaries* 19:311-341.
- Leston, D. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Annals of the Entomological Society of America* 71:649-653.
- Longino, J. T. y N. M. Nadkarni. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical montane forest. *Psyche* 97:81-94.

- Majer, J. D. 1972. The ant-mosaic in Ghana cocoa farms. *Bulletin of Entomological Research* 62:151-160.
- Majer, J. D. 1976a. The maintenance of the ant-mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology* 13:123-144.
- Majer, J. D. 1976b. The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *Journal of Applied Ecology* 13:145-156.
- Majer, J. D. 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica* 22:191-199.
- Majer, J. D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brasil, Papua New Guinea and Australia: its structure and influence of ant diversity, pp.115-141 in: J. LaSalle y I. D. Gauld, eds., *Hymenoptera and Biodiversity*. Wallingford, CAB International.
- Majer, J. D. y P. Camer-Pesci. 1991. Ant species in tropical Australian tree crop and native ecosystems – Is there a Mosaic? *Biotropica* 23:173-181.
- Majer, J. D. y J. H. C. Delabie. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents. *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10:43-49.
- Majer, J. D., J. H. C. Delabie y M. R. B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* 26:73-83.
- Medeiros, M. A., H. G. Fowler y O. C. Bueno. 1995. Ant (Hym., Formicidae) mosaic stability in Bahian cocoa plantations: implications for management. *Journal of Applied Entomology* 119:411-414.
- Medeiros, M. A., H. G. Fowler y J. H. C. Delabie. 1996. O mosaico de formigas (Hymenoptera; Formicidae) em cacauais do sul da Bahia. *Científica* 23:291-300.
- Mercier, J. L. 1997. *Les communications sociales chez la fourmi Polyrhachis laboriosa (Hymenoptera: Formicidae)*. Thèse de Doctorat de l'Université Paris-Nord.
- Mercier, J. L. y A. Dejean. 1996. Ritualized behaviour during competition for food between two Formicinae. *Insectes Sociaux* 43:17-29.
- Mercier, J. L., A. Dejean y A. Lenoir. 1998. Limited aggressiveness among African arboreal ants sharing the same territories: the result of a co-evolutionary process. *Sociobiology* 32:139-150.
- Mercier, J. L., A. Lenoir y A. Dejean. 1997. Ritualized versus aggressive behaviours displayed by *Polyrhachis laboriosa* (F. Smith) during intraspecific competition. *Behavioural Processes* 41:39-50.
- Moffett, M. W. 2000. What's "Up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32:569-596.
- Ngnegueu, P. R. y A. Dejean. 1992. Les relations plantes-fourmis au niveau des troncs d'arbres, pp.81-82 in : F. Hallé y O. Pascal, eds., *Biologie d'une Canopée de Forêt Équatoriale II*. Paris, Fondation Elf.
- Ngnegueu, P. R. y A. Dejean. 1994. Prey capture by the carpenter ant *Atopomyrmex mocquersyi* André (Formicidae-Myrmicinae), pp.480-480 in: A. Lenoir, G. Arnold and M. Lepage, eds., *Les Insectes Sociaux*. Paris, Presses de l'Université Paris Nord.
- Orivel, J. y A. Dejean. 1999. L'adaptation à la vie arboricole chez les fourmis. *L'Année Biologique* 38:131-148.
- Orivel, J. y A. Dejean. 2000. Comparative effect of the venoms of ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae). *Toxicon* 39:195-201.
- Orivel, J., M. C. Malherbe y A. Dejean. 2001. Relationships between pretarsus morphology and arboreal life in ponerine ants of the genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America* 94:449-456.
- Orivel, J., V. Redeker, J. P. Le Caer, F. Krier, A. M. Revol-Junelles, A. Longeon, A. Chaffote, A. Dejean y J. Rossier. 2001. Ponericin, new antibacterial and insectidal peptides from the venom of the ant, *Pachycondyla goeldii*. *Journal of Biological Chemistry* 276:17823-17829.
- Orivel, J., A. Souchal, P. Cerdan y A. Dejean. 2000. Prey capture behavior of the arboreal ant *Pachycondyla goeldii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35:131-140.
- Paulson, G. S. y R. D. Akre. 1991. Behavioral interactions among formicid species in the ant mosaic of an organic pear orchard. *Pan-Pacific Entomologist* 67:288-297.
- Peng, R. K., K. Christian y K. Gibb. 1997. The effect of the green ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae), on insect pests of cashew trees in Australia. *Bulletin of Entomological Research* 85:279-284.
- Ribas, C. R. y J. H. Schoederer. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* 131:606-611.
- Richard, F. J., A. Fabre y A. Dejean. 2001. Predatory behavior in dominant arboreal ant species: the case of *Crematogaster* sp. (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 14:271-282.
- Room, P. M. 1971. The relative distribution of ant species in Ghana's cocoa farms. *Journal of Animal Ecology* 40:735-751.
- Room, P. M. 1975. Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. *Journal of Applied Ecology* 12:47-61.
- Samways, M. J. 1990. Ant assemblage structure and ecological management in citrus and subtropical fruit orchards in southern Africa, pp.570-587 in: R. K. Van der Meer, A. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: a World Perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Stork, N. E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 7:161-180.
- Taylor, B. 1977. The ant mosaic on cocoa and other tree crops in western Nigeria. *Ecological Entomology* 2:245-255.
- Tobin, J. E. 1994. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae, pp 279-307 in: J. H. Hunt and C. A. Napela, eds., *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. Boulder: Westview Press.
- Tobin, J. E. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants, pp.129-147 in: M. D. Lowman y M. D. Nadkarni, eds., *Forest Canopies*. London: Academic Press.

- VanDunné, H. J. F. y V. I. Mora. 2001. Development of ant gardens in secondary forests in the Colombian Amazon, pp.63-79 in: H. J. F. VanDunné, *Establishment and development of epiphytes in secondary neotropical forests*. Dissertation, Universiteit van Amsterdam, 123 pp.
- van Mele, P. y N. T. T. Cuc. 2000. Evolution and status of *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) as a pest control agent in citrus in the Mekong Delta, Vietnam. *International Journal of Pest Management* 46:295-301.
- Vepsäläinen, K. 1982. Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19:327-335.
- Watt, A. D., N. E. Stork, C. McBeath y B. Lawson. 1997. Impact of forest management on insect abundance and damage in a lowland tropical forest in southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology* 34:985-998.
- Watt, A. D., N. E. Stork y B. Bolton. 2002. The diversity and abundance of ants in relation to forest disturbance and plantation establishment in southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology* 39:18-30.
- Way, M. J. 1953. The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptus* sp. *Bulletin of Entomological Research* 44:669-671.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:307-344.
- Way, M. J. y B. Bolton. 1997. Competition between ants for coconut palm nesting sites. *Journal of Natural History* 31:439-455.
- Way, M. J. y C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Wilson, E. O. 1958. Patchy distributions of ant species in Guinea rain forest. *Psyche* 65:26-38.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests. *Biotropica* 19:245-251.
- Winder, J. A. 1978. The role of non-dipterous insects in the pollination of cocoa in Brazil. *Bulletin of Entomological Research* 68:559-574.
- Wojtusiak, J., E. J. Godzinska y A. Dejean. 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Tropical Zoology* 8:309-318.
- Yanoviak, S. P. y M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:256-266.
- Young, A. M. y H. R. Hermann. 1980. Notes on foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 53:35-55.