

A detailed scientific illustration of an ant's head and legs. The head is shown in profile, facing right, with large mandibles and antennae. The legs are segmented and covered in fine hairs. The illustration uses a color palette of yellow, orange, and black, with fine lines and stippling for texture and shading.

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 10

Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción

J.H.C. Delabie, M. Ospina y G. Zabala

La singularidad de las relaciones entre hormigas y plantas, especialmente en las regiones tropicales, llama cada vez más la atención de biólogos y ecólogos sobre la importancia de los procesos evolutivos que rigen el establecimiento de estas interacciones. El presente capítulo pretende presentar de manera introductoria las principales formas de interacción que existen entre hormigas y plantas, haciendo énfasis en casos bien conocidos en la región Neotropical. A pesar de que no existe mucha información al respecto en nuestro idioma, la literatura concerniente al tema, publicada en los últimos 30 años en el ámbito mundial es considerable y compleja; información general y complementaria sobre estas relaciones puede encontrarse en Benson (1984), Beattie (1985), Jolivet (1986, 1987, 1996), Huxley y Cutler (1991) y Davidson y Mckey (1993a y b). Información adicional muy útil sobre la biología y el comportamiento de las hormigas puede encontrarse en Jaffé (1984), Hölldobler y Wilson (1990) y Fowler *et al.* (1991), entre otros textos de referencia.

Evolución de las relaciones entre hormigas y plantas

Las plantas superiores o Angiospermas se diferenciaron a comienzos del Cretáceo Medio, hace aproximadamente 100 millones de años y rápidamente se tornaron dominantes en la superficie de la tierra, en particular durante el periodo Terciario. Según Beattie (1985), los factores que posibilitaron este rápido suceso fueron: (1) las modificaciones en las condiciones ambientales (climáticas, geográficas o físicas); (2) la aparición de un gran número de potenciales polinizadores; (3) la aparición de organismos con la facultad de dispersar el polen; (4) la proliferación de herbívoros que llevaron a las plantas, por selección natural, a “adquirir” o “generar” mecanismos de defensa; (5) la capacidad de las plantas de producir metabolitos secundarios; (6) la diversificación del grupo de hormigas, cuyo papel en este proceso evolutivo será explicado a continuación.

Los himenópteros son conocidos desde el inicio del Triásico (Ronquist 1999). Se presumía inicialmente que la primera expansión del grupo tuvo lugar durante el Cretáceo Medio, simultáneamente a la expansión de las Angiospermas. Sin embargo, las evidencias muestran que la diversificación de Formicidae pudo ocurrir desde el Cretáceo Inferior, hace 130 millones de años, con la más antigua hormiga fósil conocida del Turoniano de América del Norte, hace 94 millones de años (Agosti *et al.* 1997; Grimaldi *et al.* 1997; Grimaldi y Agosti 2000). No existe registro fósil de estructuras especializadas de plantas destinadas a proteger hormigas o de cualquier otro tipo de rastro de interacción con estos insectos,

que permitan datar la aparición de tales relaciones en el transcurso de la evolución. Según Brown (1973), las dos subfamilias de hormigas que presentan el mayor número de relaciones mutualistas con las plantas son Dolichoderinae y Myrmicinae, las cuales se diversificaron durante el periodo Terciario.

Los diferentes tipos de relación planta-hormiga no se restringen a las plantas superiores, pues se han registrado un buen número de casos en los que estos himenópteros interactúan con diversas pteridófitas. Beattie (1985) cita 11 géneros de helechos que poseen diferenciaciones que pueden estar ligadas a un proceso coevolutivo con hormigas, sugiriendo que estas estructuras pueden haber aparecido desde el Cretáceo. Según el mismo autor, la asociación entre hormigas y plantas debió haberse iniciado con las plantas dominantes durante este período en los grupos que antecedieron a las angiospermas, ya que la diferenciación de estas últimas en relación con las plantas primitivas está basada principalmente en la evolución del sistema reproductivo, que indujo la diferenciación del aparato floral. Generalmente las hormigas no están bien adaptadas a las flores; en cambio, se encuentran frecuentemente asociadas a otras partes de la planta como raíces, hojas y tallo, estructuras ya existentes en plantas primitivas. Solamente en Panamá, un tercio de las plantas superiores están asociadas de esa forma con hormigas (Schupp y Feenes 1991).

Existen también evidencias de que otro importante grupo de insectos, los „homópteros“, que se diferenciaron a partir del Pérmico, tuvo alguna influencia en la evolución de las relaciones entre plantas y hormigas, direccionando de cierta forma el proceso evolutivo. Estos insectos, con un aparato bucal adaptado para succionar la savia de las

plantas, estaban ampliamente distribuidos desde el Cretáceo. Otros fitófagos como lepidópteros, coleópteros y ortópteros, ya eran comunes durante este período, y se presume que también contribuyeron, por selección natural, a que las plantas llegaran a adquirir diversos mecanismos de defensa.

Algunas definiciones

Las relaciones entre hormigas y plantas se están presentando generalmente bajo una óptica evolutiva en la literatura científica actual. Sin embargo, los primeros observadores de plantas mirmecófilas en los siglos XVII y XVIII pensaban que las estructuras observadas eran producidas por las hormigas, o que las propias hormigas eran producto de la generación espontánea (Jolivet 1986, 1996). Los autores del siglo XIX y de principios del siglo XX ya tenían una visión evolutiva de la mirmecofilia; no obstante, en el sentido lamarckiano, ésta se adquiría por heredabilidad. Así, los autores de la época entendían que, por ejemplo, las modificaciones observadas en algunas plantas mirmecófilas permanecerían una vez que sus estructuras fuesen regularmente masticadas por hormigas (Jolivet 1996).

El consenso actual es que plantas y hormigas sufrieron un proceso de coevolución por selección natural en los casos más evidentes; sin embargo, existen muchas asociaciones típicamente oportunistas por parte de las hormigas con poca especialización por parte de las plantas (Beattie 1985; Fowler 1993). En contraposición, muchas plantas, para protegerse de las hormigas, han desarrollado estructuras de defensa, o componentes repelentes o tóxicos muy efectivos. De cualquier forma, en los casos de simbiosis o de mutualismo, se considera que ambas partes logran ventajas con la asociación. Para Buckley (1987), la coevolución incluye plantas, “homópteros y hormigas”, cuando estas últimas se han ocupado del cuidado de las especies de “homópteros” asociados a las primeras. En un sentido amplio, se acepta que en este proceso también tuvieron cabida otros grupos además de los ya mencionados, como parásitas y depredadores de los “homópteros” o de las hormigas, plantas epífitas y diversos tipos de fitófagos (Mckey y Meunier 1996). Hoy, se considera que la coevolución entre plantas y hormigas ocurrió de manera independiente en diferentes formas, incluso en una misma familia de plantas como Melastomataceae, donde los géneros que poseen especies asociadas a hormigas son polifiléticos (Davidson y Mckey 1993a).

El término *mirmecofilia* define cierto tipo de relación entre plantas y hormigas, en la cual, las plantas, llamadas *mirmecófilas*, presentan estructuras especializadas destinadas a alimentar o a servir de abrigo a las hormigas, y en donde estas últimas, pueden llegar a ser especialistas u oportunistas en la explotación del recurso en cuestión. Aunque muchas de las relaciones entre plantas y hormigas se arro-

pan bajo este concepto, gran número de ellas quedan por fuera del mismo; por ejemplo, el uso de fragmentos que sirven como base para el cultivo del hongo simbiótico en el caso de las hormigas cortadoras de hojas (Buckley 1982; Jolivet 1986, 1996). Otros ejemplos de relaciones no mirmecófilas son las interacciones entre las hormigas que cuidan artrópodos fitófagos como los “homópteros” (Nixon 1951) o lepidópteros de las familias Lycaenidae o Riodinidae en determinadas plantas (Devries 1991; Pierce *et al.* 1991). Las hormigas pueden llegar a favorecer las plantas, ya sea enriqueciendo el sustrato o protegiéndolas ante la depredación de grupos fitófagos, sin que esto implique obligatoriamente una relación de dependencia entre ambas partes. Mckey y Meunier (1996) hacen un análisis del costo energético de la mantención de una colonia de hormigas mutualistas por una planta, considerando varios casos posibles, incluso de especies llamadas “parásitas” que explotan la planta hospedera.

Jolivet (1986, 1996) ofrece una serie de definiciones, la mayoría ya consagradas en la literatura sobre hormigas, de términos usados para designar las diferentes relaciones mirmecófilas. Por ejemplo, la *mirmecotrofia* designa la producción de corpúsculos nutritivos por las plantas para alimentar a las hormigas; la *mirmecocoria* refiere al mecanismo de dispersión de semillas por parte de las hormigas; un *mirmecodomacio* es una estructura bien diferenciada, ofrecida como abrigo de la planta para las hormigas; la *mirmecogamia* designa la polinización por hormigas; Las *mirmecófitas* son plantas que ofrecen una estructura para abrigar a las hormigas; Benson (1984) diferencia dos tipos: primarias, si las estructuras son preexistentes, y secundarias, si son resultado de una diferenciación secundaria de la planta. Algunos ejemplos de estas relaciones se presentan a continuación.

Varios géneros de hormigas que habitan en ecosistemas abiertos o en zonas subdesérticas de las regiones templadas del Mediterráneo y subtropicales (principalmente Australia y África del Sur), como *Pheidole*, *Messor* o *Pogonomyrmex*, practican la *mirmecocoria*, es decir, colectan semillas o fragmentos de las mismas (generalmente de gramíneas), con o sin envoltura (Andersen 1991; Westoby *et al.* 1991). Las semillas colectadas se convierten en reservas que se utilizan durante la estación seca en las regiones subdesérticas, o el invierno en las regiones templadas. Debido a la importancia

de estas reservas las hormigas se esmeran en su cuidado para evitar que se fermenten o se pudran. Muchas de las especies recolectoras de semillas también colectan insectos y materiales de origen animal para suplir hasta un cuarto de sus necesidades nutricionales. Es a partir de comportamientos como estos, que se diferencia la *mirmecocoria*, fenómeno que ocurre principalmente en regiones de suelos de fertilidad baja (Westoby *et al.* 1991).

Frecuentemente, en la recolección de semillas para su alimentación, las hormigas pierden a lo largo del camino algunas de ellas, permitiendo así la colonización de nuevas áreas por la planta después de la germinación. Debido a que la semilla colectada es generalmente seleccionada en función de su tamaño y del tamaño de la hormiga cargadora, la calidad de la vegetación alrededor del hormiguero se altera. Numerosas especies de la región Neotropical, como algunas de la tribu Attini y especies del género *Solenopsis*, modifican también la vegetación alrededor de su hormiguero debido al abandono de buena parte de las semillas que colectan, a pesar de que no ocurre un almacenaje de semillas de la forma antes descrita. Existen también casos descritos de

carga y dispersión de tallos de pteridófitas por hormigas, que pueden ser considerados equivalentes a la mirmecocoria en las plantas superiores (Jolivet 1996).

Un tejido rico en lípidos y aminoácidos, denominado *elaiosoma*, cubre total o parcialmente las semillas de muchas especies de plantas, y constituye un factor realmente importante en la mirmecocoria, pues forma una expansión que facilita la aprensión y el transporte de la semilla por parte de la hormiga. Generalmente, las hormigas introducen al hormiguero la semilla y consumen únicamente este tejido; lo que queda es abandonado en un medio propicio para su germinación, en el suelo o sobre algún compuesto orgánico (Beattie 1985). Un ejemplo típico de elaiosoma es el de las semillas de *Codonanthe uleana* (Gesneriaceae) colectadas por las hormigas de injertos *Azteca paraensis bondari* en el sudeste de Bahía (ver la sección **Jardines de hormigas**, p. 172) (Delabie 1990). Muchas hormigas compiten con diferentes especies de vertebrados por la recolección de semillas; especialmente, aves y roedores. Por ello, en los diferentes grupos, existen estrategias específicas de forrajeo; una de ellas es la colecta en horarios diferentes.

Ventajas biológicas en las relaciones de tipo mutualista entre plantas y hormigas

Según Beattie (1985) y Giliomee (1986) existen múltiples razones que explican, desde el punto de vista de la planta, la coevolución entre éstas y hormigas recolectoras de semillas:

- 1- **Evitar la depredación:** las semillas transportadas hasta el nido escapan a la depredación mientras las hormigas consumen el elaiosoma. Al interior del nido las semillas permanecen protegidas contra el ataque de otros insectos, mamíferos y aves consumidoras de semillas.
- 2- **Evitar la competencia:** algunas especies de plantas logran crecer únicamente en inmediaciones de los hormigueros de una especie dada, debido al control que ejercen las hormigas sobre las plantas dominantes.
- 3- **Evitar el fuego:** estudios realizados en regiones semiáridas de Australia y de África, donde ocurren quemadas anuales de vegetación, mostraron un gran número de plantas involucradas en este tipo de relación: 1.300 especies de plantas en África del Sur y 1.500 en Australia. La mirmecocoria pasa a ser un mecanismo de regeneración de la vegetación después del fuego. Las semillas, depositadas de cuatro a siete centímetros bajo la superficie, eluden el fuego y así, logran condiciones apropiadas para su germinación. Otras plantas seleccionan la inducción de germinación de sus semillas debido al fuego; solamente germinan las

semillas abandonadas en las galerías superficiales de los hormigueros que sufren un calentamiento debido al fuego que se extiende por la superficie.

- 4- **Dispersión – Propagación:** las plantas se valen de la hormiga para el transporte de sus semillas para colonizar nuevas áreas y/o abandonar la planta madre, cuya sombra, en muchos casos, puede impedir su germinación o su normal desarrollo.
- 5- **Nutrición:** algunas plantas son seleccionadas en función de los nutrientes disponibles en el suelo, mientras que otras especies pueden crecer preferencialmente sobre el material orgánico o mineral abandonado por las hormigas en las proximidades del nido. Elementos indispensables para el crecimiento de las plantas como nitrógeno, potasio y fósforo pueden ser encontrados en mayor concentración en este sitio (Benzing 1991; Farji-Brenner 1997). En la entrada de los hormigueros de ciertas especies (por ejemplo, *Ectatomma tuberculatum* frecuente en los cacaotales de Bahía), es común observar que cavidades donde las hormigas acumulan la basura (restos de insectos y otras presas, heces, cadáveres, etc.) son colonizadas por numerosas raicillas de plantas que encuentran en estos espacios abono de buena calidad con todos los nutrientes ya referenciados. Ese fenómeno, bastante común en las plantas epífitas es conocido como *mirmecotrofia* (Benzing 1991).

Los jardines de hormigas

Los ejemplos conocidos de *mirmecocoria* existen solamente en las asociaciones entre plantas herbáceas y hormigas. Sin embargo, relaciones análogas existen entre hormigas arborícolas y epífitas, como por ejemplo *Crematogaster longispina* y *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) (Kleinfeldt 1978) y *Azteca paraensis* y *Codonanthe uleana* (Bondar 1939) en las regiones neotropicales. Este tipo de relación ha sido descrita en 11 familias de plantas superiores (Benzing 1991; Thompson 1994). Existe una fuerte atracción entre las hormigas y los frutos o semillas de las plantas epífitas con las cuales las hormigas mantienen relaciones mutualistas, que parecen ser, principalmente, de naturaleza química (Orivel *et al.* 1996). En algunas de estas relaciones, las hormigas buscan la semilla al interior del fruto (generalmente de color rojo), la introducen al hormiguero y consumen el *elaiosoma*. La semilla es entonces abandonada en la pared del nido junto con heces ricas en nitrógeno y otros detritos de origen orgánico. Las semillas germinan y dan origen a los **jardines de hormigas**, los cuales cubren totalmente el hormiguero. Las epífitas son capaces de sobrevivir en ausencia de las hormigas cuando el hormiguero muere. Sin embargo, las hormigas son normalmente el único vector de estas plantas. Las hormigas favorecen su nutrición y crecimiento ofreciendo sustancias nitrogenadas y retirando materia orgánica producida por la propia planta. *A. paraensis bondari* por ejemplo, común en el sudeste de Bahía, retira sustancias resinosas de los brotes de *C. Uleana*, y las incorpora a elementos del suelo para construir una superficie artificial donde las epífitas se desarrollan. Debido a los ataques que sufren los brotes de las plantas hospederas, en los cuales también se desarrollan “homopteros”, estos

terminan por secarse, favoreciendo el crecimiento de las epífitas al recibir una mayor cantidad de radiación solar. De otro lado, la planta contribuye a la asociación, asegurando la estructura del nido con el crecimiento de sus raíces (Delabie 1990).

Las plantas que conforman los **jardines de hormigas** pertenecen, según Bondar (1939), Jolivet (1986) y Orivel *et al.* (1996), a diversas familias como las Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Gesneriaceae, Moraceae, Piperaceae, Orchidaceae y Solanaceae, y los géneros de hormigas neotropicales que participan de estas asociaciones son *Anochetus*, *Azteca*, *Camponotus*, *Crematogaster*, *Dolichoderus*, *Monomorium*, *Odontomachus*, *Pachycondyla* y *Solenopsis*. Según Jolivet (1986), los **jardines de hormigas** serían para las plantas resultado de la selección natural por parte de éstas, en la búsqueda de algún mecanismo que les permitiera escapar a la fitofagia como la ejercida por hormigas cortadoras de hojas de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, pues, como se ha comprobado, normalmente las hormigas que habitan en estos los jardines son bastante agresivas. No obstante, este argumento pierde fuerza cuando se considera la existencia de auténticas **parabiosis** en **jardines de hormigas** estudiados en la Guyana Francesa, en los cuales es común encontrar dos o más especies de hormigas de los géneros *Camponotus*, *Crematogaster*, *Odontomachus* y *Pachycondyla*, conviviendo sin ningún tipo de agresión en el mismo grupo de plantas; allí, estas especies comparten las mismas pistas químicas, exploran las mismas fuentes alimenticias y realizan **trofalaxis** (intercambio de alimentos en forma líquida directamente por contactos bucales) interespecíficas (Orivel *et al.* 1996).

Nectarios extraflorales

Los **nectarios extra-florales**, o **pseudonectarios**, son glándulas productoras de exudados azucarados atrayentes para las hormigas; pueden encontrarse en varias partes de la planta como tallos, hojas y en las partes externas de las flores, exhibiendo un gran diversidad de formas. Los nectarios extraflorales se diferencian de los florales por su función y no por su forma o posición en la planta, y porque están exclusivamente dedicados a la función de polinización (Bentley 1977). La existencia de pseudonectarios es resultado de un proceso coevolutivo convergente entre diversas familias de plantas (en el Cerrado brasileño existen 44 especies de plantas superiores con pseudonectarios, distribuidas en 17 familias según Oliveira y Brandão 1991 y Oliveira y Pie 1998) y hormigas. A pesar de ser más conocidos en las Angiospermas, también están presentes en las pteridófitas y en algunas coníferas de la región Neotropical (Benson 1985).

Algunos autores atribuyen a los **nectarios extra-florales** la función de excreción o de reserva de azúcares de las plantas, permitiendo la concentración de otros nutrientes en diversos órganos y en la savia. Sin embargo, la explicación que prevalece es la de coevolución planta-insecto: las plantas alimentan a las hormigas y en compensación, las hormigas las protegen de los fitófagos (Rogers 1985; Heads 1986; Oliveira *et al.* 1987; Oliveira y Pie 1998). Esto parece confirmarse teniendo en cuenta diferentes estudios realizados recientemente en plantas cultivadas de las regiones tropicales, tales como el algodón, marañón, maracuyá y palma forrajera (Bentley 1977; Rogers 1985; Soares 1998; Rickson y Rickson 1998).

El néctar es rico en oligosacáridos como fructuosa, sacarosa y glucosa, pero además contiene proteínas, aminoácidos, ácidos orgánicos, lípidos, alcaloides, fenoles, vitaminas y

saponinas entre otros elementos (Bentley 1977). La concentración en azúcares es relativamente constante en una especie determinada de planta y la evaporación del agua puede provocar su cristalización. Hay evidencias de que ciertas especies de hormigas escogen su planta hospedera en función del contenido de aminoácidos. El número de obreras forrajeras es proporcional al número de glándulas productoras de néctar en actividad en *Epidendrum cinnabarinum* (Orchidiaceae), y por tanto es proporcional a la productividad de la planta (Delabie 1995), mientras que en *Tococa occidentalis* (Melastomataceae) no se han observado visitas de hormigas en la parte de la planta donde las glándulas más viejas han perdido la capacidad de producir néctar (Morawetz *et al.*, 1992). Algunas especies de hormigas construyen un abrigo durante la estación seca para evitar la desecación de los *pseudonectarios*.

En términos generales, después de la fecundación la producción de néctar por *pseudonectarios* cesa y todos los recursos energéticos de la planta son destinados a la fructificación. Sin embargo, en otras plantas la producción de néctar comienza después de la fecundación por abejas, para que las hormigas que visitan los *pseudonectarios* protejan la fructificación. Se ha observado en algunas plantas tropicales como el algodón y el maracuyá que especies de parasitoides se alimentan también en los pseudonectarios (Koptur 1991) antes de depositar su postura sobre los insectos fitófagos que atacan estos cultivos. La importancia de estas glándulas es considerable desde el punto de vista de control biológico y la selección de clones de algodón sin pseudonectarios para reducir los gastos ener-

Los domacios

El caso más clásico de *domacio primario* en la región Neotropical (Benson 1984) es el de los yarumos (*Cecropia* spp.) y su asociación mutualista con hormigas del género *Azteca* (Jolivet 1986; Harada y Benson 1988; Davidson y Fisher 1991). Las hormigas ocupan las cavidades naturales del tronco de los yarumos después de haber perforado los agujeros en las áreas más finas de las paredes internas del tronco de la planta. Existe un equivalente ecológico al yarumo en África: el *Macaranga* (Euphorbiaceae), al cual están asociadas las hormigas del género *Crematogaster* (Fiala *et al.*, 1991). En América Central, diversas especies de *Pseudomyrmex* construyen sus nidos en cavidades preexistentes en los espinos de varias especies de *Acacia* (Ward 1991, 1993). Existen otras plantas que ofrecen el mismo tipo de abrigo en los géneros *Bombax*, *Cladium*, *Ficus* y *Vitex*. Diferentes tipos de domacios primarios pueden existir en raíces, bulbos y tubérculos como en las peridófitas del género *Solenopteris*, o en los espinos como los de *Acacia* en América Central. En muchos casos, los domacios están cubiertos por numerosos pelos largos llamados *tricomios*, destinados según ciertas interpretaciones, a limitar el acce-

géticos de la planta, no es lógica según Bentley (1977). Su existencia garantiza la presencia de hormigas y de parasitoides en la planta, que la protegen contra plagas (Rogers 1985).

Según Bentley (1977), las características de las hormigas que contribuyen al desarrollo de los *pseudonectarios* en una planta son las siguientes (cualidades similares a las aceptadas en las especies de hormigas, estudiadas para ser utilizadas en programas de control biológico):

- 1- Comportamiento agresivo o depredación de cualquier organismo extraño a la planta
- 2- Actividad ininterrumpida durante 24 horas
- 3- Nidificación en la propia planta. A veces, la agresividad de las hormigas aumenta por causa de su comportamiento territorial
- 4- Disponibilidad de grandes cantidades de individuos capaces de recorrer la planta simultáneamente en toda su extensión.

Las hormigas que visitan los *pseudonectarios* son especies arborícolas que buscan líquidos azucarados, siendo la mayoría también carnívoras oportunistas. Las más comunes en el Cerrado brasileño son las Formicinae y las Myrmicinae, pero estas glándulas son en realidad visitadas por varias decenas de especies que pertenecen a por lo menos 18 géneros en 5 subfamilias (Oliveira y Pie 1998).

so a la cavidad de especies con determinado patrón de tamaño (Davidson y Mckey 1993a). La coevolución entre plantas y hormigas, traducida en la formación de domacios por las primeras, parece haber ocurrido en hormigas del género *Pseudomyrmex* por lo menos 12 veces de forma independiente (en plantas de los géneros *Acacia*, *Tachigali* y *Triplaris*), y por lo menos dos veces, del mismo modo, en hormigas del género *Azteca* (Longino 1991; Ward 1991; Davidson y Mckey 1993a; Thompson 1994). Este fenómeno es conocido como *coevolución difusa* (Ward 1991).

Un ejemplo típico de *domacios secundarios* (Benson 1984) es la formación de bolsas o pliegues laminares en la base de las hojas o al lado de las mismas, como en algunas Melastomatáceas.

En segundo plano, existen otras estructuras en las plantas que pueden ofrecer abrigo a las hormigas, como las vainas de algunas leguminosas o diferentes tipos de agallas, que no pueden ser consideradas como verdaderos domacios.

Corpúsculos nutritivos

Existen básicamente cuatro tipos descritos de corpúsculos nutritivos: *s de Belt*, *de Müller*, *de Beccari* y *en perla*. Los trabajos de Rickson, frecuentemente citados por Jolivet (1986, 1996), son los que más hacen referencia a estas estructuras.

Los *corpúsculos de Müller* son producidos por algunas especies de *Cecropia* para alimentar las hormigas *Azteca*. Se forman en una almohadilla o *trichilium* que se encuentra en la base del peciolo de las hojas. Como nutrientes, poseen glucógeno (Rickson 1971), lípidos y proteínas. Según Jolivet (1986) las hormigas cortadoras de hojas podrían ser el principal fitófago que estaría ejerciendo una presión de selección sobre la asociación entre *Azteca* y *Cecropia*. Las características mirmecófilas de *Cecropia peltata* desaparecen al norte de su área de expansión geográfica en el Caribe (Janzen 1973 1975; Rickson 1977), donde disminuye la cantidad de especies de hormigas cortadoras. Las *Azteca* contribuyen eficientemente a la protección de las plantas de *Cecropia* contra otros fitófagos como los Chrysomelidae y favorecen su desarrollo (Schupp 1986). Sólo una especie de *Cecropia* desarrolló una estrategia diferente contra las hormigas cortadoras de hojas; este yarumo posee un tronco liso cubierto de cera que impide el ascenso de los insectos, no forma corpúsculos para su alimentación y no ofrece abrigo a ninguna especie de hormiga (Jolivet 1986).

Los *corpúsculos de Belt* son ricos en proteínas y lípidos y se diferencian en las extremidades de folíolos en la base de las hojas de *Acacia*, donde son utilizados como fuente alimenticia por hormigas del género *Pseudomyrmex* (Rickson

1969). En un mismo tronco de *Acacia* pueden encontrarse simultáneamente espinos huecos donde las hormigas nidifican, pseudonectarios produciendo carbohidratos, y corpúsculos ricos en otros tipos de nutrientes, para la alimentación de las hormigas.

Los *corpúsculos de Beccari* se desarrollan en la base de las hojas de *Macaranga* (Euphorbiaceae), planta de África y del sudeste asiático. Los corpúsculos se presentan bajo la forma de gránulos blancos ricos en lípidos y almidón (Rickson 1980).

Los *corpúsculos en perlas* (“pearl-bodies”) son ricos en lípidos y proteínas y están presentes generalmente en plantas que poseen también pseudonectarios. Existen en diversas formas y se conocen al menos en 19 familias de plantas tropicales; por ejemplo, algunos yarumos (Cecropiaceae) fabrican perlas en la cara inferior de sus hojas. Numerosas especies de Melastomataceae, además de suministrar habitación (domacios) a las hormigas, secretan corpúsculos en perlas para alimentarlas (Clausing 1998). En *Piper cenocladum* (Piperaceae), en Costa Rica, estos corpúsculos se producen solamente si está presente la hormiga *Pheidole bicornis*. En este caso, tales estructuras representan un alimento muy completo para las hormigas, ya que están constituidos por proteínas (10%), carbohidratos (21%), y lípidos (22%). Además, este es el único caso conocido en el cual la secreción del corpúsculo es inducido por la hormiga (Risch y Rickson 1981).

Nutrición de las plantas por hormigas

La asociación entre plantas y hormigas permite que las plantas aprovechen materiales ricos en nitrógeno, residuos alimenticios, y residuos metabólicos de las hormigas. En los *jardines de hormigas*, las raíces de las epífitas asociadas crecen en un suelo artificial, edificado por las hormigas con pequeños trozos de tierra, deyecciones y otros materiales orgánicos. Algunas plantas mirmecófilas desarrollan raíces o estructuras especializadas para la absorción de nutrientes depositados en las cavidades donde habitan las hormigas, y se nutren de los residuos alimenticios y de las excreciones de estos insectos (Beattie 1989). Desde el punto de vista fisiológico, este tipo de relación es similar al de las plantas insectívoras. Otra característica común entre plantas mirmecófilas e insectívoras es que ambas se desarrollan en suelos extremadamente pobres, con poco nitrógeno disponible. El material nitrogenado puesto a disposición de la planta por las hormigas aumenta su fertilidad y productividad. El cacao, en el sudeste de Ba-

hía (Brasil), desarrolla una densa red de raíces en pequeñas cavidades de hormigueros de *Ectatomma tuberculatum*, a más de un metro de profundidad, en las cuales las hormigas abandonan la “basura”, que está constituida principalmente por exoesqueletos de insectos (Delabie, no publicado).

Existen evidencias de que en sistemas forestales, las hormigas son uno de los principales factores de reciclaje de los nutrientes en el suelo, por la incorporación de materia orgánica en descomposición (no hojarasca) con sustancias minerales provenientes de las excavaciones que son transportadas para la superficie. Por ejemplo, en el sur de Bahía, hormigas de la tribu Attini (Myrmicinae): *Sericomyrmex bondari* y *Mycocepurus smithi* son probablemente uno de los principales responsables de esa actividad mecánica en los horizontes superficiales del suelo de los cacaotales (Leite y Delabie, no publicado).

Sin embargo, esta interpretación aplicada al fenómeno conocido como “*islas verdes*” en un bosque templado de *Betula*, en Finlandia, fue bastante controvertida. Después de una infestación de larvas de Geometridae, donde todas las plantas fueron deshojadas, aparecieron “*islas verdes*” de vegetación intacta, con 15 a 20 metros de diámetro alrededor de hormigueros de *Formica aquilonia*. Este fenómeno fue sucesivamente interpretado como el resultado de la depredación de las larvas por las hormigas o

como producto de la concentración de nutrientes en el suelo por las hormigas. Finalmente, fue demostrada que la hipótesis de la nutrición de las plantas por las hormigas sólo es válida en las inmediaciones de los hormigueros y que las áreas verdes corresponden a las áreas de forrajeo de las hormigas (Niemela y Laine 1986), inclusive porque existe un gradiente en la depredación por parte de las hormigas de ese género que depende de la distancia al hormiguero (Whittaker 1991).

Polinización

En general, las hormigas no son buenas agentes polinizadoras. Carecen de pelos diferenciados para atender ésta función como las abejas. El par de glándulas metapleurales, característico de Formicidae, secretan antibióticos y ceras que tienen la propiedad de bloquear la germinación del polen. Además, las obreras no vuelan, razón por la cual sus posibilidades de participar en algún proceso de polinización cruzada, son remotas. Sin embargo, algunas plantas pueden ser polinizadas por hormigas, como el cacao, polinizado por *Wasmannia auropunctata* (Billes 1941). Muy raramente las hormigas llegan a ser polinizadoras específicas. No obstante, Peakall *et al.* (1991) citan 12 especies de plantas, la mayoría de la familia Orchidaceae, que son obligatoriamente polinizadas por hormigas.

Desde el punto de vista evolutivo, las hormigas habrían sido excluidas de los procesos de polinización de las flores debido a la mayor eficiencia de otros organismos más competitivos como dípteros y abejas (Schubart y Anderson 1978). En el transcurso de la evolución, las hormigas se adaptaron mejor a los mecanismos de defensa de las plantas, que se desarrollaron en otras estructuras. Algunas plantas desarrollaron sistemas de protección de sus flores contra las hormigas como nectarios florales repelentes, pelos que constituyen obstáculos para la penetración, superficies lisas, escu-

rridizas, adhesivas, etc. Según Buckley (1982) y Beattie (1985), varias razones explican la ineficiencia de las hormigas como polinizadores: 1) limitación de las distancias de cruzamiento entre plantas, debido a que las hormigas obreras son apteras. Esto privilegia otros agentes polinizadores más competitivos; 2) poca especificidad de las hormigas en la elección de las flores; 3) ausencia de pelos adaptados a la polinización como los que poseen las abejas; 4) inhibición de la germinación del polen por las secreciones de las glándulas metapleurales. Sin embargo, las observaciones sugieren que en algunos casos las hormigas se han tenido que adaptar a la polinización; por ejemplo, los machos de *Myrmecia urens* fecundan una orquídea del género *Leporella* en Australia por pseudocopulación. Un factor evolutivo, que, tal vez, resultó determinante para que surgiera esta relación, es que los machos de *M. urens* no poseen glándulas metapleurales (Peakall *et al.* 1987). En otros casos de plantas que son polinizadas por hormigas citados por Thompson (1994), la frecuencia elevada de visitas de hormigas compensa la pérdida de la actividad de los granos de polen por las secreciones de su glándula metapleural; así, de un gran número de granos de polen que entran en contacto con las partes femeninas de las flores, al menos uno llega con todo su potencial para la fecundación.

Las hormigas cortadoras

Las hormigas cortadoras de hojas (Myrmicinae, Attini) son exclusivamente neotropicales y se encuentran distribuidas desde Texas hasta el norte de Argentina. Estas hormigas poseen dos características que las hacen relevantes en este contexto. Son los principales fitófagos en las regiones neotropicales, ya que las especies de los dos géneros más evolucionados, *Acromyrmex* y *Atta*, defoliar grandes cantidades de plantas de un sinnúmero de especies. De otro lado, los fragmentos vegetales que cortan las obreras, son utilizados para el cultivo de un hongo simbiótico, *Rozites (Leucocoprinus) gongylophora*, asociado con estos dos géneros, y que sirve, en parte, como alimento para la hormiga y su cría. Géneros menos evolucionados de Attini colec-

tan heces, caparazones de insectos y detritos vegetales que son utilizados también para el cultivo de hongos (Weber 1972). Un caso aislado de hormigas cultivadoras de hongos se registra en las zonas templadas: *Lasius fuliginosus* (Formicinae) cultiva en las paredes de sus nidos construidos al interior de troncos en descomposición, el hongo *Cladotrichum microsporum*, cuyo papel en su alimentación no está claramente definido (Amouriq 1973).

En los géneros *Atta* y *Acromyrmex*, se observan grandes variaciones en tamaño y en las funciones que desempeñan las obreras. Estos fenómenos, denominados respectivamente **polimorfismo** y **polietismo**, permiten una mejor división del

trabajo en las colonias. Simplificando, a grosso modo, las obreras *mayores* ejecutan trabajos afuera del nido, como el corte y transporte de las hojas, mientras que las obreras *menores* realizan sus actividades al interior del hormiguero, ocupándose del cuidado del cultivo del hongo y de la cría.

Aunque las hormigas cortadoras de hojas pueden utilizar una amplia variedad de plantas, sus preferencias de corte dependen de diversos criterios, como la calidad de los nutrientes presentes en la hoja, su edad, su grosor, la estación, etc. La savia absorbida por las hormigas en el momento del corte representa el 95% de las necesidades nutricionales de las obreras, mientras que el 5% restante es proporcionado por el hongo simbiótico (Quinlan y Cherrett 1979). La mayor parte del hongo está destinado a la alimentación de las larvas. Los fragmentos cortados se someten a un verdadero proceso de industrialización antes de ser incorporados al hongo: se limpian de manera sucesiva, se cortan en pequeños trozos, y finalmente pasan a las obreras de menor tamaño. Este procedimiento está destinado a minimizar la entrada de gérmenes contaminantes o de sustancias antifúngicas al cultivo.

La calidad del material vegetal colectado puede influir en el crecimiento del hongo, ya sea por los nutrientes disponibles o por la presencia de hormonas vegetales que puedan alterar su desarrollo. El hongo cultivado por las hormigas no existe en la naturaleza sin la presencia de estos insectos. Así mismo, existe solamente en su forma vegetativa el micelio, en el cual se diferencian estructuras características: las *gongylidia* (tipo de col) se agrupan en paquetes denominados *staphylae*. Estas estructuras son utilizadas como alimento por las hor-

migas y su cría. Desde el punto de vista nutricional, el hongo contiene 27% de carbohidratos, 5% de aminoácidos, 13% de proteínas y 0,2% de lípidos. El mutualismo entre Attini y el hongo está tan bien establecido que durante el vuelo nupcial, las hembras transportan fragmentos del micelio en su cavidad infrabucal, que utilizan posteriormente como elemento inicial del cultivo del futuro hormiguero (Weber 1972). Para algunos autores, la asociación entre hormigas cortadoras de hojas y hongo aumenta la polifagia de las hormigas, transformando muchas especies vegetales para el consumo. En este contexto, el hongo puede ser considerado como un agente que elimina o reduce la toxicidad del material vegetal. Powell y Stradling (1991) afirman que el hongo disuelve los componentes fenólicos de las plantas. Otros autores sostienen que las hormigas cortadoras de hojas practican la conservación de los recursos alrededor del nido. Según Cherrett (1983), en los bosques tropicales, gracias a las estrategias de búsqueda de nuevas plantas para el consumo, se presentan variaciones de preferencia alimenticia de acuerdo con la estacionalidad; así, la probabilidad de acabar con los árboles que se encuentran cerca del nido por sucesivas defoliaciones es muy reducida. Para Fowler y Stiles (1980) las estrategias de forrajeo dependen del tipo de vegetación disponible. Los territorios de forrajeo son establecidos por las hormigas para explorar mejor los recursos próximos al nido, mientras que los caminos se destinan a la búsqueda directa de vegetación. Para estos últimos autores “No existe granjero o campesino latinoamericano que acepte la idea de que los defoliadores hacen un manejo conservacionista de los recursos de la vegetación, ya que en los medios agrícolas es evidente que no lo realizan”.

Defensa de las plantas contra las hormigas

Las plantas poseen diversos mecanismos de defensa, generalmente poco estudiados, para defenderse del ataque de una amplia variedad de fitófagos. Algunas poseen flores con mecanismos como los ya mencionados, para protegerse de hormigas que son pésimos agentes polinizadores y temidas ladronas de néctar. Otras, secretan sustancias viscosas destinadas a impedir su consumo, como el látex de las moraceas, apocynaceas o euphorbiaceas (Howard 1980; Jolivet 1986), o las resinas de otros grupos vegetales (Powell y Stradling 1991). Una introducción general a las defensas químicas (compuestos secundarios) de las plantas contra los herbívoros es presentada por Janzen (1975). Powell y Stradling (1991) afirman que en 250.000 especies de Angiospermas, existen cerca de 30.000 compuestos secundarios tóxicos para los insectos fitófagos y que la mayoría de las plantas poseen por lo menos una de estas sustancias. La estrategia más

común entre estas plantas es la producción de hojas jóvenes con altos niveles de estos compuestos con el fin de protegerse de insectos fitófagos y de otros herbívoros.

Algunas plantas superiores de la región Neotropical desarrollaron sustancias aleloquímicas para defenderse específicamente de las hormigas cortadoras de hojas. Estas sustancias son compuestos secundarios fabricados por las plantas, como alcaloides, taninos, lípidos repelentes, fenoles o terpenos y derivados. Generalmente funcionan como repelentes, agentes tóxicos, fungistáticos o fungicidas (Powell y Stradling 1991). Según Howard (1987, 1988), los compuestos secundarios pueden variar en función de la edad de la hoja o de la estación. Esta característica puede explicar los cambios estacionales observados en las estrategias de cosecha de material vegetal por las hormigas (Bristow 1988).

Las hormigas tejedoras

Las *hormigas tejedoras* del género *Oecophylla* (Formicinae), se encuentran en Africa, Asia y en las islas del Pacífico, así como al norte de Australia. Son especies arborícolas que poseen una estrategia de nidificación bien particular. Se conocen fósiles de hormigas de este género del Mioceno Inferior (hace 30 millones de años) en Kenya, con una estructura similar a la actual. Son extremadamente agresivas y con excelente potencial en control biológico. Se sabe que los chinos, desde hace 3.000 años, las utilizaban en sus plantaciones para el control de plagas.

Estas hormigas tienen una técnica bien particular para la construcción de sus hojas vivas. Las márgenes de dos hojas son empujadas hasta por una docena de obreras *mayores*, mientras un pequeño número de obreras *menores* manipula

las larvas. Estas larvas, aseguradas en las mandíbulas de las obreras adultas y sujetadas como si fuesen tubos de pasta de dientes, secretan una seda en las glándulas seríceas situadas en la región bucal que actúa como adhesivo. Las obreras presionan alternadamente las larvas de una hoja a otra, cociéndolas entre sí. Cuando la seda se seca, las obreras *mayores* liberan las hojas unidas y repiten el proceso con las otras. El nido puede contar con hasta 500.000 individuos, aunque la población se encuentra siempre subdividida en varios nidos secundarios (*nido polidómico*) (Sudd y Franks 1987).

Existen otros géneros de hormigas donde existen especies tejedoras, como *Camponotus* (incluyendo *Dendromyrmex*), *Dolichoderus* y *Polyrhachis* (Dolichoderinae y Formicinae).

Relaciones hormigas - “homópteros” - plantas

Muchas especies de hormigas crían “homópteros” succionadores de la savia de las plantas como pulgones, cochinillas, membrácidos, y psíldeos, para alimentarse de sus excreciones azucaradas (Nixon 1951; Cushman y Addicott 1991) (un fenómeno similar se presenta con larvas de lepidópteros de las familias Lycaenidae y Riodinidae (Devries 1991; Pierce *et al.* 1991)). Ese tipo de relación se conoce desde el Terciario gracias al registro fósil de la asociación entre una hormiga del género *Iridomyrmex* y un pulgón, encontrados en el mar Báltico y conservados en ámbar. Debido a su comportamiento peculiar, los “homópteros” pueden transmitir enfermedades virales a las plantas cuando perforan los tejidos de hojas y tallos con el fin de alcanzar los vasos conductores de savia (Nixon 1951; Mckey y Meunier 1996).

Se ha estimado la producción de sustancia azucarada de un pulgón en 1,4 mg por día, aproximadamente. La oferta de sustancia azucarada obedece a la necesidad fisiológica del donador. El volumen de líquido que atraviesa el cuerpo del pulgón es muy importante y el insecto precisa excretar grandes cantidades de éste para poder concentrar los nutrientes indispensables para su supervivencia. Se calcula que los “homópteros” ingieren una cantidad de nutrientes diez veces mayor a la que son capaces de asimilar, y rechazan el exceso en forma de un líquido azucarado parcialmente degradado, rico en glucosa, sacarosa, fructuosa y melizetosa. Con el fin de satisfacer sus necesidades, los pulgones han desarrollado algunas adaptaciones como la diferenciación de un largo tubo que permite la expulsión de las deyecciones lejos del cuerpo. Algunos “homópteros” secretan hilos de cera que envuelven los productos excretados.

En términos evolutivos, la adaptación de las hormigas se manifiesta por estos mecanismos, en su contribución a la liberación de los “homópteros” de sus excrementos. Las señales usadas por los pulgones para ofrecer sus excreciones a las hormigas son, según algunos autores, comparables a las usadas en la *trofalaxis* (Fowler *et al.* 1991).

En términos generales, las hormigas protegen a los “homópteros” de ataques de parásitoides y depredadores, y eligen el lugar más adecuado para que los “homópteros” extraigan la savia (Delabie *et al.* 1994). Gracias al cuidado, los “homópteros” logran una mayor tasa de supervivencia. La manutención de al menos una colonia de “homópteros” garantiza a las hormigas el acceso a la sustancia azucarada, sin depender de la fluctuación estacional de la producción de otros nutrientes por la planta (Mckey y Meunier 1996). En algunos casos, los “homópteros” hacen parte de la dieta de las hormigas que los crían (Nixon 1951; Rosengren y Sundström 1991; Mckey y Meunier 1996). Existen evidencias de que diversas especies de “homópteros” compiten por la atención de las hormigas (Addicott 1978). Para muchos autores, los “homópteros” sustituyen los pseudonectarios, e indirectamente, su presencia, con la de las hormigas que los cuidan, constituye un medio de defensa para la planta. Cuando son equilibrados los beneficios de la asociación “homópteros”, hormigas y plantas, muchos autores consideran que la planta se perjudica; principalmente, en situaciones de monocultivos. No obstante, en términos generales, las tres partes obtienen beneficios: las hormigas porque reciben la sustancia azucarada y ganan tiempo en la exploración de los recursos, ya que los “homópteros” se mantienen en puntos fijos controlados por la colonia de

hormigas (Rosengren y Sundström 1991); los „homópteros“ por ser liberados de sus deyecciones, por recibir protección y transporte hasta los sitios adecuados para la alimentación y por incrementar su esperanza de vida; y las plantas, a

pesar del gasto energético evidente con la presencia de los insectos, reciben en compensación la protección de las hormigas contra fitófagos que podrían causar daños mayores (Cusman y Addicott 1991; Delabie *et al.* 1994).

Los mosaicos de hormigas dominantes

La estructura organizacional de las hormigas arborícolas es objeto de estudio desde hace más de 25 años. Algunas especies arborícolas dominan su medio, interactuando de forma competitiva entre sí, y tolerando un pequeño número de otras especies; esto conlleva a la constitución de un verdadero mosaico formado por la yuxtaposición de sus territorios. Este fenómeno fue inicialmente estudiado en Gana y en Papua Nueva Guinea (Room 1971; Majer 1972; Taylor 1977), y más recientemente, en la región Neotropical (todos realizados en áreas experimentales del centro de Pesquisa do Cacau en Ilhéus: Leston 1978; Winder 1978; Majer *et al.* 1994). Los mecanismos de convivencia y de manutención de dichos territorios son particularmente complejos. Cada especie posee un mecanismo propio para mantener su lugar en el mosaico. *Wasmannia auropunctata*, por ejemplo, se establece en extensas áreas de plantaciones, ocupando de forma continua la hojarasca (su hábitat natural), y secundariamente la copa de los árboles, adquiriendo características de especie arborícola dominante (Delabie 1988; Majer y Delabie 1993; Majer *et al.* 1994). Sus características ecológicas y

reproductivas hacen que de todas las especies que están presentes naturalmente en los cacaotales, sea la más competitiva, apta y veloz para ocupar un nicho vacío dentro del agroecosistema. Otro caso analizado es el de *Azteca chartifex spiriti*, que es extremadamente territorial, originando comportamientos de defensa particulares: estas hormigas impiden la instalación de otras especies dominantes en los árboles que ellas ocupan por medio de alomonas (Medeiros y Delabie 1991). Las mismas hipótesis de organización territorial a través de la competencia de las especies dominantes, sirvieron de base para otros análisis sobre la organización de las hormigas que viven en las cavidades internas; principalmente especies exóticas (Delabie *et al.* 1995) que viven en los troncos en reservas de la Mata Atlántica (Delabie *et al.* 1997), y en el suelo, a nivel de la hojarasca (Delabie *et al.* en preparación). En los arrecifes del litoral de Bahía, donde la comunidad de hormigas es menos compleja de lo que es en otros ambientes regionales, existen formas simplificadas de organización de las especies dominantes en mosaico (Delabie 1995).

Control biológico con hormigas

El uso de hormigas en control biológico es una antigua tradición en la China y en Vietnam, donde desde hace aproximadamente 3.000 años, poblaciones de la hormiga tejedora *Oecophylla smaragdina* son manipuladas en la lucha contra defoliadores, llegando incluso a ser comercializadas en las ferias populares. En Italia y en otros países de Europa, las hormigas de los grupos de *Formica rufa* y *Formica lugubris* han sido ampliamente estudiadas, debido a su eficacia en el control biológico de plagas en sistemas forestales (OILB 1979; Pavan y Ronchetti 1965). Por esta razón, hormigueros de los dos grupos se han transplantado a nuevas áreas forestales; incluso, nidos de *F. lugubris* provenientes de Italia se han introducido en Canadá.

En cacaotales ya existen algunas experiencias en la utilización de hormigas para el control biológico de las plagas del cultivo. Por ejemplo, hormigueros de *Dolichoderus bituberculatus* son transplantados para control de miridos del género *Helopeltis* en Malasia e Indonesia (Giesberger 1983; Way y Khoo 1992). En la República de Camerún, el control de Miridae, una de las plagas más serias en los cacaoteros de África, se está llevando a cabo mediante el transplante de nidos de

Wasmannia auropunctata (Bruneau De Miré 1969), hormiga considerada como plaga del cultivo en el Brasil (Delabie 1988).

Existen otros ejemplos de control biológico de chinches plaga con uso de hormigas; *Oecophylla longinoda* se ha usado en el control de Coreidae del género *Therapus*, plaga del coco de Tanzania; otra especie del mismo género está siendo utilizada en el control de *Amblypelta coccophaga* (Coreidae), plaga de cocos (cocoteros) y eucaliptos en las islas Salomón.

En Pará, los indios Kayapós utilizan una hormiga del género *Azteca*, a través de injertos de pedazos de nidos para reducir los daños provocados por las hormigas cortadoras de hojas en sus plantaciones (Overal y Posey 1984). Un control similar se práctica en la región cacaotera de Bahía, donde los productores utilizan tradicionalmente la hormiga *Azteca chartifex spiriti* para el control del trips *Selenothrips rubrocinctus* y de los chinches *Monalonion* spp. (Miridae) en los cacaoteros (Delabie 1989). El potencial de otras especies de hormigas del sudeste de Bahía ya fue estudiado para fines de control biológico en los cacaoteros (Majer y Delabie 1993).

En algunos casos las hormigas controlan también las plantas invasoras de la planta hospedera, como trepadoras y enredaderas. Por ejemplo, las *Azteca*, huéspedes de las yarumos, recortan los brotes de las plantas trepadoras que invaden la copa del árbol (Janzen 1967). *Myrmelachista* sp., huésped de *Tococa occidentalis* (Melastomataceae), ataca mediante una sustancia herbicida los tejidos meristemáticos y consume la nerviación foliar de las plantas de otras especies en un radio de 10 metros de distancia a la planta hospedera, provocando la muerte de las plantas indeseadas y pro-

moviendo la formación de manchas de „monocultivo“ de *Tococa* de hasta 30 metros de diámetro (Morawetz *et al.* 1992). En general, existe poca información acerca de este fenómeno en el marco del control biológico de plagas. El control biológico de plantas trepadoras por hormigas arborícolas también puede interpretarse como una meta para impedir el acceso al territorio por otras hormigas dominantes instaladas en plantas vecinas. Una extensiva revisión sobre el uso de hormigas para control biológico se encuentra en Way y Khoo (1992).

Literatura citada

- Addicott, J.T. 1978. Competition for mutualists: aphids and ants. *Canadian Journal of Zoology* 56:2093-2096.
- Agosti, D., D. Grimaldi y J. M. Carpenter. 1997. Oldest known ant fossils discovered. *Nature* 391:447.
- Amouriq, L. 1973. *Rapports entomologo-cryptogamiques, éléments sur les relations entre insectes et champignons*. Hermann, Paris, 230pp.
- Andersen, A. 1991. Seed harvesting by ants in Australia, pp. 493-503 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Bach, C.E. 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). *Oecologia* 87:233-239.
- Baroni Urbani, C. y M. L. de Andrade. 1997. Pollen eating, storing and spitting by ants. *Naturwissenschaften* 84:256-258.
- Beattie, A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge, University Press, 182pp.
- Beattie, A.J. 1989. Myrmecotrophy: plants fed by ants. *Trends in Ecology and Evolution* 4(6):172-176.
- Benson, W. W. 1984. Amazon ant-plants, pp. 239-266 en G. T. Prance y T. E. Lovejoy, eds., *Amazonia* Pergamon Press.
- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:407-427.
- Benzing, D.H. 1991. Myrmecotrophy: origins, operation, and importance, pp. 353-373 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Billes, D. J. 1941. Pollination of *Theobroma cacao* L. in Trinidad BWI. *Tropical Agriculture* 18:151-156.
- Bondar, G. 1939. *Insectos daninhos y parasitas do cacau na Bahia, Salvador-Bahia*, ICB, Boletim Técnico N° 5, 112pp.
- Bristow, C. M. 1988. Is diet choice a picnic for leaf-cutter ants? *Trends in Ecology and Evolution* 3(7):153-154.
- Brown, W. L. Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo - West African rain forest ant faunas, pp. 161-185 en B. J. Meggers, E. S. Ayenson y W. D. Duckworth, eds., *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative review*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bruneau De Miré. 1969. Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les mirides du cacaoyer. *Wasmannia auropunctata Roger Café Cacao Thé* 13(3): 209-212.
- Buckley, R. C. ed. 1982. *Ant-plant interactions in Australia*. The Hague, Junk, 162pp.
- Buckley, R. C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:111-135.
- Cammel, M. E., M. J. Way y M. R. Paiva. 1996. Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitat in Portugal. *Insectes Sociaux* 43:37-46.
- Chapela, I. H., S. A. Rehner, T. R. Schultz y U. G. Mueller. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science* 266:1691-1694.
- Cherrett, J. M. 1983. Resource conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest, pp. 253-263 en S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwich, eds., *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Clausing, G. 1998. Observations on ant-plant interactions in *Pachycentria* and other genera of the Dissochaeteae (Melastomataceae) in Sabah and Sarawak. *Flora* 193:361-368.
- Cushman, J. H. 1991. Host-plant mediation of insect mutualisms: variable outcomes in herbivore-ant interactions. *Oikos* 61(1):138-144.
- Cushman, J. H. y J.F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms, pp. 92-103 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Davidson, D. W. y B. Fisher. 1991. Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regime, pp.289-309 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Davidson, D. W. y D. Mckey. 1993a. Ant-plant symbioses: stalking the Chuyachaqui. *Trends in Ecology and Evolution* 8(9):326-332.
- Davidson, D. W. y D. Mckey. 1993b. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2(1):13-83.

- Delabie, J. H. C. 1988. Ocorrência de *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) em cacauais na Bahía. *Revista Theobroma* 18(1):29-37.
- Delabie, J. H. C. 1989. The ant problem of cocoa farms in Brasil, pp. 555-569 en R. K. Vander Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology. A World Perspective*. Westview Press, Boulder Colorado.
- Delabie, J. H. C. 1995. Hormigas asociadas aos nectarios extraflorales de *Epidendrum cinnabarinum* Salzm. (Orchidaceae) nuna área de restinga na Bahía. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 24(3):479-487.
- Delabie, J. H. C., A. M. da Encarnação y C. I. Maurício. 1994. Relations between the little fire ant, *Wasmannia auropunctata*, and its associated mealybug, *Planococcus citri*, in Brazilian cocoa farms, pp. 91-103 en D. F. Williams, ed., *Exotic ants: biology, impact and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, Colorado, U.S.A.
- 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., I. C. do Nascimento, E. C. da Fonseca, R. B. Sgrillo, P. A. O. Soares, A. B. Casimiro y M. Furst. 1997. Biogeografía das hormigas cortadoras de hojas (Hymenoptera; Formicidae; Myrmicinae; Attini) de importancia econômica no leste da Bahía y en las regiones periféricas de los estados vizinhos. *Agrotropica* 9(2):49-58.
- Delabie, J. H. C., I. C. do Nascimento, P. Pacheco y A. B. Casimiro. 1995. Community structure of house-infesting ants in southern Bahía, Brazil (Hymenoptera; Formicidae). *The Florida Entomologist* 78(2):264-270.
- Devries, P. J. 1991. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies, pp. 143-156 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Fiala, B., U. Maschwitz y T. Y. Pong. 1991. The association between Macaranga trees and ants in South-east Asia, pp. 263-270 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Fiala, B. y K. E. Linsenmair. 1995. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 4:165-182.
- Fowler, H. G. 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux* 40:137-145.
- Fowler, H. G. y E. W. Stiles. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology* 5(1):25-41.
- Giesberger, G. 1983. Biological control of the *Helopeltis* pest of cocoa in Java, pp. 90-180 en H. Taxoepus y P. C. Wessel, eds., *Archives of Cocoa Research 2, Cocoa Research in Indonesia 1900-1950*, American Cocoa Research Institute, International Office of Cocoa and Chocolate, Wageningen, The Netherlands.
- Giliomee, J. H. 1986. Seed dispersal by ants in the cape flora threatened by *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis* 11(3/4):217-219.
- Gomes, C. y X. Espadaler. 1994. Curva de dispersión de semillas por hormigas en *Euphorbia characias* L. y *Euphorbia nicaeensis* All. (Euphorbiaceae). *Ecologia Mediterranea* 20(3/4):51-59.
- Grimaldi, D. y D. Agosti. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97(25):13678-13683.
- Grimaldi, D., D. Agosti y J. M. Carpenter. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208:1-43.
- Handel, S. y A. Beattie. 1990. La dispersion des graines par les fourmis. *Pour la Science* 156:54-61
- Harada, A. Y. y W. W. Benson. 1988. Especies de *Azteca* (Hymenoptera, Formicidae) especializadas em *Cecropia* spp (Moraceae): distribuição geográfica y considerações ecológicas. *Revista Brasileira de Entomologia* 32(3/4):423-435.
- Heads, P. A. 1986. Bracken, ants and extrafloral nectareies. IV. Do wood ants (*Formica lugubris*) protect the plant against insect herbivores? *Journal of Animal Ecology* 55:795-809.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. The Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732pp.
- Howard, J. J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, walter, and secondary chemistry. *Ecology* 68(3):503-515.
- Howard, J. J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69(1):250-260.
- Huxley, C. R. y D. F. Cutler, eds. 1991. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, 601pp.
- Janzen, D. H. 1967. Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50(1):147-153.
- Janzen, D. H. 1973. Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica* 5(1):15-28.
- Janzen, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Edward Arnold Ltd.
- Jolivet, P. 1986. *Les fourmis et les plantes, um exemple de coévolution*. Boubée, Paris, 249pp.
- Jolivet, P. 1987. Nouvelles observations sur les plantes à fourmis, Réflexions sur la myrmécophilie. *L'Entomologiste* 43(1):39-52.

- Jolivet, P. 1996. *Ants and plants, an example of coevolution* (enlarged edition). Backhuys Publishers, Leiden, 303pp.
- Kaufmann, S., D. B. Mckey, M. Hossaert-Mckey y C. C. Horvitz. 1991. Adaptations for a two-phases seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *American Journal of Botany* 78(7):971-977.
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59(3):449-456.
- Koptur, S. 1991. Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids, pp. 213-230 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions* Oxford University Press, Oxford.
- Longino, J. 1991. *Azteca* ants in Cecropia trees: taxonomy, colony structure, and behaviour, pp. 271-288 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- 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(1):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(1):73-83.
- Mckey, D. 1989. Interactions between ants and leguminous plants, pp. 673-718 en C. H. Stirton y J. L. Zarucchi, eds., *Advances in legume biology*. Monographs of Systematics Botany of the Missouri Botanical Garden No.29.
- Mckey, D. y D. W. Davidson. 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the Neotropics: history, biogeography and diversity, pp. 568-606 en P. Goldblatt, ed., *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, CT.
- Mckey, D. y L. Meunier. 1996. Évolution des mutualismes plantes-fourmis – quelques éléments de réflexion. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 10:1-9.
- Medeiros, M. A. De y J. H. C. Delabie. 1991. O mosaico de hormigas arborícolas na Região cacauera da Bahia : estudo por olfatométrica das relaciones entre especies, pp. 201 en Resumos do XIII Congresso Brasileiro de Entomologia, Vol. I, Sociedade de Entomologia do Brasil, Recife –PE.
- Morawetz, W., M. Henzl y B. Wallnöfer. 1992. Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian amazon. *Biodiversity and Conservation* 1:19-33.
- Niemela, P. y K. J. Laine. 1986. Green islands - predation not nutrition. *Oecologia* 68:476-478.
- Nixon, G. J. 1951. *The association of ants with aphids and coccids*. Commonwealth Institute of Entomology, London, 36pp.
- O.I.L.B. 1979. C.R. Réunion des groupes de travail «*Formica rufa*» et Vertébrés prédateurs des insectes» *Bulletin de l'O.I.L.B.* SROP II-3, 514pp.
- Oliveira, P. S. y C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados, pp. 198-212 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Oliveira, P. S. y M. R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27(2):161-176.
- Oliveira, P. S., A. F. da Silva y A. B. Martins. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74:228-230.
- Orivel, J., C. Errard y A. Dejean. 1996. La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 10:11-20.
- Overall, W. L. y P. A. Posey. 1984. Uso de hormigas do género *Azteca* para control de hormigas del Brasil entre os índios Kaidespués do Brasil. *Attini* 16:2.
- Pavan, M. y G. Ronchetti. eds. 1965. Studi ed esperienze pratiche diprotezione biologica delle forest. *Collana Verde* No.16, 414pp.
- Peakall, R., A. J. Beattie y S. H. James. 1987. Pseudocopulation of an orchid by male ants: a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination *Oecologia*. 73:522-524.
- Peakall R., S. N. Handel y A. J. Beattie. 1991. The importance for, and importance of, ant pollination, pp. 421-429 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Powell, R. J. y D. J. Stradling. 1991. The selection and detoxification of plant material by fungus-growing ants, pp. 19-41 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Quinlan, R. J. y J. N. Cherrett. 1979. The role fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomology* 4:151-160.
- Rickson, F. R. 1969. Developmental aspects of the shoot apex, leaf, and Beltian bodies of *Acácia cornigera*. *American Journal of Botany* 56(2):195-200.
- Rickson, F. R. 1971. Glycogen plastids in Mullerian body cells of *Cecropia peltata* - a higher green plant. *Science* 173:344-347.
- Rickson, F. R. 1977. Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia peltata* on selected Caribbean islands. *American Journal of Botany* 64(5):585-592.
- Rickson, F. R. 1980. Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies (Beccarian bodies) of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 67(3):285-292.
- Rickson, F. R. y M. M. Rickson. 1998. The cashew nut, *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae), and its perennial association with ants: extrafloral nectary location and the potential for ant defense. *American Journal of Botany* 85(6):835-849.

- Risch J. y F. R. Rickson. 1981. Mutualism in which ants must be present before plants produce food bodies. *Nature* 291(5811):149-150.
- Rogers, C. E. 1985. Extrafloral nectar: Entomological implications. *Bulletin of the Entomological Society of America* 31(3):15-20.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny of the Hymenoptera: The state of the art. *Zoologica Scripta* 28(1-2):3-11.
- Rosengren, R. y L. Sundström. 1991. The interaction between red wood ants, Cinra aphids, and pines. A ghost of mutualism past? pp. 80-91 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Schubart, H. O. R. y A. B. Anderson. 1978. Why don't ants visit flowers? A reply to D.H. Janzen. *Biotropica* 10(4):310-311.
- Schupp, E. W. 1986. *Azteca* protection of Cecropia: ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70:379-385.
- Schupp, E. W. y D. H. Feener Jr. 1991. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest, pp. 175 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Sudd, J. H. 1987. Ant aphid mutualism, pp. 355-365 en Av. Minks y P. Harrewijn, eds., *Aphids, their biology, natural enemies, and control*. Vol. 2A, World Crop Pests, W. Helle, Elsevier, Amsterdam.
- Sudd, J. H. y N. R. Franks. 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie, Glasgow, 206pp.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago, 376pp.
- Vasconcelos, H. L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivore. *Oecologia* 87:295-298.
- Ward, P. S. 1991. Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia-bearing plants, pp. 335-352 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Way, M. J., M. E. Cammel y M. R. Paiva. 1992. Studies on egg predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) especially on the eucalyptus borer *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) in Portugal. *Bulletin of Entomological Research* 82:425-432.
- Way, M. J. y K. C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Weber, N. A. 1972. *Gardening ants, the Attines*. The American Philosophical Society, Philadelphia, 146pp.
- Westoby, M., K. French, L. Hughes, B. Rice y L. Rodgerson. 1991. Why do more plant species use ants for dispersal on infertile compared with fertile soils? *Australian Journal of Ecology* 16:445-455.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* 19(3):245-251.
- Whittaker, J. B. 1991. Effects of ants on temperate woodland trees, pp. 67-79 en C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.