

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 and bottom, with fine hairs and segments clearly visible. The background is white, and the ant's body is rendered in shades of yellow and orange with black outlines and stippling for 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 11

Relaciones entre hormigas y «Homópteros» (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha)

J.H.C. Delabie y F. Fernández

Se conoce por trofobiosis a las relaciones mutualistas y convergentes entre hormigas y algunos grupos de Hemiptera (Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha), conocidos ampliamente como «Homoptera» (por estar agrupados en el pasado en éste orden y que ahora hace parte de Hemiptera). Algunas características en las familias de “homópteros” y en las hormigas pueden asociarse con esta trofobiosis: la excreción de “rocío de miel” (*honeydew*) o ligamaza por parte de los auquenorrhincos y esternorrhincos, la propensión de las hormigas a explotar estos insectos, y las necesidades fisiológicas de ambos grupos. Esta relación puede presentar también evolución convergente. El sistema más arcaico no es propiamente trofobiótico; en éste las obreras forrajeras coleccionan casualmente la ligamaza expelida esporádicamente en hojas por parte de individuos o grupos de “homópteros” no asociados. Las relaciones trofobióticas más comunes son facultativas; por tanto, esta forma de mutualismo es muy diversa y responsable de un amplio espectro de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de comportamiento en “homópteros” principalmente en Sternorrhyncha. En trofobiosis más diferenciadas nos encontramos con verdaderas simbiosis, donde los cambios más extremos pueden observarse en los “homópteros”, mientras que las hormigas muestran principalmente adaptaciones de comportamiento, como resultado de un largo proceso coevolutivo. Algunos de estos insectos chupadores de savia son plagas importantes de cultivos de amplia distribución.

Las relaciones mutualistas entre hormigas y “homópteros”, conocidas con el nombre de trofobiosis, (estudios de Wasmann referenciados en Myers 1928; Hölldobler y Wilson 1990; Gullan 1997), han llamado la atención de muchos investigadores y han sido objeto de numerosas publicaciones desde el siglo 19. No es posible en este espacio revisar apropiadamente estas asociaciones facultativas u obligadas, ante la riqueza de interacciones y la cantidad de información publicada, la mayoría en los últimos 30 años. Se han realizado varias revisiones adecuadas del tema (Nixon 1951; Way 1963; Buckley 1987a,b; Sudd 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Gullan 1997). Información complementaria, enfocada más hacia la relación de las hormigas con otros organismos puede encontrarse en Myers (1928), Beattie (1985), Fowler *et al.* (1991), Jolivet (1996) y Schultz y McGlynn (2000). Aquí se revisa el conocimiento actual sobre las relaciones trofobióticas entre dos grupos de insectos y se presentan algunos puntos de actualidad como una contribución a la realización de más estudios en la evolución de estas interacciones insecto-insecto, así como en entomología aplicada.

La trofobiosis que existe entre hormigas y algunos “homópteros” no es única: dado que las hormigas son incapaces de digerir material vegetal por sí mismas, han desarro-

llado diferentes tipos de relaciones trofobióticas con larvas de Lepidoptera de las familias Lycaenidae, Riodinidae, y Tortricidae (Maschwitz *et al.* 1986; Hölldobler y Wilson 1990; DeVries 1991; Pierce *et al.* 1991) y especies de Heteroptera de las familias Coreidae, Pentatomidae y Plataspidae (Myers 1928; Maschwitz *et al.* 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Dejean *et al.* 2000b; Giberneau y Dejean 2001). Algunos “homópteros” mantienen relaciones similares con un espectro de otros insectos, particularmente Anthribidae, Coccinellidae, Apoidea y otros himenópteros aculeados (avispa *sensu lato*), Tachinidae, Syrphidae y Neuroptera (Belt 1874 en Myers 1928; Auclair 1963; Castro 1975; Kosztarab 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Carver *et al.* 1991). Pero es entre hormigas y los diferentes grupos de insectos colocados bajo la etiqueta de “Homoptera”, que este fenómeno ha alcanzado su plenitud, con diferentes grados y adaptaciones convergentes.

Aunque muchos autores norteamericanos y varias revistas internacionales siguen usando el término “Homoptera”, este nombre ya no se acepta como orden o suborden entre taxónomos hemipterólogos (Carver *et al.* 1991; ver “*The Scale*”, 2001. Debido a la naturaleza parafilética de Homoptera, se reconocen tres subórdenes: Sternorrhyncha (insectos escama o cochinillas, áfidos o pulgones, moscas blancas);

Auchenorrhyncha (cigarras, cicadélidos); y Heteroptera (chinchas verdaderas), siendo Sternorrhyncha el grupo hermano del resto de Hemiptera (Carver *et al.* 1991). “Homoptera” es entonces una agregación artificial de los herbívoros Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha, nombre

que se mantiene aquí (con comillas) por conveniencia y facilidad de uso, debido a los comportamientos convergentes en relación con hormigas observados en ambos subórdenes. No obstante, como regla se seguirá la nomenclatura de Carver *et al.* (1991) para Hemiptera.

¿Cuáles son las partes de la trofobiosis y qué las hace tan especiales?

Los “homópteros” son visitantes obligados de plantas anuales o perennes, con diferentes grados de especialización con sus huéspedes. Como herbívoros altamente especializados, a estos insectos se les ve generalmente como parte de las peores plagas de plantas en el mundo debido a que extraen su savia, dañan tejidos vegetales o inyectan toxinas o virus en varias especies de importancia económica (Nixon 1951; Carter 1962; Way 1963; Conti 1985; Buckley 1987a; Carver *et al.* 1991; Dejean y Matile-Ferrero 1996; Gullan 1997; Dejean *et al.* 2000a). Muchas de estas plagas no son específicas para determinadas especies vegetales; plantas no cultivadas vecinas pueden servir de huéspedes intermedios para estos “homópteros” y sus patógenos asociados (Carter 1962; Adenuga y Adeboyeke 1987). El rasgo más característico corresponde a la estructura de sus partes bucales: las cabezas de Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha son opistognatas y los apéndices de la boca están altamente especializados para la extracción de la savia de las plantas, modificados como un *rostrum* con dos pares de estiletes esclerotizados y flexibles intrincados como un tubo con canales salivares y de alimento, capaces de penetrar los tejidos vegetales más duros (Pesson 1944; Auclair 1963; Carver *et al.* 1991; Dolling 1991). Muchos de los “homópteros” cuidados por hormigas se alimentan del floema, excepto Cercopidae que se alimenta del xilema (Carter 1962; Carver *et al.* 1991; Gullan 1997). La búsqueda de savia en los tejidos vegetales, usando los estiletes, puede gastar desde unos minutos hasta varias horas, implicando un largo tiempo (Auclair 1963). Esta forma de búsqueda de savia hace de estos “homópteros” presas muy fáciles para cualquier depredador debido a que ellos son incapaces de retirar prontamente los estiletes para escapar (Stadler y Dixon 1998b, 1999). Ciertamente la relativa lentitud de estos insectos para chuzar y después sacar sus partes bucales para alimentación, puede haber sido uno de los fuertes determinantes para la evolución de la mirmecofilia en diferentes grupos de especies.

Mientras los «homópteros» exploran los tejidos de las plantas con los estiletes, generalmente depositan una secreción para formar una ruta de alimentación (Carter 1962). La dieta líquida depende claramente de la naturaleza de la planta atacada; ésta comprende principalmente compuestos nitrogenados, aminoácidos, ácidos orgánicos, amidas, carbohidratos y un espectro de compuestos secundarios (Auclair 1963). La savia se digiere a través del complejo sis-

tema digestivo del hemíptero, donde una parte del intestino está encapsulada a la otra pared, constituyendo un sistema eficiente de filtro alimentario, permitiendo que el agua excedente, azúcares y otros elementos se eliminen rápidamente a través del intestino posterior (Pesson 1944; Ammar 1985; Carver *et al.* 1991). El volumen de líquido que pasa a través del cuerpo del insecto es muy alto y éste necesita excretar grandes cantidades del mismo mientras concentra los nutrientes esenciales para su sobrevivencia y desarrollo. Microorganismos endosimbiontes intracelulares se alojan en células especializadas (micetocistos o bacteriocitos), órganos (micetomas) o en diversidad de tejidos; son muy diversos y existen en todos los “homópteros”. Estos organismos suplen al insecto huésped con productos nitrogenados, aminoácidos, lípidos o vitaminas no disponibles en la savia de la planta (Auclair 1963; Miller y Kosztarab 1979; Houk y Griffiths 1980; Ammar 1985; Gullan y Kosztarab 1997; Douglas 1998). Con la excepción de pocas familias, como Diaspididae, muchos de los Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha emiten a través del recto gotas de excreción, conformadas por un líquido azucarado conocido en inglés como *honeydew* (literalmente “rocío de miel”, ligamaza en español). Este líquido, derivado de la savia y parcialmente digerido, está aliado a los productos de los túbulos de Malpighi, y es una fuente rica y estable de nutrientes para todos los insectos que consumen savia. La ligamaza es, en consecuencia, una mezcla compleja de carbohidratos solubles en agua (proporción principal, incluyendo glucosa, sucrosa, fructosa y otros), aminoácidos, aminos, ácidos orgánicos, alcohol, auxinas y sales (Hackman y Trikojus 1952; Auclair 1963; Way 1963). La producción de ligamaza es extremadamente variable y se ha estimado en varias veces la masa corporal del insecto por hora (Auclair 1963; Larsen *et al.* 1992). Es diferente, cualitativa o cuantitativamente, si el áfido está protegido o no por hormigas, dependiendo también de la planta huésped (Way 1963; Stadler y Dixon 1999).

Aunque Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha son gregarios, al menos sólo en estadios tempranos de su desarrollo, algunos siguen este comportamiento hasta el estado adulto como Aphidoidea, Coccoidea, Eurymelidae o Membracidae (Carver *et al.* 1991). Algunos Sternorrhyncha, como las hembras de cochinillas tienen una vida sedentaria, en estado adulto o algunas veces en estadios anteriores (Pesson 1944; Gullan y Kosztarab 1997). Generalmente el primer estadio de estas

cochinillas, los *crawlers* (“que se arrastran”), corresponden a una fase de dispersión donde éstos caminan por sus propios medios, son transportados por hormigas o se dispersan por el viento (Stephens y Aylor 1978; Washburn y Washburn 1983). Las especies que muestran alguna forma de asociación con las hormigas, van aproximadamente desde 1 hasta 10 a 15mm. Tamaño pequeño, sedentarismo, ubicuidad y hábitos gregarios contribuyen en conjunto a facilitar su encuentro y control por parte de las hormigas, las cuales pueden pasar a usar estos insectos como una fuente estable de nutrientes. Por otro lado, el mismo argumento es válido para hacer de estos insectos huéspedes fáciles y llamativos para un espectro de himenópteros parásitos (Carver *et al.* 1991; Sullivan y Völck 1999).

Muchas hormigas que visitan «homópteros» son altamente oportunistas y poseen características de alimentación similares a aquellas que visitan nectarios extraflorales (sino son las mismas especies) (Carroll y Janzen 1973; Wood 1982; Hölldobler y Wilson 1990; Oliveira y Brandão 1991; Oliveira y Pie 1998). Blüthgen *et al.* (2000) observan por lo tanto que las hormigas que explotan «homópteros» en las copas de los árboles en la Amazonia son generalmente dominantes y monopolizan la explotación trofobionte para su propia colonia, lo cual no es el caso en sitios de nectarios extraflorales. Más aún, mucho de lo que pueda decirse sobre mutualismos obligados o facultativos entre angiospermas y hormigas puede aplicarse también a la relación hormiga–“homóptero”. Los «homópteros» productores de ligamaza pueden verse como equivalentes ecológicos de los nectarios extraflorales, y así, la presencia de hormigas e insectos chupadores de savia puede entenderse como un mecanismo beneficioso para la planta, con la condición de que la densidad del trofobionte permanezca relativamente baja (Way 1963; Wood 1982; Cushman y Addicott 1991). Además, la explotación de poblaciones de “homópteros” garantiza a las hormigas el acceso permanente a la fuente de ligamaza sin depender de la variación estacional de otros productos de la planta (McKey y Meunier 1996). Sin embargo, los procesos evolutivos de las dos clases de mutualismo son totalmente independientes en todos los casos, excepto quizás, cuando, como algunos autores han observado, ambos sistemas aparentemente compiten o se complementan el uno al otro (Rico-Gray 1993; Blüthgen *et al.* 2000; Sakata y Hashimoto 2000).

Parece claro que las hormigas, como organismos sociales, tuvieron sus orígenes durante el Cretáceo, hace unos 100-120 millones de años (Johnson *et al.* 2001). Proto-Hemiptera podría remontarse al Carbonífero (Evans 1963), siendo Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha mucho más viejos que las hormigas, conociéndose desde el Pérmico o Triásico. Aphidoidea y Coccoidea podrían ya ser comunes en el Cretáceo pero más diversos en el Terciario y ciertamente capaces de producir ligamaza en condicio-

nes similares a las actuales (Carroll y Janzen 1973; Miller y Kosztarab 1979; Gullan y Kosztarab 1997; Johnson *et al.* 2001). Sin embargo, relaciones trofobióticas verdaderas entre hormigas y “homópteros” aparecen ya en el terciario inferior, puesto que existen fósiles de ambar Báltico que sugieren una asociación entre áfidos e *Iridomyrmex* en el Oligoceno Inferior (Hölldobler y Wilson 1990), y hay registros claros en ambar dominicano de interacciones entre hormigas *Acropyga* y cochinillas Rhizoecinae hacia el Mioceno (Johnson *et al.* 2001).

Las hormigas más comunes que explotan trofobiontes son arborícolas, territoriales, omnívoras, depredadoras oportunistas o carroñeras, capaces de convocar grandes cantidades de compañeras de nido sobre una fuente de alimento particular. Estas hormigas generalmente pertenecen a las subfamilias Dolichoderinae, Formicinae o Myrmicinae (Carroll y Janzen 1973; Hölldobler y Wilson 1990), aunque algunos casos de explotación por Pseudomyrmecinae (Klein *et al.* 1992, Gullan 1997) o Ponerinae se han registrado. Estas hormigas primitivas generalmente se catalogan como cazadoras solitarias o depredadoras-carroñeras (Carroll y Janzen 1973; Hölldobler y Wilson 1990), aunque algunas ponerinas neotropicales han desarrollado estrategias para coleccionar y transportar líquidos hacia sus nidos (Weber 1944; Hölldobler y Wilson 1990), y se ha registrado colecta de ligamaza sobre Sternorrhyncha o Auchenorrhyncha para *Odontomachus troglodytes* en Africa Occidental (Evans y Leston 1971), *Odontomachus haematodus* (Myers 1929), *Ectatomma tuberculatum*, *Ectatomma ruidum* (Weber, 1946) y *Ectatomma* sp. (Dietrich y McKamey 1990). El alimento líquido está más disponible para las hormigas filogenéticamente más avanzadas, particularmente Dolichoderinae y Formicinae (Sudd 1987), dado que éste puede ser fácilmente coleccionado y predigerido a través de su almacenamiento en el *crop* (“molleja”), de forrajeras u obreras especializadas (= el “estómago social”) y es fácil y rápidamente redistribuido a toda la colonia con costos energéticos bajos a través de la trofalaxis (Hölldobler y Wilson 1990; Fowler *et al.* 1991).

Generalmente las hormigas que atienden trofobiontes Auchenorrhyncha no son muy “poseivas” y simultáneamente varias especies de hormigas pueden visitar un grupo formado por una única especie de cicadélido, delfácido o membrácido (Larsen *et al.* 1991; Dejean *et al.* 1996); lo mismo puede decirse para un espectro de Sternorrhyncha para los cuales las hormigas ofrecen sólo una atención discontinua (Way 1963; Adenuga y Adeboyeku 1987). No obstante, casos de trofobiosis especializada, esto es, donde un grupo trofobionte está atendido por la misma especie de hormiga, son más comunes entre los Sternorrhyncha, particularmente Coccidae y Pseudococcidae.

Diversidad y evolución de mutualismos entre hormigas y “homópteros”

Primeros estadios de interacciones hormigas y “homópteros”

Casi todos los Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha poseen necesidades similares para desembarazarse de la ligamaza extra que producen. Muchos no son cuidados por hormigas o reciben atención accidental de estos himenópteros. Por ejemplo, de acuerdo con Bristow (1991b), sólo un 24% de los áfidos de Montañas Rocosas (Estados Unidos) son atendidos por hormigas, mientras que los demás no. La eliminación física o mecánica de ligamaza es sin duda uno de los más importantes problemas en la evolución de “Homoptera” dado que la inhabilidad para eliminar esta excreción por sí mismos puede significar la muerte a corto término de especies sésiles, por contaminación fungal del medio o del organismo mismo, o simplemente por inundación en el líquido (Gullan 1997; Gullan y Kosztarab 1997). Además, los depredadores pueden usar la ligamaza como un signo químico para localizar los sitios de alimentación de especies sésiles o no (Bristow 1991b). Para enfrentar estas exigencias, algunas cochinillas producen filamentos cerosos, los cuales aíslan el cuerpo del insecto de las excreciones; otros se enrollan en un tubo hueco, destinado a eliminar la ligamaza tan lejos del cuerpo como se pueda, teniendo este tubo varios centímetros de longitud en algunas especies (Gullan y Kosztarab 1997).

En “Homoptera” los mecanismos comunes para la eliminación de la ligamaza pueden ser por agitación del extremo del abdomen para deshacerse de la gota de este compuesto (Way 1963; Gullan y Kosztarab 1997) o “pateándola” con la pata posterior (Way 1963). En otras circunstancias, la gota se elimina por contracciones abdominales o por eliminación pasiva por el recto (Way 1963; Gullan 1997). Esto generalmente origina la formación de grandes manchas de moho oscuro (Way 1954, 1963; Carter 1962; Gullan 1997), registrado algunas veces como algo no parásito, ocasionalmente deletéreo, sobre las hojas donde hay poblaciones de “Homoptera”, donde entonces puede haber reducción en la fotosíntesis y contacto con insectos chupadores de savia. Consecuentemente y debido a la actividad de forrajeo sobre la vegetación de numerosas especies de hormigas, la interacción más común entre éstas e insectos chupadores de savia parece ser la colección de esta ligamaza dispersa por las hormigas, las cuales lamen directamente sobre el sustrato, y donde no hay contacto directo entre los dos organismos como algo establecido *a priori* (Hölldobler y Wilson 1990). Especies oportunistas de hormigas, como aquellas que asisten “homópteros” también son comúnmente depredadores generalistas y, simultáneamente con la colección de ligamaza en las hojas o en los insectos, pueden cazar insectos chupadores

de savia, como ocurre con las hormigas que visitan perales plagados por *Cacopsylla pyricola* (Psyllidae) (Paulson 1998). En efecto, aún con registros de interacción entre los dos grupos de insectos en China desde la antigüedad (Buckley 1987a; Huang y Yang 1987), esta relación está establecida por la habilidad depredadora de las hormigas sobre los “Homoptera” y origina la primera aplicación histórica de control biológico.

Trofobiosis facultativa

Muchas de las relaciones mutualistas mejor documentadas entre hormigas y Sternorrhyncha o Auchenorrhyncha comprenden verdadero contacto entre los dos organismos y constituyen el siguiente paso evolutivo. Como Stadler y Dixon (1999) señalan con los áfidos, es probable que cualquier clase de trofobiosis haya comenzado como una relación predador-presa en donde la hormiga ha inhibido su ataque ante el ofrecimiento de una gota azucarada por parte del «homóptero». El cuidado de poblaciones de pulgones es muy común en regiones frías del hemisferio norte (Sudd 1987; Bristow 1991b), mientras que es más diversificado en un espectro de familias de Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha en los trópicos (Malsch *et al.* 2001) (Tabla 11.1). En efecto, múltiples formas de trofobiosis han evolucionado de manera independiente aunque convergente en las familias más diversas de “Homoptera” (Tabla 11.1), algunas de éstas en mutualismo obligado, pero la mayoría sólo facultativas o meramente oportunistas.

Los casos más comunes se encuentran entre Sternorrhyncha, siendo tal vez consecuencia de la inhabilidad para moverse (Coccoidea), o por la abundancia y calidad de la ligamaza producida de otros hemípteros (Aphidae). Por esta razón, es también dentro de estos insectos donde se observan más a menudo las adaptaciones morfológicas o de comportamiento, destinadas a facilitar las interacciones con las hormigas. Por ejemplo, el cicadélido *Dalbulus quinquenotatus*, asistido obligatoriamente por hormigas (Moya-Raygoza y Nault 2000) produce más cantidad de ligamaza que especies congénicas no asistidas. Además, posee un comportamiento más complejo y es más sésil (no saltador) que especies no cuidadas por hormigas (Larsen *et al.* 1992). Según Dietrich y McKamey (1990), este comportamiento sésil observado en diferentes familias de Auchenorrhyncha asistidas por hormigas favorece la subsociabilidad y hábitos gregarios.

Tabla 11.1 Clasificación de las familias de Auchenorrhyncha y Sternorrhyncha y sus relaciones trofobióticas con hormigas

Clasificación superior	Nombre de familia	Nombre común	Frecuencia de interacciones trofobióticas con hormigas	Referencias
Auchenorrhyncha				
<i>Cicadomorpha</i>				
Cercopoidea	Cercopidae	salivazos	Rara	Dietrich y McKamey 1990, Hölldobler y Wilson 1990
Cicadelloidea	Aetalionidae	Saltadores aetaliónidos	Rara, Región Neotropical	Castro 1975, Brown 1976, Dejean pers. Comm
	Cicadellidae	Saltadores	Ocasional	Dietrich y McKamey 1990, Carver <i>et al.</i> 1991, Larsen <i>et al.</i> 1992, Buckley <i>et al.</i> 1990, Moya-Raygoza y Nault 2000, Michereff Filho pers. comm
	Eurymelidae	Eurimélidos	Obligada, región australiana	Buckley 1990, Buckley <i>et al.</i> 1990, Dietrich y McKamey 1990, Hölldobler y Wilson 1990, Rozario <i>et al.</i> 1993
	Membracidae	Saltadores	Común	Myers 1928, Wood 1982, Bristow 1983, Hölldobler y Wilson 1990, Morales 2000
	Nicomiidae	Saltadores	Rara	Blüthgen <i>et al.</i> 2000
Fulgoromorpha				
Fulgoroidea	Cixiidae	Saltadores cixiidos	Rara	Myers 1928, 1929, Dietrich y McKamey 1990, Carver <i>et al.</i> 1991
	Delphacidae	Saltadores delfácidos	Rara (<i>Peregrinus maidis</i>)	Myers 1928, Dietrich y McKamey 1990, Dejean <i>et al.</i> 1996, Michereff Filho com. pers.
	Derbidae	Saltadores dérbidos	Rara	Myers 1928
	Dictyopharidae	Saltadores dictiofáridos	Rara	Myers 1928
	Flatidae	Saltadores flátidos	Rara y confusa (Región Etiópica)	Adenuga 1975
	Fulgoridae	Lanternarias, machacas		Hölldobler y Wilson 1990,

Clasificación superior	Nombre de familia	Nombre común	Frecuencia de interacciones trofobióticas con hormigas	Referencias
	Issidae	Saltadores ísidos	Rara (Xestocephalinae, Región Australiana)	Myers 1928, Dietrich y McKamey 1990
	Tettigometridae	Saltadores tetigométridos	Rara (Región Etiópica)	Myers 1928, Bourgoïn 1985, Dietrich y McKamey 1990, Dejean y Bourgoïn 1998, Dejean <i>et al.</i> 1997, 2000a
Sternorrhyncha				
Aphidoidea				
	Aphididae	Pulgones	Muy común	Revisión en Nixon 1951, Way 1963, Sudd 1987, Hölldobler y Wilson 1990, Bristow 1991b
Aleyrodoidea				
	Aleyrodidae	Moscas blancas	Rara	Myers 1928, Carver <i>et al.</i> 1991, Bastien 1996
Coccoidea				
	Aclerdidae	Cochinillas aclerdidas	Rara	Smith 1940 en Nixon 1951
	Coccidae	Cochinillas blandas	Muy común	Nixon 1951, Way 1963, Hölldobler y Wilson 1990, Gullan 1997
	Dactylopiidae	Cochinillas	Rara	Webster 1890 en Hayes 1920, www.ru.ac.za/academic/departments/zootchto/Martin/dactylopiidae.htm
	Diaspididae	Cochinillas armadas	Rara, asociación conocida sólo con hormigas <i>Melissotarsus</i> (Ethiopian Region)	Ben-Dov 1990, Adenuga 1975, Dejean y Mony 1991, Fisher y Robertson 1999
	Eriococcidae	Cochinillas fieltro	Rara	Nickerson <i>et al.</i> 1974, Buckley <i>et al.</i> 1990
	Kerriidae (Lacciferidae)	Cochinillas lac	Rara	Nixon 1951, Prins <i>et al.</i> 1975, Ben-Dov y Matile-Ferrero 1983, Ben-Dov 1990
	Kermesidae	Coccidos agalla	Rara	Ben-Dov y Matile-Ferrero 1983, Bullington y Kosztarab 1985
	Lecanodiaspididae	Falsas cochinillas	Rara <i>(Psoraleococcus,</i> Región Australian)	Lambdin y Kosztarab 1988

Clasificación superior	Nombre de familia	Nombre común	Frecuencia de interacciones trofobióticas con hormigas	Referencias
	Margarodidae	Cochinillas gigantes	Rara (<i>Icerya</i> spp.) y generalmente confusa	Nixon 1951, Adenuga 1975, Campbell 1984, Bigger 1993
	Pseudococcidae	Cochinillas	Muy común	Nixon 1951, Way 1963, Hölldobler y Wilson 1990, Williams 1998
	Stictococcidae	Cochinillas duras	Obligada (Región Etiópica)	Nixon 1951; Evans y Leston 1971; Adenuga y Adeboyeku 1987; Campbell 1984, 1994; Bigger 1993; Dejean y Matile-Ferrero 1996
Psylloidea				
	Psyllidae (=Chermidae)	Piojo saltador de las plantas	Rara	Myers 1928, Buckley <i>et al.</i> 1990, Hölldobler y Wilson 1990, Carver <i>et al.</i> 1991, Paulson 1998

Siguiendo a Bristow (1991b), el mutualismo se sostiene sólo cuando los costos de mantener la asociación son bajos para ambas partes, mientras que los beneficios son grandes. Al menos desde el punto de vista de los «homópteros», el costo básico del mutualismo es bajo, siendo la ligamaza un producto de desecho, mientras los otros costos para ambas partes son variables y dependen de un espectro de circunstancias y situaciones (Buckley 1987a; Bristow 1991b; Stadler *et al.* 2001).

Las hormigas no explotan «homópteros» solamente por su sustancia azucarada de desecho, sino también como fuente potencial de proteínas o lípidos; por ello pueden tratar estos insectos como presas (Nixon 1951; Way 1963; Carroll y Janzen 1973; Buckley 1987a, b; Sudd 1987; Mckey y Meunier 1996; Hölldobler y Wilson 1990; Sakata 1994, 1995; Gullan 1997). Way (1963) señala que las hormigas diferencian entre trofobiontes y presas comunes gracias al movimiento lento de los primeros, los cuales semejan los movimientos de las larvas de sus nidos, mientras que los intrusos normalmente son más activos o agitados. La “elección” por parte de las hormigas que asisten los “Homoptera” que se encuentran en su territorio, depende de diversos factores imbricados (véase Buckley 1987a), como el grado de perturbación de las hormigas o de los trofobiontes (Way 1963); la existencia de una o más especies de éstos, puesto que puede existir competencia por la atención de la hormiga (Sudd 1987; Cushman y Addicott 1991; Sakata y Hashimoto 2000); la especialización de la hormiga por el insecto asistido (Sakata 1994; Gullan 1997); la carencia de proteínas en la dieta de las hormigas, y la densidad o importancia numérica del grupo de “Homoptera”

y su habilidad de producir ligamaza, tanto cualitativa como cuantitativamente (Way 1963; Tilles y Wood 1982; Delabie *et al.* 1990; Sakata 1994, 1995; Dejean *et al.* 2000a,b).

Por lo general, la hormiga solicita la gota azucarada estimulando con su antena el extremo del abdomen del insecto con toques suaves, rápidos o en movimientos amplios y prolongados (Nixon 1951; Way 1963; Sudd 1987; Hölldobler y Wilson 1990; Larsen *et al.* 1992; Dejean y Bourgoïn 1998). La “antenación” continúa durante el tiempo de solicitud de ligamaza (Hölldobler y Wilson 1990; Dejean y Bourgoïn 1998). Cuando hay ligamaza para expeler, el trofobionte mantiene la gota en el extremo del abdomen hasta que alguna hormiga la tome, o la suelta después de un tiempo dado (Larsen *et al.* 1992). En muchos casos, la gota de ligamaza se libera independientemente de la asistencia de una hormiga; la gota que cae es entonces lamada por las hormigas (Dejean *et al.* 1996).

Hay un abanico de avispas parasíticas especializadas en atacar individuos solos o en agregación de Sternorrhyncha o Auchenorrhyncha en diferentes estadios: Aphelinidae, Braconidae (subfamilia Aphidiinae), Dryinidae, Encyrtidae, Eupelmidae o Mymaridae (Nixon 1951; Nechols y Seibert 1985; Rozario *et al.* 1993; González-Hernández *et al.* 1999; Sullivan y Völk 1999; Stadler y Dixon 1999; Moya-Raygoza y Nault 2000). Escarabajos mariquitas (Coccinellidae) y moscas Syrphidae están entre los principales depredadores (Way 1963; Collins y Scott 1982), siendo también las arañas objeto de frecuentes citas recientes (Cushman y Whitham 1989; Buckley 1990; Cushman y Addicott 1991; Moya-Raygoza y Nault 2000). Muchas especies de hormigas ofrecen protec-

ción directa a sus trofobiontes, aunque ésto no impide la acción de algunos depredadores o parásitos que han desarrollado estrategias sofisticadas para evadirlas o evitar su ataque (Way 1963). Un beneficio indirecto puede darse también a través de la eliminación de insectos muertos, y su comportamiento contribuye ciertamente a disminuir la tasa de parasitismo entre los trofobiontes (Buckley 1987a). La “motivación” de las hormigas para la protección de sus trofobiontes, como se estima por su tasa de sobrevivencia, depende principalmente de la accesibilidad de los insectos, distancia a la colonia, del número de individuos en el grupo atendido por hormigas, de su habilidad de agregación y su capacidad en producir ligamaza, así como de la diversidad de fuentes de alimento disponibles para las hormigas (Way 1963; Wood 1982; Delabie *et al.* 1994; Gullan 1997). En la opinión de Wood (1982), las plantas perennes proveen mejores sitios para asistencia de hormigas que las anuales, dado que estos sitios son predecibles y pueden ser objeto de explotación permanente por las hormigas de la colonia. La tasa de sobrevivencia de los “Homoptera” depende también de la especie de hormiga que los protege y de si ésta es dominante (Nixon 1951; Wood 1982; Buckley y Gullan 1991; Campbell 1994; Gullan 1997), aunque no del número de trofobiontes viviendo en agregación (Flatt y Weisser 2000; Morales 2000). En algunos casos, los trofobiontes quedan marcados por un olor específico de la colonia de hormigas que éstas pueden discriminar de miembros de la misma especie atendidos por otra colonia (Schütze y Maschwitz 1991).

Muchas hormigas construyen un refugio o cubierta de protección con restos vegetales, sobre agregaciones en sitios favorables para extracción de savia en la planta, para proteger sus trofobiontes contra parásitos o depredadores, o contra la lluvia, o para evitar que especies no sésiles (o estadios) se escapen, como es el caso de los Membracidae comúnmente observados en vainas de pedúnculos en plantaciones de cacao en Bahía y “protegidos” por hormigas arbóreas de los géneros *Azteca*, *Crematogaster* o *Dolichoderus* (Nixon 1951; Kirkpatrick 1952; Way 1954, 1963; Evans y Leston 1971; Delabie 1990; Dejean *et al.* 1996; Gullan 1997; Liefke *et al.* 1998). De acuerdo con Way (1963), las cubiertas construidas por hormigas sobre sus trofobiontes derivan primariamente de construcciones similares hechas por muchas hormigas con el objeto de proteger sus rutas y recursos. Otras hormigas, como *Formica obscuripes*, construyen galerías subterráneas para proteger a sus áfidos mutualistas que migran allí diariamente (Seibert 1992). Estas precauciones no son exclusivas para “Homoptera” dado que las hormigas también hacen refugios para la protección de chinches *Catantopidae* *rugosa* (Plataspidae) en el sur de Camerún (Dejean *et al.* 2000b). Para unas pocas especies de hormigas, el refugio es una estructura obligada destinada al establecimiento permanente de insectos productores de ligamaza hacia la periferia del territorio de especies arbóreas como *Azteca paraensis bondari* (Delabie 1990). Las hormigas asisten

algunas veces a sus trofobiontes en sus propios nidos, tal es el caso de las subterráneas *Acropyga* que asisten a sus cochinillas simbióticas en las raíces de las angiospermas (Bünzli 1935; Weber 1944; Delabie *et al.* 1990), o las mantienen dentro del nido durante el invierno (Nixon 1951; Seifert 1996; Malsch *et al.* 2001). Las especies arbóreas nidifican juntamente con sus trofobiontes dentro de “vestuarios” cocidos en seda, como algunas *Camponotus* y *Polyrhachis* de Malasia (Dumpert *et al.* 1989; Dorow y Maschwitz 1990; Liefke *et al.* 1998), o en internodos huecos de árboles o domacios tropicales, como en algunas *Azteca* asociadas con *Cecropia* y *Cordia* en el Neotrópico (Gullan 1997), *Camponotus* o *Crematogaster* con *Macaranga* en Asia suroriental (Maschwitz *et al.* 1996; Heckroth *et al.* 1998), *Crematogaster* con *Avicennia* en mangles de Australia (Nielsen 1997) o *Tetraponera* con el bambú *Gigantochloa* (Klein *et al.* 1992), y atienden aquí ocasional u obligadamente una población de cochinillas o cóccidos (véase también Gullan *et al.* 1993; Maschwitz y Fiala 1995; Gullan 1997; Liefke *et al.* 1998).

Otro aspecto importante para considerar es si los trofobiontes pueden manipularse fácilmente, para llevarlos o transportarlos a un sitio conveniente para las hormigas (Nixon 1951; Way 1954; Carroll y Janzen 1973; Delabie *et al.* 1994; Malsch *et al.* 2001). No obstante, algunos Coccidae son capaces de colonizar por sí mismos los sitios de exploración para terminar siendo atendidos por hormigas (Nixon 1951; Delabie *et al.* 1994; Maschwitz *et al.* 1996, 2000). La escogencia de un sitio conveniente por una hormiga puede depender de diversas condiciones, no excluyentes unas de las otras: a) el lugar debe ser el más favorable para la producción de ligamaza de alta calidad (como vainas de cacao), b) de fácil defensa contra ataques de depredadores y parásitos de los insectos productores de ligamaza, c) es más fácil fortalecer esta defensa con la construcción de refugios, d) el sitio debe ser de acceso fácil y rápido para las hormigas, permitiendo una importante economía de tiempo y costo energético de forrajeo, e) debe permitir la producción de ligamaza de un suficiente número de insectos para compensar los costos de exploración por las hormigas, f) debe constituir una fuente estable y permanente de alimento para las hormigas, y g) no puede estar al alcance de una hormiga competidora del mismo mosaico.

Mutualismo obligado

Se ha atribuido a una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas o de comportamiento de los trofobiontes, la coevolución con sus hormigas asociadas. Por esto, algunos autores (Bristow 1991b; Stadler y Dixon 1998b) han postulado que el mutualismo obligado entre hormigas y áfidos es raro y sólo pocas especies muestran dichas adaptaciones, esencialmente fisiológicas. De acuerdo con Way (1963) y Stadler y Dixon (1998a), un áfido facultativamente asistido por hormigas tiene un rendimiento reproductivo y de desa-

rollo más bajo cuando está asociado con hormigas que cuando no lo está. Otros autores (Way 1963; Fowler *et al.* 1991) han atribuido a los cornículos (o *siphunculi*, que producen sustancias de defensa o repelentes contra enemigos de los áfidos) y a la extremidad abdominal de los áfidos, una representación mimética de la cabeza de una hormiga ofreciendo trofalaxis, representando los cornículos antenas. En algunos áfidos, la reducción de los cornículos puede ser una adaptación a la asociación con hormigas (Nixon 1951; Sudd 1987; Schütze y Maschwitz 1991; Seibert 1992). La casta de soldados en el áfido *Pseudoregma sundanica* podría existir como compensación a la deficiencia en protección de hormigas contra depredadores grandes (Schütze y Maschwitz 1991). Algunos trofobiontes presentan otras adaptaciones. Las cochinillas Myzolecaniinae siempre viven en nidos de hormigas y tienen sus espiráculos abiertos dorsalmente mientras que la posición normal del espiráculo es ventral en todos los otros Coccidae (Gullan y Kosztarab 1997). Los Rhizoecini *Neochavesia caldasiae* mueven vigorosamente su abdomen en forma de cola de escorpión cuando no hay atención de la hormiga mutualista *Acropyga* (Delabie, en prensa). Las sedas en la región anal de algunas cochinillas actúan como una cesta destinada a retener las gotas de ligamaza hasta que las hormigas las recolecten (Way 1963; Gullan y Kosztarab 1997). Estructuras equivalentes en áfidos asociados a hormigas reciben el nombre de “órgano trofobiótico” por parte de Way (1963). El cicadélido tettigométrido *Euphyonarthex phyllostoma* “avisa” a la hormiga que va a expeler una gota de ligamaza alzando su cuerpo y expeliendo y retirando alternadamente la primera gota (Dejean y Bourgoin 1998). Glándulas exocrinas situadas en diferentes regiones del cuerpo de esta especie podrían explicar su atracción ante las hormigas (Dejean y Bourgoin 1998).

Varias especies del género *Dolichoderus* en Malasia se conocen como “hormigas vaqueras” debido a que pasan su vida como nómadas, migrando junto con sus cochinillas simbióticas Allomyrmococcini y ocasionalmente asistiendo algunos Coccidae o Membracidae (Maschwitz y Hänel 1985; Hölldobler y Wilson 1990; Maschwitz y Dill 1998). El nido de estas hormigas nómadas se establece en cavidades existentes en la vegetación; en tales espacios ellas forman con sus cuerpos una masa compacta trepando unas sobre otras para proteger a su cría y a las cochinillas. Las hormigas transportan las cochinillas hasta los sitios de alimentación, a veces lejos de la colonia. La migración no es periódica, como pasa con las hormigas legionarias, pues depende principalmente de las reservas de los sitios de alimentación de los “homópteros”. La elección del nuevo sitio de nidificación está determinada por la proximidad de lugares adecuados para el establecimiento de trofobiontes (Maschwitz y Hänel 1985; Hölldobler y Wilson 1990; Maschwitz y Dill 1998). En caso de peligro, las cochinillas usan una estrategia especial forética: se trepan a las hormigas o las estimulan a ser transportadas con sus mandíbulas, logrando escapar rápidamente. Un comportamiento similar se ha registrado para la

cochinilla de Java *Hippeococcus* asistida por otra especie de *Dolichoderus* (Way 1963; Hölldobler y Wilson 1990).

Los géneros hipógeos de cochinillas *Eumyrmococcus*, *Neochavesia* y *Xenococcus* (Rhizoecinae) son objeto de atención obligatoria por parte de hormigas del género *Acropyga* (Formicinae) en varias partes del mundo (Williams 1998). Tanto las hormigas como las cochinillas viven sobre la superficie de raíces de diferentes plantas, en particular café y cacao, relación ampliamente registrada (Delabie *et al.* 1990). Este mutualismo ha existido desde hace al menos 15 a 20 millones de años, puesto que se han encontrado juntas, en ámbar de Mioceno dominicano, hembras del género extinto *Electromyrmococcus* (Rhizoecinae) y reinas de *Acropyga* (Johnson *et al.* 2001). Además, está tan bien establecido que la hembra de la hormiga transporta en sus mandíbulas a la hembra de la cochinilla en el momento del vuelo nupcial (Weber 1944; Flanders 1957; Campos y Morais 1986; Johnson *et al.* 2001), comportamiento convergente al de hormigas Attini donde las hembras se aparean y dispersan llevando consigo parte de micelio de hongo simbiótico en su cavidad infrabucal (Hölldobler y Wilson 1990). Un comportamiento similar se conoce también en hormigas arborícolas *Tetraponera binghami* (antes con el nombre de *T. sp. cerca a attenuata*) (Pseudomyrmecinae) del suroriente de Asia, la cual vive en internodos huecos de especies grandes de bambú y transportan en sus mandíbulas una cochinilla mutualista durante el vuelo nupcial (Klein *et al.* 1992). Estos comportamientos convergentes garantizan el éxito en la fundación de una nueva colonia, cuando se asegura la presencia del trofobionte. *Acropyga* cuida, en cámaras especiales, los huevos de la cochinilla junto con su propia cría (Delabie *et al.* 1990). Las hormigas cuidan las cochinillas en sitios adecuados sobre la superficie de las raíces de las plantas (generalmente árboles), en cuya vecindad se establece el nido (Delabie *et al.* 1990). Recientemente se ha descrito *Pseudolasius* de Malasia en hormigas un comportamiento similar (Malsch *et al.* 2001). La situación normal para insectos escama es la formación de una cubierta, ovisaco o capas cerosas por parte de la hembra para proteger los huevos (Gullan y Kosztarab 1997), aunque el caso de *Acropyga* ilustra el abandono, por parte del «homóptero», del cuidado parental a manos de la hormiga. Otro caso de “transferencia” de cuidado parental de trofobionte a la hormiga ha sido descrito para *Publilia reticulata*: las hembras abandonan facultativamente su primera cría sólo si las hormigas se ocupan de esta, con lo que las hormigas incrementan en gran medida la probabilidad de sobrevivencia de los trofobiontes (Bristow 1983). En este caso, las hembras comienzan a producir una nidada adicional, contribuyendo a la población del «homóptero», mientras que en una situación sin atención de hormigas, sólo hay una única generación por año y las hembras de esta especie y otras subsociales ciudan sus huevos y ninfas (Wood 1982; Bristow 1983; Buckley 1987a).

Otro ejemplo espectacular se encuentra en regiones intertropicales, como en África, donde Gaume *et al.* (2000) sugieren que la hembra formicina de *Aphomyrmex afer* mantiene una relación mutualista doble con la leguminosa *Leonardoxa*, transportando sus cóccidos asociados a ella sobre su cuerpo durante el vuelo. En latitudes frías varias especies de *Lasius* mantienen huevos de áfidos en sus nidos, únicamente durante el invierno (Way 1963), mientras que, según Dietrich y McKamey (1990), en muchos de los mutualismos descritos de hormigas con Auchenorrhyncha de las familias Cercopidae, Cixiidae, Issidae, Delphacidae y Tettigometridae,

los trofobiontes habitan al interior de los nidos todo el tiempo.

En buen número de estas relaciones trofobióticas obligadas, las hormigas forrajea exclusivamente con sus trofobiontes, como lo hacen *Acropyga* spp. (Johnson *et al.* 2001) y algunas *Camponotus* asociadas con la palma *Korthalsia* en Asia suroriental (Mattes *et al.* 1998). Aunque sin tener este comportamiento tan confinado, las hormigas vaquero se alimentan también exclusivamente en sus trofobiontes, como los humanos nómadas con sus ganados (Maschwitz y Hänel 1985; Maschwitz y Dill 1998).

El caso del mutualismo Diaspididae-hormigas

El caso de las cochinillas armadas (Diaspididae) no está bien documentado: estos insectos son incapaces de liberar ligamaza, excretando solamente productos de los túbulos de Malpighi, debido a una configuración anatómica peculiar de su intestino (Pesson 1944; Gullan y Kosztarab 1997). Los productos en exceso de la digestión de savia pueden retornar por vía bucal o pueden usarse en la formación del escudo de la cochinilla (Gullan y Kosztarab 1997). Algunos Diaspididae africanos son cuidados por hormigas del género *Melissotarsus* en condiciones muy crípticas, con el nido de las hormigas completamente oculto bajo las cortezas de los árboles. Parece que éstas atienden estas cochinillas por su cera, puesto que estos “homópteros” permanecen completamente desnudos cuando están bajo cuidado de hormigas, mientras que en condiciones naturales desarrollan un escudo normal (Delage-Darchen *et al.* 1972; Prins *et al.* 1975; Ben-Dov 1978, 1990; Ben-Dov y Matile-Ferrero 1983). Por otro lado, debido a su ciclo sedentario, el escudo de estas cochinillas, conformado por superposición de varias capas de cera depositadas sucesivamente durante sus estadios de desarrollo, parece una protección muy eficiente contra hormigas depredadoras en el caso de *Pseudomyrmex* asociadas a *Acacia* en el Neotrópico (Janzen 1966 en Kosztarab 1987). El áfido *Prociphilus fraxini* posee una densa cubierta de cera cuando carece de asistencia de hormigas, mientras que las hormigas remueven esta cera si hay asociación con ellas (Way 1963). Existen otros ejemplos de hormigas moviendo la cera de cochinillas trofobióticas (Nixon 1951; Way 1963). La protección en Diaspididae no siempre es eficaz, así lo comprueban registros de depredación de hormigas (Ozaki *et al.* 2000) o sospechas de depredación (Soares y Delabie 1999), en la búsqueda de agentes de control biológico.

Interacciones bióticas alrededor del nicho hormiga-“homóptera” y sus consecuencias para el manejo integrado de plagas

Mucho de nuestro conocimiento sobre las interacciones entre los dos grupos de insectos provienen de estudios a pequeña escala. Las otras partes involucradas, directa o in-

directamente, han sido objeto de estudio sólo en un número limitado de publicaciones. Todas las interacciones dentro de la comunidad han sido siempre examinadas como un todo (Gullan 1997; Wimp y Whitham 2001), excepto en evaluaciones sobre la eficiencia de las hormigas que simultáneamente asisten “Homoptera” como agentes de control biológico (Figura 11.1) (Skinner y Whittaker 1981; González-Hernández *et al.* 1999). En realidad, el tercer socio más evidente, la planta, raramente ha sido objeto de atención, excepto en algunas publicaciones recientes (Buckley 1987a, b; Bristow 1991a; Gullan 1997; Gaume *et al.* 1998). Sin embargo, cuando se evalúan los beneficios para cada una de las tres partes, muchos de los autores están de acuerdo en que la planta sale altamente perjudicada, especialmente en monocultivos, aunque también en manejo de bosques y producción de frutas (Buckley 1987a, b; Buckley y Gullan 1991; Dejean y Matile-Ferrero 1996). A pesar del alto costo energético de mantener poblaciones de insectos chupadores de savia, la planta recibe como compensación la protección de las hormigas contra herbívoros especializados u oportunistas (Buckley 1987a; Cushman y Addicott 1991; Floate y Whitham 1994; Wimp y Whitham 2001), algo que no puede negarse debido a la actividad depredadora de las hormigas en sus territorios aún contra productores de ligamaza no asistidos por hormigas (Perfecto y Sediles 1992; Ozaki *et al.* 2000). Buckley (1987a) hace una evaluación exhaustiva de la tasa costo-beneficio para las tres partes de la asociación.

Por lo tanto, esta interacción en tres partes podría llegar a considerarse un matrimonio perfecto si muchos “Homoptera” no fueran señalados como responsables de la transmisión de toxinas, hongos patógenos o virus a las plantas (Carter 1962; Conti 1985). Las toxinas se originan por la inoculación de las sustancias salivares de los insectos, las cuales incluyen enzimas y otros compuestos, destinados a permitir la penetración o instalación de los estiletes cerca de los vasos de las plantas y a facilitar el flujo de savia a través de los tejidos de las plantas. Estas sustancias provocan malformaciones específicas locales o sistémicas, necrosis, amarillamiento y otros síntomas (Carter 1962). Una de las fitotoxemias mejor conocidas y la peor enfermedad de la piña, es «Marchitamiento de la piña» provocada en todas partes

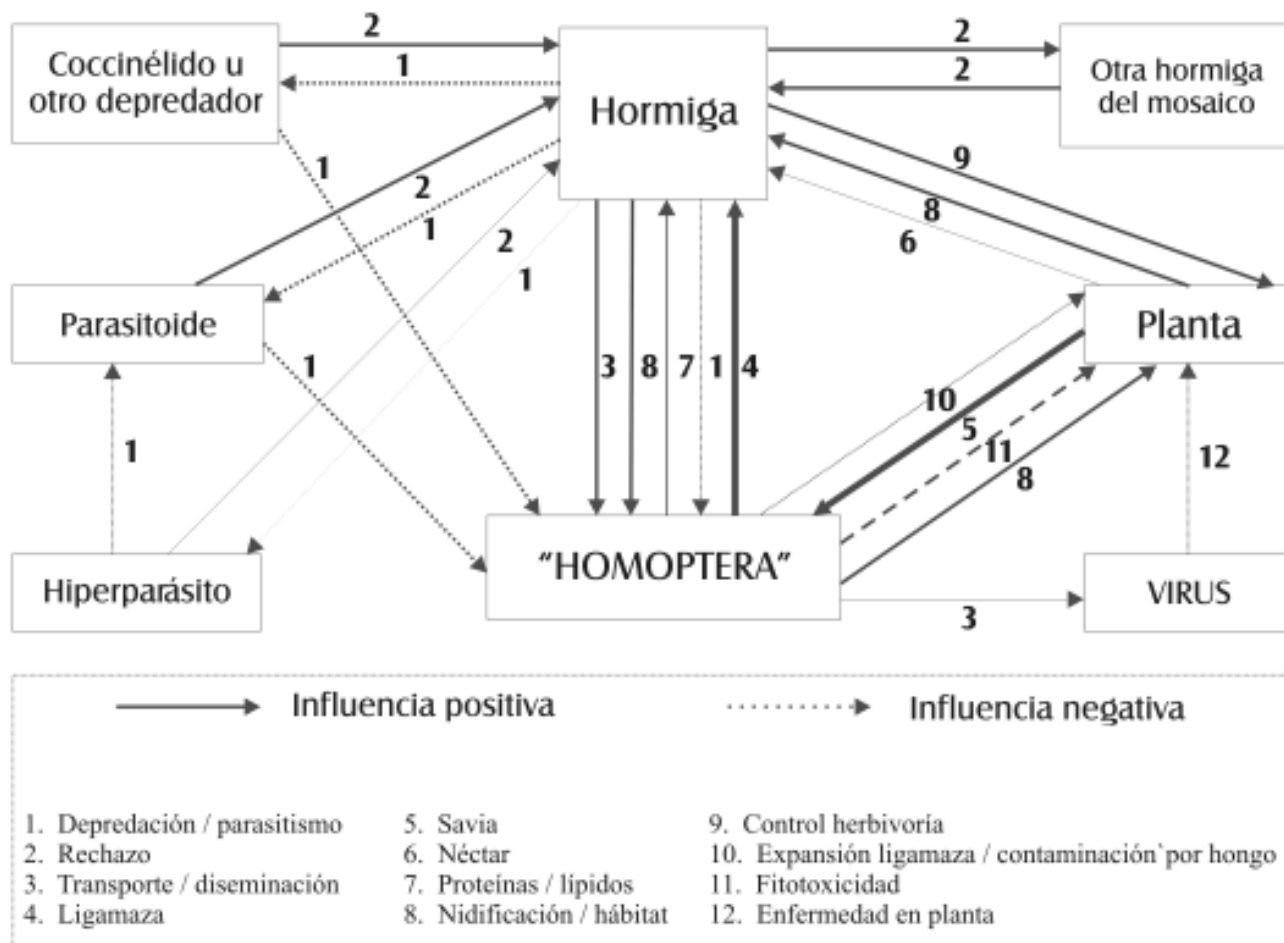


Figura 11.1 Diagrama de la organización de la comunidad hormiga-"Homoptera"

por las cochinillas *Dysmicoccus brevipes* y *D. neobrevipes*, asociadas en Hawaii con la hormiga *Pheidole megacephala* (Nixon 1951; Carter 1962; González-Hernández *et al.* 1999).

Muchos insectos chupadores de savia también son reservorios de virus que se inyectan, junto con su saliva, en los tejidos de las plantas. Estos actúan como vectores de los virus, siendo responsables de epidemias en cultivos, muchas de ellas anuales (Carter 1962). La naturaleza de los virus es altamente específica con plantas; recientemente se han evidenciado varias familias de éstos, cada una empleando diferentes familias de Sternorrhyncha como vectores (Karasev 2000). Evidentemente, los mejores vectores se hayan dentro de las especies no sésiles y se ha demostrado tal vez por esta razón, que muchos de los virus ligados a "Homoptera" son áfidos diseminadores (Carter 1962), independientemente si son o no asistidos por hormigas. No obstante, una de las peores enfermedades por virus del árbol de cacao, siempre letal, es el «Cocoa Swollen Shoot» en plantaciones de Costa de Marfil, Ghana, Nigeria, Sierra Leona y Togo. El patógeno se disemina obligatoriamente por *crawlers* de quince a veinte especies de cochinillas y sus hormigas asociadas, siendo el principal responsable *Planococcoides*

njalensis (Nixon 1951; Campbell 1974; Dufour 1991; Bigger 1993). Cochinillas asociadas a hormigas se han registrado también como vectores de otros virus de cacao en Trinidad, Sri Lanka y Java (Carter 1962). Nixon (1951) registra otras enfermedades de plantas, donde se presumen como vectores Aphidoidea o Coccidea.

Las hormigas son capaces también de minimizar los efectos deletéreos de una enfermedad fungal de sus trofobiontes (Samways 1983) y protegerlos contra depredadores o parásitos (Way 1963; Collins y Scott 1982; Buckley 1987a, 1990; Vinson y Scarborough 1991), y cazar un amplio espectro de hiperparasitoides (Sullivan y Völck 1999). Algunos de ellos son capaces de engañar a las hormigas por mimetismo químico de sus áfidos asistidos (Liepert y Dettner 1993). Muchas de las hormigas dominantes que explotan "Homoptera" son también depredadoras generalistas y ejercen un notorio efecto sobre la biota (Way y Khoo 1992). Más aún, estas hormigas compiten entre ellas por territorio y recursos (incluyendo insectos chupadores de savia) (Majer 1993). Todos estos aspectos hacen de la situación de la comunidad algo muy complejo (Figura 11.1), en particular si se enfoca un problema de manejo integrado de plagas: en esta

situación, y tomando en cuenta la supervivencia y producción de la planta, existen muchos puntos positivos viendo los posibles beneficios de la hormiga al cultivo, aunque muchos aspectos negativos pueden presentarse. En las regiones templadas la situación es generalmente simple, ya que sólo dos o tres elementos de las interacciones presentadas en la figura 11.1 ocurren simultáneamente, mientras que en latitudes tropicales puede ser drásticamente más confusa, debido a que ocurren simultáneamente tres o más de éstas; por ello, cualquier intento de control biológico en el trópico constituye un

verdadero desafío para entomólogos. También ha de tenerse en cuenta que las hormigas tropicales “odian” los espacios vacíos y que cualquier medida de control aplicada a una especie de hormiga particular podría resultar posiblemente en su exclusión y en su substitución por otra especie de hormiga, que probablemente arribe con su cohorte de especies asociadas, incluyendo trofobiontes (los cuales pueden ser plagas peores que sus antecesores), patógenos de plantas, los enemigos naturales de los trofobiontes, sus parásitos y los parásitos de sus parásitos.

Agradecimientos

Los autores están en deuda con investigadores que dieron acceso a material bibliográfico, en particular: A. Dejean, S. Durou, S. Lacau, P. Gullan, U. Maschwitz, D. Matile-Ferrero, H. Sakata y D. Williams. El manuscrito se escribió durante el postdoctorado del primer autor en la Universidad Federal de Viçosa (Brasil), bajo la asesoría de J.E. Serrão. Numerosos profesores, estudiantes y miembros de la Universidad contribuyeron con su experiencia durante ese período, en particular: D. Amaral, M. Araújo, M. Baptista, L.A. Oliveira Campos, M.P. da Costa, I.C. Nascimento, J. Lino Neto, M. Michereff Filho, S. Pompolo, F. Salles, E.A. Monteiro da Silva, A. Zaccaro, L. Zinato Carraro y Cléa S.F. Mariano. Proyectos CNPq 52091096-6 y 463452/00-3.

Nota

Este capítulo ha sido especialmente adaptado para este libro a partir de: Delabie J.H.C. 2001. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* 30(4):501-516. Proyecto CNPq 52091096-6.

Literatura citada

- Adenuga, A. O. 1975. Mutualistic association between ants and some Homoptera - its significance in cocoa production. *Psyche* 82:24-29.
- Adenuga, A. O. y K. Adeboyeke. 1987. Notes on distribution of ant-Homoptera interaction on selected crop plants. *Insect Science Applied* 8:239-243.
- Ammar, E. D. 1985. Internal morphology of leafhoppers and planthoppers, pp.127-162 en: L. R. Nault y J. G. Rodríguez, eds., *The leafhoppers and planthoppers*. John Wiley y Sons, New York.
- Auclair, J. 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annual Review of Entomology* 8:439-490.
- Bastien, D. 1996. *L'association Philodendrons-Fourmis-Aleurodes. Une étude en Guyane française*. 37pp. D.E.A. Ecologie générale et production végétale Université Paris 6, I. N. A. Paris-Grignon.
- Beattie, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. 182pp. Cambridge, University Press.
- Ben-Dov, Y. 1978. *Andaspis formicarum* n. sp. (Homoptera, Diaspididae) associated with a species of *Melissotarsus* (Hymenoptera, Formicidae) in South Africa. *Insectes Sociaux* 25:315-321.
- Ben-Dov, Y. 1990. Relationships with ants. Armored scale insects – their biology, natural enemies and control, pp.339-343 en: A. D. Rosen, ed., Vol I. Elsevier, Amsterdam.
- Ben-Dov, Y. y D. Matile-Ferreiro. 1983. On the association of ants, genus *Melissotarsus* (Formicidae), with armoured scale insects (Diaspididae) in Africa, pp.378-380 en: *Verh. SIEEC X*. Budapest.
- Bigger, M. 1993. Ant-homopteran interactions in a tropical ecosystem. Description of an experiment on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 83:474-505.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitia, K. Jaffé, W. Morawetz y W. Barthlott. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectarines and homopteran ligamaza. *Oecologia* 125:229-240.
- Bourgoin, T. 1985. Une association méconnue: les Tettigometridae (Hemiptera: Fulgoromorpha) et les fourmis (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Gallica* 1:233-234.
- Bristow, C. M. 1983. Treehoppers transfer parental care to ants: a new benefit of mutualism. *Science* 20:532-533.

- Bristow, C. M. 1991a. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and argentine ants. *Oecologia* 87:514-521.
- Bristow, C. M. 1991b. Why are so few aphids ant-tended? en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown, R. L. 1976. Behavioral observations on *Aethalion reticulatum* (Hem., Aethalionidae) and associated ants. *Insectes Sociaux* 23:99-108.
- Buckley, R. C. 1987a. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:111-135.
- Buckley, R. C. 1987b. Ant-plant-homopteran interactions. *Advances in Ecological Research* 16:53-85.
- Buckley, R. C. 1990. Ants protect tropical Homoptera against nocturnal spider predation. *Biotropica* 22:207-209.
- Buckley, R. y P. Gullan. 1991. More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* 23:282-286.
- Buckley, R., P. Gullan, M. J. Fletcher y R. W. Taylor. 1990. New ant homopteran interactions from tropical Australia. *Australian Entomological Magazine* 17:57-60.
- Bullington, S. W. y M. Kosztarab. 1985. Revision of the family Kermesidae (Homoptera) in the Nearctic Region based on adult and third instar females. *Bulletin Virginia Polytechnic Institute and State University* 85:1-118.
- Bünzli, G. H. 1935. Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 16:453-593.
- Campbell, C. A. M. 1974. The distribution of mealybug vectors of CSSV within trees, pp.67-71 en: *Proceedings 4th Conf. Western African Cocoa Entomologists*. Legon, Ghana.
- Campbell, C. A. M. 1984. The influence of overhead shade and fertilizers on the Homoptera of mature Upper-Amazon coca trees in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 74:163-174.
- Campbell, C. A. M. 1994. Homoptera associated with the ants *Crematogaster clariventris*, *Pheidole meacephala* and *Tetramorium aculeatum* (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 84:313-318.
- Campos, L. A. de O. y H. C. Morais. 1986. Transporte de homópteros por fêmeas de formigas do gênero *Acropyga* (Formicinae) em Viçosa, MG, pp.52-53 en: *Anais do VII Encontro de Mirmecologia do Estado de São Paulo*. F. H. Caetano, Editora Unesp-Fapesp-CNPq.
- Carroll, C. R. y D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:23-257.
- Carter, W. 1962. *Insects in relation to plant disease*. 705pp. 2d edition. John Wiley y Sons, New York.
- Carver, M., G. F. Gross y T. E. Woodward. 1991. 30- *Hemiptera*. *The Insects of Australia* pp.429-515 Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Castro, P. R. C. 1975. Mutualismo entre *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) e *Aethalion reticulatum* (L. 1767) em *Cajanus indicus* Spreng. na presença de *Camponotus* spp. *Ciência e Cultura* 27:537-539.
- Collins, L. y J. K. Scott. 1982. Interaction of ants, predators and the scale insect, *Pulvinariella mesembryanthemi*, on *Carpobrotus edulis*, an exotic plant naturalized in western Australia. *Australian Entomological Magazine* 8:73-78.
- Conti, M. 1985. Transmission of plant viruses by leafhoppers and planthoppers, pp.289-307 en: L. R. Nault y J. G. Rodríguez, eds., *The leafhoppers and planthoppers*. John Wiley y Sons, New York.
- 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.
- Cushman, J. H. y T. G. Whitham. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology* 70:1040-1047.
- Dejean, A. y T. Bourgoïn. 1998. Relationships between ants (Hymenoptera : Formicidae) and *Euphyonarthex phyllostoma* (Hemiptera : Tettigometridae). *Sociobiology* 32:91-100.
- Dejean, A., T. Bourgoïn y M. Gibernau. 1997. Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience* 4:446-453.
- Dejean, A., T. Bourgoïn y J. Orivel. 2000a. Ant defense of *Euphyonarthex phyllostoma* (Homoptera: Tettigometridae) during trophobiotic associations. *Biotropica* 32:112-119.
- Dejean, A., M. Gibernau y T. Bourgoïn. 2000b. A new case of trophobiosis between ants and Heteroptera. *Comptes Rendus Academie (Hebdomadaires) des Séances de l'Academie des Sciences Paris, Sciences de la Vie* 323:447-454.
- Dejean, A. y D. Matile-Ferrero. 1996. How a ground-dwelling forest ant species favors the proliferation of an endemic scale insect (Hymenoptera: Formicidae; Homoptera: Stictococcidae). *Sociobiology* 28:183-195.
- Dejean, A. y R. Mony. 1991. Attaques d'arbres fruitiers tropicaux par les fourmis du genre *Melissotarsus* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) associées aux Homoptères Diaspididae. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 7:179-187.
- Dejean, A., P. R. Ngnegueu y T. Bourgoïn. 1996. Trophobiosis between ants and *Peregrinus maidis* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Delphacidae). *Sociobiology* 28:111-120.
- Delabie, J. H. C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil, pp.555-569 en: R. K. Vander Meer, K. Jaffe y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A World Perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Delabie, J. H. C., A. M. Encarnação y I. C. 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 USA.
- Delabie, J. H. C., J. E. Mantovani y I. C. Mauricio. 1990. Observações sobre a biologia de duas espécies de *Acropyga* (Formicidae, Formicinae, Plagiolepidini) asociadas a rizosfera do cacauero. *Revista Brasileira de Biologia* 51:185-192.
- Delage-Darchen, B., D. Matile-Ferrero y A. S. Balachowsky. 1972. Sur un cas aberrant de symbiose cochenilles x fourmis. *Comptes Rendus (Hebdomadaires) des Séances de l'Academie des Sciences Paris. Série D. Sciences Naturelles* 275:2359-2361.
- 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.
- Dietrich, C. H. y S. H. McKamey. 1990. Three new idiocerine leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) from Guyana with notes on ant-mutualism and subsociality. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:214-223.
- Dolling, W. R. 1991. *The Hemiptera*. 274 pp. Oxford University Press, Oxford.
- Dorow, W. H. O. y U. Maschwitz. 1990. The *arachne*-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): weaver ants cultivating Homoptera on bamboo. *Insectes Sociaux* 37:73-89.
- Douglas, A. E. 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: aphids and their symbiotic bacteria. *Buchnera Annual Review of Entomology* 43:17-37.
- Dufour, B. 1991. Place et importance des différentes espèces d'insectes dans l'écologie du CSSV (Cocoa Swollen Shoot Virus) au Togo. *Café Cacao Thé* 35:197-204.
- Dumpert, K., U. Maschwitz, W. Nassig y W. Dorow. 1989. *Camponotus (Karavaievia)* sp. n. and *C. (K.) montanus* sp. n., two weaver ant species from Malaysia (Formicidae: Formicinae). *Zoologische Beiträge* 32:217-231.
- Evans, H. C. 1963. The phylogeny of the Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:77-94.
- Evans, H. C. y D. Leston. 1971. A Ponerine ant (Hym., Formicidae) associated with Homoptera on cocoa in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 61:357-362.
- Fisher, B. L. y H. G. Robertson. 1999. Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. *Insectes Sociaux* 46:78-83.
- Flanders, S. E. 1957. The complete interdependence of an ant and a coccid. *Ecology* 38:535-536.
- Flatt, T. y W. W. Weisser. 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology* 81:3522-3529.
- Floate, K. D. y T. G. Whitham. 1994. Aphid-ant interaction reduces chrysomelid herbivory in a cottonwood hybrid zone. *Oecologia* 97:215-221.
- Fowler, H. G., L. C. Forti, C. R. F. Brandão, J. H. C. Delabie y H. L. Vasconcelos. 1991. Ecologia nutricional de formigas, pp.131-223 en: A. R. Panizzi y J. R. P. Parra, eds., *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. Editora Manole-CNPq, São Paulo.
- Gaume, L., D. Matile-Ferrero y D. McKey. 2000. Colony foundation and acquisition of coccid trophobionts by *Aphomomyrmex afer* (Formicinae): co-dispersal of queens and phoretic mealybugs in an ant-plant-homopteran mutualism? *Insectes Sociaux* 47:84-91.
- Gaume, L., D. McKey y S. Terrin. 1998. Ant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B* 265:569-575.
- Gibernau, M. y A. Dejean. 2001. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia* 126:53-57.
- González-Hernández, H., N. J. Reimer y M. W. Johnson. 1999. Survey of the natural enemies of *Dysmicoccus* mealybugs on pineapple in Hawaii. *BioControl* 44:47-58.
- Gullan, P. J. 1997. Relationships with ants, pp. 351-377 en: Y. Ben-Dov y C. J. Hodgson, eds., *Soft scale insects - their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Gullan, P. J., R. C. Buckley y P. S. Ward. 1993. Ant-tended scale insects (Hemiptera: Coccidae: *Myzolecanium*) within lowland rain forest trees in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 9:81-91.
- Gullan, P. J. y M. Kosztarab. 1997. Adaptations in scale insects. *Annual Review of Entomology* 42:23-50.
- Hackman, R. y V. M. Trikojus. 1952. The composition of the *ligamaza* excreted by Australian coccids of the genus *Ceroplastes*. *Biochemical Journal* 51:653-656.
- Hayes, W. P. 1920. *Solenopsis molesta* Say (Hym.): a biological study. *Agricultural Experiment Station, Kansas State Agriculture College, Manhattan, Kansas, Technical Bulletin* 7:1-54.
- Heckroth, H. P., B. Fiala, P. J. Gulan, A. H. J. Idris y U. Maschwitz. 1998. The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *Journal of Tropical Ecology* 14:427-443.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. 732pp. The Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Houk, E. J. y G. W. Griffiths. 1980. Intracellular symbiontes of the Homoptera. *Annual Review of Entomology* 25:161-187.
- Huang, H. T. y P. Yang. 1987. The ancient cultured citrus ant - a tropical ant used to control insect pests in southern China. *Bioscience* 37:665-671.

- Johnson, C., D. Agosti, J. H. Delabie, K. Dumpert, D. J. Williams, M. von Tschirnhaus y U. Maschwitz. 2001. *Acropyga* and *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) with scale insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 million years of intimate symbiosis. *American Museum Novitates* 3335:1-18.
- Jolivet, P. 1996. *Ants and plants, an example of coevolution* (enlarged edition). 303pp. Backhuys Publishers, Leiden.
- Karasev, A. V. 2000. Genetic diversity and evolution of closteroviruses. *Annual Review of Phytopathology* 38:293-324.
- Kirkpatrick, T. W. 1952. Notes on minor insect pests of cacao in Trinidad, pp.62-71 en: *A Report of Cacao research, The Imperial College of Tropical Agriculture*, St Augustine, Trinidad, B.W.I.
- Klein, R. W., D. Kovac, A. Schellerich y U. Maschwitz. 1992. Mealybug-carrying by swarming queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. *Naturwissenschaften* 79:422-423.
- Kosztarab, M. 1987. Everything unique or unusual about scale insects (Homoptera: Coccoidea). *Bulletin of the Entomological Society of America* 33:215-220.
- Lambdin, P. y M. Kosztarab. 1988. *Psoraleococcus browni*: a new species of pit scale from Papua New Guinea (Homoptera: Coccoidea: Lecanodiaspididae). *Annals of the Entomological Society of America* 81:724-727.
- Larsen, K. J., S. E. Heady y L. R. Nault. 1992. Influence of ants (Hymenoptera: Formicidae) on *ligamaza* excretion and escape behaviors in a myrmecophile, *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae), and its congeners. *Journal of Insect Behavior* 5:109-122.
- Larsen, K. J., F. E. Vega, G. Moya-Raygoza y L. R. Nault. 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with the leafhopper *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) on gamagrasses in Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 84:498-501.
- Liefke, C., W. H. O. Dorow, B. Hölldobler y U. Maschwitz. 1998. Nesting and food resources of syntopic species of the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 45:411-425.
- Liepert, C. y K. Dettner. 1993. Recognition of aphid parasitoids by *ligamaza*-collecting ants: the role of cuticular lipids in a chemical mimicry system. *Journal of Chemical Ecology* 19:2143-2153.
- Majer, J. D. 1993. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on arthropod diversity, pp.115-141 en: J. LaSalle y I. D. Gault, eds., *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK.
- Malsch, A. K. F., E. Kaufmann, H. P. Heckroth, D. J. Williams, M. Maryati y U. Maschwitz. 2001. Continuous transfer of subterranean mealybugs (Hemiptera, Pseudococcidae) by *Pseudolasius* spp. (Hymenoptera, Formicidae) during colony fission. *Insectes Sociaux* 48: (en prensa).
- Maschwitz, U. y M. Dill. 1998. Migrating herdsmen of Mount Kinabalu. *Borneo* 4:32-41.
- Maschwitz, U., W. H. O. Dorow, A. L. Schellerich-Kaaden, A. Buschinger y H. I. Azarae. 2000. *Cataulacus muticus* Emery 1889 a new case of a Southeast arboreal ant-non-mutualistically specialized on giant bamboo (Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Senckenbergiana Biologica* 80:165-173.
- Maschwitz, U., K. Dumpert y K. R. Tuck. 1986. Ants feeding on anal exudate from tortricid larvae: a new type of trophobiosis. *Journal of Natural History* 20:1041-1050.
- Maschwitz, U. y B. Fiala. 1995. Investigations on ant-plant associations in the South-East-Asian genus *Neonauclea* Merr. (Rubiaceae). *Acta Oecologica* 16:3-18.
- Maschwitz, U., B. Fiala, S. J. Davies y K. E. Linsenmair. 1996. A South-East Asian myrmecophyte with two alternative inhabitants: *Camponotus* or *Crematogaster* as partners of *Macaranga lamellate*. *Ecotropica* 2:29-40.
- Maschwitz, U., B. Fiala y W. R. Dolling. 1987. New trophobiotic symbioses of ants with South East Asian bugs. *Journal of Natural History* 21:1097-1107.
- Maschwitz, U. y H. Hänel. 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:171-184.
- Mattes, M., J. Moog, M. Werner, B. Fiala, J. Nais y U. Maschwitz. 1998. The rattan palm *Korthalsia robusta* Bl. and its ant and aphid partners: studies of a myrmecophytic association in the Kinabalu Park. *Sabah Parks Nature Journal* 1:47-60.
- McKey, D. y L. Meunier. 1996. Évolution des mutualismes plantes-fourmis - quelques éléments de réflexion. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* 10:1-9.
- Miller, D. R. y M. Kosztarab. 1979. Recent advances in the study of scale insects. *Annual Review of Entomology* 24:1-27.
- Morales, M. A. 2000. Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracud mutualism. *Ecology* 81:482-489.
- Moya-Raygoza, G. y L. R. Nault. 2000. Obligatory mutualism between *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) and attendant ants. *Annals of the Entomological Society of America* 93:929-94.
- Myers, J. G. 1928. Insects exploiters of animal secretions. A chapter of animal behaviour. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 23:157-173.
- Myers, J. G. 1929. Observations on the biology of two remarkable cixiid plant-hoppers (Homoptera) from Cuba. *Psyche* 34:283-292.
- Nichols, J. R. y T. F. Seibert. 1985. Biological control of the spherical mealybug, *Nipaeococcus vastator* (Homoptera: Pseudococcidae): assessment by ant exclusion. *Environmental Entomology* 14:45-47.
- Nickerson, J. C., W. H. Whitcomb y G. W. Dekle. 1974. *Eriococcus smithi* (Eriococcidae: Homoptera): a new species record for Florida. *Florida Entomologist* 57:285.

- Nielsen, M. G. 1997. Two specialized ant species, *Crematogaster (australis* Mayr group) sp. and *Polyrhachis sokolova* Forel in Darwin Harbour mangroves. *Northern Territory Naturalist* 15:1-5.
- Nixon, G. J. 1951. *The association of ants with aphids and coccids*. 36pp. Commonwealth Institute of Entomology, London.
- 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* 27:161-176.
- Ozaki, K., S. Takashima y O. Suko. 2000. Ant predation suppresses populations of the scale insect *Aulacaspis marina* in natural mangrove forests. *Biotropica* 32:764-768.
- Paulson, G. S. 1998. Population ecology of *Formica neoclara* (Emery) (Hymenoptera: Formicidae) and its possible role in the biological control of pear psylla, *Cacopsylla pyricola* (Foerster) (Homoptera: Psyllidae). *Recent Research and Development Entomology* 2:113-124.
- Perfecto, I. y A. Sediles. 1992. Vegetational diversity, ants (Hymenoptera: Formicidae), and herbivorous pests in a Neotropical agroecosystem. *Environmental Entomology* 21:61-67.
- Pesson, P. 1944. *Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de coccides*. 260pp. Ministère de l'Agriculture et du Ravitaillement, Imprimerie Nationale, Paris.
- Pierce, N. E., D. R. Nash, M. Baylis y E. R. Carper. 1991. Variation in the attractiveness of lycaenid butterfly larvae to ants, pp.131-142 en: C. R. Huxley y D. F. Cutler, eds., *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Prins, A. J., Y. Ben-Dov y D. J. Rust. 1975. A new observation on the association between ants (Hymenoptera: Formicidae) and armoured scale insects (Homoptera: Diaspididae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 38:211-216.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25:301-315.
- Rozario, S. A., R. A. Farrow y P. J. Gullan. 1993. Effects of ant attendance on reproduction and survival of *Eurmeloides punctata* (Signoret) and *Eurymela distincta* Signoret (Hemiptera: Eurymelidae) on eucalypts. *Journal of the Entomological Society of Australia (New South Wales)* 32:177-186.
- Sakata, H. 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Research Population Ecology* 36:45-51.
- Sakata, H. 1995. Density-dependent predation of the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) on two attended aphids *Lachnus tropicalis* and *Myzocallis kuricola* (Homoptera: Aphididae). *Research Population Ecology* 37:159-164.
- Sakata, H. y Y. Hashimoto. 2000. Should aphids attract or repel ants? Effect of rival aphids and extrafloral nectarines on ant-aphid interactions. *Research Population Ecology* 42:171-178.
- Samways, M. J. 1983. Interrelationship between an entomogenous fungus and two ant-homopteran (Hymenoptera: Formicidae – Homoptera: Pseudococcidae y Aphididae) mutualisms on guava trees. *Bulletin of Entomological Research* 73:321-331.
- Schultz, T. R. y T. P. McGlynn. 2000. The interactions of ants with other organisms, pp.35-44 en: D. Agosti, J. D. Majer, L. Tennant de Alonso y T. Schultz, eds., *Ants: standart methods for measuring and monitoring biodiversity*. 280 pp. Smithsonian Institution, Washington.
- Schütze, M. y U. Maschwitz. 1991. Enemy recognition and defense within trophobiotic associations with ants by the soldier caste of *Pseudoregma sundanica* (Homoptera: Aphidoidea). *Entomologia Generalis* 16:1-12.
- Seibert, T. F. 1992. Mutualistic interactions of the aphid *Lachnus allegheniensis* (Homoptera: Aphididae) and its tending ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85:173-178.
- Seifert, B. 1996. *Ameisen: beobachten, bestimmen*. 351pp. Naturbuch Verlag, Augsburg.
- Skinner, G. J. y J. B. Whittaker. 1981. An experimental investigation of inter-relationships between the wood-ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *Journal of Animal Ecology* 50:313-326.
- Soares, I. M. F. y J. H. C. Delabie. 1999. Influência da população de formigas (Hymenoptera: Formicidae) sobre a população de cochonilhas da “palma” forrageira, *Diaspis echinocacti* (Bouché, 1833) (Hemiptera: Diaspididae). *Naturalia* 24:141-142.
- Stadler, B. y A. F. G. Dixon. 1998a. Costs of ant attendance for aphids. *Journal of Animal Ecology* 67:454-459.
- Stadler, B. y A. F. G. Dixon. 1998b. Why are obligate mutualistic interactions between aphids and ants so rare?, pp.271-278 en: J. M. Nieto Nafria y A. F. G. Dixon, eds., *Aphids in natural and managed ecosystems*. Universidad de León, León, Spain.
- Stadler, B. y A. F. G. Dixon. 1999. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecological Entomology* 24:363-369.
- Stadler, B., K. Fiedler, T. J. Kawecki y W. W. Weisser. 2001. Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: when ants are not always available. *Oikos* 92:476-478.
- Stephens, G. R. y D. E. Aylor. 1978. Aerial dispersal of red pine scale, *Matsucoccus resinosae* (Homoptera: Margarodidae). *Environmental Entomology* 7:556-563.

- Sudd, J. H. 1987. Ant aphid mutualism, pp.355-365 en: A. K. Minks y P. Harrewijn, eds., *Aphids, their biology, natural enemies, and control*. Vol. 2A, World Crop Pests, Elsevier, Amsterdam.
- Sullivan, D. J. y W. Völck. 1999. Hyperparasitism: multitrophic ecology and behavior. *Annual Review of Entomology* 44:291-31.
- Tilles, D. A. y D. L. Wood. 1982. The influence of Carpenter ant (*Camponotus modoc*) (Hymenoptera: Formicidae) attendance on the development and survival of aphids(*Cinara* spp.) (Homoptera: Aphididae) in a giant sequoia forest. *Canadian Entomologist* 114:1133-1142.
- Vinson, S. B. y T. A. Scarborough. 1991. Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae), and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera: Aphidiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 84:158-1.
- Washburn, J. O. y L. Washburn. 1983. Active aerial dispersal of minute wingless arthropods: exploitation of boundary-layer velocity gradients. *Science* 223:1088-1089.
- Way, M. J. 1954. Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Formicidae) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae). *Bulletin of Entomological Research* 113-136.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:307-344.
- Way, M. J. y K. C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Weber, N. A. 1944. The Neotropical coccid-tending ants of the genus *Acropyga* Roger. *Annals of the Entomological Society of America* 37:89-122.
- Weber, N. A. 1946. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 48:1-16.
- Williams, D. J. 1998. Mealybugs of the genera *Eumyrmococcus* Silvestri and *Xenococcus* Silvestri associated with the ant genus *Acropyga* Roger and a review of the subfamily Rhizoecinae (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* London 67:1-64.
- Wimp, G. M. y T. G. Whitham. 2001. Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology* 82:440-452.
- Wood, T. K. 1982. Seletive factors associated with the evolution of membracid sociality, pp.175-178 en: M. D. Breed, C. D. Michener y H. E. Evans, eds., *The biology of social insects*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.