



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EFECTO DE LA ASOCIACIÓN HORMIGA-HOMÓPTERO
SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE
PAULLINIA FUSCECENS H. B. *ETK.* (SAPINDACEAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A

GERARDO CASTRO BOBADILLA

DIRECTOR DE TESIS

DR. VICTOR RICO-GRAY

1995
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

RESUMEN

1. INTRODUCCION

- 1.1. Interacciones ecológicas
- 1.2. Interacciones hormiga-planta
 - 1.2.1. Polinización por hormigas
 - 1.2.2. Dispersión de semillas por hormigas
 - 1.2.3. Nutrición de plantas por hormigas y "Ant-Gardens"
 - 1.2.4. Defensa de plantas por hormigas
- 1.3. Interacciones hormiga-homóptero-planta

2. OBJETIVOS

3. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

4. MATERIALES Y METODO

- 4.1. Descripción de la planta: *Paullina fuscecens* H. B. et K.
- 4.2. Descripción de La hormiga: *Camponotus planatus* Roger (Formicidae)
- 4.3. Generalidades de los áfidos (Homoptera: Aphidae)
- 4.4. Método

5. RESULTADOS

- 5.1. Descripción de la historia natural de la asociación
- 5.2. Datos climáticos
- 5.3. Producción de semillas por inflorescencia

6. DISCUSION Y CONCLUSIONES

7. LITERATURA CITADA

A MIS PADRES A QUIENES LES DEBO LO QUE SOY

MA. DEL SOCORRO BOBADILLA DE CASTRO

J. ANTONIO CASTRO CAMPOS

A LETY

A MIS HIJOS

GERARDO

JESSICA

SAMANTHA

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Victor Rico-Gray por la dirección de la tesis, su apoyo, asesoría y consejos.

Agradezco a los miembros del jurado sus comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo: Dr. Victor Rico-Gray, Dr. Héctor Hernández, Dra. Patricia Moreno-Casasola, M. en C. José G. García-Franco, Dra. María Luisa Martínez, Dr. José G. Palacios-Vargas, Dr. Fernando Alvarez

Agradezco el apoyo de las autoridades de la Facultad de Biología de la Universidad Veracruzana-Xalapa, por permitirme seguir mi desarrollo académico y culminar mis estudios de maestría.

A Biol. Pedro F. Arias H. Biol. Carlota de León Aguirre por su gran ayuda y apoyo.

Mis estudios de maestría fueron iniciados en el Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (INIREB), al cierre de éste, aproveché la oportunidad que me brindó la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., a través de la Dra. P. Moreno-Casasola, que en su momento fué encargada del posgrado en biología, para terminar mis estudios de maestría en esta institución. Este estudio fue apoyado económicamente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, con la beca de investigación CONACYT No. 903579 otorgada al Dr. Victor Rico-Gray.

RESUMEN

El objetivo de este estudio fue describir la asociación entre una planta, *Paullina fuscescens* H.B. et K. (Sapindaceae), una hormiga, *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) y un áfido (Homoptera: Aphidae). En particular, determinar el efecto de la asociación sobre el éxito reproductivo de la planta, medido éste como producción total de semillas por temporada, comparar los resultados entre temporadas y, si la hay, su asociación con factores climáticos (e.g., precipitación total anual). El estudio se desarrolló en el matorral costero del Centro de Investigación Costera La Mancha (19° 31' N, 96° 23' W; altitud 0-10 m). Se marcó un lote experimental, con la presencia de la asociación hormiga-áfido (EXP) y un lote control, sin la presencia de la asociación hormiga-áfido (CTL); utilizando siempre las mismas áreas durante tres temporadas. Los resultados obtenidos para los tres años son diferentes. En 1990 se obtuvieron 12.0 ± 9.6 semillas/inflorescencia para CTL y 4.8 ± 6.3 para EXP (N= 344, $t=11.518$, $gI= 343$, $P < 0.001$). En 1991 se obtuvieron 3.2 ± 5.0 para CTL y 3.6 ± 3.9 para EXP (N= 496, $t= 0.214$, $gI= 495$, $P > 0.01$). En 1993 se obtuvieron 5.5 ± 5.7 para CTL y 3.0 ± 3.3 para EXP (N= 344, $t= 7.198$, $gI= 343$, $P < 0.001$). El porcentaje de inflorescencias que produjeron al menos una semilla no varió significativamente entre lotes (χ^2 , $P > 0.05$), por lo que independientemente del número de semillas producidas por tratamiento, por año, hay una proporción similar en cuanto a las inflorescencias que produjeron al menos una semilla. Además de la variación anual en la producción de semillas entre lotes, también varió el número de inflorescencias que no produjeron semillas (secándose entre botón floral y flor), fueron: (i) en 1990, 21 (6.1%) para CTL y 104 (30.2%) (N= 344, $\chi^2= 55.11$, $gI= 1$, $P < 0.001$); (ii) en 1991, 196(39.5%) para CTL y 204(41.1%) para EXP (N=496, $\chi^2= 0.16$, $gI= 1$, $P > 0.05$); y (iii) en 1993, 75(21.8%) para CTL y 99(28.8%) para EXP (N= 344, $\chi^2= 3.31$, $gI= 1$, $P > 0.05$). La interacción estudiada no presenta un comportamiento similar año con año; aunque tampoco lo hizo el ambiente, donde se registraron cambios significativos en la precipitación, por lo que podemos discutir los resultados a la luz de los cambios anuales en los factores climáticos y, la presencia de interacciones de baja especificidad y corta vida, con base en los cambios en la estructura de la vegetación producto del proceso sucesional continuo que se presenta en la zona. Los áfidos funcionan como lo que son: herbívoros; sin embargo, no parece que produzcan daños considerables a las plantas, situación que ya se ha registrado para condiciones naturales, donde los homópteros no alcanzan las altas densidades encontradas en los sistemas de baja diversidad o monocultivos manejados por el hombre. La cantidad de semillas producidas por inflorescencia es muy parecida en los años en que se registró igual precipitación, aunque ligeramente mayor cuando no hay áfidos y hormigas. Por el contrario, en el año en que se presentaron condiciones ambientales extraordinarias, con un alza significativa en la precipitación, se asume que hubo mayores recursos disponibles para las plantas. Esto es notorio en las inflorescencias que no tuvieron la asociación hormiga-áfido, ya que produjeron un gran número de semillas. Aunque, al igual que para los otros años, no hay diferencia significativa en el número de inflorescencias que produjeron al menos un fruto, lo que refleja cierta estabilidad interanual. Por otra parte, en el mismo año de alta precipitación, a pesar que un número significativamente alto se inflorescencias no produjeron semillas, el alto número de semillas producido por el resto de las inflorescencias compensó las pérdidas. No hay duda de que la presencia de homópteros tiene un impacto negativo en la planta, la presencia de hormigas puede traer dos enormes beneficios para la planta: pueden regular hasta cierto punto las actividades y densidad de los homópteros y remover a otros enemigos de la planta que no secreten micelcillas. Esto es, mientras que la colonia de homópteros no crezca mucho, la actividad de las hormigas para proveer de servicios a los áfidos, puede reducir otras formas de herbivoría y así beneficiar a la planta; de hecho, muy pocos estudios han podido demostrar beneficio total para plantas que tengan presentes a hormigas que atienden homópteros. Para que exista una asociación a largo plazo y con cierto grado de fidelidad, debe haber predictibilidad de la asociación en el tiempo y el espacio, predictibilidad del hábitat y el tipo adecuado de forma de vida de la planta hospedera. Finalmente, diversos estudios muestran: i) Que la simple proximidad de especies potencialmente

mutualistas no es generalmente suficiente para que ocurra un mutualismo. ii) La importancia de la naturaleza condicional de las interacciones. iii) Que la fragmentación o distribución de diferentes parches en el hábitat es vital para el resultado de la interacción. iv) Que el resultado de una interacción particular dependerá de donde se encuentre en el espacio. Es necesario tomar en cuenta el tipo de distribución y tamaño de los parches elegidos para el estudio, ya que esto es importante para definir bien la estructura de la comunidad de insectos, su densidad de población y el tipo de crecimiento, conjuntamente con la diversidad del ecosistema. v) Demostrar incrementos en la adecuación de las colonias de hormigas, particularmente, como la tasa neta de formación reproductiva. vi) Ha resultado claro en años recientes lo inadecuado de clasificar arbitrariamente a las interacciones entre especies, como antagonicas, neutrales o mutualistas. Las interacciones directas e indirectas entre especies pueden variar entre mutualismo y antagonismo dependiendo de los contextos intrínseco y extrínseco de la interacción.

1. INTRODUCCION

1.1. Interacciones Ecológicas

Se ha considerado a las interacciones ecológicas como parte fundamental en la evolución de las especies; sin embargo, pocos modelos tratan de explicar de alguna manera su origen y evolución (Abrahamson, 1989). Esto puede deberse a que dichos procesos son muchas veces efímeros y con la dificultad de que son poco tangibles a diferencia de la especie misma; pero las acciones de dichas interacciones son el resultado indiscutible de procesos evolutivos (Abrahamson, 1989; Futuyma y Slatkin, 1983; Thompson, 1982).

Es muy posible clasificar a las interacciones en dos grandes grupos, las de tipo negativo o antagónicas y las mutualistas (Abrahamson, 1989; Howe y Westley, 1988). Las interacciones antagónicas se presentan entre especies porque puede considerarse que éstas son paquetes concentrados de energía y nutrientes, ocasionando las interacciones tróficas y, como las reservas son limitadas, se da la competencia (Thompson, 1982). Hay algunos patrones evolutivos en la forma en que las especies obtienen sus alimentos. Thompson (1982) jerarquiza tres tipos de estrategias: (i) cómo se especializan los organismos sobre sus víctimas; (ii) cómo se defienden las víctimas de sus enemigos; y (iii) cómo procede la coevolución entre enemigos y víctimas.

Las interacciones antagónicas más comunes que se reportan, son el parasitismo, el apacentamiento o herbivoría, la depredación y la competencia. Se puede considerar al parasitismo y a la depredación como los extremos y a la herbivoría como la parte central de un gradiente de interacciones antagónicas. Está claro que en la mayoría de los casos no se puede clasificar a una especie específicamente como perteneciente a un tipo de interacción. Muchas especies cambian, de un hábitat a otro o de un año a otro, de tipo o producto de la interacción, dependiendo de muchos factores, por ejemplo, ambientales (cambios en altitud, precipitación, temperatura), presencia o ausencia de otros organismos, o cambios en la calidad del alimento

(Abrahamson, 1989; Futuyma y Slatkin, 1983; Howe y Westley, 1988; McKey y Davidson, 1993; Thompson, 1982).

Para poder distinguir la relación hospedero-parásito es posible mencionar que este último vive íntimamente asociado con uno o muy pocos individuos del hospedero; el parásito reduce la capacidad de sobrevivencia del hospedero, en general no le causa la muerte. Con respecto a la interacción hospedero-herbívoro, el período de dicha relación es muy corto en comparación al ciclo de vida del herbívoro y este tiene la capacidad de cambiar de hospedero varias veces durante una salida a alimentarse. Dicha interacción no mata al hospedero, aunque al hablar de apacentamiento intensivo sí es posible que esta relación termine en un gran deterioro del área. La interacción depredador-presa tiene una característica básica, el depredador mata a su presa. Por lo general, el primero está canalizado evolutivamente para necesitar una dieta mixta, tiene la capacidad de aprendizaje y la relación con sus presas es muy corta, por lo que es difícil que ésta tenga una pronta respuesta (Thompson, 1982).

La competencia es un caso singular de interacción antagónica, ya que la selección natural no "acerca" a las especies evolutivamente, sino que éstas divergen evolutivamente y se diferencian especies que inicialmente tenían un uso similar del recurso; por tal motivo, es poco probable que la competencia pueda generar coevolución a largo plazo (Thompson, 1982). Por otra parte, la importancia de la competencia como factor en la estructuración de las comunidades de plantas, está fuera de cualquier duda, sin embargo existen desacuerdos en las circunstancias donde es más intensa y sobre qué características se pueden considerar que contribuye a la habilidad competitiva de las especies. La diferencia entre el efecto de una especie sobre los recursos y su respuesta a niveles reducidos de recursos podría ayudar a resolver esas preguntas (Bengtsson et al., 1994). Mientras que la teoría clásica de competencia predice la exclusión competitiva de especies con requerimientos similares, (ver Connell, 1983) ideas recientes subrayan que la diversidad de especies puede ser explicada por una multitud de procesos actuando a diferente escala, y que las similitudes en la habilidad competitiva de las especies pueden facilitar usualmente la coexistencia de éstas (Bengtsson et al., 1994):

Las interacciones mutualistas son aquellas en las que las especies interactuantes obtienen algún tipo de beneficio como producto de la interacción (Thompson, 1982); en muchos casos los beneficios podrían ser asimétricos, una especie se beneficia más que la otra. En la mayoría de los ejemplos estudiados, no se ha probado la existencia de mutualismo, sino que éste sólo se asume (Cushman y Beattie, 1991). En relación con los mutualismos se manejan también muchos otros términos, como: cooperación, facilitación, protooperación, simbiosis, ayuda mutua, comensalismo y altruismo recíproco, los cuales son considerados como sinónimos de mutualismo (Boucher et al., 1982). Las interacciones mutualistas están especialmente diversificadas en las regiones tropicales y algunas de las más especializadas sólo se encuentran ahí (Lewinsohn et al., 1991); en particular se reportan un gran número de interacciones planta-polinizador y planta-dispersor de semillas (Davidson et al., 1991; Fleming, 1991). Además, se nota un incremento en sentido amplio y general en la riqueza de especies, diversidad en biomas y productividad (aunque existen investigaciones que han demostrado otros resultados, ver Price, 1991). Esto también se refleja en un número mayor de interacciones, aumentando así la probabilidad evolutiva de desarrollar cualquier clase de interacción, pudiendo ser tanto antagónica como mutualista. La riqueza de interacciones mutualistas en una comunidad depende de la frecuencia de interacciones antagónicas, ya que éstas no están separadas y son direcciones alternativas en la evolución (Abrahamson, 1989; Futuyma y Slatkin, 1983; Howe y Westley, 1988; McKey y Davidson, 1993; Thompson, 1982). Muchas interacciones mutualistas (v.gr., polinización, dispersión de semillas) son producto del cambio en el resultado de una interacción antagónica (v.gr., parasitismo), que, en lugar de una escalada de defensas, deriva en un mutualismo (Thompson, 1982). El problema teórico de entender la evolución del mutualismo de interacciones antagónicas es descifrar las condiciones ecológicas que favorecieron la selección hacia el primero (Thompson, 1982). Es posible que en el transcurso de la evolución, se generara un proceso que ayudó a la adquisición de defensas y a la abundancia de las interacciones entre las especies, debido a que las presiones de selección dieron pauta a la formación de interacciones mutualistas, de tal manera que se incrementó la probabilidad de

encontrar dicho procesos, además de que con estas relaciones se reduce el costo de las acciones individuales.

Es posible distinguir dos tipos de mutualismos: indirecto y directo. En el primero se reciben beneficios con la presencia de un organismo, pero no hay un contacto físico. En el segundo, sí se da un contacto físico. Este último puede dividirse en dos: simbiótico y no simbiótico. El primero consiste en que una especie necesita de la otra para sobrevivir y, en el no simbiótica, las especies involucradas pueden vivir perfectamente sin la presencia de otra, que es lo que se conoce como interacciones facultativas (Thompson, 1982). Un ejemplo clásico de las interacciones simbióticas es el que se da entre las vacas y las bacterias que les ayudan en la digestión. En el caso de las no simbióticas, por ejemplo, las que se dan frecuentemente en el grupo de las hormigas y su relación con muchas plantas.

Las interacciones entre los organismos son parte común de un ecosistema, pero el llegar a tener una interdependencia muy cercana entre ellas, inclusive depender una de otra para su reproducción, subsistencia o defensa, hace de ellas, un proceso importante en la sucesión de un determinado ecosistema (Lawton, J.H. 1987; Wilson y Roxburgh. 1994). Las relaciones pasan a ser algo más que eso, ya que los organismos involucrados dependen en verdad uno del otro para su subsistencia. Por lo tanto, es posible enmarcar a estas poblaciones, de una manera un poco distinta, ya que es muy probable que hayan pasado por el proceso que se denomina coevolución. Partiendo de este supuesto, donde el proceso de coevolución es producto de las interacciones (Rico-Gray, 1987), vale la pena tratar de definir este término. Janzen (1980) ha dado diversos ejemplos tratando de aclarar o explicar estos procesos. El primer caso se plantea con una asociación mutualista entre una planta y un mamífero o ave, el cual dispersa la semilla. Aquí es posible pensar que los frutos de la planta presentan las características particulares para que sus semillas sean dispersadas por el animal y, por lo tanto, se ha dado un proceso de coevolución debido a las necesidades dietéticas de estos organismos. Sin embargo, cuando un organismo llega a un nicho ecológico nuevo (para su especie), ya con una dieta particular, es posible que se establezca y pueda comer de los frutos de una determinada especie y

con la suerte de que dicho animal llene los requisitos para que le sirva a la planta como vehículo de transporte y dispersión de sus semillas y los frutos llenen sus necesidades dietéticas. Tal evento puede ser catalogado como coevolución por un observador, pero es necesario establecer que dicha acción tiene muchas probabilidades de no ser producto de la coevolución, sino más bien de congruencia. Otro ejemplo se da cuando un parásito herbívoro muestra una relación muy estrecha con su hospedero y puede pensarse que está muy cerca de ser coevolución, debido a la inactivación de las defensas de la planta, etc. Sin embargo, cuando un organismo de estas características invade un hábitat nuevo, aquel ayudado por sus habilidades innatas, puede alimentarse de una determinada especie de planta sin que esta relación se le pueda llamar coevolución. Así también este evento puede ser catalogado como de congruencia evolutiva. Thompson, (1994) resume el concepto de coevolución, como un cambio evolutivo recíproco entre especies interactuantes.

1.2. INTERACCIONES HORMIGA-PLANTA

Las interacciones entre hormigas y plantas son extraordinariamente diversas (Huxley, 1991). Miles de especies de plantas producen alimento y/o lugares para vivir que atraen hormigas que protegen su follaje, proveen suplementos nutritivos o dispersan sus semillas (Davidson et al., 1991). Las asociaciones oportunistas o casuales comprenden la mayoría de estos mutualismos entre hormigas y plantas y son comunes en ambientes templados y tropicales (Beattie, 1985; Davidson et al., 1991; McKey, 1988). Las asociaciones facultativas parecen no haber generado cambios evolutivos significativos por parte de las plantas, ni especificidad a nivel de especie en las relaciones entre hormigas y plantas (Beattie, 1985). En contraste, los mutualismos simbióticos hormiga-planta son, en su mayoría, de distribución tropical y pueden exhibir especialización evolutiva y especificidad (e.g., Janzen, 1966; Schemske, 1983; Davidson et al., 1989, 1991). Buckley (1982) menciona varias interacciones directas entre hormigas y plantas, debido a la gran plasticidad de las primeras para interactuar con otras formas de vida.

Sin embargo, cuando un organismo llega a un nicho ecológico nuevo (para su especie), ya con una dieta particular, es posible que se establezca y pueda comer de los frutos de una determinada especie y con la suerte de que dicho animal llene los requisitos para que le sirva a la planta como vehículo de transporte y dispersión de sus semillas y los frutos llenen sus necesidades dietéticas. Tal evento puede ser catalogado como coevolución por un observador, pero es necesario establecer que dicha acción tiene muchas probabilidades de no ser producto de la coevolución, sino más bien de congruencia. Otro ejemplo se da cuando un parásito herbívoro muestra una relación muy estrecha con su hospedero y puede pensarse que está muy cerca de ser coevolución, debido a la inactivación de las defensas de la planta, etc. Sin embargo, cuando un organismo de estas características invade un hábitat nuevo, aquel ayudado por sus habilidades innatas, puede alimentarse de una determinada especie de planta sin que esta relación se le pueda llamar coevolución. Así también este evento puede ser catalogado como de congruencia evolutiva. Thompson, (1994) resume el concepto de coevolución, como un cambio evolutivo recíproco entre especies interactuantes.

1.2. INTERACCIONES HORMIGA-PLANTA

Las interacciones entre hormigas y plantas son extraordinariamente diversas (Huxley, 1991). Miles de especies de plantas producen alimento y/o lugares para vivir que atraen hormigas que protegen su follaje, proveen suplementos nutritivos o dispersan sus semillas (Davidson et al., 1991). Las asociaciones oportunistas o casuales comprenden la mayoría de estos mutualismos entre hormigas y plantas y son comunes en ambientes templados y tropicales (Beattie, 1985; Davidson et al., 1991; McKey, 1988). Las asociaciones facultativas parecen no haber generado cambios evolutivos significativos por parte de las plantas, ni especificidad a nivel de especie en las relaciones entre hormigas y plantas (Beattie, 1985). En contraste, los mutualismos simbióticos hormiga-planta son, en su mayoría, de distribución tropical y pueden exhibir especialización evolutiva y especificidad (e.g., Janzen, 1966; Schemske, 1983; Davidson et al., 1989, 1991). Buckley (1982) menciona varias

interacciones directas entre hormigas y plantas, debido a la gran plasticidad de las primeras para interactuar con otras formas de vida.

Estas asociaciones se clasifican de diferentes maneras, dependiendo de la relación que llevan con la planta.

A.- Depredación de plantas por hormigas

- 1.- Granívoras
- 2.- Cortadoras de hojas

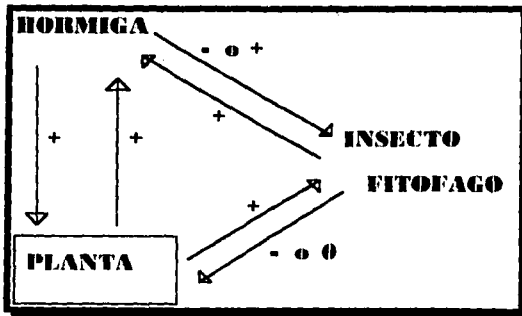
B.- Mutualismos

- 3.- Nectarios extraflorales
- 4.- Corpúsculos alimenticios y sitios de anidación
- 5.- Epífitas-hormigas
- 6.- Jardín de hormigas ("Ant-garden")
- 7.- Dispersión de semillas
- 8.- Polinización

C.- Interacciones indirectas

- 9.- Sistema hormiga-artrópodo-planta
- 10.- Modificación del suelo

Figura 1. Esquema de la relación de la asociación mutualista hormiga-planta (tomado de Strong et al., 1984).



Cabe mencionar que las relaciones de hormigas y plantas pueden caer en más de una categoría, por ejemplo, las colectoras de semillas también pueden ser el vehículo para dispersarlas y la función de modificar el suelo es importante en algunas dispersoras de semillas (Beattie, 1985; Beattie y Culver, 1983). Normalmente las asociaciones involucran a más de dos especies (Figura 1).

Es factible considerar que las hormigas difieren de otros insectos en las relaciones que llevan con las plantas, ya que carecen de alas. Tales organismos utilizan a las plantas como madriguera y como fuente de alimento. Southwood (1972) propone la relación hormiga-planta y, a su vez, compara la importancia relativa de la interacción con la que tienen en general los insectos (Tabla 1).

Al parecer, las hormigas han superado a otros insectos con respecto a la utilización de las plantas, debido a su gran capacidad de obtener su comida de ellas (Hocking, 1975). En algunos casos se valen de las plantas para atrapar a otros insectos e inclusive a otras hormigas. Es importante resaltar que su dieta es variada y pueden obtener su alimentación de diferentes partes de la planta, como es el caso de las flores, frutos, néctar y yemas (Rico-Gray, 1989, 1993). Debido a las características de las hormigas antes mencionadas, éstas son habitantes del suelo y buscan las raíces y hoquedades de las plantas para hacer sus nidos.

Tabla 1. Comparación de la importancia relativa de la interacción que guardan las hormigas con las plantas y su diferencia con respecto a los demás insectos (basada en Southwood, 1972).

			Madriguera	Comida	Transporte	Reproducción
Plantas	para	las	XXX	XXX		
Hormigas	para	las	XXX	X	X	X
Plantas	para	los	XX	XXX	X	X
Insectos	para	las	X	X	XX	XXX

Es posible catalogar las relaciones que se dan entre algunas hormigas y organismos del reino vegetal, como asociaciones mutualistas básicas (Hocking, 1975). Hocking (1975) separa dos grupos de hábitat, ambos tropicales: el primero, que corresponde al tropical de tipo seco y, el segundo, el trópico húmedo. Un ejemplo característico del trópico seco se da entre la hormiga *Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith y *Acacia cornigera* L. en el sureste de México (Janzen, 1967). Otro ejemplo se da entre *Crematogaster mimodae* Santschi y *C. nigriceps* Emery ambas especies de hormigas se relacionan con *Acacia drepanolobium* (Horns ex) Sjöstedt en el este de Africa. En el trópico húmedo se incluyen muchos grupos, tanto de plantas como de hormigas (Hocking, 1975).

Las estrategias de defensa de muchas plantas pueden variar, como es el caso de desarrollar espinas, superficies resbalosas, dotar a los tejidos de sus hojas con repelentes químicos o componentes tóxicos, que hacen que las plantas sean poco digeribles y palatables (Singh et al., 1971; Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Mattson, 1980; Price et al., 1980; Coley, 1983; Crawley, 1983; Gottlieb, 1984). Por último, también se ha detectado la utilización de hormigas por parte de las plantas para que las defiendan de los herbívoros las interacciones ecológicas entre hormigas y plantas se han estudiado desde diferentes enfoques. Un ejemplo de una asociación mutualista

entre una especie de hormiga y una planta es el caso donde la población de hormigas "defiende" a la planta y la primera, a su vez, recibe a cambio refugio y alimento (Janzen, 1966). Otros investigadores reportan casos de asociaciones mutualistas similares (e.g., Horvitz y Schemske, 1984; Koptur, 1984; Rico-Gray y Thien, 1989a; Rico-Gray et al., 1989). También se conocen asociaciones de tipo negativo, en donde la asociación hormiga-planta no resultan en beneficio mutuo, a pesar de encontrarse los elementos que las podrían generar (e.g., nectarios extraflorales) (e.g., Devall, 1987; O'Dowd y Catchole, 1983; Rico-Gray y Thien, 1989b; Tempel, 1983).

Cabe preguntar más específicamente qué utilizan las hormigas de las plantas como fuente de energía y alimento. Particularmente en México se realizó una investigación (Rico-Gray, 1989) en una zona del trópico seco (Yucatán, México), en la cual se presenta la característica de baja humedad y sugiere que en la estación de secas, las estructuras reproductivas, donde se lleva a cabo la producción de néctar, pueden jugar un papel muy importante, no solamente en la nutrición de las hormigas (Rico-Gray y Sternberg, 1991), sino que también en su balance hídrico (Rico-Gray, 1989). En otro estudio en Veracruz, México, Rico-Gray (1993) desarrolló una investigación donde cuantificó el número de asociaciones hormiga-planta basándose en la fuente de alimento de las primeras, logrando establecer que las hormigas utilizan mas comunmente para su alimentación al néctar producido por las estructuras reproductivas (excluyendo al néctar floral), las secreciones de los homópteros, el néctar floral (néctar para polinizadores y/o a otras estructuras) y el néctar extrafloral (producido por nectarios asociados a las hojas). Las especies más comunes de hormigas encontradas en asociación con las plantas en las investigaciones antes mencionadas son *Crematogaster brevispinosa* y *Camponotus planatus*. Asimismo, también describieron las fluctuaciones anuales en el número de asociaciones por recurso alimenticio considerado. Es posible que en el trópico húmedo se encuentre un amplio número de fuentes de recursos disponibles de líquidos para las hormigas y que la complejidad de los ecosistemas favorezca mas particularmente la interrelación de especies.

1.2.1. POLINIZACIÓN POR HORMIGAS

La polinización es simplemente la transferencia de polen, que se encuentra en la parte masculina de la planta (anteras) hacia el estigma. Dicho proceso puede llevarse a cabo entre individuos de la misma población, a esto se le denomina polinización cruzada, también es posible que la polinización se de en el mismo individuo (geitonogamia), y autogamia cuando se da en la misma flor (Proctor y Yeo, 1972). La polinización es un mecanismo de flujo o intercambio de información genética, que puede ser dentro de una misma población o entre poblaciones. Debido a las características fisiológicas de la planta, entre otras cosas, la limitante de no poder desplazarse, ha obligado a las plantas a adquirir estrategias para poder realizar el transporte de polen. Tales estrategias se reflejan en dos mecanismos básicos, los medios abióticos como el viento y el agua, y los vectores bióticos, que van desde diversos grupos de insectos, a aves, reptiles y mamíferos (Faegri y van del Pijl, 1979).

Se sabe que las plantas y los polinizadores han tenido influencia evolutiva entre sí (Schemske, 1983). Por ejemplo, el papel fundamental que jugaron los insectos polinizadores, herbívoros y los vertebrados dispersores de semillas en la gran radiación que desarrollaron las angiospermas en el periodo Cretácico (Feinsinger, 1983). Se considera a los insectos como a los primeros polinizadores de las angiospermas, ya que así lo indican los registros fósiles y las observaciones hechas en las angiospermas consideradas actualmente como primitivas, cuya polinización se lleva a cabo por insectos (Baker y Hurd, 1968; Thien, 1980). Por lo tanto, es necesario considerar a las interacciones entre polinizadores y plantas como un posible acelerador de la diversificación. Cabe mencionar que no solamente los insectos tienen la capacidad de polinizar, ya que también se cuenta con otros grupos de animales que la realizan, tal es el caso de aves y murciélagos. Sin embargo, los insectos presentan el mayor porcentaje en este rubro, principalmente del Orden Hymenoptera.

Las hormigas (Hymenoptera:Formicidae) visitantes cotidianos de muchas plantas, se alimentan por lo general de néctar floral, de otras estructuras reproductivas de la planta y del néctar producido por los nectarios extraflorales (Rico-Gray, 1980, 1989, 1993), además de polen (Rico-Gray, 1993). La polinización de plantas por hormigas es un fenómeno que no se ha estudiado lo suficiente (e.g., Hickman, 1974; Wyatt, 1981; Wyatt y Stoneburner, 1981). Se ha cuestionado la capacidad de las hormigas para polinizar y realizar entrecruzamientos a distancias relativamente largas, ya que no vuelan, como otros himenópteros, sin embargo, se ha demostrado que estos organismos voladores que efectúan transporte de polen, tampoco se desplazan grandes distancias, al menos entre una planta y la siguiente que visitan (Beattie et al., 1984). Basándose en su estudio sobre *Polygonum cascadenense* (Polygonaceae) Hickman (1974) propone que la polinización por parte de las hormigas es un sistema de baja energía y pueden identificarse algunas características que él denomina "síndrome de hormiga" para la interacción flores-hormiga.

Beattie et al. (1984, 1985) mencionan que la función de polinizador por parte de las hormigas es poco común, debido a que inhiben la función del polen, y comprobaron que el polen expuesto a las hormigas por cortos periodos de tiempo reduce su viabilidad, el porcentaje de germinación, el tamaño el tubo polínico y baja la fertilización, con respecto al polen no tratado (sin contacto con las hormigas). Se sugiere que debido a los hábitos de las hormigas en la formación de los nidos en sitios húmedos, éstas requieren secretar grandes cantidades de antibióticos para combatir principalmente el crecimiento de hongos y estas sustancias inhiben las propiedades del polen. Tal situación es importante, ya que da pauta para que la relación evolutiva entre las hormigas y las flores no se vea favorecida (pero, ver Peakall, 1989; Peakall y Beattie, 1989). Por ejemplo, Gómez y Zamora (1992), basándose en el gran número de hormigas obreras de la especie *Proformica longiseta* (Formicidae) que visitaban a individuos de *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae) observaron que juegan un papel importante en la polinización de dicha planta, aunque detectaron que el grano de polen recogido por las hormigas presenta baja viabilidad. Dicho proceso es efectivo debido al alto número de granos de polen transportado.

Finalmente, el néctar floral ha sido ligado tradicionalmente a la polinización (Elias, 1983), pero puede servir funciones adicionales, por ejemplo, atraer depredadores de herbívoros (Domínguez et al., 1989). Las interacciones hormiga-flor han sido discutidas por varios autores (e.g., Beattie, 1985; Janzen, 1977; Rico-Gray, 1980, 1989, 1993), pero se han confirmado pocos casos de polinización por hormigas (e.g., Peakall, 1989; Peakall y Beattie, 1989). Las hormigas se consideran típicamente como ladrones de néctar floral que reducen la atractividad de las plantas (e.g., Herrera et al., 1984; McDade y Kinsman, 1980; Norment, 1988; Rico-Gray, 1980). Algunas tendencias evolutivas en la morfología floral que han sido relacionadas a una disminución en el rango de polinizadores efectivos, también se piensa que incrementan la adaptación de las plantas al excluir a nectarívoros no polinizadores, como las hormigas (Guerrant y Fiedler, 1981; Herrera et al., 1984). Sin embargo, el alto número de especies de plantas reportadas por Rico-Gray (1989, 1993), cuyas flores son visitadas por hormigas (102 y 23), debería servir para poner más atención en la pregunta sobre el papel de las hormigas como consumidores de néctar floral. Si las hormigas estuviesen solamente robando néctar, debería de haber una disminución considerable en la adecuación de muchos individuos de plantas. De manera alternativa, podría estarse llevando a cabo una interacción mutualista no reconocida (Rico-Gray, 1993).

1.2.2. DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR HORMIGAS

La dispersión de la semilla es la segunda forma más importante, después de la polinización, para garantizar un flujo de información genética dentro o entre poblaciones. Muchos de los trabajos realizados han hecho énfasis en la distancia de dispersión y la mayoría de estos se reportan en términos de asociaciones con aves, mamíferos e insectos (Howe & Smallwood, 1982; Stiles, 1989). Aunque no se ha logrado contestar desde el punto de vista de fuerzas de selección que producen esto tipos de flujos o la suerte de las semillas en su dispersión. La importancia de la dispersión de semillas no está necesariamente en relación con la distancia a que es transportada, si no que puede ser más importante la protección que se le da a la misma de los depredadores de semillas, además, con la ventaja de que son

depositadas en lugares más propicios para su germinación (Rico-Gray, 1987).

El porcentaje de dispersión de semillas por medio de animales varía dependiendo del tipo de ecosistema. Por ejemplo, entre el 50% y 70% de las especies en las selvas tropicales necesitan de la ayuda de algún animal, especialmente aves. En las zonas ribereñas se ha detectado una gran dispersión por medio de los peces. En cuanto a las áreas templadas, se estima que un 60% de las semillas de los árboles son dispersadas por animales. En las especies herbáceas en esta misma zona, también la dispersión es principalmente por animales (Howe y Smallwood, 1982). Dentro de la gama de animales que se han reportado como dispersores también se incluye a las hormigas. Ejemplo de lo anterior lo podemos detectar en los géneros *Messor* y *Pogonomyrmex* que son colectoras de semillas en áreas secas, y contribuyen a la diseminación de plantas Hocking (1975). En cuanto a los trópicos, también podemos observar ejemplos de dicha dispersión de semillas, en Orchidaceae, Rubiaceae (*Myrmecodia* y *Hydnophytum*), Asclepiadeaceae y Gesneriaceae, así como de esporas de algunas especies de helechos (Gay y Hensen, 1992; Huxley, 1978, 1980; Janzen, 1974; Kleinfeldt, 1978; van der Pijl, 1955).

1.2.3. NUTRICIÓN DE LAS PLANTAS POR HORMIGAS Y "ANT-GARDENS"

Es posible mencionar, además de la polinización y dispersión de semillas, otras relaciones entre las hormigas y las plantas, por ejemplo, la relación nutritiva inversa, donde las hormigas proporcionan alimento a las plantas y, éstas, sitios para anidar o domatia (Beattie, 1989; Thompson, 1981, 1982). Las plantas en cuestión pueden ser tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas, pero todas con la característica de ser epífitas y habitar sistemas pobres en nutrientes (Janzen, 1974, Thompson, 1981). En dichas plantas se forman estructuras huecas en las ramas y hojas, que son aprovechadas por las hormigas para hacer sus nidos, aunque la provisión de néctar es menos conspicua y común (Huxley, 1980). El comportamiento de las hormigas es menos agresivo que en las relaciones en que las hormigas defienden a las plantas (ver siguiente sección).

El primer ejemplo de este tipo de interacción lo describió Huxley (1980) para dos géneros de Rubiaceae (*Myrmecodia* y *Hydnophytum*) del sureste asiático. Posteriormente, Rico-Gray et al. (1989) comprobaron que la orquidea *Schomburgkia tibicinis* Batem. puede obtener elementos nutritivos del material depositado por varias especies de hormigas, particularmente de los géneros *Camponotus* y *Crematogaster*. Gay y Hensen (1992) reportaron 20 especies de *Lecanopteris*, de 31 que se conocen, presentan relación con hormigas. Además también registraron que cinco especies de hormigas usaron regularmente a los helechos para hacer su nidos, 82% de las especies de helechos involucradas en la muestra. Debido a las características del ambiente donde se llevan a cabo estas relaciones, es posible pensar que la nutrición por estos medios sí juega un papel importante (Thompson, 1981, 1982).

Otra asociación entre plantas y hormigas es la conocida como jardines de hormigas o "ant/gardens". Tal es el caso de la hormiga *Azteca* sp., colectora de semillas de plantas epífitas, que al ser depositadas en sus nidos, las plantas no solamente ganan la dispersión de las semillas sino que también obtienen un lugar aceptable para el crecimiento de sus raíces (Ule, 1902, 1906; van der Pijl 1955, 1969; Meeuse, 1978). Amplia descripción de esta asociación puede encontrarse en Davidson (1988), Davidson y Epstein (1989) y Davidson y McKey (1993) y Kleinfeldt (1978).

1.2.4. DEFENSA DE PLANTAS POR HORMIGAS

Las interacciones entre hormigas y plantas han sido sujetas a controversias desde finales del siglo pasado. Hay dos enfoques que intentan explicar tales relaciones, uno es el caso de los explotadores y el otro los proteccionistas. Los primeros piensan que las plantas no utilizan a las hormigas y que la secreción de néctar es una función meramente fisiológica. Los proteccionistas asumen que las hormigas que visitan a los nectarios protegen a la planta de animales herbívoros. No fue sino hasta el trabajo de Janzen (1966), quien demostró que la asociación entre *Acacia cornigera* y *Pseudomyrmex ferrugínea* es del tipo mutualista, que se inclinó la balanza hacia los proteccionistas.

Bentley (1977) resume las características de las interacciones que apoyan la hipótesis proteccionista. Para que se dé una interacción benéfica entre hormigas y plantas que producen nectarios extraflorales, debe ocurrir lo siguiente: (i) las hormigas deben estar presentes en las plantas; (ii) deben de mostrar conducta agresiva (alejando o eliminando) contra los animales herbívoros que afectan a la planta; (iii) las hormigas deben ser efectivas, alejando o eliminando a los herbívoros. Las plantas, por su parte, deben: (i) ser vulnerables y estar sujetas al ataque por animales herbívoros en alguna etapa de su ciclo de vida; (ii) responder eficientemente a la presencia y actividad de las hormigas, variando el flujo de néctar directamente con la actividad del herbívoro.

Huxley (1980) considera que las asociaciones deben de ser simbióticas y las divide en dos categorías, una de ellas toma en cuenta el papel de la hormiga en defender a la planta, como es el caso del sistema acacia-hormiga (Janzen, 1966), y, la segunda categoría, la nutrición de éstas, ejemplo de ello se da en los sistemas tropicales con las epífitas que le ofrecen a las hormigas sitios donde protegerse o anidar (Huxley, 1980). Schemske (1983) divide las interacciones mutualistas hormiga-planta en dos clases, basándose en la naturaleza del recurso ofrecido por la planta: (i) sistemas de nectarios extraflorales (NEF) en el cual la planta secreta una solución azucarada y, en muchos casos, rica en amino ácidos y (ii) un sistema de recursos donde las plantas proveen a) la comida rica en lípidos y proteínas, o b) sitios de anidación (domatia) o ambos, ocasionalmente en adición al NEF. Las interacciones en donde las plantas sólo ofrecen néctar extrafloral se consideran como mutualismos generalizados. Cuando se ofrece un recurso completo, comprende interacciones mutualistas que pueden llegar a generar un proceso coevolutivo. Como ya se mencionó, existen un gran número de ejemplos donde se demuestra la defensa de las plantas por hormigas, sin embargo, también los hay donde la presencia de hormigas no incrementa la adecuación de la planta (para diferentes ejemplos, ver Beattie, 1985; Costa et al., 1992; Keeler, 1989; Rico-Arce, 1994; Rico-Gray y Thien, 1989a; Rico-Gray, 1993; Thompson, 1982; Vasconcelos, 1993).

1.3. INTERACCIONES HORMIGA-HOMÓPTERO-PLANTA

Los Homoptera viven y se alimentan de las plantas. En algunas circunstancias, los Homoptera pueden ser atendidos y defendidos por hormigas y, en otras, pueden ser atacados y comidos. Estas interacciones entre plantas, Homoptera alimentados de la savia (principalmente del floema) de las plantas y hormigas, puede afectar a cada participante en una variedad de formas (Buckley, 1987). Los homópteros pueden modificar, o ser modificados, por interacciones entre cada participante y otros organismos, tales como patógenos de plantas, otros insectos herbívoros, y depredadores y parásitos de los Homoptera (Buckley, 1987). Finalmente, estas interacciones pueden ser influenciadas por factores abióticos como nutrientes en el suelo o disponibilidad de humedad. Se destaca la importancia de estas acciones, ya que en estos sistemas interactúan varias especies y, al estudiarse estas relaciones, se da pauta para conocer los ciclos de vida de cada una de ellas (Nault y Madden, 1985; Wood, 1983); la posibilidad de conocer sus interacciones (Boucher, 1985; Hutson et al., 1985) y el estudio de los patrones y procesos de las comunidades con respecto a una especie definida.

En la naturaleza lo más común es observar asociaciones entre más de tres especies, una de éstas es el caso de las interacciones hormiga-homóptero-planta-herbívoro (Abrahamson, 1989; Thompson, 1982). La idea más aceptada es que en este tipo de interacciones los homópteros hagan las funciones de 'nectarios extraflorales vivos', esto es, que las plantas no atraen a las hormigas con sus nectarios, sino que las hormigas visitan a las plantas atraídas por la presencia de los homópteros y sus secreciones azucaradas (mielecilla). Las hormigas, por consiguiente, al defender y manipular a los homópteros, también defienden a la planta (Beattie, 1985; Keeler, 1989). Becerra y Venable (1989, 1991) han sugerido que los nectarios extraflorales pudieron realmente haber evolucionado como una defensa específica contra los mutualismos hormiga-homóptero: las plantas, al ofrecer néctar como sustituto de las secreciones de los homópteros, distraen a las hormigas de la atención de los homópteros. Varias publicaciones parecen no apoyar la hipótesis de Becerra y Venable. Los estudios de Homoptera por Buckley (1983), Rico-Gray y Thien (1989b) y Fiala (1990), y los

estudios de Lepidoptera por Horvitz y Schemske (1984), han mostrado que al menos algunas especies de hormigas realmente prefieren las mielecillas sobre el alimento ofrecido por la planta. Por otra parte, Lanza (1988) ha demostrado que las hormigas prefieren néctar rico en azúcares y aminoácidos, y que son capaces de discriminar entre néctares pobres y ricos en nutrimentos. Asimismo, Smith et al., (1990) demostraron por medio de una simulación de la herbivoría, que ésta incrementa las concentraciones de aminoácidos en el néctar extrafloral, aumentando su atracción para las hormigas. La evolución de los nectarios extraflorales merece más estudio pero los resultados deben ser interpretados con cuidado, ya que las asociaciones hormiga-planta tienden a ser facultativas y difusas (Rico-Gray, 1993). Las interacciones actuales pueden ocultar las presiones selectivas originales que crearon la interacción. Los mutualismos generalmente no resultan en un alto grado de especificidad, y varias especies de hormigas no relacionadas comparten comunmente un recurso alimenticio fácilmente explotable (Rico-Gray, 1993). Sólo es ocasionalmente que la selección natural favorece la evolución de especies de hormigas y plantas especializadas en explotar un mutualismo (Thompson, 1982).

Los Homoptera presentan adaptaciones complejas para seleccionar a los individuos (plantas) que van a ocupar. Su capacidad comprende un alto grado de adaptaciones morfológicas (visuales y táctiles), conductuales y químicas, las cuales los ayudan para instalarse en lugares de la planta donde obtendrán los requerimientos energéticos necesarios para su subsistencia (Dixon, 1985; Hartnett y Bazzaz, 1986; McClure, 1985, 1986; Vinson, 1986). Los áfidos, en particular, pueden controlar la forma de utilizar su estilete para buscar el floema y también para reconocer a través de las paredes celulares el tipo de compuestos que puedan ser tóxicos para los herbívoros (Al-Mousawi et al., 1983; Auclair, 1963; Kimmins, 1986). En el caso de los membrácidos, éstos solamente rompen unas pocas células, tal es el caso de los cicadilidos y los fulguroides, los cuales tienen predilección por los líquidos intracelulares (Kiss y Chau, 1984). Las defensas de las plantas, a su vez, pueden ser igualmente muy sofisticadas. Pueden presentar mecanismos que logren disuadir a los homópteros de instalarse en ellas (Saxena, 1985; Sheppard et al., 1979). Utilizando una amplia

gama de defensas químicas (Lapointe y Tingey, 1986; McClure, 1985; Molyneux y Johnson, 1984; Niraz et al., 1985; Ratcliffe y Murray, 1983; Wink et al., 1982; Wiseman, 1985). hacen uso de filamentos o espinas que pueden ser simples ganchos o glandulares distribuidos estratégicamente y son unos componentes de las plantas muy efectivos en aumentar la resistencia de ésta (Lapointe y Tingey, 1986; Tingey y Laubengayer, 1986). Presentan algunos componentes secundarios, donde se incluyen resinas, flavotoxinas, alcaloides, ácidos, fototoxinas (Downum y Rodriguez, 1986; Larson, 1986; Towers, 1986), hormonas en plantas (Bell y Cardé, 1984) y hormonas análogas de insectos. También se ha demostrado que en la savia se encuentra una efectiva concentración de sustancias que actúan en contra de los homópteros (Dreyer y Campbell, 1984; Johnson et al., 1985; Wink et al., 1982). Inclusive, se han detectado precursores que se convierten en toxinas dentro de los homópteros (Dixon, 1985; Brower et al., 1972). Los homópteros han respondido ("arms race") desarrollando mecanismos conductuales y fisiológicos que los hacen resistentes a las defensas de muchas plantas (Bristow, 1984; Dixon, 1985). Por ejemplo, el sincronizar la eclosión de los huevos con el brote de las yemas de las plantas (Dixon 1985; Strong et al., 1984); detoxificación de enzimas (van Emden, 1972, 1978); además del desarrollo de la habilidad para utilizar las toxinas de las plantas y usarlas para su propia defensa (Dixon, 1985; van Emden, 1972, 1978). Los homópteros también poseen varias adaptaciones relacionadas con las hormigas. Algunas especies pueden ser atacadas por hormigas, además de un amplio rango de otros depredadores y sus defensas pueden ser desde la utilización de ceras, cutículas esclerotizadas, secreciones y conductas evasivas por medio de la utilización de feromonas (Nault y Rodriguez, 1986; Wood y Guttman, 1982). Las defensas utilizadas en contra de las hormigas no son, por lo general, efectivas contra otros depredadores (Huheey, 1984; Eisner et al., 1980). Con respecto a las especies de hormigas que cuidan de algunas especies de homópteros, éstas presentan, por lo general, características morfológicas y fisiológicas, como deficiencia de cera en los pelos y cutículas pesadas. Algunas poseen estructuras especializadas para retener el exudado de los homópteros y muchas también presentan cutículas modificadas. Las hormigas viven en grupos y se dispersan cuando hay alguna señal de peligro, el cual es transmitido por medio de la expulsión de

feromonas. Eventualmente las hormigas cambian de lugar a los homópteros en caso de peligro y se ha logrado observar que éstos no oponen resistencia cuando son transportados (Dixon, 1985; Hayamizu, 1984; Maschwitz y Hanel, 1985; Nault y Rodriguez, 1986; Wood y Guttman, 1982). La relación homóptero-hormiga es igualmente muy amplia, ya que las hormigas pueden atacar o cuidar a los homópteros (Skinner y Whittaker, 1981). Se han registrado comportamientos de algunos homópteros que necesitan vivir en estrecha relación con las hormigas (Beattie, 1985; Dixon, 1985; Way, 1963), pero hay otras especies de homópteros que no necesitan cuidados de ninguna hormiga y los hay que solamente se asocian con una especie en particular (Flanders, 1957; Maschwitz y Hanel, 1985; Way, 1963). Otras especies reciben beneficios diferentes del cuidado de una especie particular de hormiga y, a la vez, no ser completamente dependientes de éstos cuidados (Bristow, 1984). Los beneficios obtenidos de la presencia de las hormigas pueden ser considerables. Brindan a los homópteros protección de sus depredadores o parásitos, resultando en el incremento en el número de la población de homópteros, siendo este un fenómeno vital para la sobrevivencia de algunas colonias y, en particular, donde las hormigas se alimentan de las secreciones o exudados de los homópteros. Aquí se da un mutualismo importante, ya que estos últimos organismos se benefician, debido a que en sus nidos no se presentan hongos, ya que éstos no tendrán nada que descomponer. Tal acción se refleja en el número de individuos de la población, el cual crecerá aunque las propias hormigas mantienen un número determinado de individuos para cumplir con sus requerimientos energéticos dejando simplemente a que los maten sus depredadores naturales (Addicott, 1978; Way, 1963). Las hormigas ganan con este comportamiento dos fuentes de energía: obtención de proteína animal, al consumir a los homópteros y al alimentarse de las secreciones o exudados de los áfidos tienen aseguradas la fuente de azúcares.

Las adaptaciones por parte de las hormigas, pueden ser primariamente conductuales, aunque las fisiológicas también existen (Kleinjan y Mittler, 1975). La especialización sobre una dieta rica en azúcares basada en las secreciones de los homópteros, puede comprender adaptaciones fisiológicas como modificaciones en el aparato digestivo. Las adaptaciones de tipo conductual incluyen el

transporte de los homópteros dentro y entre las mismas plantas; el cuidado, cuando hay situaciones de peligro; la tarea de quitar a los individuos muertos; atacar y, muchas veces, matar a los depredadores y parásitos y recolectar las excretas o mielecillas (Maschwitz y Hanel, 1985).

Desde el punto de vista bioquímico, puede mencionarse que las interacciones hormiga-homóptero-planta resultan particularmente interesantes, ya que, por ejemplo, las plantas pueden producir sustancias tóxicas y repelentes para defenderse de sus atacantes, tal es el caso de *Solanum berthaultii* (Solanaceae) que se defiende de los áfidos, otros homópteros y saltamontes por medio de glándulas (Gregory et al., 1986, en Green y Hadin, 1986). Las feromonas de alarma en los homópteros pueden jugar un papel importante entre las interacciones homóptero-hormiga, provocando el agrupamiento de ellos y la conducta proteccionista por las hormigas (Bowers et al., 1972; 1977; Edwards et al., 1973; Nault y Phelan, 1984). Las hormigas también pueden ejercer influencia química sobre los homópteros, ejemplo de ello es la presencia de una glándula mandibular que secreta un compuesto que retarda el desarrollo de la forma alada en algunas especies (Tilles y Wood, 1982; Soper, 1986 en Nault y Phelan, 1984), proceso que no solamente se da en las hormigas, también puede darse el reconocimiento de estas feromonas en los parásitos y depredadores de los áfidos (Wall, 1984).

El contenido de las excretas de los homópteros está conformado por ácidos nucleicos, carbohidratos y lípidos (Maltais y Auclair, 1952; Gray, 1952; Ewart y Metcalfe, 1956; Strong, 1963, 1965); aunque los aminoácidos se encuentran también en el néctar extrafloral, siendo este un sitio de atracción para las hormigas (Stone et al., 1985; Ruffner y Clark, 1986; Beattie, 1985). Por lo tanto, es posible asegurar que las excretas pueden ser un alimento completo para las hormigas (Beattie, 1985; Kennedy y Fosbrooke, 1972). Se han hecho estudios sobre los requerimientos de aminoácidos por parte de los homópteros y se ha logrado conocer que dentro del floema de las plantas se presentan, en proporciones bajas. En la naturaleza se da una asociación entre los homópteros y myxomycetes, aunque no en una proporción significativa para aumentar la concentración de nitrógeno y, por lo tanto, este

elemento juega un papel de nutriente limitante para los homópteros. También la abundancia de estos organismos se asocia con la concentración de amino ácidos libres y nitrógeno soluble en el floema. Con respecto al nivel de variación intraespecífica en las plantas, puede ser muy sutil tal referencia, ya que es posible que hasta en una misma planta surjan diferencias tan grandes como entre una misma población (Denno y McClure, 1983; Whitham et al., 1984); inclusive en una misma rama también se puede detectar tal variación año tras año (Whitham, 1983 en Denno y McClure, 1983). La discriminación colonizadora entre ramas y hojas por parte de homópteros incrementa particularmente la capacidad significativa sobre la posición azarosa (Mitchell et al., 1983; en Denno y McClure, 1983), ya que algunas especies de áfidos presentan adaptaciones para detectar en qué parte de la planta hay más disponibilidad de los nutrientes. La susceptibilidad diferencial contra una planta, las plagas sobre una planta o, en particular, sobre sus hojas y la reducción en su número por la sobreexplotación, provoca la caída prematura de las hojas e incremento de depredación (Washburn et al., 1983; Whitham, 1983; en Denno y McClure, 1983).

Es posible encontrar especies de hormigas adaptadas a obtener todos o casi todos sus requerimientos nutricionales de los homópteros. En muchos de los casos, las hormigas pueden usar efectivamente las acciones de los homópteros para ganar acceso a los líquidos de las plantas y/o aprovechar la desintoxicación realizada en la digestión de sustancias tóxicas ingeridas por los áfidos, las cuales al ser sometidas al proceso digestivo, tales sustancias se transforman en compuestos digeribles para las hormigas. Otra conducta observada es la conducción por las hormigas de su "rebaño" a lugares donde hay una alta concentración de nitrógeno y bajo contenido tóxico. (Maschwitz y Hanel, 1985; Way, 1963).

Es importante aclarar, dentro de este marco, que las principales plagas que afectan a muchos cultivos utilizados para consumo humano, son provocados por los homópteros. Si no son los causantes directos, facilitan por medio de las lesiones causadas a sus hospederos, la invasión de organismos patógenos y, por tal motivo, es importante su estudio, para conocer su comportamiento en estado natural, para ponderar el grado de daño que causan en dichas comunidades,

además de la posibilidad de conocer los posibles vectores que los regulan (Buckley, 1987). Se han desarrollado estudios sobre las interacciones y se ha detectado que las principales familias de homópteros viven como huéspedes de las plantas, aunque no como regla general (Saxena, 1985). Consumiendo savia del floema, los homópteros tienen la ventaja de obtener comida, refugio y, en ocasiones, hasta componentes secundarios (van Emden, 1978; van Schoonhoven et al., 1986; Weber, 1986). Desde el punto de vista de la planta, se dan las siguientes desventajas: removimiento de metabolitos (Maramosch y Sherman, 1985; Ortega et al., 1980) ocasionado daños en sus tejidos y pérdida mayor de agua (Sogama, 1982; Wood, 1983); translocación disruptiva (Nault y Phelan, 1984); incremento en las infecciones por hongos (Haines y Haines, 1978) y, lo más importante, la transmisión de un amplia gama de organismos, como: bacterias, virus, micoplasmas, y Rickettsias (Buckley, 1987; Berger et al., 1983; D'Arcy y Nault, 1982; David y Alexander, 1984; Maramosch, 1980; Mukhopadyay, 1984; Plumb y Thresh, 1983; Sen-Sarma, 1984; Sulochana, 1984; Sylvester, 1984). Analizando la información anterior, es posible deducir que las pérdidas de las plantas se deben principalmente a la defoliación permanente, reflejándose en una baja en la actividad fotosintética, el incremento en las pérdidas de nutrientes por la caída de las hojas y en la producción de semilla, reflejándose en un bajo porcentaje de frutos maduros (Whittaker, 1984; Crawley, 1983).

Los depredadores y parásitos que pueden afectar a las poblaciones de homópteros son variados y se puede llegar a situaciones extremas. Por ejemplo, se han registrado casos donde dichos organismos acaban con la población de homópteros (Freytag, 1986). El tomar en cuenta a los enemigos naturales de los homópteros, es una herramienta que se utiliza en el control biológico de éstos en los cultivos comerciales. Dentro de estas interrelaciones se puede dar un amplio grado de especificidad y obligatoriedad. Por ejemplo, en algunos homópteros se dan comportamientos alternativos, dependiendo de la época, si es el verano o invierno y de las especies de plantas. Otros no presentan una especificidad para su alimento, aunque frecuentemente con diferencia en su funcionamiento, y también pueden discriminar entre especies de plantas relacionadas estrechamente y entre diferentes partes de la misma planta (Gardner y

Dixon, 1985; Raupp y Denno, 1983). Cada discriminación puede significar efectos en el crecimiento y fecundidad de los homópteros (Llewellyn y Brown, 1985).

2. OBJETIVOS

El objetivo del presente estudio fue describir y cuantificar a lo largo de tres temporadas de estudio (1990-1991, 1991-1992, 1993-1994) la relación entre una planta, *Paullina fuscecens* H. B. et K. (Sapindaceae), una hormiga, *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) y un áfido (Homoptera: Aphidae), y determinar el efecto de la asociación sobre la fecundidad de la planta (como un acercamiento a su éxito reproductivo), medido como la producción total de semillas por temporada.

Se plantearon dos objetivos secundarios. La obtención de datos climáticos (temperatura, precipitación) durante los años de estudio que permitieron establecer la presencia/ausencia de variaciones climáticas interanuales y describir algunas características de la historia natural de la asociación, ya que no se encontraron antecedentes en la literatura para la zona de estudio.

3. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

La investigación se realizó en la zona de matorral-dunas del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del Instituto de Ecología, A.C., ubicada en el municipio de Actopan, Veracruz, México (19° 31' N, 96° 23' W; la elevación es menor de 100 m.s.n.m.) La estación está localizada en la planicie costera de sotavento que se extiende al suroeste del Golfo de México, en una porción casi recta comprendida de la punta de Villa Rica al noroeste del puerto de Veracruz, hasta las estribaciones de la Sierra de San Martín Tuxtla. Casi toda la planicie costera es plana, con suave inclinación, formada por reacondo de las placas terrestres en la era Cenozóica (Novelo, 1978)(Figura 2.). El clima es del tipo Aw2, cálido subhúmedo, con lluvias en verano y un precipitación total de 55.3. La temperatura máxima extrema es de 34° C y la mínima es de 11° C, la media anual varía entre 22° C y 26° C. La precipitación total anual oscila entre 1,200 y 1,500 mm (Novelo, 1978). Los tipos de vegetación descritos para la zona de estudio, son: selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia, manglar y matorral de dunas costeras (Moreno-Casasola, et al., 1982; Novelo-Casasola, 1978; Rico-Gray y Lot, 1983). El matorral de dunas costeras se encuentra cercano a la playa (Figura 3.); la composición de especies varía dependiendo de la movilidad de la arena y de la protección al viento y aspersion marina (Moreno-casasola, et al; 1982). En la playa se encuentran como especies dominantes a *Ipomoea stolonifera* (Cyrill.) Gmel. (Convolvulaceae), *Ipomoea pes-caprae* (L.) Sweet (Convolvulaceae), *Sesuvium portulacastrum* L. (Aizoaceae), *Canavalia rosea* (Swartz) DC. (Leguminosae), *Chamaecrista chamaecristoides* (Green) I & B (Leguminosae), *Palafoxia lindenii* DC. (Compositae). En las dunas mas o menos fijas, se presentan las siguientes especies: *Caesalpinia crista* L. (Leguminosae), *Opuntia stricta* Haw. (Cactaceae), *Chamaecrista chamaecristoides*, *Hibiscus tiliaceus* L. (Malvaceae), *Paullina fuscescens* HBK (Sapindaceae), *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae), *Diphysa robinoides* Benth. (Leguminosae), *Acacia* spp. (Leguminosidae) y *Randia laetevirens* Standl. (Rubiaceae).

4. MATERIALES Y METODO

4.1. DESCRIPCIÓN DE LA PLANTA: *PAULLINA FUSCECENS* H. B. ET K.

Paullina fuscecens H. B. et K. (Sapindaceae) (Nov. Gen. & Sp. 5:93. 1821) es un bejuco leñoso generalmente con zarcillos; hojas estipuladas, el pecíolo frecuentemente alado, compuesto, 1-3 ternado o pinado o descompuesto, las hojas principalmente dentadas o lobuladas; flores irregulares, polígamo dioico, pequeñas, blancas o blancuzcas, en racimos axilares, de estos frecuentemente nacen dos zarcillas; cinco sépalos, imbricados, dos conados; cuatro pétalos, sin escamas; disco anular producido en cuatro glándulas; ocho estambres excéntricos, los filamentos están libres o conados en la base; ovario excéntrico, estipitado o sésil, tres células, óvulo generalmente solitario sin arreglo a la mitad del eje; cápsula periforme, dividida en tres partes, presenta consistencia coriácea, una a tres células, una a tres semillas septadas con tres valvas; semillas cortas-arilladas, con testa incrustada y el embrión generalmente curvado (Standley y Steyermark, 1949). Se han reportado para el género *Paullina* cerca de 150 especies, todas se distribuyen en el Continente Americano y solamente una se encuentra en Africa. Las especies de este género habitan en ambientes secos y húmedos, desde el nivel del mar hasta los 1,400 m.s.n.m., en Guatemala, México, Honduras, Salvador, Panamá, Cuba y noreste de América del Sur. La principal especie representativa es *Paullinia cubana* Kunth, cuyas semillas presentan un compuesto con propiedades farmacopeas, denominado "guarana". Este compuesto contiene cerca de un 5% del alcaloide guaranina, el cual tiene propiedades muy parecidas a la cafeína, y es posible usarla de la misma manera. Otros usos de esta planta son para calmar las diarreas crónicas; en Brasil, es utilizada en las artes de pesca; para Guatemala, se menciona que esta especie es usada como un veneno para capturar peces. El arilo carnoso es digerible, pero las semillas están reportadas como venenosas (Standley y Steyermark, 1949). En Honduras se conoce con el nombre de pate o campalca; en el Salvador como nistamal, nistamalillo, bejuco cuadrado o barbasco. Se conoce a *Paullinia fuscecens* en la lengua Maya de Yucatán con el nombre de K'ex ak', Wayum ak' o Bix chemak (Sosa et al., 1985; Standley y Steyermark, 1949).

Figura 2. Ubicación del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (tomada en Novelo, 1978).

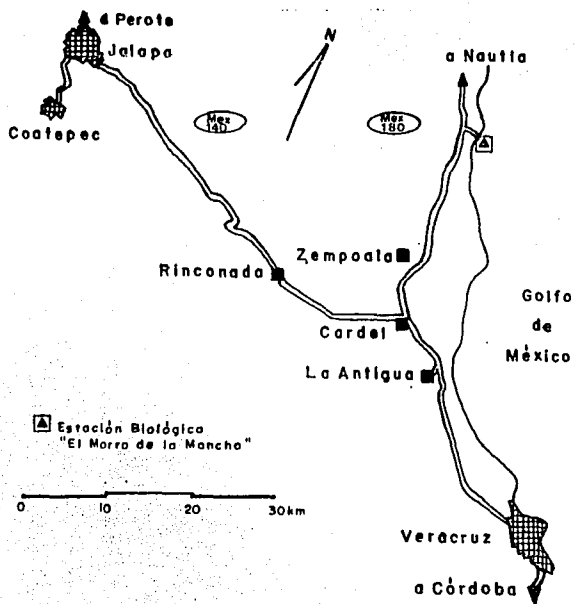
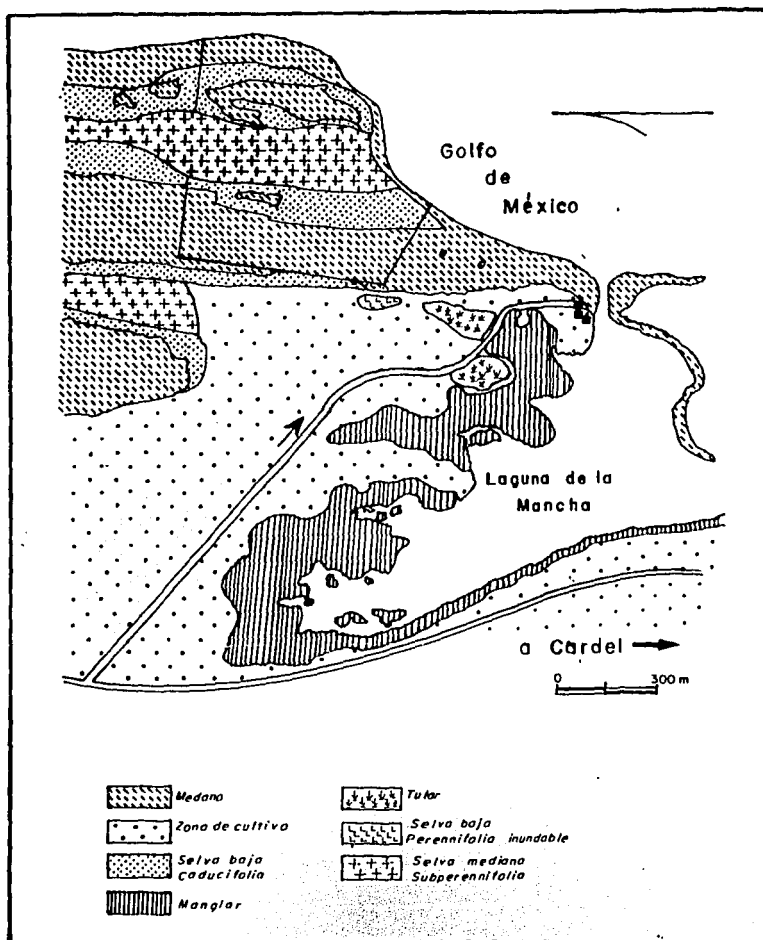


Figura 3. Distribución de las diferentes asociaciones vegetales en los terrenos del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (tomada en Novelo, 1978).



4.2. DESCRIPCIÓN DE LA HORMIGA: *CAMPONOTUS PLANATUS* ROGER (FORMICIDAE)

GENERALIDADES DEL GÉNERO *CAMPONOTUS*. El género *Camponotus* (Figura 4) se describe taxonómicamente de la siguiente manera. Las antenas están formadas por 12 segmentos, el ojo medio se considera de talla pequeña, ya que éste no ocupa más de la mitad del tamaño de la cabeza. Las patas posteriores son por lo general largas, y sus femorales no presentan hinchazones anormales. Con respecto a sus mandíbulas, éstas presentan más o menos forma triangular y se pueden contabilizar de 5 a 12 dientes. El segundo segmento de la cintura o abdomen (petiole), y el primer segmento (propodium) se fusionan con el tórax y parece una escama, algunas veces más o menos redondeada. Presentan seis palpos maxilares segmentados, no más largos que la cabeza y tendiendo a ser cortos, están conformados por tres o cuatro segmentos, no se registra la presencia de psamóforo. El contorno del elitronco (mesosoma de los grandes himenópteros, incluyendo al tórax verdadero) es continuo y, en ocasiones, adquiere una forma convexa con el propodeum o epinotum. Parte del promesonotum es amplia en su nivel bajo y en la región metanotal está bien delimitada. La región del elitronco, en su parte dorsal, tiene forma amplia y, en su parte posterior, es delgada. Con respecto a las hormigas obreras, es común que sean polimórficas y/o dimórficas, en la región metamotal se presenta, por lo general, un cruzamiento dorsal del elitronco. La larina mesepisternal es raramente elevada y se refleja cerca de la base del coxa de la pata delantera. La cabeza es más grande, en el caso que presente truncamiento en la cabeza, esta es agudamente marginal (Hölldobler y Wilson, 1990).

Figura 4. Ilustración de una hormiga obrera del género *Camponotus* (=Myrmobrachya) (Tomada de Hölldobler y Wilson, 1990)



Camponotus

4.3. GENERALIDADES DE LOS AFIDOS (HOMOPTERA: APHIDAE)

Los Aphidae son conocidos comunmente como pulgones, áfidos o mielecillas. Estos organismos se reconocen por presentar su aparato bucal de tipo picador-succionador, provisto de cuatro estiletos, sin palpos, colocados en posición opistognata. La cabeza y el tórax son cortos, las antenas largas y delgadas, el abdomen turgente, ovalado o semiesférico, con dos cornículos sobre la parte superior de los segmentos sexto y séptimo. La mayoría presentan ojos compuestos y ocelos. Las patas son muy delgadas, de tipo caminador y sus tarsos constan de dos artejos. Ofrecen una coloración verde, amarilla, parda, negra, grisácea, rosada o azulada. La talla promedio es de 2 mm en el estado adulto. En general, sólo los machos poseen cuatro alas, las hembras siempre son ápteras, a excepción de las formas migradoras. Las alas son de textura membranosa, en ocasiones el par anterior está un poco endurecido, como tegmina; el par posterior es un poco más corto que el anterior y un poco más ancho; durante el reposo permanecen en posición laterodorsal inclinada. Existen especies cuyos machos presentan sólo un par de alas y sus hembras son ápteras. Las patas son de tipo caminador o saltador y, en algunas familias, pueden faltar en el estado adulto. Pueden tener hábitos gregarios o solitarios (Borror et al., 1991; Morón y Terrón, 1988).

Su reproducción combina las formas partenogénicas y sexual. El ciclo vital comienza con un huevo de invierno que da origen a una hembra, la cual, por partenogénesis ovovivípara, produce un número variable de ninfas femeninas por día (pudiendo llegar hasta 100 durante su corta de vida); éstas a su vez repiten la partenogénesis y transcurren sucesivamente las generaciones femeninas, hasta que en el otoño, las hembras dan nacimiento a ninfas que madurarán sexualmente y se diferenciarán en machos y hembras, que se aparearán y se producirá nuevamente el huevo, llamado de invierno, para repetir el ciclo (Borror et al., 1991; Morón y Terrón, 1988). Es posible que se lleven a efecto de siete a veinte generaciones partenogénicas en un año. Cuando la densidad poblacional sobre los hospederos es muy alta, aparecen en estas condiciones hembras partenogénicas aladas que son arrastradas por el viento hacia otras plantas, en donde fundan una nueva colonia (Morón y Terrón, 1988).

4.4. MÉTODO

Se seleccionaron dos áreas en el matorral de dunas de la Estación CICOLMA, para desarrollar el muestreo y se mantuvieron marcadas de manera permanente durante las tres temporadas de trabajo de campo en que se desarrolló la investigación: septiembre de 1990 a enero de 1991, septiembre de 1991 a enero de 1992 y septiembre de 1993 a enero de 1994. Estas áreas tenían la misma orientación, exposición a los rayos solares y tamaño (5m x 5m); en ambas, los bejucos de *P. fuscecens* se encontraban sobre individuos de *Randia laetevirens* Standl. (Rubiaceae) solo se utilizaron dos áreas de muestreo por la dificultad de encontrar plantas bajo las mismas condiciones ambientales (i.e.; orientación, pendientes, distancia al manto freático, exposición al mar) y que, además, tuviesen hormigas y áfidos. El utilizar individuos de *P. fuscecens* bajo diferentes condiciones hubiese incrementado el número de factores que habría que controlar. No se identificaron individuos de *Paullinia*, ya que lo hace muy difícil la maraña de tallos presentes dentro de las área de muestreo, aunado a la dificultad que representa desplazarse entre las ramas espinosas de los arbustos de *Randia* que le sirven de soporte. Solo se marcaron y levantaron tallos en las áreas de estudio y se cortaron y marcaron las inflorescencias presentes.

En septiembre de 1990, al inicio de la floración de *Paullinia fuscecens*, se seleccionaron dos áreas para realizar las manipulaciones de campo y el muestreo. El número de inflorescencias marcadas por año se presenta en la tabla 3. Una de las áreas se utilizó como lote experimental, esto es, las plantas de *P. fuscecens* se dejaron como se encontraron, aunque se marcaron las inflorescencias con cinta plástica de color. La segunda área se utilizó como lote control, donde los bejucos fueron levantados sobre horquetas, más o menos a 40 cm del suelo, con el fin de aislarlas del suelo y de otras plantas e impedir así el acceso a las hormigas (*Camponotus planatus* Roger). La base de las horquetas y una parte del tallo de la planta (la que conectaba a la parte elevada de la planta con el resto de ella) fueron rodeados con Tanglefoot (The Tanglefoot Co.), una resina que impide el acceso a las hormigas. Durante la fase de floración de *P. fuscecens*, se tuvo el cuidado de mantener a las hormigas alejadas de las plantas del lote

experimental, realizando visitas periódicas a la zona de estudio (cada 15 días) y revisando cuidadosamente que no hubiesen sido pobladas por dichos organismos; además, se limpiaban y quitaban las ramas o plantas que hubiesen crecido cerca o encima del área experimental, ya que en algún momento bien pudieran haber servido como puente para las hormigas. Al finalizar la época reproductiva de *P. fuscecens*, con el desarrollo y maduración de los frutos (enero de 1991), se contabilizó el número de semillas producidas en cada una de las dos áreas del estudio. Los tratamientos se repitieron en las mismas áreas de muestreo en septiembre de 1991 y de 1993 y se contaron las semillas en enero de 1992 y de enero 1994, respectivamente. Además de lo anterior, se recopiló la información sobre precipitación mensual y temperaturas media, máxima y mínima mensual, obtenidas de la estación meteorológica situada en el CICOLMA.

5. RESULTADOS

Los resultados comprenden tres aspectos. Una breve descripción sobre observaciones de la Historia Natural de la asociación, la presentación y el análisis de los datos climáticos obtenidos durante el estudio y los datos de la manipulación de las plantas de *Paullinia fuscecens*.

5.1. DESCRIPCIÓN DE LA HISTORIA NATURAL DE LA ASOCIACIÓN. La asociación, entre *Paullinia fuscecens*, *Camponotus planatus* y un áfido, solo se manifiesta durante la época de reproducción de la planta, en particular, cuando ésta presenta botones florales y flores. La planta es un bejuco perenne, aunque durante la época de sequía (enero-mayo) no presenta hojas, renovando su follaje a partir de junio, con las lluvias. Crece muchas veces postrado (crecimiento escandente) o sobre el matorral bajo (50 - 60 cm. De altura), ya que hay pocos arboles donde trepar. La época de floración empieza en el mes de septiembre y termina a fines de octubre o principios de noviembre, aunque es posible encontrar algunas flores en febrero-marzo. La fructificación empieza en octubre y continúa con la maduración y dispersión de las semillas, hasta enero-febrero. En el primer año del estudio se revisaron 4,312 inflorescencias, las que, en promedio, produjeron 134.6 flores

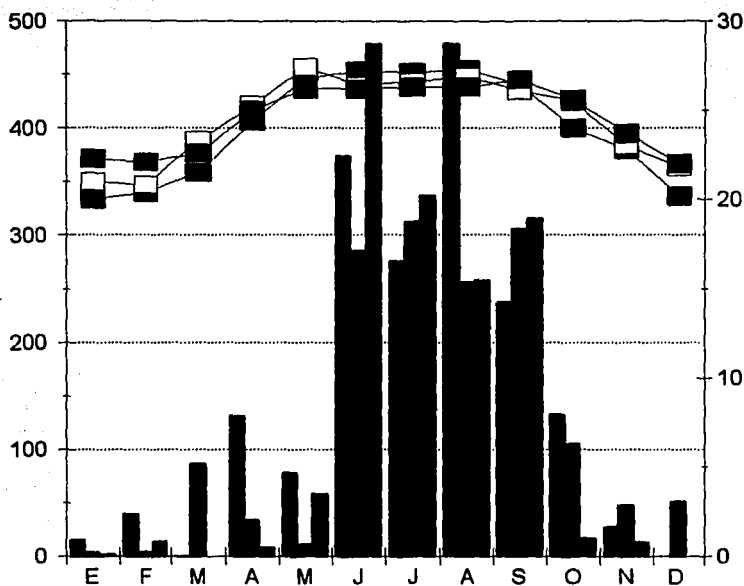
(máximo 344 - mínimo 88) y de 0 a 42 frutos. Cuando se forman las inflorescencias (septiembre) y se desarrollan los botones florales (octubre), es cuando aparecen los áfidos, los cuales no se ven superficialmente, teniendo el observador que mover botones y flores, ya que realizan sus actividades de alimentación por debajo de estas estructuras. Los áfidos presentan gran capacidad visual, táctil y química para instalarse en lugares de la planta donde obtendrán los requerimientos nutritivo-energéticos necesarios. En las estructuras reproductivas de la planta, tienen acceso a una parte del sistema vascular de la planta muy rico en nutrientes. En este ejemplo, los áfidos se alimentan de sustancias ricas en nutrientes antes de la temporada más difícil del año, por la sequía y la presencia de temperaturas relativamente bajas, pudiéndose preparar así para generar los "huevos de invierno" que darán origen a una hembra y desarrollar su complejo ciclo reproductivo. Las hormigas (*C. planatus*) se encuentran presentes todo el año en la zona de estudio y utilizan una amplia gama de fuentes de alimento (Rico-Gray, 1993). En los lotes de estudio, las hormigas forrajean el néctar floral y el de los nectarios extraflorales de individuos vecinos y muchas veces entrelazados del bejuco *Passiflora* sp. (Passifloraceae), y pasan a forrajear los exudados de los áfidos en las plantas vecinas de *P. fuscescens*. *Passiflora* sp. deja de producir flores hacia el final de las lluvias (septiembre-octubre) y los nectarios extraflorales también dejan de estar activos hacia las mismas fechas (las hojas empiezan a secarse) y, es entonces, cuando las hormigas presentes en *Passiflora* pasan a forrajear, entre otras cosas, los exudados de los áfidos. La interacción *Paullinia-Camponotus-áfido* está limitada en el tiempo y el espacio, ya que sólo involucra alrededor del 45% de las inflorescencias de *P. fuscescens* durante 2 a 3 meses .

DATOS CLIMÁTICOS. Con base en la información climática obtenida durante el estudio (Figura 5, Tabla 2), la precipitación total anual fue significativamente mayor durante 1990, que durante los otros dos años en que se desarrolló el estudio ($\chi^2 = 34.91$, $gl=2$, $P < 0.001$) (Zar, 1984). No hay diferencia significativa entre la precipitación total anual de 1991 con la de 1993 ($\chi^2 = 0.000962$, $gl= 1$, $P > 0.05$). Por otra parte, la distribución de la precipitación a lo largo del año es significativamente diferente entre 1990 y 1991 (Spearman $r_s = 0.637$, $n= 12$, $P < 0.001$), y entre 1990 y 1993 (Spearman $r_s = 0.900$, $n= 12$, $P < 0.001$), sin embargo, no se encontró diferencia significativa en la distribución de la precipitación a lo largo del año entre 1991 y 1993 (Spearman $r_s = 0.456$, $n= 12$, $P > 0.001$) (Zar, 1984).

Tabla 2. Información climatológica obtenida de la estación ubicada en CICOLMA durante los años en que se desarrolló el estudio. P= precipitación en mm. T= temperatura promedio mensual en °C. (max-min)= temperaturas máxima y mínima mensual en °C.

Mes	1990		1991		1993	
	P	T(max-min)	P	T(max-min)	P	T(max-min)
E	15.5	20.0	4.0	21.0	2.0	22.3
F	39.3	20.4	4.0	20.8	14.0	22.1
M	0.5	21.5	86.6	23.3	0.0	22.6
A	131.6	24.4	34.0	25.3	8.0	25.0
M	77.7	26.8	11.0	27.4	58.0	26.2
J	374.2	27.2	285.4	26.4	479.0	26.2
J	276.0	27.1	312.5	26.6	337.0	26.3
A	478.9	27.3	256.0	26.9	258.0	26.3
S	237.5	26.4(33-22)	305.5	26.1(33-19)	315.5	26.7(32-21)
O	133.0	24.0(32-18)	105.2	25.5(31-18)	16.5	25.6(33-14)
N	27.5	22.8(31-14)	48.0	23.0(30-13)	13.5	23.7(31-13)
D	0.0	20.2(30-11)	51.0	21.8(30-14)	0.0	22.0(30-13)
Total	1791.7		1503.2		1501.5	

Climograma de la Mancha período de 1990 a 1993.



PRECIPITACION TOTAL
 1990: 1791.7
 1991: 1503.2
 1993: 1501.5

PP 1990
 TEMP 1990
 PP 1991
 TEMP 1991
 PP 1993
 TEMP 1993

5.3 PRODUCCIÓN DE SEMILLAS POR INFLORESCENCIA. En la Tabla 3, 4 y 5, se presentan los resultados obtenidos sobre la producción de semillas por inflorescencia y por tratamiento, durante los tres años en que se desarrolló este estudio, así como el número de inflorescencias utilizado por tratamiento por año de estudio (N) y los resultados de los análisis estadísticos efectuados (prueba y probabilidad de error).

Tabla 3. Resultados obtenidos durante las tres temporadas en que se desarrolló el estudio en cuanto al número de semillas producidas por lote. CTL= lote control. EXP= lote experimental. N= número de inflorescencias utilizadas. XSe/Inflo= promedio de semillas producidas por inflorescencia ($X \pm ds$).

	1990		1991		1993	
	CTL	EXP	CTL	EXP	CTL	EXP
N	344	344	496	496	344	344
X Se/Inflo	12.0+9.6	4.8+6.3	3.2+5.0	3.0+3.9	5.5+5.7	3.0+3.3
Prueba de t / g.l.	t= 11.518 gl= 343		t= 0.214 gl= 495		t= 7.198 gl= 343	
Probabilidad	P < 0.001		P > 0.1		P < 0.001	

En 1990 se obtuvieron significativamente menos semillas por inflorescencia (4.8 ± 6.3) en las plantas con la presencia de la asociación hormiga-áfido (Lote experimental), que en plantas donde se excluyó (Lote control) esta asociación (12.0 ± 9.6) (Tabla 3). En 1991 se obtuvo un resultado diferente al del año anterior: no se encontró diferencia significativa en el número de semillas producido por inflorescencia entre las plantas del lote experimental (3.0 ± 3.9) y las plantas del lote control (3.2 ± 5.0) (Tabla 3). Además, ambas cantidades son inferiores a las obtenidas en 1990, para ambos lotes. Por otra parte, para 1993 se obtuvo un resultado similar al obtenido en 1990: menor número de semillas producido por inflorescencia por las plantas del lote experimental (3.0 ± 3.3), que en las plantas del lote control (5.5 ± 5.7) (Tabla 3). Sin embargo, el número de semillas por inflorescencia obtenido en el lote experimental es similar a lo producido en ambos lotes en 1991 y el del lote control es similar al lote experimental de 1990

Ahora bien, si en lugar de utilizar el número de inflorescencias utilizamos en cambio solo la proporción, o sea el porcentaje de inflorescencias que produjeron al menos una semilla, este no es tan dispar entre años, salvo el lote control de 1990 (Tabla 4). Mas aún, no se encontró diferencia significativa entre tratamientos en el porcentaje de inflorescencias que produjeron al menos una semilla (Tabla 4). Por lo que, independientemente del número de semillas producidas por tratamiento, por año, hay una proporción similar en cuanto a las inflorescencias que produjeron al menos una semilla.

TABLA 4. Porcentaje de inflorescencias que produjeron al menos una semilla (%Inflo c/Se) durante las tres temporadas en que se desarrolló el estudio .

	1990		1991		1993	
	CTL	EXP	CTL	EXP	CTL	EXP
N	344	344	496	496	344	344
%Inflo c/Se	93.1 %	69.8%	60.5%	58.9%	78.2%	71.2%
$\chi^2 / g.l. = 1$	$\chi^2 = 3.33$		$\chi^2 = 0.02$		$\chi^2 = 0.33$	
Probabilidad	P < 0.05		P > 0.05		P < 0.05	

Además de la variación anual en la producción de semillas entre lotes, es notoria también la variación en el número de inflorescencias que no produjeron semillas (Tabla 5). En 1990, las plantas del lote Experimental resultaron con un relativamente alto número de inflorescencias que no desarrollaron frutos (30.2%), en contraste con el Lote Control (6.1%). En 1991, no se obtuvieron diferencias significativas en el número de inflorescencias que no produjeron semillas en ambos lotes (41.1% y 39.5%, respectivamente), aunque el número de éstas fue muy superior al observado en 1990. Finalmente, en 1993, tampoco se obtuvieron diferencias significativas entre lotes, aunque el número de inflorescencias que no produjeron semillas bajó y fue más parecido al lote experimental de 1990 (28.8% y 21.8%, respectivamente).

Tabla 5. Número de inflorescencias que no produjeron semillas y porcentaje del total, para las tres temporadas en que se desarrollo el estudio.

	1990		1991		1993	
	CTL	EXP	CTL	EXP	CTL	EXP
N	344	344	496	496	344	344
No Inflo s/Se/%	21/6.1	104/30.2	196/39.5	204/41.1	75/21.8	99/28.8
$\chi^2 / g.l. = 1$	$\chi^2 = 55.11$		$\chi^2 = 0.16$		$\chi^2 = 3.31$	
Probabilidad	P < 0.001		P > 0.05		P > 0.05	

No se encontró asociación significativa (Spearman $P > 0.05$) entre el número de semillas producido por tratamiento o el número de inflorescencias sin semillas por tratamiento y la precipitación o temperatura; aunque sí es posible detectar ciertas tendencias (tabla 6)

Tabla 6. Coeficiente de correlación de Spearman (R_s) ($P > 0.05$) para las asociaciones entre la precipitación total anual (Prec) y la temperatura mínima mensual (Temp) y el número de semillas producido por tratamiento (Sectl, Seexp) y el número de inflorescencias sin semillas (InfsSectl, InfsSeexp).

	InfsSectl	InfsSeexp	Temp	Prec	Sectl	Seexp
InfsSectl	1.000	-----	-----	-----	-----	-----
InfsSeexp	0.500	1.000	-----	-----	-----	-----
Temp	-0.500	0.500	1.000	-----	-----	-----
Prec	-0.500	0.500	1.000	1.000	-----	-----
Sectl	-0.866	-0.000	0.866	0.866	1.000	-----
Seexp	-1.000	-0.500	0.500	0.500	0.500	1.000

Cuando relacionamos la precipitación con el número de inflorescencias que no produjeron semillas o el número de semillas por inflorescencias vemos que, para ambos tratamientos, al aumentar la precipitación disminuye el número de inflorescencias sin semillas y aumenta el número de semillas por inflorescencias. Cuando relacionamos la temperatura mínima mensual con el número de inflorescencias que no produjeron semillas o el número de semillas por inflorescencia, vemos que, para ambos tratamientos, al aumentar la temperatura mínima mensual aumenta el número de semillas por inflorescencia y disminuye el número de inflorescencias sin semilla.

La variación interanual en los factores climáticos se registra por igual para los lotes control y experimental (ver arriba) y las diferencias por año entre lotes son el resultado del efecto de la asociación (Tablas 3,4 y 5)

6. DISCUSION Y CONCLUSIONES

Resulta difícil o incongruente discutir los resultados obtenidos en este estudio con los revisados en la literatura. La dificultad radica en que generalmente los estudios hormiga-planta y/o hormiga-planta-homóptero se realizan durante un año (o durante una temporada reproductiva de la planta), por lo tanto, si comparamos los resultados obtenidos en un año tendremos un tipo de discusión, y si, por el contrario, tomamos para discutir los resultados de otro año, la discusión tomará otro rumbo. Por otra parte, muy pocos estudios han podido demostrar beneficio total para plantas que tengan presentes a hormigas que atienden homópteros (Zachariades, 1994). Es por esta razón que la discusión girará en torno a las causas que propician la variación inter e intra anual en los resultados. De manera general y claramente, con base en los resultados obtenidos se puede concluir, como lo han hecho otros autores (v.gr., Thompson, 1982,1994), que las interacciones no son estables y que éstas cambian de un año a otro, dependiendo de un sinnúmero de factores (McKey y Davidson, 1993; Washburn,1983; Whitham,1983). En el caso estudiado, los resultados sugieren que las variaciones interanuales en los factores climáticos considerados,

influyen directamente la fecundidad de *Paullinia fuscecens*, medida esta como producción de semillas por inflorescencia. En años de mayor precipitación o con temperaturas mínimas relativamente altas, la producción de semillas es mayor y el número de inflorescencias que no produjeron semillas disminuye. Sin embargo, las diferencias anuales registradas entre tratamientos (i.e., control, experimental) en el número de semillas producidos por inflorescencia o el número de inflorescencias que no produjeron semillas, puede atribuirse a variaciones en la asociación hormiga-homóptero. Por ejemplo, en un año con baja precipitación, los miembros de la asociación hormiga-homóptero pueden sobreexplotar a su hospedero y causar daños severos a las inflorescencias, disminuyendo así el número de semillas. Al contrario, en años de mayor precipitación, los miembros de la asociación diversifican sus actividades de forrajeo y no afectan desmedidamente a su hospedero. En general, las hormigas diversifican la selección de alimentos durante las lluvias y, por el contrario, durante la época de sequía concentran sus actividades de forrajeo en un número relativamente bajo de alternativas (Rico-Gray, 1993). La presencia de cambios en el tipo o resultado de las interacciones entre años, o entre localidades que difieren en sus características, es algo que puede esperarse para muchas interacciones, ya que las condiciones climáticas, o de otro tipo (e.g., influencia de otras especies, sucesión ecológica) cambia continuamente influenciando a las interacciones (McKey, y Davidson, 1993; Thompson, 1982). Por otra parte, también puede variar de un año a otro la capacidad de una planta para combatir a un determinado enemigo (Washburn, 1983; Whitham, 1983). En el caso del área de estudio, podemos discutir los resultados a la luz de los cambios anuales en los factores climáticos (precipitación y temperatura) y, la presencia de interacciones de baja especificidad y corta vida, con base en los cambios en la estructura de la vegetación producto del proceso sucesional continuo que se presenta en la zona.

Para el primer y tercer año del estudio, podemos asumir la existencia de una interacción mutualista hormiga-áfido (sensu Cushman y Beattie, 1991). Los individuos de estas especies se benefician significativamente, las hormigas por el alimento obtenido de los áfidos y, éstos, por la protección y/o defensa recibida de las

hormigas (descontando la posibilidad de beneficios asimétricos, Zachariades, 1994). Asimismo, puede reconocerse la existencia de una interacción antagónica entre la asociación hormiga-áfido y la planta, donde ésta produce significativamente más semillas en ausencia de hormigas y áfidos. Para el segundo año (1991), no se encontró diferencia significativa entre lotes en la producción de semillas y, mas aún, ésta es inferior en ambos lotes a lo producido el primer año, o para el lote control del tercer año, por lo que nuevamente la interacción resultó antagónica desde el punto de vista de la planta. Ya que no se controló experimentalmente a las poblaciones de hormigas y de áfidos, se asume nuevamente que al obtener alimento y/o protección resultaron beneficiados por la interacción. Por otra parte, también varió entre años el número de inflorescencias que no produjeron semillas; aunque solo para el primer año del estudio se encontró diferencia significativa entre tratamientos, donde el lote control tuvo menos inflorescencias con cero semillas. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas dentro de cada año en la proporción de inflorescencias que al menos produjeron una semilla, por lo que la actividad de la planta en este punto es relativamente estable.

En la interacción estudiada, los áfidos funcionan como lo que son: herbívoros. Sin embargo, no parece que produzcan daños extraordinarios a las plantas, situación que ya se ha registrado para condiciones naturales, donde los homópteros no alcanzan las altas densidades encontradas en los sistemas de baja diversidad o monocultivos manejados por el hombre (Beattie, 1985; Eastop, 1974; Holtum, 1954a, 1954b; Way, 1968). Si este es el caso, algunos de los costos de la defensa de plantas con base en la asociación homóptero-hormiga pueden ser muy bajos (Beattie, 1985). Densidades bajas a moderadas de homópteros remueven consecuentemente cantidades modestas de biomasa vegetal, mientras que las plantas parece que pueden soportar algunas pérdidas de follaje o metabolitos antes que se detecten reducciones en su adecuación (Harris, 1973; Mattson y Addy, 1975). En el sistema estudiado, la cantidad de semillas producidas por inflorescencia es muy parecida en los años en que se registró igual precipitación, aunque ligeramente mayor cuando no hay áfidos y hormigas. Por el contrario, en el año que se registró un aumento en la precipitación total, (particularmente en el mes anterior a la aparición de

los botones florales), se asume que hubo mayores recursos disponibles para las plantas. Esto es notorio en las inflorescencias que no tuvieron la asociación hormiga-áfido, ya que produjeron un gran número de semillas. Sin embargo, al igual que para los otros años, no hay diferencia significativa en el número de inflorescencias que produjeron al menos un fruto, lo que refleja cierta estabilidad mínima entre años en el comportamiento de la planta. En el mismo año de alta precipitación, a pesar de que un número significativamente alto de inflorescencias no produjeron semillas, el alto número de semillas producido por el resto de las inflorescencias compensó las pérdidas. A pesar de que no hay duda de que la presencia de homópteros tiene un impacto negativo en la planta, la presencia de hormigas puede traer dos enormes beneficios para la planta: pueden regular hasta cierto punto las actividades y densidad de los homópteros y remover a otros enemigos de la planta que no secreten mielecillas (Beattie, 1985). Esto es, mientras que la colonia de homópteros no crezca desmesuradamente, la actividad de las hormigas para proveer de servicios a los homópteros (v. gr. protección, higiene, transporte) puede reducir otras formas de herbivoría y así beneficiar a la planta. Finalmente, hay que recordar que muy pocos estudios han podido demostrar beneficio total para plantas con la presencia de la asociación hormiga-homóptero (Zachariades, 1994).

La vegetación en la zona de estudio está en constante cambio producto de un proceso sucesional que va de las dunas móviles con gran movimiento de arena, a las dunas semifijas y fijas, donde la vegetación ha estabilizado el movimiento de arena (García-Aguirre, 1982; Moreno-Casasola et al., 1982; Salinas-Pulido, 1992). La conducta de atender áfidos está ampliamente distribuida entre las hormigas, particularmente aquellas en las subfamilias *Dolichoderinae* y *Formicidae* (Sudd, 1987). Sin embargo, las hormigas adecuadas pueden llegar a ser un recurso limitado para los áfidos, ya que por ejemplo, dependiendo del proceso de sucesión, pueden o no estar presentes ciertas especies de hormiga, o bien no estar presentes en las densidades adecuadas (Bristow, 1991). El hábitat, o la predictibilidad del hospedero, también puede influenciar la formación de asociaciones hormiga-áfido (Bristow, 1991), probablemente de la misma manera que la arquitectura de la planta y la estructura del hábitat han sido

instrumentales en dar forma a las interacciones planta-herbívoro (Coley et al., 1985; Feeny, 1976; Rhodes y Cates, 1976). Ciertas asociaciones áfido-hormiga son más comunes en plantas leñosas perennes (árboles y arbustos) que sobre hospederos herbáceos (perennes y anuales); sin embargo, no se conocen los mecanismos involucrados (Bristow, 1991), o simplemente los estados sucesionales tardíos pueden soportar faunas más ricas de ambos participantes (Lawton, 1986; Southwood, 1977). Alternativamente, las plantas herbáceas pueden poseer pelos u otras características que las hacen menos accesibles a las hormigas (Harley, 1991; Southwood, 1986), o solo pueden ser adecuadas por un corto periodo de tiempo o en un espacio reducido, disminuyendo así la probabilidad de que una colonia de áfidos sea descubierta por las hormigas durante sus primeros días, los más vulnerables. De manera similar, el recurso áfido puede ser efímero en el tiempo, seleccionando en sus asociaciones a hormigas altamente oportunistas, como *Camponotus planatus*, mismas que cambian de dieta dependiendo de la disponibilidad de recursos (Bristow, 1991; Fisher et al., 1990; Rico-Gray, 1989, 1993; Rico-Gray y Sternberg, 1991). Las hormigas son más fieles a recursos (mielecillas) que se presentan en árboles o en los bosques y esto hace que puedan existir relaciones a largo plazo. Asimismo, las hormigas de los bosques incluyen a especies más grandes y agresivas que pueden incrementar el beneficio por protección derivado por los áfidos (Addicott, 1979; Bristow, 1984). El proceso natural continuo de sucesión en el que se encuentra la comunidad en estudio y, por ende, las especies mismas, probablemente hace que estén en algún punto intermedio (plantas leñosas pero con estructuras de corta vida), de tal manera que, a la luz de lo expresado líneas arriba, resultaría difícil calificar si el proceso es negativo o positivo para alguna(s) de las especies involucradas, al menos a largo plazo o generalizar. Finalmente, para que se dé una asociación a largo plazo y con cierto grado de fidelidad, debe existir predictibilidad de la asociación en el tiempo y el espacio, predictibilidad del hábitat y el tipo adecuado de forma de vida de la planta hospedera.

Los mutualismos son abundantes en la naturaleza, la mayor parte de las especies están involucradas en al menos uno y la organización de la comunidad es, en parte, producto de su número y diversidad

(Boucher, 1985; Beattie, 1985, 1991). Sin embargo, existe la dificultad de identificar los beneficios para los participantes y, cuando esto se logra, no se entiende cómo traducirlo a una medida de ventaja selectiva, como sería la sobrevivencia o la tasa reproductiva (Cushman y Beattie, 1991; Beattie, 1991). Se ha demostrado de diferente manera los beneficios para las plantas involucradas con hormigas (e.g., Janzen, 1966; Koptur, 1984; Rico-Gray y Thien, 1989a; Rico-Gray et al., 1989), pero prácticamente se carece de beneficios demostrables para las hormigas; tenemos fuertes razones para creer que estamos describiendo mutualismos, pero los datos para las hormigas no existen (los recursos proporcionados por las plantas, incluyendo alimento, podrían tener poco impacto cuantitativo sobre la demografía de las hormigas) (Cushman y Beattie, 1991; Beattie, 1991). Esta preocupación se agrava por el creciente número de estudios demostrando para las plantas el participante mejor conocido, variación extrema en el resultado de las interacciones con hormigas (Horvitz y Schemske, 1986; Koptur y Lawton, 1988) y las demostraciones de que mutualismos aparentes, como los sistemas de defensa por hormigas, no necesariamente benefician a las plantas (e.g., Mackay y Whalen, 1991; O'Dowd y Catchpole, 1983; Rashbrook et al., 1991; Rico-Gray, 1989b; Tempel, 1983).

Resumiendo, los estudios en general muestran:

- i) Que la simple proximidad de especies potencialmente mutualísticas no es generalmente suficiente para que ocurra un mutualismo.
- ii) La importancia de la naturaleza condicional de las interacciones (Cushman y Whitham, 1989; Cushman y Addicott, 1991).
- iii) Que la fragmentación o distribución de diferentes parches en el hábitat es vital para el resultado de la interacción (Thompson, 1988).
- iv) Que el resultado de una interacción particular dependerá de dónde se encuentre en el espacio (May, 1976; Schaffer y Kot, 1985). Es necesario tomar en cuenta el tipo de distribución y tamaño de los

parches elegidos para el estudio, ya que esto es importante para definir bien la estructura de la comunidad de insectos, su densidad de población y el tipo de crecimiento, conjuntamente con la diversidad del ecosistema (Strong et al., 1984).

v) Que hay que demostrar incrementos en la adecuación de las colonias de hormigas, particularmente, como la tasa neta de formación reproductiva (Beattie, 1991).

vi) Ha resultado claro en años recientes lo inadecuado de clasificar arbitrariamente a las interacciones entre especies, como antagónicas, neutrales o mutualistas. Las interacciones directas e indirectas entre especies pueden variar entre mutualismo y antagonismo dependiendo de los contextos intrínseco y extrínseco de la interacción (Zachariades, 1994).

8. LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W. G. 1989. Plant-animal interactions: an overview. In: W. G. Abrahamson (Ed.). 1989. Plant-Animal Interactions. McGraw-Hill Book Co., New York. Pp. 1-22.
- Addicott, J. F. 1978. Competition for mutualists: aphids and ants. *Can. J. Zool.* 56:2093-2096.
- Addicott, J. F. 1979. A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Can. J. Zool.* 57:558-569.
- Al-Mousawi, A. H., P. E. Richards y R. L. Burton. 1983. Ultrastructural studies of greenbug (Homoptera: Aphididae) feeding damage to susceptible and resistant wheat cultivars. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76:964-971.
- Auclair, J. L. 1963. Aphid feeding and nutrition. *Annu. Rev. Entomol.* 8:439-490.
- Baker, H. G. y P. D. Hurd. 1968. Intrafloral ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 13:385-414.
- Beattie, A. J. 1985. *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beattie, A. J. 1989. Myrmecotrophy: plants fed by ants. *TREE* 4:172-176.
- Beattie, A. J. 1991. Problems outstanding in ant-plant interaction research. In: C. R. Huxley y D. F. Cutler (Eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 559-576.
- Beattie A. J. y D. C. Culver. 1983. The nest chemistry of two seed dispersing ant species. *Oecologia* 56:99-103.
- Beattie A. J., C. Turnbull, F. B. Knox y E. G. Williams. 1984. Ant inhibition is rare. *Am. J. Bot.* 71:421-426.
- Beattie, A. J., C. Turnbull, T. Hough, S. Jobson y R. B. Konx. 1985. The vulnerability of pollen and fungal spores to ant secretions: evidence and some evolutionary implications. *Am. J. Bot.* 72:606-614.
- Becerra, J. X. y D. L. Venable. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos* 55:276-280.
- Becerra, J. X. y D. L. Venable. 1991. The role of ant-Homoptera mutualisms in the evolution of extrafloral nectaries. *Oikos* 60:105-106.
- Bell, W. J. y R. T. Cardé (Eds.). 1984. *Chemical Ecology of Insects*. Chapman and Hall, London.
- Bengtsson, J., T. Fagerström y H. Rydin. 1994. Competition and coexistence in plant communities. *TREE* 9:246-250.
- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8:407-427.
- Berger, B. L., R. W. Toler y K. F. Harris. 1983. Maize dwarf virus transmission by greenbug, *Schizaphis graminum*, biotypes. *Plant Dis.* 67:496-497.
- Borror, D. J., D. M. De Long y C. A. Triplehorn. 1991. *An Introduction to the Study of Insects*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Boucher, D. H., S. James, y K. H. Keeler. 1982. The ecology of mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and *Myrmecochorous proteaceae*. *Ecology* 65: 1031 - 1037
- Boucher, D. H. (Ed.). 1985. *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*. Croom Helm, Beckenham.
- Bowers, W. S., L. R. Nault, R. E. Webb y S. R. Dutky. 1972. Aphid alarm pheromone: Isolation, identification, synthesis. *Science* 177:1121-1122.

- Bowers, W. S., C. Nishino, M. E. Montgomery, L. R. Nault y M. W. Nilsen. 1977. Sesquiterpene progenitor, germacrene A: an alarm pheromone in aphids. *Science* 196:680-681.
- Bristow, C. M. 1984. Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York iron weed. *J. An. Ecol.* 53:715-726.
- Bristow, C. M. 1991. Why are so few aphids ant-tended? In: C. R. Huxley y D. F. Cutler (Eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 104-119.
- Buckley, R. C. (Ed.). 1982. *Ant-Plant Interactions in Australia*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Buckley, R. C. 1983. Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* 58:132-36.
- Buckley, R. C. 1987. Interactions involving plants, homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:111-135.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Mon.* 53:209- 233.
- Coley, P. D., J. P. Bryant y F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Costa, F. M. C. B., A. T. Oliveira-Filho y P. S. Oliveira. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecol. Entomol.* 17:363-365.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory*. Blackwell Scientific Publications, 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.
- Cushman, J. H. y A. J. Beattie. 1991. Mutualisms: assesing the benefits to hosts and visitors. *TREE* 6:193-195.
- Cushman, J. H. y J. F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. In: C. R. Huxley y D. F. Cutler (Eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 92-103.
- D'Arcy, C. J. y L. R. Nault. 1982. Insect transmission of plant viruses, mycoplasma-like and rickettsia-like organisms. *Plant Dis.* 66:90-104.
- David, H. y K. C. Alexander. 1984. Insect vectors of virus disease of sugar. *Proc. Ind. Acad. Sci. (Animal. Sci.)* 93:339- 348.
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of neotropical ant-gardens. *Ecology* 69:1138-1152.
- Davidson, D. W. y W. W. Epstein. 1989. Epiphytic associations with ants. In: U. Luttge (Ed.), *Vascular Plants as Epiphytes*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 200-233.
- Davidson, D. W. y D. McKey. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Res.* 2:13-83.
- Davidson, D. W., R. R. Snelling y J. L. Longino. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21:64-73.
- Davidson, D. W., R. B. Foster, R. R. Snelling y P. W. Lozada. 1991. Variable composition of some tropical ant-plant symbioses. In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (Eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley and Sons, New York. Pp. 145-162.
- Denno, R. F. y M. S. McClure (Eds.). 1983. *Variable plants and herbivores in natural and managed system*. Academic Pres, New York. 685 pp.

- Devall, M. S. 1987. Ecology of *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae) at Grand Isle, Louisiana. Proc. La. Acad. Sci. 50:7-12.
- Dixon, A. F. G. 1985. Aphid Ecology. Blackie, London. 176 pp.
- Dominguez, C. A., R. Dirzo y S. H. Bullock. 1989. On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). Oikos 56:109-114.
- Downum, K. R. y E. Rodríguez. 1986. Toxicological action and ecological importance of plants photosensitizers. J. Chem. Ecol. 12:823-835.
- Dreyer, D. L. y B. C. Campbell. 1984. Association of the degree of methylation of intercellular pectin whit plant resistance to aphids and whit induction of aphid biotypes. Experientia 40:224-226.
- Eastop, V. F. 1973. Deductions from the present day host plants of aphids and related insects. In: H. F. van Emden (Ed.), Insect-Plant Relationships. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 158-178.
- Edwards, L. J., J. B. Siddall, L. L. Dunham, P. Uden y C. Kislow. 1973. Trans-###-famesene, alarm pheromone of the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer). Nature 241:126-127.
- Eisner, T., S. Nowicki, M. Goetz y J. Meinwald. 1980. Red cochineal dye (carminic acid): its role in nature. Science 208:1039-1042.
- Elias, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and functions. In: B. Bentley y T. Elias (Eds.), The Biology of Nectaries. Columbia University Press, New York. Pp. 174-203.
- Eversun, E. H. y R. L. Gallum. 1980. In: F. G. Maxwell y P. R. Jennings (Eds.), Breeding Plants Resistance to Insects. John Wiley and Sons, New York. Pp.513-533.
- Ewart, W. H. y R. L. Metcalfe. 1956. Preliminary studies of sugars and amino acids in the honeydews of five species of coccids feeding on citrus in California. Ann. Entomol. Soc. Am. 49:441-447.
- Faegri, K. y L. van der Pijl. 1979. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Oxford.
- Feeny, P. P. 1976. Plant apparency and chemical defenses. In: J. Wallace y R. L. Mansell (Eds.), Biochemical Interactions between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry, Volume 10:1-40. Plenum Press, New York.
- Feinsinger, P. y 1983. Coevolucion and pollination. in: D.J. Futuyama and M. Slatkin (eds) coevolution. Sinauer Associates, INC.
- Fiala, B. 1990. Extrafloral nectaries vs ant-Homoptera mutualisms: a comment on Becerra and Venable. Oikos 59:281-282.
- Fisher, B. L., L. da S. L. Sternberg y D. Price. 1990. Variation in the use of orchid extrafloral nectar by ants. Oecologia 83:263-266.
- Flanders, S. E. 1957. The complete interdependence of an ant and a coccid. Ecology 38:535-36.
- Fleming, T.H. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (Eds.), Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. John Wiley and Sons, New York. Pp. 119-144.
- Freytag, P. H. 1986. In: L. R. Nault y J. G. Rodríguez (Eds.), The Leafhoppers and Futuyama, D. J. y M. Slatkin. 1983. Introduction. In: D. J. Futuyama y M. Slatkin (Eds.), Coevolution. Sinauer Press Inc. Pp. 1-13.

- García-Aguirre, M. C. 1982. Estructura y composición de la vegetación de dunas estabilizadas en el Morro de la Mancha, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México, D.F.
- Gardner, S. M. y A. F. G. Dixon. 1985. Plant structure and the foraging success of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera:Aphidiidae). Ecol. Entomol. 10:171-179.
- Gay, H. y R. Hensen. 1992. Ant specificity and behaviour in mutualisms with epiphytes: the case of *Lecanopterus* (Polyodiaceae). Biol. J. Linnean Soc. 47:261-284.
- Gómez, J.M. and R. Zamora 1992. Pollination by ants: Consequences of the qualitative effects on a mutualistic system. Oecologia 91: 410 - 418
- Gottlieb, L. D. 1984. Genetics and morphological evolution in plants. Am. Nat. Gray, R. A. 1952. Composition of honeydew excreted by pineapple mealybugs. Science 115:129-133.
- Green, M. B. y P. A. Hadin (Eds.). 1986. Natural Resistance of Plants to Pests: Roles of Allelochemicals. ACS Symp. Ser. 296. Am. Chem. Soc., Washington.
- Guerrant, Jr., E. O. y P. L. Fiedler. 1981. Flower defenses against nectar-pilferage by ants. Biotropica 13(suppl.):25-33.
- Haines, I. H. y J. B. Haines. 1978. Pest status of the crazy ant *Anoplolepis longipes* (Hymenoptera: Formicidae) in the Seychelles. Bull. Entomol. Res. 68:627-638.
- Harley, R. 1991. The greasy pole syndrome. In: C. R. Huxley y D. F. Cutler (Eds.), Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, Oxford. Pp. 430-433.
- Hartnett, D. C. y F. A. Bazzaz. 1986. Leaf demography and plant-insect interactions: a further comment. Am. Nat. 127:561-564.
- Hayamizu, E. 1984. Comparative studies on aggregations among aphids in relation to population dynamics. II. Effects of aggregation on the growth and fecundity of *Brevicoryne brassicae* L. and *Hyzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). Appl. Ent. Zool. 19:468-475.
- Herrera, C. M., J. Herrera y X. Espadaler. 1984. Nectar thievery by ants from southern Spanish insect-pollinated flowers. Insectes Soc. 31:142-154.
- Hickman, J. C. 1974. Pollination by ants: a low energy system. Science 184:1290-1292.
- Hocking, B. 1980. Ant-plant mutualisms: evolution and energy. In: L. E. Gilbert y P. H. Raven (Eds.), Coevolution of Animal and Plants. University of Texas Press, Austin. pp. 78-90.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. Ecology 65:1369-13-78.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: variation in removal rates and dispersal distance. Biotropica 18:319-323.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Annu. Rev. Ecol. Syst. 13:201-228.
- Howe, H. F. y L. C. Westley. 1988. Ecological Relationships of Plants and Animals. Oxford University Press, Oxford.
- Huheey, J. E. 1984. Warning colorations and mimicry. In: W.J. Ball y R.T. Crade (Eds.), Chemical Ecology of Insects. Chapman and Hall, London. Pp. 1:257-309.
- Hutson, V., R. Law y D. Lewis. 1985. Dynamics of ecologically obligate mutualism-effects of spatial diffusion on resilience of the interacting species. Am. Nat. 126:445- 446.

- Huxley, C. R. 1978. The ant-plants myrmecodia and *Hydnophytum* (Rubiaceae), and the relationships between their morphology and ant occupants, physiology and ecology. *New Phytol.* 80: 231 - 268.
- Huxley, C. R. 1980. Symbiosis between ants and epiphytes. *Biol. Rev.* 55:321-340.
- Huxley, C. R. 1991. Ants and plants: a diversity of interactions. In: C. R. Huxley and D. F. Cutler (Eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 1-11.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-275.
- Janzen, D. H. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera*) with an inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern México. *the University of Kansas Science Bulletin* 67:315-558
- Janzen, D. H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6:237-259.
- Janzen, D. H. 1977. Why don't ants visit flowers? *Biotropica* 9:252.
- Janzen, D. H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34:611-612.
- Johnson, A. E., R. J. Molyneux and G. B. Merrill. 1985. Chemistry of toxic range plants. Variation in pyrrolizidine alkaloid content of *Senecio*, *Amsinckia*, and *Crotalaria* species. *J. Agric. Food. Chem.* 33:50-55.
- Keeler, K. H. 1989. Ant-plant interactions. In: W.G. Abrahamson (Ed.), *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill Book Company, New York. pp. 207-242.
- Kennedy, J. S. and I. H. M. Fosbrooke. 1972. The plant in the life of an aphid. In: H. F. van Emden (Ed.), *Insect-Plant Relationships*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 1:129-140.
- Kiestler, A. R., F. Lande and D. W. Schemske. 1984. Models of coevolution and speciation in plants and their pollinators. *Am. Nat.* 124:220-243.
- Kimmins, F. M. 1986. Ultrastructure of the stylet pathway of *Brevicoryne brassicae* in host plant tissue, *Brassica oleracea*. *Entomol. Exp. Appl.* 41:283-290.
- Kiss, A. and R. Chau. 1984. The probing behaviour of nymphs of *Vanduzeeae arquata* and *Enchenopa binotata* (Homoptera, Membracidae) on host and non host plants. *Ecol. Entomol.* 4:429-435.
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59:449-456.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* saplings (Mimosoideae) by ants. *Ecology* 65:1787-1793.
- Koptur, S. and J. H. Lawton. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology* 69:278-283.
- Lanza, J. 1988. Ant preferences for *Passiflora* nectar mimics that contain amino acids. *Biotropica* 20:341-344.
- Lapointe, S. L. and W. M. Tingey. 1986. Glandular trichomes of *Solanum neocardenasii* confer resistance to green peach aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 79:1264-1268.
- Larson, R. A. 1986. Insect defenses against phytotoxic plant chemicals. *J. Chem. Ecol.* 12:859-871.
- Lawton, J. H. 1986. Surface availability and insect community structure: the effects of architecture and fractal dimension of plants. In: B. E. Juniper and T. R. E. Southwood (Eds.), *Insects and the Plant Surface*. Edward Arnold, London. Pp. 317-331.

- Lawton, J. H. 1987. Are there assembly rules for successional communities? En A.J. Gray et al (Eds). Colonization, succession and stability; Blackwell Scientific Publications pp.225-224.
- Lewinsohn, T. M., G. W. Fernandes, W. W. Benson y P. W. Price. 1991. Introduction: historical roots and current issues in tropical evolutionary ecology. In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (Eds.), Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. John Wiley and Sons, New York. Pp. 1-21.
- Llewellyn, M. y V. K. Brown. 1985. The Effect of host-plant species on adult weight and the reproductive potential of aphids. *J. An. Ecol.* 54:639-650.
- Mackay, D. A. y M. A. Whalen. 1991. Some associations between ants and euporbs in tropical Australia. In: C. R. Huxley y D. F. Cutler (Eds.), Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, Oxford. Pp. 238-249.
- Maltais, J. B. y J. L. Auclair. 1952. Occurrence of amino acids in the honeydew of the crescent-marked lily aphid *Myzus circumflexus* (Buck.). *Can. J. Zool.* 30:191-193.
- Maramorosch, K. 1980. In: F. G. Maxwell y P. R. Jennings (Eds.), Breeding Plants Resistance to Insects. John Wiley and Sons, New York. Pp. 138-158.
- Maramorosch, K. y K. E. Sherman (Eds.). 1985. Viral Insecticides for Biological Control. Academic Press, New York.
- Maschwitz, U. y H. Hanel. 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabulus) cuspidatus*: An ant with a novel mode of life. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17:171-184.
- Mattson, W. J., Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:119-161.
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261:459-467.
- McClure, M. S. 1985. Patterns of abundance, survivorship, and fecundity of *Nuculaspis tsugae* (Homoptera: Diaspididae) on *Tsuga* species in Japan in relation to elevation. *Environ. Entomol.* 14: 413-415.
- McClure, M. S. 1986. Role of predators in regulation of endemic population of *Matsucoccus matsumurae* (Homoptera: Diaspididae) in Japan. *Environ. Entomol.* 15:976-983.
- McDade, L. A. y S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34:944-958.
- McKey, D. 1988. Promising new directions in the study of ant-plant mutualisms. In: W. Greuter y B. Zimmer (Eds.), International Botanical Congress, Berlin 1987-Proceedings. Koeltz Scientific Books, Königstein. Pp. 335-355.
- McKey, D. y D. W. Davidson. 1993. Ant-plant symbioses in Africa and the neotropics: history, biogeography and diversity. In: P. Goldblatt (Ed.), Biological Relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven. Pp. 568-606.
- Meeuse, B. 1978. Myrmecochory, on the dispersal of seeds by ants. *Washington State Entomol. Soc.* 40:541- 548
- Molyneux, R. J. y A. E. Johnson. 1984. Extraordinary levels of production of pyrrolizidine alkaloids in *Senecio reddellii*. *J. Nat. Prod.* 47:1030-1032.
- Moreno-Casasola, P., E. van der Maarel, S. Castillo, M. G. Huesca e I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras; estructuras y composición en en Morro de la Mancha, Ver. *Biotica* 7:491-526.
- Morón, M. A. y R. A. Terrón. 1988. *Entomología Práctica*. Instituto de Ecología, A. C., México.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Mukhopadhyay, S. 1984. Interactions of insect vectors with plants in relation to transmission of plant viruses. *Proc. Indian Acad.Sci. (An. Sci.)* 93:349-358.
- Nault, L. R. y P. L. Phelan. 1984. Alarm pheromones and sociability in pre-social insects. In: W. J. Bell y R. T. Cardé (Eds.), *Chemical Ecology of Insects*. Chapman and Hall, London. 1:237-256.
- Nault, L. R. y L. V. Madden. 1985. Ecological strategies of *Dalbulus* leafhoppers. *Ecol. Entomol.* 10:57-63.
- Nault, L. R. y J. G. Rodríguez. 1986. *The Leafhoppers and Planthoppers*. John Wiley and Sons, New York.
- Niraz, S., B. Leszczynski, A. Ciepiela, A. Urbanska y J. Warchol. 1985. Biochemical aspects of winter wheat resistance to aphids. *Insect. Sci. Applic.* 6:253-259.
- Norment, C. J. 1988. The effect of nectar-thieving ants on the reproductive success of *Frasera speciosa* (Gentianaceae). *Am. Midl. Nat.* 120:331-336.
- Novelo, R. A. 1978. La vegetación de la Estación El Morro de la Mancha. *Biotica* 3:9-21.
- O'Dowd, D. J. y E. A. Catchpole. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp.-ant interactions. *Oecologia* 59:191-200.
- Ortega, A., S. K. Vasal, S. K. Mihm y C. Hershey. 1980. In: F. G. Maxwell y P. R. Jennings (Eds.), *Breeding Plant Resistance to Insects*. John Wiley and Sons, New York. Pp. 370-419.
- Peakall, R. 1989. The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae): pollination by pseudocopulating male ants (*Myrmecia urens*, Formicidae). *Pl. Syst. Evol.* 167:137-148.
- Peakall, R. y A. J. Beattie. 1989. Pollination of the orchid *Microtis parviflora* R. Br. by flightless worker ants. *Fun. Ecol.* 3:515-522.
- Plumb, R. T. y J. M. Thresh (Eds.). 1983. *Plant Virus Epidemiology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Price, P. W. 1991. Patterns in communities along latitudinal gradients. In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W. W. Benson (Eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley and Sons, New York. Pp. 51-69.
- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson y A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:41-65.
- Proctor, M. y P. Yeo. 1972. *The Pollination of Flowers*. Taplinger Publishing Co., New York.
- Rashbrooke, V. K., S. G. Compton y J. H. Lawton. 1991. Bracken and ants: why is there no mutualism? In: C. R. Huxley y D. F. Cutler (Eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford. Pp. 231-237.
- Ratcliffe, R. H. y J. J. Murray. 1983. Selection for greenbug (Homoptera: Aphididae) resistance in Kentucky bluegrass cultivars. *J. Econ. Entomol.* 76:1221-1224.
- Raupp, M. J. y R. F. Denno. 1983. In: R. F. Denno y M. S. McClure (Eds.), *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York. Pp. 91-124.
- Rhodes, D. F. y R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: J. Wallace y R. L. Mansell (Eds.), *Biochemical Interactions Between Plants and Insects*. *Rec. Adv. Phytochem.* 10:168-213. Plenum Press, New York. Pp. 168-213.

- Ricklefs, R. E. 1979. *Ecology*. Chiron Press.
- Rico-Arce, M. L. 1994. Nueva especie mirmecófila de *Acacia* (Leguminosae) de la península de Yucatán, México. *Acta Bot. Mex.* 26:7-10.
- Rico-Gray, V. 1980. Ants and tropical flowers. *Biotropica* 12:223-224.
- Rico-Gray, V. 1987. *Schomburgkia tibicinis* Batem (Orchideaceae), effect of myrmecophily on reproductive fitness. Ph. D. Dissertation, Tulane University. New Orleans, U.S.A.
- Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biol. J. Linnean Soc.* 38:173-181.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowland of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25:301-315.
- Rico-Gray, V. y A. Lot. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de la Mancha, Veracruz, México. *Biotica* 8:295-301.
- Rico-Gray, V. y L. da S. L. Stenberg. 1991. Carbon isotopic evidence for seasonal change in feeding habits of *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 23:93-95.
- Rico-Gray, V. y L. B. Thien. 1989a. Effect of different ant species on the reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* 81:487-489.
- Rico-Gray, V. y L. B. Thien. 1989b. Ant-mealybug interaction decreases reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 5:109-112.
- Rico-Gray, V., J. T. Barber, L. B. Thien, E. G. Elgaard y J. J. Toney. 1989. An unusual animal-plant interaction: feeding of *Schomburgkia tibicinis* by ants. *Am. J. Bot.* 76:603-608.
- Ruffner, G. A. y W. D. Clark. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): Composition and its importance to ants. *Am. J. Bot.* 73:185-189.
- Salinas-Pulido, M. G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México, D.F.
- Saxena, K. N. 1985. Behavioural basis of plant resistance or susceptibility to insects. *Insect Sci. Appl.* 6:303-315.
- Schaffer, W. M. y M. Kot. 1985. Do strange attractors govern ecological systems? *Bioscience* 35:342-350.
- Schemske, D. W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. In: M. H. Nitecki (Ed.), *Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 67-109.
- Sen-Sarma, P. K. 1984. Mycoplasma and allied diseases of forest trees in India and vector-host-pathogen interaction. *Proc. Indian Acad. Sci. (An.Sci.)* 93:323-334.
- Sheppard, C., P. B. Martin y F. W. Mead. 1979. A planthopper (Homoptera: Cixiidae) associated with red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) mounds. *J. Ga. Entomol. Soc.* 14:140-144.
- Singh, B. B., H. H. Hadley y R. C. Bemar. 1971. Morphology of pubescence in soybean and its relationship to plant vigor. *Crop Sci.* 11:13-16.
- Skinner, G. J. y J. B. Whittaker. 1981. An experimental investigation of interrelationships between the wood ant *Formica rufa* and some tree-canopy herbivores. *J. An. Ecol.* 50:313-326.
- Smith, L. L., J. Lanza y G. C. Smith. 1990. Amino acid concentrations in extrafloral nectar of *Impatiens sultani* increase after simulated herbivory. *Ecology* 71:107-115.

- Sogama, K. 1982. The rice brown plant-hopper: feeding physiology and host-plant interaction. *Annu. Rev. Entomol.* 27:49-73.
- Sosa, V., J. S. Flores, V. Rico-Gray, R. Lira y J. J. Ortiz. 1985. Lista florística y sinonimia maya: In: *Etnoflora Yucatanense*. INIREB, Xalapa, Veracruz. Pp. 1:1-225.
- Southwood, T. R. E. 1972. The insect-plant relationship: an evolutionary perspective. In: H. F. van Emden (Ed.), *Insect-Plant relationships*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 3-30.
- Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. *J. An. Ecol.* 46:337-365.
- Southwood, T. R. E. 1986. Plant surface and insects-an overview. In: B. E. Juniper y T. R. E. Southwood (Eds.), *Insects and the Plant Surface*. Edward Arnold, London. Pp. 1-22.
- Standley, P. C. y J. A. Steyermark. 1949. Sapindaceae. In: *Flora of Guatemala*. Field Museum of Natural History, Chicago. Vol. 24:6.
- Stone, T. B., A. C. Thompson y H. N. Pitre. 1985. Analysis of lipids in cotton extrafloral nectar. *J. Entomol. Sci.* 20:422-428.
- Strong, D. R., J. H. Lawton y T. R. E. Southwood. 1984. *Insects on Plants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Strong, F. E. 1963. Studies on lipids in some homopterous insects. *Hilgardia* 34:42-61.
- Strong, F. E. 1965. Detection of lipids in the honeydew of an aphid. *Nature* 205:1242.
- Sudd, J. H. 1987. Ant-aphid mutualism. In: A. K. Minks y P. Harewijn (Eds.), *Aphids: Their Biology, Natural Enemies, and Control*. Vol. A. Elsevier, Amsterdam.
- Sulochana, C. B. 1984. Leafhopper and planthopper transmitted viruses of cereal crops. *Proc. Indian Acad. Sci. (An. Sci.)* 93:335-338.
- Sylvester, E. S. 1984. Insects as disseminators of other organism, especially as vectors. *Ecol. Entomol.* 1:633-658.
- Tempel, A. S. 1983. Bracken fern (*Pteridium aquilinum*) and nectar-feeding ants: a non-mutualistic interaction. *Ecology* 64:1411-1422.
- Thompson, J. N. 1981. Reversed animal-plant interactions: the evolution of insectivorous and ant-fed plants. *Biol. J. Linnean Soc.* 16:147-155.
- Thompson, J. N. 1982. *Interaction and Coevolution*. John Wiley and Sons, New York.
- Thompson, J. N. 1988. Variation in interspecific interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19:65-87.
- Thompson, J. N. 1989. Concepts of coevolution. *TREE* 4:179-183.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process* University of Chicago Press.
- Thien, L. B. 1980. Patterns in pollination in primitive angiosperms. *Biotropica* 12:1-13.
- Tingey, W. M. y J. E. Laubengayer. 1986. Glandular trichomes of a resistant hybrid potato alter feeding behaviour of the potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae). *J. Econ. Entomol.* 79:1230-1234.
- Towers, G. H. N. 1986. Significance of phototoxic phytochemicals in insect herbivory. *J. Chem. Ecol.* 12:813-823.
- Van der Pijl, L. 1955. some remarks on myrmecophytes. *Phytomorphol.* 5:190-200.
- Van der Pijl, L. 1969. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag, Berlin. 154p.
- van Emden, H. F. 1972. Aphids as phytochemists. In: J. B. Harbone (Ed.), *Phytochemical Ecology*. Academic Press, London. Pp. 1:25-43.
- van Emden, H. F. 1978. Insects and secondary plant substances-an alternative viewpoint with special reference to aphids. In: J. B. Harbone (Ed.), *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*. Academic Press, New York. Pp. 1:309-323.

- van Schoonhoven, A., G., J. Hallman y S. R. Temple. 1986. In: L. R. Nault y J. G. Rodríguez (Eds.), *The Leafhoppers and Planthoppers*. John Wiley and Sons, New York. Pp. 405-422.
- Vasconcelos, H. L. 1993. Ant colonization of *Maieta guianensis* seedlings, an Amazon ant-plant. *Oecologia* 95:439-443.
- Vinson, S. B. 1986. The role of behavioural chemicals for biological controls. *Forschr. Zool.* 32:75-88.
- Wall, C. 1984. The exploitation of insect communication by man-fact or fantasy? In: T. Lewis (Ed.), *Insect Communication*. Academic Press, London. Pp. 1:379-400.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 8:307-344.
- Way, M. J. 1968. Intra-specific mechanisms with special reference to aphid populations. In: T. R. E. Southwood (Ed.), *Insect Abundance*. Symposium of the Royal Entomological Society of London. 4:18-36.
- Weber, G. 1986. Ecological genetics of host plant exploitation in the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 40:161-168.
- Whitham, T. G., A. G. Williams y A. M. Robinson. 1984. The variation principle: individual plants as temporal and spatial mosaics of resistance to rapidly evolving pests. In: P. W. Price, C. N. Slobodchikoff y W. S. Gaud (Eds.), *A New Ecology, Novel Approaches to Interactive Systems*. John Wiley and Sons, New York. Pp. 1:15-51.
- Whittaker, J. B. 1984. Responses of sycamore *Acer pseudoplatanus* leaves to damage by a typhlocybine leaf hopper, *Ossiannilssonola callosa*. *J. Ecol.* 72:455-462.
- Wilson, J.B. Y S.A. Roxburgh. 1994 A demonstration of guild-based assemblyrules for plant community and determination of intrinsic guilds: OIKOS 89, 267-276.
- Wink, M., T. Harmann, L. Witte y J. Rheinheimer. 1982. Interrelationships between quinolizidini alkaloid producing legumes and infesting insects: Exploitation of the alkaloid containing phloema sap of *Cytisus scoparius* by the broom aphid *Aphis cytisorum*. *Z. Naturforsch.* 370:1091-1096.
- Wiseman, B. R. 1985. Types and mechanisms of host plant resistance to insect attack. *Insect Sci. Appl.* 6:239-242.
- Wood, T. K. 1983. Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). *Sociobiol.* 8:299-343.
- Wood, T. K. y S. T. Guttman. 1982. Ecological and behavioural basis for reproductive isolation in the sympatric *Enchenopa binotata* complex (Homoptera: Membracidae). *Evolution* 36:233-242.
- Wyatt, F. y A. Stoneburner. 1981. Patterns of ant-mediated pollen dispersal in *Diamorpha smallii* (Crassulaceae). *Syst. Bot.* 6:1-7.
- Wyatt, F. 1981. Ant-pollination of the granite outcrop endemic *Diamorpha smallii* (Crassulaceae). *Am. J. Bot.* 68:1212-1217.
- Zachariades, C. 1994. Complex interactions involving the Cape fig, *Ficus sur* Forsskål, and its associated insects. Ph.D. Thesis, Rhodes University, South Africa.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., New Jersey.