

Contraste en la eficiencia defensiva de dos especies de hormigas del género *Pseudomyrmex* sobre plantas de *Acacia cornigera* (Parte III)

I.R. Sánchez-Galván¹, J.C. López-Acosta² & V. Rico-Gray³

¹ CIBIO, UNIVERSIDAD DE ALICANTE, SAN VICENTE DE RASPEIG, ESPAÑA

² CITRO, UNIVERSIDAD VERACRUZANA, XALAPA, VERACRUZ 91019, MÉXICO

³ INSTITUTO DE NEUROETOLOGÍA, UNIVERSIDAD VERACRUZANA, XALAPA, VERACRUZ 91190, MÉXICO

ABSTRACT

One of the most emblematic mutualistic interactions in the Neotropics is that between *Acacia* plants and *Pseudomyrmex* ants. In his first studies, D. H. JANZEN (1969) related the functional defensive system by the ants to allelopathic chemical agents, thus this system can be associated to induced defensive systems. Our study system, the interaction between *Acacia cornigera* and two *Pseudomyrmex* species (*P. gracilis* and *P. ferrugineus*), includes ant colonization patterns and plant behavior after colonization. Previous research on ant defensive roles had mentioned that *P. ferrugineus* was a good defensive system for *Acacia* plants, and that *P. gracilis* was a

so-called parasite of the system. Here we suggest that the subsistence mechanism between the two ant species is based on chemical products, clear post-damage signals which, are intrinsic to the plant and promote recruitment and defense by the two species of *Pseudomyrmex*.

KEY WORDS

Acacia cornigera, *P. ferrugineus*, *P. gracilis*, defensive occurrence, coexistence mechanisms, chemical stimuli.

INTRODUCCIÓN

La conservación de las relaciones interespecíficas entre plantas y animales, como son las interacciones que se establecen entre plantas *acacias* y hormigas, subyace en la valoración de mecanismos dinámicos que obedecen a procesos químicos que modulan las fuerzas evolutivas a las que se ven sujetas todas las especies (DICKE & TAKKEN, 2006). Las interacciones mirmecófilas entre plantas del género *Acacia* con hormigas del género *Pseudomyrmex* poseen peculiaridades, como la de la asociación de diferentes especies de hormigas asociadas con una sola especie de *acacia*. Estas relaciones tienen el potencial de generar diferencias en el mantenimiento y resultados de la interacción y por ende de modificar las trayectorias evolutivas de estas relaciones (Figura 1). En una selva baja caducifolia del centro de Veracruz (México), se estudió la relación defensiva entre dos especies de hormigas: *Pseudomyrmex gracilis* (Fabricius, 1804) y *Pseudomyrmex ferrugineus* (Smith F., 1877) sobre su planta *Acacia cornigera* (L.) (Willd., 1806) para ello comparamos los patrones de daño, además de la respuesta de las hormigas a un estímulo asociado con la herbivoría (presencia de un herbívoro). En la fuerza del Neotrópico (Parte II) detallamos como los censos puntuales de herbivoría indicaban que plantas colonizadas por *P. ferrugineus* presentaban menor daño foliar y en pruebas con herbívoros artificiales, *P. ferrugineus* mostró menor tiempo de arribo a la presa y mayor número de hormigas patrullando (resultados similares presentan LARS *et al.* 2008). Sin embargo ¿cuáles son los mecanismos que promueven la prevalencia de la interacción *Acacia cornigera* -*Pseudomyrmex gracilis*? De acuerdo con ANURAG AGRAWAL (1998) la diferencia en el reclutamiento defensivo podría ser explicada por estímulos químicos post-daño de las plantas. En este estudio nosotros demostramos que los extractos foliares de *Acacia cornigera* colonizadas por ambas hormigas, mostraron mayor actividad defensiva por parte de *P. ferrugineus* y *P. gracilis*, al incrementarse en cantidad de patrullaje en el área estimulada. En los fascículos precedentes (SÁNCHEZ-GALVÁN Y RICO-GRAY 2011a, 2011b) se demostraron claras diferencias en la defensa de estas dos hormigas, que señalaban en inicio que hormigas *P. ferrugineus* como

la especie más eficiente en términos defensivos (estímulos físicos), mientras que las hormigas *P. gracilis* se mantenían en bajas proporciones dentro de la población jugando un papel despreciable para la interacción. En esta última parte, se demuestra que el mantenimiento de la interacción mirmecófila *Acacia-Pseudomyrmex gracilis* está mediado por estímulos químicos, los que responden ambas especies de *Pseudomyrmex*, es decir señales químicas que pueden ser interpretadas por las hormigas como señales fidedignas de daño que disparan un mecanismo más eficiente en la defensa que la simple presencia de un herbívoro, permitiendo así la coexistencia de ambas especies en interacción con las *acacias*.



Fig. 1.- Ejemplos de la interacción *Acacia-Pseudomyrmex* (fotos de ALEX WILD, 2007).

INTERACCIONES HORMIGA-PLANTA

En los 60's los estudios de PAUL R. EHRlich y PETER H. RAVEN (1964) formaron uno de los planteamientos más influyentes en ecología evolutiva,

“son las interacciones biológicas y sobre todo las interacciones inter-específicas entre plantas y animales el motor generador de biodiversidad más fuerte de la naturaleza”. La diversidad que comúnmente la idealizamos como un gran número de especies, abarca la multiplicidad que aglutina la gran variedad de formas de vida y rutas en las cuales las especies se relacionan entre sí. Cada una de estas asociaciones presenta atributos emergentes que las hacen distinguibles bajo la óptica del estudio en ecología evolutiva. La mayoría de la evidencia empírica plantea a la herbivoría como una interacción negativa (MATTSO & ADDY, 1997; sin embargo ver BELSKY, 1986), que actúa como una presión de selección sobre las plantas y conduce a respuestas adaptativas por parte de ellas. Es decir, las plantas a la vez que lidian con los herbívoros, tienen que mantener su adecuación. Por otro lado, los herbívoros tienen que adaptarse a las nuevas condiciones impuestas por las plantas, esto es conocido como la “carrera armamentista” (BERENBAUM & ZANGERL 1998, FUTUYMA 1983; RAUSHER 1988, *sin embargo ver* RESTIFF & KOELLA, 2003). Bajo una perspectiva fito-centrista para poder lidiar con las consecuencias de los daños por los herbívoros, las plantas han desarrollado estrategias para enfrentarlos, evitarlos o disminuir su preferencia sobre ellas. Estas estrategias defensivas en la literatura han sido clasificadas como tolerancia y resistencia (VERKAAR, 1998; RAUSHER 1996, 2001; ROSENTHAL & KOTANEN 1994; STOWE *Et al.* 2000; STRAUSS & AGRAWAL 1999).

La **tolerancia** son todos aquellos mecanismos fisiológicos que utiliza la planta para amortiguar el daño de los herbívoros esto sin comprometer su adecuación, es decir es el grado de afectación del daño sobre la adecuación de una planta comparado con su estado ileso (STRAUSS & AGRAWAL, 1999). Los mecanismos más comunes de la tolerancia son: el incremento de la actividad fotosintética, el crecimiento compensatorio, la activación de meristemas, la utilización de reservas, los cambios en la fenología y el cambio en la arquitectura de la planta (TIFFIN, 2000). En general, en estos mecanismos las plantas no se enfrentan directamente al ataque de los herbívoros, sino que simplemente compensan (o toleran) el daño causado.

En contraste, la **resistencia** se concibe como cualquier rasgo de la planta que reduce la preferencia o desarrollo de los herbívoros (KARBAN Y BALWIN, 1997), es decir son todos los mecanismos que repelen o evitan que alguna planta sea atacada. Esta manera de lidiar con los herbívoros es lo más conspicuo de las defensas en las plantas y abarca estructuras muy llamativas como espinas y pubescencias, hasta relaciones muy complejas con otras especies en donde estas son utilizadas por las plantas para su propia defensa. Por funcionalidad separaremos las defensas anti-herbívoro de las plantas en: i) defensas físicas, como la presencia de espinas, tricomas, pubescencias o la dureza de las hojas; ii) defensas químicas, como el contenido concupiscente de la planta de terpenos, alcaloides, glucósidos, etc.; iii) defensas biológicas, como es el reclutamiento de una especie de animal para defender a una planta (DÍAZ-CASTELAZO *Et al.*, 2004) y iv) defensas inducidas como las reacciones (usualmente químicas) de las plantas posterior a un daño sufrido, para impedir el ataque de una segunda generación de herbívoros (KARBAN Y BALDWIN, 1997).

Una de las defensas biológicas más reconocidas en la naturaleza son las interacciones mirmecófilas, que se presentan cuando las plantas desarrollan sitios de anidación y alimento especializado para un cierto gremio especializado de hormigas, cuyo establecimiento y conducta de forrajeo en la planta le brindarán a esta una potencial fuerza defensiva contra herbívoros (RICO-GRAY & OLIVEIRA, 2007, ver más detalles en SÁNCHEZ- GALVÁN Y RICO-GRAY 2011a, 2011b).

DEFENSAS INDUCIDAS EN SISTEMAS MIRMÉCOFILOS

Durante los últimos 12 años, se ha dado un incremento en el número de estudios que postulan la existencia de la inducción de defensas en sistemas mirmecófilos de aparente estabilidad de especialización como la interacción *Acacia-Pseudomyrmex* (Tabla 1). ANURAG AGRAWAL (1998), es el primer investigador que vislumbra este escenario, estudió las plantas de *Cecropia obtusifolia* Bertol y

hormigas del género *Azteca* (*A. Xanthocroa* (Wheeler, 1942) y *A. constructor* (Emery, 1896)) y, puso a prueba el reclutamiento defensivo de las hormigas a diferentes señales asociadas con la herbivoría y a la posible liberación de estas sustancias químicas post daño. Los tratamientos incluyeron la presencia de herbívoros, extractos de las hojas y daños foliares, siendo este último tratamiento el que provocó una mayor actividad defensiva de las hormigas. Además,

encontró una correlación positiva con la intensidad del daño y el aumento en la defensa por parte de las hormigas, argumentos que le llevaron a sugerir la existencia de señales volátiles provenientes del daño foliar que direcciona el patrullaje defensivo de las hormigas hacia sitios puntuales de daño en la planta (AGRAWAL, 1998; AGRAWAL & RUTHER, 1998).

Sp. de planta mirmecófila	Sp. de hormiga mirmecófila	Señal química	Referencia
<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Azteca xanthocroa</i> <i>Azteca constructor</i>	Es posible que sea un compuesto hexano	AGRAWAL, 1998. AGRAWAL & RUTHER, 1998.
<i>Leonordoxa africana</i>	<i>Phetalomyrmex phylax</i>	Metil salicílico	BROUAT et al., 2000.
<i>Maieta guianensis</i>	<i>Pheidole minutula</i> <i>Creematogaster leavis</i>	no descrita	LAPOLA et al., 2003.
<i>Maieta poepigii</i>	<i>Pheidole minutula</i>	no descrita	CRISTIANINI & MACHADO, 2004.
<i>Hyrtella myrmecophila</i>	<i>Allomerus octoarticulatus</i>	no descrita	ROMERO & IZZO, 2004.
<i>Cordia nodosa</i>	<i>Allomerus octoarticulatus</i>	no descrita	EDWARDS et al., 2007.
<i>Macaranga bancana</i> <i>Macaranga beccariana</i> <i>Macaranga trachyphylla</i> <i>Macaranga winkleri</i>	<i>Creematogaster</i> spp.	Alcoholes hexanos, aldehídos y esterés. Solo presentes en <i>Macaranga winklerii</i> : nonanol, 2 hexanol y (z) 3 hexanol.	INUI & ITIOKA, 2007.
<i>Piper fimbulatum</i>	<i>Pheidole</i> sp.	Oxylipin RES y β -carophylleno	MAYER et al., 2008.
<i>Tococa bullifera</i> <i>Maieta</i> sp.	<i>Azteca</i> sp. <i>Pheidole</i> sp.	no descrita	BRUNA et al., 2008.

Tabla 1.- Estudios científicos que reportan el papel de sustancias químicas promotoras de conducta defensiva de hormigas dentro de sus sistemas mirmecófilos.

¿POR QUÉ PENSAR QUE UNA RELACIÓN MIRMECOFILA “DE ESTABILIDAD EVOLUTIVA” COMO LA INTERACCIÓN ACACIA-PSEUDOMYRMEX ESTARÍA MEDIADA POR SISTEMAS DE DEFENSAS INDUCIDAS?

Desde el punto de vista de la hormiga, el activar el patrullaje por señales poco fidedignas, resultaría una actividad arriesgada. Estas señales falsas pueden ser el movimiento de la planta por las ráfagas de aire, las gotas de lluvia, nidos de algunas aves o la sola presencia de los herbívoros sin un ataque de por medio (YOUNG *et al.*, 1990; CRONIN, 1998). En consecuencia, el responder a este tipo de señales inconsistentes puede tener un alto costo energético para las hormigas, además de importantes riesgos de depredación y desecación, por lo cual resultaría conveniente la existencia de señales “fidedignas” que dirijan el patrullaje hacia sitios puntuales de daño.

Desde el punto de vista de las plantas de *Acacia*, resulta igualmente ventajoso el producir señales químicas de bajo costo energético que modulen la función defensiva de sus hormigas, ya que la producción de domacios, cuerpos de Belt y nectarios extraflorales implica también altos costos energéticos (HEIL *et al.*, 2004; HEIL, 2005). Esta inversión bien podría ser ocupada para el crecimiento y la reproducción de las *Acacias*, ya que son demandantes de luz, con altas tasas de crecimiento (DIRZO *et al.*, 1997), y donde el mantenimiento de una colonia de hormigas, que serán abastecidas constantemente de nutrientes, puede comprometer su propio desarrollo (JANZEN, 1966; EUBANKS, 1997).

En conclusión, la existencia de señales químicas post daño en la relación mirmecofila *Acacia-Pseudomyrmex*, implicaría para ambos participantes, la disminución de los costos derivados de la interacción.

LA RELACIÓN ACACIA PSEUDOMYRMEX GRACILIS

Se ha señalado que los recursos presentes en las relaciones mutualistas son atractivos para otras especies, por lo cual las hace susceptibles a ser parasitadas con especies que toman las recompensas y omiten los beneficios (BRONSTEIN, 2001; WILKINSON & SHERRATT, 2001; YU, 2001). Nuestro escenario de estudio muestra que las hormigas *P. gracilis*, aunque en baja proporción (32.4%), persisten en la interacción con las *Acacias* (SÁNCHEZ-GALVÁN & RICO-GRAY, 2011a), a pesar de no defender a sus plantas hospederas ni reaccionar ante la presencia de un herbívoro simulado (SÁNCHEZ-GALVÁN & RICO-GRAY, 2011b). En sentido estricto, la presencia de una especie de hormiga que no otorga los “servicios” de protección pero aprovecha las ventajas de la planta hospedera puede considerarse como parásita (BRONSTEIN, 1994, 2001). A este respecto un estudio reciente de CLEMENT LARS *et al.* (2008) señalan que *P. gracilis* tiene una historia de vida diferente a *P. ferrugineus*, que involucra la producción de colonias pequeñas con una alta proporción de castas aladas, características que le confieren la capacidad de moverse en mayor cantidad y colonizar más plantas. Esto puede ser interpretado como una estrategia “r” que involucra un crecimiento rápido y maximiza la inversión reproductiva. Bajo esta condición, *P. gracilis* tiene capacidad de invadir plantas, sin embargo esta debe de ser en una proporción baja, ya que si bien tiene la capacidad de colonizar mas plantas pondrá en riesgo la relación entre la *Acacia* y la hormiga “honesta”. Pero, quizás la presencia de un herbívoro simulado (LARS *et al.*, 2008, SÁNCHEZ-GALVÁN & RICO-GRAY, 2011b) no es un estímulo adecuado en la evaluación de la eficiencia defensiva de ambas especies de hormigas, por que quizás la presencia de un herbívoro no es una señal fidedigna que detone la reacción defensiva de *P. gracilis* en defensa de su planta.

¿SON LAS DOS ESPECIES DE HORMIGAS *PSEUDOMYRMEX* IGUALMENTE EFICIENTES EN TÉRMINOS DE DEFENSA ANTE SEÑALES QUÍMICAS DEL POST-DAÑO?

El objetivo de esta última fase experimental fue contrastar el comportamiento defensivo de las dos especies de hormigas del género *Pseudomyrmex* que colonizan plantas *A. cornigera* induciendo potenciales señales químicas que tuvieran efecto sobre el patrullaje de las hormigas. Para ello, se diseñaron tratamientos que intentaron extraer o desencadenar la producción de sustancias provenientes del post daño. Cada uno de éstos y su respectivo control fueron aplicados en un diseño pareado dentro de una misma planta, se tomaron como área de observación hojas focales que compartieron el mismo grado de filotaxia. Todos los tratamientos se realizaron en plantas colonizadas por ambas especies de hormigas, siempre considerando arquitecturas y tamaños similares, y la variable respuesta de estos diseños fue el número puntual de hormigas presentes en la hoja focal por minuto, es decir la ocurrencia defensiva (Fig. 2).



Fig. 2.- Fotografías de la fase experimental de este trabajo realizada en Dos Ríos, Veracruz, México.

La asignación de tratamientos en las plantas, así como dentro de las plantas (hojas) fue mediante un sorteo al azar. Ocupando lotes de 40 plantas por tratamiento (en total 120 plantas), se formaron en

pares por especie de hormiga, en cada una de las hojas focales (tratamiento y control) se registraron censos puntuales cada minuto durante 10 minutos después de ser aplicado el tratamiento. Los tratamientos fueron:

Herbivoría artificial (daño físico): Se realizó un corte con tijera removiendo aproximadamente el 40% del área foliar total de cada hoja seleccionada. El control para este tratamiento consistió en la manipulación de una hoja por medio de las tijeras pero sin realizar el corte, esto con el propósito de descontar el efecto del movimiento de las hojas al efecto del corte.

Extracto acuoso de *Acacia*: Se realizaron extractos de hojas de *Acacia*, para ello se colectó follaje de *Acacia cornigera* (± 50 gr) en plantas independientes, se maceró *in situ* con agua para posteriormente filtrar este extracto en una tela de algodón y se aplicaron cinco gotas de este extracto en el centro de la hoja focal designada. Como control a este tratamiento se colocó igualmente cinco gotas de agua a la hoja focal control.

Extracto de *Acacia* con Metanol: Se realizaron extractos de hojas de *Acacia*, para ello se colectó follaje de *Acacia* (± 50 gr) en plantas independientes, macerándolo y poniéndolo en reposo en 60 ml de metanol durante 24 horas. Posteriormente, este extracto fue filtrado en una tela de algodón y aplicado en el centro de la hoja focal designada (cinco gotas). Como control a este tratamiento se colocaron igualmente cinco gotas de Metanol a la hoja focal control.

Como era de esperar, observamos que las hormigas *P. ferrugineus* acudieron significativamente en mayor cantidad ante los tres tratamientos Corte de la hoja ($U=0.000$, $Z=3.779645$, $p=0.000157$), extracto acuoso de *Acacia* ($U=0.000$, $Z=3.779645$, $p=0.00015$) y extracto de *Acacia* con Metanol respecto de sus controles ($U=0.00$, $Z=3.779645$, $p=0.000157$). (Fig. 3, Tabla 2).

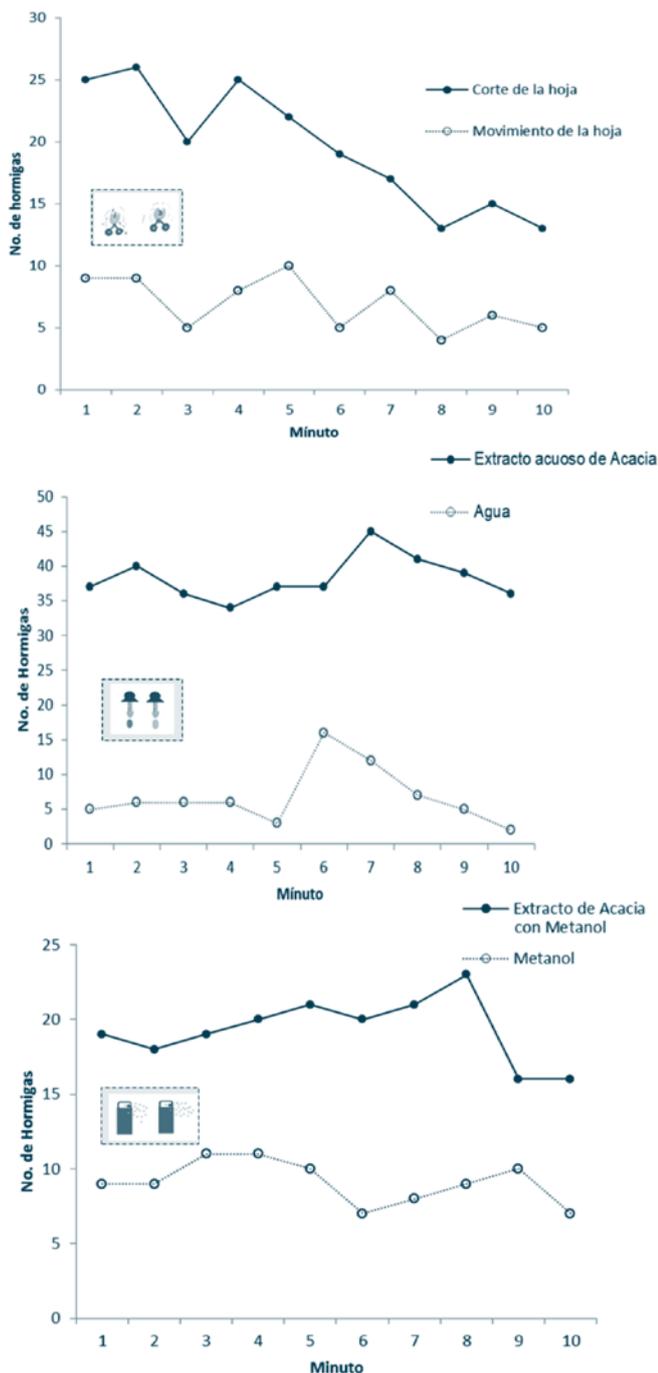


Fig.3.- Ocurrencia puntual de hormigas *Pseudomyrmex ferrugineus* por minuto (total 10 minutos) ante tratamiento y control.

Tabla 2.- Promedios del número de hormigas que ocurrieron ante los tratamientos.

<i>Pseudomyrmex ferrugineus</i>	
Contraste 1: N° de hormigas ante el corte de la hoja vs. movimiento	
Media (corte) ± DE	19.50 ± 4.94
Media (Movimiento) ± DE	6.9 ± 2.13
Contraste 2: N° de hormigas ante el extracto acuoso de <i>Acacia</i> vs. agua	
Media (EAA) ± DE	38.20 ± 3.15
Media (Agua) ± DE	6.80 ± 4.18
Contraste 3: N° de hormigas ante el extracto de <i>Acacia</i> con metanol vs. metanol	
Media (EAM) ± DE.	19.30 ± 2.21
Media (Metanol) ± DE.	9.10 ± 1.44

Sin embargo, las hormigas *P. gracilis* acudieron significativamente en mayor cantidad ante los tratamientos extracto acuoso de *Acacia* ($U=23.000$, $Z= 2.0410$, $p=0.0412$) y extracto de *Acacia* con metanol con respecto de sus controles ($U=1.000$, $Z=3.704052$, $p=0.0002$). Aunque sí es mayor el número de hormigas que acuden ante el corte de la hoja con respecto del no. de hormigas que acuden al control con el movimiento, no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre ambos estímulos ($U=39.000$, $Z=0.8315$, $p=0.4056$). (Fig. 4, Tabla 3)

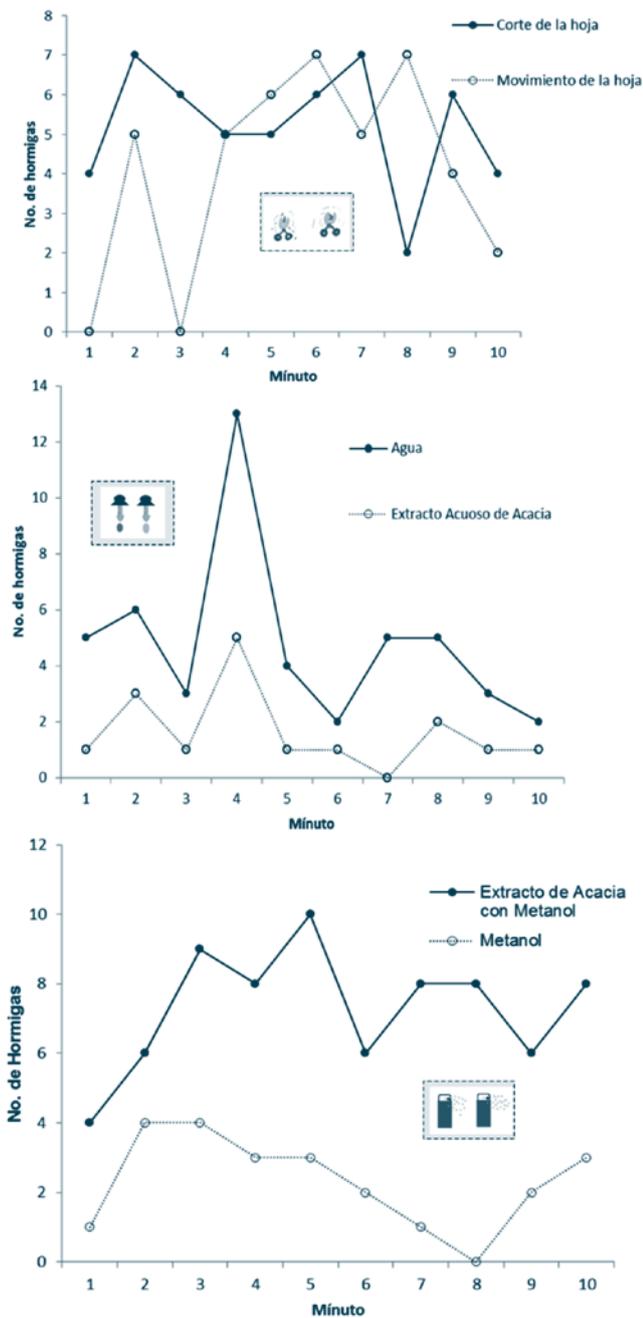


Fig. 4.- Ocurrencia puntual de hormigas *Pseudomyrmex gracilis* por minuto (total 10 minutos) ante tratamiento y control.

Tabla 3.- Promedios del número de hormigas que ocurrieron ante los tratamientos.

<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	
Contraste 1: N° de hormigas ante el corte de la hoja vs. movimiento	
Media (corte) ± DE	5.20 ± 1.54
Media (Movimiento) ± DE	4.10 ± 2.60
Contraste 2: N° de hormigas ante el extracto acuoso de Acacia vs. agua	
Media (EAA) ± DE	3.20 ± 2.09
Media (Agua) ± DE	1.60 ± 1.42
Contraste 3: N° de hormigas ante el extracto de Acacia con metanol vs. metanol	
Media (EAM) ± DE.	7.30 ± 1.76
Media (Metanol) ± DE.	2.30 ± 1.33

Nuestros resultados evidencian la presencia de señales químicas post-daño, las cuales, al ser señales fidedignas de afectación de la planta, promueven el reclutamiento de *Pseudomyrmex* al área foliar dañada. Y es por esto que suponemos el potencial papel de *P. gracilis* como una hormiga honesta en el sistema *Acacia-Pseudomyrmex*, teniendo la capacidad de discernir señales fidedignas (de tipo químico) que están modulando su comportamiento defensivo entre otro tipo de señales inconsistentes (de tipo físico), mecanismo que promueve a la vez la coexistencia de las hormigas sobre el sistema *Acacia-Pseudomyrmex*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores queremos agradecer la asesoría en el análisis estadístico de la M. E. Rosario Galván Martínez del Instituto de Ciencias Básicas de la Universidad Veracruzana; la asistencia en campo de amigos y colegas estudiantes: Jorge Gómez T., Jonatán J. Torres, Ángel A. Molina, Salvador Juárez R., Bárbara N. Yépez E., Juan C. López Acosta, José Luis Salazar, Tereso Hernández y Rodrigo Cajiga V., y las imágenes proporcionadas de la interacción *Acacia-Pseudomyrmex* hechas por el Dr. Alex Wild.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL A. 1998. Leaf damage and associated cues induced aggressive ant recruitment in a Neotropical ant-plant. *Ecology*.79: 2100-2112.
- AGRAWAL A. & DUBIN-THALER B.J. 1999. Induced responses to herbivory in the Neotropical ant-plant association between *Azteca* ants and *Cecropia* trees: response of ants to potential inducing cues. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 47-54
- AGRAWAL A. & RUTTER M.T. 1998. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos*. 83: 227-236
- BELSKEY A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.* 127:870-892.
- BERENBAUM M.R, ZANGERL A.R. 1998. Chemical phenotype matching between a plant and its insect herbivore. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95:13743-48
- BRONSTEIN J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *TREE* 9(6): 215-217.
- BRONSTEIN J.L. 2001. The exploitations of mutualism. *Ecol. Lett.* 4(3): 277-287.
- BROUAT C., MCKEY D., BESSIERE J. M., PASCAL L. & HOSSAERT-MCKEY M. 2000. Leaf volatile compounds and the distributions of ants patrolling in an ant-plant protection mutualism: preliminary results on *Leonodoxa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and *Petalomyrmex* (Formicidae: Formicinae). *Acta Oecol.* 21: 349-357.
- BRUNA E. M., DARRIGO M.R., FURUYA P. A. M. & VASCONCELOS H. L. 2008. Interspecific variation in the defensive responses of ant mutualists to plant volatiles. *Biol. J. Linn. Soc.* 94: 241-249.
- CRISTIANINI V. A. & MACHADO G. 2004. Induced biotic responses to herbivory and associated cues in the Amazonian ant-plant *Maieta poeppigii*. *Entomol. Exp. Appl.* 112: 81-88.
- CRONIN G. 1998. Between-species and temporal variation in acacia-ant herbivore interactions. *Biotropica*. 30:135-139.
- DÍAZ-CASTELAZO, C., V. RICO-GRAY, P.S. OLIVEIRA & M. CUAUTLE. 2004. Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, México: Richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Ecoscience*.11 (4): 472-482.
- DIRZO R., MARTÍNEZ R. & SINACA S. 1997. *Acacia cornigera* (cornizuelo) En: González, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. U.N.A.M. México. 647pp.
- DICKE M. & TAKKEN W. 2006. Chemical Ecology: From Gene to Ecosystem. Springer-Verlag, Dordrecht, 189 pp.
- EDWARDS P.D., ARAUCO R., HASSALL M., SUTHERLAND W.J., CHAMBERLAIN K., WADHAMS J. & YU W.D. 2007. Protection in an ant-plant mutualism an adaptation or a sensory trap? *Anim. Behav.* 74: 377-385.
- EHRLIC P. R. & RAVEN P. H. 1964. Butterflies and Plants: A study in coevolution. *Evolution*. 18: 586-608.
- EUBANKS M., NESCI K., PETERSEN K., LIU Z. & BONFIL-SANCHEZ H. 1997. The exploitation of an ant-defended host plant by a shelter-building herbivore. *Oecología*. 109: 454-460.
- FUTUYMA D. J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En DJ Futuyma & M Slatkin. (eds.) *Coevolution*, pp. 207-31. Sunderland, Sinauer. 555 pp.
- HEIL M., BAUMANN B., KRÜGER R., YLINSENMAIR E. 2004. Main nutrient compounds in food bodies of Mexican *Acacia* ant-plants. *Chemoecology*. 14: 45-52.
- HEIL M., RATTKE J. Y BOLAND W. 2005. Postsecretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. *Science*. 308: 560-563.

- INUI Y., ITIOKA T., MURASE K., YAMAOKA R. E ITINO T. 2001. Chemical recognition of partner plant species by foundress ant queens in *Macaranga-Crematogaster* myrmecophytism. *J. Chem. Ecol.* 27: 2029-2040.
- INUI Y. E ITIOKA T. 2007. Species-specific leaf volatile compounds of obligate *Macaranga* mirmecophytes and host-specific aggressiveness of symbiotic *Crematogaster* ants. *J. Chem. Ecol.* 33: 2054-2063.
- JANZEN, D. H. 1969. Allelopathy by Myrmecophytes: The Ant *Azteca* as an Allelopathic Agent of *Cecropia*. *Ecology.* 50: 147-153.
- JÜRGENS A., FELDHAAR H., FELDMEYER B. Y FIALA B. 2006. CHEMICAL composition of leaf volatiles in *Macaranga* species (Euphorbiaceae) and their potential role as olfactory cues in host-localization of foundress queens of specific ant partners. *Biochem. Systemat. Ecol.* 34:97-113.
- KARBAN, R. Y BALDWIN I.T. 1997. Induced Responses to Herbivory. University of Chicago Press.
- LAPOLA D. M., BRUNA E. M. Y VASCONCELOS H. L. 2003. Contrasting responses to induction cues by ants inhabiting *Maieta guianensis* (Melastomataceae). *Biotropica.* 35:295-300.
- LARS C.W., KÖPPEN S. C. W., BRAND A. W. Y HEIL M. 2008. Strategies of a parasite of the ant- *Acacia* mutualism. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62: 953-962.
- RAUSHER MD. 1988. Is coevolution dead?. *Ecology.* 69:898-901.
- MADDEN D. Y YOUNG T.P. 1992. Symbiotic ants as an alternative defense against giraffe herbivory in spinescent *Acacia drepanolobium*. *Oecología.* 91:235-238.
- MATTSON, W. J., AND ADDY, N. D. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science.* 190:515-522.
- MAYER V., SCHABER D. Y HADACEK F. 2008. Volatiles of myrmecophytic Piper plants signal item tissue damage to inhabiting *Pheidole* ant-partners. *J. Ecol.* 9 pp.
- NOMURA M., ITIOKA T. E ITINO T. 2000. Variations in abiotic defense within myrmecophytic and non-myrmecophytic species of *Macaranga* in Bornean dipterocarp forest. *Ecol. Res.*15: 1-11.
- RAINE N.E., WILLMER P. Y STONE G.N. 2001. Spatial structuring and floral avoidance behavior prevent ant-pollinator conflict in a Mexican ant-*acacia*. *Ecology.* 83:3086-3096.
- RESTIFF O, KOELLA JC. 2003. Shared control of epidemiological traits in a coevolutionary model of host-parasite interaction. *Am. Nat.* 161:827-36.
- REHR S.S., FEENY P.P., Y JANZEN D.H. 1973. Chemical defense in Central American non-ant-acacias. *J. Anim. Ecol.* 42:405-416.
- RICO-GRAY V. Y OLIVEIRA P. 2007. The ecology and evolution of ant-plant interactions. The University of Chicago Press. 331 pp
- ROMERO G.Q. Y IZZO T.J. 2004. Leaf damage induces ant recruitment in the Amazonian ant-plant *Hirtella myrmecophila*. *J. Trop. Ecol.* 20:675-682.
- SÁNCHEZ-GALVÁN I.R. & RICO-GRAY I. R. 2011. La fuerza del amor en el Neotrópico: Contraste en la eficiencia defensiva de dos hormigas del género *Pseudomyrmex* sobre plantas de *Acacia cornígera* (Parte I). *CUADERNOS DE BIODIVERSIDAD, CIBIO, UA.* 35: 5-11.
- SÁNCHEZ-GALVÁN I.R. & RICO-GRAY I. R. 2011. La fuerza del amor en el Neotrópico: Contraste en la eficiencia defensiva de dos hormigas del género *Pseudomyrmex* sobre plantas de *Acacia cornígera* (Parte II). *CUADERNOS DE BIODIVERSIDAD, CIBIO, UA.* 36: 10-16.
- STOWE, K.A., MARQUIS, R.J., HOCHWENDER, C.G., SIMMS, E.L. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annu. Rev. of Ecol. Systemat.* 31: 565-595.
- STRAUSS S. Y. Y AGRAWAL A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 14:179-185.
- TIFFIN, P. 2000. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know?. *Evol. Ecol.*14:523-536.
- VAN DER MEIJDEN, E. , WIJN, M. AND VERKAAR, H. J. 1988. Defense and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos.* 51, 355-363
- WILKINSON D. M y T. N. SHERRATT. 2001. Horizontally acquired mutualisms, an unsolved problem in ecology? . *Oikos.* 92(2): 377-384.
- YOUNG B. E., KASPARI M. & MARTIN T. E. 1990. Species-specific nest site selection by birds in ant-*Acacia* trees. *Biotropica.* 22: 310-315.
- YU D.W. 2001. Parasites of mutualisms. *Biol. J. Linn. Soc.* 72:529-546.