

NUMERO Y VARIACION ESTACIONAL DE ASOCIACIONES HORMIGA-PLANTA EN UN BOSQUE MONTANO BAJO DE VERACRUZ, MEXICO

Cecilia DÍAZ-CASTELAZO y Víctor RICO-GRAY¹

Departamento de Ecología Vegetal
Instituto de Ecología, A.C. Apdo. 63 Xalapa, Ver. 91000 MEXICO

RESUMEN

Se cuantificó el número y la variación estacional de las asociaciones hormiga-planta en un bosque montano bajo cerca de Xalapa, Veracruz, México. Registramos cinco especies de hormigas y 12 especies de angiospermas en 17 asociaciones. No se encontraron asociaciones obligatorias. Las especies de hormigas utilizaron de manera diferencial los recursos alimenticios disponibles: usaron significativamente más el néctar extrafloral y menos el néctar floral y la ambrosía. Un modelo lineal generalizado ajustado a la curva de asociaciones hormiga-planta explicó el 29% de la variación. El 14% es explicado por la precipitación y el 15% por la interacción entre factores (precipitación-temperatura). Los resultados indican que: (1) en el bosque montano bajo estudiado la proporción de plantas asociadas con hormigas es baja; (2) los factores ambientales considerados no explican la variación estacional en el número de asociaciones hormiga-planta; y (3) el bajo número de asociaciones hormiga-planta encontrado, probablemente se debe al bajo porcentaje de especies que presentan nectarios extraflorales en la vegetación, producto de la dominancia de elementos florísticos holárticos o templados.

Palabras Clave: Asociaciones hormiga-planta, bosque montano bajo, Veracruz, México

ABSTRACT

We quantified the number and seasonal variation of ant-plant associations mediated by nectar and homopteran honeydew in a low montane forest near Xalapa, Veracruz, México. We registered five ant species and 12 species of angiosperms in 17 associations; we did not find obligate associations. Ant species differentially used the available food resources: they used extrafloral nectar more, and floral nectar and honeydew less. The generalized linear model adjusted to the ant-plant associations curve explained 29% of the total variation. Precipitation alone explained 14%, and the interaction between factors (precipitation-temperature) explained 15% of the variation. Our results indicate that: (1) a low proportion of plants associated with ants in the low montane forest studied; (2) the environmental factors considered do not explain the seasonal variation and the number of ant-plant associations; and (3) the low number of ant-plant associations is probably due to the low percentage of plant species bearing extrafloral nectaries, this being the result of an abundance of Holarctic or temperate elements.

Key Words: Ant-plant associations, low montane forest, Veracruz, México.

¹ Autor para correspondencia

INTRODUCCION

La distribución de las especies en el planeta no es uniforme, estableciéndose un mosaico espacial de riqueza de especies (Cox y Moore, 1993; Huston, 1994; Pielou, 1978; Price, 1991; Scheiner y Rey-Benayas, 1994). Asimismo, las interacciones interespecíficas presentan patrones espaciales y temporales dentro y entre comunidades (Cornell, 1993; Farrell y Mitter, 1993; Koptur, 1985, 1992; Lawton *et al.*, 1993; McLaughlin y Roughgarden, 1993; Rico-Gray, 1993 y datos no publicados; Rico-Gray y Castro, 1996; Thompson, 1982, 1994). Una manera de estudiar los procesos que operan a nivel de una comunidad es a través de las asociaciones hormiga-planta, ya que existe paralelismo en las características de ambos grupos (Andersen, 1991). Por otra parte, las hormigas participan en asociaciones muy variadas (Haber *et al.*, 1981; Rico-Gray, 1980, 1989, 1993; Rico-Gray y Castro, 1996; Rico-Gray y Sternberg, 1991; Rico-Gray y Thien, 1989a,b; Rico-Gray *et al.*, 1989; Torres-Hernández, 1995) y presentan amplia distribución geográfica (Schupp y Feener, 1991). Así mismo, han sido fundamentadas las relaciones mutualistas hormiga planta, donde las hormigas defienden a las plantas de herbívoros a cambio de alimento, refugio o ambos (Horvitz y Schemske, 1984; Koptur, 1984; Rico-Gray y Thien, 1989a; Rico-Gray *et al.*, 1989). La mayoría de estos estudios han analizado la asociación hormiga-planta en un subconjunto de las especies de una comunidad (*e.g.*, Deslippe y Savolainen, 1995; Rico-Gray y Thien, 1989a,b). Sin embargo, las asociaciones hormiga-planta son altamente facultativas (Beattie, 1985) y la diversidad de las hormigas involucradas puede variar, incluso en distancias geográficas cortas. Por tanto, entender la ecología y evolución de estas asociaciones y sus efectos en la organización de la comunidad, requiere entender cómo la diversidad de las hormigas y el uso que le dan a las plantas varía estacional y geográficamente (Rico-Gray, 1993 y datos no publicados; Thompson, 1994). El objetivo de este trabajo fue cuantificar el número y variación estacional de las asociaciones hormiga-planta en un bosque montano bajo, así como, describir que fuentes de alimento son más utilizadas por las hormigas en esta comunidad y comparar estos resultados con los obtenidos para otras regiones de México (V. Rico-Gray datos no publicados).

MATERIALES Y METODOS

AREA DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo en el Parque Ecológico Francisco Xavier Clavijero, Xalapa, Veracruz, México (19°30'N, 96° 55'W; altitud 1280 m) (Ortega, 1981). El clima es del tipo C(fm) W b(i)g, templado húmedo con lluvias todo el año. La precipitación total anual promedio es de 1514.8 mm (2100 los año de estudio) y la temperatura media anual es de 17.9 °C (García-Franco y Rico-Gray, 1991). El parque tiene una

superficie de 29 ha, de las cuales el 35% presenta aún vegetación representativa del bosque montano bajo (para los principales componentes de la vegetación, cf. García-Franco y Rico-Gray, 1991; Ortega, 1981, Williams-Linera, 1993; Williams-Linera y Tolome, 1996).

MÉTODOS

Durante julio de 1995 a junio de 1996 realizamos recorridos quincenales a lo largo de un transecto de 1.5 km, establecido de manera que representara al mayor número de asociaciones vegetales. En cada visita se hicieron revisiones generales de las plantas para establecer cuales interactuaban con hormigas y se anotó la especie de hormiga, la especie de planta y la fuente de alimento. Una vez que una planta se marcó como visitada por hormigas, fue revisada subsecuentemente. Las fuentes de alimento consideradas se agruparon en tres categorías: (1) líquidos tomados directamente de las plantas, incluyendo al néctar floral (NF), al néctar producido por las estructuras reproductivas de las plantas (NER) (espiga, pedicelo, botón, cáliz, fruto), el eliosoma (E), y el néctar extrafloral (NEF); (2) líquidos tomados indirectamente de las plantas, como la ambrosía ('honeydew') de homópteros (HOM) (áfidos, membrácidos, cóccidos) y lepidópteros (LEP); y (3) líquidos provenientes de flores (FL/S) o frutos en el suelo (FR/S) (basado en Rico-Gray, 1993). Se consideró que las hormigas se alimentaban de néctar cuando se encontraban inmóviles con las partes bucales en contacto con los tejidos secretores de néctar por períodos de varios minutos, y que a menudo presentan el gáster muy distendido. Se consideró que las hormigas se alimentaban de ambrosía cuando se encontraban palpando con las antenas a homópteros y lepidópteros (Rico-Gray, 1993). La división entre el néctar floral, el néctar de otras estructuras reproductivas y el néctar extrafloral, se modificó a partir de Elías (1983). El néctar floral se clasifica como el néctar involucrado en la polinización; el néctar extrafloral (NEF) es producido por los nectarios asociados a las hojas (pecíolo, lámina, margen). Aunque algunos autores consideran que el néctar producido en la superficie de las estructuras reproductivas de las plantas es extrafloral (ver discusión en Elías, 1983), lo colocamos en una categoría separada debido a las diferencias en la posición y tiempo de la producción, relativas a los nectarios asociados con las hojas (Rico-Gray, 1993). Los datos de precipitación y temperatura fueron proporcionados por la Comisión Nacional del Agua (CNA) y corresponden a los meses en que se realizó el trabajo de campo.

RESULTADOS

Se registraron cinco especies de hormigas (Cuadro 1) y 12 especies de argiúspernas (12 familias) en 17 asociaciones hormiga-planta (Cuadro 2). Por número de especies, los arbustos fueron la forma de vida más utilizada por las hormigas,

seguida por árboles de mediana y/o baja estatura y hierbas. Aunque no se registraron, en el área también se presentan asociaciones hormiga-helecho (S. Koptur, V. Rico-Gray y M. Palacios-Rins, datos no publicados). Encontramos desigualdad en la proporción de uso de los recursos alimenticios por las hormigas, éstas utilizaron más el néctar extrafloral y menos el néctar floral y la ambrosía de homópteros.

Cuadro 1

Especies de hormigas encontradas que utilizan alimento derivado de plantas en el bosque montano bajo estudiado. Las fuentes de alimento son: NF (néctar floral), HOM (Homoptera), NEF (nectar extrafloral).

| Especie de hormiga | Plantas visitadas | Alimento |
|------------------------------------|-------------------|----------|
| 1) <i>Camponotus</i> sp.1 | 2 | NEF |
| 2) <i>Camponotus</i> sp.2 | 1 | NEF |
| 3) <i>Paratrechina longicornis</i> | 3 | HOM, NEF |
| 4) <i>Pheidole</i> sp. | 3 | NF, NEF |
| 5) <i>Solenopsis geminata</i> | 4 | NEF |

Cuadro 2

Asociaciones hormiga-planta en el área de estudio. Las especies de hormigas se presentan con el mismo número que en el Cuadro 1. Fuente de alimento: NF = néctar floral; NEF = nectarios extraflorales; HOM = ambrosía. Mes: 1 = enero, a 12 = diciembre.

| Plantas | Hormigas | Alimento | Mes |
|---|----------|----------|----------|
| Araceae, <i>Xanthosoma robustum</i> | 3 | NEF | 9 |
| Compositae, no determinada | 5 | NEF | 12 |
| Melastomataceae, <i>Miconia glaberrima</i> | 4 | NF, NEF | 8 |
| Myrsinaceae, <i>Rapanea myricoides</i> | 1, 2 | NEF | 2, 8, 12 |
| Piperaceae, <i>Piper auritum</i> | 3 | HOM | 3 |
| Polygalaceae, <i>Monnina xalapensis</i> | 1 | NEF | 8 |
| Rhamnaceae, <i>Rhamnus capraefolia</i> | 4 | NEF | 9 |
| Rosaceae, <i>Friobotrya japonica</i> | 4 | NEF | 12 |
| Rubiaceae, <i>Psychotria galeottiana</i> | 5 | NEF, HOM | 3 |
| Solanaceae, <i>Solanum schlechtendalianum</i> | 5 | NEF | 9 |
| Tiliaceae, <i>Triumfetta bogotensis</i> | 5 | NEF | 10 |
| Verbenaceae, <i>Lippia myriocephala</i> | 3 | NEF | 3 |

En el Cuadro 3 se presenta la heterogeneidad (i.e., la probabilidad de usar un recurso específico) en el uso de fuentes alimenticias por las hormigas, así como una comparación con estudios similares (Rico-Gray, 1993 y datos no publicados). La heterogeneidad es más alta en el bosque montano bajo, pues es mayor la probabilidad de que las hormigas utilicen un recurso específico. No se registraron asociaciones obligatorias hormiga-planta en el área de estudio.

Cuadro 3

Heterogeneidad en la proporción del uso de fuentes alimenticias por las hormigas. Análisis basado en Q de Cochran, utilizando métodos Monte Carlo de muestreo al azar, a partir de una población simulada (el número de aleatorizaciones fue de 5,000) (Navarro 1996, Siegel & Castellan 1988).

| Sitio | Q | gl | P |
|---|---------|----|--------|
| | Cochran | | |
| Xalapa (bosque montano bajo) | 24.4286 | 3 | 0.0002 |
| ¹ Zapotitlán, Pue. (matorral semiárido de montaña) | 22.2973 | 3 | 0.0002 |
| ² La Mancha (bosque tropical seco) | 8.7736 | 3 | 0.026 |

¹Datos de Rico-Gray et al. (no publicados).

²Datos de Rico-Gray (1993).

La figura 1 muestra la precipitación, la temperatura mínima y el número de asociaciones hormiga-planta por mes. Un modelo lineal generalizado ajustado a la curva de asociaciones (Cuadro 4) explica el 29.47% de la varianza total. El porcentaje de la varianza explicado por los parámetros ambientales considerados no es estadísticamente significativo ($0.5 > P > 0.1$) y tan solo podría considerarse como marginal (Cuadro 4), por lo que habría que buscar otras causas para explicar el bajo número de asociaciones hormiga-planta y el patrón de estacionalidad en el sitio de estudio.

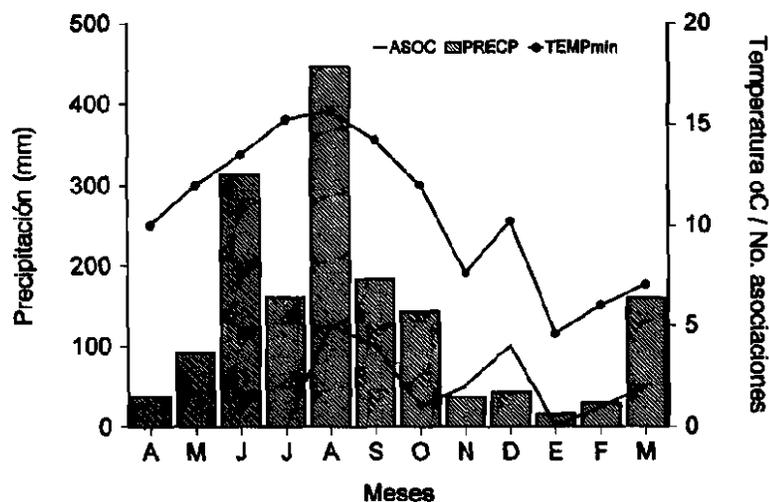


Figura 1
Número de asociaciones hormiga-planta (ASOC) por mes, precipitación (PRECP) y temperatura mínima (TEMPmin).

Cuadro 4

Influencia de la precipitación y la temperatura en la distribución de las asociaciones hormiga-planta. Modelo log-lineal ajustado con el paquete estadístico GLIM (Francis *et al.*, 1993). La bondad del ajuste fue evaluada con una prueba de χ^2 usando el estadístico G y una distribución del error tipo Poisson (Crawley, 1993).

| Fuente | χ^2 | gl | % de la variación | P |
|---------------|----------|----|-------------------|---------------|
| Temperatura | 0 | 1 | 0 | ns |
| Precipitación | 3.36 | 1 | 14.384 | 0.5 > P < 0.1 |
| Interacción | 3.524 | 1 | 15.086 | 0.5 > P < 0.1 |
| Residual | 15.474 | 8 | | |
| Total | 23.358 | 11 | 29.460 | |

DISCUSION

El número de especies de hormigas que interactúan con plantas en el área de estudio es relativamente bajo, solamente el 10% del número de especies de hormigas registradas (42-59, Brandão, 1991; Cartas, 1993; Kempf, 1972; Suárez, 1997) para el bosque montano bajo en general. En consecuencia, es muy bajo también el número (17) de asociaciones hormiga-planta encontrado. Estudios similares reportan mayor número de asociaciones, *e.g.*, 315 para un bosque tropical seco o 135 para un matorral semiárido de montaña; en ambos se concluyó que los factores climáticos explicaban significativamente la varianza en la curva de asociaciones (Rico-Gray, 1993 y datos no publicados). Para el bosque seco, el modelo explicó el 78.8% de la varianza; la temperatura mínima explicó el 32.4% ($P < 0.005$) y la interacción temperatura-precipitación el 46.4% ($P < 0.001$). Para el matorral semiárido, un ambiente más extremoso, la temperatura mínima explicó el 80.1% de la varianza ($P < 0.001$). Para el bosque montano bajo, la precipitación explicó el 14.4% y la interacción precipitación-temperatura el 15.1% de la varianza total (ambos $0.5 > P < 0.1$). La disminución en la abundancia de las hormigas y, por lo tanto, de las asociaciones hormiga-planta y hormiga-homóptero, se ha asociado a una disminución en la temperatura y a un aumento en la latitud o la altitud (Cushman *et al.*, 1993; Koptur, 1985, 1992; Lawton, 1991). Sin embargo, los resultados sugieren que los factores climáticos no son siempre determinantes para explicar la estacionalidad o la frecuencia de las asociaciones hormiga-planta.

La hipótesis más convincente para tratar de explicar la baja frecuencia de asociaciones hormiga-planta en el bosque montano bajo es la limitada presencia de nectarios en muchas especies de plantas que conforman esta vegetación. La proporción de elementos boreales u holárticos en bosques montanos es, en general, mayor que la de elementos tropicales y subtropicales (Miranda y Sharp, 1950; Puig, 1991; Reyes y Breceda, 1985; Rzedowski, 1996; Tolome, 1993; Williams-Linera y

Tolome, 1996; Willis, 1973). Por otra parte, se ha estudiado la abundancia o distribución (taxonómica o de formas de vida) de los nectarios extraflorales en vegetación tanto tropical como templada (Bentley, 1977; Coley y Aide, 1991; Elias, 1983; Keeler, 1979, 1980, 1981; Koptur, 1992; Oliveira y Brandão, 1991; Oliveira y Leitão-Filho, 1987; Oliveira y Oliveira-Filho, 1991; Pemberton, 1988; Schupp y Feener, 1991). Al analizarse de manera comparativa, la tendencia es que los nectarios extraflorales son más comunes en ambientes tropicales que en templados (Bentley, 1977; Koptur, 1992). Por ejemplo, para hábitats en zonas templadas, la cobertura promedio de plantas con nectarios extraflorales fue de 0% para el norte de California, 0-14.2% para Nebraska, 0-27.8% para el sur de California, 7.5-55% para Corea y 2-34% para el sur de la península de la Florida (con muchos elementos tropicales) (Koptur, 1992). Para hábitats en zonas tropicales, la cobertura promedio de plantas con nectarios extraflorales fue 0-28% para Jamaica, 7.6-20.3% para el SE de Brasil, 21.6-31.2% para el SO de Brasil, 17.6-53.3% para la Amazonía de Brasil, 10-80% para algunos hábitats de Costa Rica (bosque tropical seco y tropical ripario) y 0-22% para otros hábitats del mismo país (bosque tropical perennifolio, montano bajo y de encino) (Koptur, 1992). Por otra parte, Coley y Aide (1991) indican que el 39% de las familias que presentan nectarios extraflorales son tropicales, el 27% son cosmopolitas y el 12% son templadas. El número de especies con nectarios en nuestra área de estudio es relativamente bajo, por ejemplo, a nivel de género el 25.5% y a nivel de familia (no reportadas a nivel de género) el 28.4% de las 102 especies de plantas más representativas de la zona de estudio (Díaz-Castelazo, 1997). De las plantas con nectarios, el 36.3% son tropicales, lo que coincide con las conclusiones anteriores (Coley y Aide, 1991).

Finalmente, los resultados indican que: (1) en el bosque montano bajo estudiado es baja la proporción de plantas asociadas con hormigas; (2) la heterogeneidad en el uso de recursos en este sitio es mayor que la encontrada en otros estudios, y que es alta la probabilidad de uso de un recurso específico (néctar extrafloral) por las hormigas; (3) los factores climáticos seleccionados no explican la variación estacional en la frecuencia de asociaciones hormiga-planta; y (4) probablemente la baja riqueza de asociaciones hormiga-planta encontrada, es resultado del bajo porcentaje de especies que presentan nectarios extraflorales en la vegetación, como producto de la dominancia de elementos florísticos holárticos o templados.

AGRADECIMIENTOS

A Luis Quiroz y Carlos Durán, por su ayuda en la identificación de hormigas y plantas, respectivamente. A Víctor Parra-Tabla y Jorge A. Navarro-Alberto por su ayuda con los análisis estadísticos. A Víctor Díaz Castelazo y Edgar Priego Flores por su ayuda en el trabajo de campo. Este estudio fue apoyado económicamente por el CONACyT (proyecto No. 0137-N9506, a VRG) e Instituto de Ecología, A.C. (Proyecto No. 902-16).

LITERATURA CITADA

- Andersen, A.N.** 1991. Parallels between ants and plants: implications for community ecology. *In: C.R. Huxley y D.F. Cutler (eds.), Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. pp. 539-557.
- Beattie, A.J.** 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge 182 pp.
- Bentley, B.L.** 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.
- Brandão, C.R.F.** 1991. Adendo ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Revta. Bras. Ent.* 35: 319-412.
- Cartas, A.** 1993. Aspectos ecológicos de la formicofauna del volcán de San Martín Pajapan. Tesis de licenciatura, Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. México, 78 pp.
- Coley, P.D. & T.M. Aide.** 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. *In: P.W. Price, T.M. Lawinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.), Plant-animal interactions*. John Wiley & Sons, New York. pp. 25-49.
- Cornell, H.V.** 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local richness. *In: R.E. Rickless y D. Schluter (eds.), Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 243-252.
- Cox, C.B. & P.D. Moore.** 1993. *Biogeography*. Blackwell Scientific Publications, Oxford 326 pp.
- Crawley, M.J.** 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 379 pp.
- Cushman, J.H., J.H. Lawton & B.F.J. Manly.** 1993. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia* 95: 30-37.
- Deslippe, R.J. & R. Savolainen.** 1995. Mechanisms of competition in a guild of formicine ants. *Oikos* 72:67-73.
- Díaz-Castelazo, C.** 1997. Uso de recursos de plantas por las hormigas, su estacionalidad y riqueza, en un bosque mesófilo de montaña. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz 28 pp.
- Elias, T.S.** 1983. Extrafloral nectaries: their structure and function. *In: B. Bentley y T. Elias (eds.), The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York. pp. 174-203.
- Farrell, B.D. & C. Mitter.** 1993. Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. *In: R.E. Rickless y D. Schluter (eds.), Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 253-266.
- Francis, B., M. Green & C. Payne (eds.).** 1993. *The GLIM system, release 4 manual*. Clarendon Press, Oxford, 821 pp.
- García-Franco, J.G. & V. Rico-Gray.** 1991. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae) en Veracruz, México. *Brenesia* 35: 61-79.
- Haber, W.A., G.W. Frankie, H.G. Baker, I. Baker & S. Koptur.** 1981. Ants like flower nectar. *Biotropica* 13: 211-214.
- Horvitz, C.C. & D.W. Schemske.** 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65: 1369-1378.
- Huston, M.A.** 1994. *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, 681 pp.
- Keeler, K.H.** 1979. Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants at two elevations in Jamaica. *Biotropica* 11: 152-154.

- , 1980. Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate communities. *Am. Midl. Nat.* 104: 274-280.
- , 1981. Cover of plants with extrafloral nectaries at four northern Californian sites. *Madroño* 28: 26-29.
- Kempf, W.W.** 1972. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomol.* 15: 2-345.
- Koptur, S.** 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosideae) saplings by ants. *Ecology* 65: 1787.
- , 1985. Alternative defenses against herbivory in *Inga* (Fabaceae: Mimosideae) over an elevational gradient. *Ecology* 66:1639-1650.
- , 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: E. Bernays (ed.), *Insect-plant interactions*, Vol. IV. CRC Press, Boca Raton. pp. 81-129.
- Lawton, J.H.** 1991. Species richness, population abundances, and body sizes in insect communities: tropical versus temperate comparisons. In: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G. W. Fernandes y W.W. Benson (eds.), *Plant-Animal Interactions*. John Wiley & Sons, New York. pp. 71-89.
- Lawton, J.H., T.M. Lewinsohn & S.G. Compton.** 1993. Patterns of diversity for the insect herbivores on bracken. In: R.E. Rickless y D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 178-184.
- McLaughlin, J.F. & J. Roughgarden.** 1993. Species interactions in space. In: R.E. Rickless y D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 89-98.
- Miranda, F. & A.J. Sharp.** 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* 31: 313-333.
- Navarro, J.** 1996. La prueba de Q de Cochran. Teoría y aplicaciones en biología. *Ed. Mat.* (México) 8: 78-92.
- Oliveira, P.S. & H.F. Leitão-Filho.** 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* 19: 140-148.
- Oliveira, P.S. & A.T. Oliveira-Filho.** 1991. Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in western Brazil. In: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.), *Plant-animal interactions*. John Wiley & Sons, New York. pp. 163-175.
- Oliveira, P.S. & C.R.F. Brandão.** 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: C.R. Huxley y D.F. Cutler (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. pp. 198-212.
- Ortega, R.** 1981. Proyecto Parque Ecológico Clavijero. Informe INIREB No. 8130034. Xalapa, Veracruz, México, 19 pp.
- Pemberton, R.W.** 1988. The abundance of plants bearing extrafloral nectaries in Colorado and Mojave desert communities of southern California. *Madroño* 35: 238-246.
- Pielou, E.C.** 1978. *Population and community ecology*. Gordon & Breach, New York, 424 pp.
- Price, P.W.** 1991. Patterns in communities along latitudinal gradients. In: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernández y W.W. Benson (eds.), *Plant-animal interactions*. John Wiley & Sons, New York. pp 51-69.

- Puig, H. 1991. *Vegetación de la Huasteca, México*. ORSTOM, Instituto de Ecología, A.C., CEMCA. México, 625 pp.
- Reyes, G.G. & A.M. Breceda. 1985. Análisis de la composición florística y estructura de la vegetación secundaria derivada de un bosque mesófilo de montaña en Gómez Farías, Tamaulipas (México). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 168 pp.
- Rico-Gray, V. 1980. Ants and tropical flowers. *Biotropica* 12: 223-224.
- , 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 173-181.
- , 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, México. *Biotropica* 25: 301-315.
- Rico-Gray, V. & G. Castro. 1996. Effect of an ant-aphid-plant interaction on the reproductive fitness of *Paullinia fuscescens* (Sapindaceae). *Southwest. Nat.* 41: 434-440.
- Rico-Gray, V. & L. da S.L. Sternberg. 1991. Carbon isotopic evidence for seasonal change in feeding habits of *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) in Yucatán, México. *Biotropica* 23: 93-95.
- Rico-Gray, V & L.B. Thien. 1989a. Effect of different ant species on the reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* 81: 487-489.
- , 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. Ellgaard & J.J. Toney. 1989. An unusual animal-plant interaction: feeding of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) by ants. *Am. J. Bot.* 76: 603-608.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.* 35: 25-44.
- Scheiner, S.M. & J.M. Rey-Benayas. 1994. Global patterns of plant diversity. *Evol. Ecol.* 8:331-347.
- Schupp, E.W. & D.H. Feener, Jr. 1991. Phylogeny, lifeform and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. In: C.R. Huxley y D.F. Cutler (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. pp. 175-197.
- Siegel, S. & N.J. Castellan, 1988. *Nonparametric statistics*. McGraw Hill, New York, 399 pp.
- Suárez, L.M.T. 1997. Las hormigas de la ciudad de Coatepec, Veracruz y sus alrededores. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México, 23 pp.
- Thompson, J.N. 1982. *Interaction and coevolution*. John Wiley & Sons, New York, 179 pp.
- , 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, 376 pp.
- Tolome, J. 1993. Caída de hojarasca y comportamiento fenológico de las especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña del parque ecológico Francisco Javier Clavijero (Xalapa, Veracruz). Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México, 74 pp.
- Torres-Hernández, L. 1995. Efecto de diferentes especies de hormiga sobre el éxito reproductivo de *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 79 pp.

- Williams-Linera, G.** 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 41: 443-453.
- Williams-Linera, G. & J. Tolome.** 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a mexican lower montane forest. *Biotropica* 28: 649-656.
- Willis, J.C.** 1973. *A dictionary of the flowering plants and ferns*. 8th edition. Cambridge University Press, Cambridge, 1245 pp.

Recibido: 18 de abril 1997

Aceptado: 30 de septiembre 1997