

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AGROPECUARIAS
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



EFFECTO DEL MUTUALISMO ENTRE *Dalbulus quinquenotatus*
(HEMIPTERA: CICADELLIDAE) Y SUS HORMIGAS ASOCIADAS
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE) SOBRE EL ÉXITO REPRODUCTIVO DE
LA HOSPEDERA *Tripsacum dactyloides* EN CONDICIONES DE
SOMBRA

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

ADELINA VALLE MARTINEZ

LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JALISCO, SEPTIEMBRE 2010.



Universidad de Guadalajara
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y
Agropecuarias

Coordinación de carrera de Licenciado en Biología

C. Adelina Valle Martínez

PRESENTE

Manifestamos a usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de: **TESIS E INFORMES** opción **TESIS** con el título: "Efecto del mutualismo entre *Dalbulus quinquenotatus* (Hemiptera: Cicadellidae) y sus hormigas asociadas (Hymenoptera: Formicidae) sobre el éxito reproductivo de la hospedera *Tripsacum dactyloides* en condiciones de sombra" para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicho trabajo a la **Dr. Gustavo Moya Raygoza**.

Sin más por el momento, reciba un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"PIENSA Y TRABAJA",
"2009, Año del Bicentenario de Charles Darwin"
Las Agujas, Zapopan, Jal., 5 de octubre de 2009

COMITE DE
TITULACION



COMITE DE
TITULACION
EN BIOLOGIA


DRA. GEORGINA ADRIANA QUIROZ ROCHA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

RECIBIDO

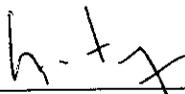
Recibido
Adelina Valle
05-Oct-09

Dra. Teresa de Jesús Aceves Esquivias
 Presidente del Comité de Titulación
 Licenciatura en Biología
 CUCBA
 Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad Tesis e informes, opción tesis con el título: "Efecto del mutualismo entre *Dalbulus quinquenotatus* (Hemiptera: Cicadellidae) y sus hormigas asociadas (Hymenoptera: Formicidae) sobre el éxito reproductivo de la hospedera *Tripsacum dactyloides* en condiciones de sombra" que realizó la pasante Adelina Valle Martínez con número de código 301469401, consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

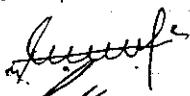
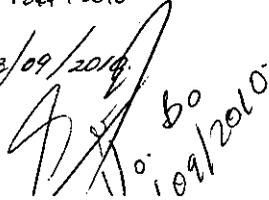
Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente
 Las Agujas, Zapopan, Jal., 31 de Agosto de 2010



 Dr. Gustavo Moya Raygoza

Director

Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dra. Claudia Aurora Uribe Mú		1 / Set / 2010
Dr. Miguel Vázquez Bolaños	Miguel Vázquez Bolaños	3 / Sep / 2010
M. en C. J. Jesús Ruiz Moreno		3 / Sep / 2010
Dra. Ana Lilia Viguera Guzmán (suplente)		03 / 09 / 2010
		11 / 09 / 2010

INDICE DEL CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	2
Mutualismo entre hemípteros y hormigas.....	2
Las chicharritas <i>Dalbulus quinquenotatus</i>	4
La planta hospedera <i>Tripsacum dactyloides</i>	5
PLANEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	6
JUSTIFICACION.....	6
HIPÓTESIS.....	7
OBJETIVOS.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
RESULTADOS.....	10
DISCUSION.....	18
REFERENCIAS CITADAS.....	21

Introducción

Cuando dos especies interdependientes obtienen beneficios recíprocos, ocurre una relación de mutualismo. Estudios sobre la interacción entre las chicharritas *Dalbulus quinquenotatus* DeLong y Nault (Hemiptera: Cicadellidae) y las hormigas asociadas a ésta han probado que esta asociación es obligatoria (Moya-Raygoza y Nault, 2000). El mutualismo entre hormigas y *D. quinquenotatus* ocurre en la parte basal de las hojas de *Tripsacum dactyloides* L. (Larsen *et al.*, 1991). Por lo menos 18 especies de hormigas pueden atender a *D. quinquenotatus*. La hormiga más común es *Brachymyrmex obscurior* Forel. Las hormigas asociadas ayudan a mantener limpio el hábitat de las chicharritas y las protegen de sus enemigos naturales (Larsen *et al.*, 1991), mientras que las hormigas reciben a cambio la mielecilla excretada por las chicharritas (Way, 1963; Larsen *et al.*, 1991; Moya-Raygoza y Larsen, 2001). Esta relación es influenciada por factores abióticos como la sombra. Estudios preliminares sobre el efecto de la sombra han revelado que ésta tiene un efecto positivo sobre el mutualismo entre hormigas y chicharritas. La sombra puede aumentar hasta tres veces el tamaño de la población de las hormigas asociadas debido a un posible mejoramiento del microclima del hábitat de las chicharritas (Moya-Raygoza y Larsen, 2008).

Estudios sobre la interacción de mutualismo entre hemípteros y hormigas han revelado diversos efectos para la planta hospedera (Messina, 1981; Fritz, 1983; Rico-Gray y Castro, 1996). Por ejemplo, Messina (1981) reportó un efecto positivo hacia la planta hospedera cuando esta sostiene la interacción de mutualismo, mientras que Fritz (1983) encontró un efecto negativo hacia la planta hospedera. Sin embargo, para el caso del mutualismo entre cicadélidos-hormigas, nada se sabe sobre el efecto que esta asociación tenga sobre la planta que la hospeda. Por lo tanto, este trabajo se dividió en dos partes: determinar la abundancia de las chicharritas *D. quinquenotatus* y hormigas que las atienden bajo

condiciones de sombra y sin sombra, así como analizar el efecto del mutualismo sobre el desarrollo vegetativo y el éxito reproductivo de la planta hospedera *Tripsacum dactyloides* en un hábitat natural sombreado.

Antecedentes

Mutualismo entre hemípteros y hormigas.

El mutualismo es una interacción entre dos especies en la cual cada una recibe beneficio de la otra. Podemos encontrar muchos ejemplos de mutualismo: micorrizas (hongo-raíces), líquenes (hongo-alga), insectos polinizadores - angiospermas, entre muchos otros. En los trópicos existen diversos casos de mutualismo entre hemípteros y hormigas. Estas asociaciones se dan y dependen de plantas que funcionan como hospederas (Moya-Raygoza, 2000). Los hemípteros aprovechan diversos hábitats que las plantas proveen mientras se alimentan de su savia al usar su aparato bucal succionador (Moya-Raygoza, 2004).

Por ejemplo, para la familia Aphididae, Rico-Gray y Castro (1996) encontraron que una especie de áfido (no determinado) interactúa con hormigas *Camponotus planatus* (Formicidae) en la planta hospedera *Paullinia fuscescens* (Sapindaceae) en las dunas costeras del estado de Veracruz, México. Esta asociación probó ser negativa para la adecuación de la hospedera (medida como producción de frutos de temporada). Los autores concluyeron que el mutualismo entre plantas y hormigas no necesariamente representa un beneficio para la planta y que la presencia de áfidos, en este caso, era un factor negativo para la adecuación de la planta.

Dentro de la familia Membracidae, los estudios sobre el mutualismo han arrojado resultados contrapuestos. Messina (1981), en su estudio con *Publilia concava*, encontró que las hormigas asociadas

del género *Formica* brindan protección efectiva para la planta hospedera *Solidago altissima* (Asteraceae) contra sus defoliadores *Trirhabda virgata* y *T. borealis* (Chrysomelidae). Los tallos de la planta hospedera que albergaban la interacción mostraron mayor crecimiento y producción de semillas comparados con los tallos sin la presencia de la interacción. Caso contrario, el trabajo con los membrácidos *Vanduzeeia arquata* que llevó a cabo Fritz (1983), donde las hormigas *Formica subsericea* se asocian con los membrácidos en la planta hospedera *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae). El estudio probó que la presencia de hormigas asociadas protege tanto a los membrácidos como a los defoliadores *Odontota dorsalis* contra sus enemigos naturales. Esto indirectamente provoca que el daño a la planta sea mayor cuando la asociación se presenta que cuando está ausente.

En la familia de las escamas (Coccidae), una asociación similar se da entre *Cryptostigma guada* Ferris y las hormigas *Camponotus longipilis* Emery y *C. mirabilis* Emery en las plantas de bambú del género *Guada* (Poaceae) (Kondo y Gullan, 2004). Esta asociación es bastante similar a la representada entre las chicharritas y hormigas de diversos géneros, ya que las hormigas protegen y brindan servicios de higiene a los coccidos, a cambio de alimento en forma de mielecilla. Este estudio no se enfocó en saber el efecto de esta interacción sobre la planta hospedera.

Para el caso de la familia que concierne a este estudio (Cicadellidae), un ejemplo de este tipo de interacción es la que se lleva a cabo entre la chicharrita *D. quinquenotatus* y las hormigas asociadas. Dentro de esta asociación se han encontrado participando por lo menos 18 especies de hormigas, de cuatro subfamilias diferentes, siendo las más comunes *B. obscurior* y *Solenopsis geminata* (F.) (Larsen et al., 1991).

El mutualismo entre *D. quinquenotatus* y sus hormigas asociadas comúnmente se encuentra de forma natural en poblaciones de la gramínea *Tripsacum* sp. Estas plantas se encuentran en parches dentro de hábitats abiertos continuamente afectados por el fuego, como lo son las orillas de las carreteras, terracerías y caminos. Esta interacción presenta la mayor abundancia tanto de hormigas

como de chicharritas durante la época de lluvias, cuando la hospedera brinda suculentas y numerosas hojas verdes (Moya-Raygoza, 2004).

Los cicadelidos mirmecófilos dependen de las hormigas para defenderse exitosamente de sus enemigos naturales; por ejemplo, los parasitoides, *Gonatopus moyaraygozai* Olmi y *Anteon ciudadí* Olmi o de arañas depredadoras (Moya-Raygoza, 1990). Además, las hormigas ayudan a la población de chicharritas brindándoles un efectivo servicio sanitario y de control poblacional (depredando ocasionalmente chicharritas) sin el cual la planta hospedera no resistiría la sola presencia de las chicharritas (Moya-Raygoza y Nault, 2000). Las hormigas recogen la mielecilla excretada por las chicharritas, manteniendo así a la planta hospedera limpia y habitable. A cambio, las hormigas obtienen grandes cantidades de comida renovable y de gran valor nutritivo, como es la mielecilla y otros insectos depredadores que se acercan a la planta atraídos por la presencia de chicharritas (Larsen *et al.*, 1991; Moya-Raygoza, 2004).

Las chicharritas *Dalbulus quinquenotatus*.

Dentro de América Latina, el género *Dalbulus* se conforma de al menos 15 especies neotropicales. Los miembros de este género utilizan el maíz (*Zea mays* L.), el teosinte (*Zea* spp.) o sus parientes del género *Tripsacum* como sus plantas hospederas (Nault, 1990). La chicharrita *D. quinquenotatus* es un insecto pequeño de 3.0 – 4.3 mm de largo. Es de color café-naranja y se distingue por los cinco puntos negros que presenta en la cabeza. Se encuentra a elevaciones entre 125 – 1975 msnm en el sur de México y Costa Rica (Moya-Raygoza, 2004). La especie *D. quinquenotatus* se diferencia de sus otras especies del género por el hábito grupal que tiene: los adultos y ninfas se encuentran agregados en la parte basal de las hojas de *Tripsacum*. Este comportamiento se ha observado tanto en estudios hechos en invernadero como en el campo (Larsen *et al.*, 1991).

La chicharrita *D. quinquenotatus* tiene una conducta particular y de importancia ecológica ya que es de las pocas chicharritas que se asocia con hormigas. Así pues, *D. quinquenotatus* presenta varias características típicas de un hemíptero mirmecófilo: secreta grandes cantidades de mielecilla, es gregaria y sedentaria y cuando es perturbada no muestra comportamiento de escape (Larsen *et al.*, 1991). Las grandes producciones de mielecilla las provee en respuesta al estímulo que recibe en su abdomen por parte de las antenas de las hormigas. Estas excreciones son removidas y utilizadas por las hormigas como alimento, ya que les proporciona agua, azúcares, amino ácidos, lípidos y vitaminas. Las chicharritas también brindan proteínas ocasionalmente al ser depredadas por éstas. (Moya-Raygoza, 2004).

La planta hospedera *Tripsacum dactyloides*.

Es una gramínea (pariente del maíz) nativa de México con amplia distribución en América (Estados Unidos, México, Centro América, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Paraguay y Venezuela). Llega a medir en promedio 2 m de altura. Cada macollo se conforma de varios tallos que están unidos subterráneamente. El follaje sale en forma de fuente de la parte central de cada macollo. Sus hojas llegan a medir 1.8 m de largo por 2.5 cm de ancho. Las hojas más externas envuelven a las internas en la parte basal de cada macollo. Sus inflorescencias aparecen desde Junio hasta Septiembre aproximadamente. Presenta una inflorescencia principal que llega hasta la cúspide de la planta y otras laterales que salen del mismo tallo que la principal pero se encuentran más abajo y se presentan hasta que la principal ha madurado y empieza a perder sus semillas. Éstas se elevan en el centro de cada clon por arriba de todas las hojas. La parte basal de sus hojas son hábitat ideal para el desarrollo de pequeños hemípteros sedentarios. Su savia sirve de alimento prácticamente todo el año, a excepción del final de la temporada de secas cuando *T. dactyloides* pierde casi todo su follaje (Jackson y Dewald, 1994; Moya-Raygoza, 2004).

Planteamiento del Problema

Los cicadélidos se encuentran en todo el mundo y constituyen una de las familias más grandes del orden Hemiptera. Se alimentan de la savia de sus plantas hospederas, a las cuales pueden transmitir virus y bacterias. Las especies son importantes vectores de plagas agrícolas (por ejemplo, el Virus del Rayado Fino del Maíz transmitido por *Dalbulus maidis*) (Nault, 1990); además presentan un gran potencial para generar marcados efectos ecológicos a nivel de comunidad al poder alterar dramáticamente la abundancia y el comportamiento predatorio de las hormigas sobre las plantas (Styrsky y Eubanks, 2007). Desafortunadamente se conoce poco de la relación de la mayoría de las especies con las plantas hospederas y hasta ahora, no existen estudios para conocer el efecto del mutualismo entre cicadélidos y sus hormigas asociadas sobre el desarrollo vegetativo y el éxito reproductivo de la planta hospedera. Asimismo, existen muy pocos estudios sobre el efecto de la sombra en el mutualismo entre cicadélidos y hormigas.

Justificación

Este trabajo es pionero en el análisis del éxito reproductivo de plantas que hospedan una relación de mutualismo entre cicadélidos y hormigas. La realización de este trabajo servirá de modelo para evaluar otros ejemplos de interacción Cicadellidae-hormigas. Lo anterior es importante para poder entender mejor las relaciones de mutualismo entre cicadélidos y hormigas, el papel de los factores abióticos (como la sombra) y su posible efecto sobre la reproducción de la planta hospedera.

Hipótesis

El mutualismo entre hormigas y *D. quinquenotatus* es favorecido en los hábitat sombreados y la presencia de mutualismo no afecta el desarrollo vegetativo ni la producción de semillas de *T. dactyloides* en condiciones de sombra.

Objetivos

1. Verificar el efecto positivo de la sombra en la relación de mutualismo entre *D. quinquenotatus* y *B. obscurior*.
2. Determinar si existe efecto del mutualismo entre *D. quinquenotatus* y hormigas sobre el desarrollo vegetativo y el éxito reproductivo de *T. dactyloides*.

Materiales y Métodos

Efecto de la sombra en la abundancia de chicharritas y hormigas.

Esta primera parte del estudio se efectuó en condiciones controladas en Zapopan, Jalisco, México (20°44'N 103°30'W) a 1,570 msnm. Aquí se establecieron dos tratamientos uno con sombra (45% - 32880 Lux) y otro sin sombra (68600 Lux). Para establecer ambos tratamientos, plantas de *T. dactyloides* fueron colectadas de una población natural en Zapopan. A través de la propagación del rizoma se obtuvieron plantas de *T. dactyloides*, las cuales fueron plantadas en macetas (30 cm de diámetro por 33 cm de altura). En cada maceta se tenía una planta con 2 o tres tallos. En total se tuvieron 34 tallos para el tratamiento sin sombra, distribuidos en 15 macetas y 32 tallos para el tratamiento con sombra, distribuidos en 15 macetas. Cada tallo fue identificado numéricamente con un marcador negro indeleble.

Las macetas fueron acomodadas de manera contigua en dos círculos, cada uno con 15 macetas localizadas a 1 m del centro (Figura 1): con sombra y sin sombra. El nivel de sombra fue creado con una malla sombra arriba de uno de los círculos, ubicada a 3 m de distancia sobre las macetas. En cada maceta se colocaron 20 adultos de *D. quinquenotatus*. Las macetas se cubrieron con una malla fina para ayudar al establecimiento de las chicharritas en la parte basal de las hojas de *T. dactyloides*. Después de dos semanas las mallas fueron retiradas y una maceta con nido de *B. obscurior* fue depositado en el centro de cada tratamiento.

Una vez establecidos los tratamientos, se contabilizó cada siete días el número de hormigas y de chicharritas (adultos y ninfas) en cada tallo entre las 10:00 y las 13:00 hrs cada semana entre el 11 de Octubre y 29 de noviembre del 2006. Las plantas se regaron cada cuarto día. A través del análisis de la varianza (ANOVA) de medidas repetidas, se compararon el número de hormigas y chicharras entre los dos tratamientos a través del tiempo (SPSS para Windows 15). Los valores del número de hormigas y chicharritas fueron previamente transformados (X^2) para obtener normalidad.

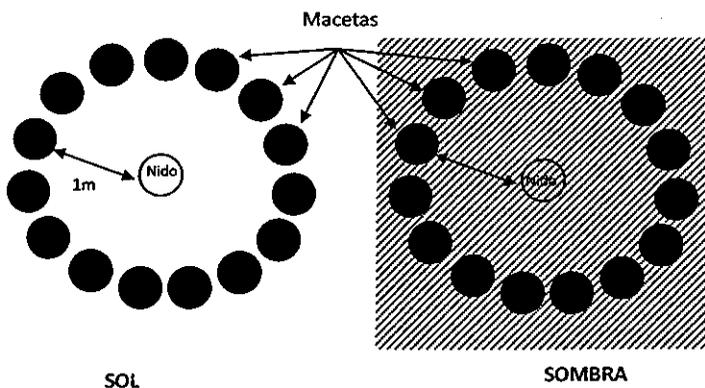


Fig. 1. Acomodo de las 15 macetas en el tratamiento sin sombra (sol) y las 15 macetas en el tratamiento con sombra en Zapopan, Jalisco, México.

Efecto del mutualismo entre chicharritas y hormigas en el desarrollo vegetativo y el éxito reproductivo (producción de semillas) de la hospedera *T. dactyloides* en condiciones de sombra.

El estudio fue realizado en Los Camachos, Jalisco, México (20°49'N 103°20W). Ahí se encuentra de forma natural la asociación de mutualismo entre chicharritas y hormigas en un hábitat sombreado. Treinta tallos de *T. dactyloides* fueron elegidos de manera aleatoria y numerados con un marcador indeleble negro a fines de Junio de 2009. De éstos, 15 tallos tenían la presencia del mutualismo y 15 tallos no tenían el mutualismo (tallos control). Sin embargo, para el 28 de Agosto de 2009, fecha en que se colectaron todos los insectos para fines estadísticos, los tallos se encontraban: 18 con mutualismo y 12 tallos control. Debido a que el mutualismo en los tallos seleccionados no fue constante a través del tiempo, entre Agosto 29 y Septiembre 2 de 2009, se seleccionaron al azar otros 25 tallos adicionales de los cuales 15 contaban con mutualismo y 10 no presentaban la asociación. Por lo tanto, se colectaron los insectos presentes en 55 tallos: 33 tallos con mutualismo y 22 tallos sin mutualismo.

La intensidad de luz y las horas luz por día que recibió el microhabitat (hojas basales) de los 30 tallos seleccionados, fue determinada con un medidor digital de luz (Extech Instruments; Modelo 401025) el 7 de Octubre del 2009, fecha en que se tuvo disponibilidad para utilizar el aparato.

La presencia de mutualismo en las hojas basales y el número de hojas por cada tallo seleccionado fue registrada a finales de Junio, Julio, y Agosto de 2009 entre las 1200 y 1600 horas. Debido a que la protección de la planta ante otros herbívoros puede variar dependiendo de la especie de hormiga presente en el mutualismo, en el último muestreo, entre el 28 de Agosto y 2 de Septiembre, se determinó para los 33 tallos con mutualismo y los 22 tallos sin mutualismo: la altura, número de hojas dañadas por herbívoros, número de hormigas y número de chicharritas (ninfas y adultos) con la finalidad de determinar el efecto del mutualismo sobre el desarrollo vegetativo de la hospedera; así como número de semillas producidas para evaluar el efecto del mutualismo sobre el éxito reproductivo de la planta. El número de semillas fue contado en el laboratorio. Además, las hormigas y chicharritas

fueron colectadas con un aspirador y en el laboratorio se contabilizaron e identificaron utilizando un microscopio estereoscópico, claves taxonómicas y ejemplares comparativos. Las hormigas y chicharritas se colectaron hasta el final del estudio para no perturbar la asociación de mutualismo durante el experimento. El éxito reproductivo de la planta fue definido por el número de semillas producidas. El análisis estadístico empleado fue un ANOVA de medidas repetidas para comparar el número de hojas totales entre plantas con mutualismo y sin mutualismo a través del tiempo. Los valores fueron transformados (χ^2) para obtener normalidad. A través del análisis Mann-Whitney U se compararon el número de hojas dañadas y altura de las plantas (para evaluar el crecimiento vegetativo), y el número de semillas (para evaluar el éxito reproductivo) entre los tallos con y sin mutualismo. La misma prueba de Mann-Whitney U se uso para comparar el número de hojas dañadas, numero de chicharritas totales, número de ninfas y número de adultos cuando fueron atendidas por *B. obscurior* o *S. geminata* y así poder determinar si existen diferencias en la protección que brindan las hormigas a la planta hospedera. De igual manera se aplicó dicha prueba para comparar el número individuos entre las dos especies de hormigas.

Resultados

Efecto de la sombra en la abundancia de chicharritas y hormigas.

El mutualismo entre *B. obscurior* y *D. quinquenotatus* estuvo presente en ambos tratamientos (con y sin sombra); sin embargo, el número de hormigas presentes en los dos tratamientos fue significativamente diferente (ANOVA repetida; $F = 2.67$; $df = 1,7$; $P = 0.01$) (Figura 2). Las hormigas tuvieron mayor abundancia en las plantas sombreadas que las plantas sin sombra. El número de chicharritas (adultos y ninfas) fue significativamente diferente (ANOVA repetida; $F = 3.00$; $df = 1,7$; $P = 0.004$) entre ambos tratamientos (con y sin sombra) (Figura 3). El mayor número de chicharritas ocurrió

en *T. dactyloides* en sombra. Por otra parte, la sombra tuvo un efecto positivo en el número de ninfas pero no de adultos. La cantidad de ninfas fue significativamente diferente (ANOVA repetida; $F = 2.73$; $df = 1,7$; $P = 0.01$) entre los tratamientos sin sombra y con sombra (Figura 4). Por el contrario, el número de adultos entre los dos tratamientos no fue significativamente diferente (ANOVA repetida; $F = 0.81$; $df = 1,7$; $P = 0.58$) (Figura 5).

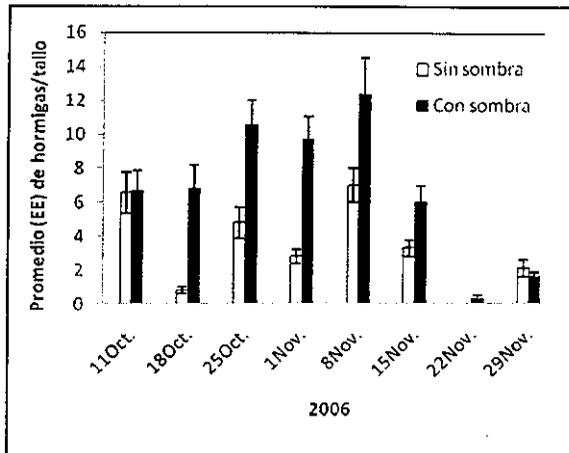


Fig. 2. Promedio (\pm Error estándar) de hormigas asociadas con *D. quinquenotatus* en la parte basal de las hojas de *T. dactyloides* a través del tiempo bajo los tratamientos con y sin sombra en Zapopan, Jalisco, México.

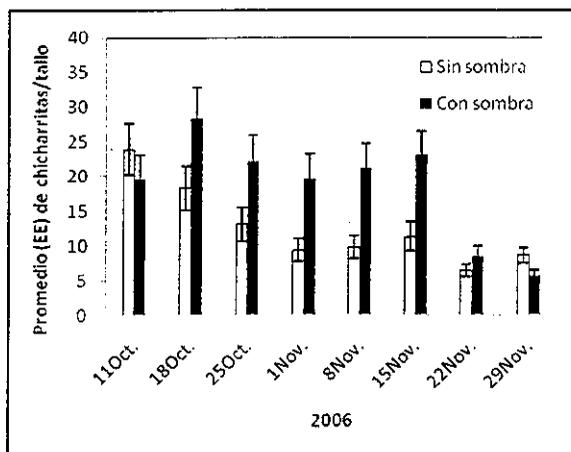


Fig. 3. Promedio (\pm Error estándar) de chicharritas (adultos y ninfas) *D. quinquenotatus* en la parte basal de las hojas de *T. dactyloides* a través del tiempo bajo los tratamientos con y sin sombra en Zapopan, Jalisco, México.

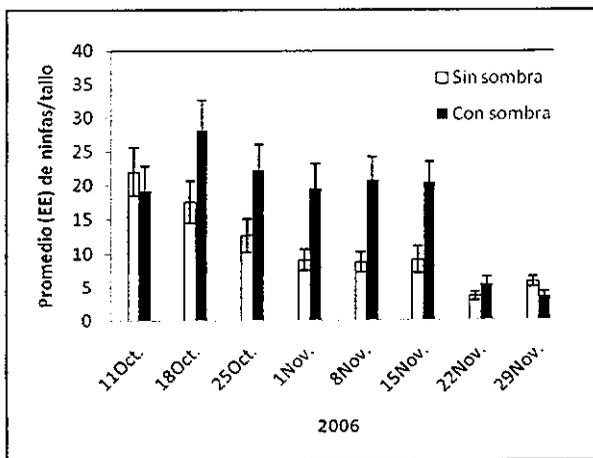


Fig. 4. Promedio (\pm Error estándar) de ninfas *D. quinquenotatus* en la parte basal de las hojas de *T. dactyloides* a través del tiempo bajo los tratamientos con y sin sombra en Zapopan, Jalisco, México.

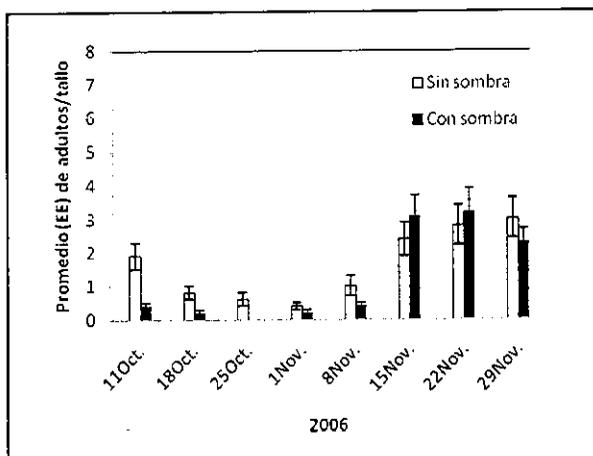


Fig. 5. Promedio (\pm Error estándar) de adultos *D. quinquenotatus* en la parte basal de las hojas de *T. dactyloides* a través del tiempo bajo los tratamientos con y sin sombra en Zapopan, Jalisco, México.

Efecto del mutualismo entre chicharritas y hormigas en el desarrollo vegetativo y el éxito reproductivo (producción de semillas) de la hospedera *T. dactyloides* en condiciones de sombra.

La sombra promedio presente fue de 90% (2133 Lux) en el microhabitat donde ocurrió el mutualismo. Las horas de luz recibidas por los tratamientos fue 13h/día. El mutualismo se dio entre chicharritas y hormigas de las especies *B. obscurior* o *S. geminata*. De los 15 tallos con mutualismo seleccionados al principio, para el final del tiempo del muestreo, diez (66.66%) tuvieron esta condición de manera constante. De los 15 tallos sin mutualismo (control), cinco (33.33%) mantuvieron constante esta condición a través del tiempo (cuadro 1).

Los datos obtenidos de las plantas con mutualismo contra las plantas sin mutualismo (controles), no presentaron diferencias significativas en el número de hojas totales (ANOVA repetida; $F = 0.18$; $df = 1,2$; $P = 0.83$) (Figura 6-A), desde Junio hasta Agosto 2009. Los análisis estadísticos se trabajaron con 33 muestras con mutualismo contra 22 muestras sin mutualismo (control) que se tuvieron al final del estudio. El 28 de Agosto los tallos con y sin mutualismo presentaron una altura similar (Mann-Whitney; $U = 340.50$; $P = 0.69$) (Figura 6-B), un número de semillas similar (Mann-Whitney; $U = 62$; $P = 0.15$) (Figura 6-C) y un número similar de hojas dañadas (Mann-Whitney; $U = 98$; $P = 0.58$) (Figura 7-A).

En los tallos donde ocurrió el mutualismo las especies de hormigas *B. obscurior* o *S. geminata* se encontraron atendiendo a las chicharritas. Las hormigas *B. obscurior* son de menor tamaño y muestran una conducta menos agresiva que *S. geminata*. Nunca se observaron las dos especies atendiendo a *D. quinquenotatus* en un mismo tallo. Las hojas de *T. dactyloides* fueron igualmente dañadas por larvas de un taxa de lepidóptera de la familia Arctiidae cuando las chicharritas fueron atendidas por *B. obscurior* o *S. geminata* (Mann-Whitney; $U = 133.50$; $P = 0.95$) (Figura 7-B). Específicamente, el número de *B. obscurior* y *S. geminata* fue similar (Mann-Whitney; $U = 105.500$; $P = 0.29$) (Figura 7-D); sin embargo el número de chicharritas totales fue mayor cuando atendidas por *B. obscurior* que cuando atendidas por

S. geminata (Mann-Whitney; $U = 74.50$; $P = 0.03$) (Figura 7-C). El número de chicharritas adultas fue similar (Mann-Whitney; $U = 133$; $P = 0.96$) cuando atendidas por alguna de estas dos especies de hormigas (Figura 7-D); sin embargo una mayor cantidad de ninfas (Mann-Whitney; $U = 81$; $P = 0.05$) se encontró cuando fueron atendidas por *B. obscurior* que cuando atendidas por *S. geminata* (Figura 7-D).

	Junio	Julio	Agosto
M-1	O	O	X
M-2	O	O	O
M-3	O	O	O
M-4	O	O	O
M-5	O	O	O
M-6	O	O	O
M-7	O	X	X
M-8	O	O	O
M-9	O	O	O
M-10	O	O	O
M-11	O	O	O
M-12	O	O	O
M-13	O	X	X
M-14	O	X	X
M-15	O	X	X
C-1	X	X	O
C-2	X	X	X
C-3	X	X	X
C-4	X	X	O
C-5	X	X	X
C-6	X	X	O
C-7	X	X	O
C-8	X	X	O
C-9	X	X	X
C-10	X	X	O
C-11	X	O	X
C-12	X	O	O
C-13	X	O	X
C-14	X	X	X
C-15	X	X	O

Cuadro 1. Seguimiento temporal de los tallos seleccionados en Los Camachos, Jalisco, México, donde M = tallos con mutualismo, C = tallos sin mutualismo (control), O = presencia de mutualismo, X = ausencia de mutualismo. Los tallos remarcados presentaron el tratamiento de manera constante durante los tres meses.

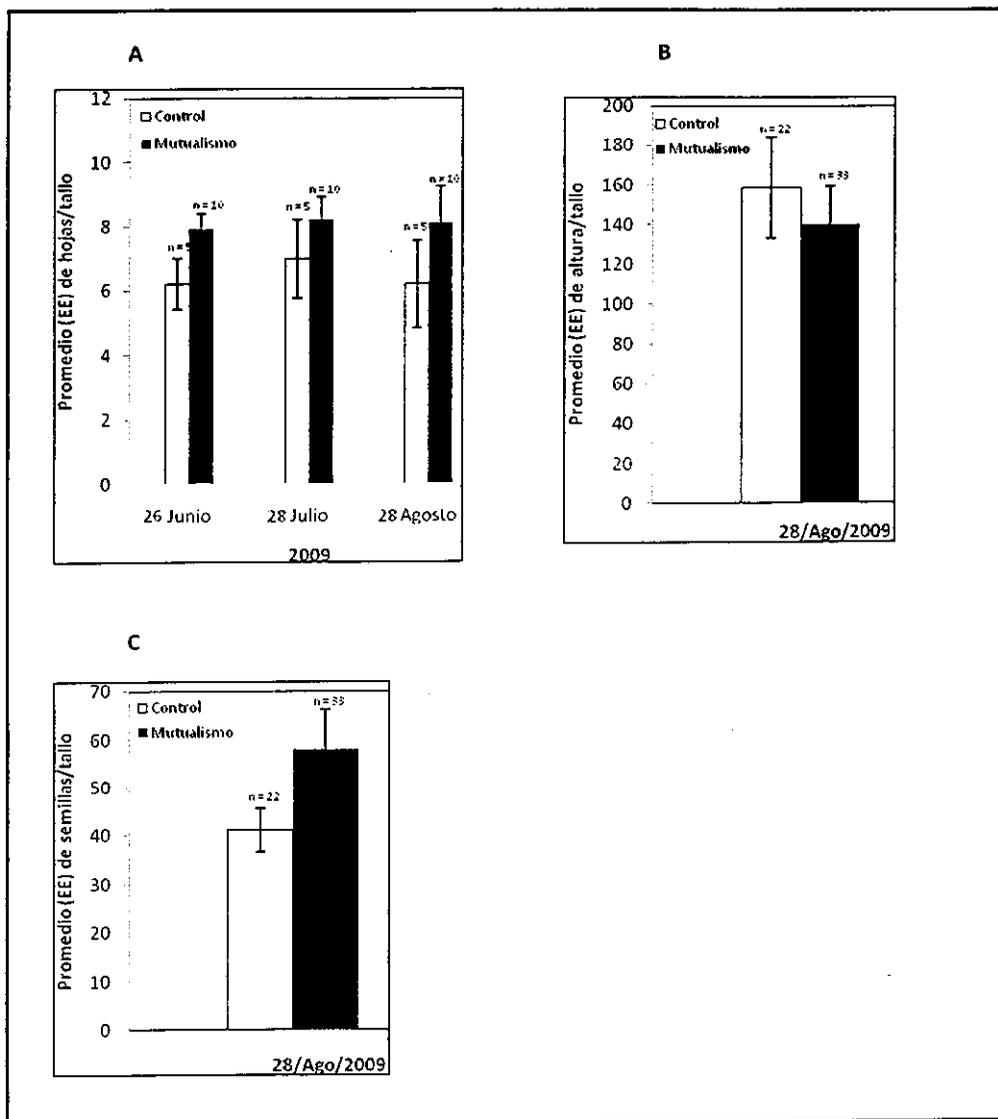


Fig. 6. Promedio (\pm Error estándar) de A) hojas por tallo de *T. dactyloides* a través del tiempo, B) altura de los tallos de *T. dactyloides* y C) semillas producidas por inflorescencia principal de cada tallo de *T. dactyloides* con la presencia y ausencia de mutualismo (control) entre chicharritas y hormigas.

Discusión

Estudios experimentales usando sombra inducida con pared de madera han encontrado que hábitats sombreados aumentan el número de individuos de chicharritas y hormigas en mutualismo (Moya-Raygoza y Larsen, 2008). De igual forma, en este estudio, al emplear malla para sombra permanente, la presencia de chicharritas y hormigas fue mayor en el hábitat sombreado en comparación con el soleado. Posiblemente la reducción de temperatura e incremento de humedad inducido por la sombra favorece a las hormigas y chicharritas, particularmente a las ninfas. Además, puede ser que *Tripsacum* presente mayor estrés hídrico en hábitats soleados, lo que afectaría su turgencia y disponibilidad de agua para que los herbívoros tengan acceso o puedan aprovechar el nitrógeno (Waring y Cobb, 1992; Koricheva *et al.*, 1998; Huberty y Denno, 2004).

Algunas interacciones entre insectos y plantas pueden ser más perjudiciales que benéficas para la planta hospedera (Rico-Gray *et al.*, 2004). Así pues, asociaciones de mutualismo entre hormigas y hemípteros albergadas por una planta, han mostrado diversos efectos sobre quien los hospeda. Por ejemplo, la interacción entre *Coccus viridis* (Coccidae), *Toumeyella* sp. (Coccidae) y las hormigas *Azteca* sp. (Formicidae) en huertos de cítricos en el país de Trinidad, tiene un efecto positivo para las plantas hospederas. Esta interacción propicia la presencia y sobrevivencia de los cóccidos, además de eliminar a las termitas *Nasutitermes costalis* así como bloquear la defoliación de *Atta cephalotes* (Formicidae). Sin la presencia de *Azteca* sp., las plantas se ven severamente afectadas por *Atta cephalotes* y los cóccidos mueren (Jutsum *et al.*, 1981). Contrario al resultado hallado en el estudio anterior, Rico-Gray y Castro (1996), hallaron que la presencia de las hormigas *C. planatus* tiene un efecto negativo para la planta hospedera *P. fuscescens* (Sapindaceae). Ésta produce menos frutos en presencia del mutualismo que sin él. Incluso dentro de una misma familia de hemípteros se han encontrado resultados cruzados. Por un lado, el mutualismo entre *P. concava* (Membracidae) y las hormigas del género *Formica*, logra proteger

a la hospedera *S. altissima* (Asteraceae) contra los herbívoros *T. virgata* y *T. borealis* (Coleoptera); además de que la planta presenta mayor producción de semillas en sus tallos ocupados por la asociación (Messina, 1981). Por otro lado, *V. arquata* (Membracidae) en mutualismo con *F. subsericea* (Hymenoptera), tienen un efecto negativo sobre su hospedera *R. pseudoacacia* (Fabaceae). Las hormigas al proteger tanto a los membrácidos como a los defoliadores de la hospedera *O. dorsalis* (Coleoptera), provocan un daño secundario en ésta (Fritz, 1983). En este estudio no se encontró efecto positivo o negativo hacia las estructuras vegetativas y reproductivas de *T. dactyloides* en presencia del mutualismo.

Los estudios que se han realizado son pocos y los resultados son bastante variados (Jutsum *et al.*, 1981; Fritz, 1983; Messina, 1981; Rico-Gray y Castro, 1996; Styrsky y Eubanks, 2007); además de que los efectos resultantes de una interacción así son en gran parte espacio-temporal dependientes (Cushman y Whitham, 1989; Bronstein, 1994). Es por lo anterior que aún no se puede definir algún patrón evidente de los efectos que tendrá la asociación de mutualismo hemípteros-hormigas hacia la planta que las hospeda.

En lo que respecta a este trabajo, la falta de efecto del mutualismo hacia el desarrollo vegetativo y reproductivo, podría deberse a que la asociación no tiene una presencia constante en un mismo tallo. Cushman y Whitham (1989) y Bronstein (1994) han observado que la variación temporal del mutualismo tiene gran influencia en los efectos que éste tendrá sobre sus asociados. Así pues, con la presión ejercida por las chicharritas distribuida a través del tiempo a lo largo de los diferentes tallos, puede que el efecto en general sobre la planta sea nulo.

En este estudio no se encontraron más protegidas las plantas con mutualismo; sin embargo, el daño por herbívoros jamás se encontró en la parte basal de la planta (donde se presenta el mutualismo). El hecho de que *T. dactyloides* no sea protegida de la herbivoría sugiere que las hormigas posiblemente limitan su protección al área donde se desarrolla el mutualismo, ignorando el resto de la planta. Esto

puede deberse a que las hormigas encuentran suficiente protección para su fuente de comida (chicharritas) y el área donde está, ya que la herbivoría en el resto de la planta parece no ser bastante como para afectar el desarrollo en general de la planta y que, por consecuencia, se vea afectada la parte basal de la planta de donde ellas obtienen su beneficio. Lo anterior podría compararse con la protección limitada que brindan las hormigas a *Acacia drepanolobium* (Fabaceae) que presenta nectarios extraflorales. La planta se ve beneficiada en sus estructuras vegetativas; sin embargo, sus estructuras reproductivas no reciben esta misma atención por parte de las hormigas (Palmer y Brody, 2007).

Se ha sugerido que relaciones de mutualismo donde participan hormigas más agresivas, la protección brindada a la planta hospedera es mayor (Buckley y Gullan, 1991; Palmer y Brody, 2007); sin embargo, aquí se encontró que *S. geminata*, quien es más agresiva que *B. oscurior* (Larsen *et al.*, 1991), protege por igual a *T. dactyloides*. Así mismo, el resguardo de las estructuras reproductivas de la planta no está garantizado por la presencia de hormigas (Palmer y Brody, 2007). Desafortunadamente en este caso, como el mutualismo no mostró efecto alguno sobre la reproducción de la hospedera, no nos permite aclarar cuál de las dos especies de hormigas pudiera proteger mejor las inflorescencias de *Tripsacum* o incluso, si alguna de ellas las protegen del todo.

Futuros estudios deberán enfocarse en responder: ¿qué tanto se mueve el mutualismo?, ¿cuánto tiempo están presentes las chicharritas en el ciclo de *Tripsacum*?, ¿a dónde van o qué pasa con las chicharritas en la época de secas?, ¿qué tanto se desplazan las hormigas para atender a las chicharritas?, ¿qué tamaño de área son capaces de cubrir las hormigas que participan en el mutualismo?

Referencias Citadas

- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9:214-217.
- Buckley R. and P. Gullan. 1991. More Aggressive Ant Species (Hymenoptera: Formicidae) Provide Better Protection for Soft Scales and Mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* 23:282-286.
- Cushman, J. H. and T. G. Whitham. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age specific, and density-dependent effects. *Ecology* 4:1040-1047.
- Fritz, R. S. 1983. Ant protection of a host plant's defoliator: consequence of an ant-membracid mutualism. *Ecology* 64:789-797.
- Huberty, A. F. and R. F. Denno. 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85:1383-1398.
- Jackson, L. L. and C. L. Dewald. 1994. Predicting evolutionary consequences of greater reproductive effort in *Tripsacum dactyloides*, a perennial grass. *Ecology* 75:627-641.
- Jutsum, A. R., J. M. Cherrett and M. Fisher. 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca* sp. *Journal of Applied Ecology* 18:187-195.
- Kondo, T. and P.J. Gullan. 2004. A new species of ant-tended soft scale of the genus *Cryptostigma* Ferris (Hemiptera: Coccidae) associated with bamboo in Peru. *Neotropical Entomology* 33:717-723.
- Koricheva, J., S. Larsson and E. Haukioja. 1998. Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annual Review of Entomology* 43:195 – 216.
- Larsen, K. J., F. E. Vega, G. Moya-Raygoza and L. R. Nault. 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with the leafhopper *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) on gamagrasses in Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 84:498-501.
- Messina, F. J. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on Goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology* 62:1433-1440.
- Moya-Raygoza, G. 1990. Parasitoides de *Dalbulus* spp. (Homoptera: Cicadellidae) en Jalisco, Mexico. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Centro de Entomología y Acarología, Chapingo, México.
- Moya-Raygoza, G. 2000. Colonización de la chicharrita *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) y sus hormigas asociadas en su planta hospedera perturbada. *Folia Entomológica Mexicana* 109:61-71.

- Moya-Raygoza, G. 2004. Gamagrass leafhopper *Dalbulus quinquenotatus* Delong and Nault (Hemiptera: Cicadellidae) en Encyclopédia of Entomology (Ed. by John L. Capinera), volumen 2:947-949. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Moya-Raygoza, G. and L. R. Nault. 2000. Obligatory mutualism between *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) and attendant ants. *Annals of the Entomological Society of America* 93:929-940.
- Moya-Raygoza, G. and K. J. Larsen. 2001. Temporal resource switching by ants between honeydew produced by the fivespotted gamagrass leafhopper (*Dalbulus quinquenotatus*) and nectar produced by plants with extrafloral nectarines. *The American Midland Naturalist* 146:311-320.
- Moya-Raygoza, G. and K. J. Larsen. 2008. Positive effects of shade and shelter construction by ants on leafhopper-ant mutualism. *Environmental Entomology* 37:1471-1476.
- Nault, N. L. 1990. Evolution of an insect pest: maize and the corn leafhopper, a case of study. *Maydica* 35:165-175.
- Palmer, T. M. and A. K. Brody. 2007. Mutualism as a reciprocal exploitation: African plant-ants defend foliar but not reproductive structures. *Ecology* 88:3004-3011.
- Rico-Gray, V. and G. Castro. 1996. Effect of an ant-aphid interaction on the reproductive fitness of *Paullinia fuscencens* (Sapindaceae). *The Southwestern Naturalist* 41:434-440.
- Rico-Gray, V., P.S. Oliveira, V. Parra-Tabla, M. Cuautle and C. Díaz-Castelazo. 2004. Ant-plant interactions: their seasonal variation and effects on plant fitness. pp. 221-239 en M.L. Martínez & N. Psuty (eds.), Coastal Sand Dunes: Ecology and Restoration, Ecological Studies 171. Springer-Verlag, Berlin.
- Styrsky J. D. and M. D. Eubanks. 2007. Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B*. 274:151-164.
- Waring, G. L. and N. S. Cobb. 1992. The impact of plant stress on herbivore population dynamics. pp. 167-226 en E. A. Bernays, editor. Insect-plant interactions. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8:307-344.

BIBLIOTECA CUCBA