

Efectos de la atención de *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) sobre agregaciones de *Enchenopa sericea* Walk. (Hemiptera, Membracidae)

MARÍA C PEROTTO, LILIANA M BUFFA & MIGUEL A DELFINO ✉

Cátedra de Entomología, Fac. de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Univ. Nac. de Córdoba, ARGENTINA

RESUMEN. Las agregaciones del membrácido *Enchenopa sericea* Walk. son atendidas por hormigas *Camponotus rufipes* (Fabricius) sobre brotes de *Caesalpinia gilliesii* (Wall. et Hook.) Dietr. en La Quebrada, Río Ceballos, provincia de Córdoba. Para conocer los efectos de esta atención sobre las oviposturas, ninfas y adultos del membrácido, se impidió la atención de hormigas a 25 agregaciones y otras 74 se utilizaron como controles; en ambos casos fueron censadas desde octubre de 1997 hasta marzo de 1998. Se registró una correlación entre el número total de hormigas y de membrácidos. El número promedio de ninfas aumentó en las agregaciones atendidas, como así también el de machos, hembras y la proporción de sexos. Las oviposturas no fueron atractivas para *Camponotus rufipes*. Las hembras de *Enchenopa sericea* aparentemente permanecieron más tiempo junto a las oviposturas en las agregaciones no atendidas, lo que es interpretado como una forma de cuidado parental. Proporcionalmente, las hormigas atendieron un mayor número de adultos, lo que estaría relacionado con la cantidad de melado disponible. [Palabras clave: *Enchenopa sericea*, Membracidae, *Camponotus rufipes*, Formicidae, interacciones.]

ABSTRACT. Attendance effects of *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) on aggregations of *Enchenopa sericea* Walk. (Hemiptera, Membracidae): *Enchenopa sericea* Walk. (Membracidae), a gregarious, sap-feeding treehopper, is tended by the ant *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Formicidae) on *Caesalpinia gilliesii* (Wall. et Hook.) Dietr. (Fabaceae) shrubs in La Quebrada, Río Ceballos, province of Córdoba. We investigated the effects of ant-attendance on eggs, nymphs and adults of the membracid. Local populations of the membracid and their associated ants were counted nondestructively at weekly intervals during 21 weeks from October 1997 to March 1998. Seventy-four ant-present aggregations (control) and 25 ant-excluded aggregations (unattended) were studied. The results of field censuses revealed a positive correlation between ants and membracids. Attendance greatly increases the mean number of surviving nymphs, reaching them higher numbers in ant-present aggregations than in ant-excluded aggregations. The mean number of females and males, and the sexual ratio, were greater when attended by the ants than where ants were excluded. Eggs were not attractive to *Camponotus rufipes* and no correlation was found with them. *Enchenopa sericea* females apparently remain longer with the egg masses in the absence of ants to attract them to the future group of nymphs, and this behaviour is interpreted as a form of parental care. Proportionally, ants attended adults in larger numbers than nymphs, suggesting that ant attendance can be related to the quantity of honeydew available. [Keywords: *Enchenopa sericea*, Membracidae, *Camponotus rufipes*, Formicidae, interactions.]

INTRODUCCIÓN

Las relaciones mutualistas entre insectos son muy variables, dependiendo del ambiente donde se desarrollan. Las hormigas son uno de los insectos mutualistas más ubicuos encontrados en la naturaleza, pues establecen asociaciones estrechas y frecuentes con una gran variedad de plantas, hongos y, particularmen-

te, insectos fitófagos tales como homópteros (Hemiptera) y lepidópteros (Cushman 1991). Varias familias de homópteros presentan asociaciones mutualistas con hormigas, entre ellas Aphididae, Coccidae, Pseudococcidae, Psyllidae, Cicadellidae, Cercopidae, Fulgoridae y Membracidae (Hölldobler & Wilson 1996). Estos insectos fitófagos, durante el proceso de alimentación, filtran la savia de las plantas excretando sustancias azucaradas (melado)

✉ Cátedra de Entomología, Fac. de Cs. Exactas, Físicas y Nat., UN Córdoba; Av. Vélez Sarsfield 299; 5000 Córdoba; ARGENTINA. madelfino@arnet.com.ar

Recibido: 22 noviembre 2001; Revisado: 25 febrero 2002
Versión final: 16 abril 2002; Aceptado: 17 abril 2002

que algunas especies de hormigas utilizan como alimento; a cambio, ellas les brindan protección frente a parasitoides, arañas e insectos predadores. También se mencionan otros beneficios que obtienen los homópteros involucrados en estas interacciones, tales como incremento de su tasa de alimentación y disminución de la emigración; pero, además, las hormigas mantienen la higiene de las colonias y evitan la infestación por hongos al remover constantemente el material azucarado. En algunos casos los transportan a mejores sitios de alimentación, como así también pueden protegerlos ante condiciones climáticas adversas al construir refugios alrededor de las colonias. En algunas especies de Membracidae se observa la transferencia de cuidado parental hacia hormigas que participan de la atención (Way 1963; Buckley 1987a, 1987b; Hölldobler & Wilson 1990; Bach 1991; Buckley & Gulian 1991; Cushman & Whitham 1991). Algunos autores mencionan que las hormigas benefician también a la planta hospedadora de los hemípteros, protegiéndola de otros herbívoros (Messina 1981; Fritz 1982, 1983; Buckley 1983, 1987a, 1987b; Bach 1991) o removiendo el melado —sustrato favorable para el desarrollo de hongos de la fumagina— que provoca muerte y abscisión de las hojas (Bach 1991). Si bien hay especies de homópteros solitarios, también es frecuente encontrar especies que forman agregaciones en colonias densas, reduciendo de este modo el territorio de atención de las hormigas, facilitando así la colecta de melado y la defensa de los homópteros frente a sus enemigos naturales (Mc Evoy 1979; Wood & Guttman 1982).

El cuidado parental de las hembras de membrácidos hacia los huevos y la progenie es frecuente (Wood 1974, 1977, 1979; Hinton 1977; Mc Evoy 1979). Las hembras de *Umbonia crassicornis* Amyot & Serville permanecen junto a las oviposuras, realizan incisiones en el tallo de la planta hospedadora para facilitar la alimentación de las ninfas y mantienen a la progenie agregada, protegiéndola de potenciales predadores (Wood 1974; Wood & Dowell 1985). El cuidado parental está altamente correlacionado con la supervivencia de la descendencia. En algunos casos, como en *Entylia bactriana* (F.) y el complejo *Enchenopa binotata* Say, el cuidado parental se restringe a oviposuras y ninfas de los primeros estadios, mientras que todos los estadios ninfales son

atendidos por hormigas recolectoras de melado que aumentan la supervivencia ninfal (Wood 1977; Cushman & Whitham 1989; Olmstead & Wood 1990). Bristow (1983, 1984a) comprobó en *Publilia reticulata* Van Duzee que la atención de las hormigas aumenta el número de ninfas sobrevivientes, disminuye el tiempo de desarrollo de las mismas y aumenta su tamaño corporal. Además, las hembras de esta especie cambian su comportamiento en presencia de hormigas, disminuyendo la permanencia junto a las agregaciones de ninfas, dejándolas al cuidado de las hormigas para realizar puestas adicionales en otros sitios.

El propósito de este trabajo es aportar conocimientos sobre el mutualismo hormiga–hemíptero, estudiando el membrácido *Enchenopa sericea* Walk. (Hemiptera, Membracidae) atendido por *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) sobre *Caesalpinia gilliesii* (Wall. et Hook.) Dietr. (Fabaceae, Caesalpinoideae), teniendo en cuenta el impacto de la atención de *Camponotus rufipes* en los distintos estados del ciclo biológico de *Enchenopa sericea*, como así también considerar si esta atención influye en el comportamiento de cuidado parental del membrácido.

MÉTODOS

El estudio de la interacción entre *Camponotus rufipes* y *Enchenopa sericea* sobre *Caesalpinia gilliesii* se realizó en la Reserva Hídrica La Quebrada, ubicada en la localidad de Río Ceballos, a 35 km de la ciudad de Córdoba. Se seleccionó una ladera de aproximadamente 1.2 ha, con abundancia del arbusto nativo *Caesalpinia gilliesii*; mediante monitoreos semanales previos se detectaron las plantas que comenzaban a ser colonizadas por *Enchenopa sericea*, verificando la atención de estas agregaciones por *Camponotus rufipes*.

Un total de 99 agregaciones de *Enchenopa sericea*, ubicadas en 41 plantas, fueron identificadas con cintas numeradas en octubre de 1997. Para impedir la atención de las hormigas en las agregaciones de membrácidos, se aislaron 25 de ellas (elegidas al azar) mediante un anillo adhesivo, de base resinosa, aplicado en la base de los brotes (Fritz 1982, 1983). Las 74 agregaciones restantes no fueron aisladas, por lo que las hormigas las atendieron, siendo consideradas como controles para el

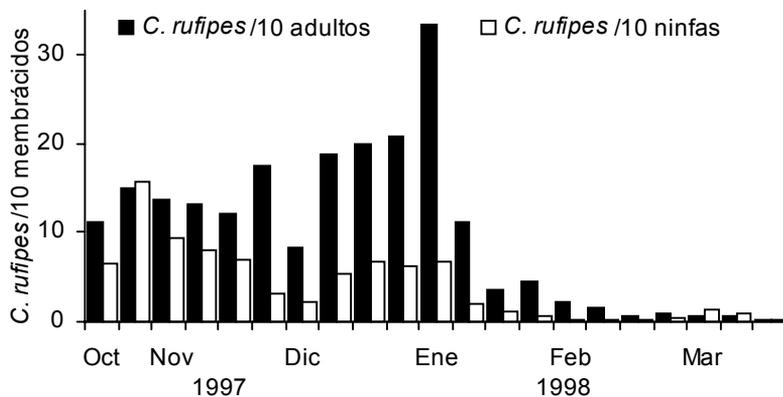


Figura 1. Variación temporal en el número promedio de *Camponotus rufipes* atendiendo membracidos (adultos y ninfas) en La Quebrada, Córdoba.

Figure 1. Temporal variation of the mean number of *Camponotus rufipes* attending membracids (adults and nymphs) in La Quebrada, Córdoba.

análisis de las relaciones numéricas entre hormigas y membracidos.

Se realizaron censos semanales desde octubre de 1997 hasta marzo de 1998. En cada censo se tomaron los siguientes datos de cada brote: número de hormigas, número y sexo de membracidos adultos, número de ninfas y oviposturas.

Se utilizó la prueba *U* de Mann-Whitney para dos muestras independientes, con el propósito de observar diferencias entre agregaciones atendidas y no atendidas por hormigas, considerando el número de membracidos, distintos estados del ciclo biológico y proporciones entre estados y sexos. Se utilizó una correlación por rangos de Spearman entre: 1) hormigas y membracidos, 2) hormigas y los distintos estados del membracido, 3) cantidad de hormigas cada diez membracidos adultos y cada diez ninfas, y 4) los estados y sexo del membracido (hembras, machos, ninfas y oviposturas).

RESULTADOS

En las agregaciones control se observó una correlación positiva y significativa entre el número de membracidos adultos ($r = 0.927, P < 0.01$) y de ninfas ($r = 0.667, P < 0.05$) con respecto a las hormigas.

Las hormigas atendieron con mayor preferencia a los membracidos adultos en comparación con sus ninfas, pues a igual proporción de adultos y ninfas, el número de hormigas que los atendieron fue considerablemente mayor para adultos, algo que se manifestó du-

rante todo el período de estudio (Figura 1). A continuación se considera el impacto de esta atención tanto sobre el número total de membracidos como sobre los distintos estados del mismo.

Se encontraron diferencias en el número total de membracidos entre las agregaciones no atendidas por hormigas y las agregaciones control, con mayor número de individuos en presencia de hormigas. Las mayores diferencias se encontraron en el mes de enero; en ambas situaciones se observó un pico poblacional a comienzos de diciembre y otro menor en febrero, declinando la población hacia fines de marzo (Figura 2). Existió una estrecha

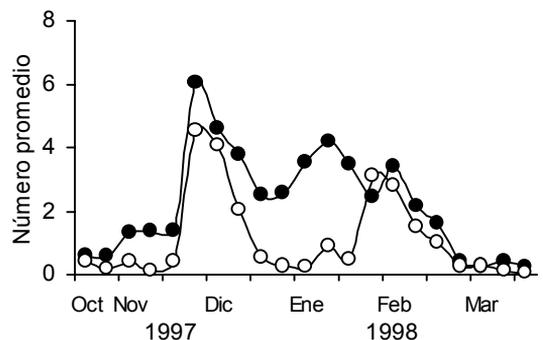


Figura 2. Variación temporal en el número promedio de *Enchenopa sericea* (adultos y ninfas) en agregaciones control (círculos negros) y en agregaciones no atendidas por hormigas (círculos blancos) en La Quebrada, Córdoba.

Figure 2. Temporal variation of the mean number of *Enchenopa sericea* (adults and nymphs) in control (solid circles) and unattended (empty circles) aggregations in La Quebrada, Córdoba.

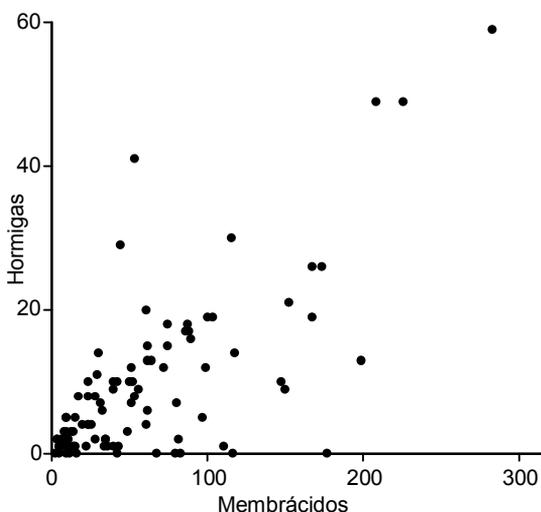


Figura 3. Relación entre el número total de hormigas *Camponotus rufipes* y de membrácidos *Enchenopa sericea* (adultos y ninfas) en La Quebrada, Córdoba.

Figure 3. Relationship between the total numbers of *Camponotus rufipes* ants and *Enchenopa sericea* membracids (adults and nymphs) in La Quebrada, Córdoba.

relación entre el número total de membrácidos y de hormigas, siendo la correlación positiva y significativa ($r = 0.8773$, $P < 0.01$; Figura 3).

Las diferencias entre las agregaciones no atendidas y las agregaciones control fueron significativas aún tomando cada estado del membrácido en particular (adultos y ninfas). Cuando hembras, machos y ninfas fueron atendidos por hormigas, alcanzaron mayor número de individuos. En cuanto a las oviposuras, éstas no presentaron diferencias estadísticamente significativas con respecto a la atención de hormigas (Tabla 1).

Las proporciones entre los estados y sexos del membrácido fueron afectadas significativamente por la exclusión de hormigas. Para el caso de oviposuras/hembras, fue mayor en las agregaciones no atendidas, debido a la disminución de hembras, sin que se registraran diferencias significativas en el número de oviposuras. En cuanto a la cantidad de ninfas por oviposura, fue menor en agregaciones no atendidas por hormigas. No obstante, la relación ninfas/hembras no presentó diferencias significativas entre tratamientos. También los machos y hembras disminuyeron en las agregaciones no atendidas por hormigas, incluyendo la proporción de sexos (Tabla 2).

Las agregaciones estaban conformadas por una mayoría de ninfas, que superaron grandemente al número de adultos (Tabla 1). Además, la proporción de sexos estuvo correlacionada en las agregaciones control ($r = 0.749$, $P < 0.01$), pero no así en las no atendidas, debido a la disminución proporcional de machos en estas agregaciones (Tabla 1).

DISCUSIÓN

Durante todo el muestreo (6 meses), la población de membrácidos atendidos por hormigas superó en número a la población de membrácidos privada de dicha atención, y más notablemente al considerar el estado de ninfa; esta diferencia fue mayor en enero debido a la mortalidad de ninfas en agregaciones no atendidas. Numerosos estudios sobre interacción hormigas–membrácidos muestran que el tamaño poblacional disminuye marcadamente cuando las agregaciones no son atendidas por hormigas (Fritz 1982; Wood 1982; Buckley 1983, 1990; Bristow 1984a, 1984b; Cushman & Addicott 1989; Cushman & Whitham 1989, 1991). Si bien el promedio de adultos (hembras y machos) fue menor con respecto a los otros estados del membrácido, ellos presentaron las diferencias más significativas entre agregaciones atendidas y no atendidas por hormigas; en estas últimas se encontraron pocos adultos, ya que probablemente abandonan la planta hospedadora en

Tabla 1. Número promedio (\pm EE) de *Enchenopa sericea* (hembras, machos, oviposuras y ninfas) en agregaciones control ($n = 74$) y en agregaciones no atendidas por hormigas ($n = 25$) en La Quebrada, Córdoba. La P corresponde a la Prueba U de Mann-Whitney (a 2 colas).

Table 1. Mean number (\pm SE) of *Enchenopa sericea* (females, males, egg masses and nymphs) in control aggregations ($n = 74$) and in unattended aggregations ($n = 25$) in La Quebrada, Córdoba. P -values from two-tailed Mann-Whitney U test are also shown.

	Control	No atendidas	P
Hembras	6.33 \pm 0.86	2.52 \pm 0.59	0.0018
Machos	4.02 \pm 0.65	0.72 \pm 0.20	0.0001
Adultos	10.36 \pm 1.41	3.24 \pm 0.67	<0.0001
Oviposuras	13.83 \pm 2.36	22.56 \pm 5.25	0.2284
Ninfas	36.87 \pm 7.09	20.40 \pm 6.64	0.0661

Tabla 2. Proporciones entre diferentes estados de *Enchenopa sericea* en agregaciones control y en agregaciones no atendidas por hormigas en La Quebrada, Córdoba. Los datos son promedios \pm EE, con número de muestras entre paréntesis. La *P* corresponde a la Prueba *U* de Mann–Whitney (a 2 colas).

Table 2. Ratio between different stages of *Enchenopa sericea* in control and unattended aggregations in La Quebrada, Córdoba. Data are mean \pm SE, with sample size in brackets. *P*-values from two-tailed Mann–Whitney *U* test are also shown.

	Control	No atendidas	<i>P</i>
Ninfas/Oviposturas	3.88 \pm 0.86 (61)	1.65 \pm 0.78 (20)	0.0065
Machos/Hembras	0.67 \pm 0.11 (65)	0.35 \pm 0.16 (17)	0.0107
Oviposturas/Hembras	2.58 \pm 0.35 (65)	9.48 \pm 3.87 (17)	0.0027
Ninfas/Adultos	4.05 \pm 0.68 (72)	3.10 \pm 0.85 (19)	0.3819
Ninfas/Hembras	5.54 \pm 0.62 (65)	4.74 \pm 1.65 (17)	0.1843

ausencia de hormigas, como sugiere Messina (1981).

Wood (1982) observó que el número de individuos en las agregaciones influye en la atracción de hormigas. Mc Evoy (1979) indica que los membrácidos de la especie *Publilia reticulata* aumentan la atracción de las hormigas según sus patrones de agregación. De acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, las comparaciones entre número de hormigas que atienden igual número de ninfas y adultos indican que las hormigas prefieren atender a los membrácidos adultos, posiblemente porque los adultos poseen la capacidad de producir más melado. De este modo, las hormigas obtendrían mayor cantidad de melado atendiendo menor cantidad de individuos. En este sentido, Fritz (1982) observó que las correlaciones positivas entre las abundancias de *Formica subsericea* (Say) y *Vanduzeeia arquata* Say sugieren que la atención de las hormigas está relacionada con la cantidad de melado disponible.

Wood (1974, 1977, 1979) comentó que, en algunas especies, las hembras son esenciales para el éxito en la maduración de los huevos y la descendencia debido al cuidado parental (e.g., en *Umbonia crassicornis*, *Entylia bactriana* y *Platycotis vittata* (Fabricius)). Bristow (1983) presentó evidencias sobre la transferencia del cuidado parental a las hormigas por parte de las hembras de *Publilia reticulata*, las que entonces abandonan sus ninfas y realizan puestas adicionales que aumenta su rendimiento. Bristow (1985) comentó que todos los estados de *Publilia reticulata* fueron altamente atractivos para las hormigas, excepto el estado de huevo. Las hembras de algunas especies poseen hábitos de ovipostura que promueven la agregación de la descendencia y así su fácil

localización y atención por hormigas (Mc Evoy 1979; Wood 1979, 1982; Messina 1981). En este estudio se encontró un mayor número de hembras en las agregaciones atendidas, las que poseen tendencia a depositar las oviposturas de manera agregada, permaneciendo junto a las mismas. Las oviposturas no fueron atendidas por hormigas y tampoco se registraron diferencias estadísticamente significativas entre las agregaciones control y las no atendidas, aunque se observó una tendencia de mayor cantidad de oviposturas en las agregaciones no atendidas, probablemente debido a que las hembras permanecen en ellas colocando aún más oviposturas en espera de hormigas para transferir el cuidado parental. En las agregaciones control, mientras tanto, las hembras podrían transferir este cuidado a las hormigas y entonces buscar nuevos sitios para ovipositar, lo que explicaría el menor número de oviposturas en estas agregaciones.

La cantidad de ninfas por ovipostura fue mayor en las agregaciones atendidas por hormigas, lo cual podría deberse a un incremento en el número de ninfas sobrevivientes debido a la atención y a que poseen menor capacidad de desplazamiento con respecto a los adultos. En las agregaciones no atendidas por hormigas las ninfas estaban cubiertas por melado y presentaban una alteración en su color. Wood (1977, 1982), Fritz (1982), Bristow (1983, 1984a) y Cushman & Whitham (1989) demostraron que la influencia de las hormigas es más notable sobre la supervivencia de ninfas que sobre la de adultos. Según Beattie (1985), Buckley (1987a) y Bach (1991), la falta de remoción del melado por las hormigas ocasiona el crecimiento de hongos, aumentando la mortalidad de las ninfas. Además, éstas son

más vulnerables al ataque de enemigos naturales, al ser menos esclerotizadas que los adultos (Cushman & Addicott 1989).

La cantidad de hembras estuvo correlacionada con el número de ninfas en las agregaciones atendidas por las hormigas. El comportamiento de cuidado parental de las hembras de *Enchenopa sericea* observado en este estudio se limitó a la permanencia junto a las oviposturas para atraer hormigas a la futura agregación de ninfas. Olmstead & Wood (1990) concluyeron que en *Entylia bactriana* las ninfas de las masas de huevos abandonadas por las hembras antes de eclosionar tienen menor posibilidad de ser atendidas por hormigas, siendo necesarias las hembras progenitoras para atraer a las hormigas hacia las ninfas de primer estadio (ya que estas últimas solas no producen gran cantidad de melado). Los primeros y los últimos estadios son protegidos por las hormigas recolectoras de melado, las que incrementan la supervivencia ninfal (Wood 1977). Fritz (1982), para explicar el aumento en el número de hormigas que atienden ninfas de los últimos estadios y adultos, sugirió que las ninfas mayores y los adultos proveerían más cantidad de melado que las ninfas jóvenes, aún cuando éstas sean más numerosas. Además, existen algunas especies de membrácidos en las cuales las agregaciones de ninfas son atendidas por hormigas pero sin que las hembras progenitoras estén activamente involucradas, como menciona Wood (1982) para *Enchenopa binotata* y Bristow (1983, 1984b) para *Publilia reticulata*.

Se observó una tendencia de *Enchenopa sericea* a mantenerse en agregaciones atendidas por hormigas. Esto es beneficioso en esta clase de mutualismo, ya que minimiza el territorio de atención y facilita la defensa de las colonias de homópteros por hormigas. Las agregaciones pueden ser mantenidas de maneras distintas; Wood (1977) mencionó a la atención de hormigas como la causa del mantenimiento de las agregaciones de *Entylia bactriana*.

La menor proporción hembras–machos en las agregaciones no atendidas se debería a que los machos abandonarían estas agregaciones, mientras que las hembras permanecerían un tiempo mayor junto a las oviposturas. Wood & Dowell (1985) observaron esta característica en *Umbonia crassicornis*, agregando que las diferencias sexuales en maduración y movili-

dad serían los factores que promueven la exogamia. A su vez, ésta estaría interactuando para promover la separación temporal y espacial de machos y hembras de la misma edad nacidos en la misma planta, siendo los machos quienes dejan las agregaciones antes que las hembras. Wood & Keese (1990) concluyeron lo mismo a partir de observaciones del comportamiento de apareamiento del complejo *Enchenopa*.

BIBLIOGRAFÍA

- BACH, CE. 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scale (*Coccus viridis*) and plants (*Plushea indica*). *Oecologia* **87**:233–239.
- BEATTIE, AJ. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- BRISTOW, C. 1983. Treehopper transfer parental care to ants: a new benefit of mutualism. *Science* **220**:532–533.
- BRISTOW, C. 1984a. Differential benefit from ant attendance to two species of homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* **53**:715–726.
- BRISTOW, C. 1984b. Spatial segregation between *Aphis vernoniae* (Aphididae) and *Publilia reticulata* (Membracidae), two species of colonial homoptera on New York ironweed. *Can. Entomol.* **116**:855–859.
- BRISTOW, C. 1985. The life histories of two species of homoptera on ironweed (*Vernonia* spp.) with summaries of host and geographical ranges. *J. Kansas Entomol. Soc.* **57**:632–638.
- BUCKLEY, R. 1983. Interaction between ant and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* **58**:132–136.
- BUCKLEY, R. 1987a. Ant–plant–homopteran interactions. *Adv. Ecol. Res.* **16**:53–73.
- BUCKLEY, R. 1987b. Interactions involving plants, homoptera and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**:111–135.
- BUCKLEY, R. 1990. Ants protect tropical homoptera against nocturnal spider predation. *Biotropica* **22**:207–209.
- BUCKLEY, R & P GULIAN. 1991. More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scale and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica* **23**:282–286.
- CUSHMAN, JH. 1991. Host–plant mediation of insect mutualisms variable outcome in herbivore–ant interaction. *Oikos* **61**:1–138.
- CUSHMAN, JH & JF ADDICOTT. 1989. Intra and inter specific competition for mutualists: ants as a limited and limiting resource for aphids. *Oecologia* **79**:315–321.
- CUSHMAN, JH & TG WHITHAM. 1989. Conditional mutualism in a membracid–ant association: temporal, age-specific and density-dependent effects. *Ecology* **70**:1040–1047.

- CUSHMAN, JH & TG WHITHAM. 1991. Competition mediating the outcome of a mutualism: protective services of ants as a limiting resource for membracids. *Am. Nat.* **138**:851–865.
- FRITZ, RS. 1982. An ant-treehopper mutualism: effects of *Formica subsericea* on the survival of *Vanduzeeae arquata*. *Ecol. Entomol.* **7**:267–276.
- FRITZ, RS. 1983. Ant protection of a host plant's defoliator: consequences of an ant–membracid mutualism. *Ecology* **64**:789–797.
- HINTON, HE. 1977. Subsocial behavior and biology of some Mexican membracid bugs. *Ecol. Entomol.* **2**:61–69.
- HÖLLDOBLER, B & EO WILSON. 1990. *The ants*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- HÖLLDOBLER, B & EO WILSON. 1996. *Viaje a las hormigas*. Grijalbo Mondadori, Barcelona, España.
- MC EVOY, PB. 1979. Advantages and disadvantages to group living in treehoppers (Homoptera: Membracidae). *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* **11**:1–3.
- MESSINA, FJ. 1981. Plant protection as a consequence of an ant-membracid mutualism: interactions on goldenrod (*Solidago* sp.). *Ecology* **62**:1433–1440.
- OLMSTEAD, KL & TK WOOD. 1990. The effect of clutch size and ant-attendance on egg guarding by *Entylia baccata* (Homoptera Membracidae). *Psyche* **97**:111–119.
- WAY, MJ. 1963. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* **8**:307–344.
- WOOD, TK. 1974. Aggregation behavior of *Umberia crassicornis* (Homoptera: Membracidae). *Can. Entomol.* **106**:169–173.
- WOOD, TK. 1977. Role of parental female and attendant ant in the maturation of the treehopper, *Entylia baccata* (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology* **2**:264–272.
- WOOD, TK. 1979. Sociality in the Membracidae. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* **11**:15–22.
- WOOD, TK. 1982. Ant-attendance nymphal aggregation in the *Umberia binotata* complex (Homoptera: Membracidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **75**:649–653.
- WOOD, TK & R DOWELL. 1985. Reproductive behavior and dispersal in *Umberia crassicornis* (Homoptera: Membracidae). *Fla. Entomol.* **68**:151–158.
- WOOD, TK & SI GUTTMAN. 1982. The ecological and behavioral basis for the development of reproductive isolation in the sympatric *Umberia binotata* complex. *Evolution* **36**:233–242.
- WOOD, TK & MC KEESE. 1990. Host-plant-induced assortative mating in *Umberia* treehoppers. *Evolution* **44**:619–628.