

Interacción Hormiga-Polinizador en Cacao¹

W. Goitia*, C. Bosque*, K. Jaffe*

ABSTRACT

More than 40 ant species were found distributed in patches on *Theobroma cacao* trees in cultivated and in wild cocoa in Venezuela. *Azteca foreli* and *Wasmania auropunctata* were found covering 80% of the plants in commercial plantations, but were absent on wild growing cocoa in the Venezuelan Amazon. The presence of these ants had no effect on the survival of flower buds, pollinated flowers and fruits, but *A. foreli* reduced significantly (over 42%) the number of pollinated flowers compared to flowers on branches of the same trees where ants had been excluded; whereas *W. auropunctata* increased by 46% the number of flowers pollinated, suggesting that ants interact with the pollinators and/or pollinate the flowers. Thus, management of ant populations, excluding *A. foreli* from the trees, should be explored as a possibly useful device in increasing cocoa production.

COMPENDIO

Se encontraron más de 40 especies diferentes de hormigas distribuidas en parches sobre árboles de *Theobroma cacao* cultivados y salvajes, en Venezuela. *Azteca foreli* y *Wasmania auropunctata* cubrían el 80% de las plantas en las plantaciones y estaban ausentes en el cacao de crecimiento espontáneo en la Amazonia venezolana. La presencia de estas hormigas no tenía ningún efecto sobre la supervivencia de los botones florales, flores polinizadas o frutos, pero *A. foreli* reducía significativamente en más del 42% el número de flores polinizadas en comparación con troncos del mismo árbol donde las hormigas habían sido excluidas, mientras que *W. auropunctata* incrementaba en un 46% el número de flores polinizadas, lo que sugiere que estas hormigas interactúan con los polinizadores o polinizan las flores. Por ello, el manejo de poblaciones de hormigas, excluyendo a especies de *A. foreli* de las plantas, debería explorarse como un método para incrementar la producción de cacao.

INTRODUCCION

Aunque existe poca evidencia directa, la función que con mayor frecuencia se les atribuye a las hormigas es la de defender las plantas contra insectos herbívoros y otros parásitos, pues ellas son coloniales y, generalmente, agresivas cerca de su sitio de anidación (4). En el caso de *Theobroma cacao* en la región de Barlovento, Miranda, Ven., se encontró que existe un nivel de asociación casi obligatorio entre plantas de cacao y colonias de hormigas, especialmente del género *Azteca*, las cuales excluyen a las otras especies de insectos de su territorio (13). Ello hace que ciertas especies de hormigas puedan ser utilizadas como agentes de control biológico.

La existencia de especies de hormigas dominantes provoca una distribución espacial, en forma de parches o mosaicos, en las plantaciones de cacao y que la mayoría de los árboles son forrajeados por al menos una de las especies de hormigas dominantes. A lo largo del día son muchos los árboles que sufren la acción de las hormigas (4, 18, 20).

Soetardi (30) recolectó insectos visitantes de la flor de *T. cacao*, e identificó 30 especies, de las cuales 12 (40%) eran dípteros. Dentro de este grupo, las del género *Forcipomya* se encontraron con mayor frecuencia (36%). Sin embargo, Soetardi capturó siete obreras de especies de hormigas (23.3%), cargando polen sobre flores.

Las flores tienen una conformación morfológica que dificulta el acceso de los insectos caminadores a sus partes internas (8, 9). Por ejemplo, la flor de *T. cacao* tiene tricomas y glándulas que segregan sustancias de recompensa para los polinizadores (35) que podrían ser atractivas para las hormigas. Sin embargo, las hormigas, a pesar de estar siempre presentes y ser numéricamente dominantes en el ecosistema de las selvas tropicales, se encuentran con poca frecuencia en el interior de las flores (14, 17).

¹ Recibido para publicación el 3 de mayo de 1991. Los autores agradecen al FONAIAP-Estación Experimental Miranda la valiosa ayuda prestada, en especial a los ingenieros Pedro Sánchez y Cirilo Girón.

* Departamento de Biología de Organismos, Universidad Simón Bolívar, Apartado 89000, Caracas 1080, Ven

En el presente trabajo se estudian las interacciones entre las especies de hormigas dominantes en plantación de *T. cacao* y las flores, y su influencia en los niveles de polinización.

MATERIALES Y METODOS

Lugares de trabajo

Los ensayos se realizaron en los campos experimentales del Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIAP)-Estación Experimental Miranda (Caucagua y Padrón) en Barlovento, Miranda, una de las principales zonas cacaoteras de Venezuela entre enero y diciembre de 1989. En la primera estación se trabajó intensivamente sobre una parcela con 208 árboles dispuestos en hileras y separados 3 m x 3 m en un área total de 3060 m². Las plantas de *T. cacao* no fueron tratadas con insecticidas, por lo menos, cinco meses antes del experimento.

Se recolectaron hormigas que se encontraban sobre árboles de crecimiento espontáneo de *T. cacao*, en diferentes localidades del Territorio Federal Amazonas: Toki, Wasiña, Coyowateri y Cacuri. Las primeras dos regiones estaban relativamente más intervenidas en comparación con Cacuri, pues en ellas habitan indígenas de la etnia Yecuana, que siembran cacao, mientras que en Coyowateri los Yanomami no siembran cacao, pero sí lo consumen.

Distribución espacial de hormigas

Para determinar el número de especies de hormigas, presentes sobre las plantas de *T. cacao*, su abundancia y el posible dominio de algunas de ellas, se recolectaron todas las que se encontraban en las plantas, utilizando el método de recolección directa (25). Las diferentes especies recogidas se colocaron en frascos con alcohol al 70%, identificando la planta de procedencia para su posterior reconocimiento en el laboratorio.

Observación de las interacciones hormiga-flor

Para determinar si existían especies de hormigas que interactúan con las flores, se observaron 534 flores en las primeras horas de la mañana (6:30 a.m. a 8:30 a.m.). La mitad de ellas fueron dobladas con ayuda de un alfiler, de tal forma que sus partes distales (sépalos, pétalos, estaminodios y ovario) tuvieran contacto con la corteza del árbol. Al comparar la presencia de las hormigas en estas flores con aquellas sin ninguna inter-

ferencia, se pudo establecer si el pedicelo representa un obstáculo en el acceso de las hormigas a las partes distales. Se realizaron, cada 10 min, tres series de observaciones de 2 min anotando la presencia o la ausencia de hormigas y homópteros en las flores, y las partes florales sobre las cuales se encontraban.

En otro ensayo se determinó la interacción que tenían las especies de hormigas con el pedicelo, colocando éste sobre el camino de las hormigas más abundantes (*A. foreli* y *W. auropunctata*). Se esperaron 5 min antes de hacer las anotaciones. Las observaciones se realizaron en la mañana (8:00 a.m. a 10:00 a.m.). Se anotó el tipo de comportamiento observado y su frecuencia. Como control se utilizó un trozo de nervadura de la hoja seca de la planta de aproximadamente el mismo diámetro y largo del pedicelo. Los controles se realizaron 10 min después del ensayo con el pedicelo cerca del lugar donde se había colocado.

Para determinar si los tricomas glandulares ubicados en el pedicelo floral eran comidos o no por insectos (caminadores o voladores), se realizó el siguiente ensayo: de las ramas previamente excluidas de hormigas, según el procedimiento descrito más abajo para los experimentos de polinización, y de ramas no excluidas de hormigas, se recolectaron flores con sus pedicelos una semana o más después del tratamiento. A cada flor se le contaron los tricomas glandulares en un área de 1 milímetro cuadrado.

Grado de polinización

Este ensayo tuvo como objetivo determinar la posible influencia de las hormigas sobre el grado de polinización de las plantas de *T. cacao*.

Se trabajó con plantas autocompatibles; fueron escogidos aquellos individuos que tenían dos ramas bajas (hasta 1.70 m de altura) de aproximadamente el mismo diámetro y largo, así como condiciones de sombra y luz similares, con abundantes capullos florales y hormigas de las especies dominantes. En cada extremo de las ramas se enrolló una cinta de polietileno sobre la que se untó resina comercial (*Tree Tanglefoot*) en toda su extensión, de manera que se impedía el paso de insectos caminadores. Se removieron las hormigas que se observaban sobre la rama entre las dos cintas. Se colocó una gota de miel con Lannate al 1% (S-metil N-[(metilcarbamoil) oxi] tiocetimidato) que se degrada en 48 horas.

Después de transcurrida una semana y confirmada la ausencia de hormigas en las ramas experimentales, se procedió a marcar los capullos florales de aproximadamente 2 mm de longitud con alfileres

clavados en la corteza, al lado del cojinete floral, para no afectar la floración (1). Cada dos días se registraban las flores presentes. Cuando los capullos comenzaron la antesis (apertura floral), se continuaron las observaciones, anotándose el número de flores que permanecían sobre el cojinete floral. Se registraron como no fecundadas las flores caídas y como fecundadas aquellas que permanecían en el cojinete y mostraban un aumento en el volumen del ovario. Se continuó observando un grupo de flores para determinar su grado de supervivencia hasta llegar a los chireles (pequeños frutos) de aproximadamente 3 cm de longitud.

Los datos de cada árbol se analizaron por pares de ramas (i.e. ramas con y sin hormigas), utilizando el test pareado de Wilcoxon.

RESULTADOS

Distribución espacial de las hormigas

En el muestreo de hormigas se recolectaron especímenes de 12 géneros y 14 especies (Cuadro 1). Las especies más abundantes, en ambos muestreos (agosto y diciembre), fueron *A. foreli*, *W. auropunctata*, *Paratrechina* sp. 1, *Camponotus crasus* y *Ectatomma ruidum*. Sin embargo, la frecuencia sobre las plantas

de la primera de ellas disminuyó, junto con *Solenopsis* sp. 1, en la segunda recolección en relación con la de agosto, mientras que la de las otras especies aumentó, apareciendo además otras especies. En la plantación, la mayoría de los árboles tienden a estar ocupados por las especies dominantes y son pocas las plantas ocupadas por varias especies de hormigas.

En el Territorio Federal Amazonas, la variedad de especies de hormigas recolectadas fue mayor: 16 géneros con 28 especies. No se encontraron especies con alta frecuencia sobre las plantas de cacao, donde la dominante fue *Crematogaster* sp. 1, en siete plantas en Wasiña y nueve en Cacuri (Cuadro 2).

Las especies más frecuentes en la plantación (Caucagua) no se presentaron en las plantas de cacao silvestre del Territorio Federal Amazonas. Las especies comunes en las dos áreas fueron *Zacryptocerus* sp. 1, *Crematogaster* spp., *Camponotus crasus*, *Paratrechina* sp. 2 y *Cephalotes artratus* y, al comparar datos anteriores (13), se puede agregar a *Monasid bispinosa*.

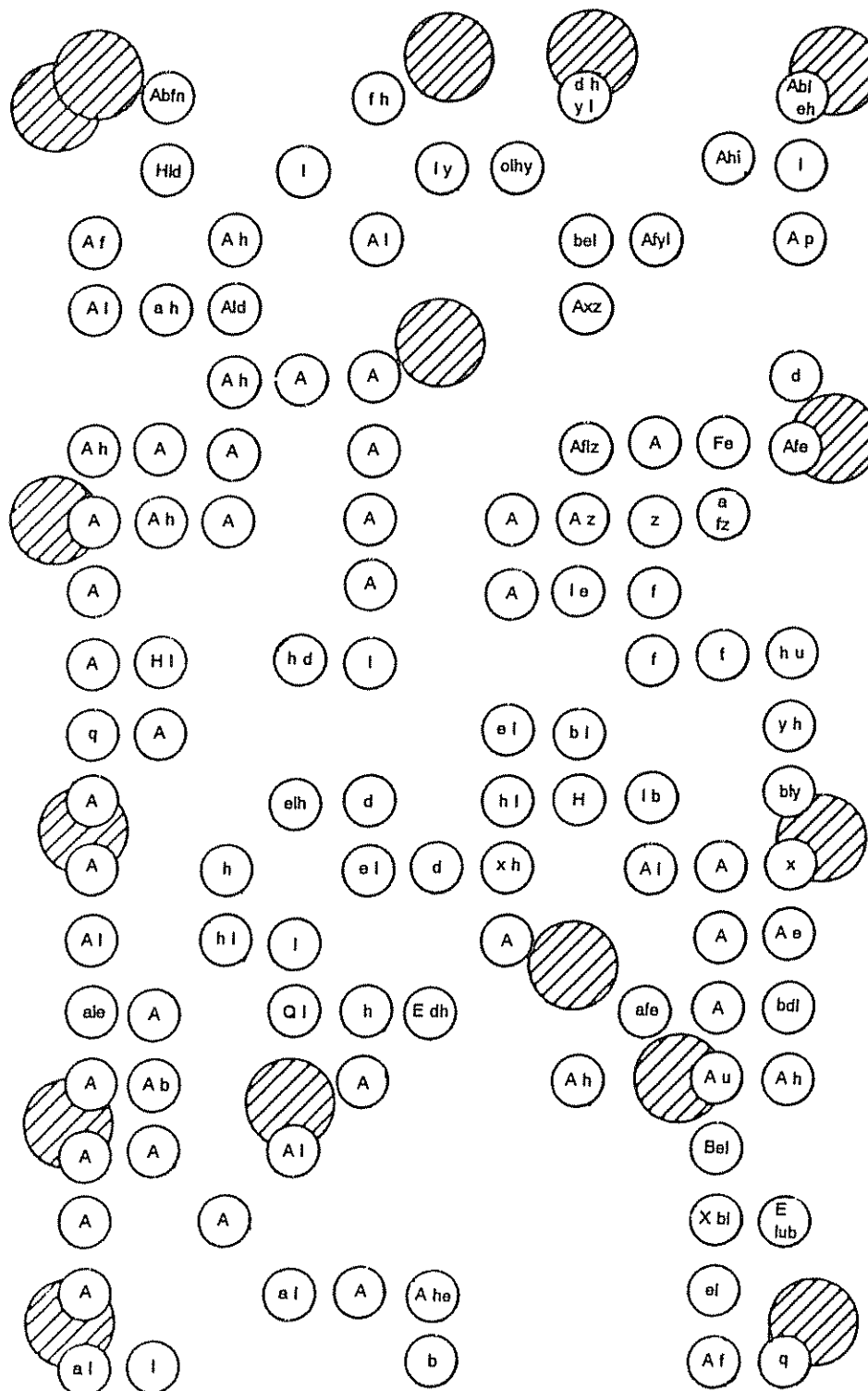
En la Figura 1, el área de distribución de las hormigas predominantes en las plantaciones se encuentra dispuesta en parches. La disposición espacial de las dos especies más abundantes (*A. foreli* y *W. auropunctata*) presenta pocas diferencias de agosto a diciembre.

Cuadro 1. Número de plantas de *T. cacao* con hormigas (Nr) y porcentaje de plantas con la hormiga, en agosto y diciembre de 1989 (n= 208).

Especie	Agosto		Diciembre	
	(Nr)	(%)	(Nr)	(%)
<i>Azteca foreli</i>	106	51.71	88	42.31
<i>Wasmannia auropunctata</i>	64	31.22	78	37.50
<i>Paratrechina</i> sp. 1	39	19.02	62	29.81
<i>Camponotus crasus</i>	21	10.24	43	20.67
<i>Ectatomma ruidum</i>	14	6.83	34	16.35
<i>Crematogaster</i> spp.	3	1.46	14	6.73
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	10	4.88	14	6.73
<i>Paratrechina</i> sp. 2	9	4.39	14	6.73
<i>Cephalotes artratus</i>	0	0.00	12	5.77
<i>Solenopsis</i> sp. 1	9	4.39	7	3.37
<i>Zacryptocerus</i> sp. 1	0	0.00	6	2.88
<i>Gnamptogenys tornata</i>	0	0.00	5	2.40
<i>Camponotus abdominalis</i>	0	0.00	2	0.96
<i>Pachycondyla villosa</i>	0	0.00	1	0.48

Cuadro 2. Número de plantas de *T. cacao* con hormigas, en el Territorio Federal Amazonas.

Especie	Localidad			
	Toki	Koyowateri	Wasiña	Cacuri
PONERINAE				
<i>Ectatomma quadridens</i>	1	—	—	—
<i>Ectatomma lugens</i>	—	—	1	—
<i>Platythyrea sinuata</i>	1	—	—	—
<i>Pachycondyla crassinona</i>	—	1	—	—
<i>Pachycondyla constricta</i>	—	—	1	—
<i>Pachycondyla carinolata</i>	—	—	1	—
<i>Pachycondyla stigma</i>	—	—	1	—
<i>Paraponera</i> sp.	—	—	—	1
PSEUDOMYRMICINAE				
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	1	—	—	—
<i>Pseudomyrmex loopis</i>	—	—	—	1
FORMICINAE				
<i>Gigantiops destructor</i>	1	—	—	—
<i>Camponotus seviceiventis</i>	—	1	—	—
<i>Camponotus crasus</i>	2	—	—	—
<i>Camponotus</i> sp.1	1	—	—	—
<i>Paratrechina</i> sp.1	1	—	—	—
<i>Paratrechina</i> sp.2	2	—	—	—
<i>Paratrechina</i> sp.3	1	—	—	—
<i>Dendromyrmex</i> sp.	1	—	—	—
MYRMICINAE				
<i>Crematogaster</i> sp.1	1	—	7	9
<i>Crematogaster</i> sp.2	—	1	—	—
<i>Cephalotes artratus</i>	1	—	—	—
<i>Leptothorax</i> sp.	—	1	—	—
<i>Zacryptocerus tomata</i>	—	—	1	—
<i>Allomerus</i> sp.	—	—	1	—
<i>Solenopsis</i> sp. 2	—	—	—	1
DOLICHODERINAE				
<i>Dolichoderus lutosus</i>	1	—	—	—
<i>Dolichoderus bidens</i>	1	—	—	4
<i>Monacis bispinosa</i>	—	—	—	3



Leyenda: Las letras corresponden a las especies en el Cuadro 1; las mayúsculas indican especies dominantes sobre el árbol; los círculos pequeños representan plantas de *T. cacao*, y círculos con rayas a los árboles de sombra, *Artocarpus altilis* (Moraceae), *Ceiba* sp. (Bombacaceae) y *Erythrina* sp. (Leguminosae)

Fig 1. Distribución de nidos de hormigas por especies en plantaciones de cacao en Barlovento, Ven

En cuanto a la interrelación entre las diferentes especies de hormigas, en la plantación, se tiene que *A. foreli* presenta significativas correlaciones negativas con *W. auropunctata*, *Ectatomma ruidum*, *Ciphomyrmex rimosus* y *Paratrechina* sp. 1, en el muestreo del mes de agosto, que se mantuvo relativamente similar durante diciembre (la época lluviosa en la zona es de mayo a diciembre); las únicas diferencias son que las especies del género *Crematogaster* sustituyen a las *E. ruidum* en las correlaciones negativas, y se presenta una correspondencia positiva importante entre *C. artratus* y *Paratrechina* sp. 1.

Interacciones hormiga-flor

De 434 flores observadas de *T. cacao*, el porcentaje que tenía hormigas fue de 24.0% (Cuadro 3). Sólo cuatro especies de hormigas se presentaron sobre las flores; las que se encontraron con mayor frecuencia fueron: *Solenopsis* sp. 1 y *W. auropunctata*, que constituyen las hormigas más pequeñas (Cuadro 4). Asimismo *Solenopsis* sp. 1 fue la especie más dependiente de los homópteros asociados a las flores (Cuadro 3).

Cuadro 3. Porcentaje de flores con hormigas, homópteros y su concurrencia sobre flores de *T. cacao* (n:434 flores observadas).

	Hormigas	Homópteros	Flores con hormigas y homópteros
<i>A. foreli</i>	4.9	2.5	0.9
<i>M. bispinosa</i>	1.4	3.5	1.4
<i>Solenopsis</i> sp.1	10.1	9.7	9.4
<i>W. auropunctata</i>	7.6	2.3	2.1
Total	24.0	18.0	13.8

La posible interacción entre el pedicelo y las hormigas se manifiesta en que aquel impide de alguna forma el acceso de la hormiga a la flor. El total de flores con hormigas en que el acceso a ellas era indirecto, por medio del pedicelo, era menor (p ; Chi cuadrado) que aquel en que era directo a la flor gracias a un alfiler que la sujetaba contra la corteza del árbol (Cuadro 4).

Las interacciones de obreras *A. foreli* y *M. bispinosa*, con obstáculos en el camino (pedicelo y sección de la nervadura de la hoja), no fueron diferenciables ($p < 0.05$, test de Wilcoxon). Esquivar la dificultad fue el comportamiento predominante. El número de interacción fue mayor entre obreras de *Solenopsis* sp. y *Wasmania*

Cuadro 4. Porcentaje del número de flores de *T. cacao* con hormigas en las partes distales de la flor (217 observaciones en cada caso).

	Flores libres		Flores tocando la corteza	
	pedicelo	flor	pedicelo	flor
<i>A. foreli</i>	1.8	2.8	0.5	4.6
<i>M. bispinosa</i>	0.9	0.5	0.9	0.5
<i>Solenopsis</i> sp.1	3.2	6.9	1.8	8.3
<i>W. auropunctata</i>	2.8	3.7	1.4	7.4
Total	8.7	13.9	4.6	20.8

Note: $p < 0.05$; usando χ^2 comparando flores libres con las que tocan la corteza.

auropunctata, aunque sólo en el caso de *W. auropunctata* se obtuvieron diferencias estadísticas significativas; obreras de esta especie permanecieron interactuando con mayor frecuencia ante el pedicelo y caminaron sobre él con menor perseverancia en relación con la nervadura de hoja (p , test de Wilcoxon).

El número de tricomas glandulares del pedicelo, intactos o sin cabeza, ante la presencia o no de las hormigas *A. foreli* y *W. auropunctata* no fue diferente. Es decir, no interfieren con los tricomas florales del pedicelo.

Grado de polinización

La flor de cacao abre en 20 días aproximadamente, después de emerger como botón en el cojinete floral (Fig. 2). No se pudo detectar ningún efecto de las hormigas sobre la supervivencia de los botones florales ($p > 0.1$, test de Wilcoxon (Cuadro 5)). En el Campo Experimental Padrón, se estudió la polinización en los capullos florales con desarrollo completo y que abrieron.

Es notoria la mayor supervivencia de capullos ante la ausencia de hormigas *A. foreli*; por el contrario, el porcentaje de apertura floral fue mayor con la presencia de hormigas en el caso de *W. auropunctata*. Por lo tanto, *A. foreli* actúa claramente sobre la polinización de la flor y no sobre la supervivencia de los chireles (Cuadro 5).

Cuadro 5. Supervivencia de flores y chireles de *T. cacao* ante la presencia o ausencia de hormigas *W. auropunctata* y *A. foreli* en Caucaagua.

	<i>W. auropunctata</i>		<i>A. foreli</i>	
	sí	no	sí	no
Presencia de hormigas				
Número de flores (capullos)	1 371	1 155	1 137	1 095
Flores que abren (supervivencia de botones florales)*			20.0	26.8
Flores polinizadas (%)	3.8	2.6	3.4	5.9
Flores que producen frutos (chireles) (%)*			90.9	80.5
Incremento de la polinización debido a presencia de hormigas	46.2		-42.4	
Significancia: test pareado de Wilcoxon	p < 0.02		p < 0.01	

* Calculado sobre 788 y 804 flores sin y con hormigas respectivamente, en árboles que tenían en su mayoría pero no exclusivamente *A. foreli*.

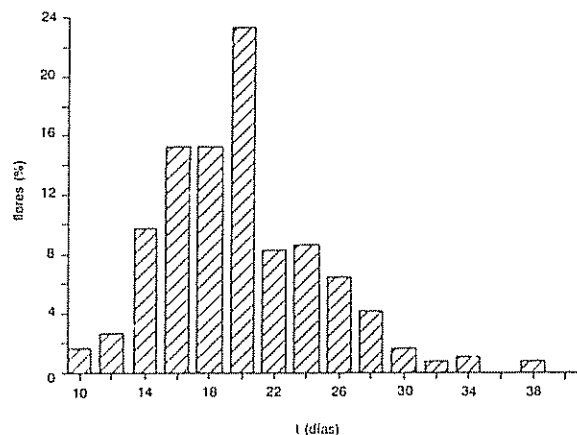


Fig 2 Fenología floral de *T. cacao*. Número de días que se tarda una flor en abrir desde la fase de botón en el cojinete floral.

DISCUSION

En la plantación (Caucaagua), unas pocas especies de hormigas son dominantes y excluyen a otras especies de su territorio de igual manera que en plantaciones de cacao en Africa (20). En Costa Rica, Young (36) obtuvo resultados similares; eso sugiere que es una característica en las plantaciones de cacao (31, 32). Esto explica la muestra limitada, recolectada solo como una fracción de las especies de Formicidae reportadas para cacao en la zona (13). En cambio, en las plantas muestreadas en el Territorio Federal Amazonas se encontró una mayor variedad de especies de hormigas y una ausencia notable de las más comunes en las plantaciones comerciales, i.e. *Azteca* spp. y *Wasmania auropunctata*.

La mayor diversidad de especies de hormigas en el Territorio Federal Amazonas se debe, probablemente, a la alta diversidad botánica de la selva lluviosa tropical, lo que proporciona una gran variedad de microhábitat, permitiendo el sostenimiento de más variedades de especies, pero con menor abundancia (7).

T. cacao se origina aparentemente en el estrato inferior de los bosques lluviosos tropicales en la cuenca del Amazonas (6), donde se encuentra en pequeñas poblaciones aisladas (10, 21), aunque se informa sobre recientes evidencias de que si bien el género *Theobroma* es originario de la cuenca del Amazonas, *T. cacao* parece que fue introducido por los aborígenes hace unos pocos miles de años desde Centroamérica (27, 28).

La disposición espacial en mosaicos de las áreas ocupadas por las hormigas predominantes, parece ser una característica de las plantaciones de cacao (17). La estabilidad de esta disposición se mantiene parcialmente por competencia interespecífica; por eso, factores como el rociado de insecticidas podrían originar la dispersión de especies adyacentes dentro del territorio de las hormigas debilitadas (19; algunas especies pueden recuperarse y llegar a un nuevo punto de equilibrio que puede ser estable en el tiempo, cuando se deja de aplicar insecticidas.

Es posible que la presencia de hormigas favorezca la polinización y afecte la producción de los chireles. Si a ello se le suma el papel antiherbívoro que tienen algunas especies de hormigas (13), es evidente que el manejo racional de estos insectos es una vía muy promisoría para el mantenimiento de cultivos de cacao en condiciones óptimas.

A pesar de la abundancia de hormigas en el cultivo, su frecuencia sobre las flores de *T. cacao* es baja. Esto se debe, en parte, a la existencia de mecanismos que evitan que las hormigas lleguen y caminen sobre la flor

o las repelen de sus partes internas (14). En el caso de *T. cacao* las dimensiones y disposición morfológica de las diferentes partes de la flor; la presencia, longitud, densidad de tricomas simples y glandulares o la acción de sustancias repelentes o tóxicas (3, 9, 34), son esos mecanismos que se oponen al paso de las hormigas.

Como los tricomas glandulares (35) no son recolectados por las hormigas y el paso de ellas hacia las partes distales de las flores se dificulta, especialmente para *W. auropunctata*, se puede considerar que esos tricomas actúan como parte del mecanismo de impedimento hacia el interior de la flor. Sin embargo, se encuentra que *W. auropunctata* y *Solenopsis* sp.1 pueden visitar las partes distales de las flores, siendo las hormigas más pequeñas las que superan el impedimento morfológico de las pequeñas flores (2, 5, 7) como el posible mecanismo que evita la visita de insectos no especializados en la polinización (3, 9, 34). El mayor contacto de estas hormigas con las flores podría incrementar la probabilidad de relación de éstas con el estigma alargado y, entonces, actuar como polinizadores secundarios. Esta posibilidad cobra interés en el caso de los individuos de cacao autocompatibles, como las plantaciones en las cuales se trabajó (24). El papel directo de distintas especies de hormigas en la polinización del cacao ha sido previamente señalado por varios investigadores (Jones (12), en Dominica; Harland (11); Pound (23) y Posnette (22), en Trinidad; Sánchez y Reyes (26), en Venezuela); aunque otros rechazan esa posición (Winder (37) y Hernández (12)).

Aquí se presentan evidencias experimentales de que *W. auropunctata* favorece la polinización, como polinizador o mediante su acción depredadora sobre los trips. Se observó a las obreras de esta especie, en algunas oportunidades, con trips (Thysanoptera) entre sus mandíbulas, cuando se encontraban dentro de la flor. Aunque no se cuantificó la cantidad de trips sobre la flor de cacao, sí eran relativamente comunes. *Selenothrips rubrocintus* Giard (Thysanoptera, Thripidae) es polífago y ataca el cultivo en todas las regiones cacaoteras del mundo (5, 16, 26); en Brasil es considerado como una de las principales plagas del cacao (29). Por todo esto, se considera a *W. auropunctata* como beneficiosa para una plantación de cacao. En las plantaciones de Camerún se han introducido colonias de *W. auropunctata*, lográndose el control de plagas (20).

Por el contrario, *A. foreli* fue la especie más abundante y dominante en la plantación de Cauagua, ausente en el cacao de crecimiento espontáneo en el Territorio Federal Amazonas, con un efecto negativo sobre la fecundación floral. Además son muy territoriales y excluyen otras especies de hormigas que son buenas depredadoras de plagas del cacao (13). Este

resultado se opone al informado por Vello y Magalhães (33) que indica un aumento de la polinización con la presencia de *Azteca charifex*. Por lo tanto, cada especie de hormiga puede tener efectos diferentes sobre la polinización en cacao. Por ello, se puede recomendar un manejo de las plantaciones cacaoteras que excluya únicamente a hormigas de la especie *A. foreli*.

LITERATURA CITADA

1. ALVIM, P.; MACHADO, A.; VELLO, F. 1981. Respuestas fisiológicas del cacao a los factores ambientales. El Colombiano 17:27-52.
2. ALVIM, P. 1984. Flowering of cocoa. Cocoa Growers Bulletin 35:23-31.
3. BAKER, H.G.; BAKER, I. 1978. Ant and flowers. Biotrópica 10(1):80.
4. BENILEY, B. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). Journal of Ecology 65:27-38.
5. COSTE, R. 1970. El cacao. España. Ed Blume p. 297.
6. CUATRECASAS, J. 1964. Cacao and its allies a taxonomic revision of the genus *Theobroma*. United States National Herbarium p. 605.
7. ENTWISLE, P.F. 1972. Pest of cocoa. Longman p. 103.
8. FEINSINGER, P.; SWARM, L. 1978. How common are anti-repellent nectars? Biotrópica 10(3):238-239.
9. GUERRANT, E.; FIEDLER, P. 1981. Flower defenses against nectar-pilferage by ants. Reproductive Botany 1981:25-33.
10. HARDY, F. 1960. El manual del cacao. San José. C.R. p. 436.
11. HARLAND, ? 1925. Studies in cacao. In The method of pollination. Annals of Applied Biology 12:403-409.
12. HERNANDEZ, J. 1965. Insect pollination of cacao (*Theobroma cacao* L.) in Costa Rica. p. 167.
13. JAFFE, K.; TABLANTE, A.; SANCHEZ, P. 1986. Ecología de Formicidae en plantaciones de *Theobroma cacao*. In Revista Theobroma 16:189-197.
14. JANZEN, D. 1977. Why don't ants visit flowers? Biotrópica 9:(4).
15. JONES, G.A. 1912. The structure and pollination of the cacao flower. West Indian Bulletin 2:347-350.
16. KIRKPATRICK, T. 1952. Notes on minor insect pests of cacao in Trinidad: Entomological Section p. 10.

17. LESTON, D. 1970. Entomology of the cocoa farm. Annual Review of Entomology 15:273-294
18. LESTON, D. 1973. The ant mosaic-tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. PANS 19(3):311-341.
19. MAJER, J.D. 1978. The influence of blanket and selective spraying on ant distribution in a West African cocoa farm. Revista Theobroma 8:87-93.
20. MAJER, J.D. 1982. The foraging activity of some West African cocoa farm ants. Revista Theobroma 12(3):155-162
21. OVIDIO, R. 1982. Manual del cacaotero. 2 ed. Orientación Agropecuaria no. 132 p. 122.
22. POSNETTE, A.F. 1938. Incompatibility and pollination in cacao. Seventh annual report on cocoa research. Tri, ICTA. p. 19-20
23. POUND, F.J. 1933. Studies of fruit fulness in cacao. III. Factors affecting fruit esting. Second annual report on cocoa research. Tri, ICTA. p. 29-36.
24. REYES, E., PEREZ, A.; REYES DE, L.; WAGNER, M. 1973. Catálogo de cultivares de cacao (*Theobroma cacao*). Ven., MAC Estación Experimental de Caucahua. p. 131.
25. ROMERO, H.; JAFFE, K. 1989. On methods for sampling of Formicidae in savannahs. Biotropica 21:348-352.
26. SANCHEZ, P.; REYES, L. DE. 1979. Insectos asociados al cultivo del cacao en Venezuela. FONAIAP. Boletín no. 11. p. 56
27. SANCHEZ, P.; JAFFE, K.; MULLER, M.C. 1989. El género *Theobroma* en el Territorio Federal Amazonas (Venezuela). I. Notas etnobotánicas y consideraciones agronómicas. Turrialba 39:440-446.
28. SANCHEZ, P.; JAFFE, K. 1989. El género *Theobroma* en el Territorio Federal Amazonas (Venezuela). II. Distribución geográfica. Turrialba 39:446-454.
29. SMITH, E.; DE ABREU, M.; VENTOCILLA, A. 1971. Competiç de insecticidas no combate ao tripses do cacauero, *Selenothrips rubrocinctus* (Giard), no Espírito Santo. Revista Theobroma 1(1):15-21.
30. SOETARDI, R.G. 1950. The importance of insects for the pollination of *Theobroma cacao* L. Archives of Cocoa Research (Indonesia)
31. TAYLOR, B. 1977. The ant mosaic on cocoa and other tree crops in Western Nigeria. Ecological Entomology 2:245-255
32. TAYLOR, B.; ADEDONYIN, S. 1978. The abundance and inter-specific relations of common ant species (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa farms in Western Nigeria. Bulletin of Entomological Research 68:105-121.
33. VELLO, F.; MAGALHAES, W.S. 1971. Estudos sobre a participacao da formiga cacarema (*Azteca charifex*) na polinizacao do cacauero na Bahia. Revista Theobroma 1:29-42.
34. VOGEL, S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. III. The physiological plant ecology. Lange, Nobel, Osmond, Ziegler (Eds) p. 559-624.
35. YOUNG, A.M.; SCHALLER, M.; STRAND, M. 1984. Floral nectaries and trichomes in relation to pollination in some species of *Theobroma* and *Herrania*. American Journal of Botany 71:466-480
36. YOUNG, A.M. 1986. Notes on the distribution and abundance of ground-and arboreal-nesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rican *Theobroma cacao* habitats. Proceedings of the Entomological Society of Washington 88(3):550-571
37. WINDER, J.A. 1977. Field observations on Ceratopogonidae and other Diptera: Nematocera associated with cocoa flowers in Brazil. Bulletin of Entomological Research 67:57-63