

LAS HORMIGAS Y SUS RELACIONES CON HOMÓPTEROS Y PLANTAS

Gabriela Castaño-Meneses,
Lab. de Ecología y Sistemática de Microartrópodos,
Fac. Ciencias, UNAM. 04510, México, D. F.

RESUMEN

Se hace una revisión de las relaciones mutualistas entre hormigas con homópteros y plantas, así como la importancia que tiene para cada componente de la misma y el balance entre el costo-beneficio de la relación. Por otra parte, se plantea la posible influencia de las hormigas y su interacción con homópteros, en la presencia de nectarios extraflorales en las plantas, de tal manera que éstos nectarios funcionen como un mecanismo para evitar el cuidado de los homópteros por parte de las hormigas y así reducir el daño que causan a las plantas.

Las hormigas son los insectos sociales con mayor número de especies y biomasa a nivel mundial, lo cual es reflejo de la capacidad de este grupo para ocupar diversos nichos (Hölldöbler & Wilson, 1990). Se han propuesto varios argumentos para explicar el gran éxito de las hormigas. Su marcada conducta social y la presencia de la glándula metapleural, cuya secreción, en algunos casos, presenta sustancias antibacterianas, les han permitido ocupar espacios tanto en el suelo como en la hojarasca, e invadir el dosel de los árboles (Wilson, 1971). Además de estas características, las hormigas establecen relaciones de diversa índole (depredación, mutualismo, competencia) con otros organismos, entre los que se encuentran hongos, plantas, otros insectos y artrópodos e incluso vertebrados, lo que es factor importante que les permite explotar diversos recursos (Otis *et al.*, 1988; Heamig, 1992; Hughes & Westoby, 1992). La gran mayoría de estas interacciones tiene su base en la obtención de alimento, ya que los hábitos alimenticios en las hormigas son muy variados, al igual que las adaptaciones

morfológicas que presentan para poder asimilar los nutrientes necesarios (Caetano, 1984).

Existen varios grupos de hormigas que basan o complementan su dieta en las secreciones azucaradas tanto de plantas (en nectarios florales y extraflorales), como de insectos del Orden Homoptera, estableciendo relaciones mutualistas con ambos grupos.

INTERACCIÓN HORMIGA-HOMÓPTERO

La mayoría de la hormigas son omnívoras, teniendo actividades depredadoras y de recolección de productos vegetales y animales para complementar su dieta. Las sustancias azucaradas producto de la excreción de algunos homópteros (*e.g.* áfidos, cicadélidos y membrácidos) son una fuente de nutrientes que es explotada en mayor o menor grado por distintos grupos de hormigas, estableciéndose, en ocasiones, relaciones de tipo mutualista (Way, 1963).

Las secreciones azucaradas que los homópteros excretan son parte importante en la dieta de diversas hormigas, principalmente de las subfamilias Dolichoderinae, Myrmicinae y Formicinae. En el cuadro 1 se presentan algunos de las especies de hormigas que cuidan homópteros.

La dependencia de las hormigas de las secreciones de homópteros puede ser muy variable, ya que en grupos como *Lasius* y *Acropyga*, se considera que la base de su alimentación es la ambrosia producida por los homópteros. De igual manera, la interacción entre hormiga-homóptero puede ser muy específica, llagándose a observar modificaciones morfológicas y fisiológicas en ambos grupos para hacer más eficiente la relación entre ellos. Se ha observado que la mayoría de las asociaciones específicas entre homópteros y hormigas, ocurren con especies arborícolas tropicales de éstas últimas, tales como *Crematogaster* spp., *Oecophylla* spp. e *Iridomyrmex myrmecodidae* (Way, 1963).

Los cuidados que tienen las hormigas con los homópteros también son de distinta magnitud, ya que algunas sólo realizan la remoción de los exudados de los homópteros, lo que evita que bacterias y hongos puedan desarrollarse sobre éstos (Dumpert, 1978); otras sólo "pastorean" a los homópteros, protegiéndolos de los depredadores y parásitos (Bartlett, 1961; Buckley, 1990) y en otros grupos se observa el transporte de homópteros por hormigas hacia zonas de alimentación y a

los nidos de las hormigas para protegerlos de las condiciones ambientales drásticas (MacKay *et al.*, 1984).

Así mismo hay hormigas que además de consumir la mielecilla, también se comen a los huevecillos y adultos de los homópteros, de tal manera que obtienen el aporte de proteínas necesario para balancear su dieta.

En la interacción hormiga-homópteros, el principal beneficio que obtienen las hormigas es una fuente de alimentos rica en nutrientes. Las secreciones azucaradas de los homópteros no son solamente una solución de azúcares, sino que contienen una mezcla de nutrientes tales como aminoácidos, proteínas, minerales y vitaminas (Ewart & Metclafe, 1965). Otro aspecto es el que las hormigas invierten menos tiempo en la búsqueda de su alimento, ya que lo obtienen al estimular la secreción en homópteros.

En cuanto a los homópteros, los beneficios que obtienen en esta interacción son de distinta índole, incluyendo limpieza, protección, refugio y alimento, y se ha comprobado que las tasas de mortalidad son reducidas significativamente en aquellas poblaciones que son atendidas por hormigas (Buckley, 1990).

De acuerdo con estos argumentos, se puede pensar que en esta relación, los dos elementos interactuantes obtienen beneficios, y que el gasto energético que

pueden tener las hormigas al cuidar a los homópteros, es compensado por los nutrientes que obtienen de ellos, tanto de la ambrosía como de el consumo de los huevos y adultos homópteros. De igual manera, los homópteros, pese a esta depredación ocasional, pueden mantener sus poblaciones en niveles altos, por lo que su relación con hormigas les resulta altamente benéfica.

INTERACCIÓN HOMÓPTERO-PLANTA

Los homópteros son uno de los órdenes de insectos considerados como verdaderos fitófagos, ya que se alimentan exclusivamente del floema de las partes aéreas de las plantas (Strong *et al.*, 1984). Debido a el tipo de aparato bucal, hábitos alimenticios y el comportamiento que tienen al alimentarse (Backus, 1985), son considerados como transmisores y vectores de distintos patógenos, tales como bacterias, hongos, micoplasmas y virus, lo que les confiere gran importancia como plagas agrícolas (Agrios, 1978).

Dentro de los homópteros, los grupos que tienen mayor importancia como transmisores de virus a las plantas con los áfidos (Aphididae) y las cigarritas (Auchenorrhyncha). Los áfidos son reconocidos generalmente como los transmisores de virus más importantes en plantas, tanto por el número de especies que son vectoras, como por el número de virus que transmiten. Las cigarritas les siguen en importancia, ya que además de ser trasmisores de una gran diversidad de

virus, poseen una gran variedad de mecanismos de transmisión. Estos grupos fueron los primeros vectores en ser reconocidos y asociados con los virus en plantas (Conti, 1985).

Además de la transmisión de virus, los áfidos, al alimentarse de la savia de las plantas, pueden inducir el desarrollo de estructuras anormales en las plantas hospederas, principalmente agallas en las hojas. Esta formación es provocada por la secreción de saliva que producen al alimentarse; la saliva al entrar a los tubos de savia, produce una reacción inmunoquímica en la planta, induciendo que ésta aumente la producción de ácido indol acético, que es una hormona de crecimiento, para aislar la zona afectada del resto de la planta (Dixon, 1973).

Por otro lado, como ya se ha mencionado, los homópteros pueden ser transmisores de bacterias y micoplasmas, patógenos que producen las llamadas "enfermedades amarillas" en la plantas, ya que en la mayoría de los casos, causan el marchitamiento de las plantas hospederas (Purcell, 1985).

Como puede observarse, el daño que los homópteros causan a las plantas ocasiona serios efectos en la sobrevivencia de las mismas. Es por ello que la protección que les dan a estos insectos las hormigas, puede tener implicaciones para la proliferación de las comunidades de homópteros, y por consiguiente, para las de plantas.

DUGESIANA

Cuadro 1. Especies de hormigas cuidadoras en relación con los homópteros que cuidan. Información tomada de Way (1963).

Hormiga	Homóptero
<i>Acropyga</i> spp.	<i>Protrama</i> sp.
<i>A. paramaribensis</i>	<i>Neorhizeococcus coffeae</i>
<i>Anoplolepis longipes</i>	<i>Rastrococcus iceryoides</i>
<i>Crematogaster dohrni</i>	<i>Saissetia formicarii</i>
<i>Formica rufa</i>	<i>Aphidius</i> spp.
	<i>Trioxys</i> spp.
<i>Iridomyrmex humilis</i>	<i>Cryptolaemus montrouzieri</i>
	<i>Lindorus lophanthae</i>
	<i>Metaphycus helvolus</i>
	<i>Coccophagus capensis</i>
	<i>C. rusti</i>
	<i>C. hesperidum</i>
	<i>Pseudococcus fragilis</i>
<i>I. myrmecodiae</i>	<i>Coccus mangiferae</i>
	<i>C. hesperidum</i>
<i>Lasius niger</i>	<i>Aphis fabae</i>
	<i>Adalia bipunctata</i>
	<i>Coccinella 7-punctata</i>
	<i>Propylea 14-punctata</i>
<i>L. fuliginosus</i>	<i>Stomaphis quercus</i>
<i>Oecophylla longinoda</i>	<i>Sictococcus sjeostedti</i>
	<i>Saissetia zanzibarensis</i>
	<i>S. nigra</i>
	<i>Eriochiton thea</i>
	<i>Planococcus citri</i>
	<i>Laingiococcus painei</i>
	<i>Maculioecoccus melaitensis</i>
	<i>Steatoccus samaraius</i>
	<i>Coccus mangiferae</i>
	<i>C. hesperidum</i>
<i>Paratrechina braueri</i>	<i>Aphis craccivora</i>

INTERACCIÓN PLANTA-HORMIGA

Las interacciones entre hormigas y plantas son de una gran diversidad. De manera general, se pueden considerar tres tipos:

1) Depredación de plantas por hormigas (granívoras y cortadoras de hojas).

2) Mutualismo planta-hormiga:

a) Hormigas y nectarios extraflorales. Los nectarios y glándulas presentes en tallos y hojas de las plantas, son visitados frecuentemente por hormigas. Las hormigas obtienen un fuente de energía concentrada y de fácil asimilación, y protegen a la planta del ataque de herbívoros. Cuando el néctar de las plantas es bajo en contenido proteico, la dieta de las hormigas se complementa al depredar a los insectos herbívoros (Sudd & Franks, 1987).

b) Epífitas y hormigas. En zonas tropicales, las plantas epífitas mantiene diferentes relaciones con las hormigas. En estas relaciones las hormigas transportan alimento de otros lugares hacia las plantas, y los residuos que dejan son aprovechados como nutrientes por las epífita, aumentando su crecimiento.

c) Dispersión de semillas. Muchas plantas tienen semillas que son atractivas para las hormigas, principalmente por el contenido de lípidos. Estas semillas tienen un órgano aceitoso especializado, el eliosoma. Las hormigas colectan las

semillas y sólo se comen el eliosoma, dejando el embrión y otras reservas intactas. Una vez que la semilla ha sido transportada, la remoción del eliosoma promueve la germinación de la misma (Sudd & Franks, 1987).

d) Jardines de hormigas ("ant garden"). Se trata de conjuntos de epífitas ocupadas por hormigas, las cuales acarrear las semillas de las epífitas y proporcionan detritos para que se desarrollen las plantas, cuyas raíces constituyen parte el nido,

f) Polinización. No obstante el papel de las hormigas como polinizadores es muy restringido, existen algunos registros de plantas, de distintas familias, en donde las hormigas se consideran como los polinizadores primarios (Peakall, Handel & Beatti, 1991; Ramsey, 1995).

3) Interacciones indirectas. La presencia y actividad de las hormigas puede tener influencia de manera indirecta sobre el desempeño de las plantas. Por ejemplo, se ha encontrado que la presencia de hormigas del género *Atta* aumenta la fertilidad y disponibilidad de nutrientes en el suelo (Farji & Silva, 1995).

Las relaciones tróficas entre insectos y plantas, en muchas ocasiones están vinculadas con interacciones aleloquímicas que permiten el establecimiento de las propias redes tróficas. Los compuesto producidos en los nectarios extraflorales funcionan frecuentemente como sinomonas, pues existe un beneficio tanto para la planta como para el receptor del compuesto. Este

tipo de relación es muy común en insectos, mediando las interacciones planta-herbívoro y herbívoro-depredador, así como algunas interacciones del tercer nivel trófico, como el caso en el que las hormigas se alimentan de herbívoros que atacan a las plantas (Whitman, 1988).

Los nectarios extraflorales son glándulas secretoras de azúcares que se localizan fuera de la estructura floral. Generalmente se localizan en la periferia de las hojas, en pecíolos, tallos o cercanas a estructuras reproductivas de la planta, presentando una gran variedad de formas.

El significado adaptativo de la presencia de nectarios ha sido muy discutido y ha generado dos posiciones entre los investigadores: los "proteccionistas", quienes plantean que las hormigas que visitan los nectarios extraflorales protegen a la planta del ataque de herbívoros, y los "explotacionistas" que consideran que las plantas "no utilizan a las hormigas más que los perros a su pulgas" y que la secreción del néctar es sólo una función fisiológica (Bentley, 1977a).

Sin embargo, hay muchas evidencias a favor que la teoría proteccionista (Janzen, 1966; Bentley, 1977b, Koptur, 1984), lo que hace suponer la existencia de una relación mutualista entre plantas y hormigas.

En algunos casos, se han realizado experimentos excluyendo a las hormigas, con el fin de comprobar el efecto de éstas

sobre los depredadores de las plantas y los resultados muestran que hay una mayor incidencia de herbívoros en aquellas plantas en las que se han excluido las hormigas (Bentley, 1977b; Heades & Lawton, 1984). Otros estudios también han comprobado esto y se ha observado que existe un pico en la producción de néctar que coincide con el pico de actividad de las hormigas y que también concuerda con la actividad de varios depredadores (Koptur, 1984). Así mismo, la producción de néctar extrafloral aumenta de manera considerable después de una acción intensa de herbivoría (Smith *et al.*, 1990), lo que indica una mayor atracción hacia las hormigas para que éstas excluyan a los herbívoros y reduzcan el daño que puedan provocar éstos a las plantas.

Los nectarios median dos interacciones muy importantes entre plantas y animales: la polinización y la protección. El néctar que se produce en flores es destinado, principalmente, a los polinizadores, de tal manera que pueda asegurarse la reproducción sexual de la especie. Las hormigas actúan poco como polinizadoras, probablemente porque la secreción de la glándula metapleurale inhibe la funcionalidad del polen (Beattie *et al.*, 1984). Los nectarios extraflorales son visitados por diversos insectos, incluyendo hormigas, parasitoides, avispas y moscas, de los cuáles las plantas obtienen protección directa o indirecta contra depredadores.

Se ha encontrado que los néctares extraflorales son más ricos en azúcares que los florales, y los aminoácidos esenciales presentes en uno y otro néctar son diferentes, existiendo una relación entre los aminoácidos presente en el néctar extrafloral y los requerimientos nutricionales de los insectos que los visitan (Koptur, 1994).

La secreción de néctar extrafloral puede ocurrir a determinadas horas, o bien ser continua durante el día y la noche, pero en diferentes volúmenes. Esto indica que el costo energético en la producción de néctar no es muy alto y que además de esto es compensado por la protección que reciben al ser visitadas por las hormigas.

Existe también la propuesta de que la presencia de néctarios extraflorales es una defensa para romper el mutualismo entre hormiga-homóptero (Becerra & Venable, 1989), aunque existen evidencias de que, en general, las hormigas prefieren las secreciones de los homópteros a las de los nectarios extraflorales (Fiala, 1990). Se puede pensar que más que evitar la relación hormiga-homóptero, los nectarios extraflorales son un mecanismo que les permite aprovechar la protección que les puedan brindar las hormigas. Otro ejemplo que se contrapone con la propuesta de Becerra y Venable es la protección indirecta que dan las hormigas a las plantas al cuidar a los homópteros, ya que se ha encontrado que las hormigas pueden depredar a larvas de escarabajos crisomélidos que son enemigos naturales de los homópteros, y al hacerlo, reducen

el daño que se produce en las plantas por éstos defoliadores, que es mayor que el causado por los homópteros membrácidos (Messina, 1981).

CONCLUSIONES

Las interacciones que establecen las hormigas con distintos organismos muestran diversos grados de complejidad y asociación. Así mismo, las hormigas sirven de vínculo en el establecimiento de relaciones entre diferentes organismos. Las relaciones hormiga-planta y hormiga-homóptero, están estrechamente vinculadas, de tal manera que para tener una visión más completa de las mismas, es necesario conocer el funcionamiento de cada elemento y el papel que desempeña en la relación integral planta-hormiga-homóptero. Los beneficios que obtiene cada elemento son muchos, y es redituable la energía que se invierte para mantener tal relación.

La presencia de los nectarios extraflorales parece ser un mecanismo de defensa por parte de las plantas para reducir el daño que llegan a producir los herbívoros, sin embargo, es difícil pensar que son un medio de distracción para romper el mutualismo entre hormigas y homópteros, ya que el uso que hacen las hormigas del néctar extrafloral es muy variable. En determinados casos, es probable que la protección de homópteros se vea reducida por la presencia de nectarios extraflorales, lo que implica que los requerimientos nutricionales de las hormigas son satisfechos por el néctar y

pueden prescindir de la ambrosía. También es necesario considerar el ambiente en el que se desarrolla la relación, pues los requerimientos y gastos energéticos de los organismos se ven afectados por las condiciones del medio en el que se encuentran.

Las hormigas proporcionan y obtienen beneficio de su relación con plantas y homópteros, y constituyen un elemento importante en la determinación de la relación homóptero-planta.

AGRADECIMIENTOS

El Dr. Zenón Cano Santana y el Dr. José G. Palacios-Vargas, amablemente revisaron el presente manuscrito, aportando valiosas sugerencias sobre el mismo.

LITERATURA CITADA

- Agrios, G. N. 1978. *Plant Pathology*. Academic Press, Inc. Orlando, Florida. 703 pp.
- Bartlett, B. R. 1961. The Influence of Ants Upon Parasites, Predators, and Scale Insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 540:543-551.
- Backus, E. A. 1985. Anatomical and sensory mechanism of Leafhopper and Planthopper Feeding Behavior. In L. R. Nault and J. G. Rodríguez (eds.) *The Leafhopper and Planthopper*, pp. 163-194. Wiley Interscience Publication, New York.
- Beattie, A. J., C. Turnbull, R. B. Knox & E. G. Williams. 1984. Ant inhibition of pollen function: A possible reason why ant pollination is rare. *Am. J. Bot.*, 71:421-426.
- Becerra, J. X. I. & D. L. Venable. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos*, 55:276-280.
- Bentley, B. L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8:407-427.
- Bentley, B. L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.*, 65:27-38.
- Buckley, R. 1990. Ants protect tropical homoptera against nocturnal spider predation. *Biotropica*, 22:207-209.
- Caetano, F. H. 1984. Morfologia comparada do trato digestivo de Formigas da Subfamilia Myrmicinae (Hymenoptera: Formicidae). *Papéis Avulsos Zool., S. Paulo*, 35:257-305.
- Conti, M. 1985. Transmission of Plant Viruses by Leafhoppers and Planthoppers In L. R. Nault & J.

- G. Rodríguez (eds.), *The Leafhoppers and Planthoppers*. pp. 289-307. Wiley Interscience Publication, New York.
- Dixon, A. F. G. 1973. *Biology of Aphids*. Edward Arnold Publishers. Londres. 58 pp.
- Dumpert, K. 1978. *The Social Biology of Ants*. Pitman Publishing. London. 298 pp.
- Ewart, W. H. & R. L. Metcalfe. 1956. Preliminary studies of sugars and aminoacids in the honeydew of five species of coccids feeding on citrus in California. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 49: 441-447.
- Farji, A. G. & J. F. Silva. 1995. Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. *Biotropica*, 27:250-253.
- Heades, P. A. & J. H. Lawton. 1984. Bracken, ants and extrafloral nectaries. II. The Effect of Ants on the Insect Herbivores of Bracken. *J. Anim. Ecol.*, 53:1015-1031.
- Hearnig, P. D. 1992. Competition between ants and birds in a Swedish forest. *Oikos*, 65:479-483.
- Holldöbler, B. & E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Harvard. 732 pp.
- Hughes, L. & M. Westoby. 1992. Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology*, 73: 1300-1312.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20:249-275.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) saplings by ants. *Ecology*, 65:1787-1793.
- , 1994. Floral and extrafloral nectars of Costa Rican *Inga* trees: a comparison of their constituents and composition. *Biotropica*, 26:276-284.
- MacKay, W. P., F. Pérez-Domínguez, L. I. Valdez y P. Vielma-Orozco. 1984. La biología de *Crematogaster larrae* Buren (Hymenoptera: Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, 62:75-80
- Messina, F. J. 1981. Plant protection as a consequence of an Ant-Membracid mutualism: interacciones on Goldenrod (*Solidago sp.*) *Ecology*, 62:1433-1440.
- Otis, G. W., E. Santana, D. L. Crawford & M. L. Higgins. 1986. The effect of foraging army ants on leaf-litter arthropods. *Biotropica*, 18: 56-61.

DUGESIANA

- Peakall, R. S. N. Handel & A. J. Beattie. 1991. The evidence for, and importance of, ant pollination. In Huxley, C. R. & D. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*, pp. 421-429. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Purcell, I. 1985. The ecology of plant diseases spread by leafhopper and planthopper. In L. R. Nault and J. G. Rodríguez (eds.), *The Leafhoppers and Planthoppers*. pp. 351-380. Wiley Interscience Publication, New York.
- Ramsey, M. 1995. Ant pollination of the perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). *Oikos*, 74:265-272.
- Smith, L. L., J. Lanza & G. C. Smith. 1990. Amino Acid concentrations in extrafloral nectar of *Impatiens sultani* increase after simulated herbivory. *Ecology*, 71:107-115.
- Strong, D. R., J. H. Lawton & R. Southwood. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 312 pp.
- Sudd, J. H. & N. R. Franks, 1987. *The behavioural ecology of ants*. Chapman & Hall. New York. 206 pp.
- Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 8:307-344.
- Whitman, D. W. 1988. Allelochemical Interactions among Plants, Herbivores, and their Predators In P. Barbosa & D. K. Letouneau (eds.), *Novel aspects of Insect-Plant Interactions*. pp. 11-64. Wiley Interscience Publication, New York.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insects Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Harvard. 548 pp.

