Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 22(3): 23-28 (2006)

EFECTO DE UNA FUENTE DE ALIMENTO EXPERIMENTAL SOBRE UNA ASOCIACIÓN HORMIGA-HEMIPTERO

Victor RICO-GRAY[1] y Helena C. MORAIS[2]
[1]Departamento de Ecología Aplicada, Instituto de Ecología, A.C.
Apdo. postal 63, Xalapa, Veracruz 91070, MÉXICO
ricogray@ecologia.edu.mx
[2]Departamento de Ecologia, Universidade de Brasilia,
70910-900, Brasilia – DF, BRASIL
morais@unb.br

RESUMEN

Estudiamos la asociación entre el arbusto sin nectarios extraflorales (NEF) *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), la hormiga *Camponotus crassus* (Hymenoptera: Formicidae) y dos especies de membrácidos (*Enchenopa* spp., Hemiptera: Membracidae) productores de ambrosía, para determinar si las hormigas abandonarían a los membrácidos al ofrecerles experimentalmente una fuente de alimento considerablemente rica y abundante. El estudio se realizó en septiembre de 1999 en la Reserva Ecológica del Instituto Brasileiro de Geografía y Estadística (IBGE) (*ca.* 35 km al sur de Brasilia-DF, Brasil). Los resultados muestran que las hormigas fueron atraídas tanto al nectario experimental como a los membrácidos. Más aún, el número promedio de hormigas visitando a los nectarios experimentales fue significativamente mayor que el de las que visitaron a los membrácidos. Sin embargo, los membrácidos nunca fueron abandonados, lo que sugiere que las hormigas, a pesar de explotar una fuente abundante de alimento, no abandonan otras fuentes. Lo anterior puede explicarse por un incremento en la tasa de producción de ambrosía por los membrácidos, por lo que los niveles de atención de las hormigas hacia ellos no varía aún en la presencia de una fuente alternativa de alimento. Otra posibilidad puede ser la lealtad de las obreras por un recurso y su ubicación; algunos individuos retornan siempre a un sitio con una fuente de alimento. El poder demostrar que las hormigas cambian de recurso alimenticio basadas en cantidad y/o calidad, y no solamente basadas en la presencia o ausencia de los mismos, requiere de investigaciones futuras, tanto para plantas con como sin NEF.
Palabras Clave: Hemiptera, interacciones hormiga-planta, nectarios extraflorales

ABSTRACT

In order to assess if ants attracted to honeydew-producing Hemiptera switched food sources when offered an additional, considerably rich and abundant food source, we studied the interaction between the plant *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), an efn-lacking shrub, the predominantly diurnal ant *Camponotus crassus* (Hymenoptera: Formicidae), and two species of membracids (*Enchenopa* spp.; Homoptera: Membracidae). The study was done during September of 1999 at the Reserva Ecológica of IBGE (*ca.* 35 km S of Brasilia-DF, Brasil). The results show that ants were attracted both to the experimental food source and to the membracids. Moreover, the mean number of ants visiting the experimental nectary was significantly higher than those visiting the membracids. However, the membracids were never left unattended, which suggests that ants, even though presented with an abundant and rich food source, do not abandon other sources. The latter can be explained due to an increment in the honeydew production rate by the membracids, thus the attention levels of ants does not vary Another possibility is the fidelity of worker ants to a food source and its location. To show that ants switch food sources based on quality

and/or quantity, and not merely based of their presence and/or absence, requires future research, both for plants with and without extrafloral nectaries.
Key Words: ant-plant interactions, extrafloral nectaries, Hemiptera

INTRODUCCIÓN

Es comúnmente aceptado que los nectarios extraflorales (NEF) evolucionaron como una defensa generalizada de las plantas, atrayendo hormigas que a cambio removerían o auyentarían a herbívoros (Koptur 1991). Sin embargo, los resultados de los estudios de campo han sido contradictorios, y la defensa de las plantas por hormigas no ha sido demostrada para todos los casos (Koptur 1992). Una hipótesis alterna es que los NEF pudieron haber evolucionado como una defensa específica contra los mutualismos hormiga-Hemiptera (Becerra & Venable 1989). Así, las plantas provocarían un cambio en la atención de las hormigas, de los hemípteros productores de ambrosía a una fuente alterna de alimento, el néctar producido por los NEF. Sin embargo, varios estudios no apoyan esta hipótesis (*e.g*. Del-Claro & Oliveira 1993, Rico-Gray & Thien 1989a), demostrando que algunas especies de hormigas prefieren el ambrosía producida por los hemípteros (en general de mejor calidad que el néctar extrafloral) al alimento ofrecido por la planta (Katayama & Suzuki 2003), o que forrajean por ambos de manera oportunista.

Una situación similar puede encontrarse en ciertas asociaciones hormiga-planta-oruga (Lepidoptera) (Horvitz & Schemske 1984). Por ejemplo, en la vegetación de cerrado cercano a Brasilia, Brasil, un número mayor de especies de orugas fueron encontradas forrajeando en hojas de plantas con NEF, que en plantas sin estas glándulas (H.C. Morais, datos no publ.). Observaciones del comportamiento de larvas mirmecófilas de mariposas que poseen 'órganos para hormigas' sugieren que las orugas son más atractivas para las hormigas que los NEF (DeVries & Baker 1989). La hipótesis más aceptada es que las orugas, o las hembras durante la ovipisición, buscan la protección de las hormigas para defenderse de depredadores y parasitoides (Attsatt 1981).

Las hormigas que atienden a los hemípteros productores de ambrosía pueden no abandonar su fuente de alimento como resultado de ofrecerles una opción alternativa y rica. Al contrario, las plantas con NEF pueden indirectamente beneficiar a las agregaciones de hemípteros al atraer a hormigas que potencialmente atenderían hemípteros, que plantas sin NEF (Cushman & Addicott 1991). Del-Claro & Oliveira (1993) registraron que el descubrimiento por las hormigas (*Camponotus crassus* y *C*. *rufipes*) de una fuente alternativa de alimento presentada experimentalmente sobre la planta hospedera (*Didymopanax vinosum*) no provoca la deserción de las hormigas, quienes continuaron atendiendo casi al mismo ritmo a las agregaciones de los membrácidos productores de ambrosía (*Guayaquila xiphias*). Estudiamos la asociación entre el arbusto sin nectarios extraflorales *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), la hormiga predominantemente diurna *Camponotus crassus* (Hymenoptera: Formicidae) y dos

especies de membrácidos (*Enchenopa* spp., Hemiptera: Membracidae) productores de ambrosía, con el fin de determinar si las hormigas abandonarían a los membrácidos al ofrecerles experimentalmente una fuente de alimento considerablemente rica y abundante. En particular, si había variación en la densidad de las hormigas entre el día y la noche y sobre los dos tipos de fuentes de alimento (nectario experimental y membrácidos), y si las hormigas dejaban de visitar a los membrácidos ante la presencia de la fuente alternativa de alimento.

MATERIAL Y MÉTODO

El estudio se llevó a cabo en septiembre de 1999 en la Reserva Ecológica del Instituto Brasileiro de Geografía y Estadística (IBGE), ubicada a 35 km al sur de Brasilia-DF, Brasil (15º 56' 41" S, 47º 53' 07" W; altitud 1048-1150 m.s.n.m.) (RECOR 2002). El clima es típicamente estacional, la precipitación anual promedio es de 1453 mm, siendo el periodo más lluvioso entre noviembre y marzo, donde ocurre el 75% de la precipitación total anual (RECOR 2002). El trabajo se desarrolló en uno de los periodos más secos del año, algunos días la humedad del aire solo alcanzó el 11%, aunque la humedad relativa promedio del aire para septiembre es de 50% (promedio 1975-1999). La temperatura promedio anual es de 22ºC, siendo septiembre y octubre los meses más calientes, con una temperatura promedio mensual de 25.6ºC (RECOR 2002). La vegetación predominante es el cerrado, el estudio se realizó en una mezcla de las variedades conocidas como *campo sujo* y *campo cerrado* (ver Oliveira-Filho & Ratter 2002 para una descripción detallada sobre los tipos de cerrado).

El método consistió en poner y fijar sobre una hoja en 15 plantas un gran nectario experimental (*i.e.* un pedazo de papel filtro de 7 cm de diámetro), saturado permanentemente con una solución de una parte de miel por cinco partes de agua (1:5). Los individuos de *Solanum lycocarpum* seleccionados eran aproximadamente de la misma altura (*ca*. 1.30 – 1.40 m) y cobertura (radio a partir del eje central de 1 m), presentaban la misma fase fenológica (con flores y frutos), se encontraban ubicados a lo largo de uno de los senderos de la reserva (lo que nos permitía su mejor ubicación durante los censos nocturnos) y tenían presentes tanto a los membrácidos como a *Camponotus crassus*. Esta especie de hormiga era la única asociada tanto a la planta como a los membrácidos.

Los nectarios experimentales se colocaron sobre las hojas y se dejó un periodo de 15 min para permitir el retorno a la actividad normal de hormigas y membrácidos, y también para permitir el reconocimiento de 'los nectarios' por parte de las hormigas y el reclutamiento de obreras. A partir de ese momento se hicieron las observaciones y los censos (5 min x 15 min x 2.5 h). Las plantas fueron revisadas de día (09:00-11:30) y de noche (20:00-23:30) por tres días, contando el número de hormigas forrajeando tanto de los 'nectarios' experimentales como de los membrácidos; durante las visitas agregamos solución de miel para mantener la humedad y la saturación del papel filtro. Los datos se analizaron usando el programa SigmaStat (SigmaStat 1997).

RESULTADOS

El número de hormigas fue significativamente mayor durante la noche que durante el día, ya sea para los nectarios experimentales (Mann-Whitney $T = 294209$, $n = 450$, $P < 0.001$) como para los membrácidos (Mann-Whitney $T = 253463$, $n = 450$, $P < 0.001$). El número de hormigas (ind/5 min) que visitaron los nectarios experimentales (día: 5.14 $\pm$ d.e. 3.35; noche: 38.61 $\pm$ d.e. 25.17, $n = 450$) fue significativamente mayor que el número de hormigas visitando a los membrácidos (día: 2.05 $\pm$ d.e. 1.36; noche: 5.26 $\pm$ d.e. 4.31, $n = 450$) ($n = 1800$, Kruskall-Wallis $H = 1769.906$, g.l. = 2, $P < 0.001$); los membrácidos nunca fueron abandonados.

DISCUSIÓN

El número de hormigas fue mayor durante la noche que durante el día, tanto para los nectarios experimentales como para los membrácidos, lo que suguiere una clara respuesta a las condiciones de baja humedad prevalencientes durante el estudio. Por otra parte, los resultados muestran que las hormigas fueron atraídas tanto al nectario experimental como a los membrácidos. Más aún, el número promedio de hormigas visitando a los nectarios experimentales fue significativamente mayor que el de las que visitaron a los membrácidos. Sin embargo, los membrácidos nunca fueron abandonados, lo que sugiere que las hormigas, a pesar de explotar una fuente abundante de alimento, no abandonan otras fuentes. Lo anterior puede explicarse por un incremento en la tasa de producción de ambrosía por los membrácidos, por lo que los niveles de atención de las hormigas hacia ellos no varía aún en la presencia de una fuente alternativa de alimento (Del-Claro & Oliveira 1993). Otra posibilidad por la que las hormigas no abandonan una fuente de alimento puede ser la lealtad de las obreras por un recurso y su ubicación; algunos individuos (no los 'scouts') retornan siempre a un sitio con una fuente de alimento (Fowler 1983). Por otra parte, Katayama & Suzuki (2003) demostraron que las hormigas cambian su patrón de colecta de néctar extrafloral a ambrosía al incrementarse la densidad de áfidos por planta. Sería razonable asumir que el ambrosía es más atractivo para las hormigas que el néctar extrafloral ante altas densidades de áfidos, pues las hormigas reaccionan sensiblemente a las diferencias en cantidad y/o calidad tanto de néctar como de ambrosía.

Los resultados anteriores no deberían de sorprender, pues las hormigas seleccionan y prefieren soluciones azucaradas que contengan una compleja mezcla de amino ácidos (Blüthgen & Fiedler 2004a, b), o pueden discriminar entre ambrosía de baja y alta calidad (Völkl *et al.* 1999, Blüthgen *et al.* 2004). Más aún, el daño producido por los herbívoros puede inducir a que la planta produzca néctar extrafloral en mayor cantidad y de mejor calidad (*i.e.* concentración de azúcares y amino ácidos) (Lanza 1988; Smith *et al.* 1990; Swift & Lanza 1993), lo que, a su vez, incrementa la atracción de la planta para las hormigas y, consecuentemente, el patrullaje defensivo

por parte de las hormigas (Rico-Gray & Thien 1989b; Swift *et al.* 1994). Por otra parte, el 38% de las especies de hormigas en un bosque tropical decíduo en la costa de Veracruz, México son hospederos de asociaciones hormiga-Hemiptera y en más de un tercio de esos casos, las hormigas también forrajean por néctar (ya sea floral, circum-floral, o asociado a hojas) (Rico-Gray 1993). Así, el néctar constituye el recurso alimenticio más importante para las hormigas (Rico-Gray *et al.* 1998), pero cambios estacionales en disponibilidad de alimentos (o la presencia temporal de un recurso más rico) aparentemente permite a las hormigas usar una amplia variedad de recursos alimenticios. Tales cambios estacionales, a su vez, pueden cambiar el nivel de defensa (si la hubiese) por hormigas en especies particulares de plantas. Finalmente, que las hormigas cambien de recurso alimenticio basadas en cantidad y/o calidad, y no solamente basadas en la presencia o ausencia de los mismos, requiere de investigaciones futuras, tanto para plantas con como sin NEF.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de las autoridades de la Reserva Ecológica do IBGE por las facilidades para usar las instalaciones de la estación. El trabajo de campo se realizó gracias al apoyo del Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, Brasil y del Instituto de Ecología, A.C., México.

LITERATURA CITADA

Atsatt, P.R. 1981. Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly *Ogyris amaryllis* (Lycaenidae). *Oecologia* 48:60-63.

Becerra, J.X. & D.L. Venable. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos* 55: 276-280.

Blüthgen, N. & K. Fiedler. 2004a. Competition for composition: lessons from nectar-feeding ant communities. *Ecology* 85:1479-1485.

_____ 2004b. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *J. An. Ecol.* 73:155-166.

Blüthgen, N., G. Gottsberger & K. Fiedler. 2004. Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecol.* 29:418-429.

Cushman, J.H. & J.F. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. Pp. 92-103. *In*: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press. Oxford.

Del-Claro, K. & P.S. Oliveira. 1993. Ant-Homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants? *Oikos* 68:202-206.

DeVries, P.J. & I. Baker. 1989. Butterfly exploitation of an ant-plant mutualism: adding insult to herbivory. *J. New York Entomol. Soc.* 97:332-340.

Fowler, H.G. 1983. Individual specialization on nectaries of *Euphorbia esula* by *Formica pallidefulva* workers. *Sociobiology* 8:99-103.

Horvitz, C.C. & D.W. Schemske. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65:1369-1378.

Katayama, N. & N. Suzuki. 2003. Changes in the use of extrafloral nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae) and honeydew of aphids by ants with increasing aphid density. *Ann. Entomol. Soc. America* 96:579-584.

Koptur, S. 1991. Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids. Pp. 213-230. *In*: C.R. Huxley & D.F. Cutler (eds). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press. Oxford.

_____ 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. Pp. 81-129. *In*: E. Bernays (ed). *Insect-plant interactions, Volume IV*. CRC Press, Boca Raton. Florida.

Lanza, J. 1988. Ant preferences for *Passiflora* nectar mimics that contain amino acids. *Biotropica* 20:341-344.

Oliveira-Filho A.T. & J.A. Ratter. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. Pp. 91-120. *In*: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds). *The cerrados of Brazil*. Columbia University Press. New York.

RECOR, 2002. Reserva ecológica do IBGE. www.recor.org.br.

Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25:301-315.

Rico-Gray, V. & L.B. Thien. 1989a. Ant-mealybug interaction decreases reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* Bateman (Orchidaceae) in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 5:109-112.

_____ 1989b. Effect of different ant species on reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* 81:487-489

Rico-Gray, V., J.G. García-Franco, M. Palacios-Rios C. Díaz-Castelazo, V. Parra-Tabla & J.A. Navarro. 1998. Geographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in Mexico. *Biotropica* 30:190-200.

SigmaStat. 1997. *SigmaStat, v. 2.0*. SPSS, Inc. Chicago.

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.

Swift, S., J. Bryant & J. Lanza. 1994. Simulated herbivory on *Passiflora incarnata* causes increased ant attendance. *Bull. Ecol. Soc. America* 75:225.

Swift, S. & J. Lanza. 1993. How do *Passiflora* vines produce more extrafloral nectar after simulated herbivory. *Bull. Ecol. Soc. America* 74: 451.

Völkl, W., J. Woodring, M. Fischer, M.W. Lorenz & K.H. Hoffmann. 1999. Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia* 118:483-491.

Recibido: 2 de septiembre 2005
Aceptado: 25 de abril 2006