



INTERACCIÓN DE LOS NECTARIOS EXTRAFLORALES EN INFLORESCENCIAS DE *LEPTOSPRON ADENANTHUM* (PHASEOLINAE, FABACEAE) CON HORMIGAS VISITANTES

INTERACTION BETWEEN THE EXTRAFLORAL NECTARIES IN INFLORESCENCES OF *LEPTOSPRON ADENANTHUM* (PHASEOLINAE, FABACEAE) WITH VISITING ANTS

En homenaje a Arturo Burkart

Fabiana S. Ojeda^{1,2*}  & María T. Amela García^{1,2} 

SUMMARY

Background and aims: *Leptospron adenanthum* bears active extrafloral nectaries (EFNs) on its inflorescences, which attract nectar-feeding ants. This study aimed to characterize the interaction between EFNs of *L. adenanthum* and ant partners across different spatial and temporal contexts, and to investigate its effect on the plant reproductive success, testing the following hypothesis: 1) the association between *L. adenanthum* EFNs and ants is not species-specific; 2) the association between *L. adenanthum* EFNs and ants varies temporally; 3) the association between *L. adenanthum* EFNs and ants varies geographically; 4) the reproductive success of *L. adenanthum* increases with the presence of ants that patrol the EFNs.

M&M: The study was carried out over two flowering seasons in two environments: Concordia (Entre Ríos Province) and Autonomous City of Buenos Aires. We recorded the taxonomic identity and activity of the ants patrolling the EFNs. Additionally, ant exclusion experiments were performed, comparing fruit and seed set, as well as seed infestation, between inflorescences with and without ants.

Results: Ant species composition varied between sites, but not across seasons within the same site. Ant exclusion did not significantly influence fruit nor seed set, but seed infestation.

Conclusions: The results suggest a weak and facultative mutualism under the evaluated conditions.

KEY WORDS

Circumfloral nectaries, exclusion experiments, Formicidae, plant-ant interactions, trophobionts.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Leptospron adenanthum* tiene nectarios extraflorales (NEFs) activos en sus inflorescencias que atraen hormigas nectarívoras. Para caracterizar la interacción entre los NEFs de *L. adenanthum* y sus hormigas visitantes en diferentes contextos espaciales y temporales, e indagar su efecto sobre el éxito reproductivo de la planta, planteamos las siguientes hipótesis: 1) la asociación entre *L. adenanthum* y hormigas no es especie-específica; 2) la asociación entre *L. adenanthum* y hormigas varía temporalmente; 3) la asociación entre *L. adenanthum* y hormigas varía espacialmente; 4) el éxito reproductivo de *L. adenanthum* aumenta con la presencia de hormigas que patrullan los NEFs.

M&M: El estudio se desarrolló durante dos temporadas reproductivas en dos sitios: Concordia (provincia de Entre Ríos) y Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Registramos la identidad taxonómica y actividad de las hormigas patrulladoras. Además, realizamos ensayos de exclusión, comparando la producción de frutos y de semillas, así como grado de infestación de éstas, entre inflorescencias con y sin hormigas.

Resultados: Las especies de hormigas variaron entre sitios, pero no entre temporadas en un mismo sitio. La exclusión de hormigas no influyó significativamente la producción de frutos y semillas, sí la infestación de éstas.

Conclusiones: Los resultados sugieren un mutualismo débil y facultativo en las condiciones evaluadas.

PALABRAS CLAVE

Experimentos de exclusión, Formicidae, interacciones planta-hormigas, nectarios circumflorales, trofobiontes

1. CONICET – Universidad de Buenos Aires. Instituto de Micología y Botánica (INMIBO). Buenos Aires, Argentina

2. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Depto. de Biodiversidad y Biología Experimental, Laboratorio de Sistemática y Biología Reproductiva de Plantas Vasculares. Buenos Aires, Argentina

*fabianaojeda@bg.fcen.uba.ar

Citar este artículo

OJEDA, F. S. & M. T. AMELA GARCÍA. 2025. Interacción de los nectarios extraflorales en inflorescencias de *Leptospron adenanthum* (Phaseolinae, Fabaceae) con hormigas visitantes. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 60: 473-489.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v60.n4.49672>

Recibido: 21 Jul 2025

Aceptado: 7 Nov 2025

Publicado en línea: 31 Dic 2025

Publicado impreso: 31 Dic 2025

Editor: Leandro Freitas 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

Las interacciones mutualistas entre plantas y hormigas, conocidas como mirmecofilia, comprenden una amplia gama de relaciones ecológicas, donde las plantas mirmecófilas presentan estructuras que proporcionan refugio o alimento a hormigas, a cambio de protección, en su mayoría contra fitófagos (Bentley, 1977a; Delabie *et al.*, 2003; del Val & Dirzo, 2004; Beattie, 2010; Heil, 2010; Oliveira & Koptur, 2017).

Unas de las estructuras más comunes mediante la cual puede establecerse este mutualismo son los nectarios extraflorales (NEFs), estructuras secretoras ubicadas fuera de la flor que atraen hormigas patrulladoras (Bentley, 1977a; Keller, 1977, 1989; Hölldobler & Wilson, 1990; Delabie *et al.*, 2003; del Val & Dirzo, 2004; Marazzi *et al.*, 2013; Novais *et al.*, 2025). Este recurso generalmente no es utilizado de forma constante ni especialista por estos himenópteros (Delabie *et al.*, 2003; del Val & Dirzo, 2004; Rico-Gray & Oliveira, 2007), sino que existe un gradiente de dependencia, desde mutualismos obligados, en los que la presencia de ambos organismos es indispensable para la subsistencia de cada uno, hasta interacciones facultativas, en las que la formicidas pueden usar el recurso en forma ocasional, sin generar un beneficio claro para la planta (Freitas *et al.*, 2000; del Val & Dirzo, 2004; Alma *et al.*, 2015). En estos últimos casos, una especie de planta puede interactuar con varias especies de hormigas (del Val & Dirzo, 2004).

La labilidad y efectividad de esta protección depende de muchos factores, tales como la agresividad y dominancia de las hormigas involucradas (Flores-Flores *et al.*, 2018), del tamaño de las formicidas (Rico-Gray & Oliveira, 2007), de la abundancia de éstas (Katayama & Suzuki, 2010), de la identidad de los herbívoros involucrados (Mody & Linsenmair, 2004; Rico-Gray & Oliveira, 2007) y de la densidad relativa de éstos (Inouye & Taylor, 1979) así como de la calidad de los recursos disponibles en el ambiente (Passos & Leal, 2019). Debido a que numerosos factores influyen en el resultado de la interacción, ésta puede presentar variaciones espaciales (Alma *et al.*, 2015) y temporales (Calixto *et al.*, 2021). Las primeras pueden deberse a variaciones altitudinales, latitudinales o geográficas, mientras que las

segundas pueden ocurrir dentro o entre años (Rico-Gray & Oliveira, 2007); estas últimas no han sido tomadas en cuenta en la mayoría de los estudios (Rico-Gray & Oliveira, 2007). Adicionalmente, disturbios ambientales como la fragmentación del hábitat (Pereyra, 2015) pueden afectar la composición de especies de hormigas visitantes. En relación con el espacio, se ha demostrado que plantas introducidas en un sitio pueden ser colonizadas por especies de hormigas locales (Howe & Westley, 1988; Marazzi *et al.*, 2014). Esta capacidad puede ser aprovechada en contextos agrícolas, usando las plantas con NEFs como cultivos de cobertura para aumentar la abundancia de hormigas que controlan plagas (Bentley, 1983; Woolwine & Reagan, 2001).

La asociación planta-hormiga fue ampliamente estudiada en plantas con nectarios extraflorales en partes vegetativas (Bentley, 1977a, Koptur, 1992, Heil & McKey, 2003, Rico-Gray & Oliveira, 2007), conformando muchas veces una defensa contra herbívoros. En cambio, la función de los NEFs ubicados en inflorescencias, nectarios circumflorales según Rico-Gray (1993, citado en Rico-Gray & Oliveira, 2007), ha sido menos explorada (Bentley, 1977b; Keller, 1980; Vesprini *et al.*, 2003). Richards (1986) postuló que las hormigas visitantes de estos NEFs pueden disuadir a visitantes florales no polinizadores (como ladrones de néctar perforadores del perianto o insectos pequeños), sin interferir con los polinizadores legítimos. Esto fue comprobado para *Vigna luteola* (Jacq.) Benth. (Phaseolinae, Fabaceae), donde algunos visitantes florales no polinizadores, emplean más tiempo en las flores que los polinizadores (Aguirre-Jaimes *et al.*, 2018), probablemente intentando conseguir un recurso floral al que su desacople con las flores no les permite acceder. No obstante, en estos casos, la presencia de las hormigas beneficia a las plantas sólo cuando la protección no es desequilibrada por efectos negativos sobre otros artrópodos benéficos (Rico Gray & Oliveira, 2007). También se ha constatado que pueden proteger contra algunos fitófagos, pero no contra todos (Rico-Gray, 1989; Oliveira, 1997), cuando la actividad de las hormigas se circunscribe a NEFs sólo activos en botones florales (Belan *et al.*, 2020) o durante el día en flores de polinización nocturna (Dejean *et al.*, 2011). No obstante, el beneficio depende del efecto neto de la protección contra fitófagos y la no disrupción de la

polinización, el cual es particular de los organismos intervinientes en la interacción (Calixto *et al.*, 2024). Empero, muchos trabajos no distinguen el efecto de las hormigas sobre visitantes florales polinizadores y no polinizadores (Viera da Silva *et al.*, 2025).

Leptospron adenanthum (G. Mey.) A. Delgado (Phaseolinae, Fabaceae), es una trepadora robusta, perenne, de origen neotropical y naturalizada en el resto del trópico (Palacios & Hoc, 2001; Zuloaga & Belgrano, 2025). Sus flores, cuya longevidad es de un día (Di Stilio *et al.*, 1991), se disponen en racimos que poseen ejes con nueve o más nudos, en cada uno de los cuales se originan ejes secundarios acortados que portan dos flores y cinco a siete NEFs que maduran sucesivamente; al menos uno de estos NEFs está activo en cada eje secundario, desde el inicio de los botones florales hasta la maduración de los frutos (Ojeda *et al.*, 2013). Esta fenología permite hipotetizar que la presencia y la actividad de los NEFs constituyen una defensa biológica en la cual las hormigas protegen a las flores y los frutos en desarrollo frente al ataque de florívoros, otros visitantes florales no polinizadores, fitófagos y/o predadores pre-dispersores de semillas.

Esta especie riparia habita bañados y bordes de cursos de agua. En la Argentina se distribuye en las Selvas marginales (de la Provincia Biogeográfica Paranaense) y del Distrito Chaqueño Oriental (de la Provincia Biogeográfica Chaqueña) y en las Selvas de transición (de la Provincia Biogeográfica de las Yungas), desde 0 hasta 700 m s.n.m. (Palacios & Hoc, 2001). Se encuentra en las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Misiones, Formosa, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Buenos Aires (Zuloaga & Belgrano, 2025).

Es considerada una especie forrajera en áreas subtropicales y tropicales (Fernández *et al.*, 1988; Schinini *et al.*, 2004; Izaguirre, 2005), particularmente en tierras inundables, donde las propiedades de nitrificación son más valiosas. Además, tiene valor ornamental (Etcheverry, 2005; Etcheverry *et al.*, 2008; Hoc & Ojeda, 2013). Sus hojas son utilizadas en infusiones o decocciones en la medicina popular en el conurbano bonaerense y platense (Hurrell *et al.*, 2001). Su tallo es usado en la pesca y el acarreo por el pueblo Chorote del Chaco Semiárido (Scarpa, 2007). A pesar de sus numerosas utilidades, aún no se cultiva con fines comerciales en Argentina. Comprender la función

ecológica de sus NEFs permitiría entender las posibles ventajas que estas estructuras pueden otorgar en la formación de frutos y semillas de esta especie; esto aportaría conocimiento para su implementación como recurso multifuncional en agricultura sustentable.

El éxito reproductivo de *L. adenanthum* es usualmente afectado por coleópteros (Chrysomelidae, Bruchinae) que se alimentan de sus semillas (Koptur & Lawton, 1988; Ruhren, 2003; Johnson & Romero, 2004; De la Cruz *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2022). Hasta ahora no se ha puesto a prueba si las hormigas libadoras de los NEFs defenderían a las plantas contra el daño de estos predadores pre-dispersores de semillas.

El objetivo de este estudio fue comparar la composición de los Formicidae visitantes a los nectarios extraflorales de las inflorescencias de *L. adenanthum*, y su función, en diferentes sitios y temporadas reproductivas, a fin de comprobar si existe especificidad, así como variación espacial y temporal en la interacción, y la posible influencia de las hormigas en el éxito reproductivo (producción de frutos y semillas) de la planta. Las hipótesis que se pusieron a prueba fueron: la asociación entre *L. adenanthum* y hormigas no es especie-específica (1); varía temporalmente (2) y espacialmente (3); y la producción de frutos y semillas de *L. adenanthum* aumenta con la presencia de hormigas que patrullan los nectarios extraflorales (4).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

El estudio se realizó en dos poblaciones naturales de Argentina, y una de ellas incluyó un cultivo experimental. Poblaciones naturales: durante 2008, se realizaron observaciones preliminares en una población establecida naturalmente en el Campo Experimental (C.E.) de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEyN) de la Universidad de Buenos Aires (UBA), ubicado en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA), 34° 32' 3 1,4" S, 58° 26' 32,9" O (Fig. 1A, C). Durante 2010 y 2011, desde febrero hasta abril, se realizaron observaciones y experimentos de exclusión de hormigas a los NEFs en ejemplares de *Leptospron adenanthum* creciendo en el Parque Municipal San Carlos, Concordia, Entre Ríos, 31° 22' 14"

S, 57° 59' 48" O, (Fig. 1B), que se disponían en dos parches de aproximadamente 5 y 8 metros, respectivamente (Fig. 1D-E), separados por un grupo de árboles y arbustos.

Cultivo experimental: en febrero de 2010, se estableció un cultivo en el Campo Experimental de la FCEyN (UBA), a partir de germoplasma procedente de Argentina: Chaco: Dpto. S. Fernando, Barranqueras, T. Meyer 755 (SI); Dpto. Bermejo, Las Palmas, E. Pueyrredón 17918 (SI). Corrientes: Dpto. Capital, EBCO, 20/02/2009, P. Hoc 396, 397 (BAFC); Dpto. San Cosme, R. Paraná y Ayo, San Juan, A. Schinini y C. Quarín 11545 (SI). Delta, Águila Negra, A. Burkart 7654 (SI). Para ello, en noviembre de 2009, se escarificaron mecánicamente 30 semillas mediante una incisión en el tegumento opuesta al hilo y se dispusieron en cajas de Petri de 15 cm de diámetro, sobre una base de algodón y papel Whatman humedecidos con agua destilada. Una vez que germinaron, las 30 plántulas emergidas fueron trasplantadas a macetas previamente preparadas con una mezcla de tierra mejorada y perlita 3:1. Inicialmente se mantuvieron en macetas de 250 cm³ en el laboratorio hasta la emergencia del cuarto nófilo. Alcanzado este estadio, se transfirieron a macetas de 2,5 litros que permanecieron en invernáculo hasta el inicio del crecimiento de las ramas laterales del eje principal; en este estadio, se transplantaron a macetas de 10 litros en las que se aclimataron durante tres semanas. Cumplida esta etapa, fueron trasplantadas a una parcela alambrada de 10 × 14 m, dispuestas en tres hileras de diez plantas cada una, con una separación de un metro entre plantas y entre hileras (Fig. 1F). Cada planta se colocó en un pozo de 50 cm de profundidad y se tutoró con tres cañas atadas entre sí. Se regaron tres veces por semana. El control de malezas se realizó mediante cobertura del resto del suelo con láminas de polietileno negro, complementando con desmalezado manual dos a tres veces por mes según las condiciones meteorológicas y fenológicas. Todas las plantas florecieron y fructificaron. Las floraciones y fructificaciones ocurrieron desde abril a mayo de 2010, diciembre de 2010 a mayo de 2011 y diciembre de 2011 a mayo de 2012 (temporadas que serán referidas como 2010, 2011 y 2012 en el resto del texto). La supervivencia de los ejemplares fue monitoreada hasta diciembre de 2012.

Características del néctar

En la población de Concordia, se aislaron 5 inflorescencias con bolsas de organza en ambos parches de plantas y se dejó acumular el néctar por 24 hs. En cada inflorescencia aislada se contó la cantidad de nudos portando NEFs activos. Al día siguiente, se extrajo el néctar con un microcapilar graduado, registrando el volumen; este valor se dividió por la cantidad de nudos, para estimar el volumen por nudo. Para medir la concentración de azúcares totales, debido al escaso volumen que producen los NEFs, se diluyó en un volumen conocido de agua destilada (siguiendo a Kearns & Inouye, 1993) y se midió su concentración con un refractómetro de mano analógico para volúmenes pequeños (Eclipse, Bellingham & Stanley®), haciendo luego el cálculo correspondiente.

Observaciones de los insectos visitantes de los NEFs, visitantes florales y fitófagos

Tanto en las poblaciones naturales (2008 en CABA y 2010-2011 en Concordia) como en el cultivo (2010-2012 en CABA), se registró la presencia, identidad taxonómica y actividad de hormigas que recorrían los NEFs, así como de otros posibles visitantes de los NEFs, de los visitantes florales, de los fitófagos, y de las interacciones entre las hormigas entre sí y con estos grupos de insectos. En las poblaciones naturales se observó en todos los parches (en 30 inflorescencias) y en el cultivo en las 30 plantas cultivadas (en 1 inflorescencia por planta). Los registros se hicieron mediante observación directa, *ad libitum* (Altmann, 1984), desde las 8 am hasta las 5 pm, durante 15 min. cada hora, 7 días cada año (sumando 21 días) en poblaciones naturales y 1 vez/semana durante las 3 temporadas de floración y fructificación (sumando 9 días en 2010, 30 días en 2011 y 30 días en 2012) en el cultivo, totalizando 90 días de observación. Para la identificación taxonómica de las hormigas, se colectaron especímenes de cada especie y se determinaron mediante las claves y descripciones de Kusnezov (1978), Hölldobler & Wilson (1990) y Fernández (2003), con posterior confirmación por el especialista F. J. Sola.

La función de los visitantes florales se estudió durante los mismos años en ambos sitios (Hoc & Ojeda, 2013).

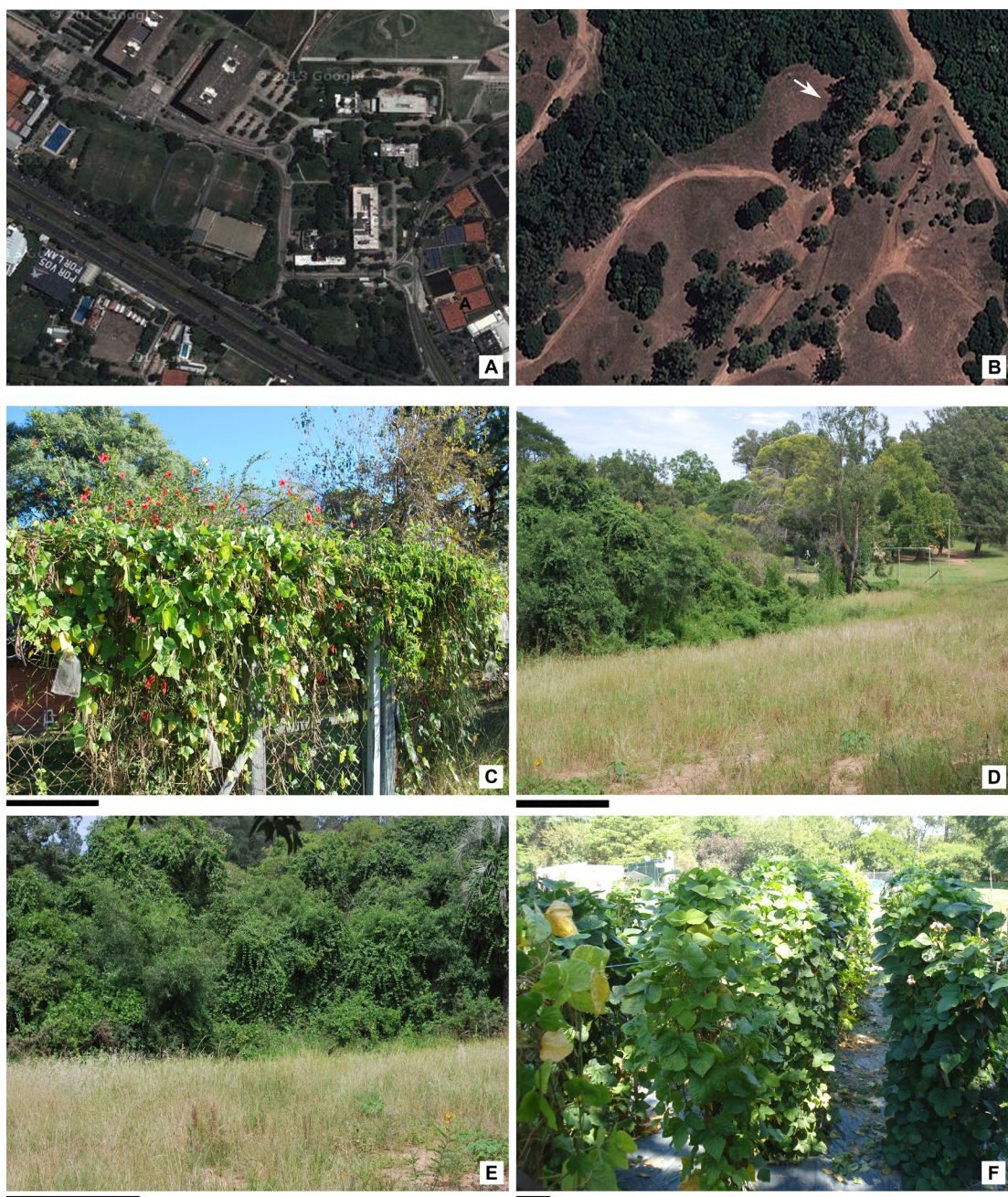


Fig. 1. Sitios de estudio de *Leptospron adenanthum* durante 2008–2012. **A, C y F:** Campo Experimental de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires; **B, D y E:** Parque Municipal San Carlos, Concordia, Entre Ríos. **A:** Vista satelital del Campo Experimental en CABA. **B:** Vista satelital de un sector del Parque Municipal San Carlos, Concordia, la flecha indica la zona de estudio. **C:** Ejemplares de la población natural creciendo sobre un cerco observada en 2008. **D-E:** Ejemplares creciendo naturalmente, en los cuales se realizaron observaciones y experimentos de exclusión de hormigas en 2010 y 2011. Las plantas se disponían en dos parches; **D:** parche de ca. 5 m de extensión; y **E:** parche de ca. 8 m de extensión. **F:** Cultivo experimental con tutorado individual, riego regular y control manual de malezas. Escalas= C: 2 m; D: 5 m; E: 8 m; F: 2,15 m.

Experimentos de exclusión de hormigas patrulladoras de los NEFs

Para determinar la protección por las hormigas sobre la producción de frutos y semillas se realizaron los siguientes ensayos en ambos sitios: se marcaron y enumeraron inflorescencias elegidas al azar, anotando la cantidad de frutos preexistentes, flores abiertas y botones florales. Se llevaron a cabo dos tratamientos: control, donde se marcaron inflorescencias con tiras plásticas, permitiendo el recorrido normal de los formícidos (Fig. 2A) y exclusión, donde se excluyeron las hormigas de las inflorescencias. Para esto primero se sacudieron las ramas o se sacaron las hormigas con pincel, se deshicieron los puentes (otras ramas y hojas en contacto con la inflorescencia, por las cuales las hormigas podrían acceder a la inflorescencia en cuestión), se enrolló una pequeña tira de papel de aluminio alrededor del pedúnculo, la cual se untó con una resina repelente de hormigas (Tanglefoot®) (Fig. 2B). En cada temporada, el experimento se realizó desde el inicio de la floración hasta el fin de la fructificación. Cuando los frutos maduraron, antes de su dehiscencia (aproximadamente un mes después de la antesis), se colectaron de las inflorescencias marcadas de ambos tratamientos y se guardaron en bolsas de papel madera. Se contabilizó la cantidad total de frutos y semillas producidas por inflorescencia

y por fruto, respectivamente; adicionalmente, en las semillas obtenidas del cultivo, se registró la cantidad de semillas infestadas y de semillas sanas. Se calcularon los porcentajes respectivos para cada tratamiento para cada una de estas tres variables. La cantidad de inflorescencias tratadas fue: en Concordia, control = 14, exclusión = 15 (en 2 parches de 5 y 8m, respectivamente, sin que fuera posible identificar cuántas plantas componían cada uno, se trataron inflorescencias a lo largo de toda la extensión de los parches) y en el cultivo, control = 202, exclusión = 198 (en 30 plantas).

Análisis estadístico

Los datos correspondientes al porcentaje de frutos producidos fueron transformados con la función logarítmica antes de realizar un ANOVA, ya que la distribución no cumplía con los supuestos de este test; las demás variables fueron analizadas sin la aplicación de esta transformación. Se aplicó ANOVA de tipo III seguido de test de Duncan ($\alpha = 0,05$). Los datos se analizaron mediante el software de Di Rienzo *et al.* (2008).

Los resultados obtenidos durante las distintas temporadas de muestreo de la población de Concordia así como las comparaciones entre sitios fueron analizados utilizando la prueba de Kruskal Wallis, debido a que no podía aplicarse un test paramétrico.

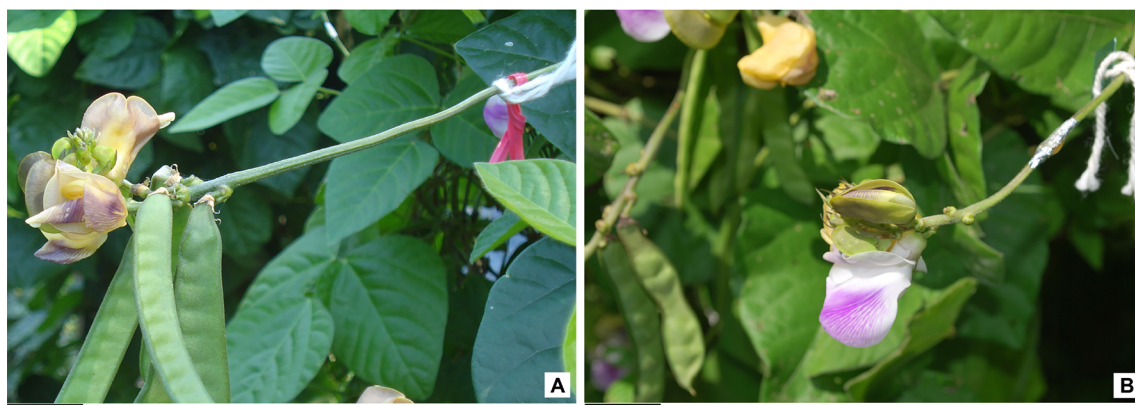


Fig. 2. Experimento de exclusión de hormigas visitantes de los nectarios extraflorales (NEFs) de *Leptospron adenanthum*. **A:** Tratamiento Control, donde las inflorescencias marcadas con tiras plásticas permanecieron accesibles a las hormigas, permitiendo su recorrido normal. **B:** Tratamiento Exclusión, en el cual se impidió el acceso de las hormigas a las inflorescencias mediante la remoción manual de los individuos presentes, la eliminación de puentes de acceso y la colocación de una barrera físico-química en el pedúnculo: una tira de papel de aluminio untada con resina repelente (Tanglefoot®). Escalas= A: 94 mm; B: 63,2 mm.

Terminología empleada

A pesar que Rico-Gray & Oliveira (2007) propusieron el uso de nectarios circumflorales para aludir a las glándulas productoras de néctar externas a las flores, pero cercanas a ellas, y restringir el uso de nectarios extraflorales a aquellos presentes en las estructuras vegetativas, esta última denominación es más ampliamente usada, por lo que se decidió el uso conservativo de los vocablos.

RESULTADOS

Características del néctar

En los nectarios de 18 nudos de 5 inflorescencias medidos, el volumen promedio, desvío estándar y rango producido por los nectarios activos en cada nudo fue $0,18 \pm 0,16 \mu\text{l}$ (0,05-0,5), mientras que la concentración promedio, desvío estándar y rango de azúcares totales fue $3 \pm 5 \%$ (0,02-12,5).

Identidad, ocurrencia y actividad de las hormigas visitantes de los NEFs y de los fitófagos

Los insectos que patrullaron y libaron los nectarios extraflorales fueron hormigas (Hymenoptera, Formicidae), no se observaron otros insectos libando los NEFs. Se registraron tres especies de 3 subfamilias: *Camponotus mus* Roger, 1863 (Formicinae) “hormiga carpintera”, *Linepithema humile* (Mayr, 1868) (Dolichoderinae) “hormiga argentina”, *Solenopsis* sp. Westwood, 1840 (Myrmicinae) “hormiga colorada”. La aparición en los diferentes sitios y temporadas de observación se detalla en la Tabla 1.

Las hormigas recorrían durante todo el día las inflorescencias, libando los NEFs, en todos los estadios fenológicos reproductivos: botones florales, flores, frutos (Fig. 3A-D). De las dos especies de hormigas que patrullaron en CABA, *C. mus* fue dominante, desplazando a *L. humile* de las

inflorescencias a las que éstas arribaban. En cambio, en Concordia, no se observaron desplazamientos entre *C. mus* y *Solenopsis* sp., pero tampoco se las observó libar simultáneamente en ninguna de las dos temporadas. Las hormigas no interfirieron con los visitantes florales (Fig. 3D). Tampoco se observó interacción con la mayoría de los fitófagos, lo cual se vio reflejado en el estado general de las plantas, que presentaban signos de herbivoría. La identidad, ocurrencia y actividad de los fitófagos se detalla en la Tabla 2. La única interacción de las hormigas con los fitófagos fue la libación de la excreción de las cochinillas (Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccoidea) que se hallaban sobre los tallos y los ejes de las inflorescencias en el cultivo por *L. humile*. Los bruquinos emergieron de las semillas de los frutos secos (tanto de los que permanecían en las plantas como de los colectados).

Experimentos de exclusión de hormigas patrulladoras de los NEFs

En la población natural: En Concordia (Fig. 4, Tabla 3), dentro de cada año, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de exclusión de hormigas y control, tanto en el porcentaje de frutos producidos (Fig. 4A, Tabla 3) como en el porcentaje de semillas producidas (Fig. 4B, Tabla 3); asimismo, al comparar la respuesta de ambas variables entre años, éstas tampoco difirieron significativamente ($H = 2,96$, $p = 0,3974$; $H = 4,18$, $p = 0,2223$, respectivamente).

En el cultivo experimental

Al evaluar las variables reproductivas de *L. adenanthum* en el cultivo experimental durante las temporadas 2010, 2011 y 2012 (Fig. 5, Tablas Suplementarias 1-3), dentro de cada año, no se observaron diferencias significativas entre tratamientos (exclusión vs. control) para el porcentaje

Tabla 1. Identidad y ocurrencia de las especies de hormigas visitantes de los nectarios extraflorales (NEFs) de *Leptospron adenanthum* durante las temporadas de estudio en cada sitio.

Especie de hormigas	Concordia			CABA		
	2010	2011	2008	2010	2011	2012
<i>Camponotus mus</i>	X	X	X	—	—	—
<i>Linepithema humile</i>	—	—	X	X	X	X
<i>Solenopsis</i> sp.	X	X	—	—	—	—

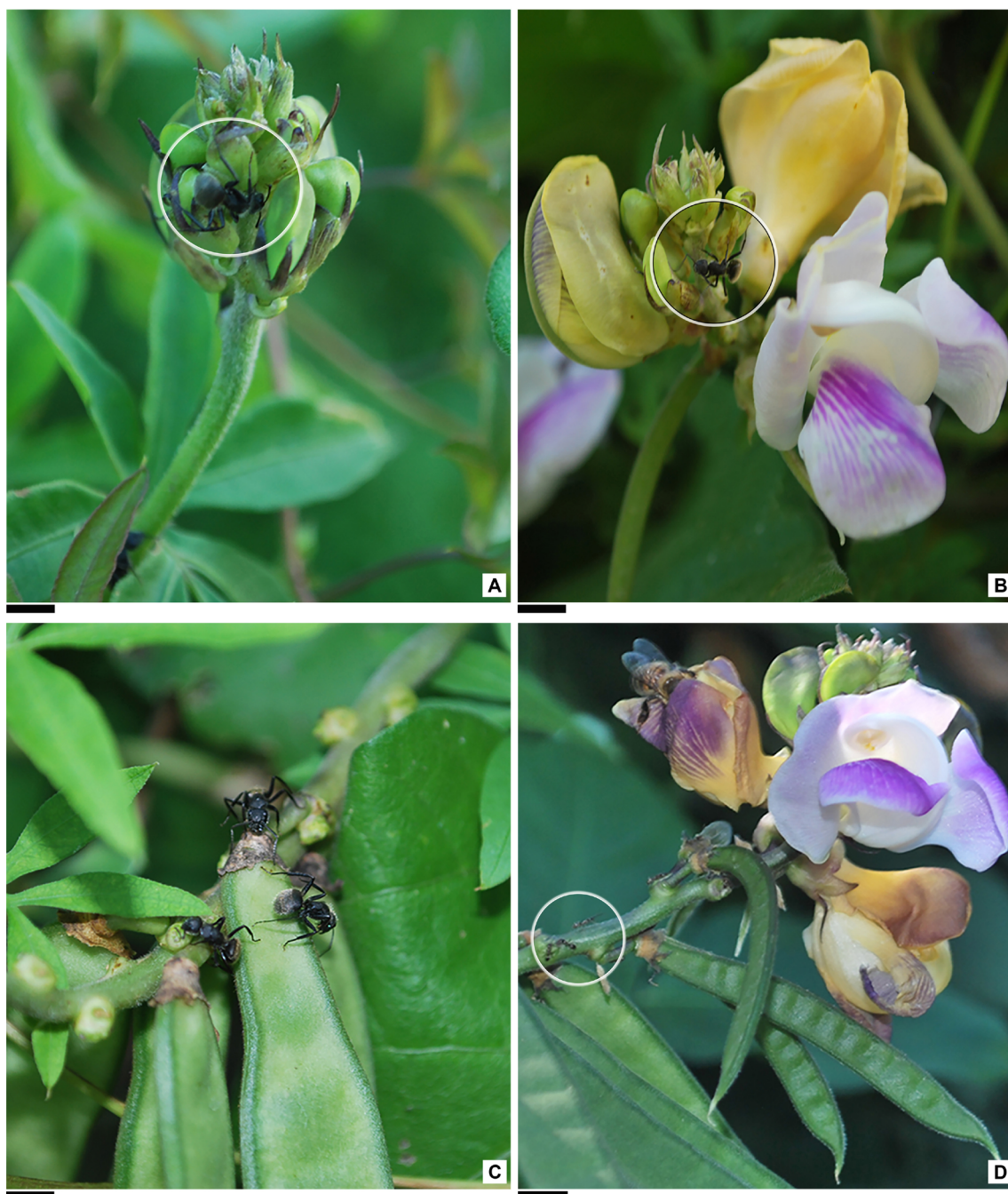


Fig. 3. Hormigas libando los nectarios extraflorales (NEFs) de *Leptospron adenanthum*. **A-C:** *Camponotus mus*, en población natural en Concordia. **D:** *L. humile*, en cultivo en CABA. **A:** Individuo libando los NEFs entre los botones florales. **B:** Individuos libando los NEFs entre las flores. **C:** Individuos patrullando los ejes de una inflorescencia y libando los NEFs (ejemplar de la izquierda) entre los frutos. **D:** Individuos libando los NEFs entre los frutos mientras un ejemplar de *Apis mellifera* visita una flor (arriba izquierda). Escalas= A: 5,3 mm; B: 10 mm; C: 5 ,3 mm; D: 4 ,7 mm.

Tabla 2. Identidad y actividad de insectos fitófagos sobre *Leptospron adenanthum* durante las temporadas de estudio en cada sitio.

Fitófagos	Actividad	Concordia			CABA		
		2010	2011	2008	2010	2011	2012
Orthoptera (langostas)	Comían las hojas jóvenes	X	X	—	—	—	—
Hemiptera, Sternorrhyncha, Coccoidea (cochinillas)	Succionaban los tallos	—	—	X	X	X	X
Coleoptera (Chrysomelidae, Bruchinae)	Oviponían en los frutos; las crías comían las semillas	X	X	X	X	X	X
Coleoptera (afin. Staphilinidae)	Comían las flores y las hojas jóvenes	X	X	—	X	X	X

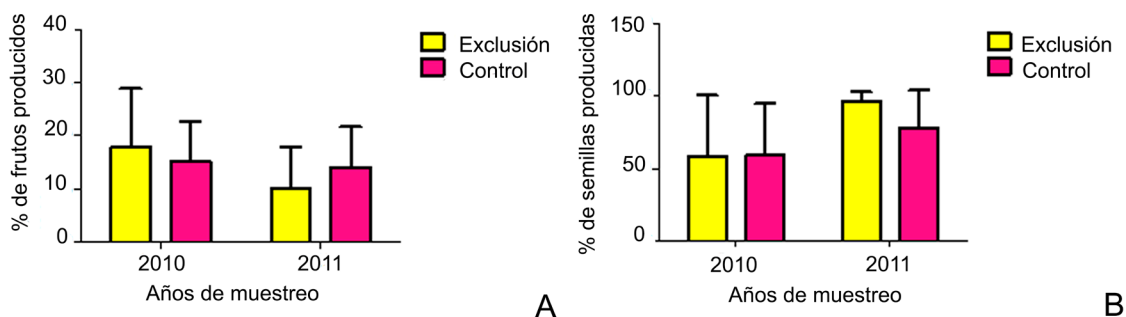


Fig. 4. Éxito reproductivo de inflorescencias de *Leptospron adenanthum* con hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (control) y sin hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (exclusión) en una población natural (Concordia) durante dos temporadas de floración (2010 y 2011). **A:** Porcentaje de frutos. **B:** Porcentaje de semillas. Las barras representan medias $\pm$ desvío estándar.

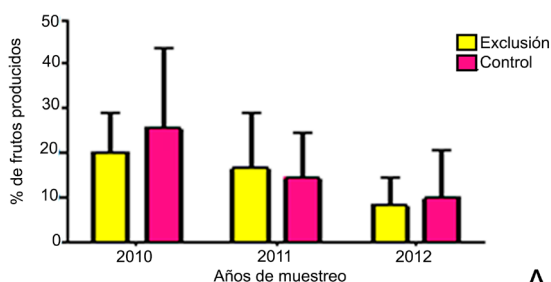
Tabla 3. Análisis estadístico del éxito reproductivo de inflorescencias de *Leptospron adenanthum* con hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (control) y sin hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (exclusión) en una población natural (Concordia) durante dos temporadas de floración (2010 y 2011). Abreviaturas = N: cantidad de inflorescencias marcadas y cantidad de frutos procesados.

Sitio	Variable	Tratamiento	Años	N	Medias	D. E.	Medianas	H	p
Concordia	% Frutos Producidos	Control	2010	10	15,03	7,68	16,9	2,96	0,397
	% Semillas Producidas	Control	2010	8	59,3	35,76	56,11	4,18	0,222
	% Frutos Producidos	Control	2011	4	13,94	7,72	11,81		
	% Semillas Producidas	Control	2011	3	78,57	25,75	85,71		
	% Frutos Producidos	Exclusión	2010	9	17,81	11,04	16,67		
	% Semillas Producidas	Exclusión	2010	7	59,01	41,79	80		
	% Frutos Producidos	Exclusión	2011	6	10,17	7,59	7,29		
	% Semillas Producidas	Exclusión	2011	4	97,12	5,77	100		

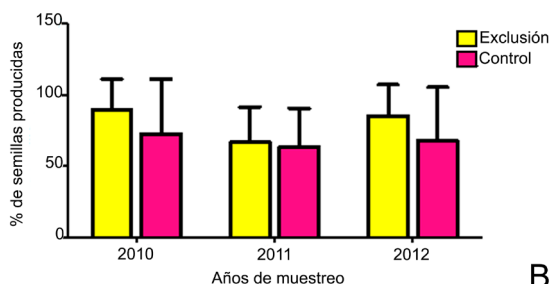
de frutos (Fig. 5A, Tabla Suplementaria 1, $F = 0,22$; $p = 0,6379$), ni para el porcentaje de semillas producidas (Fig. 5B, Tabla Suplementaria 2, $F = 3,77$; $p = 0,0529$) pero sí para el porcentaje de semillas infestadas (Fig. 5C, Tabla Suplementaria 3, $F = 0,06$; $p = 0,0082$). Al comparar entre años, se detectaron diferencias significativas, para las tres variables: el porcentaje de frutos decreció desde 2010 hasta 2012 (Fig. 5A, Tabla Suplementaria 1, $F = 24,36$; $p < 0,0001$), el porcentaje de semillas producidas fue más bajo en 2011 que

en los otros años (Fig. 5B, Tabla Suplementaria 2, $F = 17,14$; $p < 0,0001$) y el porcentaje de semillas infestadas fue mayor en 2010 respecto de los otros años (Fig. 5C, Tabla Suplementaria 3, $F = 6,17$; $p = 0,024$). No se detectaron interacciones significativas entre año y tratamiento para ninguna de las tres variables: porcentaje de frutos ($F = 2,21$; $p = 0,1113$), porcentaje de semillas producidas ($F = 0,64$; $p = 0,525$) ni porcentaje de semillas infestadas ($F = 0,87$; $p = 0,4189$).

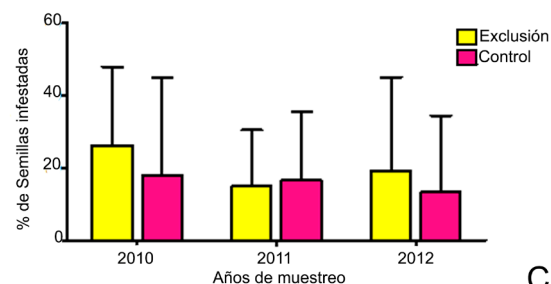
Comparaciones entre sitios: Al comparar la producción de frutos y de semillas entre los dos sitios durante ambas temporadas (Fig. 6, Tablas Suplementarias 4-7), en 2010, no se observaron diferencias significativas entre sitios ni entre tratamientos (control vs. exclusión) para ninguna de las dos variables: porcentaje de frutos (Fig. 6A, Tabla Suplementaria 4, $H = 3,7$; $p = 0,2957$) y porcentaje de semillas producidas (Fig. 6B, Tabla Suplementaria 5, $H = 4,34$; $p = 0,1978$); en cambio, en 2011, si bien la producción de frutos no difirió significativamente entre tratamientos entre ninguno de los sitios (Fig. 6C, Tabla Suplementaria 6, $H = 3,59$; $p = 0,3094$), sí se detectaron diferencias significativas en el porcentaje de semillas producidas entre tratamientos y sitios (Fig. 6D, Tabla Suplementaria 7, $H = 8,45$; $p = 0,0370$), siendo mayor con exclusión en Concordia, con una media y mediana de 97,12 % y 100 %, respectivamente (Fig. 6D).



A



B



C

Fig. 5. Éxito reproductivo de inflorescencias de *Leptospron adenanthum* con hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (control) y sin hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (exclusión), en un cultivo experimental en CABA, durante tres años (2010–2012). **A:** Porcentaje de frutos producidos. **B:** porcentaje de semillas producidas. **C:** porcentaje de semillas infestadas. Las barras indican la media $\pm$ error estándar.

DISCUSION

Características del néctar

La concentración del néctar extrafloral varía mucho entre diferentes taxones, desde 76-88 % en tres especies de *Dyckia* (Bromeliaceae) (Galletto & Bernardello, 1992), ca. 30 % en *Vicia angustifolia* L. (Fabaceae) (Koptur, 1979), entre 5 y 9 % en 7 especies de 4 familias, incluyendo una Fabaceae (Lange *et al.*, 2017) y de 2 a 4 % en 3 especies de *Chamaecrista* (Fabaceae) (da Silva *et al.*, 2023). Estas diferencias pueden deberse no sólo a cuestiones filogenéticas, sino también a la localización del nectario (Navarro-Ulloa *et al.*, 2024), respuesta a la herbivoría (Gale *et al.*, 2021; da Silva *et al.*, 2023) o sitios con distinta irradiación donde crecen las plantas. El néctar extrafloral, al estar más expuesto que en la mayoría

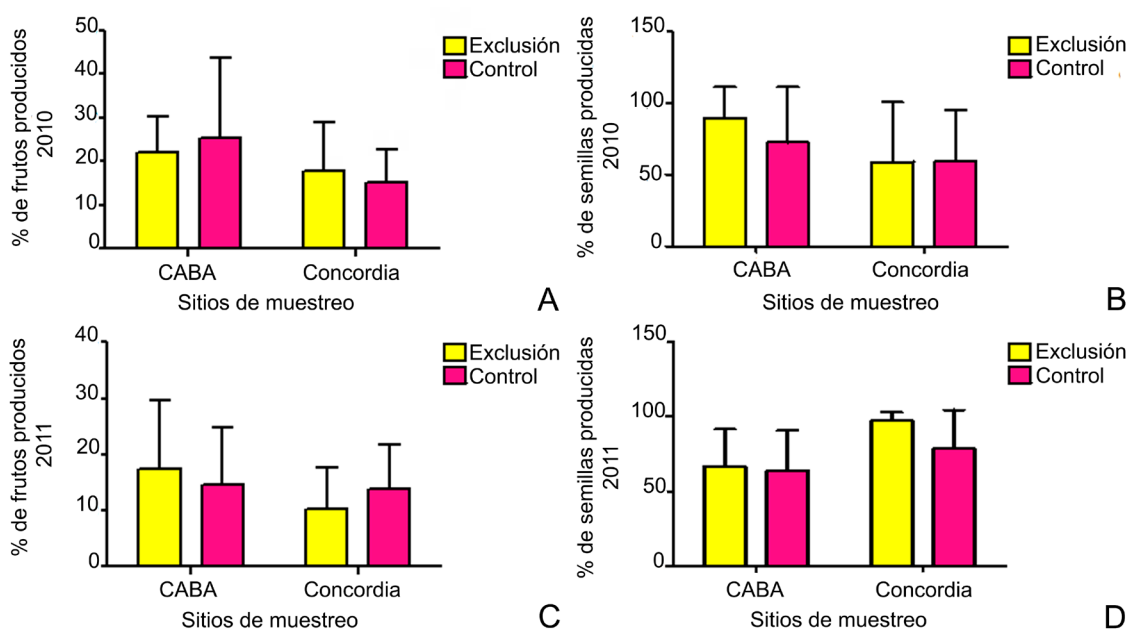


Fig. 6. Comparación del éxito reproductivo de inflorescencias de *Leptospron adenanthum* con hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (control) y sin hormigas recorriendo los nectarios extraflorales (exclusión) entre los dos sitios de estudio (CABA y Concordia) durante 2010 (A–B) y 2011 (C–D). **A, C:** Porcentaje de frutos. **B, D:** porcentaje de semillas. Las barras representan la media $\pm$ desvío estándar.

de los casos del néctar floral, es más plausible de sufrir mayores variaciones debidas a varios factores ambientales (Bentley, 1977a). Varias especies de hormigas, entre ellas *C. mus*, prefieren soluciones azucaradas entre 40 y 50 % (Nicolson, 2007). El néctar de *L. adenanthum* no sería preferido por esta especie de hormiga, lo que podría explicar su ausencia durante los tres años en el cultivo (quizás por usar otros recursos más atractivos) y la falta de efecto protector contra los visitantes florales no polinizadores y los florívoros (ver subsección “Efecto exclusión de hormigas de los NEFs”).

Identidad, ocurrencia y actividad de las hormigas visitantes de los NEFs

De las tres especies de hormigas que visitaron los NEFs, *L. humile* fue registrada visitando NEFs en estípulas de otras Faboideae: *Vicia* spp. (Koptur, 1979), mientras que *C. mus* y especies de *Solenopsis* fueron registradas visitando NEFs de otras Fabaceae (Aranda-Rickert *et al.*, 2014). Por lo que la asociación entre estas hormigas y *L. adenanthum* no parece ser especialista. Rico-Gray & Oliveira (2007) destacaron la falta de especialización en las

asociaciones entre hormigas y plantas mediante NEFs, las cuales tienden a ser generalistas, en contraste con relaciones más especializadas, ej., aquellas que involucran domacios (Rosumek *et al.*, 2009).

Camponotus mus estuvo presente en ambos sitios de muestreo, en tres de los cuatro años de estudio. En cambio, *Linepithema humile* y *Solenopsis* sp. estuvieron presentes en CABA y Concordia, respectivamente, durante todos los años de estudio. *L. humile* procede de la cuenca del Paraná, zona a la que pertenece el sitio donde se realizó el cultivo, aunque actualmente se la considera una especie invasora, ocupando en la Argentina gran parte de este país (Pirk *et al.*, 2020). No obstante, sólo visitó los NEFs en C.A.B.A. Por lo antes expuesto, *C. mus* mostró más constancia, tanto entre sitios como entre años, mientras que los otros dos taxones mostraron constancia temporal pero sólo en un sitio; por lo que la composición del ensamble varió espacialmente.

En cada sitio y temporada, cuando acudió más de una especie de hormiga a los NEFs, usaron ese recurso dos especies. Co-ocurrencia de dos o más especies de hormigas usando los mismos NEFs

es usual, incluso sin agresiones entre ellas (Fotso *et al.*, 2015). La visita de las hormigas a los NEFs en inflorescencias en todos los estados fenológicos reproductivos (botones florales, flores y frutos) coincide con la actividad de los NEFs (Ojeda *et al.*, 2013) y aseguraría una posible protección durante toda esa ventana temporal de desarrollo.

En el comportamiento de los formícidos con respecto a la presencia de otros artrópodos, no se observó que las hormigas ahuyentaran o repelieran a los visitantes florales, fueran polinizadores o no. *L. adenanthum*, al menos en Concordia y CABA, es visitada por varios apodiformes, de los cuales sólo especies de *Mesoplia*, *Xylocopa*, *Bombus* y *Centris* polinizan, mientras una especie de *Trigona* y *Apis mellifera* no activan el mecanismo de transferencia de polen (Di Stilio *et al.*, 1991; Hoc & Ojeda, 2013).

Efecto de la exclusión de hormigas libadoras de los NEFs

En la población natural de Concordia, la falta de efecto de la exclusión de hormigas sobre la producción de frutos y de semillas durante ambas temporadas reproductivas sugiere una baja eficacia defensiva cuando estas especies de hormigas patrullan los NEFs de *L. adenanthum* o una interacción con escaso beneficio para las plantas.

En el cultivo en CABA, la falta de influencia de las hormigas sobre la producción de frutos y de semillas podría explicarse por la presencia de cochinillas, que atraen a los formícidos y desvían su atención hacia otra fuente de líquido azucarado (el que ellas excretan), como ocurre con otros homópteros (Buckley, 1983; Delabie & Fernández, 2003; Rico-Gray & Oliveira, 2007). Por el contrario, la tendencia a un significativamente mayor porcentaje de semillas infestadas al excluir las hormigas (en dos de las tres temporadas evaluadas), sugiere que las formícidas tendrían un efecto disuasorio a la oviposición por bruquinos. Por otro lado, en este sitio, las variaciones acontecidas entre años, tanto en la producción de frutos y de semillas como en el porcentaje de semillas infestadas, podrían estar relacionadas con fluctuaciones en la abundancia de fitófagos o de factores abióticos como la temperatura y precipitación, como sugirieron Koptur (1985, 1992) y Kersch & Fonseca (2005). Otros factores, como el estado fisiológico de las plantas, su historia de herbivoría o la distancia de los NEFs a los nidos de

hormigas (Bentley, 1977a; McKey, 1989; Koptur, 1992) también pueden influir esta interacción.

Al comparar los dos sitios, si bien en 2010 la respuesta de las plantas a la exclusión de hormigas fue similar en ambos contextos, en 2011, el mayor porcentaje de semillas producidas con exclusión en Concordia sugiere que las hormigas presentes en ese sitio habrían tenido un efecto neutro o incluso negativo sobre el éxito reproductivo; esto puede deberse a escasa agresividad frente a fitófagos, baja densidad o interferencia con polinizadores. Si bien en este estudio no se observó interacción directa entre las hormigas y los insectos que polinizan, podrían haber influido en su frecuencia de visitas. En los casos de NEFs cercanos a flores, la presencia de las hormigas beneficia a las plantas sólo cuando la protección no conlleva efectos negativos sobre otros artrópodos benéficos (Mody & Linsenmair 2004; Rico-Gray & Oliveira, 2007). Asimismo, la abundancia relativa de formícidos y/o herbívoros puede modificar el costo-beneficio de la interacción (Rudgers & Strauss, 2004), alterando su eficacia como mecanismo de defensa.

En líneas generales, la presencia o ausencia de las hormigas registradas no influyó en el éxito reproductivo respecto a la producción de frutos y semillas. Con lo cual se puede afirmar que estos formícidos no ejercieron un rol protector en *L. adenanthum* en los sitios y temporadas de estudio. En cambio, se evidenció protección contra la infestación por bruquinos en la mayoría de las temporadas, ya que ésta fue mayor con las hormigas excluidas, a diferencia de las observaciones de Ruhren (2003) y Lenoir & Pihlgren (2006) en otras Fabaceae. De la Cruz Pérez *et al.* (2013) también observaron infestación por bruquinos en *L. adenanthum*, además de en otras faseolinas (*Vigna caracalla* y *Vigna luteola*), pero no la cuantificaron. Los altos niveles de especificidad de esta familia de escarabajos en relación a las fabáceas (Kergoat *et al.*, 2004; 2005) estarían desafiando constantemente la protección débil que las hormigas puedan brindar.

La interacción entre *L. adenanthum* y las hormigas visitantes de sus NEFs varió entre sitios sólo en la identidad de algunos formícidos; la principal variación fue temporal, pero sólo para uno de los sitios. Esto sugiere que esta asociación sería difusa, más bien fortuita, como caracterizan Rico-Gray & Oliveira (2007) a la interacción entre hormigas y las plantas con NEFs. La aparente falta

de efecto positivo consistente de las hormigas sobre la producción de frutos y semillas en *L. adenanthum* no invalida la existencia del mutualismo, sino que pone de manifiesto su labilidad. Este tipo de asociación puede fluctuar entre beneficiosa, neutra o incluso perjudicial, dependiendo de múltiples y sutiles factores ecológicos (del Val & Dirzo, 2004; Flores-Flores *et al.*, 2018). Por lo tanto, para comprender las condiciones que determinan su eficacia se requiere integrar, además de información sobre identidad y comportamiento de los formícidos, también cuantificación de las densidades relativas de éstos y de los fitófagos, entre otros factores. Estudios posteriores deberían incorporar estas mediciones. No obstante, este estudio sugiere que los NEFs de *L. adenanthum* podrían no garantizar una defensa reproductiva efectiva en todos los contextos, y que su rol debe analizarse sumando más variables ecológicas, considerando la complejidad de las interacciones tritróficas.

CONCLUSIONES

Las hormigas registradas patrullando los NEFs no fueron específicas de *L. adenanthum*. En general, la composición de especies de hormigas visitantes varió espacialmente pero no temporalmente dentro de cada sitio. Las hormigas que patrullaron los NEFs no constituyeron, en los sitios y temporadas de estudio, una defensa biológica consistente contra los visitantes florales no polinizadores ni florívoros, ya que en la mayor parte de los casos su presencia no incidió en un aumento de la producción de frutos ni de semillas, pero sí contra los predadores pre-dispersores de semillas, ya que la infestación fue mayor en ausencia de hormigas. Las variaciones espaciales y en algunos casos temporales en esta interacción sugieren que la asociación entre *L. adenanthum* y las especies de hormigas registradas conforman un mutualismo débil.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

FSO realizó la mayor parte de las tareas de campo y de laboratorio, con algunas de las cuales MTAG colaboró. FSO procesó y analizó los datos, preparó las tablas y las figuras. FSO y MTAG redactaron el manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras fueron invitadas a participar en este volumen con motivo del aniversario de los 80 años del *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* (BSAB), que incluye artículos vinculados a líneas de investigación publicadas en los primeros números del BSAB. Una de ellas fue la desarrollada por A. Burkart, quien fundó el grupo de estudio de plantas vasculares en la FCEyN (UBA). La línea principal de investigación abordada fue la taxonomía de Fabaceae; posteriormente, se amplió a otras familias, así como al estudio de la biología reproductiva; dentro de ésta, la polinización y otras interacciones que pueden influir en la reproducción de las plantas fueron incorporadas por R. A. Palacios y P. S. Hoc, llevadas actualmente adelante por sus discípulos. Este trabajo forma parte de la tesis doctoral realizada por F. S. Ojeda, bajo la dirección de P. S. Hoc y M. T. Amela García. La investigación fue financiada parcialmente por la Universidad de Buenos Aires mediante el UBACyT X100 (codirectora: MTAG).

DATOS PRIMARIOS DE INVESTIGACIÓN

Disponibles a demanda, próximos a ser depositados en un repositorio digital.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE-JAIMES, A., W. DATTILO, D. RODRIGUEZ-MORALES, S. CANCHOLA-OROZCO, ... & G. ANGELES. 2018. Foraging ants on the extrafloral nectaries repel nectar thieves but not the effective pollinator of *Vigna luteola* (Fabaceae) in a Mexican coastal sand dune. *Sociobiology* 65: 621-629. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3466>
- ALTMANN, J. 1984. Observational Sampling Methods for Insect Behavioral Ecology. *Fla. entomol.* 67: 50-56. <https://doi.org/10.2307/3494104>
- ALMA, A. M., G. RODRIGO, R. G. POL, F. LUIS, ... & D. P. VAZQUEZ. 2015. No defensive role of ants throughout a broad latitudinal and elevational range of a cactus. *Biotropica* 47: 347-354.
- ARANDA-RICKERT, A., P. DIEZ & B. MARAZZI. 2014. Extrafloral nectar fuels ant life in deserts.

- AoB Plants* 6: plu068. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu068>.
- BEATTIE, A. J. 2010. *The Evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BELAN, H. C., G. J. BARÔNIO, V. C. KUSTER, D. C. OLIVEIRA, & H. L. VASCONCELOS. 2020. Extranuptial nectaries in flowers: ants increase the reproductive success of the ant-plant *Miconia tococca* (Melastomataceae). *Plant Biol.* 22: 917-923. <https://doi.org/10.1111/plb.13138>
- BENTLEY, B. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.
- BENTLEY, B. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana*. *J. Ecol.* 65: 27-38.
- BENTLEY, B. 1983. Nectaries in agriculture, with an emphasis on the tropics. En: BENTLEY, B. & T. ELIAS (eds.), *The biology of nectaries*. Columbia University Press, Nueva York.
- BUCKLEY, R. 1983. Interaction between ant and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* 58: 132-136.
- CALIXTO, E. S., L. RODRIGUES NOVAES, D. FERREIRA BORGES DOS SANTOS, D. LANGE, ... & K. DEL-CLARO. 2021. Climate seasonality drives ant-plant-herbivore interactions via plant phenology in an extrafloral nectary-bearing plant community. *J. Ecol.* 109: 639-651. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13492>
- CALIXTO, E. S., I. C. DE OLIVEIRA PIMENTA, D. LANGE, R. J. MARQUIS, ... & K. DEL-CLARO. 2024. Emerging trends in ant-pollinator conflict in extrafloral nectary bearing plants. *Plants* 13: 651. <https://doi.org/10.3390/plants13050651>
- DA SILVA ALENCAR, C. L., A. NOGUEIRA, R. E. VICENTE & Í. A. COTTA COUTINHO. 2023. Plant species with larger extrafloral nectaries produce better quality nectar when needed and interact with the best ant partners. *J. Exp. Bot.* 74: 4613-4627.
- DE LA CRUZ PÉREZ, A., J. ROMERO NÁPOLES, J. L. CARRILLO SÁNCHEZ, E. GARCÍA LÓPEZ, ... & M. PÉREZ DE LA CRUZ. 2013. Brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) del estado de Tabasco, México. *Acta Zool. Mex.* 29: 1-95.
- DEL VAL, E. K. & R. DIRZO. 2004. Mirmecofilia: las plantas con ejército propio. *Interciencia* 29: 673-679.
- DELABIE, J. H. C. & F. FERNÁNDEZ. 2003. Relaciones entre hormigas y “homópteros” (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha). Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical. En: FERNÁNDEZ, F. (ed.), *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical*, pp. 181-197. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- GALE, C. C., P. LESNE, C. WILSON, A. M. HELMS, ... & G. A. SWORD. 2021. Foliar herbivory increases sucrose concentration in bracteal extrafloral nectar of cotton. *PLoS ONE* 16: e0258836. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258836>
- DELABIE, J. H. C., M. OSPINA & G. ZABALA. 2003. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En: FERNÁNDEZ, F. (ed.), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*, pp. 167-180. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- DEJEAN, A., B. CORBARA, C. LEROY, J. H. C. DELABIE, ... & R. CÉRÉGHINO. 2011. Inherited Biotic Protection in a Neotropical Pioneer Plant. *PLoS ONE* 6: e18071. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018071>
- DI RIENZO J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZALEZ, ... & C. W. ROBLEDO. 2008. InfoStat, versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DI STILIO, V., M. A. AGULLÓ, M. M. BRIZUELA, P. S. HOC, & R. A. PALACIOS. 1991. Relación unidad de polinización-visitantes florales en *Vigna adenantha*. En: *Resúmenes XXIII Jornadas Argentinas de Botánica*. Sociedad Argentina de Botánica, Bariloche.
- ETCHEVERRY, A. V. 2005. *Biología reproductiva de Vigna caracalla (Fabaceae)*. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- ETCHEVERRY, A. V., M. M. ALEMÁN, T. FIGUEROA FLEMING. 2008. Flower morphology, pollination biology and mating system of the complex flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). *Ann. Bot.* 102: 305-316.
- FERNÁNDEZ, F. 2003. *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- FERNÁNDEZ, J. G., C. A. BENÍTEZ, R. M. PICIO & O. ROYO PALLARES. 1988. *Leguminosas forrajeras nativas del este de la provincia de Corrientes*. Serie técnica N° 26. EEA INTA Mercedes, Corrientes.

- FLORES-FLORES, R. V., A. AGUIRRE, D. V. ANJOS, F. S. NEVES, ... & W. DÁTTILO. 2018. Food source quality and ant dominance hierarchy influence the outcomes of ant-plant interactions in an arid environment. *Acta Oecol.* 87: 13-19. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.02.004>
- FOTSO, A. K., R. HANNA, M. TINDO, A. DOUMTSOP & P. NAGEL. 2015. How plants and honeydew-producing hemipterans affect ant species richness and structure in a tropical forest zone. *Insect. Soc.* 62: 443-453. <https://doi.org/10.1007/s00040-015-0423-5>
- FREITAS, L., L. GALETTO, G. BERNARDELLO & A. S. PAOLI. 2000. Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora* 195: 398-402.
- GALETTO, L. & L. M. BERNARDELLO. 1992. Extrafloral nectaries that attract ants in Bromeliaceae: structure and nectar composition. *Can. J. Bot.* 70: 1101-1106.
- HEIL, M. 2010. Ant-Plant Mutualisms. En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022558>
- HEIL, M. & D. MCKEY. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 425-53. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132410>
- HOC, P. S. & F. S. OJEDA. 2013. Two *Vigna* species native to Argentina with ornamental potential. *Acta Hortic.* 1000: 83-90.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1990. *The Ants*. Springer, Berlin.
- HOWE, H. F. & L. C. WESTLEY. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, Nueva York.
- HURRELL, J. A., E. A. ULIBARRI, J. P. PUENTES, F. BUET COSTANTINO, ... & M. L. POCHETTINO. 2001. Leguminosas medicinales y alimenticias utilizadas en la conurbación Buenos Aires-La Plata, Argentina. *BLACPM* 10: 443-455.
- INOUE, D. W. & O. R. TAYLOR Jr. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extra floral nectar secretion by *Helianthella quinquenervis*. *Ecol.* 60: 1-7.
- IZAGUIRRE, P. 2005. Uruguay y sus recursos fitogenéticos en leguminosas. *Agrociencia* 9: 77-83.
- JOHNSON, C. D. & J. ROMERO. 2004. A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). *Rev. Bras. Entomol.* 48: 401-408.
- KATAYAMA, N. & N. SUZUKI. 2010. Anti-herbivory defense of two *Vicia* species with and without extrafloral nectaries. *Plant Ecol.* 212: 743-752.
- KEARNS, C. A. & D. W. INOUE. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado.
- KELLER, K. H. 1977. The extrafloral nectaries of *Ipomoea carnea* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 64: 1182-1184.
- KELLER, K. H. 1980. The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). *Amer. J. Bot.* 67: 216-222.
- KELLER, K. H. 1989. Ant-plant interactions. En: ABRAHAMSON, W. G. (ed.), *Plant-animal interactions*, pp. 207-242. McGraw-Hill, N.Y.
- KERGOAT, G. J., A. DELOBEL & J. F. SILVAIN. 2004. Phylogeny and host-specificity of European seed beetles (Coleoptera, Bruchidae), new insights from molecular and ecological data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32: 855-865.
- KERGOAT, G. J., A. DELOBEL, G. FÉDIÈRE, B. LE RÜ & J. F. SILVAIN. 2005. Both host-plant phylogeny and chemistry have shaped the African seed-beetle radiation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 35: 602-611.
- KERSCH, M. F. & C. R. FONSECA. 2005. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecol.* 86: 2117-2126.
- KOPTUR, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Amer. J. Bot.* 66: 1016-1020.
- KOPTUR, S. 1985. Alternative defence against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecol.* 66: 1639-1650.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. En: BERNAYS, E. (ed.), *Insect-plant interactions*, vol. IV: 81-129. CRC Press, Boca Ratón.
- KOPTUR, S. & J. H. LAWTON. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecol.* 69: 278-283.
- KUSNEZOV, N. 1978. *Hormigas argentinas: clave para su identificación*. Miscelánea 61. Fundación M. Lillo, Tucumán.
- LANGE, D., E. S. CALIXTO & K. DEL-CLARO. 2017. Variation in extrafloral nectary productivity influences the ant foraging. *PLoS ONE* 12: e0169492. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169492>

- LENOIR, L. & A. PIHLGREN. 2006. Effects of grazing and ant/beetle interaction on seed production in the legume *Vicia sepium* in a seminatural grassland. *Ecol. Entomol.* 31: 601–607.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00818.x>
- MARAZZI, B., J. L. BRONSTEIN, & S. KOPTUR. 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Ann. Bot.* 111: 1243–1250.
- MARAZZI, B., A. ROSSI-PEDRUZZI, I. GIACALONE-FORINI, G. MASPOLI. 2014. Ant-Plant interactions between native ants and non-native plants with extrafloral nectaries: New insights from the Brissago Islands (Canton Ticino, Switzerland). *Boll. Soc. Ticin. Sci. Nat.* 102: 47–56.
- MCKEY, D. 1989. Interactions between ants and leguminous plants. En: STIRTON, C. H. & J. L. ZARUCCHI (eds.), *Advances in Legume Biology*, pp. 673–718. Missouri Botanical Garden, San Luis.
- MODY, K. & K. E. LINSSENMAIR. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecol. Entomol.* 29: 217–225.
- NAVARRO-ULLOA, E., B. RUIZ GUERRA, C. DÍAZ CASTELAZO, V. RICO-GRAY, ... & AGUIRRE-JAIMES, A. 2023. Temporal and spatial variation in extrafloral nectar and associated ants in *Canavalia rosea* (Fabaceae) on coastal dunes along the Gulf of Mexico. *Ecoscience* 30: 247–257.
<https://doi.org/10.1080/11956860.2024.2303190>.
- NICOLSON, S. W. 2007. Nectar consumers. En: NICOLSON, S. W., M. NEPI & E. PACINI (eds.), *Nectaries and nectar*, pp. 289–242. Springer, Dordrecht.
- NOVAIS, S., N. MATÍAS-FERRER, B. RUÍZ-GUERRA, C. CARDOSO PEREIRA, ... & A. AGUIRRE-JAIMES. 2025. Ants and extrafloral nectary-bearing plants: A dataset of interactions and outcomes. *Ecol.* 106: e70186. <https://doi.org/10.1002/ecy.70186>.
- OJEDA, F. S., P. S. HOC, B. G. GALATI & M. T. AMELAGARCÍA. 2013. Anatomía y ultraestructura de los nectarios extraflorales de *Vigna adenantha* (Leguminosae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48: 149–150.
- OLIVEIRA, P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Funct. Ecol.* 11: 323–330.
- OLIVEIRA, P. S. & S. KOPTUR. 2017. *Ant-plant interactions. Impacts of humans on terrestrial ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PALACIOS, R. A. & P. S. HOC. 2001. *Phaseoleae. Flora fanerogámica Argentina*. Fasc. 75, p. 128. Fabaceae, parte 12. CONICET, Buenos Aires.
- PASSOS, F. C. S. & L. C. LEAL. 2019. Protein matters: ants remove herbivores more frequently from extrafloral nectary-bearing plants when habitats are protein poor. *Biol. J. Linn. Soc.* 127: 407–416.
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz033>
- PEREYRA, M. 2015. *Diversidad y composición de especies de hormigas epigeas en paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño: patrones de cambio y consecuencias sobre interacciones planta-animal*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- PIRK, G., V. WERENKRAUT, N. LESCANO, L. ELIZALDE & R. JOSENS. 2020. “Hormiga Argentina” *Linepithema humile*. En: MASCIOCCHI, M., V. LANTSCHNER & J. VILLACIDE (eds.), *Serie de divulgación sobre insectos de importancia ecológica, económica y sanitaria*, Cuadernillo nº 25. INTA EEA Bariloche–CONICET, Bariloche.
- RICHARDS, A. J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin, Londres.
- RICO-GRAY, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 173–181.
- RICO-GRAY, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, México. *Biotropica* 25:3 01–315.
- RICO-GRAY, V. & P. S. OLIVEIRA. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- ROSUMEK, F. B., F. A. O. SILVEIRA, F. S. NEVES, N. P. U. BARBOSA, ... & T. CORNELISSEN. 2009. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants. *Oecologia* 160: 537–549.
<https://doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x>
- RUDGERS, J. A. & S. Y. STRAUSS. 2004. A selection mosaic in the facultative mutualism between ants and wild cotton. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B, Biol. Sci.* 271: 2481–2488.
- RUHREN, S. 2003. Seed predators are undeterred by nectar-feeding ants on *Chamaecrista nictitans* (Caesalpinaceae). *Plant Ecol.* 166: 189–198.
- SCARPA, G. 2007. Plantas asociadas a la pesca y a sus recursos por los Indígenas Chorote del Chaco Semiárido (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 41: 333–345.
- SCHININI, A., E. M. CIOTTI, C. E. TOMEI, M. E. CASTELÁN, & C. M. HACK. 2004. Especies

- nativas de campos bajos con potencial valor forrajero. *Agrotecnia* 12: 18-22.
- VIEIRA DA SILVA, A., A. NOGUEIRA, J. L. BRONSTEIN, P. J. REY & L. C. LEAL. 2025. Ants on flowers: Protective ants impose a low but variable cost to pollination, moderated by location of extrafloral nectaries and type of flower visitor. *J. Ecol.* 113: 2187-2198.
[https://doi: 10.1111/1365-2745.70087](https://doi.org/10.1111/1365-2745.70087)
- VESPRINI, J. L., L. GALETTO & G. BERNARDELLO. 2003. The beneficial effect of ants on the reproductive success of *Dyckia floribunda* (Bromeliaceae), an extrafloral nectary plant. *Can. J. Bot.* 81: 24-27.
- WOOLWINE, A. E. & T. E. REAGAN. 2001. Potential of winter cover crops to increase abundance of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) and other arthropods in sugarcane. *Environ. Entomol.* 30: 1017-1020.
- ZHANG, H., N. SONG & X. YIN. 2022. Higher-level phylogeny of Chrysomelidae based on expanded sampling of mitogenomes. *PLoS ONE* 17: e0258587.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258587>
- ZULOAGA, F. O. & M. J. BELGRANO. 2025. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.htm>. [Acceso: 9 de julio de 2025].

