

# Polinización por hormigas: conceptos, evidencias y futuras direcciones

C. de Vega<sup>1\*</sup>, J.M. Gómez<sup>2,3</sup>

(1) Estación Biológica de Doñana, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Avenida de Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla, España.

(2) Estación Experimental de Zonas Áridas. CSIC. Ctra. Sacramento s/n. La Cañada de San Urbano. 04120 Almería, España.

(3) Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada, España.

\* Autor de correspondencia: C. de Vega [[cvega@ebd.csic.es](mailto:cvega@ebd.csic.es)]

> Recibido el 31 de diciembre de 2013 - Aceptado el 10 de marzo de 2014

**de Vega, C., Gómez, J.M. 2014. Polinización por hormigas: conceptos, evidencias y futuras direcciones. *Ecosistemas* 23(3): 48-57. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.07**

Las relaciones entre hormigas y plantas presentan una larga historia evolutiva, ocupando todo un continuo que va desde el mutualismo al antagonismo. Tradicionalmente, la actividad de las hormigas en las flores se ha considerado negativa para las plantas, en ocasiones basándose en asunciones clásicas sin un apoyo empírico sólido. Sin embargo, en los últimos años un creciente número de estudios están resaltando el rol beneficioso de las hormigas en la polinización de las plantas, lo que demanda una reevaluación de pasadas generalizaciones. En este artículo se presenta una revisión sobre relaciones flor-hormiga, centrado en la polinización. Se exponen las teorías clásicas y el síndrome de polinización por hormigas revisadas, los casos hasta ahora descritos y numerosos nuevos ejemplos de plantas potencialmente polinizadas por hormigas. Yendo más allá, se abordan nuevas teorías sobre la importancia de las señales químicas en las interacciones flor-hormiga, y las posibles direcciones futuras para el estudio de estas relaciones mutualistas.

**Palabras clave:** flor; mutualismo; hormiga; interacciones planta-polinizador; síndrome de polinización; volátiles florales

**de Vega, C., Gómez, J.M. 2014. Pollination by ants: concepts, evidences and future directions. *Ecosistemas* 23(3): 48-57. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.07**

Relationships between ants and plants have a long evolutionary history that span a continuum from mutualism to antagonism. Traditionally, the activity of ants at flowers has been considered to be negative, sometimes based in classic assumptions lacking a solid empiric base. However, a growing number of studies are highlighting the positive role of ants as pollinators of plants, which demands a reevaluation of earlier overviews. In this paper we review ant-flower interactions, focusing on pollination. We expose a reassessment of classic theories, the ant-pollination syndrome, the few cases of ant-pollinated plants described to date and numerous new examples of plants potentially pollinated by ants. Further, new theories about the importance of chemical signals for ant-plant interactions are discussed, as well as challenges and future directions for the study of these mutualistic interactions.

**Key words:** flower; mutualism; ant; plant-pollinator interactions; pollination syndrome; floral volatiles

Si miramos con detenimiento la vegetación en prácticamente cualquier ecosistema terrestre observaremos con gran probabilidad hormigas interactuando con las plantas. Las hormigas se extienden virtualmente por todos los hábitats, estableciendo con las plantas unas relaciones que resultan fundamentales en la naturaleza (Beattie y Hughes 2009). Utilizan hojas, tallos, flores, frutos y semillas, lo que da lugar a una enorme diversidad de interacciones. Defensa frente a herbívoros, dispersión de semillas, polinización, depredación de semillas, herbivoría, e incluso la formación de auténticos jardines de epífitas, son algunas de las principales actividades desarrolladas por las hormigas (Rico-Gray y Oliveira 2007). Además, la influencia de las hormigas sobre las características fisicoquímicas del suelo llega a repercutir en última instancia sobre el establecimiento, abundancia o composición de muchas especies vegetales (Culver y Beattie 1983; Folgarait et al. 2002; Wagner y Niclen 2010).

La forma de vida de las hormigas per se y sus colonias han fascinado al ser humano desde la antigüedad, apareciendo citas sobre su actividad en textos clásicos de Plinio, Aristóteles, o posteriormente en obras renacentistas, como la interesante *Silva de varia lección* del sevillano Pedro Mexía (s. XVI). Si bien los primeros estudios experimentales sobre relaciones entre plantas y hormigas datan de finales del s. XIX por von Wettstein (1889), no fue hasta la llegada de los relevantes estudios de Janzen (1966 y demás posteriores) cuando las relaciones entre hormigas y plantas comenzaron a analizarse detalladamente. Desde entonces, se han ido desvelando sus diversas maneras de interactuar, y profundizando en aspectos ecológicos, demográficos, químicos, genéticos y evolutivos que revelan la enorme complejidad que se esconde tras las interacciones planta-hormiga.

## Relaciones mutualistas planta-hormiga: ¿Por qué las interacciones flor-hormiga se han considerado tradicionalmente antagonistas?

Las relaciones entre hormigas y plantas presentan una larga historia evolutiva que se remonta probablemente al Cretácico, ocupando todo un continuo que va desde el mutualismo al antagonismo (Beattie 1985; Rico-Gray y Oliveira 2007). Las interacciones planta-hormiga que se consideran mutualismos altamente evolucionados son las que se han estudiado más en detalle. Entre estos destacan los sistemas en los que hormigas protegen a las plantas de los herbívoros a cambio de una recompensa que puede ser bien domacios (cavidades producidas por las plantas a partir de diferentes órganos, en las que las hormigas pueden anidar) y/o bien alimento proporcionado por el néctar extrafloral o los corpúsculos nutritivos (Janzen 1966; Willmer y Stone 1997; Heil y McKey 2003). La dispersión de semillas por hormigas mediada por la presencia del eleosoma (estructura nutritiva principalmente de materias grasas que se encuentra en el exterior de algunas semillas) es otro mutualismo que confiere importantes beneficios a ambas partes (Hanzawa et al. 1988; Giladi 2006). La protección indirecta de la planta vía relaciones con hemípteros (Gaume et al. 1998; Beattie y Hughes, 2009) la dispersión secundaria de semillas (Levey y Byrne 1993; Christianini y Oliveira 2010) o la formación de jardines de epífitas (Davidson 1988; Kaufmann y Maschwitz 2006) son también destacados mutualismos entre plantas y hormigas. Las relaciones de las hormigas con las estructuras reproductoras de las plantas han sido objeto de debate frecuente. Si bien se considera tradicionalmente que las visitas de las hormigas a las flores tienen un efecto negativo sobre las plantas, hay sin embargo evidencias de que estos insectos pueden a veces ser beneficiosos. Son estas controvertidas relaciones entre flores y hormigas el objeto central de este trabajo, y más particularmente, el papel de las hormigas en la polinización de las plantas.

La idea de que las hormigas son ladronas de néctar y/o depredadoras se gestó a finales del s. XIX, y desde entonces ha permanecido prácticamente inalterable. Debido a estas asunciones clásicas, diversas características anatómicas, morfológicas y químicas de las flores han sido interpretadas como adaptaciones para evitar el acceso de estos indeseables visitantes. Entre estas adaptaciones destacan barreras físicas, como la presencia de tejidos pegajosos o pelos glandulares, y químicas, como la existencia de volátiles en los pétalos con posible actividad repelente, o compuestos del néctar potencialmente tóxicos (Janzen 1977; Guerrant y Fiedler 1981; Ghazoul 2001; Willmer et al. 2009). Asimismo los nectarios extraflorales se consideran órganos diseñados para distraer a las hormigas de las flores (Bentley 1977; Wagner y Kay 2002). Entonces, ¿sirven realmente estas defensas de las plantas para evitar el acceso de las hormigas? y ¿es siempre tan negativa la presencia de hormigas en las flores? La respuesta a las dos preguntas es que probablemente no en muchos casos, pero que el resultado dependerá de las especies implicadas. A pesar de estos potenciales impedimentos en algunas plantas, las hormigas son ávidas colectoras de néctar en una enorme diversidad de comunidades vegetales (Rico-Gray y Oliveira 2007). Además, si bien es cierto que hay casos estudiados en los que las hormigas ejercen un papel negativo sobre la reproducción de la planta (Fritz y Morse 1981; Galen, 1983; Galen y Butchart 2003; Ness 2006), también es cierto que probablemente es mucha más la creencia popular que los casos empíricos que demuestran este argumento tratado como universal.

## Las hipótesis clásicas en contra de la polinización por hormigas: una reevaluación

Actualmente existe un creciente interés por el potencial papel beneficioso de las hormigas para la reproducción vegetal. Sin embargo, son aún pocos los casos conocidos de polinización por hormigas. Siendo visitantes florales frecuentes, ¿por qué las hormigas son consideradas antagonistas a diferencia de sus parientes cercanos, abejas o avispas?

## Tamaño, características morfológicas, y conducta de las hormigas: ¿desfavorables para la polinización?

En primer lugar, el tamaño de las hormigas supone para algunos autores un obstáculo para su función en la polinización al impedir un transporte eficaz de polen al estigma (Armstrong 1979; Inouye 1980). En contra de este argumento, diferentes estudios avalan que pequeñas hormigas, de incluso menos de 3 milímetros, pueden funcionar como polinizadores efectivos (Gómez y Zamora 1992; García et al. 1995; Gómez et al. 1996; de Vega et al. 2009). Asimismo muchas de las flores visitadas por hormigas son de pequeño tamaño, lo que facilitaría el contacto entre polen y estigma (Rico-Gray y Oliveira 2007). Además no todas las hormigas presentan un tamaño tan pequeño, siendo habitual también ver hormigas de mayor tamaño (c. 7-8 mm o superior) alimentándose en las flores (p.e. de los géneros *Camponotus*, *Formica*, o *Aphaenogaster*).

Otra de las razones clásicas argumentadas es que las hormigas presentan un integumento suave que impide que los granos de polen se adhieran a su cuerpo (Armstrong 1979). Sin embargo, muchas especies de hormigas presentan pelos, además de un integumento ornamentado (Hölldobler y Wilson 1990), lo que permite que el polen se adhiera con mayor facilidad (Beattie 1985; Gómez y Zamora 1992). Así, se ha observado un número alto de granos de polen transportados por diversas hormigas como *Iridomyrmex* (148 granos de polen; Andersson et al 1982), *Proformica longiseta* (295 granos de polen; Gómez y Zamora 1992) o *Plagiolepis pygmaea* (278 granos de polen; de Vega et al 2009). Adicionalmente, la existencia de un polen pegajoso en muchas especies vegetales o las polinias con sustancias aglutinadoras que se adhieren a los cuerpos de los polinizadores facilitarían su dispersión por hormigas (Peakall y Beattie 1991; Schielst y Glaser 2012).

El hecho que las hormigas obreras (las que usualmente visitan las flores) no vuelen se ha propuesto como otro impedimento para la polinización efectiva, ya que se supone que su actividad conduciría a una dispersión polínica muy limitada en el espacio (Proctor y Yeo 1973). Diferentes estudios indican que el principal papel de las hormigas en la polinización es a través de autogamia y geitonogamia (p.e. Peakall y Beattie 1991; Ramsey 1995; de Vega et al 2009). Por ello, su actividad como polinizadores puede depender en cierta medida del sistema de compatibilidad de la especie. De hecho, un alto porcentaje de las especies en las que se ha descrito mirmecofilia son autocompatibles (Tabla 1). Sin embargo, hay trabajos que demuestran que las hormigas también efectúan movimientos entre plantas tanto hermafroditas como dioicas, promoviendo la xenogamia (Svensson 1985; Peakall y Beattie 1991; García et al. 1995, 2012; Putterbaugh 1998; Ashman y King 2005; Tabla 1). Además, incluso en diferentes casos se ha comprobado que las hormigas pueden moverse a distancias similares a la de polinizadores alados (Wyatt y Stoneburner 1981; Svensson 1985; Peakall et al. 1990; Gómez 2000). Por último, cabe destacar que si bien se trata de un caso excepcional, existe un interesante ejemplo de polinización por pseudocopulación llevada a cabo por hormigas macho aladas en una especie de orquídea, en las que los vuelos entre plantas se extendían incluso hasta 20 metros (Peakall et al. 1987; Peakall 1989; Fig. 1A).

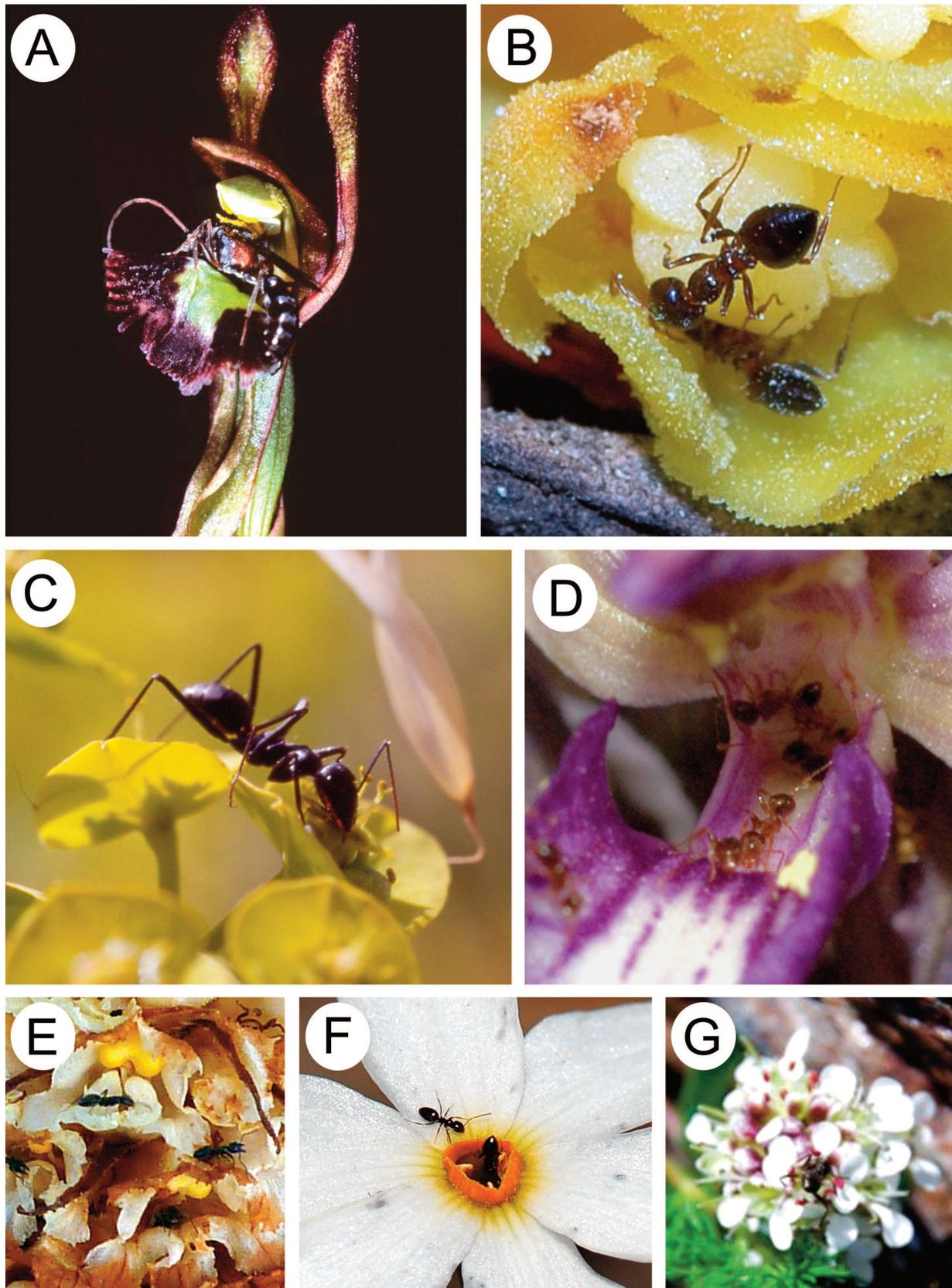
Que las hormigas limpien su cuerpo con asiduidad ha sido postulado como otro factor en contra de su actividad polinizadora (Faegri y van der Pijl 1979). Sin embargo, otros polinizadores considerados muy efectivos, como las abejas, también limpian sus cuerpos con frecuencia, a menudo en vuelo entre flores, reduciendo el total de polen disponible para ser depositado en otras flores (Thomson 1986; Holmquist et al. 2012). Se han observado hormigas con cientos de granos de polen adheridos a sus cuerpos tras las visitas a las flores, presentándose estas cargas polínicas principalmente en tórax, patas y cabeza (Svensson 1985; Gómez y Zamora 1992; Ramsey 1995; de Vega et al. 2009; Kawakita y Kato 2009). La presencia de polen en masas compactas, así como el llevar cargas de polen relativamente pequeñas podría limitar un potencial efecto perjudicial de esta conducta de limpieza (Hickman 1974). A pesar de ello, plantas que producen enormes

**Tabla 1.** Especies de plantas polinizadas por hormigas ordenadas por familias, especies de hormigas implicadas, características de los sistemas y hábitats donde se han estudiado. Sistema de cruzamiento (H, hermafrodita; D, dioica; M, monoica; AM, andromonoica; GD, ginodioica/ AC, autocompatible; AI, autoincompatible). Movimientos (EP, movimientos de hormigas observados entre plantas; DP, movimientos dentro de planta). % visitas (porcentaje de visitas de hormigas). Modificado de [de Vega et al. 2014](#).

**Table 1.** Plants species pollinated by ants ordered by family, ant species involved, characteristics of the systems and habitats. Breeding systems (H, hermaphrodite; D, dioecious; M, monoecious; AM, andromonoecious; GD, gynodioecious/AC, self-compatible; AI, self-incompatible). Movements (EP, movements of ants among plants; DP, movements within plant). % visits (percentage of visits made by ants). Modified from [de Vega et al. 2014](#).

Familia de planta/Especie	Habitat	Sistema de cruzamiento	Movimientos	% visitas	Hormigas	Referencia
<b>Anacardiaceae</b>						
<i>Mangifera indica</i>	Cultivo, Australia	AM/?	DP	50 %	<i>Iridomyrmex</i> sp. (grupo <i>purpureus</i> )	<a href="#">Anderson et al. 1982</a>
<b>Apiaceae</b>						
<i>Apium bermejoi</i>	Torrentes silíceos, España	H/AC	?	?	<i>Pheidole pallidula</i> , <i>Tapinoma madeirense</i> , <i>Lasius grandis</i> y <i>Plagiolepis pygmaea</i>	<a href="#">Cursach y Rita 2012a</a>
<i>Naufraga balearica</i>	Acantilados, España	H/AC	EP, DP	100 %	<i>Plagiolepis pygmaea</i> , <i>Lasius grandis</i> , <i>Pheidole pallidula</i> , <i>Temnothorax recedens</i> y <i>Camponotus ruber</i>	<a href="#">Cursach y Rita 2012b</a>
<i>Trinia glauca</i>	Herbazal costero, Inglaterra	D/AI	EP, DP	85 %	<i>Lasius alienus</i> , <i>Formica fusca</i> y <i>Temnothorax albipennis</i>	<a href="#">Carvalho et al. 2008</a>
<i>Foeniculum vulgare</i>	Herbazal tipo sabana, España	H/AC	?	78 %	?	<a href="#">Bosch et al. 1997</a>
<i>Daucus carota</i>	Herbazal tipo sabana, España	AM/AC	?	29 %	?	<a href="#">Bosch et al. 1997</a>
<b>Asteraceae</b>						
<i>Centaurea aspera</i>	Herbazal tipo sabana, España	H/?	?	30 %	?	<a href="#">Bosch et al. 1997</a>
<i>Galactites tomentosa</i>	Herbazal tipo sabana, España	H/?	?	53 %	?	<a href="#">Bosch et al. 1997</a>
<i>Lecocarpus pinnatifidus</i>	Lecho de lava volcánica, Islas Galápagos	H/AC	DP	c. 50 %	?	<a href="#">Philipp et al. 2004</a>
<b>Balanophoraceae</b>						
<i>Balanophora kuroiwai</i>	Bosque verde primario, Japón	M/AC	DP	73 %	<i>Leptothorax</i> sp.	<a href="#">Kawakita y Kato 2002</a>
<i>Balanophora tobiracola</i>	Bosque subtropical, Japón	M/AC	DP	89 %	<i>Aphaenogaster</i> sp. y <i>Paratrechina flavipes</i>	<a href="#">Kawakita y Kato 2002</a>
<b>Boraginaceae</b>						
<i>Tournefortia rufo-sericea</i>	Bosque perennifolio, Islas Galápagos	H/AC	DP	100 % (visitas diurnas)	<i>Cardiocondyla emeryi</i> y <i>Paratrechina vaga</i>	<a href="#">McMullen 2007</a>
<b>Brassicaceae</b>						
<i>Alyssum purpureum</i>	Alpino árido, España	H/AC?	?	97 %	<i>Proformica longiseta</i>	<a href="#">Gómez et al. 1996</a>
<i>Hormathophylla spinosa</i>	Alpino, España	H/AC	EP	91 %	<i>Proformica longiseta</i>	<a href="#">Gómez y Zamora 1992</a>
<i>Lobularia maritima</i>	Costa, España	H/AC	?	39 %	<i>Camponotus micans</i>	<a href="#">Gómez 2000</a>
<b>Caryophyllaceae</b>						
<i>Arenaria tetraquetra</i>	Alpino, España	H/AC?	?	82 %	<i>Proformica longiseta</i> y <i>Tapinoma nigerrimum</i>	<a href="#">Gómez et al. 1996</a>
<i>Paronychia pulvinata</i>	Alpino, EEUU	GD/AC	?	99 %	<i>Formica neorufibarbis</i>	<a href="#">Puterbaugh 1998</a>
<i>Scleranthus perennis</i>	Arenales, Suecia	H/AC	EP, DP	? pero dominantes	<i>Formica rufibarbis</i>	<a href="#">Svensson 1985, 1986</a>
<b>Crassulaceae</b>						
<i>Diamorpha smallii</i>	Afloramientos graníticos, EEUU	H/AI	EP, DP	?	<i>Formica schaufussi</i> y <i>F. subsericea</i>	<a href="#">Wyatt 1981; Wyatt y Stoneburner 1981</a>
<i>Sedum anglicum</i>	Alpino, España	H/?	?	100 %	<i>Proformica longiseta</i>	<a href="#">Gómez et al. 1996</a>
<b>Cytinaceae</b>						
<i>Cytinus hypocistis</i>	Matorral mediterráneo, España	M/AC	EP, DP	97 %	<i>Aphaenogaster senilis</i> , <i>Camponotus pilicornis</i> , <i>Crematogaster auberti</i> , <i>C. scutellaris</i> , <i>Pheidole pallidula</i> , <i>Plagiolepis pygmaea</i> , <i>P. schmitzii</i> , <i>Tapinoma nigerrimum</i> , <i>Tetramorium ruginode</i> y <i>T. semilaeve</i>	<a href="#">de Vega et al. 2009</a>
<b>Dioscoreaceae</b>						
<i>Borderea chouardii</i>	Alpino, España	D/AI	DP, EP	76 %	<i>Lasius grandis</i> y <i>L. cinereus</i>	<a href="#">García et al. 2012</a>
<i>Borderea pyrenaica</i>	Alpino, España	D/AI	DP, EP	9 %	<i>Leptothorax tuberum</i>	<a href="#">García et al. 1995</a>

Familia de planta/Especie	Habitat	Sistema de cruzamiento	Movimientos	% visitas	Hormigas	Referencia
<b>Euphorbiaceae</b>						
<i>Euphorbia characias</i>	Alcornocal, España	M/AC?	DP	29 % (zonas no invadidas)	<i>Camponotus cruentatus</i> , <i>Plagiolepis pygmaea</i> , <i>Formica cunicularia</i> , <i>Leptothorax nylanderi</i> , <i>Crematogaster scutellaris</i>	Blancafort y Gómez 2005
<i>Euphorbia cyparissias</i>	Herbazal calcáreo, Suiza	M/AC	?	?	<i>Lasius alienus</i> , <i>Formica pratensis</i> y <i>F. cunicularia</i>	Schürch et al. 2000
<i>Euphorbia geniculata</i>	Bosque templado, China	AM/AC	DP	52-100 %	<i>Camponotus compressus</i>	Araf et al. 2010
<i>Euphorbia segetalis</i>	Herbazal tipo sabana, España	AM/AC	?	66 %	?	Bosch et al. 1997
<i>Euphorbia seguieriana</i>	?	M/AC	?	?	?	Rostás y Taútz 2011
<i>Jatropha curcas</i>	Cultivo, China	M/AC	DP	74 %	<i>Tapinoma melanocephalum</i> , <i>Plagiolepis wroughtoni</i> , <i>Camponotus parius</i> , <i>Crematogaster politula</i> , <i>Iridomyrmex anceps</i> y <i>Paratrechina vividula</i>	Luo et al. 2012
<b>Fabaceae</b>						
<i>Ononis natrix</i>	Herbazal tipo sabana, España	H/?	?	31 %	?	Bosch et al. 1997
<i>Psoralea bituminosa</i>	Herbazal tipo sabana, España	H/?	?	46 %	?	Bosch et al. 1997
<i>Retama sphaerocarpa</i>	Yesos, zonas áridas, España	H/AI	?	74 %	<i>Camponotus foreli</i>	Gómez et al. 1996
<b>Frankeniaceae</b>						
<i>Frankenia thymifolia</i>	Yesos, zonas áridas, España	H/?	?	90 %	<i>Camponotus foreli</i> , <i>Camponotus</i> sp. y <i>Leptothorax fuehntei</i>	Gómez et al. 1996
<b>Liliaceae</b>						
<i>Blandfordia grandiflora</i>	Costa, Australia	H/AC	DP	?	<i>Iridomyrmex</i> sp.	Ramsey 1995
<b>Orchidaceae</b>						
<i>Chamorchis alpina</i>	Alpino, Suiza	H/AC	?	93 %	<i>Formica lemami</i> y <i>Leptothorax acervorum</i>	Schiestl y Glaser 2012
<i>Chenorchis singchii</i>	Subtropical montañoso, China	H/AC	DP, EP	100 %	<i>Temnothorax</i> sp.	Zhongjian et al. 2008
<i>Epipactis palustris</i>	Suecia	H/AC	DP	?	<i>Lasius niger</i> , <i>Formica fusca</i> y <i>F. rufibarbis</i>	Nilsson 1978
<i>Epipactis palustris</i>	Polonia	H/AC	EP, DP	?	<i>Lasius niger</i> y <i>Formica polyctena</i>	Brantjes 1981
<i>Epipactis thunbergii</i>	Herbazal seminatural, Japón	H/AC	DP	40 %	<i>Camponotus japonicus</i>	Sugiura et al. 2006
<i>Leporella fimbriata</i>	Bosque esclerófilo, Australia	H/AC	DP, EP	100 %	<i>Myrmecia urens</i>	Peakall 1989; Peakall et al. 1987; 1990
<i>Microtis parviflora</i>	Bosque esclerófilo, Australia	H/AC	DP, EP	100 %	<i>Iridomyrmex</i> sp., <i>Meranoplus</i> sp. y <i>Rhytidoponera tasmaniensis</i>	Jones 1975
<i>Microtis parviflora</i>	Herbazal, Australia	H/AC	DP, EP	100 %	<i>Iridomyrmex gracilis</i> , <i>Monomorium</i> sp., <i>Crematogaster</i> sp. y <i>Polyrochis</i> spp.	Peakall y Beattie 1989
<i>Neottia listeroides</i>	Alpino, China	H/AC	DP, EP	83 %	<i>Leptothorax</i> sp. y <i>Paratrechina</i> sp.	Wang et al. 2008
<b>Orobanchaceae</b>						
<i>Epifagus virginiana</i>	Costero, EEUU	H/AC	DP, EP	93 %	<i>Crematogaster</i> spp. y <i>Prenolepis imparis</i>	Abbate y Campbell 2013
<b>Petrosaviaceae</b>						
<i>Petrosavia sakuraii</i>	Bosque caducifólio y de coníferas, Japón	H/AC	DP	? pero muy frecuentes	<i>Paratrechina flavipes</i> , <i>Camponotus obscuripes</i> y <i>C. tokioensis</i>	Takahashi et al. 1993
<b>Polygonaceae</b>						
<i>Polygonum cascadenense</i>	Alpino, EEUU	H/AI	EP, DP	? pero muy frecuentes	<i>Formica argentea</i>	Hickman 1974
<b>Rosaceae</b>						
<i>Fragaria virginiana</i>	Áreas perturbadas, EEUU	GD/AC (las hermafroditas)	EP, DP	10-80 %	<i>Prenolepis imparis</i> , <i>Formica subsericea</i> , y <i>Tapinoma sessile</i>	Ashman y King 2005
<b>Solanaceae</b>						
<i>lochroma ellipticum</i>	Vegetación secundaria, Ecuador	H/AI?	?	17 %	<i>Paratrechina</i> sp. y <i>Wasmannia auro</i>	Smith et al. 2008



**Figura 1.** Hormigas polinizando diferentes especies de plantas. (A) *Leporella fimbriata*, (B) *Cytinus hypocistis*, (C) *Euphorbia nicaeensis*, (D) *Limodorum abortivum*, (E) *Orobanche densiflora*, (F) *Narcissus obsoletus*, y (G) *Lepidium stylatum*. Fotos: R. Peakall (A), C. de Vega (B), E. Narbona (C), R. G. Albaladejo (D-F), J. M. Gómez (G).

**Figure 1.** Ants pollinating different plant species. (A) *Leporella fimbriata*, (B) *Cytinus hypocistis*, (C) *Euphorbia nicaeensis*, (D) *Limodorum abortivum*, (E) *Orobanche densiflora*, (F) *Narcissus obsoletus*, y (G) *Lepidium stylatum*. Photos: R. Peakall (A), C. de Vega (B), E. Narbona (C), R. G. Albaladejo (D-F), J. M. Gómez (G).

cantidades de polen, como *Cytinus hypocistis* (> 1 millón granos polen/flor) son polinizadas muy efectivamente por hormigas (de Vega et al. 2009; Fig. 1B).

### Glándulas metapleurales, ¿un obstáculo insalvable para la polinización?

Andrew J. Beattie y colaboradores (1984) propusieron una teoría alternativa que quizás sea la que mejor explique la escasez de casos documentados de polinización por hormigas. Esta teoría se basa en la presencia de secreciones antibióticas en el cuerpo de muchas hormigas, excretadas principalmente por glándulas metapleurales (y otras glándulas exocrinas) que las protegen frente al ataque de microorganismos patógenos, comunes en los nidos y el suelo (Yek y Mueller 2011). Esta hipótesis propone que estas secreciones, ausentes en sus parientes abejas o avispos, indirectamente también vuelven inviable al polen, y han impedido la evolución de los sistemas de polinización por hormigas. Pero ¿son realmente estas secreciones antibióticas un obstáculo insuperable para la polinización? Otros autores han demostrado posteriormente que la reducción media de la viabilidad del polen en contacto con el cuerpo de hormigas puede ser del 18 % (Hull y Beattie 1988), 34 % (Gómez y Zamora 1992), 33 % (de Vega et al. 2009), 6 % (Ramsey 1995), o existir una ausencia total de reducción de viabilidad (Peakall y Beattie 1989; García et al. 1995). Estos estudios demuestran que existen grandes diferencias en función de las especies de plantas y hormigas implicadas, pero que aun así, un alto porcentaje de polen permanece viable, suficiente para que ocurra la polinización. Además las hormigas pueden transportar el polen en las patas, o en la cabeza, o el polen ser transportados en masas compactas, evitando así el daño potencial por las sustancias antibióticas.

### Y a pesar de todo, las hormigas polinizan

Frente a todas las teorías anteriormente descritas en contra de la polinización por hormigas existe una contrapartida, aspectos positivos de su actividad en las flores que apenas han sido tenidos en cuenta. En general, la efectividad de un polinizador depende tanto de su abundancia y frecuencia de visitas, como de su eficiencia dispersando el polen y depositándolo en estigmas compatibles (Herrera 1987, 1989; Ivey et al. 2003; Rader et al. 2009). En el caso particular de las hormigas, la densidad de éstas en las inflorescencias suele ser alta, lo que aumenta las probabilidades de traspaso de polen al estigma. De hecho, las hormigas pueden ser mucho más abundantes que otros polinizadores alados atraídos también por las flores (Tabla 1). Visitan muchas, si no todas las flores de las inflorescencias, con una actividad que se expande a lo largo de todo el día, en contra de muchos otros polinizadores con una actividad muy concentrada en el tiempo. Así, diferentes estudios han demostrado que cuando hay implicadas un número alto de hormigas y las visitas son frecuentes, los que suele ser habitual, la polinización por hormigas es efectiva (p.e. Gómez y Zamora 1992; Ashman y King 2005; de Vega et al. 2009; Luo et al. 2012).

Hasta la fecha se ha descrito la existencia de polinización por hormigas en alrededor de 46 especies de 20 familias de plantas, observándose tanto en monocotiledóneas como en eudicotiledóneas. En estos casos descritos hay implicadas más de 60 especies de hormigas, que pertenecen a las subfamilias Dolichoderinae, Myrmecinae, Myrmicinae y Formicinae (y un único caso dudoso en la familia Ectatomminae) (Tabla 1). Resulta muy interesante observar la progresión temporal en los casos publicados de plantas polinizadas por hormigas (Fig. 2; Tabla 1). Esta clara progresión en el aumento de eventos de polinización por hormigas no hace más que apoyar la idea que el rol de éstas en las flores dista mucho de ser comprendido, y que claramente hacen falta más estudios para entender su importancia en la polinización.

Adicionalmente, basándose en observaciones de campo puntuales, estudios anteriores también sugirieron la polinización por hormigas en *Orthocarpus pusillus* (Orobanchaceae; Kincaid 1963), *Herniaria ciliolata* (Caryophyllaceae; Frost 1967 en Proctor y Yeo 1973), *Halogeton glomeratus* y *Suaeda suffrutescens* (Chenopo-

diaceae; Blackwell y Powell 1981), *Morinda royoc* (Rubiaceae; Percival 1974), *Cordia brownei*, y *C. globosa* (Boraginaceae; Percival 1974). Asimismo, recientes observaciones sugieren un muy probable papel beneficioso de las hormigas en la polinización de las especies *Euphorbia nicaeensis* (Euphorbiaceae; Fig. 1C; E. Narbona, comunicación personal), *Limodorum abortivum* (Orchidaceae; Fig. 1D; C. de Vega y R.G. Albaladejo), *Orobanche densiflora* (Orobanchaceae; Fig. 1E; C. de Vega y R.G. Albaladejo), y *Narcissus obsoletus* (Amaryllidaceae; Fig. 1F; G. Nieto, comunicación personal), *Malvaviscus arboreus* (Malvaceae; King et al. 2013) e *Ipomea* (Convolvulaceae; King et al. 2013). De confirmarse, quizás todos estos nuevos casos arrojen más luz sobre las interacciones mutualistas flor-hormiga.

### Crucíferas de zonas alpinas y áridas: ¿sistemas idóneos para el estudio de polinización por hormigas?

Recientes observaciones de campo apuntan a que un numeroso grupo de crucíferas de montaña y zonas áridas son visitadas muy frecuentemente por hormigas, y cuantiosos indicios apuntan a que éstas ejercen un papel importante en su polinización. Se trata de plantas que en general presentan muchas de las características citadas dentro del síndrome de polinización por hormigas descrito por Hickman (ver abajo). Son plantas de pequeño porte, con flores pequeñas, abiertas, amarillas o blancas, que ofrecen polen y néctar en baja cantidad, y situadas en hábitats áridos y alpinos. Si bien las hormigas no son los únicos visitantes florales de estas especies, pueden llegar a suponer hasta un 70 % del total de las visitas. Dentro de este grupo de plantas se incluyen: *Alyssum gadorensense* (visitada por las hormigas *Camponotus cruentatus*, *Lasius flavus*, *Lasius niger*, *Leptothorax tristis*, *Plagiolepis schmitzii*, y *Proformica longiseta*), *Alyssum serpyllifolium* (*Camponotus cruentatus*, *Cataglyphis velox*, *Plagiolepis schmitzii*, y *Proformica longiseta*), *Biscutella glacialis* (*Proformica longiseta*), *Biscutella laxa* (*Plagiolepis schmitzii*), *Biscutella lyrata* (*Plagiolepis pygmaea*), *Erysimum crassistylum* (*Camponotus vagus*, *Lasius niger*, *Leptothorax* sp. y *Plagiolepis pygmaea*), *Erysimum myriophyllum* (*Cataglyphis velox*, *Crematogaster auberti*, *Plagiolepis schmitzii*, *Plagiolepis pygmaea*, y *Tapinoma nigerrimum*), *Erysimum merxmulleri* (*Camponotus cruentatus*, *Camponotus sylvaticus*, *Formica rufa*, *Lasius niger*, y *Plagiolepis pygmaea*), *Erysimum nevadense* (*Camponotus cruentatus*, *Crematogaster auberti*, *Lasius niger*, *Leptothorax tristis*, *Plagiolepis pygmaea*, *Plagiolepis schmitzii*, *Proformica longiseta*, *Tapinoma nigerrimum*, y *Temnothorax formosus*), *Erysimum penyalarensense* (*Lasius niger* y *Myrmica xavieri*), *Lepidium stylatum* (*Formica lemani* y *Proformica longiseta*; Fig. 1G), *Lycocarpus fugax* (*Plagiolepis schmitzii*), y *Thlaspi nevadense* (*Formica lemani* y *Proformica longiseta*).

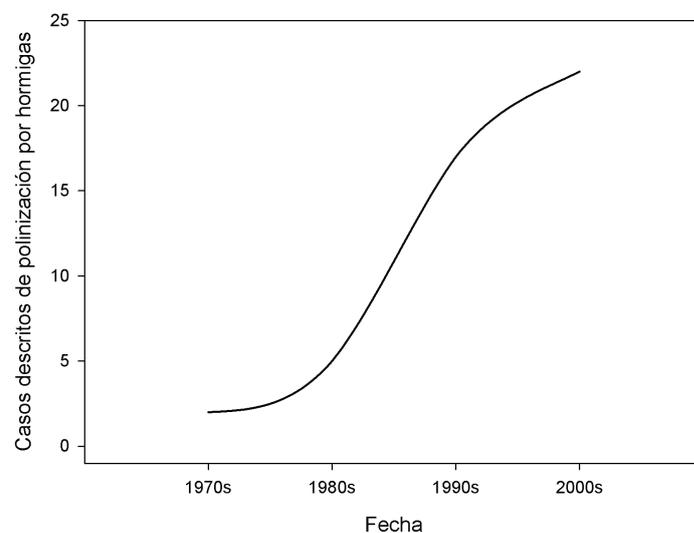


Figura 2. Evolución temporal del número de casos descritos de plantas polinizadas por hormigas en cada década

Figura 2. Evolution in the number of published studies of plants pollinated by ants by decade

A éstas especies mencionadas anteriormente hay que unir otras dos en las que la polinización por hormigas ya ha sido descrita detalladamente, *Alyssum purpureum* (Gómez et al. 1996) y *Hormathophylla spinosa* (Gómez y Zamora 1992), donde las hormigas supusieron un 97 % y un 91 % del total de visitas, respectivamente. Es indiscutible que son necesarios estudios empíricos que proporcionen información más exacta de la importancia de las hormigas en la biología de las numerosas especies mencionadas. Sin embargo, los datos preliminares ya apuntan a que este grupo de crucíferas podrían suponer unos sistemas ideales para evaluar el papel de las hormigas en la polinización de angiospermas.

### El síndrome de polinización por hormigas

James C. Hickman, además de ser uno de los primeros ecólogos en describir la polinización por hormigas detalladamente, propuso en su estudio de 1974 lo que podría considerarse como el 'síndrome' de polinización por hormigas, características básicas que deben poseer las plantas adaptadas a la polinización por estos insectos. Según describe, las plantas deben ser postradas o de porte pequeño, y con poca sincronía en la floración dentro de planta, para promover movimientos entre plantas. Las plantas implicadas deben formar poblaciones densas, para que las hormigas no vuelvan al suelo después de visitarlas. La morfología floral también se propone como clave para la interacción flor-hormiga. Las flores deben ser pequeñas, abiertas, sésiles, con nectarios accesibles a insectos de probóscide corta y con poco néctar. De esta manera serían poco atractivas para polinizadores alados que requieren de una mayor recompensa energética. Las flores además deberían contener pocos óvulos y poco polen para evitar la continua conducta de limpieza que podría conducir a que se eliminase el polen adherido a su integumento. Finalmente las plantas polinizadas por hormigas se encontrarán en zonas donde la actividad de éstas sea alta, es decir, en hábitats calurosos y secos, y en ambientes áridos, semi alpinos y alpinos.

Muchas de los casos documentados de polinización por hormigas coinciden en mayor o menor medida con los rasgos descritos. Las características de este síndrome que más se cumplen entre plantas polinizadas por hormigas son las relacionadas con el porte de la planta y la morfología floral. En otros casos la ausencia de coincidencia con estas características es más notoria, como la polinización por hormigas en arbustos y árboles (Gómez et al. 1996; Luo et al. 2012) y en flores de gran tamaño (Ramsey 1995) o en orquídeas, si bien estas últimas presentaron un pequeño tamaño floral (Brantjes 1981; Peakall et al. 1987; Peakall 1989; Peakall y Beattie 1989; Zhongjian et al. 2008; Schielst y Glaser 2012).

El grado de especialización de los sistemas de polinización planta-hormiga varía enormemente. A pesar de esta teoría en pro de la selección de características vegetales que favorezcan la polinización, en muchos de los casos descritos este mutualismo se ha considerado como facultativo. Así, las hormigas no se han considerado generalmente como polinizadores especialistas, sino como parte de un conjunto de polinizadores generalistas que pueden variar espacial y temporalmente (Gómez y Zamora 1992; Gómez 2000; Ashman y King 2005; Sugiura et al. 2006). Hay incluso plantas adaptadas a la polinización por pájaros, en las que las hormigas participan activamente en la polinización (Ramsey 1995). Sin embargo, existen evidencias de que en algunos casos el mutualismo es el resultado evolutivo de una clara adaptación para que se produzca la polinización. Es por ejemplo el caso de la pseudocopulación por hormigas macho en una especie de orquídea (Peakall et al. 1987, Peakall 1989). Las complejas interacciones entre flores y hormigas, y la relativa poca atención que se les ha prestado, hacen que en el caso de que exista una selección que favorezca la polinización por hormigas más allá de la morfología floral, ésta sea muy difícil de detectar y comprender. El desarrollo de nuevas técnicas está permitiendo algunos avances en este sentido y recientes investigaciones apuntan en direcciones sorprendentes. Así, el estudio de los volátiles florales que atraen a hormigas mutualistas y facilitan la polinización está revelando que la selección podría estar actuando sobre este mutualismo de for-

mas hasta ahora inexploradas (Schielst y Glaser 2012; de Vega et al. 2014), como se indica a continuación.

### Importancia de señales químicas en la interacción flor-hormiga: nuevas evidencias

Las señales químicas son una fuente de información fundamental para las hormigas, y las plantas han evolucionado para producir determinadas sustancias químicas cuya presencia puede ser decisiva en el establecimiento de las relaciones con estos insectos. Por ejemplo, los volátiles emitidos por estructuras vegetativas de plantas son determinantes para atraer a las hormigas que protegen a las plantas de los herbívoros (Brouat et al. 2000; Edwards et al. 2006; Inui y Itioka 2007). Los eleosomas de las semillas pueden contener ácidos grasos miméticos de olores de sus presas y atraer a hormigas mutualistas (Hughes et al. 1994; Gammans et al. 2006), y los volátiles emitidos por las semillas de ciertas plantas son fundamentales para que se formen los jardines de epífitas en el trópico (Youngsteadt et al. 2008).

En general, los compuestos volátiles emitidos por las flores juegan un papel fundamental en comunicación entre las plantas y polinizadores, siendo determinantes en muchos casos para el establecimiento del mutualismo (Ayasse 2006; Raguso 2008; Schiestl 2010; Schiestl y Dötterl 2012). Sin embargo, el papel de los volátiles florales en relación con las hormigas es controvertido. Generalmente se ha argumentado que muchos volátiles emitidos por las flores actúan como alomonas con función repelente para evitar el acceso a las hormigas (Willmer y Stone 1997; Junker y Blüthgen 2008; Willmer et al. 2009; Junker et al. 2011). Aún existe una enorme escasez de trabajos experimentales acerca de la importancia del olor floral en la polinización por hormigas, aunque recientemente se ha demostrado que ciertas plantas polinizadas por hormigas emiten compuestos que actúan como sinomonas y favorecen el establecimiento del mutualismo. Los dos casos estudiados hasta ahora corresponden a una orquídea en los Alpes suizos (*Chamorchis alpina*; Schiestl y Glaser 2012) y a una pequeña planta en el matorral mediterráneo en el sur de España (*Cytinus hypocistis*; de Vega et al. 2014).

### Un caso concreto: la importancia de los volátiles florales para la polinización por hormigas en *Cytinus hypocistis*

*Cytinus hypocistis* es una pequeña planta holoparasita y monoica (de Vega et al. 2007, 2008) en la que las hormigas son sus polinizadores efectivos, ya que suponen un 97 % del total de las visitas y conducen a un porcentaje de fructificación cercano al 80 % (de Vega et al. 2009). Recientemente, desarrollamos un estudio para averiguar como el olor floral media el mutualismo entre esta planta y sus hormigas polinizadoras (de Vega et al. 2014). Mediante el uso de análisis químicos-electrofisiológicos y experimentos de conducta en el campo, identificamos los principales volátiles florales, examinamos los compuestos que desencadenan respuestas en las antenas de las hormigas y evaluamos si estos compuestos también conllevan respuestas conductuales favorables para la polinización.

La cromatografía de gases y espectrofotometría de masas reveló que las flores de *Cytinus*, y no las estructuras vegetativas, emiten durante el día y la noche ocho compuestos aromáticos y tres terpenos irregulares. De ellos, tres compuestos fueron muy abundantes, (*E*)-cinamaldehído, (*E*)-cinamil alcohol, y 4-oxoisoforona. Estos compuestos principales desencadenaron respuestas electrofisiológicas en las antenas de las hormigas, medidas por un electroantenograma conectado a un cromatógrafo de gases (ver de Vega et al. 2014).

Posteriormente, evaluamos la respuesta conductual de las hormigas hacia los olores de *Cytinus* en poblaciones naturales mediante dos experimentos complementarios. En un primer experimento analizamos la importancia del conjunto de volátiles emitidos por las inflorescencias. Se excavaron en el suelo pares de cavidades en las que en una se introducía una inflorescencia, siendo el control pareado un hueco vacío, y se tapaban con tul para evitar la influencia

de señales visuales para las hormigas y permitir únicamente las olfativas. Los resultados fueron concluyentes: el 86 % de las visitas de las hormigas se hicieron a los huecos que contenían las inflorescencias ocultas, siendo además el número de hormigas que atendían a estos huecos mucho mayor y su conducta marcadamente diferente. En un segundo experimento trabajamos exclusivamente con compuestos sintéticos individuales y mezcla de ellos. Un volumen pequeño de estos compuestos, simulando la cantidad presente en las flores, se pipetearon en wicks (trozos de 12 × 5 mm de papel de cromatografía, Whatman17MM) usando como control wicks con parafina, el compuesto usado para disolver los volátiles. De nuevo los resultados fueron incuestionables: se observó una preferencia altamente significativa por los wicks que contuvieron tanto la mezcla de volátiles como (*E*)-cinamil alcohol y (*E*)-cinamaldehído. Las hormigas *Aphaenogaster senilis*, *Crematogaster auberti*, *Pheidole pallidula*, *Plagiolepis pygmaea* y *Tetramorium semilaeve*, todas ellas polinizadores efectivos de *Cytinus* (de Vega et al. 2009) fueron atraídas por los volátiles florales en los experimentos de campo. Es muy destacable que los volátiles florales de *Cytinus* actuaron como señales únicamente para las hormigas mutualistas. Así, ninguna de las otras especies de hormigas presentes en la población (de los géneros *Formica*, *Goniomma* o *Messor*), y que no están implicadas en la polinización de *Cytinus*, mostraron ningún interés por los volátiles florales. Estos resultados indican que el olor floral juega un papel fundamental en las interacciones *Cytinus*-hormigas y sugieren que la evolución de las señales olfativas pueden haber sido determinantes para el establecimiento del mutualismo.

#### Variación intraespecífica de compuestos volátiles en plantas polinizadas por hormigas

En el otro caso conocido de la importancia de los volátiles en la polinización por hormigas, los compuestos implicados fueron diferentes. Para *Chamorchis alpina* se ha verificado que las hormigas se ven atraídas por la mezcla de compuestos emitidos por las flores, entre los que se incluyen linalol, 1,8-cineol,  $\alpha$ -terpineol,  $\beta$ -felandreno, y  $\beta$ -cariofileno (Schiestl y Glaser 2012). Aún no se ha comprobado la importancia relativa de cada uno de los compuestos individuales. Además de estos dos trabajos específicos, se conoce la composición del olor floral en dos plantas generalistas polinizadas por un amplio espectro de insectos, incluyendo las hormigas (Schürch et al. 2000; Ashman y King 2005; Kaiser 2006). Los compuestos dominantes en estas especies pertenecen a grupos químicos muy diversos, incluyendo entre otros monoterpenos, sesquiterpenos, compuestos aromáticos o alcoholes. Sin embargo, el papel de los volátiles florales en la atracción de las hormigas no ha sido evaluado en estos estudios. Es evidente que con los escasos datos disponibles hasta ahora no es posible sacar conclusiones acerca de volátiles asociados a la polinización por hormigas. Lo que sí es indudable que existe una amplia variación interespecífica en los volátiles florales emitidos, que puede estar reflejando diferentes preferencias olfativas por parte de distintas especies de hormigas. Es probable que en algunos casos las hormigas puedan reaccionar y aprovechar volátiles que inicialmente evolucionaron para atraer a otro grupo de polinizadores. Sin embargo, la presencia de determinados compuestos se ha interpretado en casos señalados de polinización por hormigas como el resultado evolutivo de una interacción especializada (Schiestl y Glaser 2012; de Vega et al. 2014).

#### Nuevas perspectivas en las interacciones hormiga-flor

Queda sin duda mucho por comprender acerca de las relaciones entre flores y hormigas, y de cómo la selección ha actuado en su favor o en contra. El desarrollo de nuevas técnicas, y sobre todo, el interés por explorar campos hasta ahora desconocidos están llevando en los últimos años a descubrir eventos hasta ahora insospechados.

Por ejemplo, recientes estudios han mostrado que las hormigas pueden llevar a cabo en las flores una actividad más allá del robo de néctar o de la polinización, y es su influencia sobre la química del néctar. Las hormigas transportan microbios en sus cuerpos, y más concretamente levaduras, que pueden disminuir la concentración del néctar y alterar los perfiles de azúcares, si bien estos cambios dependen de la especie de hormiga y de microbios implicados (de Vega et al. 2012, 2013). Dada la ubicuidad de las hormigas en las flores en una gran diversidad de ecosistemas, su actividad "invisible" como modificadores de las características del néctar probablemente sea muy extendida, si bien su repercusión ecológica permanece aún desconocida.

Profundizar en la importancia de los volátiles florales será determinante para comprender la evolución de las interacciones planta-hormiga y entender como se establece y mantiene el mutualismo. Las investigaciones deberían ir centradas a detectar la presencia de determinados compuestos florales que desencadenen respuestas fisiológicas y conductuales que favorezcan su atracción a las flores y posterior polinización. Es conocido que las hormigas son capaces de establecer asociaciones olor-recompensa cuando se les ofrecen soluciones azucaradas (Dupuy et al. 2006; Bos et al. 2012). Desvelar las respuestas innatas en hormigas noveles frente a diferentes volátiles florales y estudiar respuestas en hormigas ya acostumbradas a asociar olor-recompensa son sin duda aspectos muy prometedores para estas investigaciones.

En las plantas con polinización generalista, que son las más abundantes, el papel de las hormigas ha sido a menudo ignorado. Animamos a que se reevalúe el papel de las hormigas en los sistemas en los que, aun siendo abundantes y frecuentes, se las dio como ladronas de néctar exclusivamente. Igualmente, tener en cuenta las variaciones espacio temporales de estos insectos, como se hace con otros visitantes florales. No se pretende argumentar con todo lo mencionado anteriormente que siempre que una flor sea visitada por hormigas, éstas estarán llevando a cabo una polinización efectiva. Sin embargo, es necesario recalcar que deberían simplemente ser consideradas como un visitante más, y en el caso de ser abundantes y frecuentes, llevar a cabo experimentos controlados para testar su rol en las flores, más allá del asumido consumo de néctar.

En definitiva, nos aventuramos a decir que la escasez de casos descritos de polinización por hormigas es debida en gran parte a un limitado número de observaciones, y a la losa que suponen a veces las asunciones clásicas, muchas de ellas con un débil apoyo. Analizar las bases químicas y las consecuencias ecológicas de polinización por hormigas con una perspectiva diferente, y estudiar nuevos eventos en más detalle podrá ayudarnos a desvelar qué sistemas son "casuales", es decir, el resultado de las condiciones ecológicas dominantes en un momento determinado y en cuales la evolución ha jugado un papel fundamental, siendo la polinización por hormigas el resultado de una interacción especializada.

#### Agradecimientos

Agradecemos a R.G. Albaladejo, Dr. R. Torices y a los revisores anónimos sus comentarios sobre el manuscrito. Asimismo, agradecemos a los doctores R. Peakall, R.G. Albaladejo, G. Nieto y E. Narbona las fotografías e información compartidas. C de Vega está financiada por el Ministerio de Economía y Competitividad, a través del Programa Severo Ochoa para Centros de Excelencia en I+D+I (SEV-2012-0262).

#### Referencias

- Abbate, A.P., Campbell, J.W. 2013. Parasitic beechdrops (*Epifagus virginiana*): a possible ant-pollinated plant. *Southeastern Naturalist* 12: 661–665.
- Anderson, D.L., Sedgley, M., Short, J.R.T., Allwood, A.J. 1982. Insect pollination of mango in northern Australia *Mangifera indica*. *Australian Journal of Agricultural Research* 33: 541–548.

- Araf, M., Kumar, S., Hamal, I.A. 2010. Ant pollination of an invasive non-native weed, *Euphorbia geniculata* Ortega in north west Himalaya (India). *The Bioscan* 5: 81–83.
- Armstrong, J.A. 1979. Biotic pollination mechanisms in the Australian flora – a review. *New Zealand Journal of Botany* 17: 467–508.
- Ashman, T.L., King, E.A. 2005. Are flower-visiting ants mutualists or antagonists? A study in a gynodioecious wild strawberry. *American Journal of Botany* 92: 891–895.
- Ayasse, M. 2006. Floral scent and pollinator attraction in sexually deceptive orchids. En: Dudareva, N., Pichersky, E. (eds.), *Biology of floral scent*, pp. 219–241. Taylor and Francis Group, Boca Raton, Estados Unidos.
- Beattie, A.J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Beattie, A.J., Hughes, L. 2009. Ant-plant interactions. En: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 211–247. Wiley-Blackwell, Hoboken, NJ, Estados Unidos.
- Beattie, A.J., Turnbull, C., Knox, R.B., Williams, E.G. 1984. Ant inhibition of pollen functions, a possible reason why ant pollination is rare. *American Journal of Botany* 71: 421–426.
- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407–427.
- Blackwell, W.H., Powell, M.J. 1981. A preliminary note on pollination in the Chenopodiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 524–526.
- Blancafort, X., Gómez, C. 2005. Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecologica* 28: 49–55.
- Bos, N., Dreier, S., Jørgensen, C.G., Nielsen, J., Guerrieri, F.J., d'Ettorre, P. 2012. Learning and perceptual similarity among cuticular hydrocarbons in ants. *Journal of Insect Physiology* 58: 138–146.
- Bosch, J., Retana, J., Cerdá, X. 1997. Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia* 109: 583–591.
- Brantjes, N.B.M. 1981. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 30: 59–68.
- Brouat, C., McKey, D., Bessibre, J.M., Pascal, L., Hossaert-McKey, M. 2000. Leaf volatile compounds and the distribution of ant patrolling in an ant-plant protection mutualism, preliminary results on *Leonardoxa* (Fabaceae, Caesalpinioideae) and *Petalomyrmex* (Formicidae, Formicinae). *Acta Oecologica* 21: 349–357.
- Carvalho, L.G., Barbosa, E.R.M., Memmott, J. 2008. Pollinator networks, alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology* 45: 1419–1427.
- Christianini, A.V., Oliveira, P.S. 2010. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 98: 573–582.
- Culver, D.C., Beattie, A.J. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology* 64: 485–492.
- Cursach, J., Rita, J. 2012a. Reproductive biology and reproductive output assessment in natural and introduced subpopulations of *Apium bermejoi*, a 'Critically Endangered' endemic plant from Menorca (western Mediterranean). *Nordic Journal of Botany* 30: 754–768.
- Cursach, J., Rita, J. 2012b. Implications of the reproductive biology of the narrow endemic *Naufraga balearica* (Apiaceae) for its conservation status. *Plant Systematics and Evolution* 298: 581–596.
- Davidson, D.W. 1988. Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology* 69: 1138–1152.
- de Vega, C., Ortiz, P.L., Arista, M., Talavera, S. 2007. The endophytic system of Mediterranean *Cytinus* (Cytinaceae) developing on five host Cistaceae species. *Annals of Botany* 100: 1209–1217.
- de Vega, C., Berjano, R., Arista, M., Ortiz, P.L., Talavera, S., Stuessy, T.F. 2008. Genetic races associated with the genera and sections of host species in the holoparasitic plant *Cytinus* (Cytinaceae) in the Western Mediterranean basin. *New Phytologist* 178: 875–887.
- de Vega, C., Arista, M., Ortiz, P.L., Herrera, C.M., Talavera, S. 2009. The ant-pollination system of *Cytinus hypocistis* (Cytinaceae), a Mediterranean root holoparasite. *Annals of Botany* 103: 1065–1075.
- de Vega, C., Herrera, C.M. 2012. Relationships among nectar-dwelling yeasts, flowers and ants: patterns and incidence on nectar traits. *Oikos* 121: 1878–1888.
- de Vega, C., Herrera, C.M. 2013. Microorganisms transported by ants induce changes in floral nectar composition of an ant-pollinated plant. *American Journal of Botany* 100: 792–800.
- de Vega, C., Herrera, C.M., Dötterl, S. 2014. Floral volatiles play a key role in specialized ant pollination. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16: 32–42.
- Dupuy, F., Sandoz, J.C., Giurfa, M., Josens, R. 2006. Individual olfactory learning in *Camponotus* ants. *Animal Behaviour* 72: 1081–1091.
- Edwards, D.P., Hassall, M., Sutherland, W.J., Yu, D.W. 2006. Assembling a mutualism: ant symbionts locate their host plants by detecting volatile chemicals. *Insectes Sociaux* 53: 172–176.
- Faegri, K., van der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology, third edition*. Pergamon Press, Oxford, Reino Unido.
- Folgarait, P.J., Perelman, S., Gorosito, N., Pizzio, R., Fernández, J. 2002. Effects of *Camponotus punctulatus* ants on plant community composition and soil properties across land-use histories. *Plant Ecology* 163: 1–13.
- Fritz, R.S., Morse, D.H. 1981. Nectar parasitism of *Asclepias syriaca* by ants: effect on nectar levels, pollinia insertion, pollinaria removal, and pod production. *Oecologia* 50: 316–319.
- Galen, C. 1983. The effects of nectar thieving ants on seed set in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*. *Oikos* 41: 245–249.
- Galen, C., Butchart, B. 2003. Ants in your plants: effects of nectar-thieves on pollen fertility and seed-siring capacity in the alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 101: 521–528.
- Gammans, N., Bullock, J.M., Gibbons, H., Schönrogge, K. 2006. Reaction of mutualistic and granivorous ants to *Ulex* elaiosome chemicals. *Journal of Chemical Ecology* 32: 1935–1947.
- García, M.B., Antor, R.J., Espadaler, X. 1995. Ant pollination of the paleoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Plant Systematics and Evolution* 198: 17–27.
- García, M.B., Espadaler, X., Olesen, J.M. 2012. Extreme reproduction and survival of a true cliffhanger: the endangered plant *Borderea chouardii* (Dioscoreaceae). *PLoS ONE* 7(9): e44657.
- Gaume, L., McKey, D., Terrin, S. 1998. Ant-plant-homopteran mutualism: how the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proceedings of the Royal Society B* 265: 569–575.
- Ghazoul, J. 2001. Can floral repellents pre-empt potential ant-plant conflicts? *Ecology Letters* 4: 295–299.
- Giladi, I. 2006. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* 112: 481–492.
- Gómez, J.M. 2000. Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant. *Oecologia* 122: 90–97.
- Gómez, J.M., Zamora, R. 1992. Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia* 91: 410–418.
- Gómez, J.M., Zamora, R., Hódar, J.A., García, D. 1996. Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia* 105: 236–242.
- Guerrant, E.O., Fiedler, P.L. 1981. Flower defenses against nectar-pilferage by ants. *Biotropica* 13: 25–33.
- Hanzawa, F.M., Beattie, A.J., Culver, D.C. 1988. Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. *The American Naturalist* 131: 1–13.
- Heil, M., McKey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology and Evolution* 34: 425–453.
- Herrera, C.M. 1987. Components of pollinator "quality": comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos* 50: 79–90.
- Herrera, C.M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241–248.
- Hickman, J.C. 1974. Pollination by ants, a low-energy system. *Science* 184: 1290–1292.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Estados Unidos.
- Holmquist, K.G., Mitchell, R.J., Karron, J.D. 2012. Influence of pollinator grooming on pollen-mediated gene dispersal in *Mimulus ringens* (Phrymaceae). *Plant Species Biology* 27: 77–85.
- Hughes, L., Westoby, M., Jurado, E. 1994. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology* 8: 358–365.

- Hull, D.A., Beattie, A.J. 1988. Adverse effects on pollen exposed to *Atta texana* and other North American ants: implications for ant pollination. *Oecologia* 75: 153–155.
- Inouye, D.W. 1980. The terminology of nectar larceny. *Ecology* 61: 1251–1253.
- Inui, Y., Itoika, T. 2007. Species-specific leaf volatile compounds of obligate *Macaranga* myrmecophytes and host-specific aggressiveness of symbiotic *Crematogaster* ants. *Journal of Chemical Ecology* 33: 2054–2063.
- Ivey, C.T., Martinez, P., Wyatt, R. 2003. Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany* 90: 214–225.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249–275.
- Janzen, D.H. 1977. Why don't ants visit flowers? *Biotropica* 9: 252
- Jones, D.L. 1975. Pollination of *Microtis parviflora* R.Br. *Annals of Botany* 39: 585–589.
- Junker, R.R., Blüthgen, N. 2008. Floral scents repel potentially nectar thieving ants. *Evolutionary Ecology Research* 10: 295–308.
- Junker, R.R., Gershenzon, J., Unsicker, S.B. 2011. Floral odor bouquet loses its ant repellent properties after inhibition of terpene biosynthesis. *Journal of Chemical Ecology* 37: 1323–1331.
- Kaiser, R. 2006. *Meaningful scents around the world: olfactory, chemical, biological, and cultural considerations*. Wiley-VCH, Zurich, Suiza.
- Kaufmann, E., Maschwitz, U. 2006. Ant-gardens of tropical Asian rainforests. *Naturwissenschaften* 93: 216–227.
- Kawakita, A., Kato, M. 2002. Floral biology and unique pollination system of root holoparasites, *Balanophora kuroiwai* and *B. tobiracola* (Balanophoraceae). *American Journal of Botany* 89: 1164–1170.
- Kawakita, A., Kato, M. 2009. Repeated independent evolution of obligate pollination mutualism in the *Phyllanthaceae-Epiccephala* association. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 417–426.
- Kincaid, T. 1963. The ant-plant, *Orthocarpus pusillus* Bentham. *Transactions of the American Microscopical Society* 82: 101–105.
- King, C., Ballantyne, G., Willmer, P.G. 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 811–818.
- Levey, D., Byrne, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain-forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802–1812.
- Luo, C.W., Li, K., Chen, X.M., Huang, Z.Y. 2012. Ants contribute significantly to the pollination of a biodiesel plant, *Jatropha curcas*. *Environmental Entomology* 41: 1163–1168.
- McMullen, C.K. 2007. Pollination biology of the Galápagos endemic, *Tournefortia rufo-sericea* (Boraginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 153: 21–31.
- Ness, J.H. 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* 113: 506–514.
- Nilsson, L.A. 1978. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (Orchidaceae). *Botaniska Notiser* 131: 355–368.
- Peakall, R. 1989. The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae): pollination by pseudocopulating male ants (*Myrmecia urens*, Formicidae). *Plant Systematics and Evolution* 167: 137–148.
- Peakall, R., Angus, C.J., Beattie, A.J. 1990. The significance of ant and plant traits for ant pollination in *Leporella fimbriata*. *Oecologia* 84: 457–460.
- Peakall, R., Beattie, A.J. 1989. Pollination of the orchid *Microtis parviflora* R. Br. by flightless worker ants. *Functional Ecology* 3: 515–522.
- Peakall, R., Beattie, A.J. 1991. The genetic consequences of worker ant pollination in a self-compatible clonal orchid. *Evolution* 45: 1837–1848.
- Peakall, R., Beattie, A.J., James, H. 1987. Pseudocopulation of an orchid by male ants: a test of two hypotheses accounting for the rarity of ant pollination. *Oecologia* 73: 522–524.
- Percival, M. 1974. Floral ecology of coastal scrub in southeast Jamaica. *Biotropica* 6: 104–129.
- Philipp, M., Hansen, L.B., Adersen, H., Siegismund, H.R. 2004. Reproductive ecology of the endemic *Lecocarpus pinnatifidus* (Asteraceae) in an isolated population in the Galápagos Islands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 171–180.
- Proctor, M., Yeo, P. 1973. *The pollination of flowers*. William Collins, Glasgow, Reino Unido.
- Puterbaugh, M.N. 1998. The roles of ants as flowers visitors: experimental analysis in three alpine plant species. *Oikos* 83: 36–46.
- Rader, R., Howlett, B.G., Cunningham, S.A., Westcott, D.A., Newstrom-Lloyd, L.E., Walker, M.K., Teulon, D.A.J., Edward, W. 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. *Journal of Applied Ecology* 46: 1080–1087.
- Raguso, R.A. 2008. Wake up and smell the roses, the ecology and evolution of floral scent. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 549–569.
- Ramsey, M. 1995. Ant pollination of the perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). *Oikos* 74: 265–272.
- Rico-Gray, V., Oliveira, P.S. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Rostás, M., Tautz, J. 2011. Ants as pollinators of plants and the role of floral scents. En: Dubinsky, Z., Seckbach, J. (eds.), *All flesh is grass*, pp. 151–161. Springer, Berlin, Alemania.
- Schiestl, F.P., Glaser, F. 2012. Specific ant-pollination in an alpine orchid and the role of floral scent in attracting pollinating ants. *Alpine Botany* 122: 1–9.
- Schiestl, F.P. 2010. The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters* 13: 643–656.
- Schiestl, F.P., Dötterl, S. 2012. The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? *Evolution* 66: 2042–2055.
- Schürch, S., Pfunder, M., Roy, B.A. 2000. Effects of ant on the reproductive success of *Euphorbia cyparissias* and associated pathogenic rust fungi. *Oikos* 88: 6–12.
- Smith, S.D.W., Hall, S.J., Izquierdo, P.R., Baum, D.A. 2008. Comparative pollination biology of sympatric and allopatric andean *lochroma* (Solanaeae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 600–617.
- Sugiura, N., Miyazaki, S., Nagaishi, S. 2006. A supplementary contribution of ants in the pollination of an orchid, *Epipactis thunbergii*, usually pollinated by hover flies. *Plant Systematics and Evolution* 258: 17–26.
- Svensson, L. 1985. An estimate of pollen carryover by ants in a natural population of *Scleranthus perennis* L. (Caryophyllaceae). *Oecologia* 66: 373–377.
- Svensson, L. 1986. Secondary pollen carryover by ants in a natural population of *Scleranthus perennis* (Caryophyllaceae). *Oecologia* 70: 631–632.
- Takahashi, H., Nishio, E., Hayashi, H. 1993. Pollination biology of the saprophytic species *Petrosavia sakurafi* (Makino) van Steenis in Central Japan. *Journal of Plant Research* 106: 213–217.
- Thomson, J.D. 1986. Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: influences of floral nectar and bee grooming. *Journal of Ecology* 74: 329–341.
- Wagner, D., Kay, A. 2002. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? an experimental test of an overlooked hypothesis. *Evolutionary Ecology Research* 4: 293–305.
- Wagner, D., Nicklen, E.F. 2010. Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? *Journal of Ecology* 98: 614–624.
- Wang, C.Q., Luo, Y.B., Tai, Y.D., An, D.J., Kou, Y. 2008. Ants pollinate *Neottia listeroides* (Orchidaceae) in Sichuan, China. *Journal of Systematics and Evolution* 46: 836–846.
- Wettstein, R.R. Von, 1889. Über die Composition der österreichisch-ungarischen Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen. *Österreichische Akademie der Wissenschaften. Sitzungsberichte. Abteilung I. Mineralogie, Krystallographie, Botanik* 97: 570–589.
- Willmer, P.G., Nuttman, C.V., Raine, N.E., Stone, G.N., Patrick, J.G., Henson, K., Stillman, P., McLroy, L., Potts, S.G., Knudsen, J.T. 2009. Floral volatiles controlling ant behaviour. *Functional Ecology* 23: 888–900.
- Willmer, P.G., Stone, G.N. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature* 388: 165–167.
- Wyatt, R. 1981. Ant-pollination of the granite outcrop endemic *Diamorpha smalii* (Crassulaceae). *American Journal of Botany* 68: 1212–1217.
- Wyatt, R., Stoneburner, A. 1981. Patterns of ant-mediated pollen dispersal in *Diamorpha smalii* (Crassulaceae). *Systematic Botany* 6: 1–7.
- Yek, S.H., Mueller, U.G. 2011. The metapleural gland of ants. *Biological Reviews* 86: 774–791.
- Youngsteadt, E., Nojima, S., Häberlein, C., Schulz, S., Schal, C. 2008. Seed odor mediates an obligate ant-plant mutualism in Amazonian rainforests. *Proceedings of the National Academy Sciences USA* 105: 4571–4575.
- Zhongjian, L., Lijun, C., Kewei, L., Liqiang, L., Xueyong, M., Wenhui, R. 2008. *Chenorchis*, a new orchid genus, and its eco-strategy of ant pollination. *Acta Ecologica Sinica* 28: 2433–2444.