

## RELACIONES INTER-ESPECIFICAS ENTRE HORMIGAS, COREIDOS, MEMBRÁCIDOS Y PLANTAS: DESCRIPCIÓN DE UN EVENTO MULTITRÓFICO EN *MACHAERIUM KEGELII* MEISN. (FABACEAE)

## INTER-SPECIFIC RELATIONSHIPS AMONG ANTS, COREIDS, MEMBRACIDS, AND PLANTS: DESCRIPTION OF A MULTITROPHIC EVENT IN *MACHAERIUM KEGELII* MEISN. (FABACEAE)

**Recepción**  
07-abr-2021

**Aprobación**  
28-junio-2021

**Alfredo Lanuza-Garay**<sup>1,3,5</sup>, **Alonso Santos-Murgas**<sup>\*,2,3,4,5</sup>, **Rodolfo Flores**<sup>6</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Colón. Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología. Escuela de Biología. Departamento de Zoología, Panamá

<https://orcid.org/0000-0003-0480-5490>. Correo: [alfredo.lanusa@up.ac.pa](mailto:alfredo.lanusa@up.ac.pa)

<sup>2</sup> Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología, Panamá

<sup>3</sup> Museo de Invertebrados G.B. Fairchild, Universidad de Panamá, Panamá

<sup>4</sup> Universidad de Panamá, Centro de Estudios de Recursos Bióticos (CEREB), Panamá

<sup>5</sup> Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación, Panamá.

<sup>6</sup> Los Naturalistas, Panamá.

<https://orcid.org/0000-0002-7911-9228>. Correo: [rflores1184@hotmail.com](mailto:rflores1184@hotmail.com)

\* autor de correspondencia: Alonso Santos Murgas, <https://orcid.org/0000-0001-9339-486X>.  
Correo: [alonso.santos@up.ac.pa](mailto:alonso.santos@up.ac.pa)

**Editor temático: Jean Michel Maes**

### Resumen

En la naturaleza ocurren una serie de relaciones e interacciones entre las especies, que incluyen relaciones antagónicas (planta-herbívoro, depredador-presa) y mutualistas (defensa, polinización). Las relaciones multitróficas involucran tres o más niveles, mientras que las relaciones con dos niveles tróficos son, p. ej. las de planta-herbívoro y depredador-presa. Un ejemplo de relación multitrófica de tres niveles es la de planta-herbívoro-predador/parasitoide de herbívoro. A través de observaciones realizadas en una planta de sangrillo (*Machaerium kegelii*, Fabaceae: Papilionoideae), este estudio describe eventos multitróficos que involucran a hormigas cazadoras (*Ectatomma tuberculatum*) membrácidos (*Anchistrotus maculatus*) y coreidos (*Peranthus notatus*). Las interacciones registradas corresponden a eventos neutrales entre *M. kegelii* y *E. tuberculatum*; antagónicas por parte de *P. notatus* y *A. maculatus* sobre *M. kegelii*, así como mutualismos facultativos entre *A.*

*maculatus* y *P. notatus* con *E. tuberculatum*. El resultado de esta red de interacciones multitróficas muestra efectos positivos para membrácidos, coreidos y hormigas, respectivamente, y negativas a neutras para la planta.

**Palabras Clave:** Mutualismo facultativo, trofobiosis, antagonismo, comensalismo, defensa indirecta.

### Abstract

In nature, a series of relationships and interactions occur between species, including antagonistic (plant-herbivore, predator-prey) and mutualistic (defense, pollination) relationships. Multitrophic relationships involve three or more levels, while relationships with two trophic levels are those of plant-herbivore and predator-prey. An example of multitrophic relationship of three levels are plant-herbivore-predator/herbivore parasitoid. Through observations made on a sangrillo plant (*Machaerium kegelii*, Fabaceae: Papilionoideae), this study describes multitrophic events involving hunter ants (*Ectatomma tuberculatum*), membracids (*Anchistrotus maculatus*), and coreids (*Peranthus notatus*). We registered neutral interactions between *M. kegelii* and *E. tuberculatum*; antagonistic interactions between *P. notatus*, *A. maculatus* on *M. kegelii*, and facultative mutualisms between *A. maculatus*, and *P. notatus* with *E. tuberculatum*. The outcome of this network of multitrophic interactions shows positive effects for membracids, coreids, and ants, respectively, and negative to neutral ones for the plant.

**Keywords:** Facultative mutualism, trofobiosis, antagonism, comensalism, indirect defense.

### Introducción

En la naturaleza ocurren un sinnúmero de interacciones inter- e intraespecíficas que, aunque históricamente han llamado la atención de los ecólogos, solo en años recientes estos se han enfocado en interacciones más complejas que involucran tres o más niveles tróficos (Tscharntke y Hawkins, 2002, Del-Claro, 2004). Cuando más de dos organismos son parte de una interacción, se denomina una relación multitrófica (Argoti Ávila, 2011).

Este tipo de relaciones involucra especies ubicadas en diferentes niveles tróficos ocurriendo de manera simultánea, sinérgica y antagónica y que tienen influencia en aspectos evolutivos y ecológicos, siendo capaces de modificar la abundancia y la distribución de las especies, así como incidir en procesos de selección natural atribuibles a la relación trófica, manteniendo así el equilibrio del ecosistema. El enfoque multitrófico aborda la complejidad de las redes tróficas de manera mucho más realista que el enfoque bitrófico o lineal de las llamadas cadenas tróficas (Tscharntke y Hawkins, 2002).

Las relaciones multitróficas se agrupan comúnmente de acuerdo con la naturaleza de los beneficios o perjuicios que intercambian los involucrados. En el caso de los mutualismos, es posible reconocer tres tipos de beneficios: transporte, en el que una especie mueve a su socio a lugares a los que de otro modo no podrían llegar; nutrición, en la que los socios reciben nutrientes limitantes esenciales; y protección, en la que una especie protege a sus socios de las influencias negativas de sus entornos bióticos o abióticos, como es el caso de la dispersión de semillas y la polinización (Tschanke y Hawkins, 2002).

En las interacciones antagonistas, una de las especies se beneficia en perjuicio de la otra; p. ej. cuando los herbívoros consumen el follaje de una planta o los enemigos naturales predan a los herbívoros. También puede ocurrir que las plantas atraigan o alberguen a enemigos naturales de los herbívoros, estableciéndose un mutualismo de protección donde tanto la planta como el enemigo natural se benefician. En tanto en las interacciones de tipo comensalista, sólo uno de los socios involucrados obtendrá beneficios, sin perjuicio o beneficio claro hacia el otro involucrado (Bronstein, 1994, Bronstein y Barbosa, 2002).

Mediante observaciones realizadas *in situ* durante una gira de campo a la Estación Rancho Frío (Darién, Panamá), el 27 de octubre de 2016 (correspondiente con la estación lluviosa), los autores encontraron sobre una planta de Sangrillo (*Machaerium kegelii* Meisn., Fabaceae) (Figura 1A), distribuida desde México hasta Bolivia y Brasil y caracterizada por su tronco armado con espinas en forma de aguijón y savia rojiza (Pérez et al, 2015) y la ausencia de nectarios extraflorales, individuos del chinche de las hojas *Peranthus notatus* (Walker, 1871) (Coreidae: Meropachyinae), además de ninfas y adultos del membrácido *Anchistrotus maculatus* (Guerin-Meneville, 1844) (Membracidae: Heteronotinae). Estos hemípteros se observaron interactuando con hormigas de la especie *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792) (Formicidae: Ectatomiinae).

En este trabajo, nuestro objetivo principal consiste en describir las posibles interacciones de las cuatro especies involucradas: la planta *M. kegelii*, el coreido *P. notatus*, el membrácido *A. maculatus* y la hormiga cazadora *E. tuberculatum*.

## Materiales y métodos

El Parque Nacional Darién (PND) se ubica en la región sudeste del país, en las coordenadas 7°44'10" N y 77°32'50" O, extendiéndose prácticamente a lo largo de la frontera con Colombia con una extensión de 579,000 ha. Esta región comprende una cobertura de bosques húmedos tropicales y bosques muy húmedos tropicales, así como bosques pluviales premontanos en la región del Tacarcuna (Lanuza-Garay y Santos Murgas, 2018).

Las interacciones tratadas en esta investigación provienen de observaciones realizadas *in situ* durante una gira de campo a la Estación Rancho Frío, provincia de Darién. Las especies involucradas en las observaciones fueron *M. kegelii* (Fabaceae), *P. notatus* (Coreidae: Meropachyinae), ninfas y adultos de *A. maculatus* (Membracidae: Heteronotinae), así como *E. tuberculatum* (Formicidae: Ectatomiinae). Se establecieron los siguientes indicadores de interacción: **1)** al menos a una de las hormigas, coreidos y/o membrácidos que estuviera alimentándose de la planta, **2)** las hormigas se observaran antenando (movimiento de las antenas de las hormigas en busca de señales químicas asociadas a fuentes azucaradas) o consumiendo la melaza excretada por los coreidos (indicando una interacción coreido-hormiga); o **3)** por los membrácidos (indicando una interacción membrácido-hormiga). Se registraron tanto las interacciones observadas como el posicionamiento de los coreidos, membrácidos y hormigas en la planta.

Tanto las hormigas como los membrácidos y coreidos tratados en este estudio fueron colectados, procesados y depositados en las colecciones del Museo

de Invertebrados G.B. Fairchild, mientras que la planta fue comparada con material depositado en el Herbario de la Universidad de Panamá. La identificación de los ejemplares tanto vegetales como animales se realizó mediante revisión de la colección de referencia del herbario y las descripciones de Brailovsky y Barrera (2001), Brailovsky (2009), Strümpel (1983) y Fernández (1991).

## Resultados

Los insectos estudiados se encontraron ubicados en la base y a lo largo del raquis de *M. kegelii*, a unos 30 cm del suelo. Se observaron primeramente individuos de *P. notatus* alimentándose en la base de los foliolos (Figura 1B), a una de ellas se acercó un individuo de *E. tuberculatum*, sin evidenciarse comportamiento agresivo por parte de las hormigas hacia los coreidos ni viceversa, en cambio inmediatamente, la hormiga procedió a tocar con sus antenas y las patas delanteras el dorso y orificio anal de *P. notatus* (Figura 1C). Este comportamiento es similar al observado cuando las hormigas estimulan a otros heterópteros y membrácidos, solicitando recompensas en forma de deyecciones de melaza (Aranda Rickert et al., 2017), sin embargo, no se observó el consumo de la melaza directamente del orificio anal del coreido, pero si se observaron algunas hormigas debajo y cerca de los individuos de *P. notatus* mientras estos mantenían su estilete dentro de la planta, quizás aprovechando la ocasión para tener acceso a los líquidos floemáticos de los cuales se estaban alimentando los coreidos.

Casi inmediatamente, se observó como un grupo de hormigas *E. tuberculatum* interactuaban con un grupo de dos adultos y algunas ninfas de *A. maculatus*, las hormigas se acercaron a los adultos, procediendo a estimularlos, tanto en la región anal como también en la parte lateral y frontal (Figura 1D). Rápidamente, las hormigas que se encontraban hacia los lados se movilizaron a la parte posterior de *A. maculatus*, procediendo a estimular la región anal con sus

antenas, seguidamente, el membrácido liberó deyecciones de melaza de las cuales se alimentaron las hormigas (Figura 2).



**Figura 1.** Interacciones entre hormigas, coreidos, membrácidos en *Machaerium kegelii*: **A.** Planta de *M. kegelii*, **B.** *Peranthus notatus* alimentándose sobre *M. kegelii*, **C.** *Ectatomma tuberculatum* interactuando con *P. notatus*, **D.** *Ectatomma tuberculatum* interactuando con adultos y ninfas de *Anchistrotus maculatus*.

## Discusión

Los eventos de interacción inter-específica observados en *M. kegelii*, sugieren relaciones neutras (con hormigas *E. tuberculatum*) y relaciones antagonistas (con *P. notatus* y *A. maculatus*). De igual manera, se observan relaciones mutualistas entre *E. tuberculatum* y *A. maculatus* (trofobiosis) y entre *E. tuberculatum* y *P. notatus* (Figura 3).

Las plantas que sostienen asociaciones de hormigas, membrácidos y hemípteros usualmente tienden a experimentar efectos neutrales, positivos o negativos que inciden en el contexto ecológico de dichas relaciones (nichos tróficos, interacción herbívoro-depredador y presión trófica de las especies interactuantes) (Argoti Ávila, 2011; Aranda-Rickert et al. 2017). En el caso de *M. kegelii*, la ausencia de nectarios extraflorales se convierte en una limitante para una relación con *E. tuberculatum*, dado que estas hormigas están fuertemente asociadas a plantas que presentan estas estructuras productoras de recompensas azucaradas, condicionando estas relaciones interespecíficas.

Ahora, si tomamos en cuenta que las hormigas protegen sus fuentes potenciales de alimento, sería previsible considerar esta relación como un mutualismo de protección o defensivo (Aranda-Rickert et al. 2017); sin embargo, debemos considerar que la presencia de herbívoros succionadores de savia como coreidos y membrácidos puede evidenciar una doble estrategia de beneficio recompensa al mejor postor, donde la hormiga se distrae de sus obligaciones de protección por una fuente de “recompensa más apetecible” (Buckley 1983; Rico-Gray and Thien 1989, Aranda-Rickert et al. 2017), así como también el comportamiento de forrajeo de *Ectatomma* (Wheeler, 1989) en plantas que no presentan estructuras especializadas para garantizar estas recompensas—por ejemplo, nectarios extraflorales—por lo cual la hormiga no muestre algún tipo de interacción beneficiosa hacia *M. kegelii*.



**Figura 2.** Grupo de hormigas cazadoras *E. tuberculatum* forrageando excreciones de melaza de adultos de *A. maculatus*.

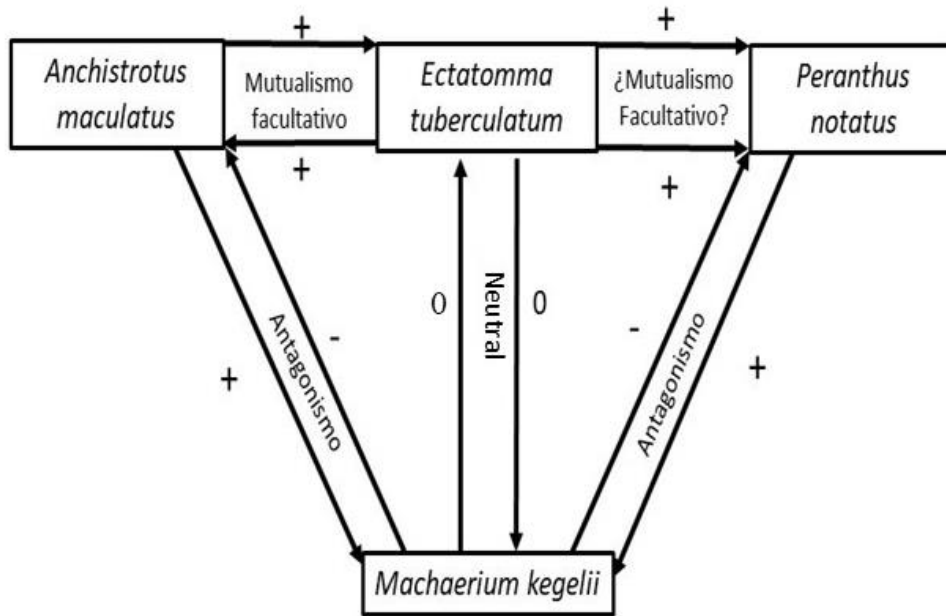
En el caso de *P. notatus* las interacciones observadas sugieren un mutualismo facultativo, dado que las hormigas se aprovechan de los fluidos floemáticos emergentes, producto de las lesiones que provocan los chinches en el raquis de *M. kegelii* para la obtención de fuentes azucaradas, mientras que las interacciones con los membrácidos sugieren una clara relación mutualista trofobiótica/mirmecofílica, donde la hormiga *E. tuberculatum* obtiene recompensas, a cambio de sus servicios de protección a *A. maculatus*, dado que las hormigas de este género son de las que más se aprovechan de este tipo de relación mutualista, de los membrácidos (Perotto et al., 2002, Argoti Ávila, 2011). Es importante señalar que las relaciones mutualistas entre hormigas y membrácidos ha sido muy bien documentada (Del Claro y Oliveira, 2000; Delabie, 2001), donde incluso, se detalla



el grado de agresividad mostrado hacia potenciales depredadores de membrácidos como Coccinellidae y Reduvidae (Fritz, 1983; Kron y Sisterson, 2020), y como este varía al acercarse a los agregados; de la misma forma que las interacciones antagónicas entre coreidos y plantas. Sin embargo, los casos de interacciones mutualistas y/o comensalísticas entre hormigas y chinches de las hojas (Coreidae) son escasos, especialmente porque son raros. Solo Mashwitz et al. (1987), Steinbauer (1996) y Blüthgen et al. (2006) han reportado interacciones mutualistas entre coreidos y hormigas, mientras Guerra et al. (2011) y Silva y Fernández (2016) reportan relaciones trofobióticas entre hormigas y chinches de las familias Pentatomidae y Plataspidae, respectivamente.

De estos, Steinbauer (1996) describe un evento mutualista en el cual, el chinche coreido *Amorbus obscuricornis* (Westwood, 1842) (Coreidae: Coreinae), al lesionar el tallo de plantas de Eucalipto en Tasmania mientras succionaba fluidos, indujo que se acercaran hormigas del género *Iridomyrmex* Mayr, 1862 (Formicidae: Dolichoderinae), que se alimentaban acercándose al estilete del chinche, siendo luego catalogado por Silva y Fernández (2016) como un evento trofobiótico, implicando una relación mutualista facultativa. Por su parte, Weber et al. (2015) hacen referencia a las observaciones de Mashwitz et al. (1987) y Blüthgen et al. (2006) de asociaciones de coreidos con plantas carentes de nectarios extrafoliares como el bambú en Malasia y Borneo, respectivamente.

Estas observaciones sustentan nuestras observaciones sobre la interacción *M. kegelii*, *P. Notatus* y *E. tuberculatum*. Cabe resaltar también las observaciones de Rafiqi et al. (2020) en hormigas del género *Camponotus*, donde destacan que las relaciones mutualistas entre estas y coreidos propicia la transferencia horizontal de la bacteria *Blochmannia* de los chinches a la hormiga, propiciando una relación endosimbiótica entre bacteria y hormiga, respectivamente.



**Figura 3.** Complejidad ecológica de la interacción entre *P. notatus* (Coreidae: Meropachyinae), *E. tuberculatum* (Formicidae: Ectatomminae) y *A. maculatus* (Membracidae: Heteronotinae) con *M. kegelii* (Fabaceae). El símbolo (+) indica interacciones positivas, (-) interacciones negativas y (0) neutras.

Un último elemento a considerar es la capacidad de defensa/protección de *E. tuberculatum*. Argoti Ávila (2011) demostró la interacción de *E. tuberculatum* con al menos ocho géneros de membrácidos (*Amastris*, *Anobilia*, *Erechtria*, *Horiola*, *Todea*, *Trinarea*, *Tritropidia*, *Vanduzea*), indicando relaciones mutualistas de protección, mostrando un nivel de agresividad medio, ya que son excelentes depredadoras de invertebrados que merodean cerca de ellas, entre las que podemos mencionar hormigas *Azteca*, avispa polibya (*Polibya rejecta*, *P. diguetana*), ninfas de mantidos (Wheeler, 1989; Argoti Ávila, 2011), todos potenciales depredadores tanto de *A. maculatus* como de *P. notatus*. Sin embargo, aunque la relación mutualista es evidente con membrácidos, no existe evidencia

que sustente ni refute relaciones mutualistas con coreidos, por lo cual se necesitan más estudios para dilucidar este aspecto.

### Conclusión

Las interacciones inter-específicas son tan complejas que establecer con claridad los niveles de relación entre los organismos resulta una tarea difícil. El caso de los eventos multitróficos descritos en este escrito no son la excepción. De hecho, el establecimiento de las relaciones entre hormigas, coreidos y membrácidos con *M. kegelii*, dependen principalmente de la forma en que se benefician o no las especies involucradas; nuestras observaciones permiten establecer que la relación de *E. tuberculatum* con *M. kegelii* es más bien de corte neutral, mientras que la interacción de *A. maculatus* y *P. notatus* con *M. kegelii* es antagónica.

En cualquier caso, aun no es posible dilucidar la verdadera relación entre las hormigas y *P. notatus*, por lo que son necesarios estudios de campo que examinen cómo las hormigas mutualistas afectan a la población, tanto de insectos como plantas asociadas a largo plazo para comprender mejor estas interacciones y su impacto en los sistemas naturales donde interactúan.

### Agradecimiento

Agradecemos al Fondo Darién por financiar la investigación; a Fundación NATURA por la administración de dichos fondos; al Colegio de Biólogos de Panamá (COBIOPA), administración 2013 y al Grupo para la Educación y el Manejo Ambiental Sostenible (GEMAS) por la ejecución del proyecto (2014-2017) en el Parque Nacional Darién, Panamá. Al director, administrativos y todo el personal de Guardaparques del PND (MiAmbiente) por la gestión de permisos de colecta y hospedaje en la Estación de Rancho Frío.

## Referencias

- Aranda-Rickert, A., Fracchia, S., Yela, N. y Marazzi, B. (2017). Insights into a novel three-partner interaction between ants, coreids (Hemiptera: Coreidae) and extrafloral nectaries: implications for the study of protective mutualisms. *Arthropod-Plant Interactions* 11: 525–536.
- Argoti Ávila, A.G. (2011). Interacciones Ecológicas de la familia Membracidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) dentro de claros de bosque de la Amazonía Ecuatoriana y notas sobre su historia natural. [tesis de licenciatura, Universidad de Quito].
- Blüthgen, N., Mezger, D. y Linsenmair, K. E. (2006). Ant–hemipteran trophobiosis in a Bornean rainforest–diversity, specificity and monopolization. *Insectes Sociaux* 53:194–203. <https://doi.org/10.1007/s00040-005-0858-1>
- Brailovsky, H. y Barrera, E. (2001). A further contribution to the systematic of the Tribe Meropachyini (Heteroptera: Coreidae: Meropachydinae). *Florida Entomologist*. 84(4): 613-627.
- Bronstein, J. L. (1994). Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends of Ecology and Evolution* 9:214–217. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90246-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90246-1)
- Bronstein, J. L. y Barbosa, P. (2002). Multitrophic/multispecies mutualistic interactions: the role of non-mutualists in shaping and mediating mutualisms. En T. Tschamntke y B.A. Hawkins (eds.), *Multitrophic Level Interactions* (pp. 44-66). Cambridge University Press.
- Buckley, R. C. (1983). Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* 58:132–136. <https://doi.org/10.1007/BF00384553>
- Del-Claro, K. y Oliveira, P. S. (2000). Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124:156–165. <https://doi.org/10.1007/s004420050002>

- Del-Claro, K. (2004). Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33:665–672. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000600002>
- Fernández, F. (1991). Las Hormigas Cazadoras del Genero *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia. *Caldasia* 16(79): 551-564.
- Fritz, R.S. (1983). Ant Protection of a Host Plant's Defoliator: Consequence of an Ant-Membracid Mutualism. *Ecology* 64 (4): 789-797.
- Guerra, T., Camarota, J. F., Castro, F. S., Schwertner, C. F. y Grazia, J. (2011). Trophobiosis between ants and *Eurystethus microlobatus* Ruckes 1966 (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) a cryptic, gregarious and subsocial stinkbug. *Journal of Natural History* 45:1101–1117. <https://doi.org/10.1080/00222933.2011.552800>
- Kron C.R. y Sisterson, M.S. (2020). *Spissistilus festinus* (Hemiptera: Membracidae) susceptibility to six generalist predators. *PLoS ONE* 15(11): e0242775. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242775>
- Lanuza-Garay, A. y Santos Murgas, A. (2018). Escarabajos longicornios (Coleoptera: Cerambycidae y Disteniidae) del Parque Nacional Darién, Panamá. *Insecta Mundi*. <https://journals.flvc.org/mundi/issue/view/4829>
- Mashwitz, U., Fiala, B. y Dolling, W. R. (1987). New trophobiotic symbioses of ants with South East Asian Bugs. *Journal of Natural History* 21:1097–1107 <https://doi.org/10.1080/00222938700770681>
- Perotto, M., Buffa, L. y Delfino, M. (2002). Efectos de la atención de *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) sobre agregaciones de *Enchenopa sericea* Walk. (Hemiptera, Membracidae). *Ecología Austral* 12: 91-97.
- Pérez, R., Schnitzer, S., Aguilar, S., Daguerre, N. y Hernández, A. (2015). Lianas y enredaderas de la Isla Barro Colorado, Panamá. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

- Rafiqi, A.M., Rajakumar, A. y Abouheif, E. (2020). Origin and elaboration of a major evolutionary transition in individuality. *Nature* 585: 239–244  
<https://doi.org/10.1038/s41586-020-2653-6>
- Rico-Gray, V. y Thien, L. B. (1989). Ant–mealybug interaction decreases reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae) in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 5:109–112. <https://doi.org/10.1017/S0266467400003266>
- Silva, D. P. y Fernandes, J. A. M. (2016) New evidences supporting trophobiosis between populations of *Edessa rufomarginata* (Heteroptera: Pentatomidae) and *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae) ants. *Revista Brasileira de Entomologia* 60:166–170. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.02.002>
- Steinbauer, M. J. J. (1996). A note on manna feeding by ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 30: 1185–1192.
- Strümpel, H. (1983). Beobachtungen zur Autotomie des Pronotums bei *Anchistrotus*-Arten (Homoptera, Membracidae). *Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg* 119(7): 391-396.
- Tscharntke, T. y Hawkins, B.A. (2002). Multitrophic level interactions: an introduction. En T. Tscharntke y B.A. Hawkins (eds.), *Multitrophic Level Interactions* (pp. 1-7). Cambridge University Press.
- Weber, M. G., Porturas, L. D. y Keeler, K. H. (2015). World list of plants with extrafloral nectaries. Consultado el 23 de marzo de 2021.  
<http://www.extrafloralnectaries.org>
- Wheeler, D. E. (1989). *Ectatomma tuberculatum*: Foraging Biology and Association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79(2): 300-303.