



Dulce estrategia: el papel del néctar extrafloral como defensa en las plantas

VÍCTOR HUGO RAMÍREZ-DELGADO^{1,*} Y LUIS ABDALA-ROBERTS^{2,*}

¹Departamento de Ecología Tropical, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán, Apartado Postal 4-116, Itzimná, 97000, Mérida, Yucatán, México.

²Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Superiores-Unidad Mérida, Carretera Mérida-Tetiz Km. 4.5, 97357, Ucu, Yucatán, México.

*victoramirez@gmail.com; abdala.luis@yahoo.com

Resumen: El néctar extrafloral es un componente central en las relaciones mutualistas entre plantas y hormigas. Las plantas ofrecen este recurso alimenticio, y las hormigas, a cambio, ayudan a protegerlas del ataque de herbívoros. Este artículo explora el papel ecológico del néctar extrafloral como defensa y su función en la mediación de interacciones entre plantas e insectos en ecosistemas naturales. Además, destacamos su potencial uso en la agricultura, utilizando el algodón silvestre como modelo para comprender su impacto en el control de plagas y su posible aplicación en el manejo del algodón cultivado.

Palabras clave: Algodón, control biológico, herbívoros, hormigas, mutualismo.



Gobierno de
México

Ciencia y Tecnología

Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación





Plantas vs. insectos: estrategias de defensa:

A lo largo de su historia evolutiva, plantas e insectos herbívoros han desarrollado sofisticados mecanismos de defensa y ataque, respectivamente (Futuyma & Agrawal 2009). En el caso de las plantas, estas presentan una gran variedad de rasgos y estrategias defensivas que pueden clasificarse en constitutivas (presentes a niveles basales en ausencia de un ataque) o inducidas (incremento en la expresión del rasgo defensivo por encima del constitutivo en respuesta a un ataque). Hay una gran variedad de rasgos altamente inducibles, tales como metabolitos secundarios (e.g., alcaloides, terpenos, compuestos cianogénicos), espinas y tricomas (células elongadas modificadas que producen aspecto pubescente o afelpado en hojas). Estos se encuentran presentes constitutivamente en plantas intactas, pero pueden aumentar en cantidad o concentración en las hojas y tallos como respuesta al ataque de un herbívoro (Karban & Baldwin 1997). Las defensas inducidas han evolucionado como una estrategia defensiva para reducir costos para la planta, pues no se producen de manera continua (Karban & Baldwin 1997), mientras que las defensas constitutivas serían favorecidas en ambientes con altos y constantes niveles de daño (Aljibory & Chen 2018). Así, las plantas han evolucionado diferentes grados de expresión, tanto constitutiva como inducida de sus rasgos defensivos, en función de los costos de cada rasgo y las demandas o características ecológicas de su entorno (Aljibory & Chen 2018).

Los nectarios extraflorales, en contraste con los nectarios florales cuya principal función es atraer potenciales polinizadores, son un rasgo

asociado a la defensa contra herbívoros y presente en cerca de 110 familias y 745 géneros de plantas (Weber & Keeler 2013). Son glándulas que se encuentran en estructuras vegetativas que secretan néctar (i.e., néctar extrafloral, NEF) tanto de forma constitutiva, pero es altamente inducible como respuesta a la herbivoría (Heil 2015). A diferencia de otros rasgos defensivos en plantas que actúan directamente sobre los herbívoros reduciendo su crecimiento, o supervivencia, o preferencia, el NEF es un rasgo alimenticio que ha evolucionado para atraer depredadores omnívoros que lo consumen y a su vez defienden a la planta contra herbívoros (Heil 2015). Las hormigas son un grupo importante de depredadores asociados al NEF, dando lugar en muchos casos a una intensa interacción mutualista entre plantas y estos insectos (Rico-Gray & Oliveira 2007, Roy *et al.* 2017).

¿El néctar extrafloral es una defensa rentable?: El NEF es una solución acuosa que contiene principalmente carbohidratos (sacarosa, glucosa, y fructosa), así como aminoácidos, proteínas, enzimas protectoras, lípidos, vitaminas y metabolitos secundarios (alcaloides, compuestos fenólicos y terpenos; Figura 1A). Su composición le confiere un alto valor energético y nutritivo para sus consumidores, convirtiéndolo en una recompensa valiosa. Las funciones biológicas de estos compuestos aún no se comprenden por completo, pero la diversidad en la calidad y cantidad de estos influyen en la especificidad de las interacciones planta-insecto mediadas por este rasgo (Heil 2015, Roy *et al.* 2017).

La inducción de NEF puede darse en función de un aumento tanto en el volumen secretado

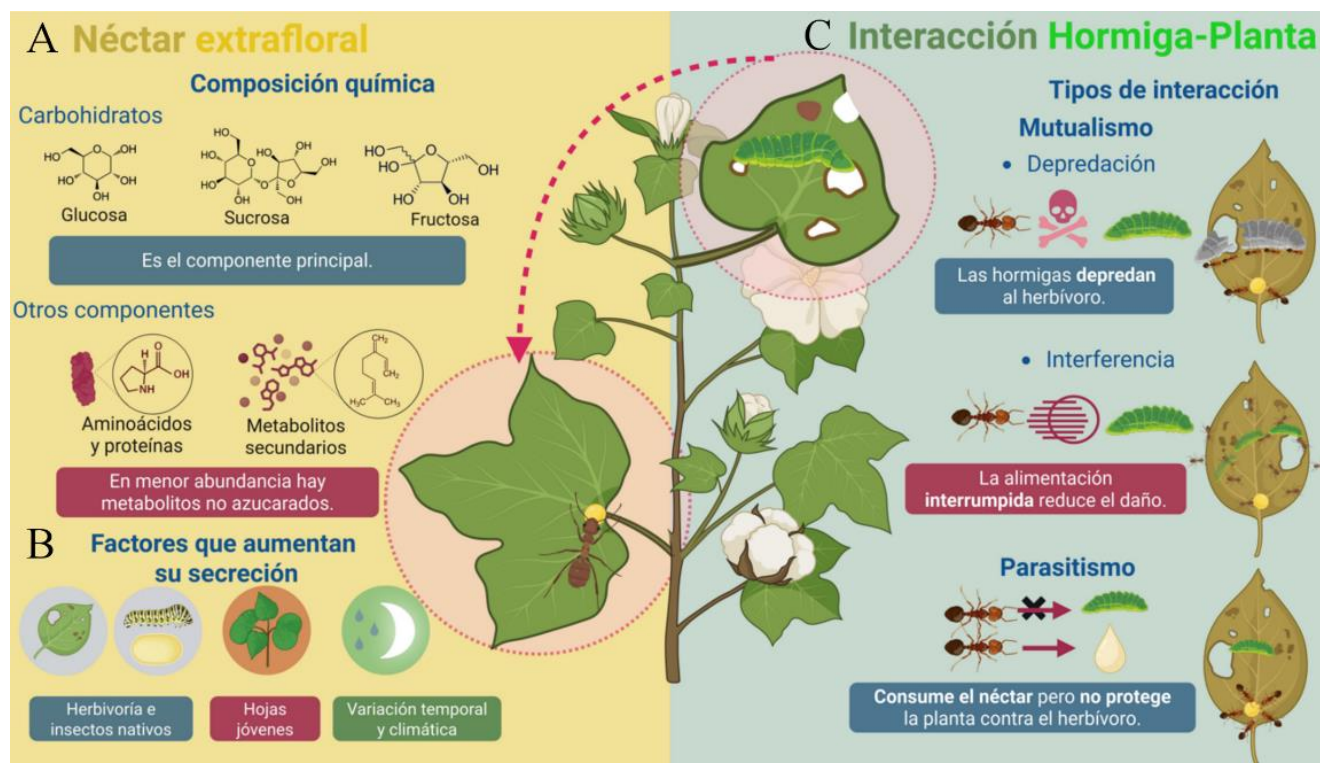


Figura 1. Representación gráfica de la interacción entre algodón silvestre (*Gossypium hirsutum* L.), herbívoros y hormigas. **A.** El panel amarillo muestra la composición química del néctar extrafloral. **B.** Factores que influyen en su secreción, incluyendo la herbivoría, la diferenciación entre tipos de herbívoros y variables ambientales como la temperatura y la estacionalidad. **C.** El panel azul ilustra las interacciones con las hormigas, que pueden ser mutualistas, cuando brindan protección contra herbívoros mediante depredación o interferencia, o por parasitismo, cuando consumen el néctar sin proveer beneficio para la planta. (Ilustración: Víctor Hugo Ramírez-Delgado y Luis Abdala-Roberts creada con BioRender.com).

por nectario como en su concentración, lo segundo, producto principalmente de un aumento en la cantidad de azúcares disueltos (Abdala-Roberts *et al.* 2019, Reyes-Hernández *et al.* 2022). De igual forma, la herbivoría puede hacer que un mayor número de nectarios secreten NEF ya que no todos los nectarios en una planta secretan activamente de manera simultánea (Mondor & Addicott 2003). Aunado a esto, la inducción de NEF también está modulada por factores específicos asociados al herbívoro atacante. Por ejemplo, en

hojas del árbol del sebo (*Triadica sebifera* (L.) Small, Euphorbiaceae) se ha documentado que esta especie induce la secreción de NEF ante el ataque de herbívoros nativos, pero no ante herbívoros exóticos (Carrillo *et al.* 2012). Esto sugiere que la planta distingue entre tipos de herbívoros, particularmente aquellos con los que está familiarizada, y modula acordeamente su inversión en este rasgo de defensa (Figura 1B).

De igual forma, la secreción de NEF varía en función de factores vegetales como la edad de la



planta y de las hojas. Estudios han documentado que en algunos casos plantas en un estado de desarrollo más avanzado producen más NEF, posiblemente debido a su mayor capacidad fotosintética y disponibilidad de sacarosa en el floema (Jones & Koptur 2015). No obstante, en algunos otros se ha observado lo contrario; plantas jóvenes inducen más puesto que tienen que invertir proporcionalmente más recursos a defenderse debido a que el costo de perder tejido por herbivoría es mayor en plantas jóvenes y con menor número de hojas (Ochoa-López *et al.* 2015). En este mismo sentido, en cuanto a la edad de las hojas de una planta, se ha observado que las más jóvenes son las que más secretan NEF puesto que son las más valiosas para la planta (Radhika *et al.* 2008). Por último, la producción de NEF está fuertemente influenciada por factores ambientales tales como la disponibilidad de agua, la temperatura y el fotoperiodo. Por ejemplo, durante la temporada de lluvias, tanto la secreción de néctar como la abundancia de hormigas asociadas al NEF tienden a incrementar, y de igual forma se ha reportado que la secreción de NEF alcanza su pico máximo durante la noche en algunas especies (Calixto *et al.* 2020; Figura 1B).

Finalmente, a pesar de sus beneficios y función ecológica, el NEF presenta limitaciones comunes a otras defensas inducidas. Su inducción se demora tras el ataque, dejando a la planta vulnerable en las primeras etapas de la herbivoría. Además, debe secretarse en cantidades suficientes para atraer insectos defensores sin representar un costo energético excesivo. Así, las plantas deben equilibrar los beneficios defensivos y los

costos asociados a defensa, crecimiento y reproducción, condicionando la producción y la eficacia del NEF como estrategia adaptativa bajo diferentes contextos ecológicos (Radhika *et al.* 2008).

Néctar extrafloral y hormigas en algodón

silvestre: Las interacciones mutualistas se basan en un equilibrio de costos y beneficios, donde las plantas ofrecen recursos a cambio de servicios de los insectos. En este contexto, se ha demostrado que la inducción de NEF suele ser efectiva para reclutar atraer un mayor número de hormigas y disminuir la herbivoría (Rico-Gray & Oliveira 2007), al mismo tiempo que incurre en costos menores en comparación con otros rasgos defensivos como metabolitos tóxicos para los herbívoros (Yawano *et al.* 2015). Bajo este contexto, la producción e inducibilidad del NEF ocurre en función, no solo de factores asociados a la planta y al herbívoro inductor (ver arriba), sino también de la presencia e identidad de hormigas en el entorno. En este sentido, la relación con las hormigas muchas veces es un mutualismo facultativo en el que la interacción es altamente lábil y caracterizada por oportunismo. Bajo este escenario, comúnmente están involucradas hormigas omnívoras que no dependen del NEF como fuente de alimento única y no necesariamente brindan una protección efectiva, al menos no de forma continua (Rico-Gray & Oliveira 2007). Esto contrasta con mutualismos obligados o más intensos, en los cuales las hormigas muestran alta fidelidad a una especie de planta hospedera más especializada y dependen del NEF como fuente de alimento principal, resultando en una interacción más estrecha y predecible (Heil 2015). En

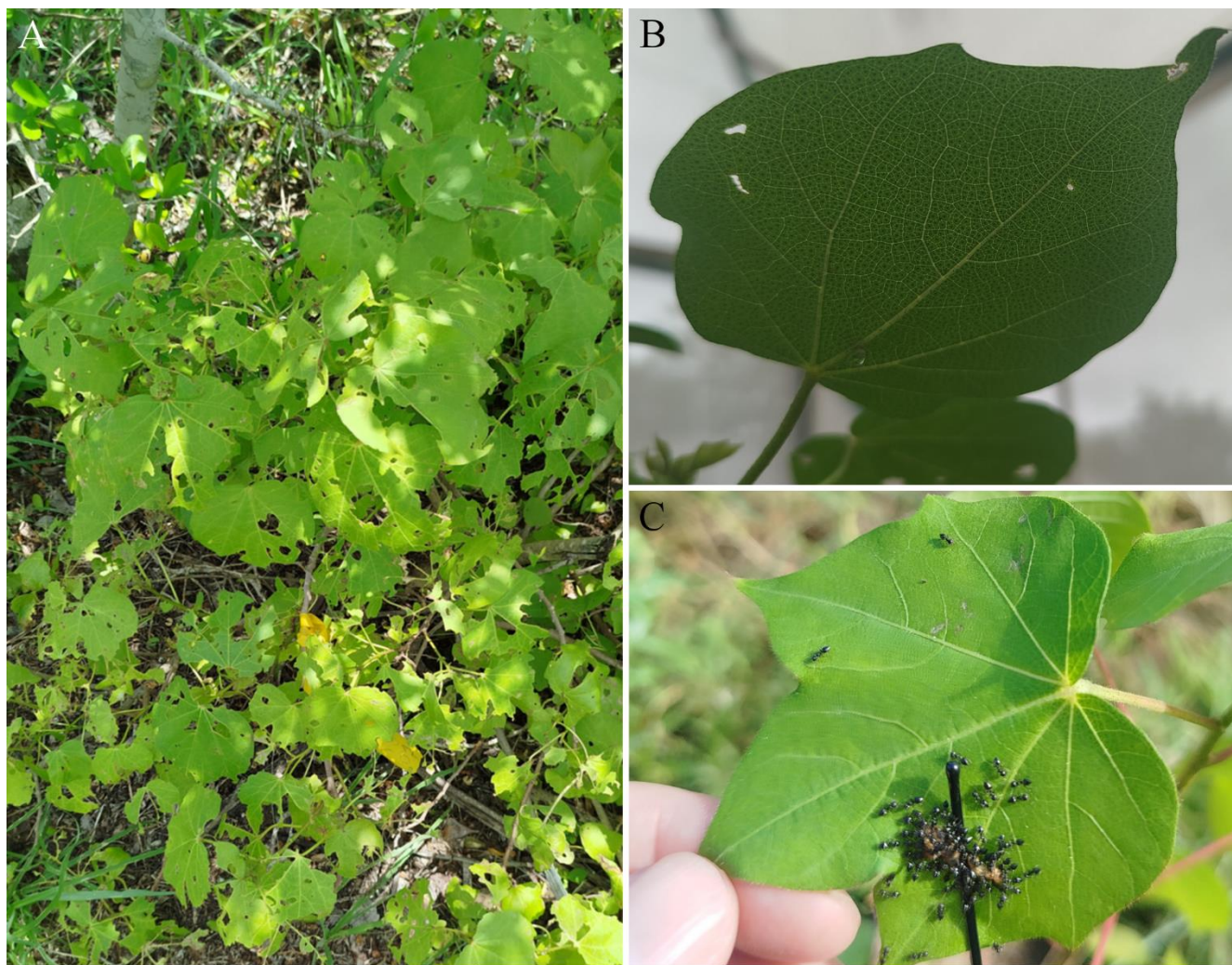


Figura 2A. Plantas de algodón silvestre (*Gossypium hirsutum* L.) con daño por herbivoría. **B.** Nectario extrafloral con una gota de néctar. **C.** Hormigas depredando un herbívoro sobre una planta *in situ*. (Fotografías: Víctor Hugo Ramírez-Delgado).

consecuencia, la cantidad, la calidad, y los patrones de secreción del NEF suelen ajustarse a las características de estos mutualismos (Bixenmann *et al.* 2011).

El algodón silvestre (*Gossypium hirsutum* L., Malvaceae; Figura 2A), una especie nativa del matorral costero de Yucatán (Abdala-Roberts *et*

al. 2019) y pariente progenitor silvestre del algodón cultivado (Wendel & Grover 2015), se asocia con múltiples especies de hormigas mediante la secreción de NEF (Figura 2B) y grados de especialización o intensidad de interacción con las mismas. Un primer tipo de interacción, en el que las hormigas depredan activamente y repelen a



insectos herbívoros, se da con los géneros de hormigas más grandes, omnívoras, como *Ectatomma* Smith, *Pseudomyrmex* Lund y *Camponotus* Mayr (Vázquez-Barrios *et al.* 2021, Reyes-Hernández *et al.* 2022) u otras más pequeñas, también omnívoras, pero especialmente agresivas como *Solenopsis* Westwood (L. Abdala-Roberts, obs. pers.). Todas estas hormigas, aprovechan el NEF y representan depredadores eficaces de herbívoros y reducen la herbivoría en las plantas. En adición, algunas otras especies de hormigas más pequeñas como de los géneros *Forelius* Emery, *Brachymyrmex* Mayr, *Dorymyrmex* Mayr y *Monomorium* Mayr no necesariamente consumen herbívoros, pero interfieren con su alimentación o incluso remueven a los herbívoros que están en la planta (Rudgers *et al.* 2003, Vázquez-Barrios *et al.* 2021, Reyes-Hernández *et al.* 2022; Figura 1C; Figura 2C). Por último, y en contraste, también existen especies de hormigas parásitas, las cuales consumen NEF sin ofrecer protección a las plantas. Algunas de estas incluyen especies exóticas asociadas al algodón silvestre tales como *Paratrechina longicornis* Latreille (Vázquez-Barrios *et al.* 2021) y *Nylanderia steinheili* Forel (V. Ramírez-Delgado, obs. pers.) (Figura 1C). Así, se conforma un mosaico de interacciones planta-hormiga asociadas al algodón silvestre con diferentes consecuencias para la planta a insectos implicados.

El néctar extrafloral como estrategia de biocontrol agrícola: Si bien el NEF es una defensa común en muchos grupos de plantas silvestres, su uso para el control biológico de plagas en cultivos ha sido muy poco explotado (ver excepciones en: Jones *et al.* 2017). Aunado a esto, este rasgo se ha visto alterado por la domestica-

ción de especies vegetales, en muchos casos afectando la cantidad o la calidad de NEF secretado (Llandres *et al.* 2019). En este sentido, una estrategia sería incrementar la capacidad de las plantas cultivadas para producir NEF mediante cruza y mejoramiento genético en variedades silvestres. Otra opción sería el uso de cultivos mixtos, donde el cultivo de interés se asocia con otra especie productora de NEF la cual aumenta la abundancia de hormigas y otros depredadores sobre el cultivo (por ejemplo, Rezende *et al.* 2014). Ambas estrategias podrían favorecer la abundancia y diversidad de insectos benéficos, lo que a su vez contribuiría a la supresión de plagas en agroecosistemas (Stenberg *et al.* 2015). Ambas estrategias podrían integrarse a esquemas de manejo integrado de plagas.

No obstante, la efectividad del NEF en la protección de cultivos también depende del contexto ecológico y de las prácticas de manejo en los agroecosistemas. En el caso particular de las hormigas, su dieta generalista, altos números (asociado a colonias), y sus eficientes sistemas de comunicación, les permiten mantener su actividad depredadora incluso cuando las poblaciones de herbívoros fluctúan. Esto aunado a la capacidad de muchas especies de hormigas para almacenar alimento dentro de su colonia favorece que su capacidad para depredar herbívoros no se reduzca significativamente durante períodos de baja disponibilidad de presas. Dichas características son particularmente relevantes en cultivos, donde la densidad de plagas puede cambiar rápidamente debido a ciclos fenológicos de las plantas o intervenciones humanas (*e.g.*, cosechas, aplicación de fertilizantes o pesticidas selectivos) (Llandres *et al.* 2019). Por lo anterior, el uso de

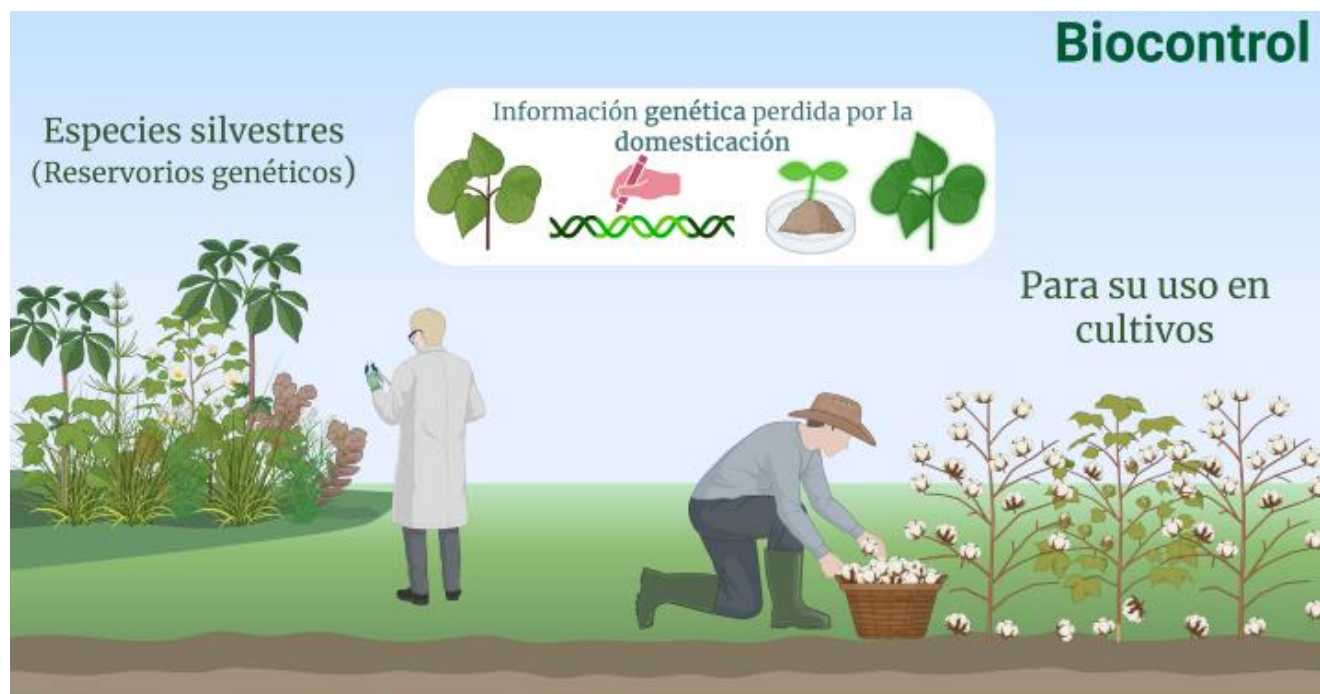


Figura 3. Representación gráfica del potencial de las plantas silvestres en estrategias de biocontrol. El algodón silvestre (*Gossypium hirsutum* L.), conserva rasgos de información genética perdidos tras la domesticación, como la producción de néctar extrafloral. (Ilustración: Víctor Hugo Ramírez-Delgado y Luis Abdala-Roberts creada con BioRender.com).

NEF para atraer hormigas podría traducirse en un control más estable y sostenido de plagas de herbívoros en comparación con otros enemigos naturales más dependientes de la disponibilidad más inmediata y sostenida de presas (Jones *et al.* 2017). Acordemente, estos efectos positivos de interacciones entre NEF y hormigas han sido demostrados en estudios recientes con variedades silvestres y cultivadas de algodón (Llandres *et al.* 2019).

Bajo este contexto, es importante resaltar de manera general que los parientes silvestres de cultivos representan una valiosa fuente de diversidad genética asociada a rasgos de defensa como son los nectarios extraflorales. En particular,

las poblaciones de *G. hirsutum* de la Península de Yucatán, centro de domesticación del algodón (Wendel & Grover 2015), son un importante reservorio genético (Abdala-Roberts *et al.* 2019) y de gran utilidad pues su estudio podría aportar información clave para el entendimiento y restauración de defensas en manejo de plagas en algodón cultivado. Ya existe evidencia de al menos un estudio realizado por Llandres *et al.* (2019) que sugiere que la domesticación ha reducido la capacidad de las plantas de producir NEF. En particular, estos resultados enfatizan la relevancia de conservar y estudiar las poblaciones silvestres de esta especie para profundizar en el entendimiento ecológico del NEF y su poten-



cial aplicación en estrategias de manejo y mejoramiento del algodón cultivado (Figura 3).

Referencias

- Abdala-Roberts L., Quijano-Medina T., Moreira X., Vázquez-González C., Parra-Tabla V., Berny Mier y Terán J.C., Grandi L., Glauser G., Turlings T.C.J., & Benrey B. 2019.** Bottom up control of geographic variation in insect herbivory on wild cotton (*Gossypium hirsutum*) by plant defenses and climate. *American Journal of Botany* 106: 1059-1067. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1330>
- Aljibory Z. & Chen M.S. 2018.** Indirect plant defense against insect herbivores: a review. *Insect Science* 25: 2-23. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12436>
- Bixenmann R.J., Coley P.D., & Kursar T.A. 2011.** Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant-plant mutualism? *Oecologia* 165: 417-425. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1787-x>
- Calixto E.S., Rodrigues Novaes L., Ferreira Borges dos Santos D., Lange D., Moreira X., & Del-Claro K. 2020.** Climate seasonality drives ant-plant-herbivore interactions via plant phenology in an extrafloral nectary-bearing plant community. *Journal of Ecology* 109: 639-651. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13492>
- Carrillo J., Wang Y., Ding J., & Siemann E. 2012.** Induction of extrafloral nectar depends on herbivore type in invasive and native Chinese tallow seedlings. *Basic Applied Ecology* 13: 449-457. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.07.006>
- Futuyma D.J. & Agrawal A.A. 2009.** Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(43): 18054-18061. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904106106>
- Heil M. 2015.** Extrafloral nectar at the plant-insect interface: A spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. *Annual Review of Entomology* 60: 213-232. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020753>
- Jones I.M. & Koptur S. 2015.** Dynamic extrafloral nectar production: the timing of leaf damage affects the defensive response in *Senna mexicana* var. *chapmanii* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 102: 58-66. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400381>
- Jones I.M., Koptur S., & Von Wettberg E.J. 2017.** The use of extrafloral nectar in pest management: overcoming context dependence. *Journal of Applied Ecology* 54: 489-499. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12778>
- Karban R. & Baldwin I.T. 1997.** Induced responses to herbivory. University of Chicago Press. Chicago, IL 60637 USA. 330 pp.
- Llandres A.L., Verdeny-Vilalta O., Jean J., Goebel F.R., Seydid O. & Brévault T. 2019.** Cotton extrafloral nectaries as indirect defence against insect pests. *Basic and Applied Ecology* 37: 24-34. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.05.001>
- Mondor E.B. & Addicott J.F. 2003.** Conspicuous extra-floral nectaries are inducible in *Vicia faba*. *Ecology Letters* 6: 495-497. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00457.x>



- Ochoa-López S., Villamil N., Zedillo-Avelleyra P., & Boege K. 2015.** Plant defence as a complex and changing phenotype throughout ontogeny. *Annals of Botany* 116: 797-806.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcv113>
- Radhika V., Kost C., Bartram S., Heil M., & Boland W. 2008.** Testing the optimal defence hypothesis for two indirect defences: extrafloral nectar and volatile organic compounds. *Planta* 228: 449-57.
<https://doi.org/10.1007/s00425-008-0749-6>
- Reyes-Hernández M., Angulo-Pérez D., Quijano-Medina T., Moreira X., Parra-Tabla V., Vásquez-Bolaños M., & Abdala-Roberts L. 2022.** An experimental test of ant effects on herbivory and pathogen infection on wild cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Arthropod-Plant Interactions* 16: 77-86.
<https://doi.org/10.1007/s11829-021-09876-8>
- Rezende M.Q., Venzon M., Perez A.L., Cardoso I.M., & Janssen A. 2014.** Extrafloral nectaries of associated trees can enhance natural pest control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 188: 198-203.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.024>
- Rico-Gray V. & Oliveira P.S. 2007.** The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press. Chicago, IL 60637 USA. 320 pp.
- Roy R., Schmitt A.J., Thomas J.B., & Carter C.J. 2017.** Review: Nectar biology: From molecules to ecosystems. *Plant Science* 262: 148-164.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2017.04.012>
- Rudgers J.A., Hodgen J.G., & White J.W. 2003.** Behavioral mechanisms underlie an ant-plant mutualism. *Oecologia* 135: 51-59.
<https://doi.org/10.1007/s00442-002-1168-1>
- Stenberg J.A., Heil M., Åhman I., & Björkman C. 2015.** Optimizing Crops for Biocontrol of Pests and Disease. *Trends in Plant Science* 20: 698-712.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.08.007>
- Vázquez-Barrios V., Boege K., Sosa-Fuentes T.G., Rojas P., & Wegier A. 2021.** Ongoing ecological and evolutionary consequences by the presence of transgenes in a wild cotton population. *Scientific Reports* 11: 1959.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-81567-z>
- Weber M.G. & Keeler K.H. 2013.** The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany* 111: 1251-1261.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcs225>
- Wendel J.F. & Grover C.E. 2015.** Taxonomy and evolution of the cotton genus, *Gossypium*. In: Fang D.D. & Percy R.G. (Eds.) *Cotton*. American Society of Agronomy (ASA), Crop Science Society of America (CSSA), and Soil Science Society of America (SSSA) publishers, USA.
<https://doi.org/10.2134/agronmonogr57.2013.0020>
- Yamawo A., Tokuda M., Katayama N., Yahara T., & Tagawa J. 2015.** Ant-attendance in extrafloral nectar-bearing plants promotes growth and decreases the expression of traits Related to direct defenses. *Evolutionary Biology* 42: 191-198.
<https://doi.org/10.1007/s11692-015-9310-2>



Desde el Herbario CICY, 17: 293-302 (4-diciembre-2025), es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 110, www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/, webmas@cicy.mx. Editores responsables: Germán Carnevali, Patricia Rivera Pérez y José Luis Tapia Muñoz. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 4 de diciembre de 2025. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura del editor de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.