

El mutualismo: De la mirmecofilia a la trofobiosis



Hortensia Carrillo Ruiz
Marcela Sánchez Carrillo
Facultad de Ciencias Biológicas BUAP

hortensia.carrillo@correo.buap.mx

Las hormigas son insectos eusociales, viven formando colonias en donde se sobrelapan varias generaciones, existe una división del trabajo reproductivo y llevan a cabo el cuidado de las crías. Son insectos con un dominio ecológico que se puede medir por su biomasa (masa de material vivo en un ecosistema), en los trópicos representan en promedio del 15 al 20% de la biomasa total de los animales terrestres y el 50% de la biomasa de los artrópodos. En años recientes, se estimó que la biomasa de las hormigas en la Tierra equivale a 12 millones de toneladas, superior a la biomasa conjunta de aves, mamíferos y humanos (Schultheiss et al., 2022 ^[10]). Es de esperarse que estos pequeños insectos tengan papeles relevantes en el funcionamiento de los ecosistemas en los que viven, estableciendo interacciones ecológicas con una gran diversidad de organismos dentro de los ecosistemas que habitan.

En un inicio las hormigas eran depredadoras o detritívoras (que se alimentan de materia orgánica en descomposición) asociadas a la superficie del suelo, la hormiga fósil más antigua que se conoce data del Turoniano de América del norte (Cretácico inferior) y al parecer la diversificación de las hormigas sucedió junto con las angiospermas, plantas vasculares, en el Cretácico medio hace aproximadamente 100 millones de años. La diversificación de las plantas vasculares permitió el origen de nuevos hábitats de mayor complejidad, y un aumento de presas disponibles para las hormigas, permitiendo el surgimiento de interacciones planta-insecto y de interacciones insecto-insecto.



MIRMECOFILIA, AMOR POR LAS HORMIGAS

La mirmecofilia es una interacción mutualista (relación de especies diferentes en donde ambas se benefician) entre plantas y hormigas (Delabie et al., 2003 ^[2]). Se ha documentado que la hormiga vive y/o se alimenta de la planta sin ser un herbívoro, más bien le da un beneficio a la planta. Las plantas, conocidas como mirmecófilas, presentan estructuras especializadas cuya finalidad es alimentar u ofrecer un sitio para vivir a las hormigas, las cuales pueden ser especialistas u oportunistas en el empleo del recurso que les ofrecen. En esta interacción, las plantas han desarrollado nectarios extra- florales, que son glándulas productoras de sustancias azucaradas para atraer a las hormigas, este néctar es rico en oligosacáridos como fructuosa, sacarosa y glucosa, además, de contener proteínas, aminoácidos, lípidos, alcaloides y vitaminas entre otros elementos. Algunas hormigas eligen a sus plantas hospederas (plantas en las que vive y se alimenta en parte o durante casi todo su ciclo de vida) en función del contenido de aminoácidos que estas ofrecen. Se ha visto que en la orquídea, *Epidendrum cinnabarinum* el número de obreras forrajeras es proporcional al número de glándulas productoras de néctar en actividad (Delabie et al., 2003 ^[2]).



Otra estructura producida por las plantas son los corpúsculos nutritivos, en estos se producen proteínas, lípidos, glucógeno entre otras sustancias alimenticias para las hormigas. Existen diferentes tipos de corpúsculos, entre estos, se encuentran los corpúsculos de Müller, que consisten en un parche denso de tricomas (pequeñas prolongaciones de la planta que asemejan cabellos), ubicado en la base de cada pecíolo (estructura que une a la hoja con el tallo de la planta). Los corpúsculos de Belt, los cuales se desarrollan en el ápice de los folíolos (cada una de las partes en que se divide una hoja compuesta) y se desprenden fácilmente. También tenemos a los corpúsculos en perlas, que se producen en la cara inferior de las hojas y se encuentran por lo general en plantas con nectarios extra- florales.

En la mirmecofilia, las hormigas viven dentro de la planta en espacios o estructuras conocidas como domacios. Un domacio primario es un hueco en el tronco, en espinas, en bulbos o tubérculos de la planta; un domacio secundario es la formación de bolsas o pliegues laminares en la base de las hojas.

Las hormigas en esta relación mutualista defienden a las plantas de la depredación de grupos fitófagos (organismos que se alimentan de las plantas), que intentan alimentarse de los tejidos, hojas y tallos o bien del tejido reproductivo como las flores y brácteas.

Los árboles y arbustos mirmecófilos más frecuentes en el Neotrópico son los que pertenecen al género *Vachellia* y *Cecropia*. Es bien conocida la mirmecofilia entre el arbusto *Vachellia cornigera* y hormigas del género *Pseudomyrmex* (grupo *ferrugineus*). Las hormigas viven en las espinas huecas de la planta (domacio primario) y se alimentan de los productos generados por los corpúsculos en perlas y los corpúsculos de Belt, defendiendo a la planta de sus potenciales depredadores, al grado que se sabe que las plantas que pierden su asociación con las hormigas son atacadas y dañadas gravemente por herbívoros, disminuyendo su éxito reproductivo.

Las *Cecropia*, son árboles de crecimiento muy rápido y sus ramas presentan fositas por donde se introducen las hembras de los géneros *Azteca*, *Camponotus* y *Neoponera* para formar nuevas colonias. Sus hojas están provistas de corpúsculos de Müller que proveen de recursos a las hormigas, éstas la defienden de sus potenciales depredadores o de invasores vegetales como plantas trepadoras y epífitas (Fernández et al., 2019 ^[3]).

Las hormigas no solo defienden a su mirmecófita (planta asociada a las hormigas), sino que también la nutren, depositando sus excrementos o diversos residuos como restos de presas, en domacios que cuentan con tricomas absorbentes.



MIRMECOCORIA, HORMIGAS DISPERSANDO SEMILLAS

La mirmecocoria, se considera como una interacción mutualista poco especializada y generalista (Beattie y Hughes 2002 ^[11]), entre las plantas y las hormigas. En recientes trabajos se ha mostrado que ciertos rasgos de las plantas buscan atraer a hormigas que dispersen sus semillas con eficiencia, esto porque la semilla al ser dispersada puede colonizar nuevas áreas y abandonar a la planta madre cuya sombra en ciertos casos puede impedir su germinación y desarrollo (Willson y Traveset, 2000 ^[13]), de igual forma se considera que las semillas al ser transportadas dentro de los hormigueros evitan ser depredadas por roedores o escarabajos, pudiendo germinar posteriormente (Ohkawara et al., 1997 ^[8]). Otra explicación es que las semillas evitan el fuego, al ser depositadas dentro del hormiguero a cuatro o siete centímetros bajo la superficie del suelo, evitando ser incineradas durante un incendio en hábitats donde estos son frecuentes (Bond et al., 1991). Finalmente, las plantas al parecer intentan atraer a las hormigas para favorecer la germinación, ya que las hormigas consumen sólo el eleosoma, un tejido rico en lípidos y aminoácidos que cubren la superficie de la semilla, esto tiene un efecto positivo sobre la germinación de las semillas (Ohkawara, 2005 ^[7]).

Las hormigas al consumir las semillas de las plantas producen como principal resultado su dispersión. En los ambientes semiáridos o áridos las hormigas del género *Pogonomyrmex* recolectan semillas de las plantas que se convierten en reservas para la colonia. En el transporte de estas al nido, las hormigas pierden algunas en el camino, dispersando a las semillas y así ampliando su rango de distribución dentro del ecosistema. En los ambientes tropicales húmedos las hormigas de *Pheidole* recuperan las semillas de los excrementos de frugívoros y las almacenan en sus nidos para su consumo posterior. Las hormigas recolectan semillas de diferentes tamaños, de acuerdo con su tamaño corporal, y así pueden cargarlas hasta el nido. Pero muchas semillas se abandonan y logran germinar lejos de su planta de origen.



TROFOBIOSIS, MUTUALISMO DE HORMIGAS CON OTROS INSECTOS



Todos estos insectos presentan un aparato bucal especializado para extraer la savia vegetal, esta es digerida por un sistema digestivo especializado que les permite filtrar el excedente de agua y azúcares, excretándolos rápidamente por el intestino posterior en forma de gotas azucaradas, conocida como ligamaza. La ligamaza es, una mezcla de carbohidratos solubles en agua (glucosa, sacarosa, fructosa, entre otros) así como aminoácidos, ácidos orgánicos, alcohol y sales que sirven como alimento para las hormigas. Estos hemípteros son incapaces de eliminar la ligamaza por sí solos, pudiendo morir a corto plazo ya que son susceptibles a contaminación por hongos o bien por inundación de este líquido azucarado (Delabie et al., 2003 [2]). Las hormigas se alimentan de la savia por medio de la ligamaza, al hacerlo mantienen limpias las colonias de estos hemípteros removiendo constantemente el material azucarado, además, de protegerlos de depredadores como arañas y otros insectos.

Las hormigas establecen relaciones mutualistas con insectos fitófagos, esta interacción se conoce como trofobiosis ya que las hormigas se alimentan indirectamente de las plantas (Gullan, 1997 [4]) al interactuar con diferentes especies de hemípteros como los pulgones (Aphididae), escamas blandas (Coccidae), chicharras (Cicadellidae, Cercopoidae, Psyllidae), chinches linterna (Fulgoridae) y periquitos (Membracidae) (Figura 1).

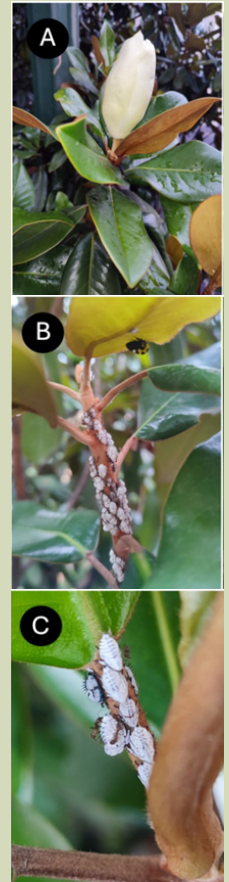
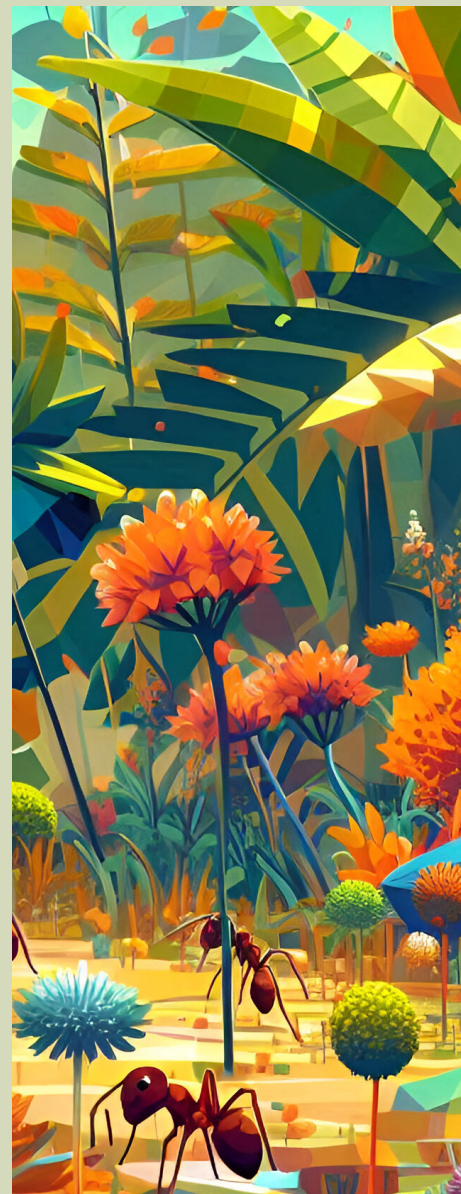


Figura 1. Ninfas de *Membracis mexicana* (Hemiptera), sobre una planta de *Magnolia grandiflora* asistidas por hormigas. A) Inflorescencia de *M. grandiflora*, planta hospedera de *M. mexicana*. B) Población de *M. mexicana*, adulto y ninfas. C) Hormigas obteniendo la ligamaza de *M. mexicana*.



Es probable que esta relación iniciara como una interacción depredador-presa, donde la hormiga inhibió su ataque ante la gota azucarada del hemíptero (Stadler y Dixon, 1999), estableciendo así una relación mutualista. La trofobiosis se puede presentar de forma obligada. Un ejemplo claro, es la relación que se establece entre las hormigas de los géneros *Crematogaster*, *Pheidole* y *Solenopsis* con la chicharrita *Dalbulus quinquenotatus*, la cual es un insecto cuyas plantas hospederas mexicanas son principalmente gramíneas del género *Tripsacum* (Moya-Raygoza, 2000 ^[5]). Esta especie de chicharrita se caracteriza por ser sedentaria (rara vez responde a estímulos mecánicos) y por producir y excretar grandes cantidades de ligamaza, características propias de insectos atendidos por hormigas. Además, se ha descrito que cuando las poblaciones de *D. quinquenotatus* no son atendidas por las hormigas, sus densidades poblacionales terminan matando a su planta hospedera (Moya-Raygoza y Nault, 2000 ^[6]).

Se han identificado también relaciones de trofobiosis facultativas, como es el caso de la larva de la mariposa *Rekoa marius*, la cual se alimentan del follaje y de las inflorescencias de la planta arbustiva *Acalypha wilkesiana*, estas larvas son visitadas por hormigas que se acercan a su región posterior, en donde presentan una glándula secretora de sustancias nutritivas. Se ha registrado que los enemigos naturales de estas larvas de mariposas son avispas parasitoides, cuyas hembras introducen sus huevecillos en ellas y de esta forma logran que su descendencia se desarrolle y eclosionen los adultos, al hacerlo terminan matando a su larva huésped. Las larvas de *R. marius*, se alimentan principalmente en horarios matutinos, lo que las hace susceptibles a sus depredadores y parasitoides. Se ha registrado que las hormigas del género *Camponotus*, se acercan a ellas en estos horarios, defendiéndolas y obteniendo las secreciones para alimentarse. Esta relación es facultativa, ya que la *R. marius*, no depende completamente de las hormigas para defenderse y sobrevivir, ya que también cuenta con mecanismos complementarios de defensa como el camuflaje, mimetismo (imitar a algunos de sus depredadores) y aposematismo (rasgos llamativos que alejan a sus depredadores) (Santos-Murgas et al., 2020 ^[9]). Por otro lado, la hormiga al ser un visitante oportunista tiene otras fuentes de alimentación.

Existen casos menos estudiados y raros de mutualismo, como el de los Diaspididae y las hormigas del género *Melissotarsus*. Los diaspididos son insectos fitófagos, comúnmente llamados escamas armadas y a diferencia de otros hemípteros, estos se alimentan del parénquima (tejido vegetal) de las plantas hospederas en lugar de fluidos del floema (savia), lo que evita la necesidad de expulsar el exceso de agua y azúcares. La relación entre estos insectos fue registrada por primera vez durante los años 70 en Costa de Marfil, después en Sudáfrica y actualmente se ha observado en todo el continente africano, así como en Madagascar y Arabia Saudita. La biología y comportamiento de las *Melissotarsus* son poco conocidas, estas hormigas forman galerías en grandes colonias poliginicas (varias reinas), de hasta 1.5 millones de individuos. Las hormigas obreras, nacidas de múltiples reinas, trabajan como integrantes de una sola colonia dentro de un árbol hospedador en donde excavan y forman una red de túneles en la corteza de los árboles vivos, los diaspididos se alojan en las cámaras de los nidos junto con la cría de las hormigas. Las hormigas cierran la entrada de sus túneles por medio de una especie de mortero que construyen con seda, aserrín y excremento (Scott et al., 2013).

Los diaspididos forman escudos que cubren sus cuerpos por superposición de varias capas de seda que van depositando durante su desarrollo, esto les permite protegerse contra sus depredadores. Se ha visto que los diaspididos que se mantienen dentro de los nidos no cuentan con este escudo de seda, están desnudos, lo que ha llevado a pensar que la cera producida por estos es removida y aprovechada por las hormigas a cambio de sus cuidados (Scott et al., 2013). Sin embargo, esto aún no se confirma, lo único cierto es que dentro de la colonia habitan numerosos diaspididos cuidados por las hormigas, lo que evidencia que aún existen muchas interacciones ecológicas mutualistas por descubrir y en donde uno de los interactuantes son las hormigas, esto constituye un verdadero reto para los mirmecólogos.

El estudio de las interacciones ecológicas permite incrementar el conocimiento sobre la biología de las diferentes especies, conocer la importancia que tiene cada especie en las relaciones con otros organismos, determinar el grado de dependencia en estas relaciones e identificar aquellas relaciones clave para mantener y conservar el ecosistema en el que viven.

Referencias

1. Beattie, A. J., y Hughes, L. (2002). Ant-plant interactions. En C. M. Herrera y O. Pellmyr (Eds.), *Plant-Animal Interactions An evolutionary approach* (pp. 211-235). Blackwell Science Ltd.
2. Delabie, J. H. C., Ospina, M., y Zabala G. (2003). Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En F. Fernández (Ed.), *Introducción a las hormigas de la región Neotropical* (pp. 167-180). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
3. Fernández, F., Guerrero, R. J., y Delsinne, T. (2019). *Hormigas de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia.
4. Gullan, P. J. (1997). Relationship with ants. En Y. Ben-Dov y C. J. Hodgson (Eds.), *World crop pests* (pp. 351-377). Elsevier.
5. Moya-Raygoza, G. (2000). Colonización de la chicharrita *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) y sus hormigas asociadas en su planta hospedera perturbada. *Folia Entomol. Mex.* 109, 61-71.
6. Moya-Raygoza, G., y Nault, L. R. (2000). Obligatory mutualism between *Diabulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) and attendant ants. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(4), 929-940. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2000\)093\[0929:OMBDQH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2000)093[0929:OMBDQH]2.0.CO;2)
7. Ohkawara, K. (2005). Effect of timing of elaiosome removal on seed germination in the ant-dispersed plant, *Erythronium japonicum* (Liliaceae). *Plant Species Biology*, 20(2), 145-148. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2005.00133.x>
8. Ohkawara, K., Ohara, M., y Higashi, S. (1997). The evolution of ant-dispersal in a spring-ephemeral *Corydalis ambigua* (Papaveraceae): timing of seed-fall and effects of ants and ground beetles. *Ecography*, 20(3), 217-223.
9. Santos-Murgas, A., Cambra T, R. A., Lanuza-Garay, A., Cobos-Hernández, R. M., y Osorio- Arenas, M. A. (2020). Observaciones biológicas de larvas y pupas de *Rekoa marius* (Lucas) (Lepidoptera: Lycaenidae) en Panamá. *Revista Chilena de Entomología*, 46(4): 653:660. <http://dx.doi.org/10.35249/rche.46.4.20.11>
10. Schultheiss, P., Nooten, S. S., Wang, R., Wong, M. K. L., Brasard, F., y Guénard B. (2022). The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Ecology*, 119(40), e2201550119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201550119>
11. Schneider, S. A., Giliomee, J. H., Dooley, J. W., y Normark, B. B. (2013). Mutualism between armoured scale insects and ants: new species and observations on a unique trophobiosis (Hemiptera: Diaspididae; Hymenoptera: Formicidae: Melissotarsus Emery). *Systematic Entomology*, 38(4), 805-817
12. Stadler, B., y Dixon, A. F. G. (1999). Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily? *Ecological Entomology?* 24, 363-369.
13. Willson, M. F., y Traveset, A. (2000). The Ecology of Seed Dispersal. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 85-110). Wallingford.

