

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección V: Ecología Evolutiva

PARASITISMO SOCIAL

Alberto Tinaut y Francisca Ruano

Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada.
Campus Universitario Fuentenueva s/n; 18071 Granada.
hormiga@goliat.ugr.es

Resumen

El término "parasitismo social" se aplica a aquellos casos en los que una sociedad de insectos vive a expensas de otra sociedad de insectos perteneciente a una especie diferente, causándole un daño real, habitualmente la muerte de la reina hospedadora. Su presencia reiterada en diferentes familias, géneros y tribus conduce a aceptar su origen independiente en la mayor parte de las entidades taxonómicas en las que aparece. Ciertos hábitos como la predación interespecífica, la territorialidad y la poliginia han podido favorecer la frecuente aparición del parasitismo. La variedad de los procesos relacionados con el parasitismo ha provocado el desarrollo de una gran cantidad de trabajos de investigación que, desde diferentes puntos de vista y con tecnologías también muy diversas, pretenden llegar a comprender mejor el origen y la evolución de este tipo de vida. En este artículo presentamos una síntesis de las diferentes hipótesis que hoy en día siguen siendo objeto de discusión sobre el origen del parasitismo así como una visión general de las implicaciones biológicas, evolutivas y anatómicas que se derivan de los diferentes tipos de parasitismo.

Palabras clave: Insectos sociales, Parasitismo social, Origen del parasitismo, Relaciones filogenéticas hospedador-parásito, Especificidad parásito-hospedador, Adaptaciones al parasitismo.

Social parasitism

Abstract

The term "social parasite" refers to cases in which an insect society lives at the expense of another society of insects belonging to a different species, causing the latter true harm, usually the death of the host queen. The presence of this phenomenon in different families, genera and tribes has resulted in the acceptance of the idea of independent origin in most of the taxa in which the parasitism occurs. Certain habits, such as interspecific predation, territoriality and polygyny have favoured the appearance of parasitism. The variety of the processes related to parasitic behaviour have engendered numerous studies which, from different perspectives and also with highly diverse technologies, have attempted to explain better the origin and evolution of this lifestyle. In the present study, we present a synthesis of the origin of parasitism as well as a general overview of the biological, evolutionary and anatomical implications of different types of social parasitism.

Key words: Social insects, Social parasitism, Origin of parasitism, Parasite-host phylogenetic relationships, Host-parasite specificity, Adaptations to parasitism.

INTRODUCCIÓN

Sintetizando todo lo señalado por Brooks & McLennan (1993) sobre el concepto de parasitismo, un animal es considerado parásito cuando satisface sus requerimientos nutritivos a expensas de otro organismo, sobre o dentro del cual va a establecerse la mayor parte de su vida y al cual va a causar, en algún grado, un daño real. Sin embargo, esta definición plantea problemas a la hora de aplicarla a numerosos animales o vegetales que mantienen alguna relación de dependencia y así, tras un intento por buscar aquellos caracteres que pudieran definir sin ambigüedades el parasitismo, Cameron (1956), Noble & Noble (1961) y Schmidt & Roberts (1985) llegaron a la conclusión de que no existen diferencias en la ecología, función, evolución o fisiología que permitan distinguir a los parásitos de los no parásitos. Brooks & McLennan (1993) concluyen, de una forma un tanto jocosa, que la única definición que agrupa a los organismos parásitos y que no contiene ambigüedades es que: parásitos son aquellos organismos estudiados por aquellas personas que se denominan a sí mismos parasitólogos.

Por tanto, los principales problemas para definir a los parásitos estriban en la imposibilidad de discernir entre lo que estrictamente se correspondería con un parásito y lo que es objeto de estudio de los parasitólogos. Por ejemplo, tan parásito sería una pulga como un pulgón; sin embargo, el primero es objeto de estudio de los parasitólogos y el segundo no, lo cual nos hace tener una visión muy antropocéntrica del concepto de parásito.

El término "parasitismo social" se aplica a aquellos casos en los que una sociedad de insectos se desarrolla a expensas de otra sociedad de insectos perteneciente a una especie diferente. Este tipo de parasitismo no es objeto de estudio por parte de los parasitólogos (Poulin, 1998; Price, 1980; Brooks & McLennan, 1993); en consecuencia deberíamos plantearnos si el término parasitismo es adecuado en este caso. El "parasitismo social" se aparta de la definición de parásito anteriormente señalada por el hecho de que no se trata de "un individuo que vive sobre o dentro de otro" sino de "un conjunto de individuos (sociedad) que vive a expensas de

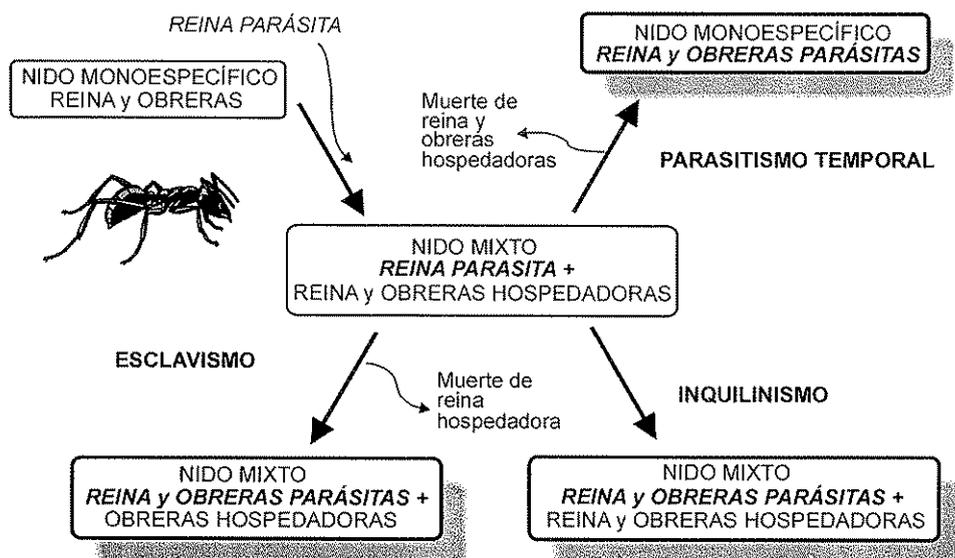


Fig. 1.- Diagrama en el que se representa el proceso de formación de los diferentes tipos de parasitismo comentados en el texto.

otro conjunto de individuos o sociedad perteneciente a una especie diferente", lo que representa una acepción menos restrictiva del concepto de parasitismo (Brooks & McLennan, 1993). Los parásitos sociales cumplen con el requisito de vivir a expensas de otros individuos o sociedades "a las cuales van a permanecer unidos durante toda su vida" y "a las cuales les van a causar un daño real". Este daño habitualmente se traduce en la muerte de la reina hospedadora y en que las obreras hospedadoras van a trabajar en beneficio de la descendencia de la parásita y no de su propia descendencia, o como mucho, van a compartir la inversión en cuidado y alimento. Por tanto, el parasitismo social representa un caso particular de parasitismo. Es un objetivo de este artículo precisamente el presentar aquellos aspectos evolutivos, adaptativos y ecológicos comunes entre el parasitismo social y el parasitismo "tradicional". El otro objetivo es presentar una síntesis de las diferentes hipótesis que hoy día siguen siendo objeto de discusión sobre el origen del parasitismo así como una visión general de las implicaciones biológicas, evolutivas y anatómicas que se derivan de los diferentes tipos de parasitismo.

TIPOS DE PARASITISMO SOCIAL

Se puede afirmar que no hay dos especies que compartan exactamente el mismo tipo de parasitismo, por lo que resulta difícil sistematizar y resumir todas las modalidades conocidas. Una primera aproximación consiste en diferenciar entre sociedades compuestas y sociedades mixtas, cada una de ellas con diferentes niveles o tipos de parasitismo. Seguiremos básicamente la clasificación de Wilson (1971).

Sociedades compuestas

Están formadas por aquellas especies que cohabitan, más como resultado de una coincidencia espacial que como resultado de interacciones o dependencia entre ellas. En este caso no se puede hablar propiamente de parasitismo, ya que la única dependencia que puede existir entre las especies que integran estas sociedades suele ser de tipo espacial. La descendencia es criada independientemente por cada una de las especies, por lo que no se puede hablar estrictamente de parasitismo.

Las diferentes variedades que se pueden encontrar en estas sociedades son:

- Plesobiosis: especies diferentes anidan muy cerca una de otra pero con poca o nula relación entre ellas.
- Cleptobiosis: especies de pequeño tamaño anidan cerca de otras de gran tamaño y se aprovechan de las reservas de alimento de las mayores.
- Lestobiosis: especies pequeñas anidan en las inmediaciones de otras de mayor tamaño y depredan sus larvas.
- Parabiosis: dos o más especies usan el mismo habitáculo pero crían sus camadas separadamente.
- Xenobiosis: viven en el mismo nido, moviéndose libremente entre ellas, obteniendo alimento e incluso solicitando regurgitación. La camada se cría independientemente.

Sociedades mixtas

Están constituidas por una especie (parásita) dependiente de otra especie (hospedadora), la cual cría a la descendencia de la parásita y es además la que proporciona el alimento a la colonia. Por tanto, es en estos casos en los que podemos hablar de parasitismo en sentido estricto. Dentro de este tipo de parasitismo podemos diferenciar:

- Parasitismo temporal: aparece cuando una especie (la parásita) necesita de la hospedadora sólo para iniciar la formación de su colonia (Fig 1). Para ello la reina parásita invade la colonia del hospedador, la reina hospedadora es matada o expulsada y la descendencia de la hembra parásita es criada y mantenida por las obreras de la especie hospedadora. Una vez superada la fase inicial de formación de la nueva colonia, el número de obreras hospedadoras se va reduciendo hasta su total desaparición, pero esta nueva sociedad ya es capaz de funcionar prescindiendo de las obreras hospedadoras, de la misma manera que lo haría una especie de vida libre.
- Parasitismo permanente: en este caso, la población parásita depende de por vida de la especie hospedadora. La formación de la nueva colonia es similar a la descrita para el parasitismo temporal; la única diferencia estriba

en que la especie parásita y la hospedadora comparten el hormiguero resultante. Dentro del parasitismo permanente podemos encontrar dos alternativas diferentes: el inquilinismo y el esclavismo (Fig. 1). En el caso del inquilinismo la hembra parásita y la hospedadora permanecen juntas y cada una de ellas produce su propia prole, que es alimentada y cuidada sólo por las obreras de la especie hospedadora. Puede producirse una pérdida total o casi total de obreras de la especie parásita, con lo que la reina parásita produce exclusivamente sexuales y es lo que se conoce como inquilinismo sin obreras. El esclavismo es exclusivo de los formicidos. En este caso se produce la expulsión o la muerte de la hembra hospedadora, con lo que la producción de nuevas obreras hospedadoras está limitada, pero a diferencia del parasitismo temporal, éstas son sustituidas o reemplazadas en el hormiguero mixto por medio de razias o asaltos a otros hormigueros de la especie hospedadora, organizados y realizados por las obreras parásitas.

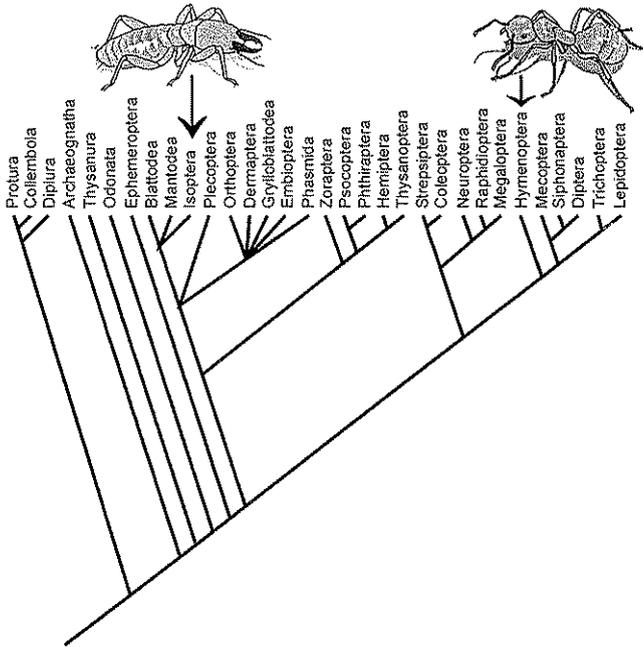


Fig. 2. - Filogenia de los principales órdenes de insectos. Con una flecha se señalan aquellos en los que aparece la vida social (modificado de Brusca & Brusca, 1990).

INCIDENCIA DEL PARASITISMO SOCIAL

La vida social aparece en los dos grupos mayoritarios de insectos, concretamente en los hemimetábolos con los isópteros (las termitas) y en los holometábolos con los himenópteros (avispas, abejas y hormigas), pero el parasitismo social, estrictamente hablando, sólo aparece en los himenópteros, y no en todas las familias (véanse Figs. 2 y 3). A continuación se proporciona una visión general de la presencia de parasitismo social en los diferentes grupos de insectos.

Isópteros

Se han descrito casos de lestopbiosis en algunas especies que utilizan el mismo termitero pero entre las cuales sólo se establecen relaciones ocasionales. Se ha visto en algunas especies del género australiano *Ahamitermes* que dependen estrictamente de la celulosa utilizada en la construcción del termitero del género huésped *Coptotermes*, pero no hay una mezcla de individuos de ambas poblaciones, ni cuidado común de la descendencia. Por tanto se trata más de una relación de tipo cleptobiótica o parabiótica que estrictamente parásita.

Ápidos

Lo más frecuente es la existencia de cleptoparasitismo, que aparece en Halictidae, Anthophoridae, Apidae y otras familias. Consiste en que una hembra parásita deposita sus huevos en celdas previamente aprovisionadas por la hospedadora. El huevo parásito se desarrolla a expensas del alimento depositado en la celda y destruye a la larva de la especie hospedadora (véase Wilson, 1971). Este tipo de parasitismo es muy similar al parasitismo de cría que aparece en algunas aves.

El parasitismo social en sentido estricto está limitado a dos grupos, uno incluido en la subfamilia Xylocopidae (tribu Ceratini) y el otro perteneciente a la subfamilia Bombinae, concretamente a los géneros *Bombus* y *Psithyrus*. En la mayor parte de los casos, el parasitismo es temporal o inquilinista. En *Psithyrus* incluso desaparecen las obreras.

El procedimiento de invasión puede realizarse utilizando métodos agresivos por parte de las hembras parásitas hasta

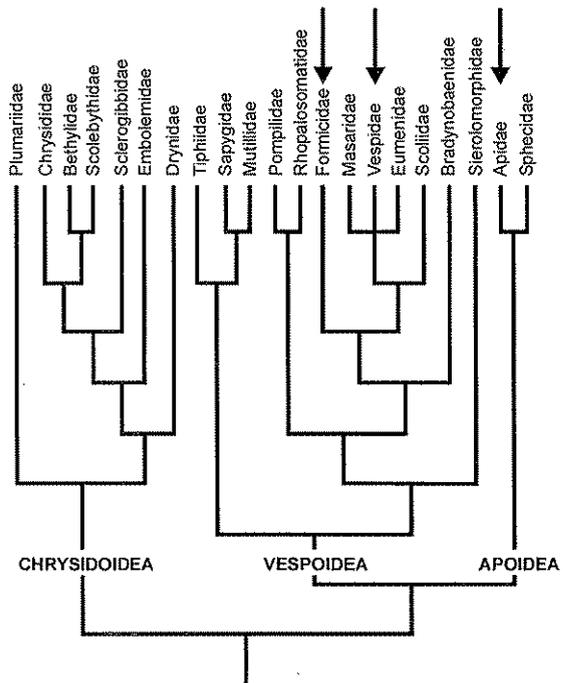


Fig. 3.- Filogenia de los aculeados. Las flechas señalan aquellos grupos en los que aparece algún tipo de parasitismo social (modificado de Gauld & Bolton, 1988).

conseguir matar a la hembra hospedadora, como ocurre en *Bombus terrestris*, parásita de *Bombus lucorum*. En otros casos, como en *Psithyrus*, parásita también de diferentes especies de *Bombus*, la hembra adopta posturas agonísticas hasta que consigue ser aceptada sin problemas y convivir entonces con la hembra hospedadora.

Véspidos

En algunos aculeados (pompílicos y esfécidos) se produce el cleptoparasitismo que puede darse entre géneros o incluso entre subfamilias diferentes.

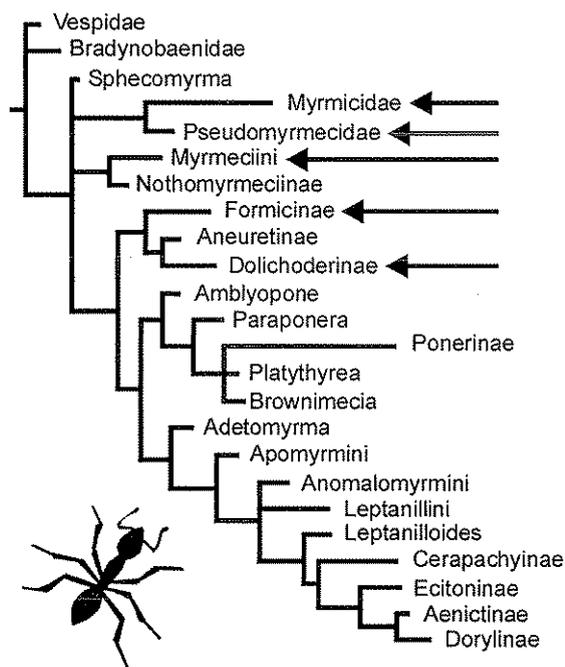


Fig. 4.- Filogenia de la familia Formicidae. Las flechas señalan aquellas subfamilias en las que aparece algún tipo de parasitismo social (modificado de Grimaldi et al., 1997).

El parasitismo social estricto aparece en varios géneros, concretamente en *Vespa*, *Vesputa*, *Polistes* y *Mischocyttarus*. En la mayoría de los casos es un parasitismo de tipo inquilinista, similar al de los ápidos en cuanto a las estrategias de fundación.

Un caso llamativo es el de *Vespa dyboswkii*, parásita temporal de *Vesputa squamosa*. Esta especie vive en la Región Oriental, donde era conocida por los campesinos la existencia de avisperos en los que las obreras iban cambiando de color a lo largo de la estación y pasaban de una coloración a franjas, típica de véspido, a una coloración prácticamente negra. La explicación no es otra que el aumento progresivo de obreras parásitas (con gastero negro) y la consecuente disminución de obreras hospedadoras (con gastero a franjas), que era fácilmente apreciable en el exterior.

Formicidos

Entre los formicidos se conocen alrededor de 220 especies parásitas, de las casi 10.000 especies descritas (Bolton, 1995). Los tipos de parasitismo que se conocen en este grupo son los más variados y complejos dentro de los insectos sociales.

El parasitismo social aparece en cinco subfamilias: Dolichoderinae, Formicinae, Myrmeciinae, Pseudomyrmecinae y Myrmicinae (Fig. 4). La distribución no es uniforme en estas subfamilias, ya que son Myrmicinae y Formicinae las que reúnen a la mayor parte de las especies parásitas.

Aquí vamos a concentrarnos únicamente en los casos de parasitismo en sentido estricto y no vamos a analizar aquellos otros casos en los que existe solamente una coincidencia espacial o parasitismo temporal.

Los tipos más llamativos de parasitismo permanente en las hormigas pueden ser el de un esclavista como el género *Polyergus* y un inquilino sin obreras como el género *Teleutomyrmex*. Los nidos de *Polyergus* pueden estar ocupados por unas 2500 obreras parásitas y unas 6000 esclavas. Las obreras de *Polyergus* no realizan ningún trabajo ni en el interior ni en

el exterior del hormiguero; a cambio, están altamente especializadas en asaltar en grupo nidos del género *Formica*, especialmente del grupo *fusca*, de los que capturan fundamentalmente larvas y pupas de obreras que serán utilizadas como esclavas, y se ocuparán de aprovisionar el hormiguero de alimento y cuidar el nido parásito y sus ocupantes.

En *Teleutomyrmex* las obreras han desaparecido totalmente y se encuentra sólo la casta de sexados. Las reinas parásitas penetran en el hormiguero hospedador adoptando actitudes agonísticas y evitan con ello la agresividad de las hospedadoras. Cuando localizan a la reina hospedadora, se suben encima de ella, sin matarla y permanecen sobre ella toda su vida (Fig. 5). En esa posición privilegiada son cuidadas y alimentadas como auténticas reinas, y sus huevos son tratados como los de la reina hospedadora. Estos huevos darán lugar únicamente a sexados (machos y reinas) de la especie parásita.

MODIFICACIONES MORFOLÓGICAS Y FISIOLÓGICAS DE LOS PARÁSITOS SOCIALES

En las especies parásitas aparecen una serie de caracteres morfológicos extendidos y que se suponen una consecuencia de este tipo de vida. La presencia de estos caracteres permite incluso aventurar el carácter parásito de una determinada especie, aunque no se conozca nada sobre su biología, lo que permitió a Wilson (1984) hablar de un "síndrome del parasitismo".

Una de las modificaciones más llamativas es la presencia de unas mandíbulas de tipo falciforme, como ocurre en las especies de *Strongylognathus* y de *Polyergus*. Acompañando o no a este tipo de mandíbulas es también frecuente que el clipeo pueda estar ligeramente excavado (Fig. 6). Además, también suele aparecer una modificación en la región occipital de la cabeza que presenta una marcada concavidad, muy aparente en algunas especies del género *Strongylognathus* (Fig. 6) y en el género *Rossomyrmex*. El peciolo y el postpeciolo pueden presentar unos procesos espiniformes o laminares en la región ventral.

En los véspidos parásitos la cabeza suele ser un poco más cuadrada y con apariencia de mayor robustez que en las especies hospedadoras. Algunas modificaciones anatómicas específicas aparecen en algunos ápidos parásitos (*Psithyrus*) en los que desaparecen las quetas recolectoras de polen típicas de las tibias posteriores.

Otra de las características morfológicas típicas de algunos parásitos es la reducción en el tamaño de los sexados, especialmente de las reinas y los machos. Esto puede apreciarse bastante bien en algunos géneros como *Teleutomyrmex* (Fig. 5), *Anergates* o *Plagiolepis*, aunque también se ha detectado en especies parásitas de los géneros *Pseudomyrmex*, *Pheidole*, *Camponotus* y *Cataglyphis*.

Estas alteraciones anatómicas y morfológicas no dependen de la filogenia de las diferentes especies en las que aparecen, sino que todas las evidencias apoyan una relación estrecha con el tipo de parasitismo que practican. Así, por ejemplo la cabeza biconvexa, las mandíbulas falciformes y el clipeo escotado aparecen en parásitos esclavistas. Otros géneros esclavistas, tales como *Chalepoxenus* o *Epimyrmex* no presentan ninguna de estas alteraciones morfológicas; sin embargo, la coincidencia de caracteres morfológicos en dos géneros filogenéticamente muy separados (*Strongylognathus*, de la familia Myrmicinae, y *Formica*, un Formicinae) (Fig. 6 a, d) hace suponer que representan un caso de convergencia morfológica adaptativa.

Se supone que las mandíbulas falciformes y el clipeo escotado han sido favorecidas selectivamente por aumentar la eficacia en el transporte de larvas y pupas resultado de las razías. Se piensa que la región occipital excavada asegura la articulación de la cabeza ante un posible ataque de las especies hospedadoras, lo que favorece la supervivencia.

Los procesos laminares o espiniformes del peciolo y postpeciolo son típicos de la mayor parte de las especies inquilinas, independientemente de su filogenia. Así, por ejemplo, aparecen tanto en las especies parásitas del género *Myrmica*, como por ejemplo *Myrmica bibikoffi*, como en *Chalepoxenus* o *Epimyrma*. Se interpreta que estos procesos laminares protegen el peciolo y postpeciolo impidiendo que sean puntos fácilmente accesibles a las mandíbulas de los hospedadores.

Por último, la reducción en el tamaño es común en las especies inquilinas más extremas, aquellas en las que la casta obrera ha desaparecido. La interpretación a este fenómeno tiene varias vertientes; una es que el pequeño tamaño facilita la sujeción de la hembra parásita a la reina hospedadora (Fig. 5), como ocurre en *Teleutomyrmex*, *Anergates* o *Pseudomyrmex* (Hölldobler & Wilson, 1990). En otros casos, como en el género *Plagiolepis* (*P. xene* por ejemplo), en el que las hembras son del tamaño de las obreras hospedadoras o incluso menores (Nonacs & Tobin, 1992), pero que en ningún caso viven sobre la reina hospedadora, se supone que el pequeño tamaño de los sexuales representa una ventaja relacionada con la determinación de las castas, ya que el pequeño tamaño permitiría que las larvas alcanzaran el estado adulto con menor cantidad de alimento del necesario incluso para que una obrera hospedadora se desarrolle por completo (Bourke & Franks, 1991). También se supone que el pequeño tamaño puede disminuir la capacidad de las obreras hospedadoras a la hora de diferenciar entre las larvas del hospedador y las del parásito, así como dificultar el reconocimiento de las reinas parásitas por parte de las obreras hospedadoras (véase Aron et al., 1999).

Otro fenómeno que aparece en algunos parásitos inquilinistas es que se pierde la casta obrera. Este carácter está muy relacionado con el pequeño tamaño de los sexuales. En primer lugar, la pérdida de la casta obrera puede estar justificada en aquellas especies en las cuales hay escasos beneficios derivados de mantener dicha casta (Nonacs & Tobin, 1992), como ocurre por ejemplo en los parásitos inquilinos, en los que la existencia permanente de las obreras hospedadoras supone liberar a las obreras parásitas del único trabajo encomendado a ellas: mantener un nivel adecuado de obreras hospedadoras. Las evidencias señalan que cuando evolutivamente hay una pérdida de la casta obrera, ésta desaparece rápidamente (Nonacs & Tobin, 1992). Una de las mejores evidencias de la rapidez en la pérdida de la casta obrera en estas especies inquilinas es el caso del género *Epimyrma*, en el que puede establecerse claramente una transición desde especies inquilinas con obreras hasta especies inquilinas sin obreras (Buschinger, 1989).

La pérdida de la casta obrera supone, como hemos visto anteriormente, la disminución en el tamaño de los sexuales en aquellas especies de larga duración. Además, en este tipo de parásitos la producción de castas se ha inclinado totalmente hacia la producción de sexuales (Nonacs & Tobin, 1992). En aquellas especies inquilinas sin obreras pero con un ciclo vital anual, como en algunos vespídeos, la ausencia de obreras no va acompañada de una disminución en el tamaño de la hembra al estar muy disminuido el conflicto entre producción de obreras o de hembras (Nonacs & Tobin, 1992).

En definitiva podemos pensar, por tanto, que estas ventajas evolutivas conducen a la reducción del tamaño en las especies parásitas inquilinas sin obreras y que, posteriormente,

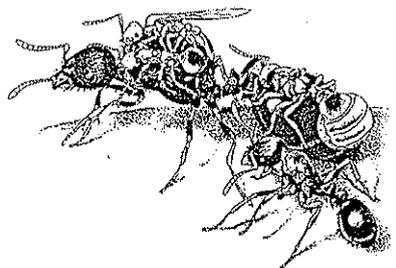


Fig. 5.- Hembras de *Teleutomyrmex schneideri* sobre una reina de la especie hospedadora *Tetramorium caespitum*. La hembra de *T. schneideri* situada sobre el gastro presenta su gastro expandido como consecuencia del hiperdesarrollo de los ovarios (tomado de Wilson, 1971).

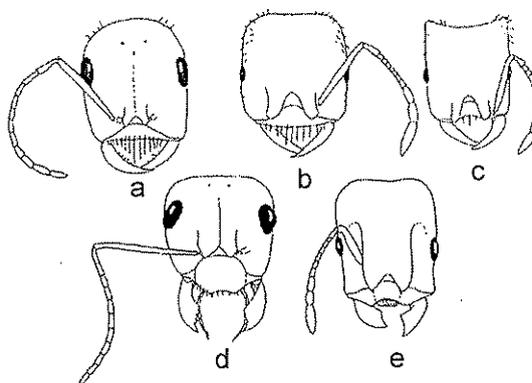


Fig. 6.- Morfología cefálica asociada al parasitismo en A: *Polyergus rufescens*, B: *Strongylognathus alpinus*, C: *Strongylognathus testaceus*, D: *Formica sanguinea* y E: *Harpagoxenus sublaevis* (tomado de Kutter, 1969).

algunas de ellas han adoptado además el comportamiento de subirse a la hembra hospedadora, con lo cual se aseguran más eficazmente el cuidado suyo y de su descendencia.

En algunos casos extremos, la adaptación a la vida parásita parece haber propiciado una simplificación anatómica y estructural muy acusada con la pérdida de órganos, estructuras y glándulas típicas de los formicidos, convergencia llamativa con algunos ectoparásitos. El caso más llamativo y que merece un comentario detallado es el del género *Teleutomyrmex* (Fig. 5). Concretamente en este género han desaparecido las típicas espinas pectiniformes tibiales del primer par de patas, típicas de muchos insectos, pero especialmente de los formicidos, y cuya utilidad es la limpieza de las antenas. Paralelamente, las antenas tienen menor número de artejos que los típicos de la tribu. Por otra parte, el gastro está ventralmente abombado para adaptarse mejor a la superficie convexa de la hembra hospedadora, para lo cual las uñas tarsales y los arolios se desarrollan especialmente, así como las patas. Han desaparecido las glándulas maxilares y metapleurales (estas últimas son aquellas que se consideran fundamentales en el inicio de la vida social de los formicidos según Wilson, 1971) y se han reducido las glándulas labiales y postfaríngeas así como el aparato del veneno y el aguijón. Presentan mandíbulas no funcionales y por último el cerebro es también más simple que lo habitual, con una fuerte reducción en los centros de asociación (Gösswald, 1954). Los machos son pupoides, la fecundación se produce en el interior del hormiguero y las hembras se vuelven fisiogastras (Fig. 5). Es decir, en este

género se presenta un claro ejemplo de adaptación extrema al parasitismo y de convergencia con procesos evolutivos en otros parásitos, externos o internos, en cuanto a la regresión de estructuras típicamente presentes en las especies próximas filogenéticamente, pero de vida libre.

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DEL PARASITISMO SOCIAL

Como se puede ver en las figuras 3 y 4, el parasitismo social es un fenómeno que aparece independientemente al menos en tres familias de himenópteros. A su vez, en cada una de las subfamilias el parasitismo social se revela también como un suceso de origen independiente y con una frecuencia más alta de lo que se podía esperar.

Por ejemplo, en la subfamilia Myrmicinae, en la que el número de especies parásitas es el más abundante, el parasitismo en sentido estricto aparece en alrededor de 25 géneros, de un total de 167 (Bolton, 1994). En el caso concreto de los géneros *Leptothorax* y *Tetramorium*, que son los que más especies parásitas hospedan, aparecen al menos seis géneros parásitos (Fig. 8A) lo que supone en conjunto algo más de 20 especies parásitas. La solución más parsimoniosa es admitir que el parasitismo social, en lo que respecta a estos dos géneros (*Tetramorium* y *Leptothorax*), ha aparecido al menos seis veces diferentes. Si lo ampliamos a toda la familia Formicidae, el número de veces que ha surgido el parasitismo social es superior a la treintena.

Resulta muy llamativa, por tanto, la reiterada aparición de un tipo de vida tan particular, pues no existe ningún otro grupo animal en el que la aparición del parasitismo haya ocurrido con tanta frecuencia e independientemente. En aves se puede estimar que el parasitismo de cría ha aparecido no más de seis o siete veces independientemente (Aragón et al., 1999).

Las causas que han podido favorecer la aparición reiterada e independiente del parasitismo no han sido convincentemente explicadas. En general, se considera que el período más crítico en la vida de una colonia es el período de fundación y que debe ser este momento en el que las presiones selectivas tengan una gran importancia en la evolución de las sociedades y del comportamiento reproductor. Es de suponer que cualquier cambio que aumente las posibilidades de supervivencia debe de ser fácilmente favorecido por la selección y, en este caso, siempre será más fácil iniciar una nueva sociedad a partir de otra sociedad ya bien instituida, lo que en otras palabras equivaldría a parasitar, temporal o definitivamente, a otra sociedad. Por ello, se supone que buena parte de los orígenes del parasitismo se encuentra alrededor de los procesos ligados a la fundación de las nuevas sociedades.

Para tener una idea de todos aquellos factores que han podido favorecer la aparición del parasitismo vamos a analizarlos bajo tres puntos de vista: biológico, filogenético y geográfico. Nos vamos a centrar casi exclusivamente en el grupo de los formicidos, por ser el más complejo y completo en cuanto a variedad de tipos de parasitismo.

Aspectos biológicos sobre el origen del parasitismo

Bajo un punto de vista biológico, se parte de la base de que las especies precursoras del parasitismo presentan alguna de las siguientes características, cada una de las cuales constituye la base de diferentes hipótesis sobre el origen del parasitismo: (1) predación sobre otras especies, (2) territorialidad intraespecífica, y (3) poliginia.

Las dos primeras hipótesis son casi complementarias. Ambas se basan en que en el asalto a otro hormiguero, por las razones que sean, se produce un transporte de larvas o pupas, junto con restos de adultos, todo ello como presas. Algunas larvas o pupas pueden eclosionar y comportarse, por un proceso de impronta, como unas obreras más, pero en este caso al servicio de la colonia depredadora, por lo que realmente pasarían a ser consideradas como esclavas.

La primera hipótesis fue esbozada por Darwin (1859) para tratar de explicar el esclavismo que él mismo pudo apreciar en los géneros próximos *Polyergus* y *Formica* del grupo *sanguinea*. Ambas parasitan a especies del género *Formica* y se supuso que el primer paso en la evolución del comportamiento esclavista suponía la existencia de una *Formica* ancestral que depredaba hormigueros coespecíficos.

La territorialidad intraespecífica como origen del parasitismo es apoyada por diferentes autores (Alloway, 1980; Hölldobler, 1976; Wilson, 1971, entre otros). Una de sus principales evidencias estriba en el comportamiento observado en *Myrmecocystus mimicus*, especie territorial de los desiertos de Norteamérica, en la que se ha podido ver que realiza frecuentes asaltos intraespecíficos en los que una colonia dominante invade a otras menos potentes, matan a todos los adultos y secuestran las larvas y pupas, las cuales pasan a convertirse en esclavas del hormiguero dominante (Hölldobler, 1976). Este comportamiento se observa también en otras especies típicamente depredadoras, como por ejemplo algunas de los géneros *Cerapachys* y *Sphinctomyrmex* (Hölldobler, 1982; Buschinger et al., 1990) ambas de la tribu Cerapachyini, las cuales capturan la prole de otras especies y las almacenan y acumulan en sus hormigueros durante días o meses, aunque en este caso las utilizan exclusivamente como presas.

Por último, en algunos géneros esclavistas como *Polyergus* y *Rossomyrmex*, los resultados de los asaltos incluyen también restos de las obreras del hormiguero asaltado (Ruano & Tinaut, 1999), por lo que es difícil discriminar cuándo el asalto tiene como objeto únicamente el reaprovisionamiento de nuevas obreras esclavas (en forma de larvas o pupas) o si estas larvas o pupas son un subproducto de un asalto encaminado a aprovisionar de alimento al hormiguero parásito.

De todas maneras, estas hipótesis explican cómo se mantienen los hormigueros parásitos esclavistas, pero no explican cómo se han originado, es decir, en qué circunstancias una hembra invade un hormiguero extraño. En este sentido, la poliginia es la única hipótesis que proporciona una explicación para el proceso de fundación de un hormiguero a expensas de otro.

La poliginia en insectos sociales se entiende como la participación conjunta de varias reinas fecundas en la descendencia de una colonia. Es una característica muy extendida en los formicidos (Heinze, 1993). Bolton (1986) ya consideró que la poliginia era un tipo de autoparasitismo, y así se sigue considerando (Sudd & Franks, 1987; Rüpell & Heinze, 1999), ya que se estima que las hembras nuevas que se incorporan al hormiguero materno practican en realidad un autoparasitismo intraespecífico.

Además, la poliginia es ventajosa en la fase de formación de una nueva sociedad (Bartz & Hölldobler, 1982). En algunos casos se utiliza sólo para el inicio de una sociedad y ésta puede pasar a ser monogámica una vez superada la primera etapa (Sudd & Frank, 1987). La poliginia lleva muchas veces emparejada la cópula en el entorno del hormiguero, con lo cual se facilita el regreso y reincorporación de la o las nuevas hembras fecundadas al hormiguero materno. Si en esta situación se produce alguna alteración genética en

alguna de esas nuevas reinas podemos encontrarnos con el inicio de una población de hormigas, genéticamente diferentes, en un hormiguero ya constituido y, por tanto, el inicio de una sociedad parásita (Fig. 7). Un argumento de peso a favor de esta hipótesis lo proporciona el que muchas especies inquilinas viven en colonias poligínicas y son, a menudo, también poligínicas (Buschinger, 1986). Por tanto se puede considerar que la poliginia es una característica lo suficientemente válida y frecuente como para ser considerada uno de los mejores requisitos para la aparición del parasitismo y, sobre todo, para explicar la aparición independiente del parasitismo en cualquiera de sus tipos.

La frecuencia de la polidomía en los casos de poliginia, es decir, de la existencia de diferentes hormigueros pertenecientes a la misma sociedad y relacionados todos entre sí, genética y físicamente, permitiría también explicar el origen del parasitismo en algunos casos y concretamente del esclavismo, ya que en estas circunstancias es muy frecuente el transporte de adultos y prole entre unos hormigueros y otros (Buschinger, 1970).

Todo lo dicho anteriormente nos lleva a la conclusión de que existen ciertos hábitos que han podido favorecer la aparición del parasitismo en los formicidos: predación interespecífica, territorialidad intraespecífica y poliginia, a veces acompañada de polidomía.

Aspectos filogenéticos sobre el origen del parasitismo

Ya hemos analizado algunas de las características biológicas que pueden arrojar alguna luz sobre cómo ha surgido el parasitismo en los insectos sociales. Con la misma intención vamos a proceder a analizar el mismo problema pero bajo un enfoque filogenético, estudiando si las relaciones filogenéticas que existen entre los parásitos y los hospedadores, así como entre los diferentes tipos de parasitismo.

1. Relaciones filogenéticas entre el hospedador y el parásito

Uno de los aspectos que más sobresalen en el parasitismo social es la estrecha relación filogenética que existe entre hospedador y parásito, sobre todo si lo comparamos con el parasitismo convencional en el que es casi general que el hospedador y el parásito pertenezcan a taxones muy separados, habitualmente a fila diferentes. Sirvan como ejemplos los cestodos o los trematodos (platelmintos), o los nematodos (pseudocelomados) o los malófagos (artrópodos), todos ellos parásitos de cordados, fundamentalmente. Únicamente algunos ácaros y algunos crustáceos pueden ser parásitos de otros artrópodos (de himenópteros o de coleópteros). En contadas ocasiones el parasitismo se produce entre especies de la misma clase; en algunos crustáceos (cirrípedos parásitos de decápodos) podemos encontrar algunos ejemplos. Sin embargo, en los parásitos sociales, hospedador y parásito no sólo pertenecen al mismo filum, sino también a la misma subfami-

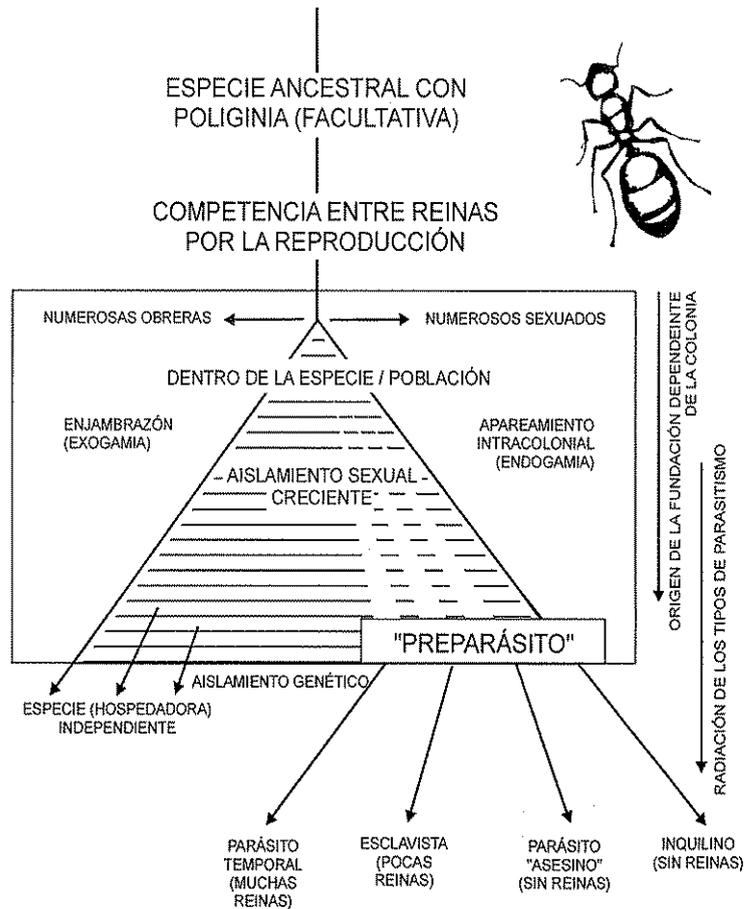


Fig. 7.- Esquema explicativo de la hipótesis sobre el origen del parasitismo a partir de sociedades poligínicas (tomado de Buschinger, 1990).

lia, tribu o incluso género, con muy escasas excepciones. Este estrecho parentesco entre hospedador y parásito sólo es compartido con alguna frecuencia con el parasitismo de cría en aves (Davies et al., 1989).

Emery (1909) ya puso de relieve la similitud que existe entre hospedador y parásito, haciendo énfasis en que el parásito es más próximo al hospedador que a ninguna otra especie. Es lo que se conoce hoy día como la regla de Emery (Buschinger, 1986). El sentido que Emery le dio a este parecido es el de una proximidad filogenética, puesto que este autor supone que esta similitud se debe a que el parásito deriva de la especie hospedadora o, al menos, del mismo grupo de especies. La validez o no de esta regla es algo que, por las implicaciones evolutivas y filogenéticas que tiene, sigue siendo objeto de controversia.

Wilson (1971) entiende la regla de Emery como un parecido morfológico entre el hospedador y el parásito y no necesariamente como una proximidad filogenética. Baroni-Urbani (1967) también asume que el que hospedador y parásito se identifiquen como pertenecientes al mismo género es una consecuencia derivada de una convergencia morfológica impuesta por la similitud en la presión selectiva que puede proporcionar un mismo hospedador sobre poblaciones independientes de preparásitos, y no una evidencia de un origen filogenético común de parásito y hospedador. Como hemos visto, las modificaciones morfológicas y anatómicas que aparecen en los parásitos y no van en el sentido de una

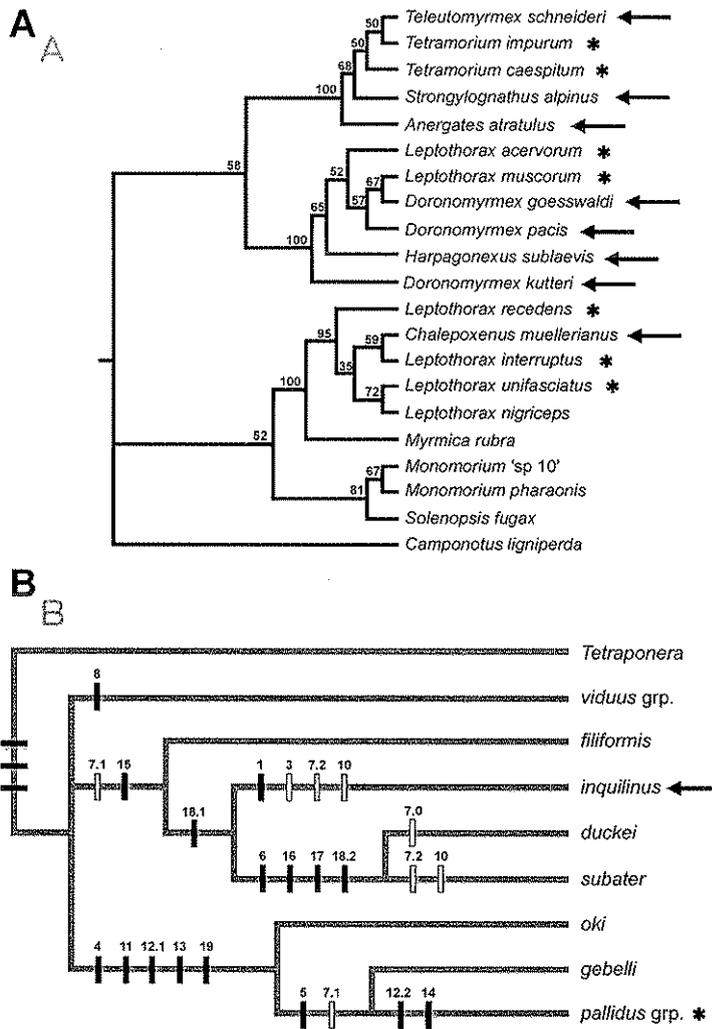


Fig. 8.- Relaciones filogenéticas entre hospedadores (asteriscos) y parásitos (flechas). A: filogenia de los géneros *Tetramorium* y *Leptothorax* y sus parásitos sociales. Los géneros *Myrmica*, *Monomorium*, *Solenopsis* y *Camponotus* se han utilizado como grupo externo (tomado de Baur et al., 1996). B: filogenia para el género *Pseudomyrmex*. El género *Tetraponera* constituye el grupo externo (tomado de Ward, 1996).

identidad morfológica con el hospedador. Por ello es que, de momento, no se acepta la posibilidad de una convergencia morfológica tan acusada como para confundir en uno a varios taxones diferentes.

Con argumentos más empíricos podemos encontrar opiniones a favor de la regla de Emery en diferentes trabajos en los que se ha construido la filogenia de diferentes parásitos y hospedadores utilizando caracteres químicos o genéticos y no sólo morfológicos (Heinze, 1991; 1995; Baur et al., 1996) (Fig. 8A). Pero también hay opiniones y resultados contrarios a esta regla. El más relevante puede ser el del género *Rhoptromyrmex*, un Tetramoriini que se ha encontrado tanto en hormigueros de *Pheidole* (Pheidolini, Myrmicinae) como de *Tapinoma* (Dolichoderinae) (Bolton, 1986). En ambos casos se cuestiona si representa realmente un caso de parasitismo estricto (Buschinger, 1990).

Ward (1996) también considera discutible la validez de la regla de Emery y piensa que, en general, ha sido ampliamente aceptada pero escasamente analizada en profundidad. Concretamente estudia las relaciones filogenéticas entre una especie parásita de *Pseudomyrmex* (*P. inquilinus*) y sus

hospedadores y encuentra que ésta especie parásita está más próxima a otro grupo de especies que al grupo *pallidus* en el que se incluye el hospedador (Fig 8 B). Una situación similar es señalada por Agosti (1994) con respecto a un parásito inquilinista del género *Cataglyphis* o los resultados de Choudhary et al. (1994) sobre véspidos parásitos.

En nuestra opinión estos resultados no van en contra de una aplicación general de la regla de Emery ya que, sin entrar a discutir los conceptos de simpatria o alopatría argüidos por los mencionados autores, los resultados que se presentan en estos artículos señalan a los hospedadores como pertenecientes a la misma tribu o incluso al mismo género, lo que en cualquier caso es evidencia de una gran proximidad filogenética entre hospedador y parásito y, si bien está en contra de una aplicación estricta de la regla de Emery, no lo está de la idea general de que un parásito social está más próximo filogenéticamente a su hospedador que a cualquier otro taxón como puede apreciarse en la figura 8.

Obviamente, una aplicación estricta de la Regla de Emery no podría extenderse a aquellos casos en los que varias especies monofiléticas parasitan a diferentes especies de hospedadores, aunque sean también monofiléticas, como ocurre en los casos mencionados, ya que siempre el mayor parentesco se dará entre las especies parásitas monofiléticas que entre cada parásito y su hospedador. Esto es simplemente una consecuencia del proceso de coevolución parásito-hospedador conocido en numerosos parásitos y que no debe interpretarse como un fallo de la regla de Emery. Poulin (1998) explica claramente que si consideramos un proceso de especiación que surge en una determinada población de un hospedador, en la cual hay un parásito, si ocurre un aislamiento en la población hospedadora, esta barrera aislará genéticamente también a la población parásita. Todo ello originará, en un principio, dos poblaciones alopatridas tanto

para el parásito como para el hospedador, lo cual podrá ser origen de la formación de dos especies derivadas para ambos (Fig. 9) y así sucesivamente. Por tanto, cada una de las especies parásitas derivadas estará genéticamente más cerca de la parásita ancestral que del hospedador, es más, es de esperar que a lo largo de la evolución ambos grupos de especies se distancien aún más genéticamente. Este resultado final, sin embargo, no invalida el que originariamente el parásito, en el caso de los parásitos sociales, se haya formado a partir de una subpoblación del hospedador. Esta congruencia entre la filogenia del parásito y la del hospedador es lo que se conoce como la regla de Fahrenholz (Poulin, 1998) y pensamos que es lo que ocurre también en la evolución del tándem parásito-hospedador en los insectos sociales.

Sólo el hallazgo de parásitos y hospedadores pertenecientes a subfamilias diferentes, o incluso a tribus diferentes, podría ser una objeción importante a la regla de Emery. Por tanto lo que en general parece ocurrir es que los parásitos se originan en la misma línea filogenética que el hospedador y que la regla de Emery está más cerca de la realidad de lo que algunos autores objetan.

2. Relaciones filogenéticas de los diferentes tipos de parasitismo

Wilson (1971) propuso un modelo para explicar el origen y las vías evolutivas que habían podido seguir cada uno de los diferentes tipos de parasitismo, asumiendo que los diferentes tipos de parasitismo representan niveles evolutivos, pudiendo pasar de uno a otro en el seno de un determinado taxón. Este modelo (Fig. 10) puede ser modificado en algunos aspectos, pero si fuese correcto sería de esperar que, por ejemplo, en los grupos en los que el parasitismo permanente es frecuente, también debía ser frecuente encontrar algunos ejemplos de parasitismo temporal.

Si hacemos una revisión de la coincidencia o no, en un mismo taxón, de los diferentes tipos de parasitismo (Buschinger, 1990) vemos que, por ejemplo, la xenobiosis está restringida a tres géneros alejados filogenéticamente; dos pertenecen a dos tribus diferentes de la subfamilia Myrmicinae, y uno a la subfamilia Formicinae. El inquilinismo aparece en 15 géneros pertenecientes a cuatro subfamilias distintas y por último el esclavismo aparece al menos en tres géneros pertenecientes a dos subfamilias diferentes, concretamente en *Strongylognathus* (Myrmicinae), y en *Polyergus* y *Rossmymrmex* (Formicinae).

Únicamente en los géneros *Epimyrma* y *Myrmoxenus* se puede encontrar una continuidad desde alguno de los tipos tradicionales de parasitismo, el esclavismo por ejemplo, a un tipo especial de inquilinismo. En estas especies se aprecia una reducción gradual en el número de obreras y por tanto una transición desde un esclavismo típico a un parasitismo permanente sin obreras. De todas formas, este denominado "esclavismo degenerado" (Buschinger, 1990) difiere del auténtico inquilinismo en que la hembra parásita no convive con la hembra hospedadora, sino que la mata, lo que supone un acortamiento importante en la vida de estas sociedades parásitas.

También en el género *Pseudomyrmex* se ha encontrado una especie inquilina relacionada filogenéticamente con algunas especies con parasitismo temporal (Ward, 1996). Wilson (1984) sugiere también una gradación entre parasitismo temporal e inquilinismo en las especies parásitas de *Pheidole*.

Por tanto, como hemos visto, el parasitismo debe ser considerado una convergencia para la mayor parte de los grupos y no se puede establecer, de forma general, ninguna relación evolutiva entre los diferentes tipos de parasitismo, lo que nos lleva a pensar necesariamente en un origen independiente de todos y cada uno de los grupos de especies parásitas y, por tanto, de cada uno de los tipos concretos de parasitismo desarrollado. Esta independencia en los tipos de parasitismo fue señalada también por Heinze (1995) para el esclavismo, el inquilinismo y la xenobiosis del género *Doronomyrmex*, parásito de *Leptothorax*.

Aspectos geográficos sobre el origen del parasitismo

Bajo el punto de vista geográfico se barajan dos hipótesis (origen simpátrido u origen alopátrido) muy relacionadas ambas con el origen filogenético del parasitismo y con la filogenia hospedador-parásito. Uno de los problemas que se plantea en este punto es que, en general, las acepciones de simpatría o alopatría son exclusivamente de índole geográfica (Crozier & Pamilo, 1996) pero existe algo de confusión en la aplicación de ambos conceptos.

Entre los defensores del origen alopátrido del parasitismo social hay que mencionar especialmente a Wilson (1971),

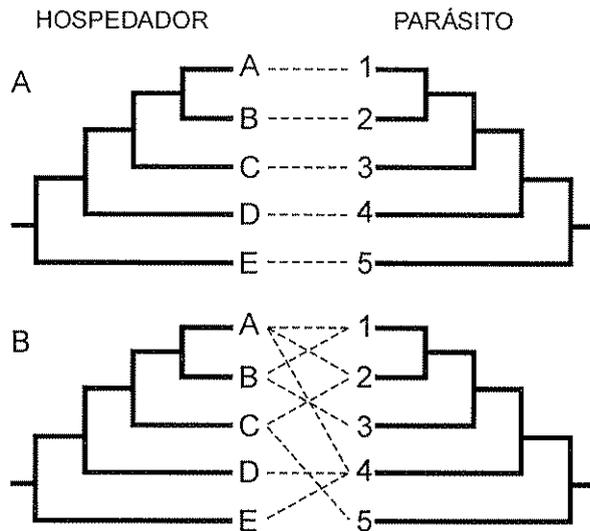


Fig. 9.- Filogenia de unos hospedadores hipotéticos y sus parásitos. A: árboles congruentes para el hospedador y el parásito; la especificidad entre el hospedador y el parásito es muy alta. B: árboles incongruentes para el hospedador y el parásito; la especificidad entre el parásito y el hospedador es muy variable (tomado de Poulin, 1998).

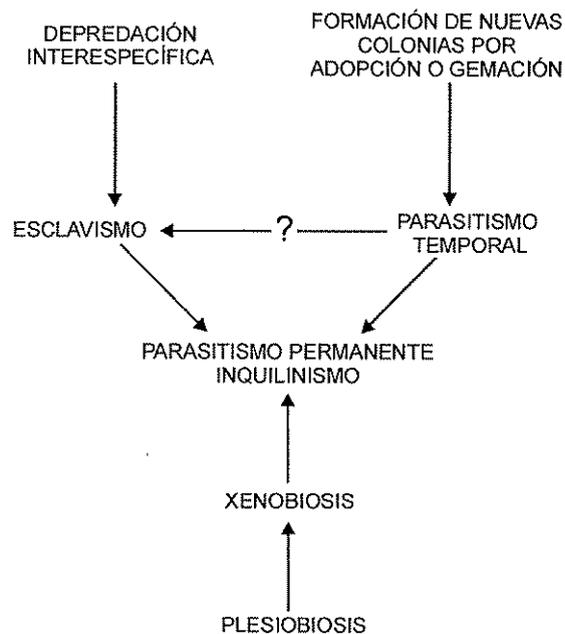


Fig. 10.- Modelo propuesto por Wilson (1971) para explicar las relaciones evolutivas entre los diferentes tipos de parasitismo.

el cual ve difícil o inexplicable que una misma especie pueda ser origen de su propio parásito. Intenta resolver esta aparente paradoja aceptando un proceso de especiación alopátrido por medio del cual se separan dos poblaciones que evolucionan independientemente y es sólo posteriormente, al desaparecer las barreras geográficas, cuando ambas poblaciones entran en contacto y entonces una de ellas puede pasar a ser parásita de la anterior (Fig. 11). Evidentemente, esta hipótesis presenta un escollo importante que sería explicar cómo una de esas dos especies se convierte en parásita de la otra. ¿Por qué tienen que coincidir ambas poblaciones de nuevo para que aparezca el parasitismo? o ¿cómo una especie potencialmente parásita puede llevar una vida libre hasta coincidir precisamente con la especie filogenéticamente próxima?

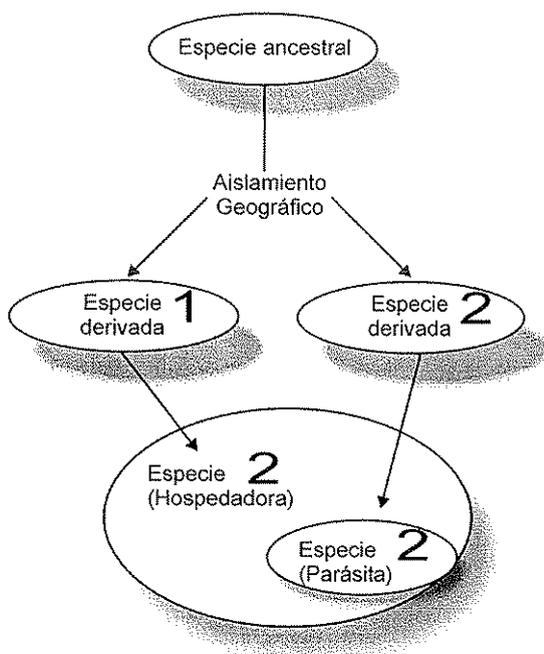


Fig. 11.- Modelo de especiación alopatrida propuesto por Wilson (1971).

El proceso de especiación simpátrida sugiere que en una determinada especie con características preparásitas, una población genéticamente diferente de la original se aísla reproductivamente pero sigue viviendo a costa de la población ancestral, bien por medio de una reinvasión de su hormiguero (lo que en el caso de las especies poliginicas daría lugar al inquilinismo) o por medio de asaltos a hormigueros de la especie ancestral (lo que en el caso de las especies depredadoras daría lugar al esclavismo) (Buschinger, 1990) (Fig. 7).

El proceso de especiación simpátrida es el más parsimonioso, explica bastante bien la alta tasa de parentesco filogenético, típico del parasitismo social y, salvo excepciones, parece además el más aceptado. Buschinger (1990) (Fig. 7) apoya el proceso simpátrido como el más probable, sobre todo teniendo en cuenta el origen polifilético del parasitismo social y la más que razonable necesidad de una situación poliginica como origen del parasitismo. Este autor mantiene que, aunque el modelo de especiación alopatrida es en general el más convincente y el mejor documentado, el proceso de especiación simpátrida en una sociedad poliginica es también bastante factible, por cuanto que si varias o numerosas hembras pueden cohabitar en un mismo hormiguero y si las hembras jóvenes pueden ser reclutadas o aceptadas en un hormiguero ya establecido cada año, la posibilidad de que un individuo hembra con alguna alteración genética pueda ser aceptado sin problema por la sociedad materna es bastante aceptable.

No es rara la presencia en algunos géneros tales como *Leptothorax*, *Myrmica* o *Formica* de hembras de menor tamaño o con algunas anomalías en comparación con la hembra estándar de esos hormigueros o especies (Rüppel & Heinze, 1999). Incluso se ha podido comprobar en algunos casos (Rosengren & Pamilo, 1983) que algunas hembras de hormigueros poliginicos pueden producir exclusivamente sexos, a costa de que otras hembras del mismo hormiguero produzcan sólo, o mayoritariamente, obreras. La existencia de este tipo de hembras puede ser ventajosa para un hormiguero en determinadas circunstancias en las que, por ejemplo, la supervivencia del hormiguero esté en peligro por un déficit

alimentario o una alteración del hábitat. Al menos en estos casos el desequilibrio en la producción de hembras representaría una ventaja y el mecanismo para que esos genes se conserven. Si a esta desviación en la proporción de sexos se le añade un aumento en el entrecruzamiento, que puede ser causada por un apareamiento cerca del nido, frecuente también en la naturaleza (Rosengren & Pamilo, 1983; Heinze & Buschinger, 1987), o incluso en el interior del hormiguero de algunas especies parásitas (Buschinger, 1990), la condición genética de un incipiente parásito está en marcha.

El proceso de especiación simpátrida es en general difícilmente aceptado. Sin embargo Shoemaker & Ross (1996) han demostrado la existencia de especiación simpátrida en formicidos, y Crozier & Pamilo (1996) desarrollan un modelo que permite explicar que, en ciertas situaciones, las sociedades poliginicas y monoginicas pueden albergar procesos de especiación de tipo simpátrido. Por todo ello pensamos que es el mecanismo que con más posibilidad ha dado origen al parasitismo.

ESPECIFICIDAD PARÁSITO-HOSPEDADOR

Como en cualquier otro tipo de parasitismo, las restricciones y presiones que actúan a la hora de determinar al posible hospedador y la especificidad entre el parásito y el hospedador están enfocadas a la superación de dos filtros (Combe, 1991): el filtro de la compatibilidad y el filtro de la coincidencia.

El filtro de la compatibilidad se refiere a la compatibilidad fisiológica o inmunológica entre el hospedador y el parásito. Aplicado al caso de los parásitos sociales la compatibilidad se puede entender también como el grado de aceptación o de rechazo del parásito por parte del hospedador. Lo primero que necesita el hospedador para aceptar o rechazar al parásito, en el caso de los insectos sociales y en cualquier otro caso, es tener la posibilidad de detectar su presencia. La identificación o el reconocimiento entre los diferentes individuos de una sociedad o de diferentes sociedades se basa en el "olor colonial". Este olor colonial se adquiere a partir de las feromonas que se producen en algunas de las alrededor de 60 glándulas diferentes que existen en los insectos sociales de las que 39 se han localizado en los formicidos (Billen & Morgan, 1998). De todas ellas, son fundamentalmente la glándula de Dufour y las glándulas postfaringeas las que llevan a cabo esta función (Fig. 12). En ellas más de un centenar de hidrocarburos diferentes, alternándose cualitativa o cuantitativamente, producen el olor característico de cada especie y sociedad. Por tanto, es fácil suponer que la menor distancia genética puede atenuar esas diferencias en la composición química de las feromonas que participan en el reconocimiento y con ello facilitar el camuflaje químico. Por ello, nuevamente la proximidad filogenética entre el hospedador y el parásito resulta un requisito importante en la aparición del parasitismo social.

Por lo que se sabe de los insectos sociales, la defensa ante el parásito se produce de forma puntual y no permanentemente como ocurre en la mayor parte de los hospedadores (vertebrados, por ejemplo) ante algún endoparásito. El hospedador, en los insectos sociales, tiene la oportunidad de reaccionar ante el parásito en un momento muy concreto: cuando la reina parásita intenta penetrar en el hormiguero que va a parasitar. Las sociedades de hormigas no son tan cerradas como se supone, pero la aceptación de algún miembro ajeno a la colonia lleva consigo un rechazo inicial, a menos que el intruso consiga camuflarse químicamente. Quedan aún muchas especies de las que no se sabe nada sobre el procedimiento de invasión, pero un comportamiento muy extendido (Sudd & Franks, 1987) es que la reina adopte comportamien-

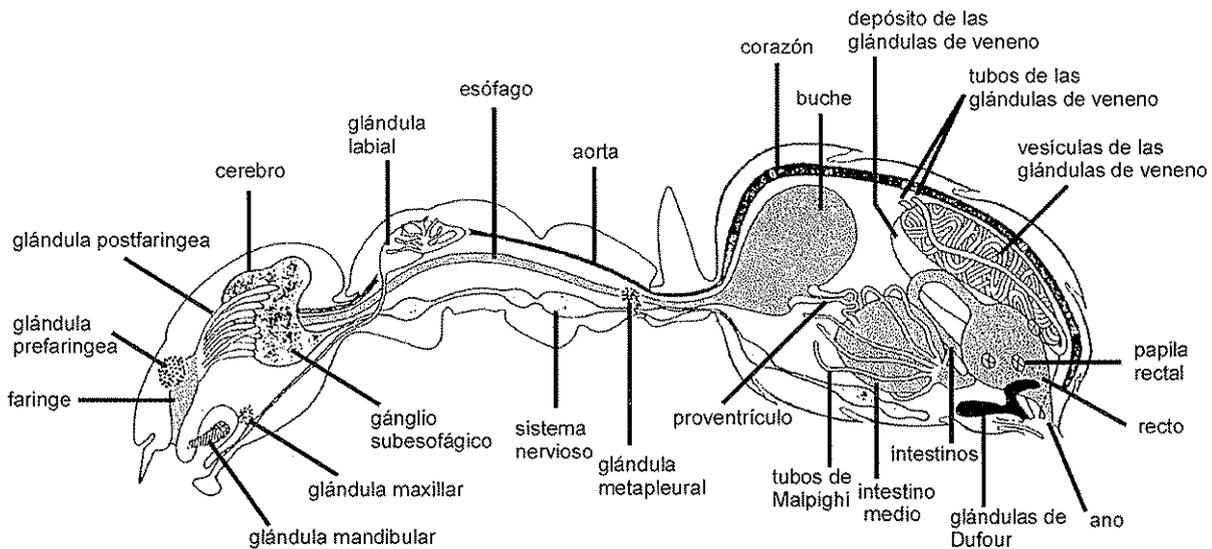


Fig. 12.- Principales glándulas productoras de feromonas en formicidos (tomado de Hölldobler & Wilson, 1990).

tos agonísticos, que le permiten pasar desapercibida y así, poco a poco, ir adquiriendo el olor colonial. Sucesivamente, esta reina va desplazándose por el hormiguero y, según el tipo de parasitismo del que se trate, sustituirá, o vivirá junto, a la reina hospedadora. Tanto ella como su descendencia serán adoptadas como parte de la colonia y, que se sepa, no hay ningún rechazo latente una vez adoptadas.

En el caso de las especies esclavistas, la defensa ante el parásito se puede producir además en cada uno de los asaltos que realizan las obreras parásitas esclavistas. Para evitar o atenuar las defensas de las especies hospedadoras, los asaltos suelen producirse de forma muy agresiva (*Polyergus*) y en algunos casos (*Rossomyrmex*) incluso adoptando estrategias sorprendentes (Tinaut & Ruano, 1998). Durante el asalto, al menos en *Polyergus* (Regnier & Wilson, 1971), parece que la liberación de sustancias procedentes de las glándulas de Dufour provoca además el desconcierto de las obreras hospedadoras, lo que atenúa su agresividad específica hacia las obreras de *Polyergus*. Mori et al. (1994) han comprobado además que la agresividad hacia *Polyergus* es menor en la especie habitualmente hospedadora que en otras, aunque sean filogenéticamente próximas. En *Rossomyrmex* hemos podido comprobar que la tasa de agresividad hacia el parásito varía dentro de la misma especie hospedadora según que se trate de poblaciones simpátricas o alopátricas del parásito (Zamora-Muñoz et al., 1998).

El segundo filtro que tiene que superarse para que se pueda producir el parasitismo es el de la coincidencia, que se entiende como coincidencia ecológica y etológica. La distribución de las especies parásitas no coincide en toda su extensión con la de las especies hospedadoras, pero en el caso de los parásitos sociales la distribución es además muy irregular y dispersa. Además, la coincidencia espacial del parásito con varias especies hospedadoras no supone que se utilice a todas ellas por igual, sino que puede existir una selección de la especie hospedadora, como se ha podido comprobar por ejemplo en el género *Chalepoxenus* (Buschinger et al., 1988) o en *Polyergus* (Mori et al., 1994). En el caso de estas y otras especies que puedan utilizar diferentes hospedadores y en el caso de que estos posibles hospedadores se encuentren en el entorno, la composición definitiva del hormiguero mixto, es decir, qué especie hospedadora va a ser la que se encuentre dentro del hormiguero parásito, va a depender de dos factores:

1. La selección del hormiguero o de la especie a parasitar depende de la especie hospedadora que se encuentre en el hormiguero mixto en el momento de eclosionar las obreras o las nuevas reinas de la especie parásita. Se supone que es una consecuencia de la impronta que provoca la especie hospedadora presente en el hormiguero parasitado (Buschinger et al., 1988).
2. Además, puede existir una selección posterior en el interior del hormiguero mixto. La composición definitiva del hormiguero mixto puede estar controlada por la competencia entre las especies esclavas ya que éstas pueden eliminar, dentro del hormiguero parásito, a las pupas y larvas de la especie hospedadora menos agresiva, como ocurre por ejemplo en el caso del género *Harpagoxenus* (Schumann & Buschinger, 1991). El caso contrario, es decir, cuando hay poca especificidad por parte de la especie parásita y al mismo tiempo poca agresividad entre las esclavas, la composición del hormiguero mixto puede ser heteroespecífica, como ocurre en el caso de *Formica sanguinea* (Mori et al., 1992).

Todo ello da lugar a la existencia de especies parásitas muy específicas con respecto a la especie hospedadora, como por ejemplo en el caso de la mayor parte de las especies de *Strongylognathus*, que utilizan como hospedador sólo a *Tetramorium caespitum*, o *Plagiolepis xene*, que parasita exclusivamente a *P. pygmaea* (Le Masne, 1956). Por el contrario hay especies que pueden tener un amplio espectro de posibles hospedadoras, como ocurre con *Chalepoxenus muellerianus* que puede tener como hospedadores a alrededor de 12 especies del género *Leptothorax* (Schumann & Buschinger, 1995).

En el parasitismo social, una especie hospedadora también puede albergar varias especies o incluso varios géneros parásitos, aunque en ningún caso de forma simultánea. Los casos más llamativos pueden ser los de *Tetramorium caespitum*, que puede albergar a varios géneros, especies y tipos diferentes de parasitismo, por ejemplo *Teleutomyrmex* y *Anergates* (parásitos inquilinistas sin obreras) y a *Strongylognathus* (esclavista) (Hölldobler & Wilson, 1990). Otro ejemplo es el de *Leptothorax unifasciatus*, la cual puede albergar a dos géneros y especies diferentes: *Chalepoxenus muellerianus* y *Epimyrma ravouxi* (Buschinger et al., 1988) (véase en Wilson,

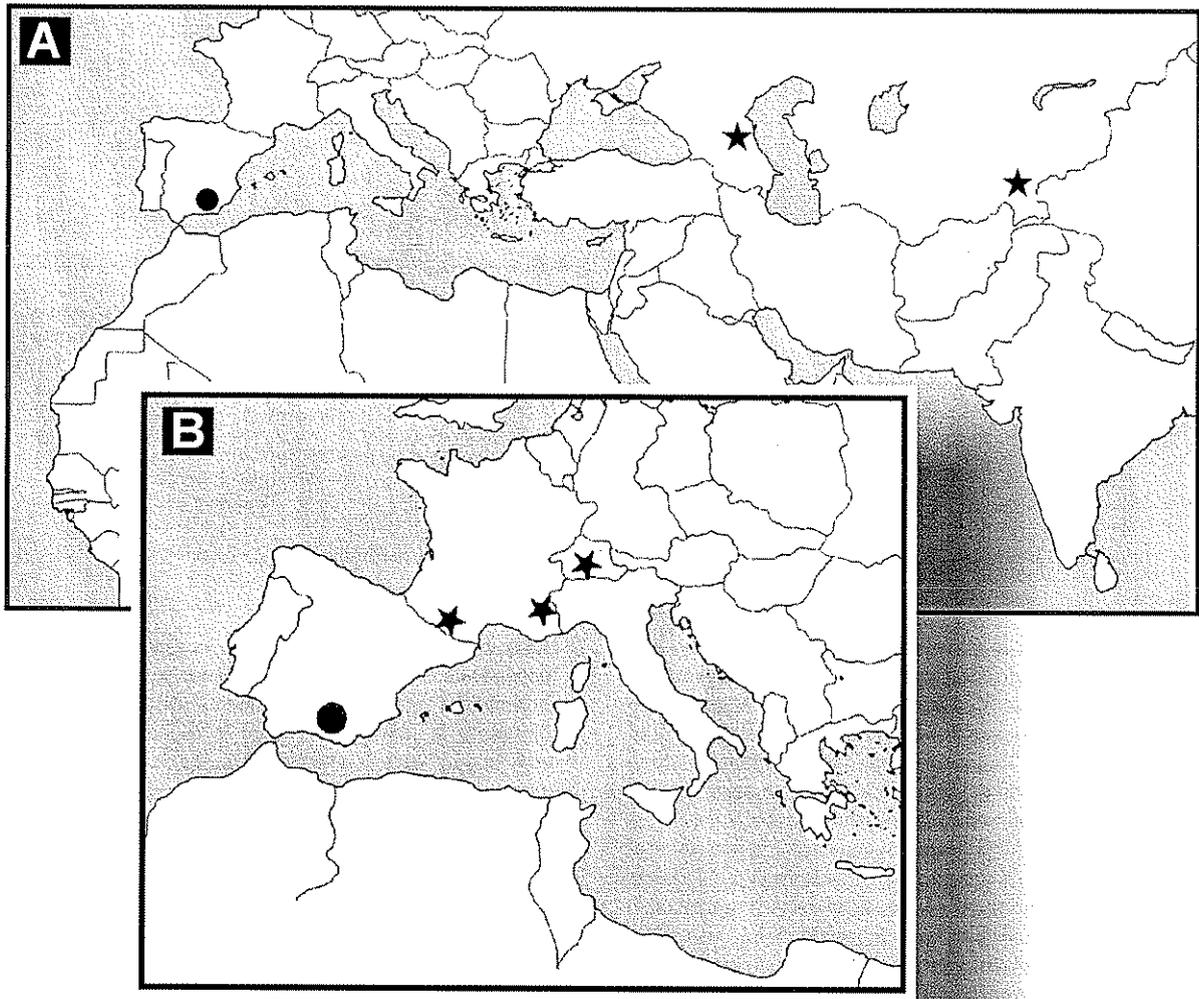


Fig. 13.- Distribución de A: *Rossomyrmex* (*proformicarum* y *minuchae*) y B: *Teleutomyrmex* (*schneideri* y *kutteri*). Con un círculo se señala la localización de *R. minuchae* y *T. kutteri* respectivamente.

1971, una extensa relación de parásitos y hospedadores). La aceptación de varios parásitos por un sólo hospedador puede estar motivada por muy diferentes razones: duplicidad en el hospedador por parte del parásito; extinción de algunas especies hospedadoras y, por tanto, un cambio en el hospedador por parte del parásito; un proceso doble de especiación en el parásito y no en el hospedador, etc. (Poulin, 1998).

ECOLOGÍA DEL PARASITISMO SOCIAL

A nivel mundial, la distribución de los formícidos parásitos es muy discontinua e irregular. Obviamente, puede existir un sesgo producido por el escaso conocimiento que se tiene aún de la entomofauna de las regiones tropicales, pero de todas formas, de las alrededor de 220 especies parásitas que se conocen, la mayor parte, en números absolutos y relativos, se encuentra en el hemisferio norte (Hölldobler & Wilson, 1990). Como en cualquier otro tipo de parasitismo, la tasa de parasitación debe ser más elevada cuando la especie hospedadora forma poblaciones densas y homogéneas. Estas circunstancias se producen más frecuentemente en regiones templadas y sobre todo en ambientes extremos, mientras que en regiones tropicales la diversidad es mucho mayor y, por tanto,

la localización del hospedador por parte del parásito es un suceso más imprevisible de lo habitual.

Nonacs & Tobin (1992) sugieren que hay también razones de tipo biológico que explican la distribución irregular y escasa de algunos parásitos. Así, las especies inquilinistas sin obreras, por tener una menor población y una menor eficacia biológica, presentan una distribución geográfica más restringida, pero al mismo tiempo más variada en cuanto a requerimientos ecológicos. Por el contrario, las especies inquilinistas con obreras son más propias de ambientes con una fuerte estacionalidad.

No está claro, de todas formas, que sea sólo una cuestión de tipo ambiental, de abundancia o tamaño de poblaciones de las especies hospedadoras lo que explique el tipo de distribución irregular de los parásitos sociales.

Si analizamos la distribución de las especies parásitas y la de los taxones en las que éstas se encuentran vemos que la diferencia en la distribución geográfica de los parásitos no está relacionada con una diferencia en la distribución de las subfamilias en las que se presenta el parasitismo. Concretamente, las subfamilias Formicinae y Myrmicinae tienen una distribución mundial y cuentan con numerosas y abundantes especies en los trópicos; sin embargo, la mayor parte de sus

especies parásitas se encuentran en el hemisferio norte. Pero si analizamos la distribución taxonómica a nivel de género, los resultados son un tanto contradictorios. Así, en el caso de los géneros que mayor número de especies parásitas reúnen, que son concretamente *Leptothorax*, *Tetramorium* y *Formica*, su distribución y, por tanto, la de sus parásitos es preferentemente holártica (Hölldobler & Wilson, 1990). De la misma manera en el género *Pheidole*, de distribución preferentemente tropical, el mayor número de especies parásitas se encuentra en las regiones tropicales (Wilson, 1984). Por tanto podíamos pensar que es la diversidad y abundancia del hospedador lo que justifica la distribución del parásito. Por el contrario, en otros géneros como *Camponotus*, uno de los géneros con mayor número de especies a nivel mundial, muy diversificado y abundante, tanto en medios tropicales como templados, y con colonias similares en algunos casos a las de *Formica*, sólo se conoce una especie parásita (*C. universitatis*) y precisamente del sur de Europa (Tinaut et al., 1992). Por último, son numerosos los géneros ampliamente distribuidos o con numerosas especies a nivel mundial, o tropicales, o del hemisferio norte, como *Ponera* o *Messor*, de los que aún no se conoce ninguna especie parásita. Por tanto debe existir alguna otra razón, probablemente de tipo filogenético o evolutivo, que justifique la distribución mundial de las especies parásitas, como opinan también Nonacs & Tobin (1992).

A nivel local, las poblaciones de los parásitos están muy dispersas. Este es un aspecto aún muy poco estudiado, pero en el que hay que tener en cuenta que la especie parásita puede

tener sus particulares requerimientos ambientales, a lo que hay que añadir que la respuesta ante el parásito no tiene tampoco por qué ser idéntica para todas las poblaciones del hospedador. Todo conduce a que la distribución de los parásitos sea en general muy irregular y dispersa, como se puede ver en el caso concreto de *Teleutomyrmex*, parásito de *Tetramorium*, con dos especies limitadas a las altas montañas europeas o la de *Rossomyrmex*, parásito de *Proformica* y con una distribución claramente disyunta y de difícil interpretación (Fig. 13).

Como puede verse, el parasitismo social va más allá de lo que representa el estudio de comportamientos más o menos peculiares y llamativos, ya que tiene numerosas implicaciones en campos tan diversos como la Fisiología, la Genética o la evolución. Admite la utilización de técnicas muy diversas, desde los estudios anatómicos, ecológicos o comportamentales, puramente descriptivos, hasta la utilización de las técnicas de secuenciación molecular o de síntesis de feromonas, para con todas ellas ir conociendo algo más sobre la distribución, origen y evolución de esta forma tan particular de parasitismo, de la que todavía quedan muchas respuestas por conocer.

AGRADECIMIENTO

Muy especialmente a Marcos Méndez por sus comentarios y colaboración en la mejora del presente artículo, las tertulias con Juan Soler y otros compañeros del departamento nos ayudaron a ver los aspectos de interés más allá de las anécdotas. Este trabajo forma parte del proyecto CICYT PB94-0761.

BIBLIOGRAFÍA

- AGOSTI, D., 1994. A new inquiline ant (Hymenoptera: Formicidae) in *Cataglyphis* and its phylogenetic relationships. *J. Nat. Hist.*, **28**: 913-919.
- ALLOWAY, T. M., 1980. The origins of slavery in Leptothoracine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Am. Nat.*, **115**: 247-261.
- ARAGÓN, S., MØLLER, A. P., SOLER, J. J. & SOLER, M., 1999. Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. *J. Evol. Biol.*, **12**: 495-506.
- ARON, S., PASSERA, L. & KELLER, L., 1999. Evolution of social parasitism in ants: size of sexuals, sex ratio and mechanisms of caste determination. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266**: 173-177.
- BARONI-URBANI, C., 1967. Le distribuzioni geografiche discontinue dei Formicidi mirmecobiotici. *Archivio Botanico e Biogeografico Italiano*, **43**: 355-365.
- BARTZ, S. H. & HÖLDOBLER, B., 1982. Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10**: 137-147.
- BAUR, A., SANETRA, M., CHALWATZIS, N., BUSCHINGER, A. & ZIMMERMANN, F. K., 1996. Sequence comparisons of the internal transcribed spacer region of the ribosomal genes support close relationships between parasitic ants and their respective host species (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.*, **43**: 53-67.
- BILLEN, J. & MORGAN, E. D., 1998. Pheromone communication in Social Insects: Sources and Secretions. En: R. K. VANDER MEER, M. D. BREED, K. E. ESPELIE & M. L. WINSTON (eds.) *Pheromones communications in social insects*. Westview Press, Londres: 3-33.
- BOLTON, B., 1986. A taxonomic and biological review of the tetramoriine ant genus *Rhoptromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Syst. Entomol.*, **11**: 1-17.
- BOLTON, B., 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 222 pp.
- BOLTON, B., 1995. *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 504 pp.
- BOURKE, A. F. G. & FRANKS, N. R., 1991. Alternative adaptations, sympatric speciation and the evolution of parasite inquiline ants. *Biol. J. Linn. Soc.*, **43**: 157-178.
- BROOKS, D. R. & MCLENNAN, D. A., 1993. *Parascript. Parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, 429 pp.
- BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J., 1990. *Invertebrates*. Sinauer, Sunderland, MA, 922 pp.
- BUSCHINGER, A., 1970. Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hym., Formicidae). *Biol. Zbl.*, **88**: 273-299.
- BUSCHINGER, A., 1986. Evolution of Social Parasitism in Ants. *Trends Ecol. Evol.*, **1**: 155-160.
- BUSCHINGER, A., 1989. Evolution, speciation and inbreeding in the parasitic ant genus *Epimyrmica* (Hymenoptera, Formicidae). *J. Evol. Biol.*, **2**: 265-283.
- BUSCHINGER, A., 1990. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants- heretic hypotheses and their factual background. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **28**: 241-260.
- BUSCHINGER, A., EHRHARD, W., FISCHER, K. J. & OFER, J., 1988. The slave-making ant genus *Chalepoxenus* (Hymenoptera, Formicidae). I. Review of literature, range, slave species. *Zool. Jb. Syst.*, **115**: 383-401.
- BUSCHINGER, A., PEETERS, C. & CROZIER, R. H., 1990. Life pattern studies on an Australian *Sphinctomyrmex*: functional polygyny, brood periodicity and raiding behavior. *Psyche*, **96**: 287-300.
- CAMERON, T. W. M., 1956. *Parasites and parasitism*. Wiley, Nueva York, 272 pp.
- CHOUDHARY, M., STRAAMANN, J. E., QUELLER, D. C., TURILLAZZI, S. & CERVO, R., 1994. Social parasites in polistine wasps are monophyletic: implications for sympatric speciation. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **257**: 31-35.
- COMBE, C., 1991. Evolution of parasite life cycles. En C. A. TOFF, A. AESCHLIMANN & L. BOLIS (eds.) *Parasite-host associations: Coexistence or conflict?* Oxford University Press, Oxford: 62-82.
- CROZIER, R. H. & PAMILO, P., 1996. Sympatric speciation. One into two will go. *Nature*, **383**: 574-575.
- DARWIN, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, Londres, 502 pp.

- DAVIES, N. B., BOURKE, A. F. & BROOKE, M. L., 1989. Cuckoos and Parasitic ants: interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. *Trends Ecol. Evol.*, **4**: 274-278.
- EMERY, C., 1909. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biol. Centralbl.*, **29**: 352-362.
- GAULD, I. H. & BOLTON, B., 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press, Nueva York, 332 pp.
- GÖSSWALD, K., 1954. Histologische Untersuchungen an den arbeiterlosen Ameisen *Teleutomyrmex schaneideri* Kutter. *Mitt. Schweiz Entomol. Gesell.*, **26**: 81-128.
- GRIMALDI, D., AGOSTI, D. & CARPENTER, J. M., 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *Amer. Mus. Nov.*, **3208**: 1-43.
- HEINZE, J., 1991. Biochemical studies on the relationship between socially parasitic ants and their hosts. *Biochem. Syst. Ecol.*, **19**: 195-206.
- HEINZE, J., 1993. Queen-queen interactions in polygynous ants. En: L. KELLER (ed.) *Queen number and sociality in insects*. Oxford University Press, Oxford: 334-361.
- HEINZE, J., 1995. The origin of the workerless parasites in *Leptothorax* (S.STR.) (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, **102**: 195-214.
- HEINZE, J. & BUSCHINGER, A., 1987. Queen polymorphism in a non-parasitic *Leptothorax* species (Hymenoptera-Formicidae). *Ins. Soc.*, **34**: 28-43.
- HÖLDOBLER, B., 1976. Tournaments and slavery in a desert ant. *Science*, **192**: 912-914.
- HÖLDOBLER, B., 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, **89**: 3-23.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O., 1990. *The ants*. The Belknap Press, Cambridge, MA, 732 pp.
- KUTTER, H., 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz (Neujahrsblatt 1969, n° 171). *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, **113**: 1-62.
- LE MASNE, G., 1956. Recherches sur les fourmis parasites *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **243**: 673-675.
- MORI, A., ZACCONE, A. & LE MOLI, F., 1992. Experience-independent attraction to host-species ant cocoons in the slave-maker *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **2**: 85-89.
- MORI, A., GRASSO, D. A., D'ETTORRE, P. & LE MOLI, F., 1994. Specificity in host choice by the slave making ant *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **3**: 89-93.
- NOBLE, E. R. & NOBLE, G. A., 1961. *Parasitology: The biology of animal parasites*. 1ª ed. Lea & Febiger, Filadelfia, PN, 522 pp.
- NONACS, P. & TOBIN, J. E., 1992. Selfish larvae: Development and the evolution of parasitic behavior in the Hymenoptera. *Evolution*, **46**: 1605-1620.
- POULIN, R., 1998. *Evolutionary ecology of parasites. From individual to communities*. Chapman & Hall, Londres, 212 pp.
- PRICE, P. W., 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 237 pp.
- REGNIER, F. E. & WILSON, E. O., 1971. Chemical communication and "propaganda" in slave maker ants. *Science*, **172**: 267-269.
- ROSENGREN, R. & PAMILO, P., 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building Formica ants. *Acta Entomol. Fenn.*, **42**: 65-77.
- RUANO, F. & TINAUT, A., 1999 (en prensa). Raid process, activity pattern and influence of abiotic conditions in the slave-making species *Rossomyrmex minuchae* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **46**.
- RÜPPEL, O. & HEINZE, J., 1999. Alternative reproductive tactics in females: the case of size polymorphism in winged ant queens. *Ins. Soc.*, **46**: 6-17.
- SCHMIDT, G. D. & ROBERTS, L. S., 1985. *Foundations of parasitology*. 3ª ed. Times Mirror/Mosby College, St. Louis, MO, 795 pp.
- SCHUMANN, R. D. & BUSCHINGER, A., 1991. Selective acceptance of alien host species pupae by slaves of the dulotic ant, *Harpagoxenus sublaevis* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Ethology*, **88**: 154-162.
- SCHUMANN, R. D. & BUSCHINGER, A., 1995. Imprinting effects on host-selection behavior of slave-raiding *Chalepoxenus muellerianus* (Finzi) workers (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, **99**: 243-251.
- SHOEMAKER, D. D. & ROSS, K. G., 1996. Effects of social organization on gene flow in the ant *Solenopsis invicta*. *Nature*, **383**: 613-616.
- SUDD, J. H. & FRANKS, N. H., 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie, Glasgow, 206 pp.
- TINAUT, A., ESPADALER, X. & JIMÉNEZ, J. J., 1992. *Camponotus universitatis* Forel, 1891, en la Península Ibérica. Descripción de sus sexados (Hymenoptera, Formicidae). *Nouv. Revue Ent.*, **9**: 233-238.
- TINAUT, A. & RUANO, F., 1998. Implications phylogénétiques du mécanisme de recrutement chez *Rossomyrmex minuchae* (Hym. Formicidae). *Actes Colloque Insectes Sociaux*, **11**: 125-132.
- WARD, P., 1996. A new workerless social parasite in the ant genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion of the origin of social parasitism in ants. *Syst. Entomol.*, **21**: 253-263.
- WILSON, E. O., 1971. *The insect societies*. The Belknap Press, Cambridge, MA, 548 pp.
- WILSON, E. O., 1984. Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, **31**: 316-334.
- ZAMORA-MUÑOZ, C., RUANO, F., ERRARD, C. & TINAUT, A., 1998. Comportamiento agresivo e hidrocarburos cuticulares en sociedades parásitas (Hymenoptera: Formicidae). *Actas VIII Congreso Ibérico de Entomología*. Evora, Portugal: 61.