

AMIGOS O ENEMIGOS: LAS DOS CARAS DE LAS RELACIONES ENDOSIMBIOTICAS EN INSECTOS

Alfredo Lanuza-Garay^{1,2,3} y Úrsula Vargas-Cusatti³

¹Smithsonian Tropical Research Institute. Apartado postal 0843-03092, Panamá, República de Panamá; correo electrónico: lanuzaa@si.edu

²Programa Centroamericano de Maestría en Entomología. Universidad de Panamá. Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Estafeta Universitaria, Universidad de Panamá.

³Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Colón, Panamá, República de Panamá; correo electrónico: ucusatti@hotmail.com

Resumen

Se expone las relaciones endosimbióticas presentes en los diferentes órdenes de insectos así como aspectos filogenéticos, ecológicos y fisiológicos que facilitan tales interacciones; se evalúa aspectos evolutivos para determinar la capacidad benéfica o perjudicial del endosimbionte y las posibles implicaciones de su presencia en el cuerpo del insecto.

Palabras Claves

Endosimbiosis, Insectos, *Wolbachia*, *Rickettsia*, Interacción

Abstract

The endosymbiotic relationships present in different orders of insects and phylogenetic, ecological and physiological aspects who facilitate these interactions are exposed, evolutionary aspects to determine the ability of the endosymbiont beneficial or harmful and the possible implications of their presence in the insect body is evaluated.

Key Words

Endosymbiosis, Insects, *Wolbachia*, *Rickettsia*, Interactions

Introducción

Uno de los conceptos más interesantes para determinar la diversidad biológica es la interacción de dos especies, establecida de diferentes maneras, relación depredador-presa, el parasitismo y la

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

simbiosis (Grijalva y Giraldo 2006). Este concepto fue referido por primera vez por Antón de Bary en 1879, para definir a dos o más especies que viven permanentemente en estrecha relación, al menos en una parte de su vida en co-existencia sobre el otro o dentro del otro (Grijalva y Giraldo 2006); Paul Buchner (1953) definió simbiosis como la asociación íntima y persistente entre organismos de diferentes especies; describiendo cientos de simbiosis diferentes de insectos con microorganismos; los cuales brindan innumerables beneficios al organismo hospedero principalmente a través de las rutas metabólicas (Feldhaar 2011; Souza-Prado y Domingues-Zucchi 2012). De acuerdo Cleveland (1924) las termitas podían vivir largos periodos de tiempo con una dieta a base de pura celulosa si y solo si sus endosimbiontes intestinales no eran removidos, determinando este mismo tipo de relación simbiótica en la cucaracha consumidora de madera *Cryptocercus puncturatus* (Cleveland 1934), por otro lado Trager (1932) propuso que el número de organismos capaces de utilizar tejidos vegetales como la celulosa como recurso para obtener carbohidratos era muy pequeño, por ello Buchner y colegas propusieron la idea de que los microorganismos simbióticos compartían una larga historia evolutiva junto con su hospedante, además de la premisa de que la principal función de los organismos simbiontes era la de proveer los nutrientes necesarios que serán usados para compensar las dietas deficientes de sus hospedantes (Moran 2007).

Recientemente el conocimiento del impacto de las relaciones simbióticas mutualistas con bacterias y protozoarios en diversos aspectos de la vida de los insectos hospederos y su ecología se ha incrementado, numerosos invertebrados portan microorganismos endosimbíóticos en el interior de la cavidad corporal, de tal forma que lo que nosotros percibimos como un individuo eucariota contiene en su interior un sinnúmero de organismos diferentes, con metabolismos diferentes, adaptados a diferentes condiciones producidas por el hospedante (Feldhaar 2011).

Estos organismos ofrecen ventajas plausibles a sus hospedantes, desde nutrientes esenciales que son escasos en las dietas o auxiliar la digestión del alimento (Dajoz 2001; Feldhaar 2011). Es conocido que muy pocos insectos son capaces de digerir nutrientes de material alimenticio como la madera por ejemplo por medio de sus propias enzimas digestivas, por ello necesita del apoyo de sus “inquilinos” para lograr dicho cometido. Ejemplo de ello es el caso *Hylotrupes bajulus* (Coleoptera: Cerambycidae), el cual al igual que otros insectos barrenadores especialistas en

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

xilema han evolucionado una compleja simbiosis con microorganismos especializados en degradar los componentes de la madera que por sí solo no podría obtener (Chiappini *et al.* 2010).

El objeto de este trabajo es ofrecer una revisión detallada del proceso de endosimbiosis en diferentes ordenes de insectos, así como dilucidar la función e importancia tanto fisiológica, biológica como control de vectores, así como ecológica de estos organismos.

Aspectos Notables de la Endosimbiosis en Artrópodos

Los organismos simbióticos se dividen en dos tipos: organismos ectosimbiontes los cuales se encuentran fuera del cuerpo del insecto; este tipo de relación se conoce en algunas familias de Coleoptera y Diptera (Siricidae) y los organismos endosimbiontes que habitan dentro del cuerpo del insecto y a menudo de manera intracelular (Fabig 2011). Estos endosimbiontes tradicionalmente han sido agrupados en simbiotes primarios y secundarios. Las asociaciones entre el hospedante y los simbiotes primarios a menudo son muy antiguas, entre unos 30-250 millones de años (Feldhaar 2011).

Es importante recalcar que los endosimbiontes primarios son considerados generalmente como mutualistas a partir del momento que son requeridos para la supervivencia del hospedante y la reproducción que a menudo es apoyada por la contribución de nutrientes aportadas por el hospedante que a menudo serian escasas en la dieta, este fenómeno está sustentado en la asociación basada en las necesidades metabólicas del endosimbiontes y su hospedero que es obligada para ambas partes y habitando en estructuras celulares especializadas llamadas bacteriomas (Feldhaar 2011), que dan lugar a los bacteriocitos que pueden estar presentes en el cuerpo graso de los insectos; por el contrario los endosimbiontes secundarios son a menudo simbiotes facultativos del hospedante y con una historia evolutiva bastante reciente con una sola especie, estos no necesariamente residen en el interior del hospedante, pero cuando lo están, habitan de manera extracelular en la hemolinfa, o en los tejidos corporales como el cuerpo graso, músculos, nervios y tracto digestivo (Watanabe y Tokuda 2010; Feldhaar 2011).

Muchos insectos, particularmente las especies xilófagas, viven asociadas a organismos simbióticos que a menudo son hongos, protozoos y bacterias, estos últimos instalados en el tracto digestivo del hospedante (Majerus 1999). Dentro del grupo Hexapoda las termitas son el grupo más conocido que presenta estrecha relación con estos simbiotes, pero solo ellos, otros grupos de insectos como Dictyoptera, Lepidoptera, Coleoptera y Diptera muestran indicios de organismos simbiotes en el

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

tracto digestivo (Dajoz 2001). Para ello el tracto digestivo de estos grupos presenta ligeras modificaciones necesarias para realizar dicha función. Los insectos no producen celulasa ni amilasa, importantes para la degradación de la celulosa y del almidón, ni otros productos como glucosa y ácido glicurónico, esencialmente degradado por hongos endosimbióticos en el tracto digestivo de algunas orugas de la familia Cossidae (Dajoz 2001).

En artrópodos se presentan asociaciones simbióticas con microorganismos capaces de afectar el vigor reproductivo y los ciclos de vida. En insectos, la ampliamente distribuida bacteria *Wolbachia* (Rickettsiales) es causante de un gran número de anomalías reproductivas desde la incompatibilidad citoplasmática, telotokia, partenogénesis, muerte de machos y feminización del hospedero (Coscrato et al. 2009). Una vez conocido el fenómeno de simbiosis en los artrópodos, cito algunos ejemplos de relaciones entre organismos simbióticos y diferentes taxa de insectos.

Endosimbiosis en Termitas y Cucarachas

La relación endosimbiótica en termitas y cucarachas es asumida bajo la premisa de que ambos grupos están filogenéticamente relacionados. En el caso de cucarachas todas las especies presentan relaciones simbióticas bacterianas al parecer esenciales (Grijalva y Giraldo 2006). La cucaracha *Cryptocercus punctulatus* habita troncos de árboles muertos, su flora microbiológica consiste de protozoos y flagelados como *Trichonympha* sp. y *Barbulonympha* sp. asociados al tracto digestivo posterior del insecto ayudándola en la degradación de la celulosa segregando celulasas y celobiasas indispensables para su supervivencia (Dajoz 2001). Al parecer el papel de los endosimbiontes primarios en cucarachas está asociado con el reciclaje de nitrógeno debido al alto nivel de almacenamiento de ácido úrico en células especializadas (Trager 1932; Cleveland 1934; Grijalva y Giraldo 2006).

Scrivener *et al.* (1989) realizando estudios en *Panesthia cribata* y la tasa metabólica de su dieta, demuestran que la celulasa es secretada en el epitelium del ventrículo anterior y en el intestino posterior donde se alojan los endosimbiontes degradando la celulosa adquirida por el consumo de madera muerta o almidón en dos productos principales endo β 1-4 glucanasa que se activa contra la carboximetil celulosa y β 1-4 glucosidasa que trabaja principalmente sobre la celobiosa, más interesante determinaron que las cucarachas de este género no necesariamente necesitan de protozoos endosimbiontes para degradar dicho material y sobrevivir.

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Otro ejemplo conocido en Dictyoptera es *Periplaneta americana*, la cual no excreta ácido úrico y que el nivel de presencia de este producto va a estar sujeto al porcentaje de nitrógeno consumido, esto da a entender la presencia de endosimbiontes en el tracto digestivo, sin embargo *P. americana* por sus hábitos sinantrópicos no necesita la asociación con simbiosis para complementar su dieta (Dajoz 2001).

Por otro lado las termitas son los principales insectos degradadores de madera en los trópicos, todas las especies salvo Termitidae, presentan una relación simbiótica con flagelados que fagocitan y digieren los fragmentos de madera que son tragados por el insecto, mientras que las termitas de la familia Termitidae poseen solamente bacterias simbióticas. El proctodeo de la especie *Microcerotermes edentatus* posee dos cámaras rectales, la segunda de ellas donde se alojan los simbiosis es claramente más voluminosa (Dajoz 2001).

Inward *et al.* (2007) quienes realizaron estudios filogenéticos para tratar de dilucidar aspectos evolutivos de su biología, sugieren que una vez se dio la pérdida de los simbiosis flagelados del tracto digestivo, lo que caracteriza a los grupos de termitas menores y a la cucaracha *Cryptocercus* se da una rápida diversificación de los hábitos alimenticios de Termitidae, incluyendo grupos micófagos y grupos comedores de suelo; dentro de este grupo los autores señalan a *Sphaerotermes* como el género más cercano a la condición ancestral anatómicamente hablando, la cual ha perdido evolutivamente sus simbiosis para desarrollar el hábito de comedor de suelo.

Endosimbiosis en Chinchas, Cigarras y Cigarritas (Hemiptera)

Por otra parte en Heteroptera donde gran cantidad de especies son vectores de enfermedades en cultivos, animales domésticos y humanos, los endosimbiosis son cruciales para entender estos procesos de inoculación de protozoos y bacterias que son las verdaderas causantes de dichas enfermedades. Por más de cincuenta años el rol de dichos endosimbiosis en la ecología de su hospedante y evolución ha comenzado a develarse.

La asociación simbiótica bacteriana se da en los tres subordenes de Hemiptera, Auchenorrhyncha (Cercopidae, Derbidae, Membracidae, Cicadidae), Stenorrhyncha (pulgones (Aphididae), Pseudococcidae, Mosca blanca (Aleyrodidae) y Heteroptera (Chinchas verdaderos); en estos últimos la simbiosis se da a nivel del lumen como es el caso de los chinchas asesinos (Reduviidae) o en el caecae gástrico de Coreidae, Pentatomiidae, Pyrrhocoridae y Scutelleridae. A diferencia de los simbiosis presentes en los Stenorrhyncha y Auchenorrhyncha, los simbiosis en

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Heteroptera no pasan a la siguiente generación a través de la madre a la cría, siendo los mecanismos de transmisión la contaminación de la superficie del huevo, el consumo de excremento o proctofagia (=coprofagia) además de la adquisición a través del medio por cada generación de ninfas (Sousa-Prado y Dominguez-Zucchi 2012).

El chinche asesino *Rhodnius prolixus* (Stal) principal vector de la enfermedad de Chagas, adquiere al simbiote bacterial *Rhodococcus rhodnii* poco después del primer instar del insecto. En el caso de los Triatominae el primer instar es aposimbiótico (sin simbioses) y adquiere su simbiote a través de contaminación oral a través de heces cerca o sobre las masas de huevos. Ahora este simbiote tiene una relación Paratransgénica donde el simbiote es genéticamente transformado e interfiere negativamente con la supervivencia del agente del Chagas *Tripanosoma cruzi*, expresando así un gen selectivo (Sousa-Prado y Dominguez-Zucchi 2012).

En individuos de las familias Coreidae y Alydidae específicamente *Leptocorissa chinensis*, *Riptortus clavatus* y *Thasus neocalifornianus* se ha demostrado la presencia de *Burkholderia sp.*, un simbiote del grupo de las betaproteobacterias, las cuales adquieren del suelo en cada generación y los portan en criptas situadas a lo largo del tracto digestivo medio; por otra parte los chinches hediondos (Fam. Pentatomiidae) especies como *Acrosternum hilare*, *Chlorochroa ligata*, *C. sayi*, *C. uhleri*, *Edessa meditabunda*, *Nezara viridula* entre otras especies están asociadas con los patógenos de plantas (*Pantoea sp.*) contenidos en la región caecal gástrica de su tracto digestivo medio (Sousa-Prado y Dominguez-Zucchi 2012).

La mosca blanca de la papa *Bemisia tabaci* al igual que otros consumidores de floema, porta simbioses primarios, bacterias obligadas las cuales son esenciales para su supervivencia y desarrollo (Chiel *et al.* 2011). El simbiote *Portiera aleyrodidarum*, está confinada a células especializadas o bacteriocitos; en adición a este endosimbiote, *B. tabaci* es hospedante de una amplia diversidad de simbioses secundarios, los cuales están facultativamente asociados a él por ejemplo no son esenciales para la supervivencia de los individuos, pudiendo quizás jugar un rol importante en la ecología y evolución de su hospedante (Chiel *et al.* 2011).

En áfidos también podemos encontrar endosimbioses facultativas o secundarias. En el áfido de la pera *Acyrtosiphon pisum*, se pueden encontrar hasta cinco especies diferentes de endosimbioses secundarias, dos de ellas *Hamiltonella defensa* y *Serratia simbiótica* incrementan la resistencia a parasitoides del género *Aphidius* (Chiel *et al.* 2011).

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Endosimbiosis en Mariposas y Polillas (Lepidoptera)

En el caso de mariposas y polillas (Lepidoptera: Rhopalocera y Heterocera) la presencia de endosimbiontes ha sido bien estudiada. Uno de ellos *Wolbachia* (Rickettsiales) es uno de los simbioses obligados que afecta a un gran número de insectos entre ellos mariposas. Ankola *et al.* (2011) documentaron por primera vez la presencia de esta bacteria en mariposas del género *Talicauda nyseus* (Lycaenidae) y *Papilio polymnestor* (Papilionidae) en la India. Esta bacteria causa anomalías en sus insectos hospederos como incompatibilidad citoplasmática, partenogénesis, muerte de individuos machos y feminización de machos genéticos (Laven 1967; Breeuwer y Werren 1990; Stouthammer *et al.* 1990; Rousset *et al.* 1992; Stouthammer *et al.* 1993; Fialho y Stevens 1997; Majerus 1999; Hurst *et al.* 1999; Fialho y Stevens 2000; Hurst *et al.* 2000; Jakaprakash y Hoy 2000; Werren y Windsor 2000; Arakaki *et al.* 2001; Hiroki *et al.* 2002; Puttaraju y Pakrash 2005).

La polilla *Ephestia kuehniella* (Pyralidae), *Wolbachia pipientis* afecta el ciclo reproductor de su hospedante incrementando así su transmisión, asociada a una reducción del esperma viable en la polilla, además de presenta una condición heteromórfica en la cual se presenta esperma fértil y esperma no fértil (Lewis *et al.* 2010); igualmente la Mariposa *Danaus chrysippus* (Nymphalidae) en Kenia, presenta rangos de sesgo en la presencia de hembras en sus poblaciones atribuida a la acción de la bacteria endosimbiótica *Spiroplasma sp.* la cual es causante de la muerte de los machos. Un aspecto interesante es que a pesar de la amplia distribución geográfica de su hospedante, *Spiroplasma* solo se encuentra restringido al Este Africano, donde *D. chrysippus* presenta cuatro especies simpátricas que conviven entre sí formando zonas de hibridación, afectando su genotipo y el tamaño corporal de los individuos (Herren *et al.* 2007).

Endosimbiosis en Escarabajos (Coleoptera)

La endosimbiosis en los Coleoptera se presenta estrictamente en los grupos que presentan hábitos fitófagos. Muchos escarabajos incluyendo Cerambycidae, Scolytinae y Platypodinae son plagas de madera bien conocidas; en contraste con el tracto digestivo posterior de las termitas, el tracto digestivo medio de estos escarabajos domina gran parte del volumen del estómago (Watanabe y Tokuda 2010). Esta región es el sitio de producción de varias enzimas digestivas capaces de

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

digerir la celulosa en compuestos más simples (Vásquez-arista *et al.* 1997; Dajoz 2001; Watanabe y Tokuda 2010)

El escarabajo barrenador de semillas *Prostephanus truncatus* (Coleoptera: Bsostrichidae) utiliza enzimas celulolíticas para la degradación de material vegetal, que son secretadas endógenamente o son producidas por microorganismos simbióticos como protozoos, bacterias u hongos (Vásquez-arista *et al.* 1997).

Las formas larvales de la familia Limexylidae, específicamente *Hylecoetus dermestoides* construyen galerías que penetran hasta 20 cm en el interior de la madera, donde se desarrolla el hongo simbiótico *Ascoidea hylecoeti*, el cual suministra al insecto de recursos indispensables al atacar la madera, y es transmitido a las formas larvarias a través de estructuras en forma de bolsa ubicadas cerca del ovipositor (Dajoz 2001).

Los escarabajos longicornios (Coleoptera: Cerambycidae) son otro grupo de insectos capaces de albergar endosimbiontes en su tracto digestivo que le faciliten la degradación del material maderable y la obtención de nitrógeno indispensable para su desarrollo donde la simbiosis en este grupo está enfocada en levaduras presentes en el tracto digestivo medio. Calderón y Berkov (2012) al realizar estudios en el tracto digestivo medio de dos especies *Xylergastes pulcher* (Lamiinae) y *Periboeum pubescens* (Cerambycinae) evidenciaron inclusiones intracelulares bacterianas en el cuerpo graso de larvas de las especies de los grupos mayores (Lamiinae y Cerambycinae) más no así en los grupos menores; donde estas bacterias no necesariamente deben presentar mutualismo obligado, pudiendo ser de tal manera endosimbiontes facultativas de su hospedante.

Diversos individuos de la familia Scarabaeidae se alimentan de la madera más o menos atacada por otros insectos xilófagos (Saprofagía), hongos o bacterias. Los individuos de las especies *Dorcus parallelipidus*, *Oryctes nasicornis*, *Osmoderma eremita* presentan una cámara de fermentación (dilatación del tracto digestivo posterior) ocupada por bacterias como *Bacillus cellulosa fermentans* y fragmentos de madera consumida. Diversas bacterias descomponen la madera consumida fijando nitrógeno que serán digeridas por la larva posteriormente (Dajoz 2001).

En la subfamilia Platypodinae (Curculionidae) se da asociaciones con hongos, similares a las que se presentan en los Scolytinae, con formas micangicas que estarán presentes en ambos sexos. Estos micangios son indispensables para las larvas por ejemplo del genero *Euplatypus* debido a

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

que son incapaces de atacar la madera por su propia cuenta y deben alimentarse a expensas del hongos (Jollivet 1992; Dajoz 2001).

Dentro de los Scolytinae (Coleoptera:Curculionidae) existen dos formas de simbiosis cada una de ellas tan características que dividen la subfamilia de acuerdo a la presencia y función de estos simbiosites. Por un lado tenemos a los escarabajos de la ambrosia, con unas 3400 especies descritas, colocan sus huevos en jardines de hongos que se encuentran en sus galerías usualmente excavadas en el interior del xilema de la planta. Estos escarabajos al igual que las hormigas de la tribu Attini, cargan al hongo hasta su árbol hospedante a menudo movilizándolo que contienen los esporangios y micelios permitiendo se mantengan puros y colocados por vía inoculación en las galerías de ovoposición excavadas por estos. De acuerdo a Farrell *et al.* (2001) la asociación entre el hongo y los escarabajos de la ambrosia tiene su origen en la era Terciaria Temprana de manera contemporánea con el surgimiento de las hormigas cortadoras (Attini). Los jardines de ambrosia de los Scolytinae difieren de las de hormigas cortadoras en el número de orígenes y en la aparente persistencia de los estadios tempranos; es importante recalcar que en contraste con las hormigas, en los Scolytinae se dan asociaciones independientes con *Ambrosia* en diferentes tribus, incluso en las de escarabajos que se alimentan del floema o descortezadores que están asociados a *Ophiostoma* (Farrell *et al.* 2001). Como se puede apreciar, los Scolytinae asociados a la ambrosia u otro hongo ectosimbionte han creado una verdadera fungicultura, los fungiculturistas más avanzados entre los Scolytinae son los miembros altamente sociales de la tribu Xyleborini (Farrell 2001; Fabig 2011). En el caso de *Xyleborinus ferrugineus*; encontramos bacterias del género *Streptococcus* que han sido detectadas en los ovarios de las hembras, mostrando una reproducción partenogénica mediata en las hembras, igualmente ha sido detectada la bacteria *Gordonia* en *X. saxesenii*, siendo estos endosimbiontes capaces de jugar un papel crucial como productores de componentes bio-activos o estar involucrados en el ciclaje del nitrógeno en el escarabajo (Fabig 2011).

Los escarabajos descortezadores, los cuales no se alimentan de Ambrosia atacan principalmente la corteza de ramas o en semillas

Se ha reportado la presencia de endosimbiosis entre las especies *Ips typographus*; *Hypothenemus hampei*, *Coccotrypes dactyliperta*, *Pityogenes chalcographus*, *Dendroctonus micans* y *Xylosandrus germanus* con *Wolbachia*, aunque esta no es una condición frecuente en este grupo

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

(Becker 2010). Un aspecto importante de mencionar es que la mayor parte de los Scolytidae están asociados a hongos simbióticos y en particular a géneros de hongos patógenos cuyo papel es importante en los procesos de ataque a los árboles (Dajoz 2001). Investigaciones realizadas en imagos de *Dendroctonus*, indican que aquellos imagos que provienen de una cría axénica (una especie microbiana proveniente de una sola célula) de larvas presentan micangios vacíos, mientras que las que se han desarrollado de manera normal poseen esporas viables de dicho hongo (Paine y Birch 1983; Paine y Hanlen 1994; Six y Paine 1998). Estos micangios están presentes solamente en el sexo que ataca primero el árbol hospedante, es decir la hembra. En *Xyleborus affinis* por ejemplo podemos encontrar micangios bucales situados en la base de las mandíbulas y que se abren a la cavidad bucal; en *Dendroctonus brevicornis* los micangios están situados en invaginaciones pleuro-protorácicas y en *X. saxaseni* los micangios se ubican en cavidades situadas en el borde anterior de los elytra (Dajoz 2001).

Endosimbiosis en Moscas y Mosquitos (Diptera)

La endosimbiosis en Diptera se presenta primordialmente en Muscomorpha, en moscas de la pulpa (Drosophilidae), donde el endosimbionte *Wolbachia* puede afectar el vigor de *D. melanogaster* y *D. simulans*; el modo de transmisión es a través del citoplasma materno hacia las crías (Feder *et al.* 1999). La teoría indica que una vez presente la bacteria en una población esta puede infectar a todos los individuos en una rata predecible de acuerdo a los parámetros demográficos de dicha población, tanto es así que el tipo R de *Wolbachia* que afecta a *D. simulans* esta esparcido a través de las poblaciones de Norteamérica; sin embargo incluso en regiones donde *Wolbachia* esta esparcida en poblaciones de *D. simulans*, los hospedantes raramente son infectados (Feder *et al.* 2009), si contemplamos la interacción de la bacteria con factores abióticos y a la presencia de proteínas de choque térmico, el potencial reproductivo de *Drosophila* es afectado de manera que se convierte en un control biológico de poblaciones (Feder *et al.* 1999, Herren y Lemaitre 2011). Coscrato *et al.* (2009) utilizando tres sets primers específicos de *Wolbachia* para estudiar el patrón de infección de la bacteria en dos especies de Tephritidae (*Anastrepha* spp. y *Ceratitis capitata*) demostraron que el patrón de las secuencias de infección de *Wolbachia* para estas dos especies es similar a la de otros Tephritidae, por lo tanto el gradiente de infección es más amplio de lo reportado hasta el momento.

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Sin embargo, esta misma bacteria puede utilizarse como control biológico, disminuyendo la tasa de vigor poblacional de insectos vectores de enfermedades como *Lutzomia* (Psychodidae). Calderón (2005) determinó la ausencia del endosimbionte *Wolbachia* en *L. longipalpis* y *L. evansi* donde la presencia de esta bacteria podría disminuir la capacidad del vector en diseminar la *Leishmania* a través de la diseminación de genes, de la misma manera *W. pipientis* endosimbionte del mosquito *Anopheles sp.* (Diptera: Culicidae) promueve la invasión del esporocito de la Malaria a la saliva del mosquito, a través de cambios en los la familia de genes encargados de codificar los receptores candidatos requeridos (Woolfit *et al.* 2009) o afectando el ciclo de vida de especies como *Culex pipiens* (Vinogradova *et al.* 2003).

Endosimbiosis en Hormigas, Avispas y Abejas (Hymenoptera)

En Hymenoptera, el mecanismo de diploidización debido a la infección por *Wolbachia*, produce modificaciones post-meióticas con una duplicación de gametos producto de una partenogénesis endosimbótica. Durante la formación de los gametos en hembras infectadas por *Rickettsia* del parasitoide *Neochrysocharis formosa*, se da una sola división en las células meióticas seguida de una expulsión de un solo cuerpo polar. Hagimori *et al.* 2008 concluyó, en un estudio sobre el mecanismo citogenético de inducción de la partenogénesis que la condición diploica en *N. formosa* es mantenida a través de un mecanismo de clonado apomictico que difiere de los mecanismos de inducción producidos por *Wolbachia*.

Ahora, al igual que en otros insectos, la presencia de *Wolbachia* en Hymenoptera es crucial para el desarrollo optimo de su ciclo de vida. Ejemplos de ello se da en *Trichogramma sp.* (Karimi *et al.* 2012); otro ejemplo es *Streptomyces philanthi* presente en la antena de *Philantus triangulum* (Crabronidae) la cual provee protección a las crías de esta especie contra patógenos (Kaltenpoth *et al.* 2006) y *Carnidium* que afecta a *Encarsia pergandiella* (Aphelinidae) causándole incompatibilidad citoplasmática la cual produce una baja descendencia o ninguna en hembras que copulan con machos infectados (Harris *et al.* 2009).

Los géneros *Sirex*, *Tremex* y *Urocercus* (Siricidae) viven en asociación con hongos basidiomicetos de la especie *Amylostereum chailletii*, las hembras de *Sirex juvencus* colocan sus huevos en la madera y su descendencia es nula en ausencia del hongo, cuando están presentes las hembras fertilizadas producen machos y hembras y las no fertilizadas producen únicamente machos debido a la presencia de un endosimbionte patógeno que produce arrenotokus (Dajoz

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

2001). El modo de transmisión de los hongos se da a través de micetangios ubicados en la cavidad abdominal de la hembra, siendo expulsadas con los huevos en la madera, en el momento de la última pupa larvaria el tegumento de la larva está contaminado por las esporas lo que asegura su transmisión a la hembra adulta (Dajoz 2001).

En la actualidad se están realizando esfuerzos notables para entender los mecanismos de las relaciones simbióticas entre los organismos, sin embargo estas relaciones entre los organismos simbióticos, sus hospedantes y sus patrones de interacción no están del todo claras. Aunque las relaciones bacterianas e insectos al parecer son relaciones comunes en la naturaleza, es cierto que dichas relaciones responden a procesos moleculares y químicos altamente complejos, el alojarse en un organismo patológicamente viable para la transmisión a otros reservorios sin dañar al hospedero; causar cambios radicales en aspectos cruciales de la ecología como el éxito reproductivo y más importante aun la implicación de un re-arreglo de sus mecanismos fisiológicos, específicamente los responsables de su sistema inmune, de lo contrario el huésped bacteriano no podría superar la fase patogénica debido a que el sistema inmune del hospedante rechazaría a la bacteria y la destruiría tomándola como un ente infeccioso peligroso para el cuerpo o el propio aniquilamiento del hospedante. Cuando los mecanismos inmunes aceptan al simbiote se dan dos situaciones ecológicas importantes **1)** el simbiote brinda un fenotipo ventajoso al hospedante, creciendo su población y así la del simbiote o **2)** la manipulación del hospedante a favor del simbiote, haciendo crecer las poblaciones de este último a costa de la manipulación del hospedante como es el caso de *Wolbachia*. Por otro lado los investigadores intentan dilucidar qué papel juegan los endosimbiontes en la ruptura de las defensas químicas de las plantas atacadas por el hospedante y el papel real de endosimbiontes bacterianos como controladores biológicos. Más información acerca de cómo se dan estos procesos y la historia evolutiva tanto de simbiote como de hospedante es fundamental para entender mejor esta interacción biológica y las condiciones que la promueven.

Conclusión

A través de esta exhaustiva revisión se ha dilucidado el papel de los organismos endosimbióticos en los diferentes grupos de insectos, la transmisión de estos endosimbiontes de una generación a

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

otra en algunos grupos de insectos es muy variada tomando en cuenta su participación en los procesos digestivos esenciales para la obtención de nutrientes, así como endosimbiontes capaces de afectar procesos del ciclo de vida como la reproducción. Los autores consideran que aspectos como el aporte neto de los endosimbiontes a la digestión o su uso como controladores biológicos deben ser ampliados, por lo pronto su papel en los diversos procesos fisiológicos del ciclo de vida de este grupo es discutible.

Agradecimiento

Los autores agradecen a Dora I. Quiros, Laboratorio de Estudios Biológicos de Plagas Agrícolas y Escuela de Biología, Universidad de Panamá, por sus comentarios y aportes a la presente revisión.

Bibliografía Citada

Ankola, K.; Brueckner, D. y Puttaraju, H.P. 2011. *Wolbachia* endosymbiont infection in two Indian Butterflies and Female-Biased Sex ratio in the Red Pierrot *Talicauda nyseus*. *J. Biosci.* 36(5): 845-850.

Arakaki, N., Miyoshi, T. y Noda, H. 2001. *Wolbachia*-mediated parthenogenesis in the predatory thrips *Franklinothrips vespiformis* (Thysanoptera: Insecta). *Proc. R. Soc. London B.* 268: 1011–1016

Becker, S. 2010. The Endosymbiont *Wolbachia* in *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Curculionidae). Masterarbeit Ingenieurin der Phytomedizim. Universitat fur Bodenkultur, Wien. 90 pp.

Breeuwer JAJ and Werren JH 1990 Microorganisms associated with chromosome destruction and reproductive isolation between two insect species. *Nature (London)* 346: 558–560

Buchner, P. 1953. Endosymbiose der Tiere Mit pflanzlichen Mikroorganismen. Verlag Birkhausen, Basel, Switzerland.

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Calderón, O. y Berkov, A. 2012. Midgut and Fat Body Bacteriocytes in Neotropical Cerambycid Beetles (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology*, 41(1): 108-117.

Chiel, E.; Gottlieb, Y.; Zchori-Fein, E.; Mozes-Daube, N.; Katzir, N.; Inbar, M. y Ghanim, M. 2007. Biotype-dependent Secondary Symbiont Communities in Sympatric Populations of *Bemisia tabaci*. *Bulletin of Entomological Research* 97: 407-413.

Chiappini, E., Molinari, P., Busconi, M., Callegari, M., Fogher, C. y Bani, P. 2010. *Hylotrupes bajulus* (L.)(Coleoptera: Cerambycidae): Nutrition and Attacked Material. 10th International Working Conference on Stored Product Protection, Julius-Kuhn-Archiv, 425: 97-103.

Cleveland, L. R. 1924. The Physiological and Symbiotic Relationship between the Intestinal Protozoa of Termites and Their Host, with Special Reference to *Reticulitermes flavipes* Kollar. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.* 46: 117-227.

Cleveland, L. R. 1934. The Wood-feeding Roach *Cryptocercus*, its protozoa and symbiosis between protozoa and roach. *Mem. Am. Acad. Arts Sci.* 17: 185-342.

Coscato, V. E., Braz, A. S. K., Perondini, A. L. P., Selivon, D. y Marino, C. L. 2009. *Wolbachia* in *Anastrepha* Fruit Flies (Diptera: Tephritidae). *Curr. Microbiol.* 59: 295-301.

Dajoz, R. 2001. Entomología Forestal, Los Insectos y el Bosque. Mundi-Prensa Libros S.A.550 pp. (364-370).

Fabig, W. 2011. The Microbial Community Associated with the ambrosia Beetle *Xyleborinus saxesenii* (Coleoptera: Scolytinae) and Its Influence on the Growth of Mutualist Fungi. Masterarbeit Im Fachbereich Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth. 82 pp (10-11).

Feder, M. E., Karr, T. L., Yang, W., Hoekstra, J. M. y James, A. C. 1999. Interactions of *Drosophila* and Its Endosymbiont *Wolbachia*: Natural Heat Shock and the Overcoming of Sexual Incompatibility. *Amer. Zool.* 39: 363-373.

Feldhaar, H. 2011. Bacterial Symbionts as mediators of Ecologically Important Traits of Insect Hosts. *Ecological Entomology* 36: 533-543.

Fialho, R.F. y Stevens, L. 2000. Male-killing *Wolbachia* in a flour beetle. *Proc. R. Soc. London B.* 267: 1469–1474

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Fialho, R.F. y Stevens, L. 1997. Molecular evidence for single *Wolbachia* infections among geographic strains of the flour beetle *Tribolium confusum*. *Proc. R. Soc. London B.* 264: 1065–1068

Grijalva, O. y Giraldo, G.I. 2006. Simbiosis Bacteriana en Insectos. Boletín del Museo de Entomología Universidad del Valle, Vol. 7(2): 24-40.

Herren, J.K., Gordon, I., Holland, P.W.H. y Smith, D. 2007. The Butterfly *Danaus chrysippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in Kenya is variably infected with Respect to Genotype and Body Size by a Maternally Transmitted Male-Killing Endosymbiont *Spiroplasma*. *International Journal of Insect Science.* 27(2): 62-69.

Harris, L.R., Kelly, S. E., Hunter, M.S. y Perlman, S. J. 2009. Population Dynamics and Rapid Spread of *Cardinium*, a Bacterial Endosymbiont Causing Cytoplasmic Incompatibility in *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Heredity:* 1-8.

Herren, J.K. y Lemaitre, B. 2011. *Spiroplasma* and Host Immunity: activation of humoral immune responses increases endosymbiont load and susceptibility to certain Gram-negative bacterial pathogens in *Drosophila melanogaster*. *Cell Microbiol.* 13(9): 1385-1396.

Hiroki, M., Kato, Y., Kamito, T. y Miura, K. 2002 Feminization of genetic males by a symbiotic bacterium in a butterfly, *Eurema hecabe* (Lepidoptera: Pieridae). *Naturwissenschaften* 89: 167–170

Hurst, G.D.D., Johnson, A.P., Von der Schulenburg, J.H.G. y Fuyama, Y. 2000. Male-killing *Wolbachia*. *Drosophila*: a temperature sensitive trait with a threshold bacteria density. *Genetics* 156: 699–709

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Hurst, G.D.D., Jiggins, F.M., Von der Schulenburg, J.H.G., Bertrand, D., West, S.A., Goriacheva, I.I., Zakhrov, I.A., Werren, J.H., Stouthamer, R. y Majerus, M.E.N. 1999. Male-killing *Wolbachia* in two species of insect. *Proc. R. Soc. London B.* 266: 735–740

Inward, D. J.G.; Vogler, A. P. y Eggleton, P. 2007. A Comprehensive Phylogenetic Analysis of Termites (Isoptera) Illuminates Key Aspects of Their Evolutionary Biology. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 44: 953-967.

Jeyaprakash, A. y Hoy, M.A. 2000. Long PCR improves *Wolbachia* DNA amplification: *wsp* sequences found in 76% of sixty-three arthropod species. *Insect Mol. Biol.* 9: 393–405.

Jollivet, P. 1992. Insects and Plants: Parallel Evolution and Adaptations. Second Revision. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. 190 pp. (112-113).

Kaltenpoth, M., Goettler, W., Dale, C., Stubblefield, J.W., Herzner, G., Roeser-Muller, K. y Strohm, E. 2006. *Candidatus Streptomyces philanthi*, An Endosymbiotic Streptomycete in the Antennae of *Philanthus* Digger Wasps. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. Vol. 56(6): 1403-1411.

Karimi, J., Darsuei, R., Hosseini, M. y Stouthamer, R. 2012. Molecular Characterization of Iranian Trichogrammatids (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and their *Wolbachia* Endosymbiont. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 15(1): 73-77.

Laven, H. 1967. Speciation and evolution in *Culex pipiens*; in *Genetics of insect vectors of disease* (eds) J Wright and R Pal (Amsterdam: Elsevier) pp 251–275

Lewis, Z., Champion de Crespigny, F. E., Sait, S.M., Tregenza, T. y Wedell, N. 2010. *Wolbachia* Infection Lower Fertile Sperm Transfer in a Moth. *Biol. Letters*. 1-3.

Majerus, M. E. N. 1999. Simbiontes Hereditarios Causantes de Efectos Deletéreos en los artrópodos. *Bol. S.E. A.* 26: 777-806.

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Moran, N.A. 2007. Symbiosis as an Adaptative Process and Source of Phenotypic Complexy. PNAS, Vol. 104, suppl. 1: 8027-8033.

Paine, T.D. y Birch, M. C. 1983. Acquisition and Maintenance of Mycangial Fungi by *Dendroctonus brevicornis* Le Conte (Coleoptera: Scolytidae). Environmental Entomol. 12: 1384-1386.

Paine, T.D. y Hanlen, C. C. 1994. Influence of Oleoresin Constituents from *Pinus ponderosae* and *Pinus jeffreyi* on the Growth of Mycangial Fungi from *Dendroctonus ponderosae* and *Dendroctonus jeffreyi*. J. Chem. Ecol. 20: 2551-2563.

Prakash, B.M. y Puttaraju, H.P. 2007. Frequency of infection with A and B super group *Wolbachia* in insects and pests associated with mulberry and silkworm. *Bioscience* 32: 671–676

Puttaraju, H.P. y Prakash, B.M. 2005. Effects of *Wolbachia* in the Uzifly, *Exorista sorbillans*, a parasitoid of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Insect Sci.* 5: 30

Rousset, F.; Bouchon, D.; Pintureau, B.; Juchault, P. y Solignac, M. 1992. *Wolbachia* endosymbionts responsible for various alterations of sexuality in arthropods. *Proc. R. Soc. London B.* 250:91–98

Scrivener, A.M.; Staylor, M. y Rose H.A. 1989. Symbiont –independent Digestion of Cellulose and Starch in *Panesthia cribata* Saussure, an Australian Wood Eating Cockroach. *Journal of Insect Physiology*, 35 (12): 935-941.

Six, D. L. y Paine, T. D. 1998. Effects of Mycangial Fungi and Host Tree Species on Progeny Survival and Emergence of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Environm. Entomol.* 27(6): 1393-1401.

Stouthamer, R.; Luck, R.F. y Hamilton, W.D. 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* to revert to sex. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 87: 2424–2427

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>

Stouthamer, R.; Breeuwer, J.A.J.; Luck, R.F. y Werren, J.H. 1993. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. *Nature (London)* 361: 66–68

Sousa-Prado, S. y Domingues-Zucchi, T. 2012. Host-Symbiont Interactions for Potentially Managing Heteropteran Pests. *Psyche*, Volume 2012: 1-9.

Trager, W. 1932. A Cellulase from the Symbiotic Intestinal Flagellates of termites and the roach, *Cryptocercus punctulatus*. *Biochem. J.* 26: 1762-1771.

Vásquez-arista, M.; Basurto-cadena, G.L.; Vargas-becera, R. y Hinojosa-rebollar, R.E. 1997. Bacterial Presence in *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae). Proceedings of the 7th International Working Conference of Stored-products Protection-Volume 2: 1798-1801.

[Vinogradova, E.B.](#), [Fedorova, M.V.](#), [Shaikevich, E.V.](#) y [Zakharov, I.A.](#) 2003. Endosymbiotic bacterium *Wolbachia pipientis* in synanthropic populations of the mosquito *Culex pipiens pipiens* L. (Diptera, Culicidae).

Watanabe, H. y Tokuda, G. 2010. Cellulolytic Systems in Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 55: 609-32.

Werren, J.H. y Windsor, D.W. 2000. *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium. *Proc. R. Soc. London B.* 267: 1277–1285

Woolfit, M.; Iturbe-Ormaetxe, I.; McGraw, E.A., y O'Neill, S.L. 2009. An ancient horizontal gene transfer between mosquito and the endosymbiotic bacterium *Wolbachia pipientis*. *Mol.Biol. Evolution.* 26(2): 367-374.

Recibido: 11/04/13; Aceptado: 09/06/13

Se autoriza la reproducción total o parcial de este artículo, siempre y cuando se cite la fuente completa y su dirección electrónica.

<http://www.revistacentros.com>