



UNIVERSITÀ POLITECNICA DELLE MARCHE

DIPARTIMENTO DI SCIENZE DELLA VITA E DELL'AMBIENTE

Corso di laurea in scienze biologiche

MUTUALISMO AFIDI-FORMICHE: ASPETTI EVOLUTIVI

MUTUALISM APHIDS-ANTS: EVOLUTIONARY ASPECTS

Tesi di laurea di:

Andrea Barisone

Docente referente:

Stefania Puce

Sessione straordinaria febbraio

Anno accademico 2021/2022

Introduzione e scopo della tesi

- Grado di mirmecofilia
- Fornisce uno schema delle tendenze evolutive indotte dalle formiche negli afidi alla luce dei recenti ritrovamenti paleontologici, ecologici, morfologici e filogenetici su questo gruppo di insetti
- Aspetti evolutivi del mutualismo tra formiche e afidi, in particolare l'influenza della trofobiosi sui processi evolutivi negli afidi, sia su scala macroevolutiva che microevolutiva
- Presenza di un cosiddetto "organo trofobiotico» negli afidi obbligatoriamente mirmecofili come adattamento per consentire il trasferimento della melata dal poro anale dell'afide all'apparato boccale della formica

Grado di mirmecofilia

▪ Mirmecofilia degli afidi: obbligata e facoltativa

- Significativa semplificazione
- Esclusione di afidi in galle e sottoterra
- Altri gradi di coinvolgimento («di solito», «occasionalmente», «spesso», «eccezionalmente», «non visitato», «frequentato»)

▪ Difficoltà nel stabilire la soglia per distinguere tra obbligata e facoltativa

- complesso ecologico:
 - Competizione tra formiche/afidi
 - Influenza piante ospiti/habitat predatori
 - Chimica di entrambi i partner
- Co-dipendenza molto rara: *Lasius flavus*

▪ Una sola specie di formiche per più specie di afidi per habitat

▪ Mirmecofilia/afidofilia obbligata:

- Dipendenza da mutualismo di entrambi i partner
- Dipendenza dal mutualismo di un partner, preferenza per il mutualismo del secondo
- Preferenza per il mutualismo da parte di entrambi i partner

		ants		
		dependent	preferring	independent
aphids	dependent	Verde	Verde	Arancione
	preferring	Verde	Verde	Arancione
	independent/missive	Arancione	Arancione	Rosso
	avoiding			Blu

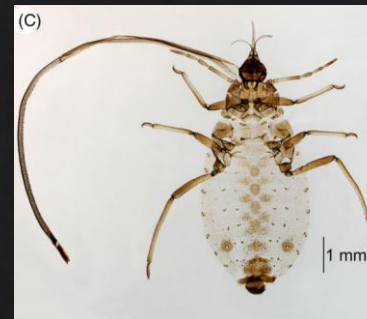
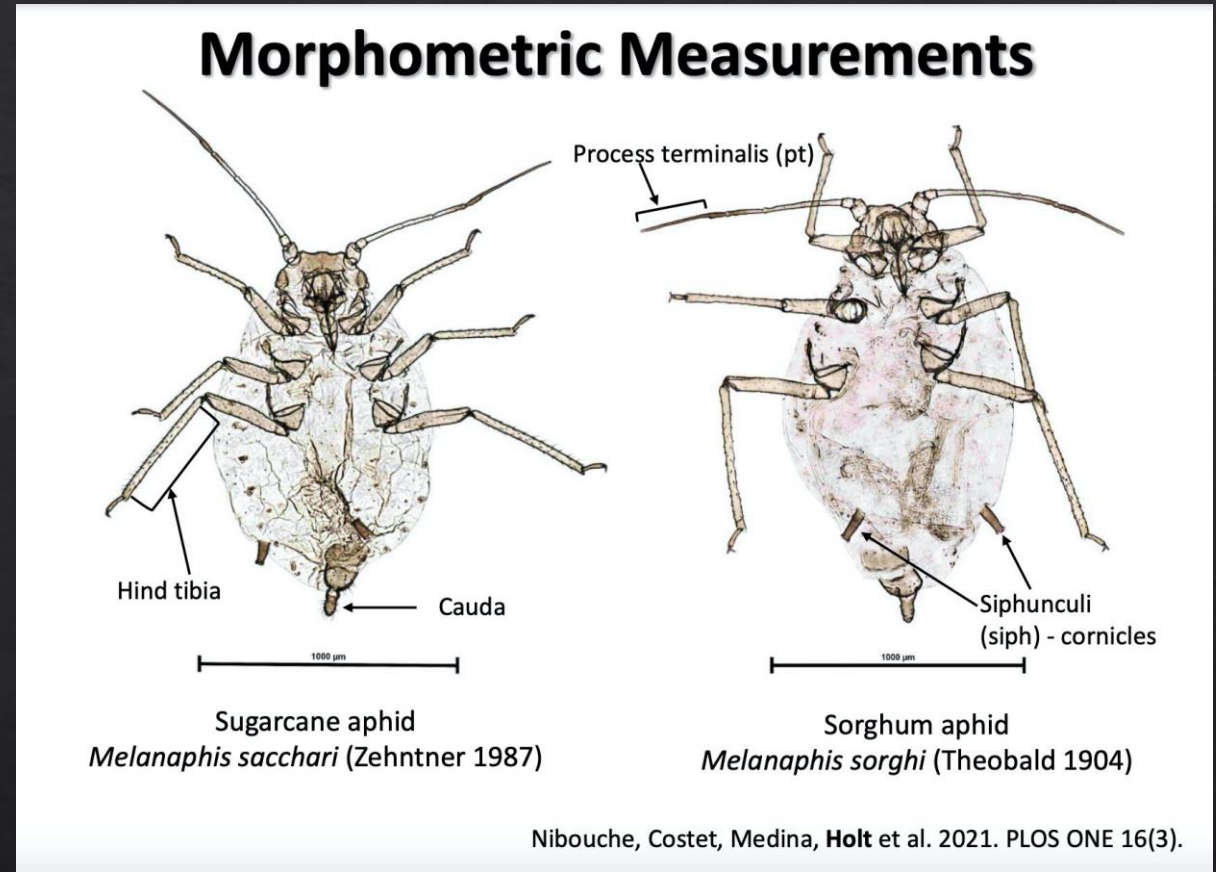
Verde: obbligatorio

Arancione/rosso: facoltativo

Blu: non mutualistico

Evoluzione di modifiche strutturali

- **Cornicoli ridotti o assenti**
 - Adattamento difensivo
 - Liquido contenente trigliceridi e ferormoni
 - Protezione data da formiche (non sempre valida)
 - Cornicoli meccanismo difensivo secondario (post-mutualismo)
- **Copertura cerosa ridotta**
 - Meccanismo di difesa in assenza di cornicoli
 - camuffamento
 - strato idrofobico
 - protezione da melata, infiltrazioni d'acqua (galle), parassitoidi
- **Rostro (alimentazione)**
 - profondità di penetrazione
 - Dimensione apparato boccale/corpo afide, tessuto pianta
 - > lunghezza > probabilità mutualismo
- **Appendice caudale accorciata + anello di setole perianale**
 - Organo trofobiotico
 - > lunghezza setole per stabilizzare goccia di melata
- **Afidi soldati (**)**



Evoluzione delle modifiche del ciclo vitale

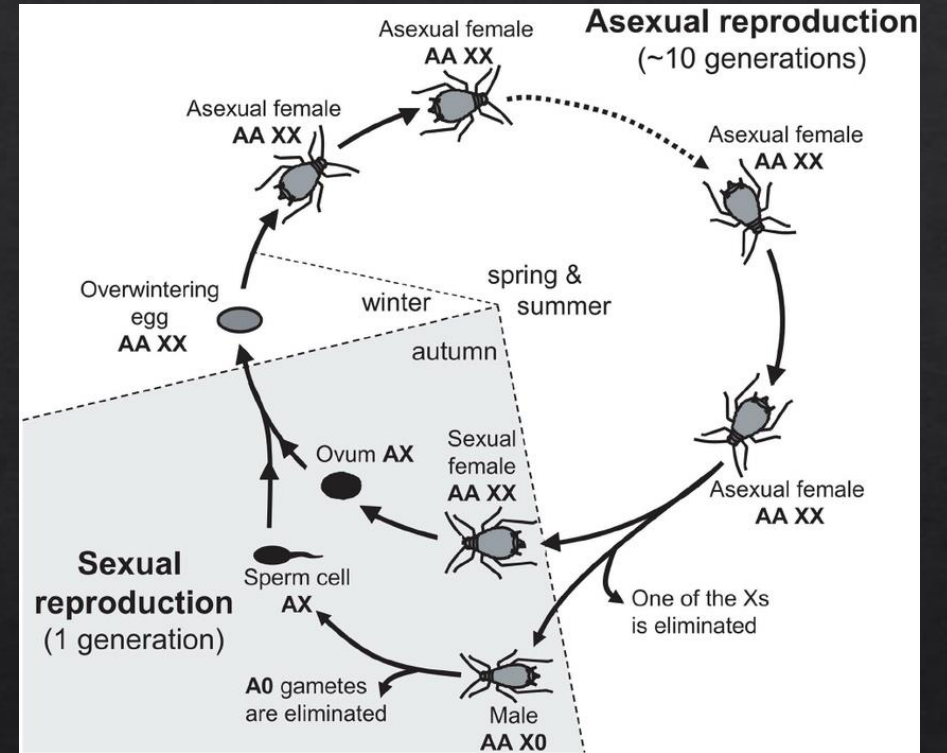
▪ Ruolo delle formiche

▪ Condiziona riproduzione asessuale: partenogenesi

- Microclima stabile: anolociclo
- Selezione dell'afide 'migliore': variabilità intracoloniale
 - Posizione/qualità/comunicazione melata
 - Sottomissione
 - Alimentazione stagionale/radici
 - Dimensione > per melata, < capacità di dispersione (ali recise)

▪ Maggior numero di piante (ospiti secondari)

▪ Riproduzione sessuale



Evoluzione della comunicazione

1. Feromoni d'allarme

- Percepito da formiche e predatori di afidi
 - Kairomoni
- fonte carboidrati per formiche → afidi vita gregaria → segnali allarme
 - Spostarsi, volare, lasciare la pianta
 - Non frequentati da formiche > segnali (stessa specie)

2. Idrocarburi cuticolari

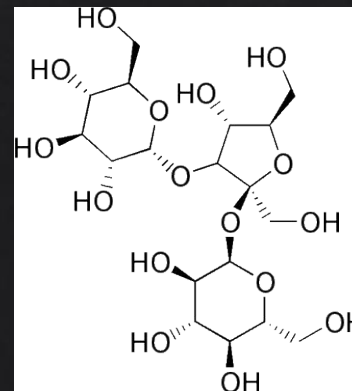
- Decine di idrocarburi e lipidi prodotti
- Mimetismo chimico
 - Riconoscimento dei partner mutualistici
 - Afidi parassitari

3. Comportamento

- Sottomissione a formiche
 - Tanatosi
- Riassorbire melata in assenza formiche

4. Composizione melata

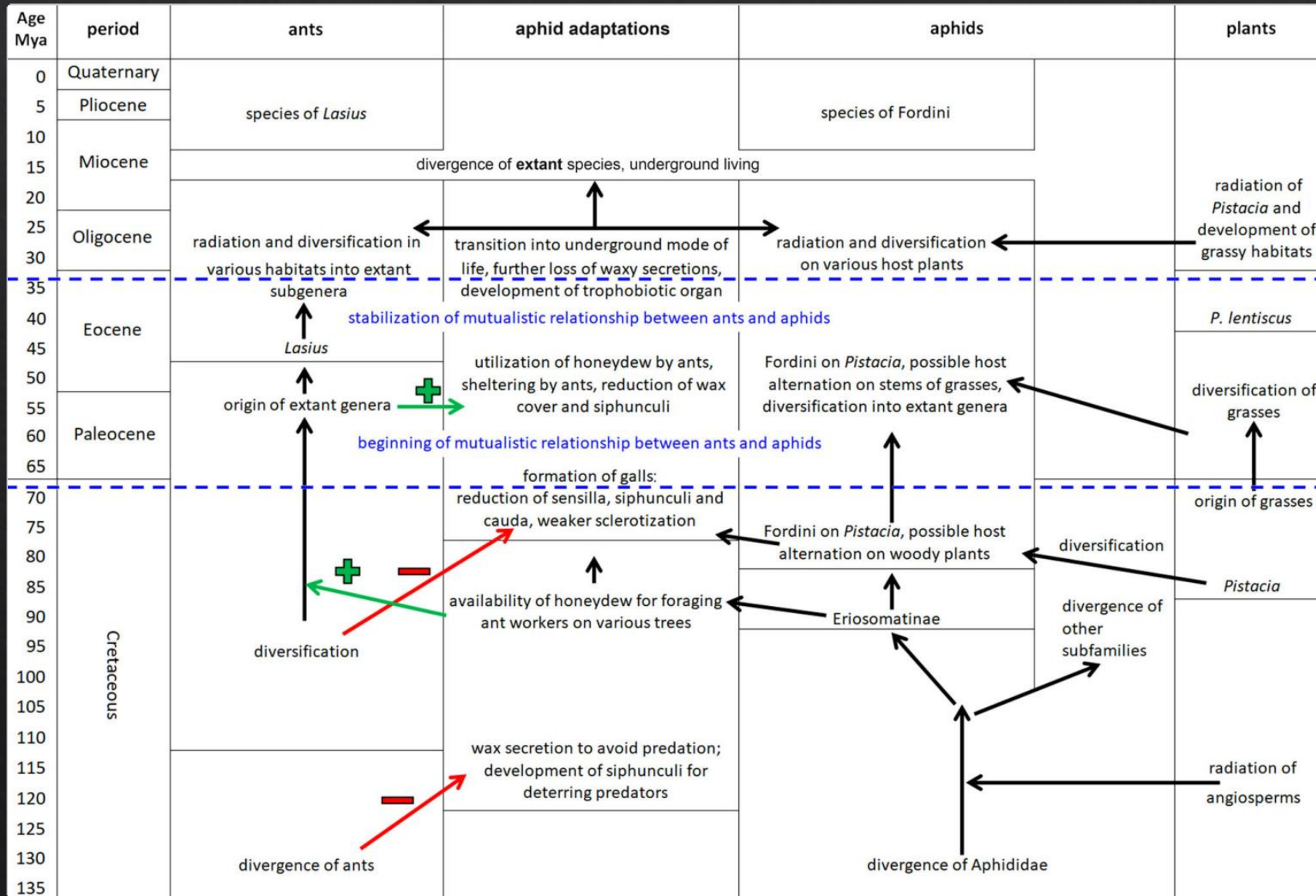
- > concentrazione di melezzitosio
 - > attrazione formiche/predatori
 - < nutrimento/dimensioni adulti/fecondità



Importanza dell'endosimbiosi

- *Buchnera aphidicola*
 - Batteriocita
 - Resistenza patogeno fungino/parassitismo
- *Rickettsiella*
 - Morfologia corpo/colore
 - > attrazione per predatori
- **Modifica composizione melata**
- **Batteri endosimbiotici influenzano rapporto afidi-formiche:**
 - Meccanismi antagonisti
 1. > meccanismo di difesa afidi, < necessità formiche
 - < produzione di melata, > energia per riproduzione, > dimensioni
 2. > qualità della melata
 - > attrazione partner mutualistici

Coevoluzione afidi-formiche



- Tardo giurassico (150 Ma) → afidomorfi
- 135-115 Ma → formiche
- Cretaceo
 - Afidi proteine per formiche
 - Sviluppo meccanismi difesa degli afidi
 - Produzione melata
 - Diversificazione formiche
- Paleocene (70 Ma) → inizio mutualismo
- Eocene (40 Ma) → mutualismo stabile

Afidi tribù Fordini
 Formiche genere *Lasius*
 Pianta *Pistacia*
 Linea tratteggiata blu: evoluzione mutualismo
 Freccia rossa: antagonismo
 Freccia verde: protagonismo

Conclusioni

1. La relazione tra afidi e formiche è più graduale con vari gradi di coinvolgimento su entrambi i lati e non può essere suddivisa in obbligatoria o facoltativa.
2. Lo sviluppo dei cornicoli negli afidi esistenti può essere il risultato diretto dell'evoluzione di uno stile di vita gregario in risposta alla presenza di formiche durante la prima evoluzione di afidomorfi.
3. Negli afidi moderni, appendice caudale lunga e lunghi cornicoli non sembrano essere un ostacolo al mutualismo afide-formica; l'accorciamento non sarebbe dovuto al mutualismo.
4. Alcune caratteristiche morfologiche considerate adattamenti alla mirmecofilia possono essere adattamenti a vivere in galle.
5. La protezione dai predatori fornita dalle formiche può aver sostituito la necessità di una copertura di cera negli afidi mirmecofili viventi nel sottosuolo.
6. L'evoluzione di una partenogenesi permanente in alcuni taxa di afidi può essere una conseguenza diretta del mutualismo con le formiche.
7. L'evoluzione di relazioni mutualistiche obbligate tra formiche e afidi può essere iniziata alla fine del Cretaceo (ca. 75 Ma) e avere raggiunto la sua forma presente entro la fine dell'Eocene (ca. 35 Ma).

Bibliografia

Depa, T., Kaszyca-Taszakowska, N., Taszakowski, A., & Kanturski, M. (2020). Ant-induced evolutionary patterns in aphids. *Biological Reviews*, 95(6), 1574-1589.

Kutsukake, M., Shibao, H., Nikoh, N., Morioka, M., Tamura, T., Hoshino, T., ... & Fukatsu, T. (2004). Venomous protease of aphid soldier for colony defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(31), 11338-11343

Foto:

- Struttura morfologica afidi: « Nibouche, Samuel et al. “Morphometric and molecular discrimination of the sugarcane aphid, *Melanaphis sacchari*, (Zehntner, 1897) and the sorghum aphid *Melanaphis sorghi* (Theobald, 1904).” *PloS one* vol. 16,3 e0241881. 25 Mar. 2021»
<https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0241881>
- Cera afidi: <http://uwm.edu/field-station/category/bug-of-the-week/>, Kate Redmon
- Ciclo vitale: https://www.researchgate.net/publication/322683791_Disentangling_the_Causes_for_Faster-X_Evolution_in_Aphids
- Melezitosio: <https://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Melezitose.png>
- Tanatosi: <https://it.wikipedia.org/wiki/Tanatosi>
- Ant-induced evolutionary patterns in aphids Łukasz Depa* , Natalia Kaszyca-Taszakowska , Artur Taszakowski and Mariusz

Riassunto

Questa revisione indaga il mutualismo formica-afide (trofobiosi), in particolare concentrandosi sui processi evolutivi negli afidi risultanti da questa interazione; questo studio ha permesso di rivedere le opinioni esistenti su alcuni aspetti di questo mutualismo e di fornire la prima linea temporale della sua possibile evoluzione su una scala temporale geologica.

È stata proposta una nuova classificazione del mutualismo formica-afide rispetto alle sue caratteristiche ecologiche e sono state presentate nuove spiegazioni sull'evoluzione di alcune strutture morfologiche degli afidi come risultanti dall'adattamento a una relazione trofobiotica con le formiche.

Alla luce di questi risultati, viene messa in dubbio la presenza del cosiddetto "organo trofobiotico" in tutti gli afidi mirmecofili.

Sono state esaminate varie modalità di comunicazione tra afidi e formiche mutualistiche e la possibile influenza di questa simbiosi sulle modificazioni dei cicli vitali degli afidi.

Infine, è stata proposta una prima linea temporale delle interazioni formiche-afide che portano all'evoluzione di particolari adattamenti degli afidi al mutualismo, dalle interazioni generali tra Aphidomorpha divergenti e formiche nel tardo Mesozoico a una più specifica coevoluzione tra la tribù di afidi *Fordini* e il genere di formiche *Lasius*.