

A detailed scientific illustration of an ant's head and legs. The head is shown in profile, facing right, with large mandibles and antennae. The legs are segmented and covered in fine hairs. The illustration uses a color palette of yellow, orange, and black, with fine lines and stippling for texture and shading.

# Introducción a las hormigas de la región Neotropical

Fernando Fernández

Editor



INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN  
DE RECURSOS BIOLÓGICOS  
ALEXANDER VON HUMBOLDT

© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos  
Alexander von Humboldt, excepto capítulo 6 y anexo 1.

Los textos pueden ser utilizados total o parcialmente  
(excepto Capítulo 6 y Anexo 1) citando la fuente. 2003.

© Smithsonian Institution Press: Capítulo 6 y Anexo 1. 2003.

#### DIRECCIÓN GENERAL

Fernando Gast Harders

#### CORRECCIÓN DE ESTILO

Claudia María Villa García  
Diego Andrés Ochoa Laverde  
Jorge Escobar Guzmán

#### ILUSTRACIÓN

Edgar E. Palacio

#### DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN

Liliana Patricia Aguilar Gallego

#### IMPRESIÓN

Acta Nocturna

Impreso en Bogotá, Colombia. Noviembre de 2003

ISBN: 958-8151-23-6

#### CÍTESE COMO:

Fernández F. (ed.). 2003. *Introducción a las Hormigas de la  
región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos  
Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.  
XXVI + 398 p.

#### PALABRAS CLAVE

Hormigas, Región Neotropical, Formicidae, Mirmecología

*Esta obra contribuye al Inventario Nacional  
de la Biodiversidad de Colombia*



Portada: *Lenomyrmex costatus*, obrera (Panamá)



Libertad y Orden  
MINISTERIO DE AMBIENTE, VIVIENDA  
Y DESARROLLO TERRITORIAL  
REPÚBLICA DE COLOMBIA



Embajada Real de los  
Países Bajos



Banco Mundial



GEF

# Tabla de contenido

---

## Presentación

Fernando Gast H. – Director Instituto Humboldt ..... IX

**Índice de los autores** ..... XI

**Índice de figuras, cuadros y tablas** ..... XIII

## Introducción

**Hormigas: 120 millones de años de historia**  
F. Fernández ..... XXI

**Agradecimientos** ..... XXV

## SECCIÓN I – Sistemática, filogenia y biogeografía

### Capítulo 1

**Sistemática y filogenia de las hormigas: breve repaso a propuestas**  
F. Fernández y E. E. Palacio ..... 29

### Capítulo 2

**La nueva taxonomía de hormigas**  
D. Agosti y N.F. Johnson ..... 45

### Capítulo 3

**Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical**  
F. Fernández y M. Ospina ..... 49

### Capítulo 4

**Biogeografía de las hormigas neotropicales**  
J.E. Lattke ..... 65

## SECCIÓN II – Biología

### Capítulo 5

**Breve introducción a la biología social de las hormigas**  
F. Fernández ..... 89

### Capítulo 6

**Introducción a la ecología de las hormigas**  
M. Kaspari ..... 97

### Capítulo 7

**Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del *Cerrado***  
R. Silvestre, C.R.F. Brandão y R. Rosa da Silva ..... 113

<b>Capítulo 8</b>	
<b>Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales</b>	
A. Dejean, B. Corbara, F. Fernández y J.H.C. Delabie .....	149
<b>Capítulo 9</b>	
<b>Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo</b>	
A.M. Arcila y F.H. Lozano-Zambrano .....	159
<b>Capítulo 10</b>	
<b>Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción</b>	
J.H.C. Delabie, M. Ospina y G. Zabala .....	167
<b>Capítulo 11</b>	
<b>Relaciones entre hormigas y “homópteros” (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha)</b>	
J.H.C. Delabie y F. Fernández .....	181
 <b>SECCIÓN III - Metodologías de captura y estudio</b>	
<b>Capítulo 12</b>	
<b>Metodologías de captura y estudio de las hormigas</b>	
C.E. Sarmiento-M .....	201
<b>Capítulo 13</b>	
<b>Conservación de una colección de hormigas</b>	
J.E. Lattke .....	211
 <b>SECCIÓN IV – Claves y sinopsis de las subfamilias y géneros</b>	
<b>Capítulo 14</b>	
<b>Morfología y glosario</b>	
B. Bolton, E.E. Palacio y F. Fernández .....	221
<b>Capítulo 15</b>	
<b>Claves para las subfamilias y géneros</b>	
E.E. Palacio y F. Fernández .....	233
<b>Capítulo 16</b>	
<b>Subfamilia Ponerinae</b>	
J.E. Lattke .....	261
<b>Capítulo 17</b>	
<b>Subfamilia Cerapachyinae</b>	
W.P. MacKay .....	277
<b>Capítulo 18</b>	
<b>Subfamilia Ecitoninae</b>	
E.E. Palacio.....	281
<b>Capítulo 19</b>	
<b>Subfamilia Leptanilloidinae</b>	
C.R.F. Brandão.....	287

<b>Capítulo 20</b>		
Subfamilia Dolichoderinae		
	F. Cuezco .....	291
<b>Capítulo 21</b>		
Subfamilia Formicinae		
	F. Fernández .....	299
<b>Capítulo 22</b>		
Subfamilia Myrmicinae		
	F. Fernández .....	307
<b>Capítulo 23</b>		
Subfamilia Pseudomyrmecinae		
	P.S. Ward .....	331
 <b>SECCIÓN V – Importancia económica</b>		
<b>Capítulo 24</b>		
Hormigas de importancia económica en la región Neotropical		
	T.M.C. Della Lucia .....	337
<b>Capítulo 25</b>		
Hormigas urbanas		
	P. Chacón de Ulloa .....	351
 <b>SECCIÓN VI - Hiperdiversidad y listas</b>		
<b>Capítulo 26</b>		
La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de <i>Pheidole</i>		
	E.O. Wilson .....	363
<b>Capítulo 27</b>		
Listado de los géneros de hormigas del mundo		
	F. Fernández .....	359
<b>Capítulo 28</b>		
Lista de las especies de hormigas de la región Neotropical		
	F. Fernández .....	379
 <b>ANEXOS</b>		
<b>Anexo 1:</b>		
El Protocolo ALL: un estándar para la colección de hormigas del suelo		
	D. Agosti y L.E. Alonso .....	415
<b>Anexo 2:</b>		
Listado de museos con colecciones de hormigas		
	C. Lauk, C.R.F. Brandão y D. Agosti .....	419

## Capítulo 5

# Breve introducción a la biología social de las hormigas

*F. Fernández*

Las hormigas son los insectos sociales más conspicuos. Tradicionalmente su biología social se ha reducido a colonias con una reina dominante que es la única con descendencia, asistida por sus hijas infértiles; los machos aparecen ocasionalmente para cuando la colonia va a reproducir otras tantas. Aunque esta sencilla imagen puede aplicarse a varios grupos de estos insectos, el estudio de la fascinante biología de las hormigas ha mostrado un cuadro mucho más complicado, variado y enigmático. Sigue una muy breve introducción a la biología de la colonia, que apenas muestra la “punta del iceberg” en las múltiples estrategias sociales (o no tan sociales) de las hormigas.

Todas las hormigas son sociales. Esto contrasta con las abejas y avispas, en donde sólo fracciones del total de especies son sociales o presentan algún grado de sociabilidad (Wilson 1971; Michener 1974; O’Neill 2001). Por fuera de Hymenoptera el único grupo de artrópodos con todas sus especies sociales es el de las termitas (Isoptera). Algunas hormigas poseen comportamientos derivados que incluso las llevan al parasitismo y la pérdida total de obreras.

Este capítulo se divide en dos partes: La primera es la biología “clásica” de hormigas, con un repaso a los hechos y conceptos que se conocen en el comportamiento de una colonia típica. La segunda parte expone los hechos que muestran la gran riqueza de “desviaciones” en el comportamiento estándar de las colonias, reseñando aquellas excepciones que se están volviendo más comunes de lo esperado. En esta parte veremos que la biología de las hormigas es tan fascinante y llena de sorpresas como su diversidad morfológica y larga historia geológica. Buena parte de la sección II se tomó de *Hormigas no tan sociales* (Fernández 1999).

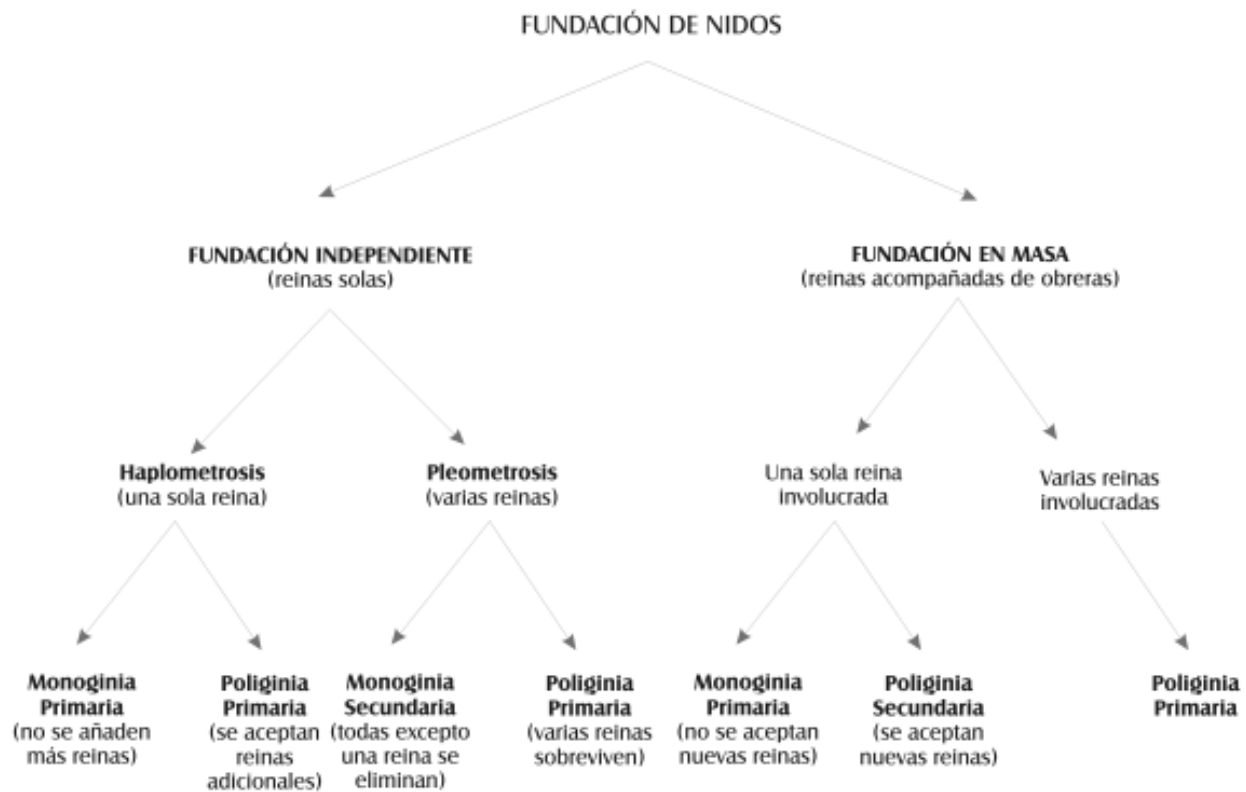
## Biología social de las hormigas

### Ciclo de vida

Primero veamos el ciclo de vida de una colonia común y corriente. El nido (que puede estar en un tronco, en la hojarasca, debajo del suelo, las ramas de un árbol) es el sitio donde todos sus miembros pasarán el resto de sus vidas. Allí encontramos a la reina, que es una hembra fértil, generalmente más grande que las obreras y con los ovarios desarrollados para la puesta de huevos. El término “reina” nos sugiere que ésta goza más o menos de ciertos privilegios, como los reproductivos (la única que pone huevos y tiene descendencia) y de atención personalizada (no sale del nido a buscar comida y a exponerse a depredadores). Sus hijas, las cuales son las llamadas obreras, constituyen la casi totalidad de miembros activos de la colonia. El término obrera tiene también su connotación de “proletariado”, pues éstas han de vivir día a día en los trabajos de la colonia, buscando comida, reparando daños en el nido, defendiendo la casa de

enemigos e intrusos, y más aún, no tienen la opción de ser madres. Mientras la reina vive varios años, la obrera (si no pasa antes algún percance o termina en el estómago de algún otro animal) muy poco, un mes o un año. Y además está el macho, que, como en todos los himenópteros tiene un papel más bien de segundón. Vivirá ara el momento que se le requiera: fecundar a las hembras vírgenes que intentarán iniciar una nueva colonia. Después de esto, poco le queda por vivir o hacer, siendo atacadas y engullidas por otro animal. Cuando la colonia tiene una sola reina se dice que es monogínica.

Hay dos formas básicas en que una colonia puede crearse: por fundación independiente o por fundación en masa (Figura 5.1). En el primer caso las futuras reinas (esto es, hembras ya fecundadas) inician la fundación de una nueva colo-



**Figura 5.1** Formas de fundación de nidos en hormigas (Tomado de Hölldobler y Wilson 1990)

nia solitariamente. Estas hembras tienen tórax masivos, con reservas ricas para afrontar un período largo de espera hasta que nazcan sus hijas que salgan fuera del nido a buscar el sustento. Cuando es una sola reina la fundadora se dice que es un proceso de haplometrosis; si son varias las reinas fundadoras se habla de pleometrosis. En el primer caso, si la reina permanece como la única hembra reproductiva, estamos hablando de monoginia primaria. Si a una colonia se le agregan posteriormente más reinas (reinas supernumerarias), se dice que hay poliginia secundaria. Volviendo al caso de pleometrosis, puede suceder que de las varias reinas fundadoras sólo una sobreviva o quede al mando reproductivo de la colonia: a esto se le llama monoginia secundaria. Si todas (o la mayoría de reinas) sobreviven entonces hay una poliginia primaria.

Volvamos al caso de fundación en masa. Aquí la futura reina (o reinas) están acompañadas de obreras de la colonia madre. Estas hembras son más pequeñas, y sus tórax son masivos con reservas de grasas, dado que estas reinas van a tener una “mano de obra” disponible. Si una sola hembra es la fundadora, puede ser la única presente en la futura colonia (monoginia primaria) o puede admitir reinas supernumerarias (poliginia secundaria). Si se trata de varias reinas iniciando un nido, volvemos al caso de poliginia primaria (Hölldobler y Wilson 1990).

Estas estrategias no son estrictas y estudios recientes muestran que las especies, las poblaciones y las colonias son más flexibles de lo pensado, variando su estructura, dinámica y composición de acuerdo con las circunstancias ambientales, colonias vecinas y demás factores (Bourke y Franks 1995). Por ejemplo, en la hormiga del fuego importada (*Solenopsis invicta*) las poblaciones en su tierra nativa (Brasil) son monogínicas, pero las poblaciones en EEUU, donde son invasoras, son mono o poligínicas (Taber 2000).

## Nidos y colonias

Una colonia pasa más o menos por al menos tres estadios (Hölldobler y Wilson 1990), siendo el descrito arriba el estadio de fundación, en el cual las hembras vírgenes buscan aparearse con machos para iniciar un nuevo nido. Normalmente las hembras salen del nido madre y buscan aparearse con machos venidos de otros sitios distantes. A diferencia de otros grupos, aquí no estamos presenciando galanteos ni elaborados rituales: la hembra puede aparearse con un macho (monandria) o varios (poliandria) con cierta rapidez, pues son bastantes los depredadores dispuestos a darse un banquete con estos insectos ricos en energía. Si la hembra sobrevive quizás encuentre un sitio apropiado para el inicio de la colonia; los machos tienen un triste destino, muriendo en la boca de otro animal o de hambre ante la imposibilidad de



regresar a casa. Suponiendo que alguna de estas hembras pueda sobrevivir a los tantos obstáculos (depredadores, colonias enemigas, falta de lugar para nidificar), esta iniciará un nuevo nido en el cual, en semanas o meses estará en pleno crecimiento (estadio ergonómico). Si la colonia sobrevive a los avatares de depredadores, parásitos, calamidades locales o la competencia (o las trampas de algún mirmecólogo), después de varios años puede llegar a una maduración que geste la producción de hembras vírgenes y machos (estadio reproductivo).

En la fundación tradicional la hembra se encierra para iniciar su colonia “a solas” (fundación claustral). Esta parece ser la forma más común en hormigas. En el caso de fundaciones en masa (referidas arriba) puede darse el caso de “fundación por brote”, en el cual un grupo de hormigas abandona el nido en masa con una o más reinas. También puede darse un proceso menos común (hormigas legionarias), donde un nido puede dividirse en dos con todos sus conjuntos de reinas fértiles, obreras y formas inmaduras (fisión).

Si las colonias ocupan un solo nido se dice que son monódomas, pero si ocupan varios nidos (ceranos entre sí) se habla de colonias polídomas. En un sitio dado, normalmente podemos encontrar con poblaciones de hormigas cuyos colonias y nidos son mutuamente excluyentes, y cuyas obreras presentan hostilidad para con obreras de otras colonias. A estas se les llama multicolonias. Pueden darse casos de lugares en donde las hormigas posean colonias cuyos límites son borrosos, con cierta “mezcla” de obreras de una colonia a la otra sin obstáculos; en este caso se trata de unicolonias.

## ¿Por qué las hormigas son sociales?

Para Carlos Darwin los insectos sociales eran un “abominable problema” para hacer de la selección natural una respuesta satisfactoria para la evolución de las especies. Si las obreras de una colonia son estériles y no dejan descendencia ¿cómo puede actuar la selección sobre ellas? Este “abominable” problema no tuvo una aparente solución sino hasta mediados del siglo pasado, cuando un biólogo (Hamilton) propuso la selección parental, como un compromiso entre genética, parentesco de obreras y selección para explicar la evolución y mantenimiento del comportamiento altruista en las hormigas y otros himenópteros sociales.

En organismos donde el padre y la madre son diploides, cada hijo hereda la mitad de los cromosomas de cada padre, y cada hijo comporta en promedio la mitad de sus genes con cualquier hermano. En hormigas el hecho de que el macho sea haploide crea un desbalance en la repartición genética de la progenie en una colonia. En una colonia con una sola reina, un solo padre y todas las hijas estériles existen pro-

porciones definidas de genes compartidos entre sus miembros. La reina comparte el 50% de sus genes por igual con cualquiera de sus hijos. Cada una de sus hijas (obreras) comparte un 75% con cualquiera de sus hermanas. Si una de estas obreras pudiera procrear, estaría compartiendo un 50% de sus genes con cada miembro de su progenie: los descendientes de esta obrera compartirían menos del 40% de sus genes con sus tías. Entonces, para una obrera es mejor “invertir” energía en cuidar hermanas (con las cuales comparte más genes) que criar su propia descendencia (con la cual comparten menos genes).

Desde mediados de la década de los 60 la propuesta de Hamilton gozó de aceptación y recepción entre evolucionistas y etólogos, como una explicación a la existencia de división de la reproducción en himenópteros sociales. Para Hamilton (1964) el desbalance genético causado por la haplodiploidía es la clave en la evolución de la sociabilidad en himenópteros sociales. En la colonia típica puede ser más conveniente para una obrera cuidar y mantener a sus hermanas que tener sus propias hijas. Al “invertir” energía en sus hermanas está salvando más de sus propios genes, y puede ser una estrategia más provechosa que arriesgarse a fundar y mantener su propia colonia. Obsérvese también que una obrera está compartiendo tan sólo un 25% con cada uno de sus hermanos, y la reina estaría compartiendo también 25% con cualquiera de sus nietas. Así, entre todas estas opciones de parentesco, conviene a las reinas evitar que sus hijas sean madres, y a las obreras les es más provechoso renunciar a la procreación y cuidar de la colonia, aún a costa de sus vidas.

La propuesta de Hamilton no es la única para explicar la sociabilidad en insectos. En 1974 Alexander propuso que en estos insectos la reina manipula a sus hijas para su propio beneficio, obligándolas a cuidar de su progenie e impidiéndoles engendrar: esta es la hipótesis de la *manipulación parental*. Cinco años después Mary J. West-Eberhard (1979), especialista en avispas sociales, propone que una obrera puede aumentar su éxito reproductivo colaborando en la colonia, en vez de fundar su propio nido (hipótesis *mutualista*).

Para algunos evolucionistas, cada una de estas propuestas puede explicar el fenómeno de la sociabilidad en los himenópteros, aunque la elegancia y matemática de Hamilton han hecho de la selección parental la favorita en el estudio de la sociabilidad en hormigas y otros himenópteros (Wilson 1971). De hecho, para algunos investigadores las aparentes violaciones a esta propuesta (colonias poliginicas, etc: véase la Parte II de este capítulo) pueden explicarse dentro del cuerpo teórico de las ideas de Hamilton, sin afectar seriamente su robustez (Bourke y Franks 1995). Por otra parte, las termitas son sociales pero no son haplodiploides, por lo cual el sesgo genético no puede aplicarse a ese orden de insectos.



## Hormigas no tan sociales

Investigaciones recientes han mostrado que las colonias de hormigas tradicionales pueden ser menos comunes de lo pensado, y que aquellas formas de comportamiento “anómalas” son más comunes de lo creído: colonias con múltiples reinas, reinas con múltiples apareamientos, reinas y obreras polimórficas, nidos sin reinas, obreras que asesinan a sus reinas, nidos con intercambio de obreras y aceptación de reinas extrañas, machos longevos. Las estrategias de comportamiento social en las hormigas son mucho más variadas, ricas y sorprendentes de lo creído hasta hace poco. Estos nuevos estudios comprometen la propuesta realizada en los 70 para explicar el alto grado de “sacrificio” o altruismo en estos insectos.

Si la genética (bajo la mira neodarwinista) no puede explicar todas las manifestaciones “anómalas” en el comportamiento social de las hormigas, ¿dónde puede estar la luz en el túnel? Algunos investigadores piensan que la teoría y principios de la autorganización pueden ayudar a entender.

### Número de reinas

Además de las colonias monogínicas (con una sola reina), existen aquellas donde coexisten varias reinas funcionales (poliginia). Las especies mono tienden a diferir en varios atributos con las poligínicas. Por ejemplo en el primer caso las reinas suelen ser de larga vida en colonias que se reproducen por haplometrosis, mientras que en el segundo caso las reinas suelen ser más pequeñas, de corta vida, y las colonias se pueden expandir por pleometrosis o fisión del nido. También se cree que el número de reinas es una estrategia como respuesta a factores ambientales, riesgos de fundación sin ayuda, costos de dispersión (Heinze y Tsuji 1995). Lo destacable es que el número de reinas incrementa las probabilidades de que las obreras del nido tengan poca relación entre sí, compartiendo pequeñas fracciones de genes. En nidos con múltiples reinas es más difícil aplicar la propuesta de Hamilton, pues muchas obreras estarían defendiendo un nido y manteniendo progenies nuevas de obreras con las cuales compartirían escasas relaciones de sangre.

### Poliandria

Aunque algunas reinas se aparean sólo una vez (monandria), algunas se aparean varias veces con diferentes machos (poliandria) antes de fundar un nuevo nido. Aunque algunos de estos machos sean del mismo nido, otros provienen de nidos vecinos y aún otros más de lugares lejanos. Esto, por supuesto, influencia el grado de parentesco de las obreras de la colonia, como en el caso de la poliginia. En algunos casos, si las reinas de colonias poligínicas tienen múltiples apareamientos, el grado de heterogeneidad genética es aún mayor.

### Gamergates

Se ha detectado en muchas especies de hormigas cazadoras (Ponerinae) nidos con obreras que se aparean y ponen huevos fértiles (gamergates). Estas obreras reproductoras reemplazan la función de la inexistente reina. En algunos casos se ha observado que hay contiendas y peleas ritualizadas (raras veces terminando en heridas graves) entre obreras dominantes para lograr el preciado puesto de reproductora de la colonia. Las subordinadas, aunque acepten a la dominante, están continuamente al acecho para desbancar a la líder o destruirle sus huevos. A este comportamiento no podemos llamarle precisamente altamente social: las obreras subordinadas parecen hacer su oficio a “regañadientes”.

### Partenogénesis obligada

El nacimiento de machos de huevos no fertilizados (hecho común en himenópteros) corresponde al tipo de partenogénesis arrenótoica. Pero el otro tipo de partenogénesis, telitoca, que implica el nacimiento de hembras de madres no fertilizadas, es raro en hormigas. En Japón se han estudiado dos especies de hormigas, *Pristomyrmex pungens* y *Cerapachys biroi* donde existe partenogénesis telitoca obligada.

En una serie de interesantes experimentos Tsuji (1988) mostró que los nidos de *Pristomyrmex* carecen de machos y hembras fértiles. Por lo menos un gran grupo de obreras (las intranidales) poseen ovarios desarrollados y pueden poner huevos viables. El hecho de que no exista una casta reproductora (la reina) diferenciable por morfología y comportamiento de una casta infértil (las obreras) hace difícil aplicar a esta especie los parámetros aplicados a formas eusociales (Hölldobler y Wilson 1990).

### Parasitismo y esclavismo

Aunque en porcentaje pequeño, algunas especies de hormigas han dejado las complejidades del comportamiento social para tomar ciertos atajos. Algunas especies han perdido la casta obrera y sólo poseen belicosos soldados que atacan nidos de hormigas, saquean huevos y larvas y las transportan hasta sus propios nidos. Las obreras que nacen servirán a sus raptoras (y no a sus hermanas originales) y quedarán en condición de esclavas de por vida. Cuando mueran, las esclavistas buscarán otro nido y repetirán el ciclo. En un extremo mayor, en algunas pocas especies las reinas invaden nidos ajenos y lo explotan temporal o permanentemente para el beneficio de su propia descendencia (Buschinger 1990). Estas prácticas parasíticas son también variadas, desde coexistencia hasta eliminación total de la reina o hembras asaltadas.

## ¡Matricidios?

Las hormigas del fuego (*Solenopsis* grupo *geminata*) son de las más estudiadas entre los formícidos gracias a su importancia económica. Recientemente Balas y Adams (1996) estudiaron la mortalidad de reinas en *Solenopsis invicta*. En esta especie, que ha invadido el sur de los EEUU, existe la fundación de nuevas colonias con el concurso de varias reinas (pleometrosis). Con el nacimiento de las obreras, aumenta la inestabilidad de las reinas produciendo agresividad entre ellas. Las propias obreras contribuyen a la eliminación de reinas. Los experimentos de estos investigadores mostraron, sorprendentemente, que en casos donde la mayoría de obreras correspondían a una sola reina, esta no tenía (como era de esperarse) buenas opciones de sobrevivir. En otras palabras, el hecho de ser la madre principal no evitaba que pudiese ser eliminada por sus propias hijas. El matricidio no es de esperarse en estos insectos altamente sociales. Al parecer, los lazos de sangre entre madres e hijas es lo menos importante cuando llega el fatal momento de escoger una sola reina.

## Conflicto de intereses

Los apartados anteriores han mostrado, en pocas palabras, la gran heterogeneidad genética que se puede observar dentro de hormigas. Esto ha hecho pensar que existe un conflicto de intereses entre reinas y obreras por la producción de machos. En colonias monogínicas y monandrias las obreras comparten más genes con sus hermanas que con sus hermanos. Algunos piensan que las obreras preferirían invertir más recursos en otras hermanas (con las cuales comparten más genes) que en sus hermanos (menos genes compartidos), en oposición a la reina, la cual invierte recursos iguales en cada sexo (hijas e hijos) pues con cada uno de éstos comparte genes en proporciones iguales.

En 1976 Trivers y Hare propusieron que, debido al conflicto entre reinas y obreras por la producción de la prole, estas invertirán tres veces más en la producción de hermanas que en machos. Esta es la famosa proporción 3:1, en oposición a la de la reina, 1:1. Esto crea un balance de fuerzas entre madre e hijas, donde ésta tenderá a evitar que aquellas tengan sus propios hijos (por partenogénesis), pues éstos (los nietos) compartirán apenas un 25% de genes con la abuela.

Existen datos poco uniformes sobre la extensión de este conflicto y su resolución. Algunos resultados sugieren que son las obreras las que “ganan” en este conflicto, pero aparentemente en la contienda se usa el engaño y la agresión ((Heinze *et al.* 1994).

## ¿Es suficiente la selección parental para explicar la eusociabilidad?

Se debe a Hamilton (1964) la formulación matemática y teórica de aquello que se acuñaría como selección parental (*[kin selection]* véase arriba, Parte I). En Bourke y Franks (1995)

se define: “Selección parental es la selección natural de genes para acciones sociales por vía de los genes compartidos entre el protagonista de la acción y sus parientes”. Estos autores consideran esta propuesta como una teoría de “nivel profundo” y no una “hipótesis local”. En efecto, como teoría que genere estudios de corroboración, produjo un gran impacto en la biología evolucionaria y del comportamiento (Futuyma 1998), y, de hecho, cierta sensación de poder explicativo (Dawkins 1981).

Pero, ¿realmente se trata de una teoría fuerte? Una primera objeción, señalada arriba, es que, al descansar sobre sistemas haplodiploides sólo es aplicable a himenópteros. Las termitas, todas sociales, son diploides. Existe incluso un mamífero social (rata topo de África) y muy recientemente se encontró un crustáceo marino social (aparentemente diploide). Por otro lado, existen algunos artrópodos (p.e. en escarabajos y ácaros) donde hay haplodiploidía pero no comportamiento social.

Si nos limitamos sólo a los himenópteros, la sociabilidad es un fenómeno más bien poco frecuente. De las más de 200.000 especies descritas sólo un pequeño porcentaje es altamente social, alrededor de 16.000 especies, menos del 8% (Snelling 1981). Puesto que la proporción de nuevas especies que se están descubriendo (o que se estiman) es mayor en las formas solitarias que en las sociales (La Salle y Gauld 1991), el porcentaje de sociales puede ser aún más pequeño. ¿Por qué la sociabilidad no es más alta en un orden tan diverso y tan antiguo?

Se conocen los himenópteros desde el Triásico, hace más de 200 millones de años. Se argumenta que en estos insectos ha existido una serie de atributos que los han “predispuesto” para la sociabilidad, como construcción elaborada de nidos, uso de feromonas, comportamiento cooperativo en hembras, posesión de aguijón. Así, la selección parental estaría reforzada por estos atributos y no necesariamente por sí sola sería la explicación de la sociabilidad en Hymenoptera. Sin embargo, existen varios linajes de avispa y abejas con todos estos requisitos y sin ningún asomo de sociabilidad. En las avispas cazadoras de arañas (Pompilidae), p.e. no hay eusociabilidad sino a lo sumo cierto grado de construcción cooperativa de nido de barro en especies de *Ageniella*. En otra familia importante y con ricos repertorios de construcción y aprovisionamiento de nidos, como Crabronidae (=Sphecidae), hay algunas formas semisociales pero la alta sociabilidad sólo se conoce en un género, *Microstigmus*.

Algunos de los apartados de arriba han mostrado una serie de comportamientos que se consideraban “inusuales” en hormigas. Bajo la perspectiva de la selección parental sus adherentes han visto estos casos como excepciones o desviaciones que se pueden “acomodar” al cuerpo de la teoría hamiltoniana. Sin embargo, a medida que crecen las evidencias de que los comportamientos “inusuales” no son tan inusuales, puede ser cada vez más engorroso acomodar las

nuevas observaciones a la teoría defendida. Quizás podría ser mejor buscar otras explicaciones y examinar otras teorías por si el edificio hamiltoniano se cae estrepitosamente.

## Autorganización y sociabilidad

Nacida dentro de la física y química para “describir la emergencia de patrones macroscópicos más allá de procesos e interacciones definidas en el nivel microscópico” (Bonabeau *et al.* 1997), la *teoría de la autorganización* se ha extendido al campo de la biología, particularmente el de la etología, y finalmente a los insectos sociales (p.e. Aron 1990). La teoría se ha aplicado a diversos patrones de comportamiento en hormigas (p.e. *Leptothorax*, *Solenopsis* y *Pheidole*), abejas (*Apis*), avispas sociales (*Polistes*) y termitas (*Macrotermes*).

Bonabeu y colegas definen autorganización como “el conjunto de mecanismos dinámicos por los cuales aparecen niveles globales en un sistema a partir de interacciones entre sus componentes de bajo nivel”. Se trata de una “propiedad emergente” más allá de ser una propiedad impuesta sobre el sistema por una influencia externa.

La autorganización posee cuatro “ingredientes”. 1- Reacción positiva (amplificación): acciones simples que promueven la creación de estructuras (p.e. el reclutamiento de hormigas a una fuente de alimentos); 2- Reacción negativa: contrapeso a la reacción positiva, p.e. ayudando a la estabilización de un patrón colectivo (saturación, agotamiento, competencia) (p.e. cuando el número de obreras disponibles es insuficiente para explotar una fuente de alimento, o llegan hormigas de otra colonia o especie a esta fuente de alimentación); 3- Amplificación de fluctuaciones: por ejemplo, las acciones al azar (hormigas buscando alimento caminando sin rumbo fijo) pueden descubrir soluciones espontáneamente (toparse con una rica e inexplorada fuente de alimento); 4- Interacciones múltiples: Bajo una “mínima densidad de individuos mutuamente tolerantes” un individuo de una colonia puede generar una estructura autorganizada. Consecuentemente, los autores de esta propuesta resumen tres características de la autorganización: 1- La creación de estructuras espaciotemporales en un medio inicialmente ho-

mogéneo; 2- La posible coexistencia de diferentes estados estables (“multiestabilidad”); 3- La existencia de bifurcaciones en frente de parámetros variables.

La aplicación de las ideas arriba expuestas a varios aspectos en el comportamiento de los insectos sociales ha mostrado algunas consecuencias interesantes. Sus investigadores se apresuran a aclarar que la autorganización no es “mecanismo universal” y que variadas acciones de comportamiento en insectos sociales pueden tener otra explicación (p.e. el uso de la feromona por la reina para el control de la colonia). Estas personas piensan que su teoría puede incluso coexistir con otras propuestas.

Existen dos aspectos atractivos en la autorganización: primero, se puede aplicar a todos los insectos sociales. La selección parental descansa en el mecanismo de la haplodiploidía, universal en Hymenoptera, pero ausente en Isoptera (termitas). Segundo, supera el problema de los bajos grados de cercanía genética entre individuos de una misma colonia (p.e. poliginia, poliandria, reinas adoptadas), el cual ha sido un problema importante para la selección parental. Acerca del origen y evolución de la sociabilidad, la autorganización no ofrece respuestas completas. No explica, p.e., el origen de comportamiento social en los artrópodos, aunque, según sus autores, “no contradice sino que complementa las teorías en evolución”. De hecho, sus propagadores piensan que puede hablarse de selección operando sobre sistemas autorganizados, y que algunos de éstos puede ser “favorecidos por la evolución”.

## Perspectivas

Probablemente, como en otras áreas de la ciencia, no encontremos nunca un mecanismo universal que explique satisfactoriamente el origen y mantenimiento de la sociabilidad en los artrópodos y otros organismos. Puede que cada uno de los expuestos someramente en este artículo tenga parte de la respuesta, sin excluirse mutuamente. Quizás necesitemos de nuevas formas de enfrentar el fenómeno: aunque sólo un pequeño porcentaje de especies en el mundo es social, su preponderancia en los ecosistemas terrestres es indiscutible.

**Cuadro 5.1** Glosario de términos en biología del comportamiento en hormigas (Basado en Hölldobler y Wilson 1990 y Bourke y Franks 1995).

<b>Reina:</b> Hembra reproductora en una colonia.	<b>Ergatoide:</b> Hembra reproductora permanentemente sin alas.
<b>Obrera:</b> Hembra generalmente infértil, o fértil pero inhabilitada para reproducirse, de una colonia.	<b>Gamergate:</b> Obrera que se ha apareado y puede reemplazar a la reina.
<b>Soldado:</b> Obrera con atributos morfológicos y/o de comportamiento dirigidos principalmente a la defensa del nido.	<b>Macraner:</b> Macho grande.
	<b>Micraner:</b> Macho pequeño.

<p><b>Macrogyne:</b> Reina grande, alada (común en colonias monogínicas).</p> <p><b>Microgyne:</b> Reina pequeña (en algunas colonia poligínicas).</p> <p><b>Casta:</b> Cualquier conjunto de individuos de un tipo particular de morfología o edad, o ambos, que realizan labores especializadas en la colonia. Más estrictamente, cualquier conjunto de organismos en una colonia dada que se distinguen morfológicamente y se especializan en comportamiento (Hölldobler y Wilson 1990).</p> <p><b>Monoginia:</b> Estado de una colonia donde sólo hay una reina operativa.</p> <p><b>Monoginia:</b> Colonia funcional con varias reinas presentes, pero donde sólo una realmente monopoliza la puesta de huevos.</p> <p><b>Oligoginia:</b> Colonia con unas pocas reinas fértiles que muestran algún grado de hostilidad entre ellas.</p> <p><b>Poliginia:</b> Estado de una colonia donde hay varias reinas fértiles y poniendo huevos.</p> <p><b>Poliginia primaria:</b> Aquella que es producto de fundación por asociación de reinas.</p> <p><b>Poliginia secundaria:</b> Aquella que es producto de una colonia monogílica que secundariamente adopta nuevas reinas.</p> <p><b>Haplometrosis:</b> Fundación de colonia por una sola reina.</p> <p><b>Pleometrosis:</b> Fundación de colonia por más de una reina.</p> <p><b>Admisión de reinas:</b> Cuando una colonia admite o adopta nuevas reinas.</p> <p><b>Fundación claustral:</b> Fundación de una colonia por una o varias reinas, las cuales se valen únicamente de sus propias reservas en su cuerpo, sin búsqueda de alimento por fuera del nido.</p>	<p><b>Fundación dependiente:</b> Cuando la creación de una nueva colonia depende de obreras, como en la fundación por brote, o adopción de reinas.</p> <p><b>Fundación en masa:</b> Creación de una nueva colonia por una o varias reinas asistidas por un grupo de obreras. Si son pocas obreras se trata de fundación por brote, si son muchas se trata de fundación por fisión.</p> <p><b>Fundación por "brote":</b> Fundación de una colonia por parte de una (o varias) reina(s) que abandonan el nido madre en compañía de un séquito de obreras.</p> <p><b>Fundación por fisión:</b> Fundación de una colonia por parte de una (o varias) reina(s) que abandonan el nido madre en compañía de un gran grupo de obreras (común en hormigas legionarias).</p> <p><b>Monódoma:</b> Colonia que ocupa un nido.</p> <p><b>Polídoma:</b> Colonia que ocupa varios nidos vecinos.</p> <p><b>Unicolonia:</b> Colonias en un sitio dado, cuyos nidos no poseen límites y cuyos miembros no son hostiles entre sí.</p> <p><b>Multicolonia:</b> Colonias mutuamente excluyentes y hostiles en un sitio dado.</p> <p><b>Supercolonia:</b> Población unicolonial.</p> <p><b>Partenogénesis:</b> Hembras que producen progenie sin concurso del macho. Los machos que nacen de huevos no fertilizados (haploides) comprenden la partenogénesis arrenótoa. La partenogénesis que produce hembras se llama telítoca.</p> <p><b>Diploide:</b> Organismo con dos complementos de cromosomas (2n).</p> <p><b>Haploide:</b> Organismo con un complemento de cromosomas (n).</p> <p><b>Selección parental:</b> Cuando la propagación de unos genes se afecta por la influencia que sus poseedores puedan tener en sus parientes, quienes también llevan esos genes.</p>
---	---

## Literatura citada

- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:325-383.
- Aron, S. 1990. Self organizing spatial patterns in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr), pp. 438-451 en R.K. Van der Meer, K. Jaffé y A. Cedeño, eds., *Applied Myrmecology: A world perspective* Westview Press.
- Balas, M.T. y E.S. Adams. 1996. The dissolution of cooperative groups: mechanisms of queen mortality in incipient fire ant colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38:391-399.
- Bonabeau, E., G. Theraulaz, J.L. Deneuborg, S. Arona y S. Camazine. 1997. Self-Organization in social insects. *Tree* 12(5):188-193.
- Bourke, A.F.G. y N.R. Franks. 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, NY.
- Buschinger, A. 1990. Regulation of worker and queen formation in ants with special reference to reproduction and colony development, pp. 37-57, in: W. Engel, ed., *Social Insects. An evolutionary approach to castes and reproduction*. Springer Verlag.

- Dawkins, R. 1981. *The extended phenotype*. W.H. Freeman & Co.
- Fernández, F. 1999. *Innovación y Ciencia* 7(3):23-29
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology* (3 ed.). Sinauer.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.
- Heinze J., B. Hölldobler y C. Peeters. 1994. Conflict and cooperation in ant societies. *Naturwissenschaften* 81:489-497.
- Heinze, J. y K. Tsuji. 1995. Ant reproductive strategies. *Research in Population Ecology* 37(2):135-149.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- LaSalle, J. y I. Gauld. 1991. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia* (Appendice) 74(3):315-334.
- Michener, C.D. 1974. *The Social Behavior of the Bees*. Harvard University Press, Cambridge.
- O'Neill, K.M. 2001. *Solitary Wasps: Behavior and Natural History*. Cornell University Press, Ithaca, 406 pp.
- Snelling, R.R. 1981. Systematics of Social Hymenoptera, pp. 369-453 in H.R. Hermann, ed., *Social Insects* Vol. II Academic Press.
- Taber, S.W. 2000. *Fire Ants*. Texas A&M University Press, College Station.
- Tsuji, K. 1988. Obligate parthenogenesis and reproductive division of labor in the Japanese queenless ant *Pristomyrmex pungens*. *Behavioral and Ecological Sociobiology* 23:247-255.
- Trivers, R.L. y H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191:249-263.
- West-Eberhard, M.J.. 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* 123(4):222-234.
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge.

