

EVOLUCIÓN DE LA EUSOCIABILIDAD EN LOS INSECTOS

Ignacio Fernández Escudero

EBC, Department of Conservation Biology and Genetics, Uppsala University.
Box 7003; SE-75007 Uppsala (Sweden)
ignacio.fernandez@genetik.uu.se

Resumen

En 1963 Hamilton propuso su teoría de la selección por parentesco como una explicación de la eusociabilidad en los himenópteros. Mostró que en sociedades encabezadas por una reina apareada una sola vez, las obreras elegirán criar a sus hermanas, con las que están más emparentadas (0,75) que con sus hijas (0,5). Trivers & Hare (1976) mostraron que las obreras podían aprovechar este beneficio sólo desviando la proporción sexual en favor de sus hermanas reproductoras hasta alcanzar el famoso equilibrio dentro de la población de 3:1 (hembras: machos). Además, su estudio puso de manifiesto el conflicto reina-obrera dentro de la colonia, ya que la reina favorecería una proporción sexual equitativa (1:1). Trabajos posteriores han extendido el alcance de la teoría de la selección por parentesco a un amplio rango de situaciones. Actualmente se requieren estudios empíricos que contrasten las hipótesis generadas. La explicación de la eusociabilidad en las termitas ha recibido menor atención y todavía no existe ninguna teoría satisfactoria que la explique. Por tanto, es probable que tanto en Hymenoptera como en Isoptera varios factores hayan contribuido a la evolución del estado de eusociabilidad.

Palabras clave: Evolución, Insectos sociales, Eusociabilidad, Eficacia familiar, Parentesco.

Evolution of eusociality in insects

Abstract

In 1963 Hamilton proposed his seminal theory of kin selection as an explanation for eusociality in the Hymenoptera. In societies headed by a single mated queen, he showed that workers are selected to raise more related sisters (0.75) instead of daughters (0.5). Trivers & Hare (1976) later showed that workers could only exploit this benefit by biasing colony sex ratio in favour of their reproductive sisters, up to the famous population equilibrium of 3:1 (females: males). In addition their treatment highlighted the queen-worker conflict within the colony, since the queen will favour an equal sex ratio (1:1). A considerable body of work has extended the theory of kin selection scope to a range of situations. Further work is now required to test the hypotheses generated. Explaining eusociality in termites has received less attention and as yet no single theory has proved satisfactory. Indeed for both Hymenoptera and Isoptera it is likely that several factors have contributed to the evolution of the eusocial state.

Key words: Evolution, Social insects, Inclusive fitness, Eusociality, Relatedness.

IMPORTANCIA DE LOS INSECTOS SOCIALES

De siempre, las sociedades de insectos han atraído al hombre, desde los antiguos griegos, con la famosa fábula de la cigarra y la hormiga de Esopo, hasta los aborígenes australianos, como lo demuestran sus pinturas rupestres donde se ven representadas las hormigas odre. Así, no es extraño que casi todos nosotros nos hayamos parado alguna vez a mirar cómo trabajan y hayamos quedado maravillados por su organización. Lo mismo pasa a nivel científico, donde siempre ha sido un grupo que ha recibido especial atención. Wilson (1971) propone dos razones para explicar por qué esto es así. La primera se refiere a que sus sociedades constituyen uno de los logros evolutivos más grandes, con una organización que llega a altos niveles de complejidad, y la segunda es su dominancia ecológica en la Tierra. En la mayoría de los ecosistemas constituyen los principales depredadores de invertebrados. Su biomasa y gasto de energía superan, en muchos lugares, a los de los vertebrados, como ocurre en la pluviselva amazónica

donde sólo las hormigas y termitas representan la tercera parte de la biomasa animal. Otro dato revelador de su presencia es el hecho de que el peso de las hormigas que habitan el planeta iguala al de la humanidad. Así que lo único que nos salva de que no dominen el globo es que se comen unas a otras (Hölldobler & Wilson, 1990). Estas razones, junto a su importancia económica, ya sea por la producción de productos útiles para el hombre como la miel, ya por su carácter de especies plaga, hacen que el estudio de las sociedades de insectos haya tenido un atractivo especial. Tanto es así que actualmente ocupa un lugar destacado en los estudios entomológicos. Sólo en los últimos ocho años cerca de 95.000 trabajos (dato obtenido del Institute for Scientific Information®, <http://www.bibsys.no/isearch/sverige.html>) han versado de alguna manera sobre los principales grupos de insectos sociales, himenópteros (avispa, abeja y hormiga) e isópteros (termitas).

Tabla 1
Niveles de organización social en los insectos (Crozier & Pamilo, 1996)

	Cuidado continuado de juveniles	Cuidado cooperativo de la prole	División de labores reproductoras	Colonias con al menos dos generaciones de adultos	Ponedores de huevos diferenciados morfológicamente
Solitaria	-	-	-	Sin colonias	-
Subsocial	+	-	-	-	-
Parasocial					
<i>Comunal</i>	+	-	-	-	-
<i>Cuasisocial</i>	+	+	-	±	-
<i>Semisocial</i>	+	+	+	-	-
Eusocial					
<i>Primitiva</i>	+	+	+	+	-
<i>Avanzada</i>	+	+	+	+	+

El presente trabajo es un intento de explicar cómo ha podido surgir la eusociabilidad en dichos grupos. Debido a que el panorama está más claro en los himenópteros me basaré principalmente en este grupo y describiré de forma sucinta qué se sabe sobre dicha evolución en los isópteros, grupo en el que este punto permanece todavía oscuro.

¿QUÉ ES LA EUSOCIABILIDAD?

La sociabilidad en los insectos presenta una gran diversidad de niveles de desarrollo, desde las especies que se relacionan con sus semejantes solamente para aparearse hasta las grandes colonias de termitas u hormigas. En la tabla 1 se representan, de menor a mayor complejidad, varios niveles de organización, desde los considerados solitarios hasta los eusociales avanzados. Estos grados están basados en el mayor o menor cumplimiento de tres características: el solapamiento de más de una generación, la división de las labores reproductivas y los cuidados parentales compartidos (Wilson, 1971). Dentro de los insectos, se consideran eusociales a las abejas y avispas eusociales, a las hormigas y a las termitas. Además existen otros insectos que también han sido situados en este grupo, aunque no siempre cumplen las tres normas antes mencionadas. Así, se encuentran especies de áfidos en los que hay una casta de soldados, lo que hizo que Itô (1989) los considerara eusociales aunque les faltaba el solapamiento de generaciones. Otro ejemplo es el escarabajo ambrosia, *Austroplatypus incompertus*, que ha sido denominado eusocial por el predominio de colonias con una hembra apareada y varias que no lo han sido (Kent & Simpson, 1992). Y por último, están los trips, grupo que también presenta haplodiploidía (véase más adelante) y donde algunas especies australianas presentan individuos de ambos sexos con grandes pinzas, que utilizan para defender al resto del grupo. Estos soldados tienen una fecundidad reducida por lo que Crespi (1992) argumenta que estas especies podrían ser consideradas eusociales.

HISTORIA NATURAL DE LOS INSECTOS EUSOCIALES

Aunque la eusociabilidad se puede encontrar en cinco subórdenes de insectos, en el resto del artículo sólo me voy a referir a los isópteros y principalmente a los himenópteros, grupos en los que se dan claramente las tres reglas antes mencionadas. Sus características principales son (Crozier & Pamilo, 1996):

Himenópteros

Son insectos holometábolos, y las larvas de los que son sociales están bastante desamparadas sin los cuidados de los adultos, que las alimentan y cuidan durante su crecimiento. La mayor parte del tiempo las colonias están formadas por hembras, ya que los machos aparecen por un corto periodo y su única misión es reproductora. Debido a esto todo el trabajo en la colonia es realizado por las hembras. Existe una clara división entre las tareas que realizan unas y otras. La más importante de éstas es la que se produce entre la(s) reproductora(s) y las obreras, lo que la mayoría de las veces se traduce en diferentes tipos de morfologías (Fig. 1). La determinación del sexo es por haplodiploidía, lo que significa que los huevos no fertilizados dan lugar a machos y los huevos fertilizados producen hembras; debido a este hecho los machos sólo tienen una dotación cromosómica, que proviene de la madre. Las especies varían ampliamente en la diversidad y complejidad de las castas (Fig. 1), así como en el tamaño y la complejidad de las colonias, desde pocos individuos en las sociedades más primitivas hasta varios millones en las hormigas cortadoras de hojas. Lo mismo ocurre con los ciclos vitales. La fundación de la colonia puede ser independiente, cuando es iniciada por una reina solitaria, o dependiente, cuando son varias las reinas que la fundan o cuando la(s) reina(s) es(son) acompañada(s) por obreras desde el principio. Muchas abejas y avispas tienen normalmente colonias anuales; sólo las reinas hibernan y ellas establecen una nueva colonia al año siguiente. Las abejas de la miel, las abejas sin aguijón, las avispas polibinas fundadoras por enjambre, las hormigas y las termitas tienen colonias perennes. En muchas especies, la colonia puede reclutar nuevas reinas y reemplazar las viejas o tener varias de ellas coexistiendo en la misma colonia.

Isópteros

Todas las termitas son eusociales. Los datos actuales señalan que son difiléticas y que han evolucionado de las cucarachas (Vawter, 1991; DeSalle et al., 1992). Comúnmente, las termitas son divididas en dos grupos, las superiores y las inferiores, basados en diferencias básicas como la diversidad de castas y la clase de simbiosis (ciliados en las inferiores, y bacterias en las superiores).

Las termitas son hemimetábolos y todos los individuos, excepto los reproductores, son inmaduros (Noirot & Pasteels, 1987). En muchas termitas inferiores los individuos trabajadores son larvas tardías, ninfas y *pseudogates* (individuos diferenciados de las ninfas por la pérdida de los

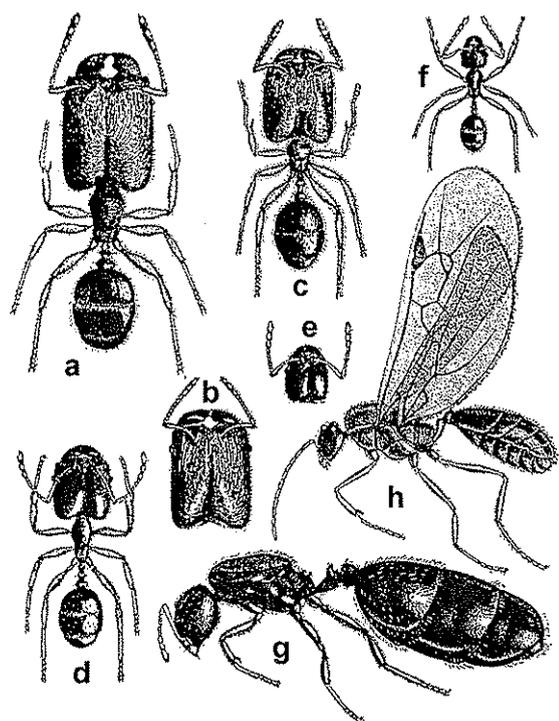


Fig. 1.- Representación de las castas de obreras, la reina y el macho en *Pheidole kingi instabilis*. Las obreras presentan una variación continua en el tamaño (a-f) que va de las *mayor* a las *minor*. La hembra (g) y el macho (h) también están presentes (tomado de Wheeler, 1910).

primordios alares) (Fig. 2) y en las familias Rhinotermitidae, Martotermitidae, y Hodotermitidae, son verdaderas obreras. En las termitas superiores, los trabajadores pertenecen a la casta terminal de verdaderas obreras, incapaces de más mudas. Parte de estas obreras evolucionan a otra casta especializada, los soldados. Ambos sexos son diploides y toman parte en un amplio rango de actividades en la colonia aunque, en algunas especies, los soldados pertenecen sólo a un sexo (Noirot & Pasteels, 1987). En las termitas inferiores, los individuos trabajadores pueden mudar a reproductores y no representan obligatoriamente una casta estéril o terminal. Las castas estériles son los soldados y las verdaderas obreras, quienes no pueden volver a ser reproductores. Esta última casta ha evolucionado al menos tres veces en las termitas (Noirot & Pasteels, 1987; Myles & Nutting, 1988).

En resumen, hay dos grupos eusociales mayoritarios en los insectos, himenópteros e isópteros. Ambos presentan una gran diferencia entre sí, los primeros son haplodiploides y los segundos diploides; esto origina que las teorías para la aparición de sociabilidad en ambos grupos sean muy diferentes. A continuación voy a tratar el caso haplodiploide, donde hay una idea más clara de como ha aparecido la eusociabilidad.

Los himenópteros son haplodiploides

El que los machos sean haploides y nazcan de huevos no fecundados tiene importantes consecuencias para la evolución social (Hamilton, 1964a, b) (Fig. 3 y Tabla 2):

1. Permite a las hembras no apareadas producir hijos.
2. La hembra que pone los huevos puede controlar la proporción sexual decidiendo si éstos son fecundados o no.

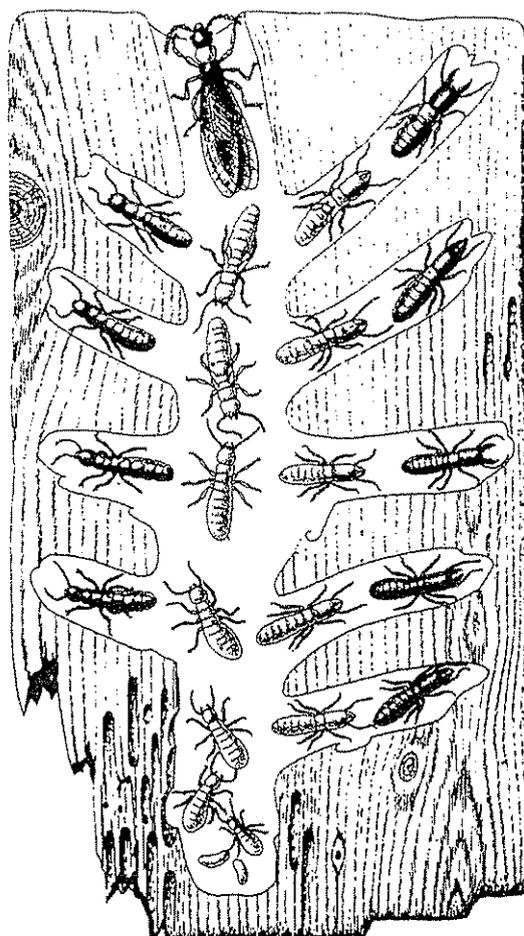


Fig. 2.- Colonia de la termita inferior *Kalotermes flavicolis*. Se representan las diferentes castas, obreras (color blanco), los soldados (individuos con grandes mandíbulas) y los sexuales (individuo alado) (procedente de Lüscher, 1953).

3. El sistema hace que el parentesco genético entre parientes cercanos derive en una vía diferente al sistema diploide (Cuadro 1). Este hecho ha sido esencial en las explicaciones de la evolución social en los himenópteros y el origen del conflicto reina-obrera, que explicaré más adelante.

En un sistema diploide normal una hembra estará relacionada genéticamente de igual manera con su hermana que con su hija, ya que con ellas comparte el 50% de sus genes. Pero en el caso de la haplodiploidía, una hembra estará más relacionada con su hermana (75%) que con su hija (50%).

	Hija-madre	Hermana-hermana
Diploide	$(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = 0,5$	$(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = 0,5$
Haplodiploide	$(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = 0,5$	$(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) + (1 \times \frac{1}{2}) = 0,75$

En el cuadro 1 se explica el origen de estas fórmulas y cómo se han calculado los grados de parentesco dados en la tabla 2.

Este desequilibrio del grado de parentesco afecta a las relaciones familiares en muchos niveles, como se puede ver en la tabla 2 y la figura 3. Existen circunstancias tan especiales como que los machos no están emparentados en absoluto con sus hijos y que una hija lo está al 100% con su padre, o que una hembra presenta el mismo grado de parentesco con su hermana que con su sobrino.

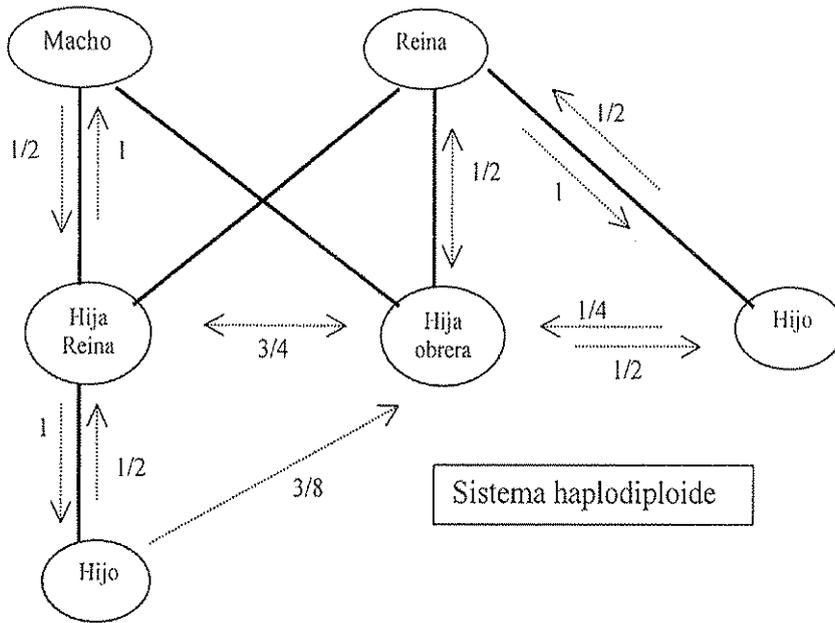


Fig. 3.- Representación de los cruces en una familia en la que los machos son haploides. Los hijos sólo descienden de la reina (huevos no fertilizados) y las hijas de la reina y el macho (huevos fertilizados). Se indican los grados de parentesco entre los miembros de la familia (flechas discontinuas) y los cruces entre ellos (líneas continuas) (basado en Oster & Wilson, 1978).

CUADRO 1
Cálculo del grado de parentesco en un árbol genealógico.

El parentesco genético indica la probabilidad de que dos individuos compartan el mismo alelo de un gen (alelo: cada una de las diferentes formas que puede presentar un gen), heredado de un antecesor común. El coeficiente de parentesco, *b*, se calcula mediante la fórmula siguiente:

$$b = \frac{1}{2} P_a + \frac{1}{2} P_b$$

donde P_a y P_b representan cada una de las probabilidades de que un determinado alelo sea heredado por parte del antecesor por vía materna (a) y por parte del antecesor por vía paterna (b). Un ejemplo es el cálculo del parentesco entre dos hermanas, asumiendo una herencia mendeliana y un esquema de pedigrí. Si el organismo es diploide, cada hija (2n) hereda un 50% de su información genética de cada uno de los padres ($P_a = P_b = 1/2$). En el caso haplodiploide, como en el árbol genealógico mostrado en la figura 3, el valor de P_a será 1/2 y el valor de P_b será 1. Cuando se considera una relación entre individuos no emparentados directamente, como tía-sobrino, se pueden multiplicar los grados de parentesco que existen entre los pasos intermedios, en lugar de utilizar la fórmula anterior. Por ejemplo, en el caso tía-sobrino se multiplicaría el grado de parentesco existente entre el sobrino con su madre con el que existe entre dicha madre y su hermana, tía del susodicho $1/2 \times 3/4 = 3/8$ (Fig. 3). Siguiendo este razonamiento se han calculado los valores de la tabla 2.



TEORÍAS QUE EXPLICAN LA EUSOCIABILIDAD EN LOS HIMENÓPTEROS SOCIALES

En un principio, la observación de una colonia de insectos sociales parece el mejor ejemplo de altruismo que la naturaleza puede darnos. Las abejas utilizan su aguijón para defender la colonia aún a expensas de su vida; las hormigas forrajean para llevar alimento a sus hermanas sin importarles el peligro que corren de ser depredadas. Pero este altruismo no es tan claro cuando se estudia detenidamente. En estudios más minuciosos se ha visto que hay competencia entre obreras de la misma colonia, en especial en especies más primitivas donde las obreras pueden reproducirse o, como veremos más adelante, que existe un conflicto entre las obreras y la reina respecto a la proporción sexual y a la reproducción.

Para comprender las condiciones que favorecieron la evolución de la eusociabilidad es necesario conocer las características del antecesor y cuáles fueron los pasos que siguió para alcanzarla. Tres son las principales teorías que se han propuesto para explicar su aparición: mutualismo, manipulación parental y selección por parentesco.

Mutualismo

Esta teoría se basa en los beneficios en términos de éxito reproductor que obtienen los individuos cuando viven en grupos frente a los que viven solos, aunque para ello favorezcan a otros miembros de la colonia y tengan que sacrificarse en nombre del resto.

Esta teoría fue en un principio desarrollada por Michener (1958) y posteriormente elaborada por Lin & Michener (1972). Se basa en la ventajas que tiene vivir en grupo porque con ello uno aumenta su reproducción o porque aumenta su esperanza de vida, con lo que a la larga también aumenta sus probabilidades de reproducirse. Todo esto lleva a pensar que esta teoría podría explicar el origen de la eusociabilidad, pero hay un problema y es que con ella no se puede explicar la existencia de una casta estéril de obreras.

Tabla 2

Coefficientes de parentesco por árbol genealógico (b) en un sistema haplodiploide (los machos son haploides y las hembras diploides). Se indican los valores de b de un macho y de una hembra con los miembros de su familia (basado en Crozier & Pamilo, 1996).

X	Y								
	Madre	Padre	Hija	Hijo	Hermana	Hermano	Tía	Sobrina	Sobrino
Sistema haplodiploide									
♀	1/2	1	1/2	1	3/4	1/2	3/8	3/8	3/4
♂	1/2	0	1/2	0	1/4	1/2	3/8	1/8	1/4
Sistema diploide									
♂ - ♀	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/4	1/4	1/4

Manipulación parental

Alexander (1974) explicó la existencia de esta casta estéril como fruto de la capacidad de la madre (la reina) de esterilizar y esclavizar a sus hijas (obreras). Así, si la reina fuese capaz de producir un número suficiente de hembras, podría permitirse esterilizar y esclavizar a un grupo que le ayudara a aumentar su número de hijas, con las que está más relacionada ($b = 1/2$), en vez de dejarlo ir para que se reprodujera y aumentara su número de nietas, con las que su parentesco es menor ($b = 1/4$). Este control podría hacerlo infra-alimentando a las obreras para que no desarrollasen la fuerza necesaria para poder fundar una nueva colonia o actuando directamente sobre las obreras para someterlas (Alexander, 1974; Michener & Brothers, 1974). Se han visto ejemplos de una inhibición activa de las obreras por parte de reinas agresivas en abejorros y avispas, quienes suelen tener pequeñas colonias donde las obreras sólo se reproducen después de la muerte de la reina (Fletcher & Ross, 1985; Ross & Matthews, 1991). Sin embargo, en las hormigas las agresiones de la reina hacia las obreras son raras, por lo que parece que el control no se realiza por medio de interacciones físicas entre la reina y las obreras sino por medio de sustancias químicas (feromonas), método realmente efectivo especialmente en colonias de gran tamaño (Wilson, 1971).

Aunque en un principio parece que estos argumentos son válidos, esta teoría fue posteriormente rebatida por Dawkins (1976), quien concluyó que los mecanismos propuestos por Alexander para que el comportamiento de un reina dominadora se extendiera por la población podían servir también para que el carácter dominador se extendiera por las obreras, con lo que se conseguiría el efecto contrario.

Selección por parentesco (*kin selection*)

Esta teoría podría ser definida como la alteración, en la siguiente generación, de la frecuencia de los genes de un individuo compartidos por sus parientes a través de acciones que favorecen o desfavorecen la reproducción y supervivencia de dichos familiares. En otras palabras, es la selección natural mediatizada por las interacciones entre parientes (Hamilton, 1964a).

Para poner un ejemplo extremo, si en la población aparece un alelo (esto es, una forma particular de un gen), que provoca que el portador se comporte de forma que el éxito reproductor de su hermano se multiplique por tres o más, este alelo se extenderá rápidamente por la población (Hamilton, 1963). Esto ocurrirá incluso si el portador de este comportamiento termina por perder la vida, ya que muchos de sus

descendientes indirectos ya llevarán ese alelo altruista. De esta manera el altruismo podría llegar a ser común en la población.

El origen de este concepto fue concebido de una forma muy general ya por Charles Darwin en *El origen de las especies*. La existencia de las sociedades de insectos sociales donde existía una casta estéril, las obreras, que ayudaba a reproducirse a otra, la reina, le supuso grandes quebraderos de cabeza ya que su evolución no podía ser explicada según la idea general de la selección natural. Al final, para solventar el problema, Darwin introdujo dentro de su teoría la idea de la selección natural actuando a nivel de familia, de forma que si algunos de los individuos de la colonia son importantes para la salud de los reproductores, como en el caso de las colonias de insectos, la selección a nivel de familia era inevitable.

Ha habido algunos intentos posteriores de explicar dicho problema, pero hubo que esperar hasta finales de los sesenta para encontrar la moderna teoría de la selección por parentesco y las castas estériles propuesta por Hamilton (1963, 1964a, b). En su trabajo exponía que había dos formas de pasar los alelos a la futuras generaciones, por reproducción personal o por la reproducción de los familiares que llevan los mismos alelos. Para esta segunda forma Hamilton estableció un nuevo término, "eficacia familiar o eficacia total (*inclusive fitness*)", el cual incorporaba la reproducción personal y su influencia en la reproducción de familiares cercanos. Para entender mejor lo que este nuevo concepto supone conviene definir primero la clásica eficacia biológica (*fitness*). Según Pamilo (1984a, b), Crozier & Pamilo (1996) y Hölldobler & Wilson (1990), el concepto clásico de eficacia biológica (E) sería:

$$E = \frac{M(ER)}{\text{Media del ER para la población}}$$

donde $M(ER)$ es la media del éxito reproductor directo de los individuos que poseen el genotipo de interés. E mide el número de descendientes que el individuo aporta a la población en comparación con la contribución de la población restante.

La eficacia biológica familiar incorporaría un término más:

$$EI = \frac{M(ER) + \sum [bM(ER)]}{\text{Media de la EI para la población}}$$

donde el segundo término del numerador, $\sum [bM(ER)]$ es el efecto de la reproducción de los familiares cercanos. El número b es el coeficiente de parentesco (Cuadro 1), y se define como la probabilidad de que un familiar determinado del individuo considerado, también posea el alelo de interés. Aunque en un principio parezca complicado, lo que este valor indica es sencillo. Considerando individuos diploides el coeficiente de parentesco entre hermanos sería $1/2$, entre nietos $1/4$ y entre sobrinos $1/8$. Esta definición ha tenido muchas variantes dependiendo del campo y de los datos utilizados para calcularla aunque al final todas terminan definiendo el mismo concepto (Pamilo, 1989, 1990a). La forma más sencilla para comprender qué implica este coeficiente de parentesco es, considerando a un individuo con el alelo "a", preguntarnos cual es la posibilidad de que un familiar posea dicho alelo (Hölldobler & Wilson, 1990).

Hasta ahora hemos visto las ventajas que un comportamiento altruista puede traer en forma de eficacia familiar o total, pero todavía no sabemos cómo evoluciona, es decir como se hace estable en la población. Esto ocurre cuando el portador de un alelo que afecta al altruismo consigue un éxito reproductor mayor que el que no lo tiene. La regla de Hamilton proporciona la condición para que esto pase:

$$C/B < b$$

Es decir, el cociente entre los costes, C , de ayudar al otro a reproducirse (en términos de pérdida de éxito reproductor del ayudante), y los beneficios, B , que el pariente obtiene por la ayuda (en términos de la descendencia extra), tiene que ser menor que el coeficiente de parentesco, b , existente entre ambos. Esto implica que el coeficiente b va a condicionar de forma muy importante que en una relación de altruismo el ayudante obtenga beneficios o no. Hölldobler & Wilson (1990) explican en un caso práctico cómo funciona todo lo explicado. Imaginemos dos hormigas hermanas, de las cuales una es altruista, por lo que ésta se sacrificará por su hermana en mayor o menor medida. Consideremos el caso extremo de que, debido a que es ella la que recolecta, limpia el hormiguero y lo defiende ante los enemigos, no se reproduce en absoluto. Como he comentado antes, en las hormigas, al ser haplodiploides, el coeficiente de parentesco entre ambas hermanas es 0,75. Así, si la hormiga altruista consigue que su hermana aumente su éxito reproductor, en este caso en un 50%, esto aumentaría la proporción de 75% de genes que comparten, haciendo que la hormiga altruista gane representación en la siguiente generación y le sea rentable ayudar a su hermana en vez de reproducirse ella. En este caso la eficacia familiar está únicamente determinada por la reproducción de la hermana, y será causa suficiente para que el gen que codifica el altruismo se expanda por la población.

La importancia de esta teoría cobra su verdadera dimensión cuando se relaciona con el ya comentado carácter haplodiploide de los himenópteros. Así lo explica Hamilton (1964b):

"la alta relación de parentesco entre hermanas facilita la evolución por selección de parentesco del altruismo reproductor entre las hembras de los himenópteros, así se puede explicar la prevalencia de la eusociabilidad y la restricción del comportamiento de obreras sólo a las obreras".

Esto se basa, como he dicho, en que, en la familia más sencilla, donde una reina se ha apareado sólo una vez en la colonia, las hembras están más relacionadas con sus hermanas ($b = 0,75$) que con sus hijas ($b = 0,5$). Si se asume que los costes y los beneficios en términos de la regla de Hamilton son iguales, es decir, a una hembra le supone el mismo trabajo

criar a una hermana que a una hija, el beneficio genético sería mayor si criara hermanas, ya que de esta manera la proporción de sus genes que se mantiene en la población sería mayor. Éste es el mecanismo por el que han aparecido y se mantienen las obreras, según Hamilton.

Como subrayó este autor, existen varias consecuencias importantes de la haplodiploidía: primero, que las hembras están más relacionadas con sus hijos ($b = 0,5$) que con sus hermanos ($b = 0,25$); segundo, que las hembras están más relacionadas con sus hermanas ($b = 0,75$) que con sus hermanos ($b = 0,25$). Ambas circunstancias potencian que las obreras intenten reemplazar a la reina en la producción de machos (conflicto por la reproducción que luego trataré) y traten que la proporción sexual esté desviada hacia las hembras (en referencia únicamente a los individuos reproductores), aspecto éste último que fue estudiado por Trivers & Hare (1976) y del que hablaré más adelante.

El progreso posterior de la teoría de la selección por parentesco en la literatura ha sido tal que se considera fundamental para entender cómo surgió la eusociabilidad en los himenópteros sociales.

En resumen, las tres teorías que se enunciaron para explicar la evolución de la eusociabilidad en insectos sociales se reducen en un principio a dos, ya que el mutualismo no puede explicar la aparición de una casta estéril. Lo que exponen las dos restantes es un conflicto de intereses entre los individuos reproductores y los no reproductores. La selección por parentesco se basaría en el control de la situación por parte de las obreras, que consiguen su mayor beneficio ayudando a su madre que reproduciéndose ellas mismas, y la manipulación parental se basaría en el control por parte de la reina sobre las obreras que la ayudan a reproducirse. Antes dije que esta teoría ha llegado a ser puesta en duda, pero como comentan Bourke & Franks (1995), la manipulación parental, como veremos más adelante, puede ser incorporada dentro de la teoría del conflicto por parentesco (*kin conflict*), rama de la selección por parentesco que trata de los conflictos entre familiares. De esta manera se podría decir que existe una sola teoría, sin rechazar los argumentos de la manipulación parental, los cuales, por otro lado, han podido ser importantes en la evolución de los insectos sociales (Bourke & Franks, 1995).

Relación de las teorías con los ciclos vitales de los antecesores

Una cosa son las teorías para explicar la eusociabilidad y otra los caminos que han seguido los insectos desde la vida solitaria hasta las verdaderas sociedades, es decir, qué tipo de ciclo vital es el que puede haber hecho posible que comience la cooperación. Para ello hay dos tipos de rutas descritas, la subsocial y la semisocial (Pamilo, 1991a) (Fig. 4).

En la ruta subsocial, el grupo se empieza a formar cuando la madre vive lo suficiente para solaparse con sus descendientes, de manera que éstos tengan la posibilidad de ayudar a su madre. Si esto ocurre, esta asociación empezaría a ser primitivamente eusocial. El ciclo es el siguiente. Las hembras que han pasado el invierno se reproducen en primavera y su descendencia emerge como primera generación en verano, se aparean y produce una segunda generación en otoño (ciclo bivoltino). Las hembras de esta segunda generación comenzarán otra vez el ciclo después de pasar el invierno. Asumamos ahora que aparece un nuevo comportamiento y algunas de las hembras del verano (1ª generación), en vez de aparearse y reproducirse, crían la descendencia de su antigua madre, que sería parte de la generación de otoño. Este podría ser el origen de las obreras en un ciclo bivoltino.

La ruta semisocial comienza cuando en una especie con cuidados parentales, un grupo de individuos de la misma generación se reúne para comenzar una nueva colonia y unos se convierten en ayudantes que colaboran para sacar adelante la prole de sus compañeros. Con el tiempo, parte de estos ayudantes estará presente cuando los miembros de la primera generación sean adultos, de forma que algunos de ellos también llegarían a ser ayudantes, permitiendo otra vez el solapamiento de generaciones en la colonia.

Críticas a la teoría de la selección por parentesco

La teoría de la selección por parentesco ha sufrido críticas, que han sido subsanadas con mayor o menor éxito por otros autores. Las citadas a continuación son las que recogen Bourke & Franks (1995) como las tres críticas más importantes:

1. La selección por parentesco asume una ruta subsocial para la aparición de la eusociabilidad, pero algunos grupos de avispas y abejas parecen haber seguido la ruta semisocial. Esto no es problema para la teoría, ya que se puede acomodar a la ruta semisocial asumiendo un alto grado de parentesco entre las hembras agregadas que comienzan una sociedad (West-Eberhard, 1975).

2. La poliandria y la poliginia son abundantes en los insectos sociales y, en cambio, la evolución eusocial es facilitada por la monogamia. Debido a que ambas situaciones descenden drásticamente el parentesco entre las obreras, su existencia reduciría la fuerza de esta hipótesis.

La respuesta a esto se encuentra en el término costes y beneficios de la regla de Hamilton, ya que a veces una estrategia fuera del altruismo es mucho más costosa para el individuo. Más adelante hablaré de cómo han podido evolucionar ambas situaciones, la poliandria y la poliginia.

3. Hay tres puntos en los que se han basado los modelos genéticos del origen de la eusociabilidad: (a) en poblaciones haplodiploides se favorece criar hermanas en vez de hijas, (b) la eusociabilidad es favorecida más por la haplodiploidía que por la diploidía y c) las hembras tienen más posibilidad de evolucionar como obreras en un sistema haplodiploide. Pero existe el problema de que estas afirmaciones son falsas en una población con una proporción sexual 1:1 respecto a los reproductores.

Esto se debe a que el grado de parentesco que tienen las obreras con sus hermanas es $\frac{1}{4}$, por lo que en una población con proporción sexual 1:1 este grado de parentesco con la descendencia sería $\frac{1}{2}$.

Trivers & Hare (1976) descubrieron que la ventaja que obtienen las obreras al criar a sus hermanas se restauraría si la proporción sexual fuera 3:1 (hembras: machos). Explicaré su teoría más adelante.

Fuera de la haplodiploidía también hay otros factores que podrían favorecer la aparición de la eusociabilidad. Algunos de ellos son: (1) la construcción de hormigueros por parte de himenópteros solitarios, lo que potenciaría el encuentro de la prole (Alexander, 1974), (2) la existencia de cuidados maternos, lo que supone una preadaptación a las labores de las obreras (Wilson, 1971), (3) la posesión de aguijón en las hembras, lo que podría predisponer a una labor de defensa de la colonia (Star, 1985), y (4) machos con poca capacidad para dar cuidados parentales, lo que haría difícil su papel de obreros (Hamilton, 1964b). Pero ninguno de ellos parece tener la importancia que puede tener la selección por parentesco.

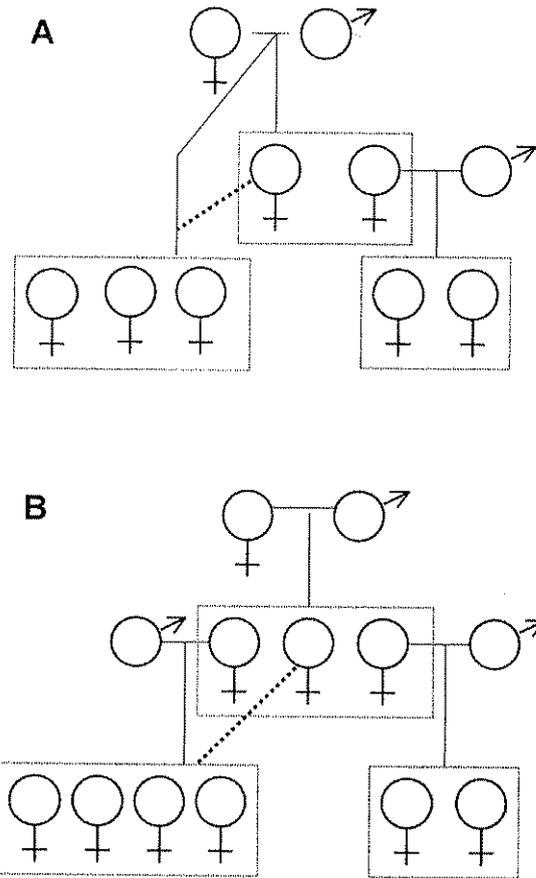


Fig. 4.- Las dos rutas principales consideradas como posible inicio de la eusociabilidad. Los recuadros engloban la prole de una pareja, indicado con línea continua. La línea discontinua indica el comportamiento de ayuda de una hembra en la reproducción de otra. a) La ruta subsocial es aquella en la que parte de la primera generación se queda a ayudar a su progenitora en vez de irse y reproducirse. b) La ruta semisocial consiste en que hembras de la primera generación ayudan a sus hermanas a reproducirse (modificado de Crozier & Pamilo, 1996).

TEORÍA DE LA PROPORCIÓN DE SEXOS PARA HIMENÓPTEROS SOCIALES

Como se ha visto, fue Hamilton quien con su noción de la eficacia familiar y su teoría del parentesco aplicadas a sistemas haplodiploides abrió una nueva era para comprender la evolución del comportamiento eusocial en los himenópteros. Pero existía un problema, y es que en situaciones en las que la proporción sexual era 1:1 a las obreras les daba lo mismo criar hermanas que hijas. Cuando esta teoría se refiere a la proporción sexual sólo considera los individuos reproductores, lo que quiere decir que las obreras no se incluyen en el cómputo.

Fue años más tarde cuando Trivers & Hare (1976), combinando la teoría de Hamilton (selección por parentesco) y la de Fisher (teoría de la proporción sexual), señalaron que la obreras en los himenópteros se beneficiaban del alto parentesco entre hermanas si la proporción sexual era 3:1 en favor de las hembras. Esto da a la teoría de la proporción sexual un lugar central a la hora de considerar la evolución de la eusociabilidad.

En un sistema diploide, el parentesco entre hermanos y hermanas es de $\frac{1}{2}$; en cambio en un sistema haplodiploide es de $\frac{3}{4}$ entre hermanas y es de $\frac{1}{4}$ entre hermanas y hermanos. En esta situación, si consideramos una proporción sexual 1:1 para los individuos reproductores (machos y futuras reinas) el resultado será el mismo.

Diploide	Haplodiploide
$1 (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) + 1 (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = \frac{1}{2}$	$1 (\frac{1}{2} \times \frac{3}{4}) + 1 (\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}) = \frac{1}{2}$

En cambio, Trivers y Hare vieron que si la razón era 3:1 las obreras seguían obteniendo el mismo beneficio antes comentado al criar a sus hermanas. Esto las hacía divergir de los intereses de la reina, quien debido a que su parentesco con hijos e hijas era el mismo (Tabla 2) obtenía más beneficios con la proporción 1:1. Debido a esto, en una colonia donde existe una reina que ha copulado sólo una vez, si el control lo tienen las obreras la proporción será 3:1, mientras que si el control es de la reina la proporción será 1:1. De esta manera se puso de manifiesto el conflicto que existe entre la reina y las obreras respecto a la distribución de sexos.

EL CONFLICTO SOBRE LA PROPORCIÓN DE SEXOS

Como he comentado, Trivers & Hare (1976) predijeron la existencia de un conflicto entre la reina y las obreras por la proporción sexual de reproductores que es producida en la colonia. Varios autores han analizado si esto se cumple, es decir si realmente existe un control de las obreras de forma que la proporción sexual sea 3:1. En uno de estos trabajos, Pamilo (1990b), analizó resultados de 40 especies en las que sólo existía una reina que había copulado una vez en la colonia. Lo que encontró fue que el 0,631 de la inversión se realizaba en hembras. Este resultado no se puede achacar a una competencia local de machos ya que la mayoría de las especies no presenta un sistema que lo permita; por contra, los indicios apoyan que el control de las obreras es grande, aunque podía ser mayor, ya que 0,631 difiere significativamente de 0,75. Esto podía deberse a bajos niveles de apareamiento múltiple, a un ligero control de la reina o a ambas causas. Pero no es una regla general, ya que no siempre se encuentra una proporción sexual desviada hacia las hembras cuando se espera o, al contrario, si se encuentra cuando no se espera (Bourke & Franks, 1995). Pocos estudios tienen conocimientos reales de las características genéticas o biológicas de las colonias y de la población, por lo que puede que no todas las colonias consideradas monogínicas y monoándricas lo sean del todo o que los condicionantes ecológicos sean de gran importancia. De todas maneras, las evidencias encontradas por ahora sugieren que el control por parte de las obreras es una realidad (Bourke & Franks, 1995).

Hasta hora sólo he hablado de la colonia en la que existe una reina que sólo ha copulado una vez, pero existen otras situaciones en una colonia que hacen cambiar drásticamente la proporción sexual. Las más importantes son la poliginia (varias reinas dejan descendencia en la misma colonia), la poliandria (la reina ha copulado con más de un macho), la fisión colonial (ocurre cuando colonias monogínicas se reproducen por división en dos o tres nuevas colonias), la gemación colonial (se produce cuando colonias poligínicas forman grupos de obreras y reina(s) que dejan la colonia madre para formar una nueva) y el esclavismo (una especie utiliza las obreras de otra especie para realizar las labores de la colonia, excepto la reproducción).

Poliginia

En el caso de la poliginia, al existir varias reinas dejando descendencia, las obreras son como máximo primas entre sí, lo que significa que el parentesco entre ellas deja de ser 0,75.

La predicción bajo estas circunstancias es que el control sea de la reina y la proporción sexual sea 1:1 (Pamilo, 1990b). La revisión de Bourke & Franks (1995) encontró que la media de inversión está desviada hacia los machos (0,44), lo que confirma las predicciones del modelo, pero también es verdad que existen varias excepciones que son difíciles de explicar por ahora.

Poliandria

Bajo el control de las obreras, esta situación haría que la inversión en hembras se redujera. En una población monogínica y donde el número de apareamientos varía entre las reinas, además se potencia la separación de la proporción sexual (*split sex ratio*) (Boomsma & Grafen, 1990, 1991). Es decir, las colonias en las que la reina ha copulado sólo una vez producirían hembras, mientras que aquéllas en las que la reina ha copulado dos o más veces producirían machos. Esto se debe a que cuando el parentesco entre obreras es bajo por efecto de la poliandria, las obreras siempre estarán más relacionadas con sus hermanos que con sus hermanastras. Ambos efectos han sido confirmados por Sundström (1994) en *Formica truncorum* (Fig. 5).

Fisión colonial y gemación colonial

En los dos casos se predice una desviación grande hacia los machos (Pamilo, 1991b) debido a que en ambas estrategias sólo se necesita producir un número de hembras que asegure la existencia de una reina para cada una de las colonias hijas. En cambio, los machos tienen que abandonar la colonia en busca de apareamientos, lo que produce gran mortandad (Oster & Wilson, 1978), por lo que la colonia tiene que producir mayor número para asegurarse que algunos de ellos dejen descendencia. Para ambos casos se han encontrado ejemplos donde dicha predicción se cumple: las hormigas soldado, en el caso de la fisión (Franks & Hölldobler, 1987), y el género de hormigas *Rhytidoponera* (Ward 1983a, b), en el caso de la gemación.

Esclavismo

Como en los casos anteriores, el modelo predice una proporción sexual 1:1 por efecto del control de la reina (Trivers & Hare, 1976). Esto es debido a que las obreras esclavistas no alimentan a la prole, sino que lo hacen las esclavas, por lo que la manipulación por parte de las primeras es improbable. Sólo se tienen datos fidedignos de tres especies esclavistas, *Epimyrma ravouxi* (Winter & Buschinger, 1983), *Harpagoxenus sublaevis* (Bourke et al., 1988) y *Leptothorax duloticus* (Talbot, 1957), en las que la proporción media de inversión en hembras fue de 0,483 (Bourke & Franks, 1995). Esto coincide con la predicción de que en estas circunstancias la reina es la que tiene el control sobre la proporción sexual.

En resumen, teniendo en cuenta los resultados obtenidos hasta ahora, la teoría de Trivers y Hare se cumple, es decir, existe un conflicto real entre obreras y reinas en el que son las obreras las que parecen ganar. Sin embargo, como comentan Crozier & Pamilo (1996), todavía no está resuelto el problema. En primer lugar, serían necesarias mejores predicciones de dicho conflicto y conocimientos más exhaustivos de la biología de las especies, que posibiliten conocer la importancia de otros factores, como los ecológicos, de forma que puedan explicarse aquellos casos que no siguen los modelos actuales. Y en segundo lugar, se necesitan cálculos reales de la proporción sexual que se produce ya que, como

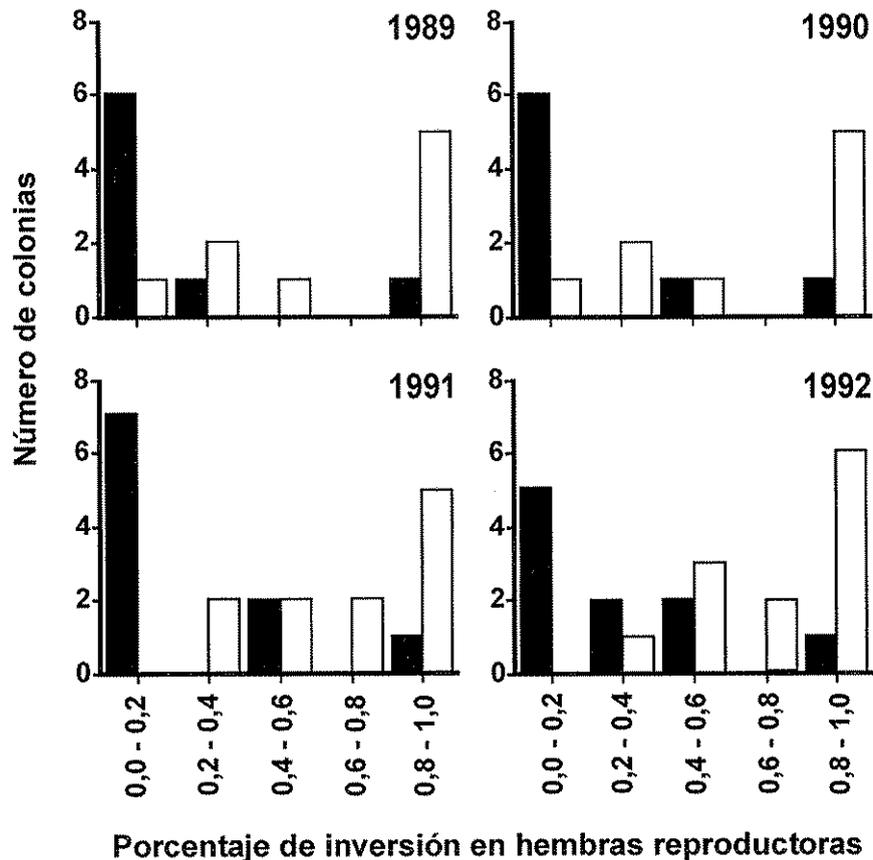


Fig. 5.- Porcentaje de inversión en hembras reproductoras en *Formica truncorum* de 1989 a 1992. Las barras blancas representan colonias encabezadas por reinas que habían copulado una vez y las barras negras representan colonias encabezadas por reinas que habían copulado más de una vez. Los resultados indican claramente una separación de estos dos grupos, produciendo las primeras casi exclusivamente hembras y las segundas casi exclusivamente machos (Sundström, 1994).

ocurre en el caso de las hormigas, no siempre se puede disponer de datos exhaustivos de las provisiones aportadas para el desarrollo de las larvas, por lo que se tiene que recurrir a correcciones sobre los datos aportados.

EL CONFLICTO SOBRE LA REPRODUCCIÓN

Esta teoría es una rama de la selección por parentesco que trata de los conflictos evolutivos entre familiares. Estos conflictos se deben a que ambas partes difieren en el grado de relación con la prole de sexados, por lo que puede no haber consenso a la hora de la reproducción. En los himenópteros este conflicto respecto a quién pone los huevos que van a dar lugar a los machos se produce tanto entre reina y obrera como entre obreras.

Hasta ahora se ha visto que el nivel de parentesco entre las obreras de una colonia puede diferir del 0,75, por aumento del número de reinas (poliginia) o por la frecuencia de apareamientos de la reina (poliandria). A estas dos formas se le puede añadir la producción de machos por parte de las obreras.

Las reinas prefieren producir sus hijos porque están más emparentados con ellos que con sus nietos. En cambio, en el caso de las obreras el interés de éstas por reproducirse va a depender de la estructura de la colonia. En el caso de una colonia con una reina apareada sólo una vez, o con varias reinas no emparentadas que también se han apareado sólo una vez, las obreras estarán más emparentadas con sus sobrinos que con sus hermanos, en promedio, por lo que tenderán a reproducirse. En cambio, en los casos en que la

reina haya copulado varias veces o existan varias reinas muy emparentadas que hayan copulado sólo una vez, las obreras prefieren no reproducirse, porque están más relacionadas con sus hermanos que con sus sobrinos (Bourke & Franks, 1995). En estas últimas situaciones, las obreras se van a controlar unas a otras para evitar que alguna de ellas se reproduzca; es lo que se llama "vigilancia de las obreras" (Ratnieks, 1988).

Pero aunque éstas son las predicciones, se ha visto que las obreras no se reproducen cuando les interesa. Las razones que se han dado para ello son:

1. Sería costoso para la colonia que las obreras primero desecharan los huevos de la reina y luego pusieran los suyos (Nonacs, 1993).
2. La reina realiza una inhibición de la reproducción de las obreras. Se ha asumido que esta inhibición era mediada por feromonas, aunque los últimos indicios parecen apuntar a que estas sustancias son una señal de que la reina se está reproduciendo, ante lo que las obreras no se reproducen porque es lo mejor para su eficacia familiar (Keller & Nonacs, 1993).
3. Las reinas camuflan su prole de forma que las obreras no pueden distinguir si se trata de huevos haploides o diploides (Nonacs, 1993).

A la vista de lo descubierto sobre el conflicto de la reproducción se puede decir que éste es real y que su influencia en la evolución de las sociedades supone un apoyo a la validez de la teoría de la selección por parentesco.

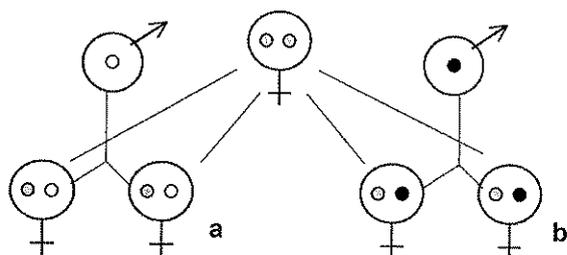


Fig. 6. - Representación de los efectos sobre el grado de parentesco de la cópula de una reina con dos machos (poliandria). El parentesco existente ahora entre las obreras a y b es 0,25 en vez de 0,75, valor que tendrían si la reina sólo hubiera copulado una vez (basado en Crozier & Pamilo, 1996).

¿POR QUÉ EXISTEN LA POLIGINIA Y LA POLIANDRIA EN LOS HIMENÓPTEROS?

La existencia de la poliginia y la poliandria en los himenópteros fue causa de crítica a la teoría de la selección por parentesco ya que estos fenómenos reducían el grado de relación genética dentro de las sociedades. Por ello, la explicación de su existencia es uno de los problemas centrales en el entendimiento de la evolución de las sociedades de insectos. Ambos fenómenos no son en absoluto escasos; todo lo contrario, gran número de especies de himenópteros presentan colonias poliginicas y/o poliándricas.

Origen de la poliandria

Como dije anteriormente, poliandria se refiere a la situación en la que la reina se ha apareado con más de un macho (Fig. 6). Las hipótesis que explican su aparición se pueden dividir en dos grupos:

1. El primero incluiría todas aquellas que se basan en los beneficios que aporta una mayor diversidad genética a la colonia. Las más importantes son: (a) una expresión más completa y eficiente de castas o comportamientos (Crozier & Page, 1985), (b) la tolerancia de un mayor rango de condiciones medioambientales (Crozier & Page, 1985), (c) una mejor resistencia a parásitos o patógenos (Hamilton, 1987; Sherman et al., 1988; Schmid-Hempel, 1994), (d) una reducción del efecto de los machos diploides, que debido a esta condición son estériles (Page, 1980; Page & Metcalf, 1982; Crozier & Page, 1985; Pamilo et al., 1994), (e) coincidencia entre los intereses de la reina y de las obreras, ya que la poliandria origina que a las obreras les interese más la producción de machos que de hembras (Moritz, 1985; Queller, 1993; Ratnieks & Boomsman, 1995).
2. El segundo grupo incluiría teorías de diversa índole: (a) un incremento de la cantidad de esperma almacenado, lo que alargaría el tiempo en el que la reina puede poner huevos fecundados (Cole, 1983), (b) la limitación del riesgo de copular sólo con machos estériles (Walker, 1980), (c) el aumento de la competencia espermática (Keller & Reeve, 1995), (d) el mayor coste que supone resistirse al intento de los machos por aparearse (Thornhill & Alcock, 1983; Clutton-Brock & Parker, 1995).

La mayoría de las hipótesis expuestas tienen algún apoyo empírico, por lo que no se puede decir que una de ellas es la verdadera; todo lo contrario, ya que en algunos casos la

poliandria se ha podido originar por acción de más de una de las razones expuestas. Así que, una vez más, se requieren datos más precisos para saber con mayor certeza cómo han evolucionado ciertos aspectos de la eusociabilidad.

Origen de la poliginia

La poliginia ocurre cuando varias reinas dejan descendencia en la misma colonia. Esto se puede originar por pleometrosis, cuando varias reinas fundan la colonia juntas, por poliginia secundaria, cuando una colonia con una sola reina adopta a una o varias reinas, o por fusión de dos colonias ya existentes.

La evolución de la poliginia ha sido un tema que ha suscitado gran atención (Baroni-Urbani, 1968; Buschinger, 1968; Hölldobler & Wilson, 1977; Keller, 1993; Bourke & Heinze, 1994, por citar algunos ejemplos). Al igual que con la poliandria, son varias las hipótesis sugeridas para explicar su evolución. Crozier & Pamilo (1996) las agrupan en tres categorías:

1. **Mutualismo:** La cooperación entre las reinas aumenta el rendimiento reproductor de cada una. Este sería el caso de la pleometrosis. Estas asociaciones son bien conocidas en hormigas (Hölldobler & Wilson, 1977), avispas (West-Eberhard, 1978) y termitas (Thorne, 1984). En las avispas, estas asociaciones parecen darse entre individuos emparentados (Noonan, 1981) pero no así en las hormigas (Nonacs, 1988). En esta última situación la pleometrosis se ha relacionado con el hecho de que así se aumenta el crecimiento inicial de la colonia y se incrementan las posibilidades de supervivencia respecto a la fundación en solitario.
2. **Selección por parentesco:** La cooperación no incrementa necesariamente el éxito reproductor de una reina pero sí la eficacia familiar de las otras reinas u obreras. Esto puede ser válido en el caso de la poliginia secundaria, es decir, cuando una sociedad ya formada acepta a otra reina, y en el caso de la pleometrosis, en la que la eficacia familiar puede aumentar permitiendo que esa asociación persista, aunque el éxito reproductor personal sea menor que en colonias monogínicas.
3. **Parasitismo:** Las nuevas reinas se unen a un hormiguero ya existente, mientras que la antigua colonia pierde en éxito reproductor.

En muchas de estas situaciones la existencia de una ganancia en eficacia biológica o eficacia biológica familiar está determinada de forma muy directa por condicionantes ecológicos (Hölldobler & Wilson, 1977). La poliginia secundaria evoluciona cuando los costes de dispersión y de fundación de una nueva colonia son particularmente altos para una reina solitaria. Debido a esto las reinas tienen que solicitar ser adoptadas por su colonia madre en espera de las condiciones idóneas para la fundación. Parte de esos condicionantes son: una alta depredación de sexuosos, un hábitat discontinuo, lugares de anidamiento escasos, o climas fríos. En algunas especies (*Leptothorax*, *Formica*) se ha podido confirmar la importancia de estos factores pero en otras no queda muy clara su influencia (*Myrmica*) (Bourke & Franks, 1995), lo que hace que sean necesarios estudios sobre especies de ecología mejor conocida, para poder explicar la evolución de la poliginia.

A la vista de lo expuesto se puede decir que la aparición de la eusociabilidad está ligada a la selección por parentesco. Pero no se puede decir que únicamente los condicionantes genéticos de parentesco son responsables de su aparición.

Puede que su existencia potencie la aparición de las sociedades pero algunas veces los condicionantes ecológicos pueden llegar a ser muy importantes.

EVOLUCIÓN DE LA EUSOCIABILIDAD EN LAS TERMITAS

Las termitas constituyen el otro gran suborden de verdaderos insectos sociales. Al igual que las hormigas todas son sociales, por lo que no se pueden hacer estudios comparativos de biología social dentro del espectro que va desde las especies solitarias a las eusociales para dilucidar la evolución de sociedades complejas, como se ha hecho en abejas y avispas. Por esto no se dispone de un escenario claro de cómo se ha producido la evolución de las termitas. A esto se suma el hecho de que tanto machos como hembras son diploides, por lo que la teoría de la selección por parentesco aplicada a los himenópteros sociales no puede ser usada en la termitas. En su lugar, lo que existe es un compendio de hipótesis basado en principios de la evolución y en la biología de las termitas (Thorne, 1997).

Antes comenté que, según el ciclo vital de los insectos, podían existir dos formas de iniciarse la sociabilidad, la vía subsocial y la vía semisocial (Fig. 4). Hay consenso en que las termitas comenzaron su camino para llegar a eusociales por la vía subsocial (Roisin & Pasteels, 1991). Esto se debe en parte a que los organismos simbiotes que necesitan para digerir la celulosa son transmitidos a la siguiente generación de forma activa, lo que hace necesario un solapamiento de generaciones, que también daría la oportunidad de la aparición de cuidados parentales y de la subsociabilidad (Cleveland et al., 1934).

El compendio de hipótesis ya referido es resumido por Thorne (1997), así que lo que presento ahora es la enunciación de las más importantes basándome en dicho trabajo.

Hipótesis de la transferencia del simbiote

Las llamadas termitas inferiores (Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae y Rhinotermitidae) albergan en su intestino flagelados simbiotes que se encargan de digerir la celulosa. Así, éstas dan al flagelado hábitat y forma de dispersarse y éste digiere la celulosa para ellas. Las termitas dependen de estos organismos para sobrevivir. Su adquisición se realiza de forma activa después de eclosionar y tras cada muda. Esto origina que la vida en solitario quede excluida en estos insectos y produce una predisposición hacia los cuidados parentales y la vida social y, por tanto, esta hipótesis aboga que la simbiosis ha sido una fuerza importante en la evolución de la sociabilidad en este grupo (Cleveland et al., 1934). Pero hay un problema y es que esta relación no es capaz de seleccionar componentes de la eusociabilidad como la división del trabajo reproductor (Andersson, 1984; Bartz, 1979). Por ello, la hipótesis nunca ha sido considerada como una teoría que pueda explicar la evolución de la eusociabilidad en las termitas.

Hipótesis basadas en la asimetrías del grado de parentesco

Existen varias hipótesis basadas en razonamientos parecidos a los ya enunciados en la teoría de la selección por parentesco de Hamilton.

Hipótesis del ciclo endogámico

Bartz (1979, 1980) basó su hipótesis en la idea de que en un régimen endogámico el grado de parentesco sería

mayor entre los hermanos que entre padres e hijos. La idea era un patrón en el que se alternarían ciclos de endogamia con ciclos sin ella, de forma que se generaran las asimetrías en parentesco que favorecieran el comportamiento de ayuda. Imaginemos una colonia que comienza con un rey y una reina que, aunque no emparentados entre sí, provienen de colonias endogámicas. Esto haría que su descendencia estuviera relacionada de forma homogénea y, por tanto, presentara un grado de parentesco mayor entre sí que con su descendencia. Si la siguiente generación es endogámica (producto de cruces padre-hija o hermano-hermana), la progenie estaría mucho más emparentada que si no existiera la endogamia, por lo que se seguiría produciendo una relación desequilibrada.

El problema de esta teoría es que no es posible evaluarla porque dicho sistema no existe en las actuales termitas. Aunque en determinadas circunstancias se dan relaciones endogámicas en las colonias, no se puede comprobar si las termitas primitivas cumplían los requisitos de la hipótesis.

Hipótesis de la unión de cromosomas

Parece que en algunas termitas se produce una desviación significativa del grado de parentesco esperado, debido a translocaciones múltiples (mutación caracterizada por un cambio en la posición de un segmento cromosómico) entre algunos de los cromosomas de los machos, incluido aparentemente el cromosoma Y (Syren & Luykx, 1977). Esto origina que durante la meiosis los cromosomas formen anillos, en lugar de bivalentes, de forma que al final estos cromosomas en vez de segregarse pasen como un grupo al nuevo gameto unidos al cromosoma Y. Debido a que esta estructura se mueve como un único cromosoma, este mecanismo puede originar asimetrías de parentesco similares al sistema haplodiploide, ya que todos los cromosomas Y del macho van a pasar a los hijos y todos los cromosomas X a sus hijas, lo que origina que un hijo esté relacionado más con su hermano que con su hermana y viceversa.

El problema es que no se han encontrado comportamientos separados según sexos (Hahn & Stuart, 1987) y que estas translocaciones no se han encontrado en las familias más primitivas, sino que parece que este mecanismo ha aparecido independientemente (Bedo, 1987). Esto hace que el mecanismo explicado no pueda ser considerado un factor determinante en la evolución de la eusociabilidad en las termitas.

Hipótesis del cambio en la dependencia de cuidados

Nalepa (1988, 1994) comenta que la necesidad de que los simbiotes tengan que ser transferidos a los recién nacidos, unida a la relativamente baja calidad nutricional de la madera y a la vida juntos dentro de un hábitat como son los troncos muertos, favorece selectivamente la subsociabilidad, la monogamia y un desarrollo lento. Dentro de este contexto Nalepa postula que se produciría un cambio en el comportamiento de la prole más vieja, la cual pasaría de ser la que recibe el alimento a ser la que alimenta a la prole más joven, por lo que la responsabilidad del cuidado de los más jóvenes pasa de los padres a los hermanos mayores. Debido a la escasez de alimentos, éstos irían principalmente a los neonatos, por lo que los individuos que funcionan como obreros tendrían un déficit de alimento y ello les forzaría a pasar un periodo prolongado como juveniles, aunque puedan en un momento llegar a ser fértiles e imagos alados. Pero, al igual que el resto,

esta hipótesis no es del todo convincente ya que no es capaz de responder a la pregunta de cómo se produce el cambio en el que la prole más vieja adquiere las responsabilidades de los padres, es decir, por qué estos individuos encuentran más ventajoso ayudar a sus padres que reproducirse por sí mismos.

Hipótesis del conflicto intragrupal y la selección del fenotipo ayudante

Esta hipótesis fue propuesta por Roisin (1994), quien postuló que la competencia entre los estadios tardíos de las larvas o de la ninfas para alcanzar el estado de alado podría originar un conflicto que haría que el fenotipo ayudante se convirtiera en prototermitea. Para ello se basa en los conflictos encontrados entre individuos. Éstos originan daños en los primordios alares, lo que ocasiona que los individuos que los pierden no puedan mudar y convertirse en alados, sino que sufran una regresión o se establezcan en un estado juvenil. La regeneración de estos primordios es posible, pero ocasiona un retraso en el desarrollo con respecto a los otros individuos. En este escenario este autor apunta que los individuos mutilados dan origen a los ayudantes. Así, en el momento en que los ayudantes empezaran a ser eficientes y efectivos para la colonia el fenotipo ayudante aparecería también en individuos no dañados.

Pero también esta hipótesis tiene sus puntos débiles. El primero es que los supuestos ayudantes no pierden su posibilidad de llegar a reproductores, lo que hace que la visión de los ayudantes como perdedores del modelo no sea tan cierta. Segundo, el fenotipo ayudante aparece cuando son mutilados los primordios alares, lo que sólo puede ocurrir cuando estos individuos están llegando casi al final de su desarrollo, por lo que no se explica cómo aparece este comportamiento en los

individuos más jóvenes. Y el tercer punto es que, mientras en las kalotermitas sí existen mutilaciones (Roisin, 1994), en la familia Termopsidae son los mismos individuos los que se provocan la abscisión, lo que en algunos casos puede interpretarse como una oportunidad de llegar a ser reproductor (Thorne, 1997).

A la vista de los resultados ninguna de las hipótesis puede ser rechazada enteramente, y ninguna es capaz de explicar la eusociabilidad en las termitas. Todo esto hace que se necesite un conocimiento más completo de la biología de las termitas antes de poder evaluar apropiadamente las hipótesis. En general parece que la eusociabilidad en los isópteros ha evolucionado en respuesta a una variedad de elementos (Thorne, 1997).

La conclusión general que se puede sacar actualmente respecto a la evolución de la eusociabilidad en los insectos es que la teoría de selección por parentesco ha demostrado ser la más válida y que los posteriores trabajos y estudios realizados han puesto de manifiesto que es esencial para comprender como apareció la eusociabilidad en los himenópteros. El caso de las termitas es diferente, y la explicación de la evolución de la eusociabilidad sigue siendo un misterio. En ambos grupos, en especial en el primero, el desarrollo de nuevas técnicas genéticas, como el uso de los microsátélites como marcadores, está facilitando el cálculo preciso de los grados de parentesco dentro de las sociedades, lo que hace que la comprobación de las predicciones teóricas sea más exacta. A esto hay que añadir que cada vez se consiguen estudios más completos sobre la ecología de las especies, aunque es aquí donde muchas veces se encuentra el vacío y seguramente la respuesta a como han evolucionado todos esos casos, ahora inexplicados.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, R. D., 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 325-383.
- ANDERSSON, M., 1984. The evolution of eusociality. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 165-189.
- BARONI-URBANI, C., 1968. Domination et monogynie fonctionelle dans une société dygynique de *Myrmecina graminicola* Latr. *Ins. Soc.*, 15: 407-412.
- BARTZ, S. H., 1979. Evolution of eusociality in termites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76: 5764-5768.
- BARTZ, S. H., 1980. Correction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 77: 3070.
- BEDO, D., 1987. Undifferentiated sex chromosomes in *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae) and the evolution of eusociality in termites. *Genome*, 29: 76-79.
- BOOMSMA, J. J. & GRAFEN, A., 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution*, 44: 1026-1034.
- BOOMSMA, J. J. & GRAFEN, A., 1991. Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *J. Evol. Biol.*, 3: 383-407.
- BOURKE, A. F. G. & FRANKS, N. R., 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 529 pp.
- BOURKE, A. F. G. & HEINZE, J., 1994. The ecology of communal breeding: the case of multiple-queen lephthoracine ants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 354: 359-372.
- BOURKE, A. F. G., VANDER HAVE, T. M. & FRANKS, N. R., 1988. Sex ratio determination and worker reproduction in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 233-245.
- BUSCHINGER, A., 1968. Mono- und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 15: 217-226.
- CLEVELAND, L. R., HALL, S. R., SANDERS, E. P. & COLLIER, J., 1934. The wood-feeding roach *Cryptococcus*, its protozoa, and the symbiosis between protozoa and roach. *Mem. Am. Acad. Arts. Sci.*, 17: 185-342.
- CLUTON-BROCK, T. H. & PARKER G. A., 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav.* 49: 1345-1365.
- COLE, B. J., 1983. Multiple mating and the evolution of social behavior in the Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 191-201.
- CRESPI, B. J., 1992. Eusociality in Australian gall trips. *Nature*, 359: 724-726.
- CROZIER, R. H. & PAGE, R. E., 1985. On being the right size: male contributions and multiple mating in social Hymenoptera. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18: 105-115.
- CROZIER, R. H. & PAMILO, P., 1996. *Evolution of social insect colonies*. Oxford University Press, Oxford, 306 pp.
- DAWKINS, R., 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford, 224 pp.
- DESALLER, GATESY, J., WHEELER, W. & GRIMALDI, D., 1992. DNA sequences from a fossil termite from Oligo-Miocene amber and their phylogenetic implications. *Science*, 257: 1933-1936.
- FLETCHER, D. J. C. & ROSS K. G., 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 30: 312-343.
- FRANKS, N. R. & HÖLDOBLER, B., 1987. Sexual competition during colony reproduction in army ants. *Biol. J. Linn. Soc.*, 30: 229-243.
- HAHN, P. D. & STUART, A. M., 1987. Sibling interactions in two species of termites: a test of the haplodiploid analogy (Isoptera: Kalotermitidae; Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 13: 83-92.
- HAMILTON, W. D., 1963. The evolution of the altruistic behavior. *Am. Nat.*, 97: 354-356.
- HAMILTON, W. D., 1964a. The genetical evolution of social behaviour. I. *J. Theor. Biol.* 7: 1-16.
- HAMILTON, W. D., 1964b. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theor. Biol.*, 7: 17-32.
- HAMILTON, W. D., 1987. Kinship, recognition, disease, and intelligence: constraints of social evolution. En: Y. ITÔ, J. L. BROWN & J. KIKKAWA (eds.) *Animal societies: theories and facts*. Japan Scientific Societies Press, Tokio: 81-100.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O., 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64: 8-15.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O., 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 732 pp.
- ITÔ, Y., 1989. The evolutionary biology of sterile soldiers in aphids. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 69-73.
- KELLER, L., (ed.) 1993. *Queens number and sociality in insects*. Oxford University Press, Oxford, 439 pp.
- KELLER, L. & NONACS, P., 1993. The role of the queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? *Anim. Behav.* 45: 787-794.
- KELLER, L. & REEVE, H. K., 1995. Why do females mate with multiple males? The sexually selected sperm hypothesis. *Adv. Study Behav.* 24: 291-315.
- KENT, D. S. & SIMPSON J. A., 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incomptus* (Coleoptera: Curculionidae). *Naturwissenschaften*, 79: 86-87.
- LIN, N. & MICHENER, C. D., 1972. Evolution of sociality in insects. *Q. Rev. Biol.*, 47: 131-159.
- LÜSCHER, M., 1953. The termite and the cell. *Scientific American*, 188: 123-141.
- MICHENER, C. D., 1958. The evolution of social behavior in bees. *Proc. Tenth Int. C. Entomol.*, (Montreal, 1956), 2: 441-447.
- MICHENER, C. D. & BROTHERS, D. J., 1974. Were workers of eusocial Hymenoptera initially altruistic or oppressed? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 71: 671-674.
- MORITZ, R. F. A., 1985. The effect of multiple mating on the worker-queen conflict in *Apis mellifera*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 375-377.
- MYLES, T. G. & NUTTING, W. L., 1988. Termite eusocial evolution: a re-examination of Bartz's hypothesis and assumptions. *Q. Rev. Biol.*, 63: 1-23.
- NALEPA, C. A., 1988. Cost of parental care in the woodroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera: Cryptocercidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 135-140.
- NALEPA, C. A., 1994. Nourishment and the origin of termite eusociality. En: J. H. HUNT & C. A. NALEPA (eds.) *Nourishment and evolution in insects societies*. Westview, Boulder, CO: 57-104.
- NOIROT, C. & PASTEELS, J. M., 1987. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia*, 43: 851-860.
- NONACS, P., 1988. Queens number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation. *Evolution*, 42: 566-580.
- NONACS, P., 1993. Male parentage and sexual deception in the social Hymenoptera. En: D. L. WRENCH & M. A. EBBERT (eds.) *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Chapman and Hall, Nueva York: 384-401.
- NOONAN, K. M., 1981. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses. En: R. D. ALEXANDER & D. W. TINKLE (eds.) *Natural selection and social behavior*. Chiron Press, Nueva York: 18-44.
- OSTER, G. F. & WILSON, E. O., 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 352 pp.
- PAGE, R. E., 1980. The evolution of multiple mating behavior by honey bee queens (*Apis mellifera* L.). *Genetics*, 96: 263-267.
- PAGE, R. E. & METCALF, R. A., 1982. Multiple mating, sperm utilization, and social evolution. *Am. Nat.*, 119: 263-281.
- PAMILO, P., 1984a. Genotypic correlation and regression in social groups: multiple alleles, multiple loci and subdivided populations. *Genetics*, 107: 307-320.
- PAMILO, P., 1984b. Genetics relatedness and evolution of insect sociality. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 241-248.
- PAMILO, P., 1989. Estimating relatedness in social groups. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 353-355.
- PAMILO, P., 1990a. Comparisons of relatedness estimators. *Evolution*, 44: 1378-1382.
- PAMILO, P., 1990b. Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 31-36.
- PAMILO, P., 1991a. Evolution of the sterile caste. *J. Theor. Biol.*, 149: 75-95.
- PAMILO, P., 1991b. Evolution of colony characteristics in social insects. I. Sex allocation. *Am. Nat.*, 137: 83-107.
- PAMILO, P., SUNDSTRÖM, L., FORTELIUS, W. & ROSENGREN, R., 1994. Diploid males and colony level selection in *Formica* ants. *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 221-235.
- QUELLER, D. C., 1993. Worker control of sex ratios and selection for extreme multiple mating by queens. *Am. Nat.*, 142: 346-351.

- RATNIEKS, F. L. W., 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *Am. Nat.*, **132**: 217-236.
- RATNIEKS, F. L. W. & BOOMSMA, J. J., 1995. Facultative sex allocation by workers and evolution of polyandry by queens in social Hymenoptera. *Am. Nat.* **145**: 969-993.
- ROISIN, Y., 1994. Intragroup conflicts and the evolution of sterile caste in termites. *Am. Nat.*, **143**: 751-765.
- ROISIN, Y. & PASTEELS J. M., 1991. Polymorphism in the giant cocoa termite, *Neotermes papua* (Desneux). *Ins. Soc.*, **38**: 263-272.
- ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.), 1991. *The social biology of wasps*. Comstock, Ithaca, NY, 678 pp.
- SCHMID-HEMPEL, P., 1994. Infection and colony variability in social insects. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **346**: 313-321.
- SHERMAN, P. W., SEELEY, T. D. & REEVE, H. K., 1988. Parasites, pathogens and polyandry in social Hymenoptera. *Am. Nat.*, **131**: 602-610.
- START, C. K., 1985. Enabling mechanisms in the origin of sociality in the Hymenoptera- the sting's the thing. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **78**: 836-840.
- SUNDSTRÖM, L., 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature*, **367**: 266-268.
- SYREN, R. M. & LUYKX P., 1977. Permanent segmental interchange complex in the termite *Incisitermes schwarzi*. *Nature*, **266**: 167-168.
- TALBOT, M., 1957. Population studies of slave-making ant *Leptothorax duloticus* and its slave, *Leptothorax curvispinosis*. *Ecology*, **38**: 449-456.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J., 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 547 pp.
- THORNE, B. L., 1984. Polygyny in the neotropical termite *Nasutitermes corniger*: life history consequences of queen mutualism. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14**: 117-136.
- THORNE, B. L., 1997. Evolution of eusociality in termites. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **28**: 27-54.
- TRIVERS, R. L. & HARE, H., 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, **191**: 249-263.
- VAWTER, L., 1991. *Evolution of blattoid insects and of the small subunit ribosomal RNA gene*. Tesis doctoral. Universidad de Michigan, Universidad de Microfilms, Ann Arbor, MI.
- WALKER, W. F., 1980. Sperm utilization strategies in nonsocial insects. *Am. Nat.* **115**: 780-799.
- WARD, P. S., 1983a. Genetic relatedness and colony organization in a species complex of ponerine ants. I. Phenotypic and genotypic composition of colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12**: 285-299.
- WARD, P. S., 1983b. Genetic relatedness and colony organization in a species complex of ponerine ants. II. Patterns of sex ratio investment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12**: 301-307.
- WEST-EBERHARD, M. J., 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Q. Rev. Biol.*, **50**: 1-23.
- WEST-EBERHARD, M. J., 1978. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *J. Kansas Entomol. Soc.*, **51**: 832-856.
- WHEELER, W. M., 1910. *Ants: Their structure, development and behavior*. Columbia University Press, Nueva York, 663 pp.
- WILSON, E. O., 1971. *The social insects*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 548 pp.
- WINTER, U. & BUSCHINGER, A., 1983. The reproductive biology of a slavemaker ant, *Epimyrmea ravouxi*, and a degenerate slavemaker, *E. krausse* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gen.*, **9**: 1-15.