

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE EL ORIGEN Y EVOLUCION DE LAS SOCIEDADES DE INSECTOS

A. de HARO

*Departamento de Zoología, Universidad Autónoma de
Barcelona, España*

SUMMARY

Some considerations on the origin and evolution of insect societies

In Dictyoptera (Cryptocercidae) and Hymenoptera (Aculeata), we find anatomical and ethological characters preadapted for the exploitation of abundant resources with great carrying capacities : wood, nectar-pollen and insects as prey for the larvae. The polygynic communal grouping by competitive – predatory pressures, favours the apparition of cohesive and cooperative characters which give more viscosity to the population in diminishing the cost paid to predators and construction of the nest. This grouping favours endogamy and development of genetic-like selection which fixes more and more cooperative characters in related polygynous groups. The existence in halictine bees of solitary and social species, show also the important question that, moreover the influence of phylogenetic pressures represented by preadapted characters, we must have in mind competition between the social populations and also the existence of surrounding pressures (carrying capacities of the trophic levels exploited and competitors-predators), in order to understand the origin and evolution of insect sociality.

El fenómeno social representa un nivel integrador más en la evolución animal, presentando interrelaciones individuales que obligan a tener en cuenta aspectos particulares y acumulativos en cuanto a los factores etológicos, genéticos y ecológicos que han participado en su origen y evolución.

Preadaptación

En los insectos encontramos dos grupos que poseen caracteres anatómicos y etológicos especiales, cuya explotación ha permitido, junto con otros factores, la diferenciación de la sociabilidad. Son los Dictyoptera a través de los Cryptocercidae y los Hymenoptera a través de los Aculeata. Ambos grupos poseen piezas bucales de tipo masticador aptas para el manejo de material de nidificación y alimenticio, estando preadaptados para la explotación de recursos abundantes y extendidos : la madera y el néctar-insectos como presas para sus larvas. Además los primeros son xilófagos, gregarios y lucífugos, mientras que los segundos son florícolas y depredadores, con el ovipositor transformado en aguijón como aparato de captura de presas para alimentar a su descendencia.

Wilson (1976), ve la preadaptación como una fuerza, en la historia de la especie, creadora de efectos multiplicadores. La preadaptación morfológica y conductal supone una presión filogenética, resultado de la historia de la especie, que orienta el sentido de la evolución como respuesta adaptativa a unas presiones ambientales. La explotación de recursos abundantes y estables, como la madera y el néctar-polen e insectos como presas, ha facilitado la estrategia demográfica de la K, apareciendo sociedades que tienen gran poder de acción ambiental a través de formas estériles y con pocos individuos reproductores, con ciclos largos de reproducción que tienden hacia una sola pareja en los Isoptera o a la monoginia en los Hymenoptera. Según Michener (1964), hay relación inversa entre el tamaño del nido y la productividad media de las obreras (número de crías por obrera en un momento dado). En un nido monogínico, la productividad es mayor y ello produce una presión hacia la monoginia en condiciones estables ambientales. Junto con la monoginia evoluciona la conducta magnicida de la reina y obreras.

Los Vespidae sociales y los Formicidae, van a explotar originariamente los insectos como presas, mientras que los Apidae explotan el polen como fuente proteica. Los Isoptera han desarrollado la sociabilidad una vez, mientras que los Hymenoptera la han desarrollado independientemente como mínimo 11 veces : dos en los Vespidae, uno en los Formicidae y ocho en los Apidae (Wilson, 1973).

Origen de la sociabilidad

En cuanto al origen de la sociabilidad, han de haber influido sobre los caracteres preadaptados, fenómenos de competición-depredación y la fácil accesibilidad de alimento. Las agrupaciones originarias han de ser de tipo poligínico comunitario, de acuerdo con Lin y Michener (1972), de individuos

no necesariamente emparentados estrechamente (Michener y Lange, 1958), cooperando en la construcción y defensa del nido, pero cuidando a su proge- nie por separado. La agrupación poligínica comunitaria (o de varias parejas en los termes), favorece la aparición de genes cohesivos y cooperativos que proporcionan, en términos de Hamilton (1964), mas viscosidad a la población, al disminuir, de acuerdo con Lin y Michener (1972), el coste pagado a los depredadores y el de la construcción del nido. Esta agrupación favorece la endogamia y el desarrollo de la selección de semejantes genéticos, que cada vez fija mas los caracteres cooperativos en agrupaciones poligínicas emparentadas que alimentan las larvas en común.

En la selección de semejantes genéticos intervienen dos procesos : uno que tiende a unir los individuos por sus propiedades cohesivas y cooperativas, originando una selección de proximidad con otros indivuos del mismo grupo, mientras que el otro proceso une a los individuos por el sexo, originando una selección sexual. El primer proceso es el iniciador de las agrupaciones comunitarias favorecidas por las presiones de competición-depredación, encargándose el segundo de conferir mayor viscosidad a la población fijando los caracteres cohesivos y cooperativos. Los genes cooperativos producen el desarrollo del altruismo. Se produce tambien un sistema de dominación, origen de las castas, que produce la división del trabajo y el solapamiento con la descendencia adulta, originandose agrupaciones familiares poligínicas que constituyen la sociedad.

Estamos de acuerdo con West-Eberhard (1978) en que el origen de la sociedad de avispas es de tipo familiar poligínico, aunque pasando por las etapas previas antes expuestas. Los grupos poligínicos son comunes en abejas (Lin y Michener, 1972) y avispas (West-Eberhard, 1978). La vida subsocial o matrifilial (Wheeler, 1928) no parece ser el origen de la sociedad y de acuerdo con Lin y Michener (1972), hay relativamente pocos Himenópteros sub- sociales. Es la interacción madre-progenie la que ha desarrollado la socia- bilidad, y este control materno (Alexander, 1974), creemos ha de ser posterior al control intergínico de castas que después se extiende a la descendencia al solaparse con ella, con dominación matrifilial. La selección familiar supone una capacidad de selección de semejantes genéticos, fijadora de los caracteres cooperativos. La confirmación de esta selección puede verse en el grupo de las seis semiespecies de *Drosophila paulistorum*, que se solapan más o menos. Según Lewontin (1974), las semiespecies no se diferencian morfológicamente, aunque ha habido diferenciación citológica y aislamiento reproductor, rehu- sando, en condiciones de laboratorio, las hembras de una semiespecie a los machos de la otra, aunque no tenga posibilidad de elección. Es un caso de selección sexual.

Las observaciones de Hay (1972) indican la capacidad de reconocimiento de individuos de *Drosophila* de los de otras cepas. Según Starr (1979), Kukuk et al. (1977), han proporcionado la evidencia indirecta de reconocimiento de parentesco por medio de olores en abejas Halictidae. En la selección de semejantes genéticos han de jugar también, entre otros, factores de impregnación química. Esta selección produce agrupaciones familiares originándose dentro de ellas la expansión de los genes altruistas debido a la eficacia proporcionada por los caracteres cooperativos en su explotación ambiental. Esta expansión de los caracteres sociales intragrupo familiar y de carácter selectivo individual, sera origen de una selección familiar en el sentido de Maynard Smith (1964). La selección familiar supone una selección individual, pues un individuo con mayor altruismo y por consiguiente con mayor capacidad de eficacia inclusiva, competirá favorablemente con otro con menor altruismo, adoptando también aquellas estrategias etológicas especiales. La mayor eficacia inclusiva del altruista expande más su genoma.

Después se origina la selección de grupo, o interpoblacional, inter-démica, en el sentido de Wilson (1976), originada por competición entre grupos no pertenecientes a la misma familia y poseedores de eficacia inclusiva diferencial.

Bases genéticas del fenómeno social

En cuanto a su base genética, la aparición del fenómeno social a partir de caracteres preadaptados, supone una recombinación favorecida por las presiones ambientales y productora de una presión filogenética dirigida en el sentido de explotar con más eficacia los recursos del ambiente. Los caracteres preadaptados suponen la existencia de gran variabilidad genética acumulada durante la filogenia del grupo en el depósito genético, creándose una presión filogenética que limita los cambios posibles en el genoma. De acuerdo con Ayala (1978), aunque la mutación sea la causa última de la variabilidad genética, constituye, no obstante, un suceso raro, suponiendo únicamente una gota de alelos nuevos en el depósito mucho más grande de la variabilidad genética almacenada. Esta variabilidad genética, proporcionará las nuevas recombinaciones que permitirán a la especie explotar las nuevas situaciones ambientales. Según Lewontin (1974), la evidencia dice que los estadios iniciales de divergencia filética hacen uso de un repertorio ya existente de variación genética y si, de acuerdo con Lorenz (1965), todas las estructuras y funciones complejas de los cromosomas, con la mutación y la reproducción sexual, son un mecanismo creado al servicio de la función que consiste en adquirir y almacenar las informaciones sobre el ambiente, entonces el gran polimorfismo genético de las especies ha de representar el sedimento

filogenético de los cambios experimentados en las diversas líneas evolutivas a lo largo de la historia de la especie, o sea, el polimorfismo es una información almacenada y fuente para nuevas adaptaciones.

Nuevas recombinaciones génicas haran posible la aparición de caracteres cooperativos y la evolución de la sociabilidad, caracteres fijados por la selección de semejantes genéticos que pueden producir especiación simpátrida. Hay una tendencia general de los Himenópteros sociales de intercambiar individuos, como muestran por ejemplo las observaciones de Michener (1974), con datos de Sakagami y Hayashida (1968), con un intercambio entre nidos de *Lasioglossum duplex*, en que un 19 % de obreras de una población se unió a otra.

Evolución de la sociabilidad

En la evolución de la sociabilidad ha debido jugar un papel importante la agrupación familiar poligínica con solapamiento de la progenie adulta, al aumentar la eficacia inclusiva por incorporación de la descendencia al sistema intergénico de castas, con dominación materna. La fuerte endogamia durante el origen de la sociedad hace posible la expansión rapida de los genes cooperativos por la selección de semejantes genéticos. Ello corresponde a una fase inicial de contracción poblacional debido a fenómenos de competición, depredación y facilitación de la actividad nidificadora, con aparición de los caracteres sociales eficaces en la explotación de los niveles tróficos. A esta fase de contracción inicial endogámica en que se fijan los caracteres sociales, sigue una fase de dispersión debido a fenómenos de competición intragrupo social, que será fuerte dada la semejanza genética existente. Cuestión esta que plantea un aspecto importante en la explicación del origen de la sociabilidad : el equilibrio entre la necesaria endogamia para la fijación de caracteres, con la dispersion obligatoria que evite la pérdida de variabilidad genética y adaptación. La evolución de la sociabilidad se producirá explotando su depósito genético los nuevos grupos sociales, separados por su acción competitiva en el sentido de Wynne-Edwards (1962).

CONCLUSIONES

Los Dictyoptera (Cryptocercidae) y los Hymenoptera (Aculeata) tienen caracteres anatómicos y etológicos que les preadaptan para la vida social. Por presiones competitivas-depredadoras y facilitación en la construcción del nido, se forman grupos aislados en unos nichos ecológicos ricos en energía con gran capacidad de transporte (madera en los Cryptocercidae y

polen-nectar insectos como presas en los Hymenoptera Aculeata) y explotados de manera diferente. Estas agrupaciones poligínicas comunitarias disminuye el coste de la construcción del nido y el pagado a los depredadores, produciéndose recombinaciones génicas que facilitan la cooperación. Con ello se explota con mas eficacia el nicho ecológico segun la estrategia demografica de la K, provocandose una especiación simpátrida debido a la selección de semejantes genéticos que fija los nuevos caracteres cooperativos y altruistas aparecidos durante la explotación del nicho ecológico. Así se origina la sociabilidad.

El periodo de fuerte endogamia necesaria para el desarrollo de la cohesión social, es seguido por una fase de dispersión debido a competición intrafamiliar que permite la expansión de las nuevas sociedades. Entonces se origina la selección interfamiliar, intergrupo o interpoblacional, que hará posible la explotación de los nuevos caracteres sociales y la evolución de los Isoptera e Hymenoptera sociales. La eficacia diferencial de grupos es el gran motor de la evolución. La importancia que tienen en la aparición y evolución del fenómeno social los niveles tróficos explotados y los factores biológicos competidores, queda reflejada en los termes y hormigas, formas edáficas, en que todos son sociales. Por el contrario, entre las avispas y abejas, formas aéreas, se encuentran especies solitarias. También la existencia en las abejas Halictinae de especies solitarias y especies sociales, plantea la interesante cuestión de que, además de la influencia de las presiones filogenéticas representadas por los caracteres preadaptados, se han de tener en cuenta la competición entre las mismas poblaciones sociales, asi como las presiones ambientales, para comprender el origen y evolución de la sociabilidad en los insectos.

AGRADECIMIENTOS — Agradezco al Prof. A. Prevosti, Director del Departamento de Genética de la Universidad de Barcelona, la lectura del manuscrito y los comentarios realizados sobre su contenido.

Bibliografía

- ALEXANDER R., 1974. — The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 325-381.
- AYALA F.J., 1978. — Mecanismos de la evolución. *Investigación y Ciencia*, 26, 18-33.
- HAMILTON W.D., 1964. — The genetical evolution of social behavior, I y II. *J. Theoret. Biol.*, 7, 1-52.
- HAY D.A., 1972. — Recognition by *Drosophila melanogaster* of individuals from other strains or cultures : support for the role of olfactory cues in selective mating. *Evolution*, 26 (2), 171-176.
- LEWONTIN R.C., 1974. — *The genetic base of evolutionary change*. Columbia University Press.

- LIN N., MICHENER C.D., 1972. — Evolution of Sociability in insects. *Q. Rev. Biol.*, 47, 131-159.
- LORENZ K., 1965. — Evolution and modification of behaviour. *Univ. Chicago Press*.
- MAYNARD SMITH J., 1964. — Kin selection and group selection. *Nature*, 201, 1145-1147.
- MICHENER C.D., LANGE R.B., 1958. — Distinctive type of primitive social behaviour among bees. *Science*, 127, 1046-1047.
- MICHENER C.D., 1964. — Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. *Insectes sociaux*, 11, 317-342.
- STARR C.K., 1979. — Origin and evolution of Insect Sociality. In : Hermann, Henry R. Ed. *Social Insects*, vol. I, Academic Press, New York.
- WEST-EBERHARD M.J., 1978. — Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *J. Kansas Entom. Soc.*, 51 (4), 832-856.
- WHEELER W.M., 1928. — *The social insects : their origin and evolution*. Kegan Paul, Trench, Trubner and Co. London.
- WILSON E.O., 1971. — *The Insect Societies*, Belknap Press, Harvard, 548 p.
- WILSON E.O., 1976. — *Sociobiology*. Belknap Press, Harvard, 697 p.
- WYNNE-EDWARDS V.C., 1962. — *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh, 53 p.