

En sus más de 500 páginas, este libro nos brinda un sorprendente relato de las inesperadas e intrincadas vidas de los insectos sociales. Charles Darwin hubiera quedado encantado con esta obra. [...] Como el mismo Darwin escribió: “En ocasiones pienso que los tratados generales y populares son casi tan importantes para el progreso de la ciencia como las obras originales”. Un siglo y medio después, *Superorganismo* se instala firmemente en esa distinguida tradición.

Steve Jones, *The New York Times*

Al cabo de cinco años de trabajo, y apoyado en cinco siglos de investigación entomológica, *Superorganismo* muestra todo lo que sabemos sobre la evolución, la ecología y la organización social de las hormigas. [...] Es un libro profundamente importante de gran relevancia para cualquiera interesado en las tendencias que actualmente dan forma a nuestras propias sociedades.

Tim Flannery, *The New York Review of Books*

Un extraordinario libro sobre los insectos sociales en general. Representa a la mejor historia natural evolutiva, y proporciona una rica descripción del modo en que criaturas como las hormigas y las abejas se implican en la lucha por la existencia. Los detalles son con frecuencia sorprendentes, pero la verdadera fuerza de la obra radica en la manera en que esos detalles son presentados en conjunto. Hacia el final del libro, fascinantes relatos históricos revelan cómo se originaron los diversos grupos de hormigas y cómo y por qué se diversificaron a lo largo del tiempo.

Michael T. Ghiselin, *American Scientist*

El superorganismo

Otras obras de Bert Hölldobler y Edward O. Wilson

The ants, Berlín, 1990

Viaje a las hormigas, Barcelona, 1996

The Leafcutter Ants: Civilization by Instinct, Nueva York, 2011

Otras obras de Bert Hölldobler

Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology, en colaboración con Martin Lindauer (editores), Stuttgart, 1985

Herbivory of Leaf Cutting Ants, en colaboración con Rainer Wirth, Hubert Herz, Ronald J. Ryel y Wolfram Beyschlag, Berlín/Heidelberg/ Nueva York, 2003

Otras obras de Edward O. Wilson

La creación: Salvemos la vida en la Tierra, Buenos Aires, Katz editores, 2006

Ecología, evolución y biología de poblaciones, Barcelona, 1978

Sobre la naturaleza humana, México, 1980

Sociobiología, Barcelona, 1980

Comportamiento animal, Barcelona, 1982

Biofilia, México, 1989

La diversidad de la vida, Barcelona, 1994

Viaje a las hormigas, Barcelona, 1996

El naturalista, Barcelona, 1996

Consilience: la unidad del conocimiento, Barcelona, 1999

El futuro de la vida, Barcelona, 2002

Nature revealed: Selected writings, 1949-2006, Baltimore, 2006

El superorganismo

Belleza y elegancia de las asombrosas
sociedades de insectos

Bert Hölldobler y Edward O. Wilson

Dibujos de Margaret C. Nelson

Traducción de Elena Marengo

Serie Ensayos



Primera edición, 2014

© Katz Editores
Benjamín Matienzo 1831, 10° D
1426-Buenos Aires
Calle del Barco 40, 3° D
28004-Madrid
www.katzeditores.com – info@katzeditores.com

© Clave Intelectual, S. L.
C/ Velázquez, 55, 5° D
28001-Madrid
www.claveintelectual.com – info@claveintelectual.com

Copyright© 2009 by Bert Hölldobler y Edward O. Wilson

Título de la edición original: *The superorganism: the beauty, elegance,
and strangeness of insect societies*

ISBN Argentina: 978-987-1566-88-4
ISBN España: 978-84-15917-09-0

1. Insectos. I. Wilson, Edward O. II. Elena Marengo, trad. III. Título
CDD 595.7

Diseño de colección: Pablo Salomone y Maru Hiriart

Impreso en España por CLM, Artes gráficas, S.L.
Depósito legal: M-12364-2014

A MARTIN LINDAUER, colega y amigo, cuya inspirada e innovadora labor en el campo de la sociobiología experimental aportó mucho a la concepción de las sociedades de insectos como superorganismos funcionales.

A quien se jacte de conocer las cosas realmente existentes
pidámosle que antes nos explique la naturaleza de las hormigas.

San Basilio

Índice

Advertencia para el lector no especializado	13
1. La formación de un superorganismo	19
2. Teoría genética de la evolución social	29
3. Sociogénesis	59
4. Evolución genética de las reglas de decisión	73
5. La división del trabajo	85
6. La comunicación	149
7. El auge de las hormigas	263
8. Hormigas ponerinas: la gran radiación	281
9. Las atínidas cortadoras de hojas: ejemplo supremo de superorganismos	341
10. Arquitectura del nido y búsqueda de vivienda	387
Epílogo	411
Notas	415
Agradecimientos	497
Glosario	499
Índice analítico	517

Advertencia para el lector no especializado

Imaginemos que hace un millón de años, antes de que surgiera la humanidad, hubiera arribado a nuestro planeta un equipo de científicos extraterrestres interesados en estudiar las formas de vida presentes en la Tierra. Sin duda en su primer informe esos científicos hubieran dicho algo de este estilo: *en este planeta pululan más de 1000 billones de criaturas sumamente sociales que forman parte de por lo menos 20 000 especies distintas*. Su informe final seguramente incluiría las siguientes observaciones:

- La mayor parte de las formas altamente sociales son insectos (tienen seis patas, dos antenas en la cabeza y el cuerpo dividido en tres segmentos). Todos viven sobre la tierra y ninguno en el mar.
- En plena madurez una colonia puede contener apenas diez miembros o más de veinte millones de individuos, según la especie.
- Los miembros de cada colonia están divididos en dos castas principales: una casta reproductora constituida por un único individuo o unos

pocos y un gran número de obreras que llevan a cabo el trabajo de manera altruista y, por lo general, no intentan reproducirse.

- En la gran mayoría de las especies que forman colonias —a saber, las que pertenecen al orden Hymenoptera (hormigas, abejas y avispas)—, las colonias están constituidas por hembras. Las hembras cuidan a los machos durante los breves períodos previos a la temporada de apareamiento. Los machos no trabajan. Después de la estación de apareamiento las obreras expulsan o matan a los zánganos que han quedado en el nido.
- Por el contrario, en la minoría de los casos de colonias pertenecientes al orden Isoptera (termes) hay un rey que acompaña a la reina, que es la hembra reproductora. A diferencia de las obreras de los himenópteros, en las colonias de termes hay individuos de los dos sexos y, en algunas especies, se observa una relativa división del trabajo entre ellos.
- Más del 90% de las señales que utilizan estas extrañas criaturas para comunicarse son sustancias químicas llamadas feromonas que segregan por medio de glándulas exocrinas ubicadas en diversas partes del cuerpo. Cuando otros miembros de la colonia huelen o gustan esos compuestos se desencadena en ellos una respuesta que puede ser de alarma, de atracción, de reunión o de reclutamiento. Muchas especies emplean también para comunicarse vibraciones y contactos táctiles que habitualmente se limitan a incrementar el efecto de las feromonas. Además hay algunas señales complejas que combinan el olfato, el gusto, vibraciones (sonido) y el tacto. Son ejemplos notables el meneo o contoneo de las abejas melíferas, los rastros de reclutamiento de las hormigas de fuego y las comunicaciones multimodales de las hormigas tejedoras.
- Los insectos sociales distinguen a sus compañeros de nido de los miembros de otras colonias por medio de receptores ubicados en las antenas que les permiten oler los hidrocarburos presentes en la capa externa de su dura cutícula. Utilizan distintas combinaciones de esas sustancias químicas para identificar a las diferentes castas, las etapas de desarrollo y la edad de sus compañeros.
- En cada colonia el sistema de comunicación y la división del trabajo inherente al sistema de castas permiten alcanzar una cohesión tan grande que se puede decir que la colonia es un superorganismo. No obstante, la organización varía enormemente entre las distintas espe-

cies de insectos sociales y se pueden observar distintos grados de organización de esos superorganismos. Hay un grado “primitivo” (menos avanzado) en varias especies de ponerinas, pues todos los individuos conservan intacto su potencial reproductivo y existe una considerable competencia por la reproducción en el seno de cada colonia. Los géneros *Atta* y *Acromyrmex* de hormigas cortadoras de hojas y las tejedoras del género *Oecophylla* representan un grado más avanzado: la casta real es la única reproductora y los centenares de miles de obreras que la acompañan conforman subcastas morfológicas estrechamente cohesionadas por la división del trabajo. En estas sociedades, que constituyen la categoría más elevada de superorganismos, los conflictos entre los individuos de la colonia son mínimos o inexistentes.

- El superorganismo existe porque hay un nivel de organización biológica entre los organismos individuales que lo constituyen y los ecosistemas —por ejemplo, las parcelas de un bosque—, con los cuales forman una unidad. Por esta misma razón, los insectos sociales son importantes para el estudio general de la biología.

Sobre estos fenómenos nos explayaremos ahora nosotros, biólogos nacidos en la Tierra. Las hormigas, las abejas y las avispas se cuentan entre los organismos conocidos más avanzados socialmente, a excepción del hombre. En cuanto a biomasa e impacto sobre los ecosistemas, sus colonias han dominado la mayor parte de los hábitats terrestres durante por lo menos cincuenta millones de años. Aunque existieron especies de insectos sociales durante un período anterior de longitud similar, su abundancia relativa era mucho menor. En particular, algunas hormigas de aquellas épocas remotas eran semejantes a las actuales. Nos complace pensar que picaron a muchos dinosaurios desprevenidos que pisotearon sus nidos o que los rociaron con ácido fórmico.

Es mucho lo que tenemos que aprender de las modernas sociedades de insectos. Ellas nos demuestran que es posible “hablar” mediante complejos mensajes constituidos por feromonas y, con millares de ejemplos, también nos indican que la división del trabajo puede organizarse con programas de comportamiento flexibles para que un grupo alcance su eficiencia óptima. Las redes cooperativas de individuos que forman los insectos sociales han inspirado nuevos diseños en el campo de la computación y han aclarado los mecanismos de interacción neuronal que podrían dar origen a la mente.

Son fuente de inspiración en muchos ámbitos diferentes. En la década de 1920, cuando el gran mirmecólogo William Morton Wheeler recibió un título honorario de la Universidad de Harvard, el rector Lowell dijo que el estudio de las hormigas había demostrado que esos insectos, “como los seres humanos, pueden crear civilizaciones sin recurrir al uso de la razón”.

Los superorganismos son una suerte de atalaya desde la cual los científicos podemos contemplar cómo surge un nivel de organización biológica a partir de otro, posibilidad de suma importancia porque casi toda la biología moderna es un proceso de reducción de sistemas complejos seguido de una síntesis. En el tramo reduccionista de las investigaciones el sistema se desglosa en sus partes y procesos constituyentes. Cuando se alcanza un conocimiento suficiente de ellos es posible armarlos de nuevo y emplear las propiedades recién comprendidas para explicar las propiedades emergentes del sistema global aunque, en la mayoría de los casos, la síntesis es un procedimiento mucho más difícil que la reducción. Por ejemplo, los biólogos han avanzado mucho en la definición y la descripción de las moléculas y los orgánulos que constituyen el fundamento de la vida. En el nivel inmediato superior de organización biológica han logrado describir los pormenores de muchas de las estructuras y propiedades resultantes de las células. No obstante, todavía estamos lejos de comprender cabalmente cómo se arman, disponen y activan las moléculas y los orgánulos para constituir una célula viva. De manera análoga hemos llegado a conocer las propiedades de muchas especies que constituyen la parte viviente de unos cuantos ecosistemas, por ejemplo, lagunas y predios boscosos. También hemos desentrañado algunos procesos de gran escala, entre ellos, ciclos de la materia y de la energía. Con todo, todavía estamos muy lejos de conocer a fondo las múltiples maneras en que interactúan las especies para crear sistemas de nivel más alto.

Por el contrario, los insectos sociales nos presentan un vínculo más accesible entre dos niveles distintos de organización biológica. Las unidades de nivel inferior —en este caso los organismos— interactúan de modo relativamente simple para constituir colonias, de suerte que las colonias mismas no son tan complejas en cuanto a estructura y modalidad operativa como las células y los ecosistemas. Por otro lado, no es difícil observar y manipular experimentalmente los elementos que componen esos dos niveles, los organismos y las colonias. Como veremos en los capítulos que siguen, ahora es posible avanzar mucho en esta empresa fundamental de la biología.

Pondremos fin a esta introducción con una conjetura. Si hubieran arribado a nuestro planeta científicos alienígenas con el propósito de estudiar la biosfera anterior a los seres humanos, uno de sus primeros proyectos habría sido desarrollar granjas de colmenas y de hormigas. Sin duda es una conjetura tendenciosa, puesto que los insectos sociales nos han subyugado a lo largo de toda la vida, en especial las hormigas. En este libro el lector hallará ecos de esa inclinación nuestra. Elegimos ejemplos que provienen sobre todo de las hormigas y nos hemos detenido en aquellas que conocemos mejor pero una y otra vez “lanzamos una mirada más allá”, especialmente sobre las abejas melíferas, que son los insectos sociales mejor estudiados. Nuestro objetivo con este libro no fue escribir una monografía exhaustiva como lo fue *The ants* (1990). Más bien, intentamos presentar los diversos hechos de la evolución natural que caracterizan a las sociedades de insectos como superorganismos y procuramos rastrear los caminos evolutivos que llevaron a los estados más avanzados de eusocialidad. Nuestra intención es resucitar la idea de superorganismo con el acento sobre los caracteres adaptativos que se manifiestan a nivel de las colonias, como la división del trabajo y la comunicación. Por último, al presentar el tema de esta manera visualizamos la colonia como una entidad autoorganizada y la concebimos como diana de la selección natural.

Aquí vemos la colonia de insectos como el equivalente de un organismo, como la unidad que debe analizarse para comprender la biología de las especies que viven en colonias. Pensemos, por ejemplo, en las sociedades de insectos que más se parecen a un organismo, las enormes colonias de hormigas batidoras africanas. Vista de lejos, la inmensa columna de hormigas que participan en cada incursión parece una entidad viva única. Se despliega como el seudópodo de una ameba gigante sobre unos 70 m de terreno pero si se la observa más de cerca se comprueba que es una masa de varios millones de obreras que parten de manera concertada de un nido subterráneo que a su vez es una red irregular de túneles y cámaras excavados en el suelo. A medida que la columna emerge y avanza se parece primero a una lámina en expansión y luego adquiere la forma de una estructura arbórea cuyo tronco parte del nido y cuya copa es un frente que avanza, del tamaño de una casa pequeña. Además, hay muchísimas ramas que se conectan entre sí. Esa multitud no tiene líderes. En las cercanías del frente las obreras van y vienen. Las que están a la vanguardia se adelantan un poco y luego vuelven a la alborotada masa para ceder su lugar a otros individuos. Esas columnas

predadoras son ríos de hormigas que avanzan y retroceden. El enjambre frontal avanza a razón de 20 m por hora y sepulta a su paso todo el terreno y la vegetación baja, como resultado de lo cual mueren todos los insectos que no pueden huir y también las serpientes y otros animales más grandes. Al cabo de unas horas se invierte el sentido de la marcha y la columna desaparece en los orificios del nido como en un sumidero.

Decir que las colonias de hormigas batidoras –o de otros insectos sociales, como las colonias gigantes de hormigas cortadoras de hojas (descritas en el capítulo 9), las abejas melíferas o las colonias de termitas– son algo más que meras agregaciones de individuos implica concebirlas como superorganismos y sugerir una comparación pormenorizada entre la sociedad y un organismo en el sentido habitual del término.

Durante los dieciocho años transcurridos desde que escribimos *The ants* se ha reunido una cantidad asombrosa de información sobre las especies primitivas desde el punto de vista filogenético (ancestrales) pertenecientes al grupo de las poneromorfás, tema al que dedicamos el capítulo 8. Si bien en algunas especies de este grupo todos los miembros exhiben rasgos propios de un superorganismo, como por ejemplo castas, división del trabajo y complejos sistemas de comunicación (véanse los capítulos 5 y 6), las sociedades de muchas otras especies poneromorfás se caracterizan por la intensa competencia entre los individuos por los privilegios reproductivos. Los miembros del grupo están organizados en jerarquías de dominación contra las cuales se sublevan de tanto en tanto los individuos dispuestos a alcanzar las posiciones más altas y consiguen derrocar a los jefes anteriores. Aunque la división del trabajo en esas sociedades es bastante elemental, las interacciones entre las compañeras de nido son complejas: hay exhibiciones de dominio, comportamientos de sumisión, señales químicas que indican la categoría reproductiva e, incluso, reconocimiento individual. Esas sociedades de hormigas poneromorfás tienen algunos caracteres propios de los superorganismos pero están muy lejos de la organización superior que exhiben las hormigas batidoras y las cortadoras de hojas.