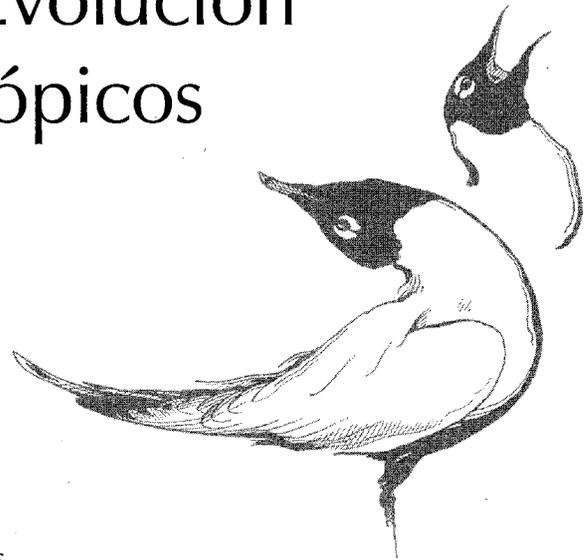




Ecología y Evolución en los Trópicos



Editores

Egbert G. Leigh Jr., E. Allen Herre,
Jeremy B.C. Jackson y Fernando Santos-Granero

Traductora

Olga Londoño Hobrecker

Redactora

Nélida E. Gómez

574.5

Ec64 Ecología y evolución en los trópicos / editado por Egbert Giles Leigh Jr., E. Allen Herre, Jeremy B.C. Jackson, Fernando Santos-Granero; traducción de Olga Londoño Hobrecker; redactora Nélida Gómez. Panamá: Editora Novo Art, 2006. 654 p.; 27 cm.

ISBN 10 9962-651-12-3
ISBN 13 9789962-651-12-3

1. ECOLOGÍA-TRÓPICOS I. Título.

© 2007 por Smithsonian Tropical Research Institute.

Todos los derechos reservados, excepto las ilustraciones y fotografías en los artículos traducidos.

Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada o transmitida en manera alguna por ningún medio, ya sea electrónico, químico, mecánico, óptico, de grabación o de fotocopia, sin permiso previo del Smithsonian Tropical Research Institute. Toda reproducción parcial puede hacerse para fines educativos e investigativos, siempre y cuando se cite la fuente.

Uso y reproducción de ilustraciones y fotografías en los artículos traducidos: Solicite autorización directamente a los autores.

Fotografías de cubiertas:

Cubierta frontal

Centro: Hormiguero collarajo (manchado). *Hylophylax n. naevioides*.

Christian Ziegler. STRI.

Centro inferior: Mangle rojo, *Rhizophora mangle*. Christian Ziegler. STRI.

Izquierda superior: Escarabajo. *Strongylinum decoratum*. Marcos Guerra. STRI.

Izquierda centro: Pez castañeta azul-dorada. *Stegastes leucostictus*.

D. Ross Robertson. STRI.

Izquierda inferior: *Alloplectus* sp. Mireya Correa. STRI/Universidad de Panamá.

Derecha superior: Morena verde. *Gymnothorax funebris*. Alga verde.

Halimeda sp. Edgardo Ochoa. STRI.

Derecha centro: Hormigas. *Ectatomma* sp. Christian Ziegler. STRI.

Derecha inferior: Flamboyant. *Delonyx regia*. Marcos Guerra. STRI.

Cubierta dorsal

Mariposa transparente. *Cithaerias menander*. Marcos Guerra. STRI.

Ilustraciones de secciones:

Secciones 1 a 6: Dibujos en plumilla de Martin Moynihan (q.e.p.d). STRI.

Sección 7: Ilustración en la revista "Le Tour du Monde. Nouveau Journal des Voyages". No. 728, 19 décembre 1874, Libraire Hachette et C^e, Paris, p. 391.

(Cortesía de Fernando Santos-Granero)

Diseño gráfico:



Editora Novo Art, S.A.
Panamá

Portada y diagramación:

Pedro Antonio Argudo F.

Edición de estilo:

Montserrat de Adames

Primera Edición, 2007

1,000 ejemplares

Impreso en Colombia por Imprelibros S.A.

para Editora Novo Art, S.A. - Panamá

SOLITARIOS EN SEGUNDA INSTANCIA: PÉRDIDA EVOLUTIVA DEL COMPORTAMIENTO SOCIAL¹

William T. Wcislo² y Bryan N. Danforth³

¹ Reimpreso con la autorización correspondiente del autor o casa editora: *Secondarily solitary: the evolutionary loss of social behavior*. *Trends in Ecology and Evolution* 12(12): 468-474, 1997. PII: SO169-5347(97)01198-7.

² Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 0843-03092, República de Panamá; e-mail: wcislow@si.edu.

³ Department of Entomology, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA; e-mail: bnd1@cornell.edu.

RESUMEN: Es frecuente que los estudiosos del comportamiento social supongan que la evolución avanza de un estado solitario a uno social y que los linajes sociales producen linajes que también son sociales, excepto los de taxones parásitos. En algunos estudios filogenéticos recientes sobre abejas se contradice esta suposición; además, se conocen más ejemplos, o ejemplos hipotéticos, sobre otros animales. El comportamiento social podría perderse, para dar lugar a especies solitarias de segunda instancia. Los estudios sobre las condiciones que conducen a la supresión, o a la pérdida del comportamiento social nos pueden ayudar a esclarecer los factores que lo originan y mantienen.

La comprensión de la evolución del comportamiento social ha sido crítica por la formulación de principios evolutivos generales (por ej., selección de parentesco [1]). Con frecuencia, estos estudios son dominados por suposiciones *a priori* de que la eusocialidad —el comportamiento social que incluye una casta de obreras estériles (Recuadro 1)— es una meta evolutiva [4]. Es decir, que los antepasados eusociales dan lugar a especies descendientes que también son eusociales, a menos que evolucionen parasitismo social [5]. Como se aplica a la socialidad de los insectos, la 'ley de Dollo' de evolución irreversible [6-7], es válida para termitas (Isoptera), hormigas (Formicidae), avispas (Vespidae) abejas melíferas (Apini), abejas sin aguijón (Meliponini) y abejorros (Bombini)— no conocemos retrocesos a anidamiento solitario en estos clados, los cuales son exclusivamente eusociales [8-11]. Wilson [12] planteó la hipótesis de que estos taxones cruzaron un umbral de integración social, en forma irreversible. Entre los insectos, los beneficios de la socialidad (por ej., un trabajo más eficaz, defensa mejorada) aumentan con la división estricta del trabajo; sin embargo la codependencia que resulta, podría dificultar la recuperación total del repertorio de comportamiento de los individuos solitarios [12-13]. Como regla general, sin embargo, no existen razones *a priori* para sugerir que la evolución de la socialidad deba ser irreversible. La eusocialidad, como cualquier otra característica fenotípica, no es inherentemente 'avanza-

da', en relación con otras alternativas, tales como el comportamiento solitario o el anidamiento comunal; además, las diferentes circunstancias ambientales podrían favorecer un estilo de vida sobre el otro [12-16].

La posibilidad de que la eusocialidad pueda revertirse a comportamiento solitario ha sido tema de hipótesis anteriores [12-14], en particular, de biólogos que estudian a las abejas halictinas [15-20]; sin embargo, sólo en años recientes, se han demostrado retrocesos en forma empírica. Los estudios filogenéticos en taxones que contienen tanto especies solitarias, como sociales, presentan evidencia de transiciones evolutivas del comportamiento eusocial al solitario, lo que contradice la suposición de una evolución social unidireccional. Aquí, resaltamos algunos estudios recientes y discutimos las implicaciones que puedan tener para nuestra comprensión del comportamiento social [véanse también referencias 13, 14 y 20].

MÉTODOS FILOGENÉTICOS Y MAPA DE CARACTERES

La utilización generalizada de la metodología clástica está generando una base de datos cada vez más amplia, que facilita poner a prueba la hipótesis sobre los patrones históricos y facilita inferir los estados ancestrales [21-23]. No discutiremos las fortalezas ni las debilidades de las diferentes metodologías, excepto

Recuadro 1. Terminología social.

El comportamiento social es una característica fenotípica compuesta, que ha sido definida en diversas formas y su definición es polémica [2-3]. Para prevenir confusiones, definimos los términos en forma explícita, sólo para fines de esta revisión. Los términos descriptivos se han aplicado en forma apropiada, a individuos, o sociedades, aunque algunas veces, se usan para las especies, con el fin de facilitar la comunicación y los análisis [3].

Comportamiento solitario: Cada hembra ocupa su propio nido, sin ningún otro adulto y es enteramente responsable de criar a su nidada.

Comportamiento social: Vida en grupos, de más de un adulto, en que las relaciones dominio-subordinación entre los individuos, si existen, no están especificadas.

Comportamiento eusocial: Socialidad caracterizada por la presencia de adultos de más de una generación, entre los cuales existe la división del trabajo y algunos individuos son efectivamente estériles.

Comportamiento comunal: Grupos sociales de más de una hembra, en los cuales cada adulto es un reproductor activo y si la cooperación con los demás existe, ésta es mínima.

Comportamiento subsocial: Comportamiento de los padres, en el cual los adultos alimentan y protegen a las crías inmaduras hasta que éstas se convierten en adultos.

para anotar que la reconstrucción de los estados de caracteres ancestrales depende de la veracidad de las filogenias [24]. Se prefieren las hipótesis que requieran un menor número de suposiciones *ad hoc* acerca de los cambios evolutivos de los caracteres, sobre aquellas que requieran de más suposiciones, a falta de información biológica que justifique una explicación más compleja [25].

Se pueden reconstruir los cambios evolutivos en los estados de caracteres, a partir de información filogenética, así [23]: primero, se genera un cladograma con los datos disponibles sobre los taxones de interés. No existe unanimidad acerca de si un carácter de interés (por ejemplo, la socialidad) debiera incluirse en el conjunto de datos que se utilice para construir el cladograma, o si debiera excluirse [26]. Luego, comenzando por los extremos del cladograma y avanzando hacia la base, los estados de caracteres son incorporados al cladograma, en tal forma, que el número de cambios necesarios para explicar la distribución filogenética de los estados de caracteres sea minimizado (Recuadro 2).

RETROCESOS EVOLUTIVOS HACIA EL COMPORTAMIENTO SOLITARIO

Las abejas que pertenecen a las familias Halictidae y Apidae, son parientes lejanas [27]. La creciente evidencia sobre estos taxones pone en duda los puntos de vista que afirman que el comportamiento social constituye un fin evolutivo y que la evolución social es unidireccional. En algunos linajes, el comportamiento social se ha perdido, o ha sido suprimido, lo que, al parecer, ha dado lugar al surgimiento de especies solitarias, descendientes de antepasados eusociales. Cada uno de los estudios revisados que aparecen a continuación, se basan en la metodología cladística; los datos utilizados para reconstruir las relaciones históricas entre las especies, fueron independientes del comportamiento social y, al final, los comportamientos fueron incorporados al cladograma.

Abejas halictinas

La tribu Halictini (Halictidae) incluye 26 géneros de abejas de tamaño reducido a moderado, de conducta solitaria, social y parásita, distribuidas en todo el mundo [16] (también C. D. Michener, *comunicación personal*). Dos géneros en particular, *Halictus* y *Lasioglossum*, constituyen excelentes taxones para estudiar la evolución social; cada uno contiene numerosas especies de comportamientos diferentes y cada una presenta ejemplos de pérdida o supresión del comportamiento social. Se presentan ciclos de vida representativos de las abejas halictinas de zona templada, tanto solitarias como sociales, en el Recuadro 3.

Packer [17] analizó las relaciones filogenéticas en ocho especies de *Lasioglossum*, del subgénero *Evyllaesus*, mediante la utilización de 26 loci informativos de alozimas. Con base en un cladograma para las especies con comportamiento social conocido, Packer planteó la hipótesis de que la eusocialidad es el estado ancestral. Entre las especies analizadas, se podría encontrar, al menos uno, o quizás dos, retrocesos a comportamiento solitario. Según las relaciones filogenéticas entre el subgénero *Evyllaesus* y otros subgéneros de *Lasioglossum*, L. (E.) *fulvicorne* podría representar una reversión al comportamiento solitario o indicar que el comportamiento solitario es el estado ancestral. Un nuevo análisis de estos datos, inclusive de cinco especies adicionales, apoyan la conclusión inicial [20].

Recuadro 2. Análisis de parsimonia aplicado a la determinación de las reversiones del comportamiento social.

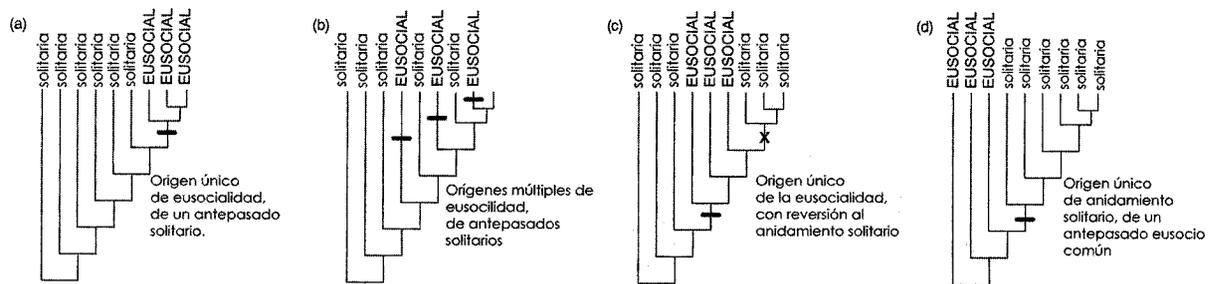
Imaginemos un grupo de nueve especies, tres de las cuales son eusociales, y seis, solitarias. En nueve taxones con una raíz filogenética, hay 2027025 árboles bifurcados plenamente resueltos. En (a-d) consideramos cuatro de estas topologías alternas, y las implicaciones de cada una, al inferir la historia de la evolución social. En el cladograma (a), las especies eusociales conforman un grupo monofilético, descendiente de un antepasado solitario; la eusocialidad constituye un estado final. Esta hipótesis representa el punto de vista unidireccional sobre la evolución eusocial: la vida solitaria es ancestral, la eusocialidad es derivada y no hay reversiones hacia el comportamiento solitario.

En (b), cada uno de los taxones eusociales está separado por taxones hermanos solitarios o, más precisamente, por clados hermanos, originalmente solitarios. Según este cladograma, la eusocialidad también es derivada, en relación con la vida solitaria, pero la eusocialidad, en cada uno de los tres taxones, no es homóloga. Factores, tanto intrínsecos como extrínsecos, pudieron seleccionar el comportamiento en forma independiente, lo que produjo un patrón paralelo de evolución.

Según (c), la eusocialidad surgió una vez, pero los descendientes de los taxones eusociales, han regresado al comportamiento solitario. Las reversiones de esta clase podrían aclarar los factores que podrían favorecer en grupos de ancestro eusocial.

Por último, en (d) presentamos una alternativa en la cual, la eusocialidad parece ser ancestral hasta el grupo de nueve taxones, con evolución posterior hacia la vida solitaria. La investigación de otros taxones (otros grupos externos) podría revelar que la eusocialidad surgió aun antes de lo que este cladograma muestra.

Estos cladogramas hipotéticos, así como las reconstrucciones de los estados de caracteres ancestrales, ilustran el punto importante: que no supongamos a priori, sobre la dirección de los cambios evolutivos. Como hipótesis nula, la adquisición, o pérdida, de una característica, tiene las mismas probabilidades de ocurrir. Es decir, no ponderamos una clase de cambio sobre otro. Algunas hipótesis sobre relaciones (por ejemplo, c y d) se interpretan mejor como reversiones de eusocialidad a anidamiento solitario, pero otras (por ejemplo, a y b), indican la polaridad contraria.



También mediante los datos sobre alozimas, Richards [18] analizó el parentesco filogenético de 15 especies de *Halictus*, que representaban una amplia muestra taxonómica del género. Ella obtuvo 45 árboles igualmente parsimoniosos, resumidos en dos árboles alternos de consenso. Estos árboles apoyan la hipótesis de que todas las especies de *Halictus* analizadas comparten un antepasado social (o uno que, facultativamente, expreso comportamiento social o solitario) y que sería posible que la eusocialidad rewertiera en comportamiento solitario en dos linajes por lo menos (o que el comportamiento solitario se haya fijado en las poblaciones estudiadas). Un nuevo análisis del conjunto modificado de datos, apoyó la conclusión inicial [20].

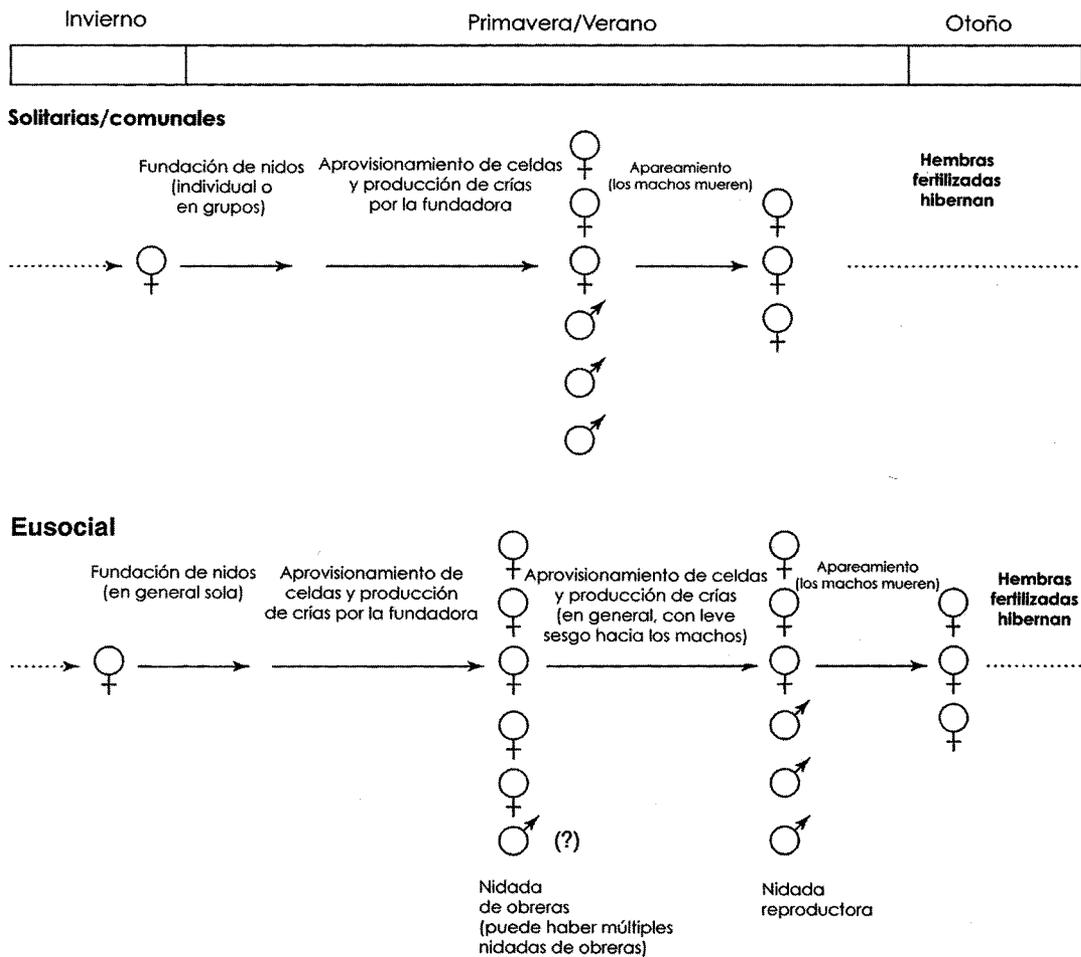
Abejas augochlorinas

La tribu Augochlorini (Halictidae), incluye más de 30 géneros de abejas; en su mayoría, son de colores brillantes y propias del neotrópico [19]. Al menos tres géneros, *Augochlora*, *Augochlorella* y *Pereirapis* contienen especies eusociales. En un análisis de 81 caracteres morfológicos, Danforth y Eickwort [19] obtuvieron tres árboles filogenéticos mediante aproximaciones sucesivas de ponderación de caracteres. Este análisis demostró que la eusocialidad surgió en el antepasado común de los taxones eusociales, pero rewertió en comportamiento solitario en un taxón derivado, el subgénero *Augochlora sensu stricto*. La reversión al anidamiento solitario en este subgénero

Recuadro 3. Ciclo de vida de una abeja eusocial de zona templada.

Existe considerable variación en los ciclos de vida de las abejas sociales, de la familia Halictidae. En forma típica, la casta se establece en la edad adulta. Un ciclo de vida generalizado de una especie de zona templada tiene, aproximadamente, tres fases. (1) Fase de fundadora solitaria: en la primavera, una hembra fundadora excava un nido que produce un número reducido de crías, hembras en su mayoría, que constituyen la primera nidada. (2) Fase inactiva: luego de aprovisionar varias celdas, la fundadora solitaria suspende la búsqueda de alimentos y permanece dentro del nido, en espera de que las crías de la primera nidada emerjan como adultos. (3) Fase matrifilial: un alto porcentaje de las hembras de la primera nidada permanece dentro del nido natal, como obreras de su madre. Es posible que otro porcentaje de las hembras de la primera nidada entren de inmediato en diapausa y regresen como fundadoras, en la primavera siguiente. Si la madre muere, una obrera se convierte en la reina de reemplazo. Las obreras aprovisionan con polen y néctar las celdas donde la reina pone los huevos. Durante la fase matrifilial, las abejas producen una o más, nidadas, según la duración del período de crecimiento y el tiempo de desarrollo de las inmaduras. En regiones de la zona templada, el número de nidadas de obreras varía con la duración del verano. En general, la relación de sexos en las nidadas de obreras se encuentra sesgada hacia las hembras, pero es más pareja en las nidadas reproductoras. Al final de la temporada de crecimiento, las hembras recién emergidas se aparean con los machos; con el tiempo, los machos mueren, y las hembras apareadas entran en diapausa durante la estación desfavorable; reinician el ciclo al año siguiente.

Existe variación intraespecífica en el porcentaje de los nidos que desarrollan comportamiento social o permanecen solitarios. Dentro de los nidos sociales, la variación se presenta así: el grado de dimorfismo de tamaño entre obreras y reinas (si lo hay); la relación de sexos de la primera nidada; el número de 'nidadas obreras'; la proporción de obreras que se aparean; la proporción de obreras que desarrollan ovarios y son reproductoras activas y en el tamaño de la colonia.



concorre con el cambio de anidamiento en el suelo al anidamiento en la madera de los árboles [28], lo que podría influir en las tasas de parasitismo y, por tanto, en los beneficios relacionados con la vida en grupo [29].

Abejas alodapinas australianas

Las abejas alodapinas conforman una tribu monofilética, dentro de la familia Apidae (según Ref. 30). Las alodapinas son más abundantes en el subsahara africano y en Australia, pero también aparecen en otras regiones tropicales y australes del Viejo Mundo. Alguna forma de comportamiento social leve se presenta en casi todos los géneros de alodapinas (excepto en *Halterapis* [31] y las especies parásitas). En comparación con la mayoría de las demás abejas sociales, el comportamiento social de las alodapinas es poco usual. Las hembras construyen los nidos en los tallos medulares secos de las plantas y sus descendientes no son criados en celdas individuales, como en la mayoría de las abejas. Por el contrario, las abejas inmaduras viven juntas en una madriguera, donde permanecen en estrecho contacto con las abejas adultas.

Tres géneros de alodapinas aparecen en Australia: *Braunsapis*, *Exoneura* e *Inquilina*. Reyes y Schwarz [32] dedujeron parentescos filogenéticos entre los subgéneros y las especies australianas del género *Exoneura*, al utilizar conjuntos de datos que comprendían 43 caracteres morfológicos y 173 sitios variables de nucleótidos provenientes de las secuencias del ADN de dos genes mitocondriales. Al analizar los datos combinados (216 caracteres en total), obtuvieron un árbol, en el cual se encontró que el subgénero *Exoneurella* era el grupo hermano del subgénero *Brevineura* + *Exoneura sensu stricto*, y resolvieron el parentesco entre las especies de *Exoneurella*, así: *E. tridentata* + [*E. lawsoni* + (*E. setosa* + *E. eremophila*)]. *E. tridentata*, miembros del subgénero *Brevineura*, y todos los demás subgéneros de alodapinas australianas (que no son parásitas) son eusociales, lo que sugiere que la eusocialidad sería la condición ancestral en el género *Exoneura*. Que *E. setosa* y *E. eremophila* son solitarias fue interpretado en la forma más parsimoniosa por Reyes y Schwarz, [32] como una reversión al comportamiento solitario del antepasado común de estas dos especies.

Cuadro 1. Pérdida de comportamiento social en taxones diferentes de las abejas.

Grupo	Característica perdida o suprimida	Número de eventos	¿Información filogenética?	Ref.
Thrips (<i>Oncothrips</i> , <i>Kladothrips</i>)	Casta de soldados	1-2? ^a	SI	14
Áfidos (Hormaphididae y Pemphigidae)	¿Casta de soldados?	0-1? ^b	SI	34
Cucarachas (Polyphaginae)	Comportamiento gregario ^c	2 ^d	SI	35
Cucarachas (Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae)	Comportamiento gregario ^c	4 ^e	SI	35
Arañas (<i>Stegodyphus</i>)	Vida en colonias	1 ^f	NO ^g	36
Aves (<i>Climactris</i>) australiano	Reproducción cooperativa	1	NO	37
Aves (<i>Campylorhynchus</i>)	Reproducción cooperativa	1	NO	37
Aves (<i>Cyanocitta</i>)	Reproducción cooperativa	1	SI	37
Aves (<i>Aphelocoma</i>)	Reproducción cooperativa	1?	SI? ^h	37,38
Ascidianos (<i>Enterogona</i> , <i>Pleurogona</i>)	¿Colonialismo?	0-1? ⁱ	SI	40

^a Una hipótesis filogenética alterna que no puede rechazarse inequívocamente sugiere que la casta de soldados no se ha perdido.

^b El análisis filogenético apoya cuatro orígenes y una pérdida de la casta de soldados, o cinco orígenes.

Un congregación de ninfas que con el tiempo incluirá algunos adultos.

^c Las dos pérdidas putativas ocurren en los linajes clasificados como polifénicos, así que el comportamiento gregario podría estar suprimido y no perdidos.

^d Una pérdida putativa ocurre en un linaje clasificado como polifénico, así que el comportamiento gregario podría encontrarse suprimido, no perdido.

^e Las arañas sociales viven en telarañas comunales y en este estudio se encontró que cerca de un 25% de las arañas eran solitarias; no se sabe si el comportamiento solitario representaba una etapa ontogenética, o una característica fija de esos individuos.

^f Basado en comparaciones intraespecíficas.

^g La hipótesis filogenética fue criticada por Brown y Li [39].

^h Una filogenia para ocho especies de diferentes géneros muestra que la pérdida de la colonialismo requiere un cambio más de estado de caracteres que el origen de la colonialismo de antepasados solitarios.

Pérdida del comportamiento social en otros taxones

La creencia de que los procesos evolutivos son irreversibles se encuentra tan generalizada, que ha sido santificada como la 'ley de Dollo', aunque esta llamada 'ley' tiene sus excepciones [6,7]. Por eso persiste la idea de que la evolución de la socialidad siempre, o en general, es unidireccional [33]. Las reversiones al comportamiento solitario no se limitan a las abejas; pero han sido documentadas, o existen ejemplos hipotéticos de que ocurren en varios invertebrados y pájaros [Cuadro 1; y referencia 14]. El énfasis exagerado sobre el origen de la eusocialidad, significa que podríamos estar descuidando una transición evolutiva generalizada e importante: el comportamiento solitario que surge de antepasados comunes de comportamiento social.

¿REVERSIONES EVOLUTIVAS O FENOTIPOS SENSIBLES A LAS CONDICIONES?

Los estudios revisados parecen documentar reversiones evolutivas (o sea, la pérdida de capacidad para expresar una característica). Sin embargo, estos estudios no eliminaron la hipótesis alternativa de que el comportamiento observado (estado de carácter) es el resultado de un sistema de desarrollo que, en forma facultativa, expresa diferentes fenotipos bajo diferentes condiciones, sin cambios evolutivos. Esta hipótesis alternativa es posible, debido a que, como se demuestra en la sección que sigue, varias especies estudiadas en forma exhaustiva presentan altos grados de variación intraespecífica de comportamiento social, tanto dentro de las poblaciones como entre ellas.

La escasez de información sobre el comportamiento de muchos insectos sociales podría crear un escollo al aplicar métodos filogenéticos a estudios comparativos [3]. El comportamiento de la mayoría de las especies halictidas, por ejemplo, se desconoce, o bien, se basa en información derivada de unos pocos individuos de uno o pocos lugares [16,19]. El enfoque filogenético podría fomentar el pensamiento tipológico, que nos obligaría a suponer que los estados de caracteres observados en una población (¡o en un nido! [20]) serían representativos de la especie, o bien, que una sola especie sería representativa del género, y demás, lo que podría o no justificarse [3].

Que una característica social no aparezca en una población (o especie), pero se encuentre en poblacio-

nes (o especies) emparentadas, no significa necesariamente que haya ocurrido una pérdida evolutiva en la primera población. Más bien, alguna característica organizadora del ambiente, utilizada como señal de desarrollo, podría encontrarse ausente de esa población, lo que daría como resultado que la característica nunca se expresase. Por ejemplo, en las poblaciones de montaña de una abeja (*Exoneura bicolor*) es frecuente que las hembras se unan a los parientes para fundar los nidos en conjunto, no obstante que esta característica no aparece en las poblaciones naturales en los eriales, de la misma especie [41]. Hurst y otros [42] demuestran que estas diferencias de comportamiento surgen a raíz de la distribución física de los sustratos de anidamiento. Al imitar la distribución de los sustratos de montaña en los eriales, el grado de fundación conjunta con los parientes aumenta hasta igualar el de la montaña.

LA VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA EN EL COMPORTAMIENTO SOCIAL COMO UNA HERRAMIENTA ANALÍTICA

Estudios recientes sobre varias especies muestran que tanto los nidos de los individuos sociales, como los de individuos solitarios, concurren dentro de una sola población [16]. En dos especies de abejas carpinteras facultativamente sociales (*Xylocopa*, Apidae), por ejemplo, Stark [43] y Hogendoorn y Velthuis [44] demostraron que el comportamiento social es favorecido durante algunos períodos, y el solitario, durante otros. La variabilidad de la organización social podría mantenerse mediante la selección natural, en respuesta a las condiciones ambientales variables (por ejemplo, fluctuaciones en la cantidad de parásitos, lugares para anidar, o disponibilidad de polen). La expresión de diferentes fenotipos podría resultar por las diferencias de los alelos entre individuos, o por sistemas de desarrollo individual, sensibles a las condiciones que producen diferentes fenotipos bajo diferentes condiciones ambientales [45].

Los patrones geográficos de las variaciones intraespecíficas en el comportamiento social, pueden utilizarse como una herramienta para determinar cuáles características ambientales facilitan la pérdida, o la supresión, del comportamiento social. El tiempo de desarrollo, de huevo a adulto, la longevidad de los adultos y la duración de la temporada de crecimiento, interactúan para crear una oportunidad de interacción

entre madres e hijas y, por extensión, para el mantenimiento evolutivo de los grupos sociales matrifiliales, si la vida en grupo resulta provechosa.

Las interacciones madre-hija sólo son posibles cuando se cumplen dos condiciones. Primero, el traslapo de generaciones exige que el tiempo de desarrollo, de huevo a adulto, sea lo suficientemente breve para que las madres aún vivan cuando sus hijas emerjan como adultas, o que los adultos vivan suficiente. Por ejemplo, el tiempo de desarrollo de la *Lasioglossum (Dialictus) figueresi* que es principalmente solitaria, es casi de 80 días, así que la mayoría de las madres han muerto cuando la cría emerge, lo que, en efecto, excluye las interacciones madre-hija [46]. Segundo, por definición, las colonias eusociales, antes de producir reproductoras tienen, cuando menos, una nidada compuesta principalmente de hembras obreras. Por tanto, el tiempo por generación debe ser lo suficientemente breve, y el período de actividad de forrajeo, suficientemente prolongado, para que se puedan producir al menos dos nidadas, durante la temporada de crecimiento, en un lugar dado (Recuadro 3).

Diversos estudios llevados a cabo a altas latitudes y grandes altitudes en regiones de la zona templada, sugieren que existe una tendencia a abreviar, o abolir la etapa matrifilial en las fronteras más frías de su distribución. Por ejemplo, la abeja, *Halictus rubicundus*, se encuentra distribuida por toda Eurasia y en el norte de Norteamérica, desde donde se extiende hacia el sur de los Estados Unidos [47]. Su biología de anidamiento ha sido estudiada brevemente en lugares de diversas elevaciones menores en Europa y Norteamérica; una población de Nueva York (EE.UU.) ha sido estudiada en forma intensiva. En estos lugares la mayoría de las abejas viven en nidos sociales.

En lugares de mayor altitud, en el Occidente de los Estados Unidos (2850 m), las hembras de *H. rubicundus* comienzan a buscar polen y néctar a mediados de junio al comenzar la floración [48]. Las hembras buscan polen a finales de junio y comienzos de julio y luego se detienen. A fines de julio, y en agosto, las crías machos y hembras recién eclosionadas emergen y se aparean; los machos mueren y las hembras hibernan, para establecer nuevos nidos al año siguiente. Aquí la temporada de crecimiento es demasiado breve para que pueda haber dos generaciones con la misma tasa de desarrollo de *H. rubicundus*; por consiguiente, todas las hembras son de anidamiento solitario.

Se sabe que un patrón semejante existe en la abeja transpaleoártica, *Lasioglossum (Evylaeus) calceatum*,

que aparece en toda Siberia, en Europa, en el Norte de África, y hasta en el Asia oriental y central, incluso en Japón [49]. En lugares a menor altura, la organización social es la típica de las abejas eusociales halictinas (Recuadro 3). Sin embargo, en un lugar del Japón, a una altura de 1167 m, las hembras de *L. (E.) calceatum*, son solitarias, también, presumiblemente, debido a la temporada de crecimiento más breve.

En las regiones templadas, existen paralelos en los patrones fenológicos entre mayor altitud y mayor latitud [5]. Los ejemplos de comportamiento solitario de los individuos en los extremos latitudinales de su zona, fortalecen la interpretación de que la duración de la temporada de crecimiento establece un tope al número de generaciones que pueden producirse, lo que influye en la expresión de la organización social. Por ejemplo, *Augochlorella striata*, es una abeja halictina, abundante en la mitad oriental de Norteamérica, desde la Florida, en el sur, y hacia el norte, hasta la isla de Cabo Bretón en Canadá (~45°N). En casi toda su distribución, una colonia produce dos, o más, nidadas, y las hembras viven en grupos eusociales; sin embargo, en el límite norte de su distribución, la mayoría de los nidos son solitarios [50].

Schwarz y su equipo [41,51] han estado estudiando las variaciones intraespecíficas del comportamiento social de las abejas alodapinas. Estudiaron varias poblaciones de *Exoneura bicolor* y de *E. richardsoni*, a lo largo de una pendiente latitudinal, desde una región fresca de la zona templada en el sur de Australia (Victoria) hasta otra región subtropical en el Norte (New South Wales). En contraste con las abejas halictinas [16,47,48], *Exoneura* presentan poca variación en el número de generaciones, en las diferentes condiciones climáticas [51]. Por consiguiente, la posibilidad de grupos sociales madre-hija es limitada; sin embargo, existe considerable variación en la expresión del comportamiento social.

La amplitud de las normas de reacción de los fenotipos sociales, al parecer, pueden variar en forma considerable, al menos en algunas especies, aunque los datos correspondientes son escasos [14-16]. El desarrollo de los fenotipos sociales en especies como, por ejemplo, *Halictus rubicundus*, se encuentra levemente canalizado, lo que facilita la expresión del comportamiento solitario, en lugares donde las restricciones estacionales excluyen el comportamiento social. En contraste, *H. ligatus* no puede vivir donde las restricciones estacionales sólo permitan una generación, quizás debido a una incapacidad para expresar el comportamiento solitario [52].

IMPLICACIONES PARA LOS ESTUDIOS DE COMPORTAMIENTO SOCIAL

Los taxones solitarios actuales, con frecuencia, se utilizan como modelos para estudiar los factores que podrían dar lugar a la socialidad. Sin embargo, la existencia de taxones solitarios en segunda instancia crea complicaciones para estos estudios. Por ejemplo, los insectos sociales pueden discriminar entre los individuos que pertenecen al nido, y los que no, lo que es importante para mantener la cohesión de los grupos sociales [53]. Hölldobler y Michener [54] plantearon la hipótesis de que la discriminación de los parientes podría tener su origen evolutivo en la capacidad de las hembras solitarias para reconocer los nidos individuales mediante señales olfatorias. Un estudio reciente demostró que las hembras solitarias, *Lasioglossum (Dialictus) figueresi*, pueden discriminar entre sus propios nidos y los que no lo son mediante señales químicas [55]. El presente estudio podría interpretarse como apoyo para la hipótesis Hölldobler-Michener, de que el comportamiento solitario es ancestral en esta especie; en forma alterna, si el comportamiento solitario es derivado, entonces esta capacidad es atávica y, por tanto, no es pertinente para las cuestiones sobre el origen de la socialidad.

CONCLUSIONES

Los estudios delineados aquí, demuestran que la información filogenética proporciona una base empírica para la formulación de hipótesis específicas sobre las transiciones del estado de caracteres, que podrían alterar las conclusiones derivadas de la comparación de datos. A falta de un marco filogenético de referencia, las afirmaciones sobre el cambio del estado de caracteres, son afirmaciones no examinadas, que dependen de suposiciones *a priori*, sobre cómo la evolución debería proceder. Históricamente, los biólogos han mostrado tendencia a considerar la socialidad como avanzada, en relación con el anidamiento solitario. Varios estudios ahora documentan el patrón contrario, dentro de clados independientes de abejas predominantemente sociales, lo que demuestra que, al menos en algunos casos, nuestras suposiciones *a priori* carecen de bases empíricas. El comportamiento eusocial es, como cualquiera otra característica fenotípica, presumiblemente, costoso de mantener, debido a costos tales como la mayor probabilidad de transmisión de

enfermedades y de parásitos [56]. Por tanto, a falta de beneficios compensatorios, existen razones para pronosticar que la eusocialidad se perdería, o se suprimiría, bajo circunstancias ecológicas apropiadas. La pérdida evolutiva del comportamiento social presenta la oportunidad para observar la socialidad desde una perspectiva diferente. Comprender cómo los factores ambientales y de comportamiento interactúan para crear condiciones favorables para la pérdida del comportamiento social, deberían proporcionar nuevas percepciones sobre cómo, y por qué, el comportamiento social evoluciona, y cuáles factores ambientales aportan a su origen y mantenimiento.

RECONOCIMIENTOS

Agradecemos a Bernie Crespi, Adam Cronin, Raghavendra Gadagkar, Laurence Packer, John Pandolfi, Stephen Reyes, y a Mike Schwarz, por el suministro de información, o manuscritos en prensa. Por sus útiles comentarios sobre el manuscrito, agradecemos a M. Schwartz, B. Crespi, A. Cronin, Nick Bull, Katja Hogendoorn, Don Windsor y a un revisor anónimo. W. T. W. recibió apoyo de los fondos generales para investigación del Smithsonian Tropical Research Institute, y B. N. D. recibió apoyo de National Science Foundation, mediante una beca de investigación de Biología Sistemática (DEB-9508647).

REFERENCIAS

1. Crozier, R. H. and Pamilo, P. (1996) *Evolution of Social Insect Colonies*, Oxford University Press.
2. Costa, J. T. and Fitzgerald T. D. (1996) Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war, *Trends Ecol. Evol.* 11, 285-289.
3. Wcislo, W. T. (1997) Are behavioral classifications blinders to study in natural variation? In *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (Choe, J. C. and Crespi, B. J., eds), pp. 8-13, Cambridge University Press.
4. Carperter, J. M. (1989) Testing scenarios: wasp social behavior, *Cladistics* 5, 131-144.
5. Wcislo, W. T. (1987) The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea), *Biol. Rev.* 62, 415-443.
6. Gould, S. J. (1970) Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws, *J. Hist. Biol.* 3, 189-212.
7. Bull, J. J. and Charnov, E. L., (1985) On irreversible evolution, *Evolution* 39, 1149-1155.
8. Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (1990) *The Ants*, Harvard University Press.

9. Carpenter, J. M. (1991) Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae, in *The Social Biology of Wasps*. (Ross, K. G. and Matthews, R. W., eds), pp. 7-32, Cornell University Press.
10. Chavarría, G. and Carpenter, J. M. (1994) "Total evidence" and the evolution of highly social bees, *Cladistics* 10, 229-258.
11. Thorne, B. L. and Carpenter, J. M. (1992) Phylogeny of the Dictyoptera, *Syst. Entomol.* 17, 253-268.
12. Wilson, E. O., (1971) *The Insect Societies*, Harvard University Press.
13. Gadagkar, R. Social evolution - has nature ever rewound the tape? *Curr. Sci.* (in press).
14. Crespi, B. J. (1996) Comparative analysis of the origins and losses of eusociality: causal mosaics and historical uniqueness, in *Phylogenies and The Comparative Method in Animal Behavior* (Martins, E. P., ed.) pp. 253-287, Oxford University Press.
15. Michener, C. D. (1969) Comparative social behavior of bees, *Annu. Rev. Entomol.* 14, 299-342.
16. Wcislo, W. T. (1997) Behavioral environments of sweat bees (Hymenoptera: Halictinae) in relation to variability in social organization, in *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (Choe, J. C. and Crespi, B. J., eds) pp. 316-332, Cambridge University Press.
17. Packer, L. (1991) The evolution of social behavior and nest architecture in sweat bees of the subgenus *Evylaeus* (Hymenoptera: Halictidae) a phylogenetic approach, *Behav. Ecol. Social Biol.* 29, 153-160.
18. Richards, M. (1994) Social evolution in the genus *Halictus*: a phylogenetic approach, *Insectes Soc.* 41, 315-325.
19. Danforth, B. N. and Eickwort, G. C. (1997) The Evolution of social behavior in the augochlorine sweat bees based on a phylogenetic analysis of the genera, in *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (Choe, J. C. and Crespi, B. J., eds), pp.270-292, Cambridge University Press.
20. Packer, L. The relevance of phylogenetic systematics to biology: examples from medicine and behavioral ecology, *Mém. Mus. Natrn. Hist. Nat.* (in press).
21. Brooks, D. R. and McLennan, D. A. (1991) *Phylogeny, Ecology, and Behavior*, University Press.
22. Marints, E. P., ed. (1996) *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*, Oxford University Press.
23. Maddison, W. P. and Madison, D. R. (1992) MacClade version 3: Analysis of Phylogeny and Character Evolution, Sinauer Associates.
24. Donoghue, M. J. and Acherly, D. D. (1996) Phylogenetic uncertainties and sensitivity analyses in comparative biology, *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 351, 1241-1249.
25. Schultz, T. R., Cocroft, R. B. and Churchill, G. A. (1996) The reconstruction of ancestral character states, *Evolution* 50, 504-511.
26. de Queiroz, K. (1996) Including the characters of interest during tree reconstruction and the problems of circularity and bias in studies of character evolution, *Am. Nat.* 148, 700-708.
27. Alexander, D. A. (1992) An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera), *J. Hym Res.* 1, 25-61.
28. Michener, C. D. (1990) Reproduction and castes in social halictine bees, in *Social Insects: an Evolutionary Approach to Casts and Reproduction* (Engels, W., ed.), pp. 77-121, Springer-Verlag.
29. Wcislo, W. T. (1996) Rates of parasitism in relation to nest site in bees and wasps (Hymenoptera: Apoidea), *J. Insect Behav.* 9, 643-656.
30. Roig-Alsina, A. and Michener, C. D. (1993) Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea), 55, 123-173.
31. Michener, C. D. (1971) Biologies of African Allodapine bees (Hymenoptera, Xylocopinae), *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 145, 219-302.
32. Reyes, S. G. and Schawarz, M. P. Social evolution in the bee genus *Exonerurella* and related taxa (Hymenoptera: Apoidea: Allodapini): a phylogenetic perspective, *Proc. IV Internat. Coll. Soc. Ins. (St Petersburg)* (in press).
33. van Rhijn, J. G. (1990) Unidirectionality in the phylogeny of social organization, with special reference to birds, *Behaviour* 115, 153-174.
34. Stern, D. L. (1994) A phylogenetic analysis of soldier evolution in the aphid family Horaphididae, *Proc. Soc. London Ser. B* 256, 203-209.
35. Gandcolas, P. (1997) Is presocial behaviour evolutionarily reversible in cockroaches? *Ethol. Ecol. Evol.* 9, 69-76.
36. Henschell, J. R. (1991/1992) Is solitary life an alternative for the social spider *Stegodyphus dumicola*? *Namibia Sci. Soc.* 43, 71-79.
37. Edwards, S. V. and Naeem, S. (1993) The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds, *Am. Nat.* 141, 754-789.
38. Peterson, A. T. and Burt, D. B. (1992) Phylogenetic history of social evolution and habitat use in the *Aphelocoma* jays, *Anim. Behav.* 44, 859-866.
39. Brown, J. L. and Li, S-H. (1995) Phylogeny of social behavior in *Aphelocoma* jays: a role for hybridization? *Auk* 112, 464-472.
40. Wada, H. et al. (1992) Phylogenetic relationships between solitary and colonial ascidians, as inferred from the sequence of the central region of their respective 18S rDNAs, *Biol. Bull.* 183, 448-455.
41. Schwarz, M. P., Silberbauer, L.X. and Hurst, P. S. (1997) Intrinsic and extrinsic factors associated with social evolution in allodapine bees, in *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (Choe, J. C. and Crespi, B. J., eds), pp. 333-346, Cambridge University Press.
42. Hurst, P. S. et al. Increased nest cofounding and high intra-colony relatedness in the bee *Exoneura bicolor* (Hymenoptera: Apoidea): results from an experimental situation, *Austr. J. Zool.* (in press).
43. Stark, R. E. (1992) Cooperative nesting in the multivoltine large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* Maa (Apoidea: Anthophoridae): do helpers gain or lose to solitary females? *Ethology* 91, 301-310.
44. Hogendoorn, K. and Velthuis, H. W. (1993) The sociality of *Xylocopa pubescens*: does a helper really help? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32, 247-257.
45. West-Eberhard, M. J. (1987) Flexible strategy and social evolution, in *Animal Societies Theories and Facts* (Ito, Y., Brown, J. L. and Kikkawa, J., eds), pp. 35-51, Japan Scientific Societies Press.

46. Wcislo, W.T., Wille, A. and Orozco, E. (1993) Nesting biology of tropical solitary and social sweat bees, *Lasioglossum (Dialictus) figueresi* Wcislo and *Lasioglossum (D.) aeneiventre* (Friese), *Insectes Soc.* 40, 21-40.
47. Yanega, D. (1997) Demography and sociality in halictine bees (Hymenoptera: Halictidae), in *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (Choe, J. C. and Crespi, B. J., eds), pp. 293-315, Cambridge University Press.
48. Eickwort, G. C. et al. (1996) Solitary behavior in high-altitude population of the social sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae), *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38, 227-233.
49. Sakagami, S. F. and Munakata, M. (1972) Distribution and bionomics of a transpaleoartic eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evylaeus) calceatum*, in northern Japan, with reference to its solitary life cycle at high altitude, *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* 18, 411-439.
50. Packer, L. (1990) Solitary and eusocial nests in a population of *Augochlorella striata* (Provancher) (Hymenoptera: Halictidae) at the northern edge of its range, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27, 339-344.
51. Cronin, A. L. and Schwarz, M. P. Social variation in Australian allocating bees within the group *Exoneura sensu stricto*, *Proc. IV Internat. Coll. Soc. Ins.* (St Petersburg) (in press).
52. Michener, C.D. and Bennett, F. D. (1977) Geographical variation in nesting biology and social organization of *Halictus ligatus*, *Univ. Kansas, Sci. Bull.* 51, 233-260.
53. Flecher, D. J. C. and Michener, C. D., eds (1987) *Kin Recognition in Animals*, John Wiley & Sons.
54. Hölldobler, B. and Michener, C. D. (1980) Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera: Halictidae), in relation to sociality, *Ethology* 92, 108-123.
55. Wcislo, W. T. (1992) Nest localization and recognition in solitary in relation to sociality, *Ethology* 92, 108-123.
56. Alexander, R. D. Noonan, K. N. and Crespi, B. J. (1991) The evolution of musicality, in *The Biology of the Naked Mole Rat* (Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M. and Alexander, R. D., eds), pp. 3-44, Princeton University Press.