



universidad  
de león



**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES**

---

**ESTUDIO COMPARATIVO DE LA  
BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE  
DIFERENTES GRUPOS DE INSECTOS  
EUSOCIALES (HYMENOPTERA E  
ISOPTERA)**

---

**Comparative study of the biology and ecology  
in different groups of eusocial insects  
(Hymenoptera and Isoptera)**

**AUTOR: FRANCISCO JAVIER GONZÁLEZ  
GUERRA**

**TUTOR: CESAR JOAO BENETTI RAMA**

**Grado en Biología**

**JULIO DE 2023**

## Índice

1) Resumen/Abstract y palabras clave	
2) Entomofauna eusocial .....	1
2.1) Definición.....	1
2.2) Origen.....	2
2.3) Taxonomía.....	3
2.3.1) Hymenoptera:.....	3
2.3.2) Isoptera .....	3
3) Relaciones.....	3
3.1) Comunicación.....	3
3.1.1) Feromonas .....	3
3.1.2) Baile de las abejas .....	4
3.1.3) Hormigas .....	5
3.1.4) Trofolaxia .....	5
3.2) Relaciones Inter/intra específicas .....	6
3.2.1) Ganadería.....	6
3.2.2) Parásitos sociales.....	6
4) Funcionamiento de la colonia .....	11
4.1) Formación.....	11
4.1.1) Avispas: .....	11
4.1.2) Abejas:.....	12
4.1.3) Hormigas: .....	13
4.1.4) Termitas:.....	14
4.2) Organización.....	16
4.2.1) Avispas: .....	18
4.2.2) Abejas:.....	19
4.2.3) Hormigas: .....	21
4.2.4) Termitas:.....	22
4.3) Forma de vida .....	24
4.3.1) Avispas: .....	24
4.3.2) Abejas:.....	24
4.3.3) Hormigas: .....	27
4.4.4) Termitas:.....	28
5) Conclusión.....	30
6) Referencias .....	31

## 1) Resumen/abstract

La entomofauna eusocial es una de las formas más complejas de vida, en la que encontramos nidos formados por conjunto de individuos de decenas a miles de individuos, que trabajan y viven de manera organizada y de la forma más eficiente posible por el bien de la colonia. En estas sociedades de artrópodos todos dependen de todos. En esta revisión bibliográfica se pretende dar a conocer la forma en la que se forman, organizan y viven los insectos con sociedades más complejas, los insectos eusociales, pertenecientes a los órdenes Hymenoptera e Isoptera. En primer lugar, se definirá la organización eusocial y posteriormente veremos que especies la componen. Así mismo, se darán a conocer relaciones interespecíficas e intraespecíficas, ejemplo de ello pueden ser las feromonas o la danza de las abejas. El estudio comparado de estas sociedades nos permitirá intuir el origen evolutivo de estos comportamientos, su papel fundamental en el entorno en el que viven y lo distintas que son. Aún tenemos mucho por descubrir sobre lo que ocurre dentro de estas colonias y más aún, conocer como dan lugar a los comportamientos. Hay todavía un gran desconocimiento sobre estos insectos, mayor aún en el caso de las termitas.

**Palabras clave:** Hymenoptera, Isoptera, Colonia, Eu/Social, Comportamiento, Comunicación

The eusocial entomofauna forms part of one of the most complex ways of life, in which we can found nest formed by groups from ten to thousands of individuals working and living together organized and in the most possible efficient way in order to reach the good of the colony. In this type of arthropods' societies every single individual depends of the rest. In this bibliographic revision is intended to introduce the way the most complex insects' colonies are built, organized and how them live, the ones included on orders Hymenoptera and Isoptera. At the first time, eusocial organizations will be defined and later we will see the species which form part of that. Moreover, interspecific and intraspecific relationships will be exhibited, pheromones and bee-dance are examples of that. The comparative study of this societies will allow us to know intuitively the evolutive origin of this behaviors, the essential work of them in the environment where them live and how different they are. There is a lot undiscovered knowledge yet, about what happens inside of the colonies and, over all, how the behaviors take place. There are a lot of ignorance about these insects yet, bigger in the case of the termites.

**Key words:** Hymenoptera, Isoptera, Colony, Eu/Social, Behavior, Communication

## 2) Entomofauna eusocial

### 2.1) Definición

Puesto que los insectos representan la gran mayoría de especies animales del planeta, hay una gran variedad de comportamientos conocidos. Es por esto que existen distintos tipos y grados de sociabilidad (tabla 1) en insectos. El grado depende de en qué medida se cumplen las tres características que definen la sociabilidad: solapamiento de generaciones, división del trabajo (de reproducción, sobre todo) y cuidado de la prole. Siguiendo esto, obtenemos que los únicos insectos eusociales son los himenópteros (hormigas, abejas y avispas, no en su totalidad) y los isópteros (termitas). Existen otros insectos eusociales (áfidos, escarabajo y trips), pero no siempre cumplen las características.

Tabla 1: Diferenciación de los distintos niveles de sociabilidad en insectos según el cumplimiento de requisitos (Fernández Escudero, 1999).

	Cuidado continuo de juveniles	Cuidado cooperativo de la prole	División de labores reproductoras	Colonias con varias generaciones de adultos	Ponedores de huevos morfológicamente distintos
Solitaria	-	-	-	No colonia	-
Subsocial	+	-	-	-	-
Parasocial:					
- Comunal	+	-	-	-	-
- Cuasisocial	+	+	-	+/-	-
- Semisocial	+	+	+	-	-
Eusocial:					
- Primitiva	+	+	+	+	-
- Avanzada	+	+	+	+	+

Las actividades a realizar son dependientes de la edad de las obreras y de las necesidades (demanda) de la colonia (polietismo etario), aunque se ha visto que puede que haya un tercer factor en juego, la aptitud. Cada obrera se especializa en unas tareas u otras, de tal manera que con la suma de todos los trabajadores queda cubierta la totalidad de necesidades. La división de trabajo se ha intentado explicar desde dos posibles mecanismos: “age-based división of labour” sería el mecanismo por el que la división del trabajo tiene su causalidad en la edad de los trabajadores, por factores fisiológicos, históricos y ecológicos; “foraging for work” cuando se establece una correlación entre la edad de los individuos y la tarea a realizar por los mismos, pero siendo insuficiente para establecerla como base de la división de trabajo y por lo tanto dependerían también de que las obreras cambien de trabajo según las necesidades de la colonia (cosa que conocen al moverse por el nido durante su desempleo, por lo que influye la edad, ya

que establece las zonas de distribución de las obreras). Con las hormigas cortadoras de hojas se observaron tres posibles explicaciones subyacentes a la decisión de no cortar una hoja cuando ya está en la zona de forrajeo: 1) demanda por otra tarea más importante, 2) ineptitud para cortar, 3) envejecimiento (desgaste de aparatos como las mandíbulas), pero lo primero que tienen que tener en cuenta una obrera antes de realizar una acción es saber si es capaz de hacerlo, es decir, su aptitud (García Olazábal, 2012).

## 2.2) Origen

La teoría de la selección por parentesco de Hamilton (1963) busca dar con el porqué de la principal característica de los himenópteros, la eusociabilidad, la cual forma la base de su comportamiento. Se pudo demostrar que en las sociedades regentadas por una reina apareada una única vez, las obreras elegirían criar a sus hermanas antes que a sus hijas (emparentadas en 0,75 y 0,5 respectivamente). Además de la citada, hay otras teorías que intentan explicar el origen de la eusociabilidad en Hymenoptera, sin embargo, en cuanto a Isóptera, ninguna hipótesis puede ser aceptada o rechazada al completo (Fernández Escudero, 1999).

### - Selección por parentesco (kin selection):

En el trabajo de Hamilton (1963) se habla de dos tipos de reproducción para traspasar alelos entre generaciones, personal o de los familiares con los mismos alelos. En base a al segundo término, se establece que la fitness de un individuo dependerá de la suya personal, más la de sus parientes con los mismo genes (eficacia familiar, eficacia total o *inclusive fitness*). Mediante el uso de la regla de Hamilton,  $C/B < b$ , donde “C” son los costes, “B” los beneficios y “b” el grado de parentesco, se concluye para un uso de recursos eficiente en el altruismo, la relación coste/beneficio debe ser menor que el grado de parentesco (Fernández Escudero 1999).

La haplodiploidía genera un conflicto de intereses entre obreras y reinas por la reproducción con los machos. Las hembras están más relacionadas con sus hijas e hijos ( $b=0,5$ ) que con sus hermanos ( $b=0,25$ ), y a su vez, están más relacionadas con sus hermanas ( $b=0,75$ ), que con sus hermanos ( $b=0,25$ ) (Tabla 2). La relación genética del 75% de los genes entre hermanas en himenópteros representa una facilidad para el altruismo en términos de la reproducción por selección de parentesco, dando como resultado la prevalencia de la eusociabilidad y limitando la reproducción a la reina. Para romper con el conflicto provocado en hembras obreras en el que al tener un sex ratio 1:1 a las obreras les daba igual criar hermanas que hijas, se vio que las obreras se beneficiaban del parentesco con sus hermanas si se daba un sex ratio 3:1 inclinado hacia las hembras (Fernández Escudero 1999).

Tabla 2: Se muestran los coeficientes de parentesco en sistemas haplodiploide y diploide entre familiares (Y) con hembras o machos, o hembras y machos, respectivamente (X) (Escudero, 1999).

Y \ X	Madre	Padre	Hija	Hijo	Hermana	Hermano	Tía	Sobrino	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

## 2.3) Taxonomía

### 2.3.1) Hymenoptera:

Los himenópteros son insectos con desarrollo holometábolo, con presencia de estadios larvarios, que en el caso de las especies eusociales son mucho más vulnerables y dependientes que en otros tipos de larva. No hay presencia de machos hasta el momento de la reproducción, puesto que es su único cometido. La determinación del sexo depende de la presencia o ausencia de fertilización de los huevos. Los machos son haploides (óvulos no fecundados) y las hembras diploides. Además, existen diferencias en las tareas a realizar entre individuos reproductores y trabajadores, que normalmente desembocan a su vez en diferencias morfológicas (Fernández Escudero 1999).

### 2.3.2) Isoptera

A diferencia de los himenópteros, en el caso de los isópteros todas las especies son eusociales y su desarrollo es hemimetábolo, por lo que no hay presencia de larva, sino ninfas, y todos los individuos, a excepción de los reproductores, son inmaduros. Se diferencian, además, en inferiores o superiores, según la diversidad de castas y si son simbioses con ciliados o bacterias, respectivamente. Todos los individuos son diploides y ambos sexos trabajan diversamente en la colonia. Según la especie y la casta, un individuo puede cambiar de rol en la colonia. (Fernández Escudero 1999).

## 3) Relaciones

### 3.1) Comunicación

#### 3.1.1) Feromonas

Las feromonas son señales químicas que desencadenan respuestas en los individuos y pueden ser aplicadas desde el aire o estando en tierra, de manera continua o intermitente y su duración dependerá de la composición química de estas (volatilidad) y del sustrato, así como de la

intensidad de aplicación (en cantidad y continuidad) entre otros. Dependiendo de la especie o dentro de la misma especie, según la casta y la edad de los individuos, cambia la facilidad o capacidad para dejar o seguir estos rastros de feromonas y la composición de las mismas puede variar. Las glándulas y su localización son muy diversos según la especie de insecto y además no se dan todos los tipos de feromonas en todas las especies de insecto. Muchas veces, las feromonas van a la par de otros estímulos, siendo mayor la respuesta de los individuos en objetos oscuros frente a claros y en movimiento frente a quietos (Guerrero, 1988).

Las feromonas de alarma son emitidas en el caso de que el emisor sea alterado por la presencia de un intruso, normalmente inducen comportamientos de huida de corta duración, en caso de estar lejos de la colonia, posteriormente se vuelven a reunir mediante la emisión de feromonas de agregación. Por ejemplo, una abeja guardiana alerta a la colmena mediante la emisión de feromonas desde su aguijón, la respuesta será un ataque masivo hacia el intruso. Las hormigas primero salen masivamente del nido, seguido tienen un comportamiento agresivo hacia el agresor compuesto por liberación de feromonas de alarma, mordeduras, picaduras o envenenamiento de las heridas provocadas (según la especie). Pero la reacción a las feromonas puede variar según el contexto en el que se den y pueden actuar como inhibidores del comportamiento social. También pueden ser utilizadas por abejas para alejar a otras de una fuente de alimento, o por las hormigas sobre un individuo para provocar su enterramiento. Las feromonas de pista son emitidas para marcar fuentes de alimento, encontrar congéneres o en migraciones, para evitar disgregaciones. Los receptores de estas feromonas se encuentran en las antenas y su composición química es extensamente variada (Guerrero, 1988). También existen feromonas multifuncionales, que desencadenan comportamientos distintos según el contexto del receptor o la concentración en la que se emita. Por ejemplo, las reinas de *Apis mellifera* Linnaeus secretan feromonas por glándulas mandibulares con distintos efectos: primero, las obreras se ven atraídas hacia la reina y lamen su cuerpo, extrayendo así la “sustancia real” entre otras. Esta sustancia provoca una inhibición ovárica en las obreras, por lo que no ponen huevos. A su vez, cesa la construcción de celdas reales. En los machos también provoca un efecto atrayente hacia la reina en la salida del nido. Cumple tres funciones, social, inhibidora de hormonas y sexual (Guerrero, 1988).

### 3.1.2) Baile de las abejas

Es bastante conocido el baile de las abejas, el cual ocurre cuando una obrera vuelve al nido tras un buen forrajeo, en el exterior, a la luz del día será en horizontal, pero en el interior del nido, es en la vertical de un panal. En el caso de que la fuente de alimento esté entre 90-100m, la

danza será circular, primero a un lado y después al otro (Figura 1). Con este baile la dirección no queda concretada. Si la fuente de alimento encontrada está más lejos, el baile será distinto, la bien conocida “danza del 8”. En este caso, el vertical en recto indica la línea recta imaginaria conectando la colmena con el Sol (Figura 1). Si en el trayecto recto la abeja va hacia arriba, los recursos se encuentran en dirección al Sol, si lo hace hacia abajo, al contrario. Y si lo hace en otro ángulo a derecha o izquierda, se encuentra en ese ángulo. El problema viene cuando el Sol se encuentra tapado por nubes, en este caso, los bailes quedan inutilizados (Richards, 1953)

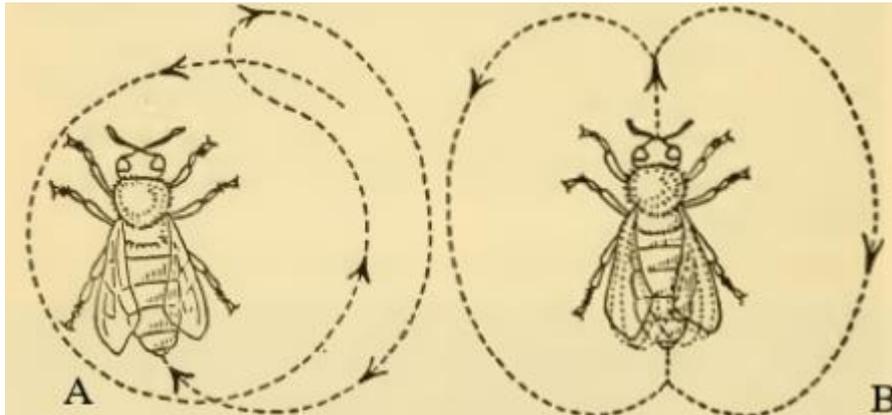


Figura 1: Ilustraciones del baile circular de las abejas (A), un baile para recursos cercanos. Ilustración del baile en "8" de las abejas (B), que indica dirección y ángulo de los recursos (Richards, 1953).

### 3.1.3) Hormigas

La vida social de las hormigas implica la evolución de una importante comunicación integrada para la cooperación entre individuos en toda la colonia e instintivamente responden a los estímulos de la manera más conveniente al bien de la colonia. La comunicación puede tomar muchas formas, por ejemplo, algunas golpean hojas en señal de peligro, otras frotan partes de su cuerpo, etc. La comunicación en hormigas es más amplia que la mostrada por otros miembros de su orden, en parte debido a la abrumadora variedad de hormigas con respecto a otros himenópteros (Richards, 1953). En el aspecto de la comunicación, una vez más, las hormigas son las más flexibles, pero veremos otros ejemplos de adaptabilidad de estas más adelante.

### 3.1.4) Trofolaxia

Se puede definir la trofolaxia como el resultado obtenido de la reunión de dos individuos, que complementan sus necesidades por medio del contacto entre los extremos del tubo digestivo (boca-boca, boca-ano). Por ejemplo, en las abejas, una abeja pide néctar y la otra busca descargarlo. Las receptoras de néctar tienen predilección por las abejas que cargan néctar con un olor conocido, por lo que, a su vez, se generan escuadrones de abejas distribuidas por parches florales específicos. A medida que envejecen, la tendencia del individuo es dar antes que recibir, por lo que este comportamiento no depende solo de la distribución espacial de los individuos.

Las propiedades quimiosensoriales del néctar que recibieron las abejas en etapas anteriores de su vida, marcarán su preferencia a la hora de elegir un parche floral u otro (Corti Bielsa, 2015).

### 3.2) Relaciones Inter/intra específicas

#### 3.2.1) Ganadería

Hormigas, pulgones y cochinillas. Los pulgones y las cochinillas (hemípteros) son una fuente principal de carbohidratos para las hormigas en muchas especies. Las hormigas ofrecen atención, protección (frente a depredadores y parásitos) y refugio a las cochinillas, por lo que son una pieza clave para el desarrollo de estos hemípteros. También eliminan los detritos de las colonias de cochinillas, ya que, si llegasen a mezclarse con la melaza producida, daría lugar a una masa nociva y adherente. Por otro lado, la relación entre hormigas y pulgones (Aphididae) se podría explicar mediante un símil entre pastor y ganado. Algunas especies tienen pulgones en los hormigueros, las hormigas obtienen secreciones dulces de los áfidos, controlan y cuidan la puesta de los pulgones y los protegen de depredadores (Richards, 1953).

#### 3.2.2) Parásitos sociales.

##### 3.2.2.1) Cleptobiosis:

Según Richards (1953), existe una relación en insectos sociales de la misma o distinta especie basada en el hurto de una manera u otra, pudiendo ser los ladrones o las víctimas del robo. Debido al almacenamiento de comida, la protección y bienestar que encuentran dentro del nido de una colonia son considerados como un sitio privilegiado al que aspirar como parásito. Muchos de ellos son carroñeros que sobreviven en los nidos debido a estrategias de defensa como corazas, sustancias químicas o pasando desapercibidos.

El robo recibe el nombre de cleptobiosis cuando se trata de alimento, o el robo de otros artículos de valor, como material para anidar. Las raíces evolutivas de este comportamiento son simples, encontrar comida y someter a las presas, clave para la supervivencia animal. Además, la cleptobiosis proporciona, para algunas especies, una alternativa a los costos de búsqueda de alimento en términos de tiempo, energía y exposición al posible riesgo de que el recolector se convierta en presa. La mayoría de los cleptobiontes se involucran facultativamente en el robo, cuando aparecen oportunidades rentables, pero hay especies con cleptobiosis obligada. Los cleptobiontes, al entrar en contacto cercano con sus congéneres, se ponen en riesgo de exposición a cualquier enfermedad que su víctima pueda portar. Esto se vuelve particularmente importante si la debilidad de la víctima por la enfermedad la convierte en un objetivo más fácil para la cleptobiosis. Los atacantes pueden tener mecanismos que les permiten evadir la detección por parte de las trabajadoras de la colonia atacada pudiendo llegar a darse

coevoluciones, adaptaciones específicas para la cleptobiosis y así, sorteando con mayor facilidad las defensas de la víctima, a su vez, las víctimas desarrollan sistemas de defensa más eficientes (Breed *et al.*, 2012). Por ejemplo, la vida de la colonia de avispas puede ser reducida por el continuo ataque de hormigas. Pero albergar nidos de hormigas en los nidos de avispas arbóreos (algunos pájaros hacen lo mismo) sirve para abordar el problema. Las avispas de nidos de vida corta pueden abandonar el nido debido a la alta cantidad de reinas que existe en él, ya que permite que la puesta se reparta y estas no pierdan movilidad, ni tengan que ligarse al nido y debido a esto pueden reconstruir el nido rápidamente (Richards, 1953).

Los alimentos almacenados en despensas (comida almacenada en un lugar central para uso futuro) son particularmente atractivos para los ladrones potenciales (tanto insectos, como mamíferos y aves), y muchas especies de insectos sociales formadores de despensas, como las hormigas cosechadoras, la mayoría de las abejas sin aguijón y las abejas melíferas, han desarrollado modos impresionantes de defensa frente a ello. La evolución del almacenamiento en despensas probablemente esté impulsada por la ventaja de tener comida en un lugar central durante las estaciones desfavorables, pero la amenaza de pérdida de la despensa, para animales de la misma especie o de especies diferentes, es claramente una fuerza evolutiva compensatoria. El almacenamiento en despensa es dado en algunas hormigas y abejas sociales, y en menor medida en las avispas sociales. La supervivencia a largo plazo de los nidos de insectos sociales que contienen alimentos almacenados, a veces durante muchos años, puede ayudar a convertir sus colonias a ser susceptibles de asaltos repetitivamente. Para algunos individuos dentro de una población, tomar comida de otros individuos de la misma puede convertirse en el modo de recolección de alimento predominante, pero robar a sus congéneres no es una estrategia evolutivamente estable para todos los individuos dentro de una población (Breed *et al.*, 2012).

La cleptobiosis parece tener origen en el comportamiento de búsqueda de alimento, redirigido a los alimentos almacenados y las especies de insectos sociales pueden estar particularmente bien equipadas para ello, ya que la víctima y el ladrón pueden llegar a compartir mecanismos sociales, y los trabajadores robados pueden evolucionar para desempeñar funciones de forrajeo especializadas sin entrar en conflicto con la reproducción, que es competencia de la reina en la colonia. Los alimentos almacenados, pese a haber sufrido en algunos casos transformaciones, conservan los perfiles sensoriales, como el dulzor y el aroma floral de la miel respecto al néctar, pero en este caso en panales en lugar de flores (Breed *et al.*, 2012).

Según Breed *et al.*, (2012) hay dos estrategias básicas que los cleptobiontes usan para ingresar a una colonia objetivo: el engaño y la fuerza. Cleptobiosis por engaño, evadiendo el reconocimiento de compañeros de nido y los guardias. En algunos casos, el éxito depende de la explotación de los mecanismos sociales, un mecanismo común es la evasión del sistema de reconocimiento de compañeros de nido de una especie. Para que una colonia se defienda de posibles cleptobiontes, los trabajadores de la colonia deben poder discriminar a los compañeros de nido de los que no lo son. La presencia de un compañero que no es del nido dentro de la colonia, o en la entrada de la colonia, generalmente se detecta a través de diferencias químicas, que son típicamente hidrocarburos, lo cuales probablemente se extraen de su función original como impermeabilizante cuticular. Los residentes responden defensivamente a las diferencias percibidas, mordiendo y/o picando a los intrusos. A menudo, los defensores son guardias especializados, que están preparados para responder a los que no son compañeros de nido. En avispas *Polistes* Latreille y abejas, las señales de reconocimiento de compañeros de nido se adquieren de los materiales de anidación y todos los individuos en una colonia presentan señales químicas similares. El modo de adquisición de señales varía entre las especies de hormigas, pero al menos en algunas de ellas la glándula posfaríngea sirve como un órgano "gestáltico" (patrones físicos o biológicos cuya unidad es superior a la suma de sus partes) para un olor colonial unificador. Los cleptobiontes potenciales pueden evadir un sistema químico de reconocimiento de compañeros de nido ya sea imitando la firma química de la colonia objetivo o no presentando una seña química propia.

La otra estrategia es la cleptobiosis por la fuerza, como en el caso de la abeja sin aguijón, *Lestrimelitta limao* Smith. Es un cleptoparásito obligado de otras abejas sin aguijón en la que los trabajadores altamente esclerotizados tienen un fuerte olor a limón debido a la presencia de citral. En ocasiones se ha observado robando colonias de abejas melíferas (p. ej. *Tetragonisca angustula* Illiger). Un tipo de guardia en *T. angustula* deambula alrededor de la entrada del nido y cientos de estos guardias flotantes están presentes en un momento dado, lo que hace que la presencia de un nido de esta especie sea fácilmente observable. Cuando una trabajadora entra en el perímetro defensivo de una colonia de *T. angustula*, los guardias son alertados por el patrón de vuelo, el color y el olor del intruso. Los guardias de esta especie no pueden vencer a los más grandes y más fuertemente blindados trabajadores *L. limao*, pero puede incapacitarlos mordiendo una pierna o un ala, una vez que se asegura el control sobre el intruso, la capacidad de *L. limao* para volar se ve comprometida por el peso y el desequilibrio creado por el conjunto de trabajadores de *T. angustula*. Si una colonia de *T. angustula* es eficaz contra el primer *L. limao*

que llega, entonces el ataque no es grave. Si los *L.limao* evaden la detección, reclutan un número masivo de atacantes adicionales, y la colonia *T.angustula* será invadida por cleptobiontes (Breed *et al.*, 2012).

### 3.2.2.2) Parasitismo de nido

Otra mecánica de parasitismo es del estilo de los cucos, en el que un adulto de himenóptero se infiltra en un nido de otra entomoespecie social. Normalmente estos parásitos carecen de casta obrera y hacen la puesta en colonias de su mismo grupo para que cuiden de ella. De esta manera se evitan los riesgos de la fundación de una nueva colonia. Animales de este tipo han perdido las adaptaciones propias de la entomofauna fundadora de colonias. Las reinas de las avispas cuco salen de la hibernación tiempo después que su hospedador y entran en su nido cuando se construye la primera celda real. En un momento dado comienza una trifulca entre hospedadores y parásitos que acaba con la sucesión de machos y reinas cuco. En los abejorros cuco no existe recolector de polen, tienen un aguijón poderoso y una buena armadura, y de nuevo, no hay casta obrera y tras la hibernación, la reina busca un nido para hospedarse (Richards, 1953).

El robo de crías con el propósito de emplear los esfuerzos del individuo robado en apoyo del ladrón es denominada dulosis (esclavismo interespecífico). La dulosis es común en las hormigas, pero solo se observa secundariamente en otros tipos de animales. No hay que confundir el comportamiento de las hormigas guerreras con dulosis, ya que no esclavizan a la prole, si no que ejercen una depredación sobre ellas entrando mediante la fuerza al nido (Breed *et al.*, 2012).

El inquilinismo es un parasitismo social en el que un reproductor ingresa a una colonia huésped, pone huevos y depende de la colonia huésped para criar a su descendencia. A diferencia del parasitismo de cría, el inquilino permanece dentro del nido y, por lo general, su cría no supera en número a la cría del anfitrión. Las inquilinas son típicamente cercanas evolutivamente a sus anfitriones, como con las hormigas que viven dentro de las colonias de otra especie de hormiga. Los inquilinos pueden, por supuesto, tomar comida de la colonia huésped, lo que podría convertir este comportamiento en una especie de cleptobiosis. Las colonias de hormigas y termitas, en particular, a menudo tienen inquilinos, que se denominan mirmecófilos y termitófilos, respectivamente. Los huéspedes que viven con hormigas incluyen otras especies de hormigas, escarabajos, moscas y colémbolos. Las larvas de las especies de mariposas licénidas muestran una variedad de mecanismos químicos, morfológicos y de comportamiento para inducir el cuidado por parte de las hormigas. Al igual que los cleptobiontes furtivos,

muchos de estos simbioses "obtienen las llaves del reino" al imitar las señales de reconocimiento químico de la colonia huésped (Breed *et al.*, 2012).

Algunos ejemplos de inquilinismo: La reina de las hormigas parásitas (*Bothriomyrmex* Emery) entra en el nido de otra hormiga (*Tapinoma* Förster) tras el vuelo nupcial, aterrizan en los alrededores del hormiguero diana y entonces se deja arrastrar al interior de este por las obreras hospedadoras. Recibe un trato duro en su manipulación hasta el interior, pero una vez dentro, se sube a la reina hospedadora (a su cabeza o espalda), que es mucho más grande. Con el paso del tiempo va adquiriendo el olor de la colonia emanante de la reina, hasta que finalmente muerde la cabeza de la reina y así ya está lista para ser la reina de la colonia hospedadora. Las obreras hospedadoras cuidarán de su prole, según van muriendo, pasando la colonia, paulatinamente, a ser totalmente parásita. Otro ejemplo similar de hormigas parásitas es el de *Labauchena* Santschi. En este caso un grupo de pequeñas reinas invaden un nido de *Solenopsis* (Westwood) (hormigas de fuego) y trepan a la espalda de la reina, cooperan en la decapitación de la hospedadora, proceso que puede durar días (Richards, 1953).

Richards (1953) observó que un caso de esclavismo se da en *Formica sanguinea* Latreille hacia *F. fusca* Linnaeus. La reina parásita entra en el nido de su hospedadora matando a la reina y a todo aquel que oponga resistencia, con el tiempo todos los adultos morirán y las obreras hospedadoras recién eclosionadas serán las encargadas, posteriormente, de cuidar de las larvas de la reina invasora. Gradualmente el nido dejará de ser de *F. fusca* pasando a ser de *F. sanguinea* en su totalidad. En otras partes, se renuevan las esclavas mediante asaltos a nidos robando larvas y capullos, aunque algunas de estas serán devoradas por la reina. Pese al cuidado que ofrecen las esclavas a las crías, las obreras parásitas siguen siendo capaces de hacer funcionar la colonia. Las esclavistas amazonas han degenerado tanto que poco tiempo pueden vivir sin sus esclavas (desaparece la casta obrera) y solo pueden tomar alimentos líquidos si encuentran una gota conveniente, debido a las modificaciones de su aparato bucal, sus grandes mandíbulas puntiagudas, pero lisas, en forma de guadaña no sirven para pelear, no pueden formar nidos ni cuidar de las jóvenes, solamente se acicalan y piden comida a las esclavas. En verano esas hormigas asaltan nidos, atravesando con sus guadañas a todo aquel que se resista y volviendo con la recompensa en forma de capullos y larvas que servirán como esclavas o comida. Estas nunca tendrán un hormiguero puro, ya que la reina entra al nido hospedador tras el vuelo nupcial, mata a la reina y toma a las obreras como esclavas, con el tiempo se organizan asaltos para conseguir más esclavas. Es un parasitismo permanente.

#### 4) Funcionamiento de la colonia

##### 4.1) Formación

La imposibilidad de la hembra reproductora para ser longeva, trabajar en la formación del nido y tener una gran puesta tienen como consecuencia la reducción del tamaño de esta última.

Para la puesta, usan un aguijón que es un ovopositor modificado, el cual puede además inocular veneno. Este se puede encontrar en hormigas fundadoras de nido, avispas y abejas y no siempre como una aguja.

##### 4.1.1) Avispas:

**Solitarias/cazadoras:** En algunas especies, tras ser fertilizada, la hembra cava en el suelo arenoso un nido con una cámara elipsoidal terminal. Posteriormente, la hembra atrapa a una oruga y la pica hasta paralizarla con el fin de depositar los huevos en el cadáver una vez dentro del nido. Estas hembras son capaces de cuidar de hasta tres nidos en diferentes estadios y necesidades. Otras son parasitoides (de insectos o arañas), y la cría eclosiona en el huésped, devorándolo y otras cazan a la presa y la meten en el nido con la puesta, servirá de alimento para la prole cuando eclosione (aprovisionamiento masivo o *mass-provisioning*). Otro comportamiento más avanzado en el aprovisionamiento progresivo, de esta manera, la madre tiene contacto con la cría (Richards, 1953).

**Sociales:** En este caso existe la presencia de hembras estériles, que cuidan la prole. La reina se marcha a formar otro nido al poco de nacer, ya que son las únicas que pueden formar colonias, al producir hembras, pueden aprovechar madrigueras de otros animales. Los nidos son de papel, formadas a partir de fibras de madera, masticada con saliva formando una pasta (Figura 2), en primer lugar, forman un pilar colgante, del que se forma una celda y a partir de esta se forman otras alrededor. Posteriormente, la reina forma otras que las envuelven, con forma de cúpula y finalmente se envuelve todo dejando una pequeña abertura como entrada (Richards, 1953).



Figura 2: A la izquierda del todo, fotografía de la entrada al nido de *Vespa vulgaris* Linnaeus. En el centro, agarrada con las pinzas, columna de la que cuelga en resto del nido, adyacente a las primeras celdas del nido. A la derecha, primeras celdas del nido, las centrales con capullos de metamorfosis, las mediales con larvas crecidas, las exteriores con larvas en crecimiento y huevos (autoría de González Guerra, F. J.).

#### 4.1.2) Abejas:

La vida en nidos requiere un duro trabajo para su cuidado, superior al de un individuo que se cuida a sí mismo. Por esto se ve a las abejas continuamente volando de flor en flor y vuelta al nido únicamente cuando están cargadas al máximo.

Las reinas abeja, tras empezar la anidación, crían a las primeras obreras en solitario, las cuales comenzarán a hacer todo el trabajo en el nido, a excepción de la puesta de huevos. Con el tiempo la reina perderá la capacidad de vuelo y no abandonará nunca el nido. En un momento dado, se van machos y hembras, rompiendo con la colonia y comenzando un nuevo ciclo. Además de la vegetación que rodea el nido protegiéndolo, las celdas se construyen a partir de cera (Richards, 1953).

Otro grupo, con diferente organización son las abejas sin aguijón, las melipónidas (Meliponidae), los miembros de esta familia pueden formar nidos tanto cerrados como abiertos. Entre los cerrados, el más común es un árbol hueco, aunque pueden encontrarse ocupando termiteros u hormigueros desalojados. En cuanto a los abiertos pueden construirse en la bifurcación entre dos ramas, en las grietas de muros de piedra, u oquedades en la tierra. La entrada a veces puede encontrarse cerrada por una membrana de cera. Las ramas huecas se encuentran completamente tapizadas por cera. La cavidad se divide en dos partes: una de ellas para la prole; recubierta por capas irregulares de cera para conservar el calor, la otra para el almacenamiento de recursos; como la miel o el polen. Las celdas de cera se disponen de varias maneras. En la más común, el panal más inferior es el primero en ser construido y a partir de esta se forma un pilar. En los panales pueden existir ausencias de celda, formando un sistema de ventilación o de paso para las abejas. En otros tipos de colmenas se disponen en espiral y en otras se forman de manera irregular disponiendo las celdas en cono o en aglomeraciones. En estos casos no existe una capa cerosa que envolviendo a la prole. A un lado o a los dos de la prole las melipónidas tienen cámaras de almacenaje de miel y polen en recipientes (hechos de resina o materiales vegetales) de cilíndricos a globulares. Varias especies del género *Trigona* Jurine construyen celdas reales en los bordes del panal para la producción de reinas. Estas tienen que ser alimentadas previamente al desarrollo de los ovarios (Richards, 1953).

*Apis florea* Fabricius es la especie más pequeña y construye sus nidos con un solo panal colgando verticalmente de una rama y con celdas de cara a todas las direcciones con ejes horizontales, pero las celdas tienen hasta cuatro tamaños. En la parte anterior al techo del nido

se sitúan las celdas de almacenamiento de sustento y justo debajo unas celdas más pequeñas destinadas a las trabajadoras. Con relación a su tamaño, debajo de las celdas de las trabajadoras están las de la cría de zánganos y al fondo del nido, las cilíndricas celdas de las reinas, las únicas no hexagonales. Diferencias aparte, lo que tienen en común todas las especies del género *Apis* Linnaeus es la tendencia a construir las colonias en cavidades oscuras, como cuevas o troncos huecos, y rara vez colgando de ramas. De manera general, el nido de una melífera consiste en panales colgando de algo, las celdas de almacenamiento (en el techo de la colmena) y de las obreras de tamaño similar, mientras que la de los zánganos son más grandes y situadas en la periferia (Richards, 1953).

#### 4.1.3) Hormigas:

Las hormigas son más generalistas a la hora de establecer una colonia. Las hacen de tierra o de restos vegetales y pueden darse en distintos hábitats (su ubicuidad se restringe a nivel de la Antártida). Existen indicios que llevan a pensar que el establecimiento como animal social en hormigas se dio incluso antes que en abejas y avispas. El nido más común se da en el suelo, bajo algún elemento como troncos o rocas, o en hormigueros típicos (pequeños montículos de tierra contruidos grano a grano). Las obreras mueven las larvas según el tiempo atmosférico en una zona u otra del hormiguero, algunas hormigas incluso tienen hormigueros de verano y de invierno. No todos los nidos son complejos, como los de materia vegetal y saliva, algunos son simplemente “bolsas” en las hojas de los árboles formando una colonia discontinua, esto es, juntando los bordes de dos hojas mediante una cadena de obreras a forma de grapa, cerca del ápice, donde la separación es mayor, puede darse una especie de puente de hormigas con tal de conectar las dos hojas. Cuando se terminan de juntar, otra obrera llega con la larva y se sella la unión con seda. Otras hormigas establecen su colonia en cavidades o agallas vacías. Hay especies vegetales que han llegado a coevolucionar con las hormigas, como el caso de las acacias, en las que la planta da cobijo y la hormiga protección (Richards, 1953).

La manera en la que se funda la colonia es variable, la más común es tras el vuelo nupcial de la reina. Antes de la enjambrazón, se pueden ver obreras en las entradas del nido regulando las formas sexuales más jóvenes para evitar su maduración prematura. Tras el vuelo nupcial, la hormiga en el suelo pierde sus alas y débilmente se arrastra en búsqueda de resguardo, viviendo a base de las reservas corporales (esto solo puede ocurrir cuando la reina es más grande que las obreras). Cuando empieza la puesta, puede llegar a alimentarse de algunos huevos. A su vez, las larvas recién nacidas se alimentarán a partir de la saliva de su madre y otros huevos. Finalmente, la tarea de madre cuidadora termina con el desarrollo de las primeras hormigas y

la reina solo pondrá huevos a partir de este momento. También puede existir el caso en el que el hormiguero cuenta con varias reinas pequeñas, aumentando la capacidad de producir nuevos individuos, adquiriendo la colonia una inmortalidad potencial. Otro tipo de formación de colonias comienza por un parasitismo temporal, en este la pequeña reina entra en el nido de otra especie desplazando a la propia del nido y poco a poco la colonia va cambiando las obreras hasta la totalidad. Algunas especies ni si quiera forman capullos y la pupa desnuda queda tendida en el suelo del nido. Algunas especies, tanto las legionarias, como las conductoras, construyen nidos temporales y suelen elegir grietas y agujeros, así como raíces, además algunos nidos pueden ser construidos por los cuerpos de las mismas obreras. Estas tienen la capacidad de formar largas cadenas vivas, en las que cada individuo es un eslabón, colgando unas de otras, quedando la reina y su prole protegidas de esta manera. Las reinas cortadoras de hojas en su vuelo nupcial llevan un pedazo del hongo y cuando pierden las alas y forman una cámara en su nuevo nido, depositan el hongo. El cuidado de los hongos llega a tal punto que parte de los huevos puestos por la reina sirven de alimento al hongo. Por un lado, unas larvas eclosionan y alimentan a las larvas más jóvenes y con el nacimiento de las primeras obreras comienza la recolección de hojas. Estas hormigas, tanto cortadoras como conductoras, tienen una reina sin alas y ciega, que más bien parece una obrera ponedora. La cópula se da en el suelo y la expansión de la especie se da dependientemente de toda la colonia (Richards, 1953).

#### 4.1.4) Termitas:

Los termiteros son construidos a partir de barro, materia vegetal en descomposición o excrementos de las propias termitas, cementado con saliva y arcilla. La gran mayoría de las termitas evitan la luz y el aire del exterior, por lo que sus nidos siempre se encuentran cerrados. Los excrementos, no utilizados en la expansión o construcción del termitero, se almacenan en cámaras a lo largo del perímetro de este. Los termiteros pueden llegar a tener enormes dimensiones (3 a 6 metros de alto con una base de 15m de circunferencia, más varios metros bajo tierra). En su interior se encuentran diversas y variadas cámaras, conectadas entre sí por pasillos, además, los muros exteriores son tan duros como el cemento. La pareja real se acomoda en la cámara central del nido, junto con la progenie y alimento. Otro tipo de termitero, en lugar de darse sobre el sustrato, se da en los árboles, irregulares, en la bifurcación entre ramas, o plano contra el tronco, también hay esféricos, construidos entre finas ramas. Estos nidos arborícolas pueden presentar estrías en forma de “V”, que sirven para evitar los flujos de agua que puedan discurrir por la corteza. Otra estructura para la misma función se compone de una serie de solapas digitiformes apuntadas a un lado del tronco. Pese a los descritos, que son los más conocidos, la mayoría de los termiteros están ocultos. Esos constan de una serie de

cámaras subterráneas, irregulares conectadas o pueden ser irregulares y tapiadas. Algunas especies desérticas hacen túneles verticales hasta llegar a una masa de agua y poder proveer a la colonia de humedad. Algunas de las termitas más estudiadas hacen los nidos en madera muerta, excavando un entramado de túneles irregular con dilataciones que forman las cámaras, y en la más central se encuentra la pareja real (Richards, 1953).

Como preparación al vuelo nupcial, las obreras preparan unos pasajes dedicados a la salida de los miembros alados del nido (formas sexuales). Las formas aladas vuelan horas, y al mismo tiempo, las obreras vuelven a cerrar el nido. Rara vez vuelan con mucha potencia y el apareamiento tiene lugar en el suelo, siendo que la hembra alza el vuelo con el macho y pierde las alas en el aterrizaje (en la mayoría de especies ambos se deshacen de sus alas). Los adultos ya sin alas siguen corriendo por el suelo en todas direcciones y si un macho y una hembra se encuentran, se encaran tocándose con partes bucales y las antenas. Si el macho es aceptado, la hembra lo conducirá en lo que se denomina como “paseo nupcial” hasta un sitio que crea conveniente para la formación de un nido, normalmente un sitio húmedo como un tronco caído o algo del estilo. Juntos excavan un túnel hasta la formación de una cámara. Poco a poco la entrada se irá sellando por detritos del interior (Richards, 1953). Al día, o como mucho a los dos días, el trabajo estará terminado, comenzará su estado de inactividad y tendrá lugar el recorte de antenas o “antennal cropping”. En este proceso, que ocurre tras el emparejamiento y el apareamiento, se ha visto que muchos individuos de ambos sexos que han perdido las alas (dealados) han perdido también parte de los segmentos antenales distales y ocurre durante la fundación de la colonia, siendo mayor en dealados que en alados, con igual frecuencia en machos y hembras, pero varía según la familia. Este comportamiento es definitorio en la conducta y fisiología de la pareja real durante las primeras fases de la formación del nido, los individuos que han sufrido este proceso son bien diferenciados de los que no por la presencia de una herida cicatrizada y melanizada en la parte distal. Al tratarse de adultos no se regenera la antena, aunque en condiciones de laboratorio se han observado interferencias en este proceso, como la poliginia, envejecimiento, accidentes o agresiones, así como las propias condiciones del laboratorio. El recorte de antenas puede darse en un mismo individuo, pero también se da entre el macho y la hembra. Se ha observado que este comportamiento es algo vital en la transición del comportamiento grupal antes del vuelo nupcial hacia la vida en pareja tras el vuelo en la fundación de la nueva colonia. La posible explicación fisiológica del fenómeno “antennal cropping” reside en que los segmentos distales de las antenas tienen un mayor número de sensilas. Como las antenas actúan de mecano y quimiorreceptores, imprescindibles en la

transmisión y recepción de la información, es esta disminución de la capacidad en la pareja real desempeña una función clave para la transición. Además, se piensa que los segmentos distales están asociados con el vuelo, búsqueda y evaluación de la pareja, es decir, actividades que se dan exclusivamente con anterioridad al establecimiento de la colonia. En su función de receptor, el recorte de antenas disminuiría la capacidad de un individuo para detectar estímulos ambientales, incluidas las feromonas. En su función de transmisor, las antenas más cortas provocan una disminución de la estimulación táctil de la pareja. Pese a todo este proceso sufrido de pérdida de capacidades de la pareja real, poco a poco, según el crecimiento del termitero, van aclimatándose de nuevo a la vida en colonia (Nalepa *et al.*, 2011).

La forma más común de multiplicación de colonias se da mediante el vuelo nupcial, sin embargo, existen alternativas. En algunas especies, si el termitero se masifica quedando difuso, el potencial inhibitor de la pareja real decae y entonces se desarrollan los sustitutos sexuales (o neoténicos). La existencia de la casta de sustitutos sexuales indica que teóricamente una colonia podría ser inmortal, pero en campo se ha visto que no son tan esenciales como en laboratorio. Los sustitutos son menos eficientes según pasa el tiempo, por lo que las colonias tienen fecha de caducidad. Pese a esto se han encontrado colonias centenarias en las cuales, se han encontrado parejas reales que pueden llegar a vivir 50 años. Cuanto más longevo sea el nido y por lo tanto de mayor tamaño, mayor número de individuos lo habitan (Richards, 1953).

#### 4.2) Organización

Según la teoría de la herencia de castas, el papel a jugar en la colonia de cada individuo se reparte mediante principios mendelianos. De esta manera, sabemos que el genotipo de una reina sería del tipo “AaBb”, dando lugar a óvulos AB, Ab, aB o ab. Los Hymenoptera machos, como salen de huevos sin fertilizar son haploides. Una producción de esperma con dotación genética AB y un óvulo ab, o Ab con un óvulo aB, darán lugar a una reina. De esta manera se establece una relación 1:3 reina-obrera. En el caso de una relación 1:8 reina-obrera, la dotación genética de la reina sería AaBbCc. Esto es una posible explicación de las castas hereditarias, pero según la especie esto puede cambiar (Richards, 1953).

La haplodiploidía tienen varias implicaciones en la organización de la colonia, gracias a este mecanismo, en el caso de ser necesario, las hembras pueden producir descendencia sin ser fertilizadas. De la misma manera se puede controlar el sex ratio. El parentesco genético entre parientes cercanos es distinto al del sistema diploide (Tabla 3), elemento esencial en la explicación del conflicto obrera-reina (Fernández escudero, 1999).

Tabla 3 Proporción de genes compartidos entre hijas y madres o entre hermanas según si nos encontramos en un sistema diploide o haplodiploide, siendo 1 la totalidad (Fernández Escudero, 1999).

	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	$(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = 0,5$	$(\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) + (\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}) = 0,75$

La autoorganización (AO en adelante) puede ser definida como el conjunto de mecanismos dinámicos, por los que desde interacciones a nivel de individuo llegamos a tener las estructuras que se observan a nivel global. Los ingredientes básicos de la AO son: 1) Retroalimentación positiva (amplificación), un ejemplo es el reclutamiento. 2) Retroalimentación negativa, contrarresta la acción de la retroalimentación positiva, como una saturación, agotamiento o competición. 3) AO recae en la amplificación de las fluctuaciones. La aleatoriedad no es lo único a la hora de formar estructuras, pero es un elemento crucial, pudiendo dar lugar a nuevas formas de sortear obstáculos. 4) En todos los casos de AO se depende de múltiples interacciones. Un solo individuo es capaz de generar una estructura auto-organizada (como un camino de feromonas) (Bonabeau *et al.*, 1997).

La AO puede ser aplicada al estudio de varios aspectos en la vida de los insectos. Por ejemplo, la elección entre dos fuentes equivalentes de comida por hormigas se lleva a cabo colectivamente. El forrajeo al principio se da en las dos fuentes, pero una de ellas pasa a ser claramente la favorita y esto se ve amplificado por el reclutamiento, aumentando el número de forrajeadoras exponencialmente hacia la fuente predilecta, sobre todo si hay trazados de feromonas. Cuando una fuente es más rica, las forrajeadoras dejan más rastro de feromonas que las de la fuente pobre, haciendo elegir a la colonia el trazado mayor, el de la fuente predilecta. De manera similar ocurre con la orientación y formación de caminos más cortos de vuelta al nido. Si se elige un camino largo y después se encuentra uno corto, ya no hay vuelta atrás, pues el largo está más remarcado. En las abejas, la selección del camino a la fuente de alimento se da por reclutamiento mediante danzas. La AO también toma parte en el desarrollo de patrones de polen y miel en los panales de la prole en abejas melíferas. En las colmenas de abejas melíferas existe un patrón consistente en 3 regiones concéntricas respecto a la zona de cría, a la que le rodea un armazón de polen y una gran periferia de miel, dando lugar a un proceso de AO basado en información local (Bonabeau *et al.*, 1997).

Por otro lado, la AO puede ayudar a describir varios aspectos de construcción. En este contexto, es normalmente combinado con el mecanismo de estigmergia (comunicación indirecta mediante cambios físicos, como temperatura, acumulación de objetos, construcción, etc. donde

una acción genera un estímulo que provoca otra acción igual o distinta en el mismo u otro individuo). Para entender cómo se organizan estos estímulos para dar lugar a una construcción coherente, se recurre a rastros químicos (feromonas). Por ejemplo, en las termitas *Macrotermes Holmgren*, se utilizan gránulos de sustrato impregnados con feromonas para construir pilares. La primera fase consiste en la deposición de los gránulos de forma aleatorias formando montículos, hasta que uno de estos alcanza un tamaño crítico por la incorporación de nuevas termitas recolectoras, provocando un efecto de bola de nieve. Entonces comienza la fase de coordinación, si el grupo de constructores es lo suficiente grande y forman un pilar. Otros ejemplos de AO son la termorregulación en abejas, patrones rítmicos de actividades, carga de presas grandes en hormigas, entre otros. La AO ha sido aplicada a la diferenciación jerárquica, división de labor, edad y polietismo (Bonabeau *et al.*, 1997).

#### 4.2.1) Avispas:

Las avispas forman las colonias menos complejas de los insectos eusociales, constituidos por tres castas, *reinas*, *trabajadoras* (más pequeñas que la reina y que solo pueden producir machos, ratio 12-40:1) y *machos* (fertilizadores de reinas, ratio 2:1). La división de trabajo no es muy acusada, a lo largo de su vida, una trabajadora puede haber ocupado todo tipo de trabajo posible. El nido oscila sobre el rango de temperaturas de 15 a 35°C, al aumentar el tamaño del nido, lo hace la temperatura, lo que puede ser una de las causas del aumento de agresividad en avispas con el tamaño de este, además el control de la T<sup>a</sup> es crucial en el enjambre, si hace mucho calor, algunas obreras usaran, las alas para ventilar la entrada. Los machos se desarrollan en cualquier tipo de celda, pero solo en las más bajas de las pequeñas. Las reinas por lo general tienen una vida corta, solo eclosionan de huevos puestos en las celdas más grandes (uno por celda), el número producido de estas establece el éxito de la colonia y el número de estas depende a su vez del número de obreras y del tamaño del avispero. Las avispas reina se desarrollan rápidamente al eclosionar. Enseguida vuelan fuera del nido. El emparejamiento ocurre tanto con sus hermanos como con machos de otros enjambres. Tras el apareamiento, la reina entra en estado de hibernación, esto provoca un estado de caos en el enjambre y las obreras comenzarán a matar a las larvas restante (Richards, 1953).

El comienzo del frío será el fin del enjambre, y como esto limita la eficiencia del enjambre (menor tiempo de vida del nido), algunas especies han desarrollado modificaciones para contrarrestarlo. Las reinas *Vespula Thomson* son algo más grandes y con una reserva de grasa como para poder sobrevivir a la hibernación. La muerte de la reina propicia la puesta de huevos

por parte de las obreras, que se diferencian poco de las reinas, solo producen machos. Esto demuestra que la presencia de la reina inhibe la puesta de las obreras (Richards, 1953).

Según la especie de avispa, la organización de esta puede variar sobre lo anteriormente hablado. Por ejemplo, en *Polistes*, puede haber hasta 4 reinas, de las cuales solo una será la verdadera reina tras pelearse, las perdedoras sufrirán una degeneración en sus ovarios. El menor número de reinas mejorará la seguridad del nido y el cuidado de la prole en detrimento del tamaño de la puesta. La fundación de la colonia, por lo general, se da por un fenómeno denominado enjambrazón. En la enjambrazón consiste en reinas jóvenes fertilizadas acompañadas por un gran grupo de trabajadoras (Richards, 1953).

#### 4.2.2) Abejas:

En la mayoría de especies una hembra solitaria construye un nido en tierra, en madera podrida, o en alguna hendidura, de la misma manera que las avispas solitarias (Richards, 1953) y a veces construyen celdas una al lado de otra. Machos y hembras pueden ser encontrados en el verano tardío, pero solo las hembras que han sido fertilizadas entrarán en hibernación, convirtiéndose en hembras de primavera al siguiente año. Solas o en grupos de hasta tres, formarán un nido y darán lugar a una prole de solo hembras, obreras, cuyos ovarios están poco desarrollados. Estas obreras trabajarán en el nido de verano y las antiguas hembras de primavera pasarán a ser las reinas protectoras de la colonia y madre de la mayoría de huevos. El resultado de esta actividad resulta en una prole de machos y hembras de otoño. Estas son hijas de la reina, pero los machos, al venir de huevos sin fertilizar pueden venir tanto de obreras como de reinas. No todas las abejas forman colonias convencionales, por ejemplo, en *Halictus* Latreille, muestran una vida social más primitiva debido a el tamaño de la colonia, incluso las obreras ponen huevos. Otro motivo de la falta de crecimiento puede deberse a la restricción debido a la vida subterránea. Cada celda debe de ser excavada (Richards, 1953).

Los abejorros pueden ser encontrados tanto en regiones templadas, como en los trópicos y rara vez pican, aunque lo harán si el nido se ve atacado, con mayor fiereza según aumenta el tamaño de este. En climas templados machos y hembras se van en verano u otoño, pero solo las hembras fertilizadas proceden a la hibernar. En invierno las reinas se alimentan de plantas tempranas y comienzan la formación del nido, en tusacs (formaciones botánicas predominadas por gramíneas) y agujeros terrestres, los cuales no son muy frecuentes, lo que provoca una fuerte competición llegando al asesinato por el potencial nido y una disminución del potencial de polinización. Parte de la cera producida es utilizada como revestimiento impermeable, pero solo las abejas sociales la manipulan. A diferencia de las abejas melíferas y las avispas, los abejorros

agrandan el nido poco a poco y sin construir celdas hexagonales. Lo primero que hace la reina es una pequeña cavidad en el centro de la cavidad y reposa mientras produce suficiente cera, que depende del néctar consumido. La primera cera se utiliza para formar un recipiente de miel en la entrada del nido a forma de reserva para el mal tiempo. El siguiente paso es mezclar polen con miel formando una bola, sobre la que se construye una celda para huevos, aunque en algunas especies ocurre al revés. Según la especie la reina inyecta una mezcla de polen y miel dentro de la celda, y en otras las celdas tienen en las paredes polen, pero la reina no tiene contacto con sus larvas. Unos 8 días después de la eclosión se forman los capullos. Tras la metamorfosis, lo primero que harán es tomar miel de la reserva y a los 3 días ya estarán listas para abandonar el nido en busca de comida. Las siguientes puestas se dan anexas a los capullos. El calor producido por las larvas a partir de la digestión es suficiente para mantener a la colonia. Cuando el enjambre alcanza una determinada actividad, puede llegar a almacenar una cantidad importante de miel. Con el tiempo, el néctar se transforma en miel y se guarda en capullos que ya no van a ser utilizados para la cría. Como el enjambre no puede sobrevivir al invierno, a diferencia del caso de las abejas melíferas, el almacenamiento no es su principal preocupación. El punto culmen de la colonia llega con el nacimiento de las jóvenes reinas y machos, a su vez aumenta el número de nodrizas y no se producen más obreras (Richards, 1953).

En las abejas sin aguijón, los únicos miembros de la colonia adaptados a promover el funcionamiento de la colonia son las obreras. Por ejemplo, cuentan con estructuras dentadas a modo de sierra en las mandíbulas. Al igual que los abejorros, cuentan con adaptaciones morfológicas para llevar polen. Por otro lado, la reina no solo no cuenta con estas estructuras, sino que además no produce cera, tienen pequeñas cabezas y ojos, no pueden formar nuevas colonias solas. Según la especie, la reina puede ser igual o mayor que las obreras en tamaño, pero debido al desarrollo de los ovarios el abdomen de esta es más alargado, con el aumento de su edad pierden la capacidad de volar por el mayor peso, no abandona nunca la colonia estabilizada (Richards, 1953).

Las melíferas tienen tres castas. Los zánganos, que son los machos, son más grandes y voluminosos, tienen los ojos de gran tamaño, llegando a cubrir casi la totalidad de la cabeza. No tienen un aparato bucal suficientemente desarrollado para la extracción de néctar, así que se alimentan de la miel de la colmena. Tampoco tienen adaptaciones para la recolección de polen, ni glándulas productoras de cera. Su única función en el enjambre es la reproducción con las reinas. Estas son de mayor tamaño y más alargadas, debido al gran desarrollo de los ovarios. Se van degenerando, perdiendo la capacidad de producir cera o de llevar polen y néctar, su

función principal es la puesta de huevos y la fundación de nuevas colonias (solo mediante enjambrazón, que, en melíferas, la vieja reina acompaña al enjambre). Las obreras tienen glándulas cerosas y estructuras aptas para la recolección de polen y néctar, también pueden trabajar eficientemente por el desarrollo de sus mandíbulas, su sistema reproductor está subdesarrollado. Pese a esto, en algunos casos los huevos sin fertilizar de las obreras son capaces de producir otras obreras o reinas incluso. Las características diferenciales entre obreras y reinas se dan en base a la alimentación que tienen en su estadio larvario, mientras que los zánganos, al ser haploides dependen de su desarrollo en el huevo. Las reinas se crían en celdas especiales alargadas y cuando estas están vacías se desarman. Desde su nacimiento, todas las larvas son alimentadas de igual manera, pero a partir de ahí, las reinas se alimentan con jalea real procedente de la boca de obreras, zánganos y obreras con miel. Si una larva de obrera es movida a una celda real y se alimenta con jalea real antes del tercer día está se desarrollará como una reina y viceversa. Por esto lo que ocurre a partir del segundo día es crucial para el desarrollo final de la larva. El tiempo que tardan en madurar también varía según la dieta (riqueza y cantidad) y tamaño, mientras que todas las castas eclosionan a los 3 días, el tiempo de desarrollo es distinto, las reinas tan solo 13 días, las obreras 18 y los zánganos, 21 días. Las reinas se crían por dos motivos: el primero; para el remplazo de una reina que ya no puede llevar a cabo sus funciones reproductivas. El segundo; para la fundación de nuevas colonias (enjambrazón). La existencia simultánea de varias reinas provoca una gran competencia tanto si han sido criadas a la vez, como si tienen que disputarse el reinado tras la enjambrazón (Richards, 1953).

#### 4.2.3) Hormigas:

Richards (1953) afirma que todas las especies de hormigas son sociales y las tres castas están bien diferenciadas, con pocas excepciones. Es bien conocida la existencia de las hormigas soldado y estas son un tipo de obrera, que una vez más, están bien diferenciadas (cuando existen soldados, estas son más grandes y con una gran cabeza). Las reinas son aladas, enormes en comparación con el resto de castas, pero tras la cópula estas pierden las alas, son extremadamente longevas en comparación con el resto de miembros de Hymenoptera (hasta 15 años). Los otros miembros alados de la colonia son los machos, y en el caso de las obreras, que varían en forma y color respecto a la reina, al no tener alas sufren un desarrollo torácico inferior, al igual que los ojos, llegando a estar ausentes. Como norma general, los reproductores son monótonos en cuanto a la forma y el color, mientras que las obreras son variables. Las diferencias entre reinas y obreras pueden deberse a distintas causas según la especie, pero entre machos y hembra es genética. Algunas obreras (nodrizas) parecen tener predilección por las

larvas aparentemente más grandes. Las soldado tienden a ser más grandes y con una cabeza más voluminosa. Las larvas alimentadas con materia sólida (cadáveres), tienden a desarrollarse como soldados, mientras que las que obtienen su alimento a partir de fluidos, como obreras. En la primera puesta solo se producen obreras, las soldado pueden aparecer a partir de la segunda generación, incluso trasladando los huevos a una colonia desarrollada. La especialización no solo depende de la alimentación y su calidad, también de cuándo eclosionan. Las supervivientes a un invierno pueden tener tamaños muy distintos. En primavera, la más grande será una reina. También pueden encontrarse mosaicos sexuales, parte macho, parte hembra. O análogos a los sexuales, pero en función como obreros-macho, obreros-soldado, soldados-macho o reinas-soldado.

En las hormigas cortadoras, según el tamaño de la obrera desempeñan una función u otra, las más pequeñas se encargan del cuidado del nido, de las larvas y de los hongos. Las medianas y más numerosas salen del nido a recortar y recolectar hojas. Finalmente, las más grandes hacen de guardia en la entrada del nido. Obreras cortadoras y conductoras pueden distinguirse en otras especies por la mandíbula o espinas torácicas en lugar de por tamaños (Richards, 1953).

#### 4.2.4) Termitas:

Las termitas han sido inevitablemente comparadas con otras especies sociales de insectos, sobre todo, al no tener alas, con las hormigas, que comparten un mayor número de analogías. Algo que cabe destacar es que tanto machos como hembras tienen representación en todas las castas y en todos los estadios, por lo que la determinación del sexo es distinta a simplemente la ausencia o presencia de fertilización de los huevos. Los isópteros son insectos hemimetábolos por lo que no existen ni larvas ni pupas y sí ninfas. Estas no tienen indicios de alas, son inmaduras sexualmente y son más pequeñas que los adultos, pasan por varias ecdisis, todas son obreras potenciales, pero el número de las mudas determina las formas y funciones que vayan a tomar. Es por esto, por la capacidad de los individuos ya diferenciados en cambiar su forma y función, que su sistema de castas se puede amoldar a las necesidades de la colonia en cada momento bajo el término: “regulación social”. Los isópteros forman las colonias con mayor número de castas de los insectos sociales y una consecuente gran diferencia entre las más simples y las más complejas (Richards, 1953).

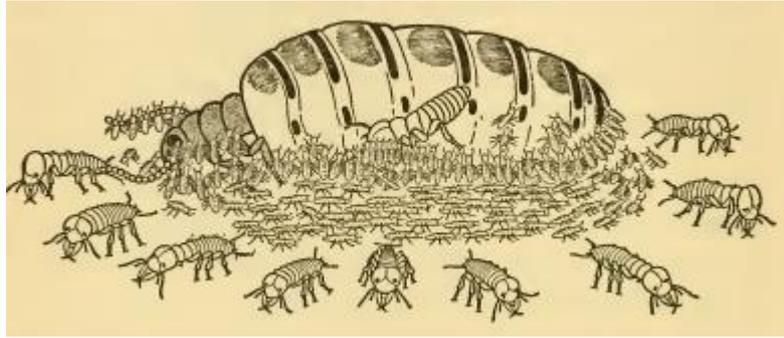


Figura 3: Imagen ilustrativa de la cámara real en la que se observa a la pareja real en el centro, rodeada de trabajadores y estos a su vez por soldados (Richards, 1953).

Salvo unas pocas excepciones, los huevos son puestos de uno en uno, posteriormente se ponen en grupos de 16 a 24 en 2 columnas. Tardan unas 3 a 12 semanas en eclosionar y necesitan una buena temperatura. En las especies menos desarrolladas el rango de la puesta es menor (200 huevos al año frente a 13 millones en las más desarrolladas). La determinación del sexo no se da de la misma manera que en los himenópteros, aquí los machos tienen un cromosoma menos en las células sexuales. La reina se representaría como AAXX, el macho AAX, siendo el esperma A o AX, de esta manera el sex ratio es 1:1 (Richards, 1953).

Las termitas soldado no tienen almohadillas alares, son relativamente largas y con cierta pigmentación, ojos ausentes o poco desarrollados y cabeza modificada, normalmente con mandíbulas grandes. Son incapaces de alimentarse por sí mismas, o de hacer otras tareas en la colonia. Existe un tipo de termita conocida como nasute, la cual tiene las mandíbulas reducidas, pero en cambio, desarrollan una protuberancia como una nariz con un orificio en su final por el que secreta unos fluidos pegajosos para atrapar a sus enemigos. En las termitas menos especializadas no existe una casta obrera definida, normalmente ese trabajo queda cubierto por las ninfas. Pese a esto, puede darse el caso de la existencia de falsas obreras medio estabilizadas, que en un momento dado pueden desarrollarse. En las especializadas sí que existe una casta obrera y puede ser encontrada bajo dos tamaños. Son parecidas a ninfas, sin ojos ni alas, pero con forma fija, incapaces de crecer y mudar (Figura 3). Los neoténicos consisten en individuos capaces de reproducirse, pero a diferencia de la pareja real, no tienen alas y por lo tanto no abandonan el nido por vuelo nupcial y tienen lugar cuando algún miembro de la pareja desaparece. Presentan forma de ninfa y pueden tener almohadillas alares. Cuando una termita se especializa como soldado o como obrera en las especies especializadas, ya no puede actuar como sustituto sexual. Los termiteros tienen una gran flexibilidad por parte de los individuos para cubrir las castas necesarias para alcanzar cierto equilibrio. La tendencia es que cuanto más joven y pequeña sea la colonia, menos mudas hacen falta para especializarse. Si desapareciese

la pareja real, comenzarían a formarse sustitutos sexuales, de los cuales solo una pareja llegaría a convertirse en pareja real, el resto será ajusticiado por las obreras. En algunas especies esto no pasa y se dan múltiples puestas a la vez (Richards, 1953).

#### 4.3) Forma de vida

En las colonias pueden darse situaciones en las que el comportamiento de un individuo puede ser beneficioso para sí mismo o para la colonia a la larga, sin tener este conocimiento. Aunque comportamientos como la oofagia puedan parecer dañinos a corto plazo, a largo plazo resultan en un equilibrio entre individuos y recursos.

##### 4.3.1) Avispas:

La mayoría de las especies sociales de avispa son tropicales, a excepción de las que viven en Europa, forman nidos anuales y tienen reinas hibernantes, lo que parecen ser modificaciones acondicionadas al clima templado. Las avispas adultas se alimentan a partir de sustancias dulces, como zumos o néctar, y solo pueden alimentarse a base de líquidos y/o de pequeñas partículas sólidas, pero tienen que cazar para alimentar a las larvas (o en algunos casos, para ellas mismas también). Las larvas, para ser alimentadas, llaman la atención de las obreras de dos maneras: arañando las paredes con las mandíbulas y con una secreción dulce en la glándula labial, (la misma que secretará la seda para la formación del capullo cuando hayan crecido lo suficiente). La vida de una avispa reina social, hasta que eclosiona la primera obrera, es como una avispa solitaria. La reina, poco a poco deja de salir del nido y solo hace puestas, su abdomen va perdiendo color con las puestas y pierde la capacidad de volar. Según crece el enjambre, las obreras van agrandando el avispero, adaptándolo a los obstáculos del camino. La edad del nido y la temperatura influyen en el desarrollo de los individuos; el aguijón solo lo utilizan para defensa, propia o del nido, nunca para matar a las presas. Durante la matanza de las larvas en el periodo de hibernación de la reina, una de las formas es mediante canibalismo, lo que no es extraño del todo en insectos sociales, esto puede darse incluso en la reina hacia su propia puesta. Este comportamiento tiene principalmente dos funciones: control del número de individuos y protección frente a parásitos, aunque a veces es simplemente un acto instintivo (Richards, 1953).

##### 4.3.2) Abejas:

Las abejas melíferas son una de las pocas especies de insectos que se han podido domesticar. Pese a su fama de ser “familiares”, la mayoría de especies de abejas son solitarias, y es bien conocida su importancia a la hora de polinizar. En la vida social, las hembras han adquirido el hábito del aprovisionamiento progresivo, dando lugar al solapamiento de generaciones, donde

las hembras tiene contacto con las larvas y aumenta su esperanza de vida. Muchas de las quetas del cuerpo son ramificadas, lo que ayuda en la adherencia del polen. En las últimas patas se llegan a dar agrupaciones de estos “pelos”, útiles en el cepillado, recogida y transporte de polen. Se denominan corbícula o escopa (según la especie), en el caso de las que tienen forma de cestilla y se encuentran en la tibia. En el caso de las que se encuentran en el tarso tienen forma de peine. La lengua es de una longitud similar a la del cuerpo, lo que le permite llegar con facilidad al néctar más profundo de las flores. El néctar se almacena en el buche, donde se digiere parcialmente y se forma miel. Parte de este néctar es tomado por la obrera como alimento y el resto es regurgitado en las colmenas para su almacenamiento, o en el caso de las solitarias, mezclada con polen en cada celda antes de la puesta de huevos en ellas. Las abejas tienen dos maneras de abordar la recolección de alimento: 1) especialización por parte de la abeja en una sola especie de flor, lo que implicaría una sincronización entre el periodo de vuelo y el de florecimiento, y a su vez desarrollo de una lengua (glosa) adaptada a la forma de la flor y la alternativa: 2) obtener el alimento de cualquier flor disponible. La mayoría de las solitarias toman un camino intermedio, visitando varios tipos de flores, pero con preferencias. Las sociales visitan cualquier planta que proporcione una buena fuente de alimento (Richards, 1953).

Se piensa que, en su circuito habitual entre agujeros en raíces y madera, los abejorros en los intervalos de descanso en su vuelo, secretan esencias para atraer a las jóvenes reinas. En la mayoría de especies, la obrera y la reina se diferencian básicamente por el tamaño. Al parecer, el tamaño de las trabajadoras tiene relación con la economía del nido, dependiendo de la competencia que se da entre las larvas por el alimento. El tamaño que lleguen a alcanzar las obreras determinará la función que lleven a cabo en la colonia y por donde se distribuyen (figura 4) (también dependerán de la edad). Las grandes optan por el forrajeo, mientras que las pequeñas harán de nodrizas. Algunas trabajadoras de gran tamaño pueden desarrollar ovarios parcialmente, pudiendo sustituir a la reina en caso de que fuese necesario, pero solo producirán machos, ya que no son huevos fertilizados. Pero la diferencia principal entre la reina y una obrera es la capacidad de hibernar existente en las primeras (Richards, 1953).

El caso de los abejorros tropicales se ha estudiado menos, pero como semejanza con las avispa de los trópicos, pueden llegar a convivir varias reinas en un mismo nido y la búsqueda y formación de nuevos nidos se da por un enjambre formado por reinas y trabajadoras. La mayor diferencia entre las especies sociales y las solitarias es que en estas segundas, el desarrollo de los ovarios está más controlado. En las melipónidas, que viven en zonas tropicales y

subtropicales el aguijón está reducido, inútil para la defensa o ataque, pero fuera de estar indefensas, cuentan con una buena mordida, e incluso pueden rociar con sustancias pegajosas. Las celdas se llenan con el sustento que necesitarán las larvas (comida, miel y polen) y posteriormente selladas con cera, de esta manera no hay diferenciación en la alimentación entre los distintos tipos de casta. Pero cuando se alargan las celdas reales, las larvas reina reciben una mayor cantidad de alimento (no en *Melipona* Illiger). A diferencia de los abejorros, que producen gran cantidad de cera, los melipónidos solo lo hacen por la parte superior del abdomen. Pero esta no es su única fuente de cera, también la recolectan de plantas. Una mezcla de esta junto con tierra y zumos o jugos puede ser utilizada para varios propósitos (Richards, 1953).

En cuanto a las abejas melíferas, los zánganos eclosionan en verano, cuando hay más reservas de miel, dejan el nido solo en días calurosos. El vuelo nupcial es la manera de fertilizar a una reina, esta puede ser de otra o de la misma colmena, tras ello, el zángano muere. Para la eyección del esperma la hemolinfa y los órganos se someten a gran presión y parte de los genitales se van con la reina, después de esto la reina vuelve a su nido. Al final del verano, cuando se acaba la época de apareamiento, las trabajadoras expulsan a los zánganos supervivientes fuera del enjambre, finando por no poder forrajear o aguantar las bajas temperaturas. Los nidos de abejas buscan el almacenamiento de cinco sustancias principales, néctar, polen, agua, bálsamo y propóleos. Ellas mismas son capaces de producir cera. El néctar (fuente principal de carbohidratos) puede ser conseguido de una gran variedad de flores, pero a nivel individual, una obrera explotará, mientras la secreción de néctar sea suficiente, un mismo tipo de flor. El polen es la fuente principal de proteínas, al mezclarse junto con miel se obtiene pan de abeja. La humedad dentro de la colmena es importante para el mantenimiento de las larvas y de la temperatura, por lo que la recolección del agua es importante. El bálsamo es un propóleo más líquido y transparente utilizado por la colonia para el barnizado de las celdas previamente a la puesta de huevos en ellas. Y finalmente, los propóleos se obtienen a partir de resinas de varias plantas, sobre todo de porte arbóreo. Los propóleos sirven para tapar oquedades y grietas, o recubrir elementos demasiado grandes para ser eliminados (Richards, 1953).

Tabla 4 Lista de tareas dentro de la colmena, varía según la edad de la obrera, aunque no es algo completamente estricto (Richards, 1953).

Edad (días)	Tarea
0-3	Limpiar las celdas de cría y cuidado de larvas.
3-6	Alimentación de larvas mayores.
6-14	Alimentación de las larvas más jóvenes.
14-18	Secreción de cera, construcción de panales, limpieza de la colmena.
18-20	Protección, guardia de la entrada al nido.
20-40	Forrajeo.

La alimentación de las larvas jóvenes (6-14 días) (Tabla 4) es una etapa clave, en este periodo las obreras producen jalea real (secreción faríngea que pasa por el canal alimenticio) (Richards, 1953).

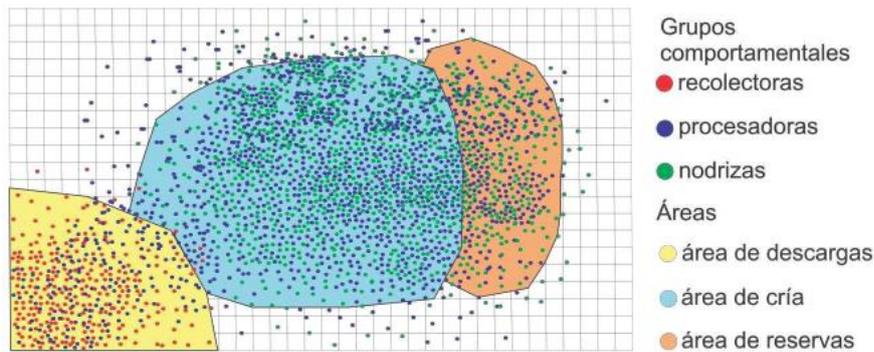


Figura 4 Distribución de las obreras de abeja en distintas áreas según edad/función. La zona amarilla sería la más cercana a la salida, mientras que la naranja la más alejada. (Corti Bielsa, 2015)

#### 4.3.3) Hormigas:

Richards (1953) enuncia que la manera en la que las hormigas obtienen su alimento es muy variada, se denominan de manera análoga a las estrategias humanas para lo mismo: agricultores, cazadores y recolectores. Las agricultoras, entre las que destacan las cortadoras de hojas, basan su forma de recolección de alimento en los hongos foliares. Es tal la importancia de estos hongos, que almacenan en cámaras, que la reina cuando se prepara para el vuelo nupcial se lleva un pedazo del hongo. En este grupo podrían incluirse las pastoras de pulgones. Las cazadoras, con un potente y bien desarrollado aguijón, llevan la presa entera al hormiguero y en él la despedazan, son generalistas para las presas también, aunque a veces son especialistas. El tamaño de la presa varía según si siguen una estrategia solitaria o en grupo para cazar, algunas como *Lobopelta* Mayr son cazadoras de termitas, entrando en el termitero y acabando con los miembros de la colonia. Las recolectoras trabajan con distintas fuentes, néctar, semillas, melaza, etc. Las fuertes mandíbulas de las soldado sirven a modo de cascanueces para la

manipulación de las semillas de la colonia. Se pueden dar especies que sean cazadoras-recolectoras. Estas, como las agricultoras tienen a modo de defensa la capacidad de rociar veneno. Las hormigas melíferas se dan en zonas desérticas del mundo y es una posible respuesta para el almacenamiento de comida frente a la hostilidad de su hábitat. El almacenamiento se da en los cuerpos de ciertas obreras, en los que se depositan fluidos azucarados obtenidos de pulgones, agallas o cochinillas. Las obreras rellenas de estos fluidos se cuelgan de raíces en cámaras especiales, son incapaces de moverse y son alimentadas por otras obreras. La capacidad para el almacenamiento se obtiene cuando aún no se ha endurecido su exoesqueleto, toman muchos fluidos como alimento distendiendo su abdomen de manera permanente (Richards, 1953).

El culmen del desarrollo cazador entre las hormigas se encuentra en las conductoras y las legionarias. Las conductoras africanas pueden llegar a matar cerdos y aves. Las obreras de las conductoras son ciegas, mientras que las legionarias tienen ojos reducidos, que puede ser debido a la forma de vida subterránea o nocturna. Estas atraviesan dos etapas de actividad distintas. La primera de unas tres semanas, la fase estacionaria, en la que el nido participa en unos pocos asaltos. La otra, de unas dos semanas, en la que la colonia se mueve constantemente y protagoniza varios asaltos cada día. Estos cambios de actividad son dependientes del ciclo de puesta de la reina (Richards, 1953).

Otro tipo de hormiga que se puede encontrar en las zonas más áridas del globo son las recolectoras. En las semillas se puede encontrar en algunas partes más grasas que en el resto, por esto son almacenadas por las agricultoras en cámaras subterráneas. Secan las semillas al sol y las vuelven al hormiguero, donde muerden la radícula para evitar su germinación en el nido. El título de agricultora por excelencia, en el mundo de las hormigas, pertenece a las cortadoras de hojas. Cultivan hongos especiales en flores o trozos de hoja, es tal su énfasis en recortar hojas que pueden llegar a suponer una amenaza para los cultivos humanos. Los fragmentos de hoja cortados son masticados y depositados en cámaras fúngicas, que están conectadas a la superficie por vías de ventilación. Las hojas masticadas se mezclan con heces para la alimentación de los hongos, que son tan especiales que cuesta localizarlos en la taxonomía botánica (*Leucoagaricus gongylophorus* Möller) (Richards, 1953).

#### 4.4.4) Termitas:

Las termitas basan su alimentación fundamentalmente en madera, pudiendo ser complementada por otros tipos de materia vegetal, y se almacena en cámaras en las que sobretodo, la madera masticada, se impregna con hongos, de los cuales, después se alimentarán las termitas. Otra

fuerza de alimento de isópteros consiste en las mudas de la prole en desarrollo, esto es gracias a los jugos gástricos capaces de disolver la quitina (elemento principal del exoesqueleto). Así mismo, cualquier individuo herido es devorado por otros, en algunas especies, existen cámaras en las que se almacenan otras termitas que han sido recolectadas, del mismo modo que la materia vegetal. Y por supuesto, como en otras especies sociales, los propios huevos son devorados por la pareja real, haya o no escasez de alimento. En las termitas menos especializadas, durante las primeras fases de la colonia, la pareja real come madera podrida, a partir de esto, generan alimento para los primeros estadios de la prole. Al poco tiempo, la prole es capaz por si misma de alimentarse de madera y posteriormente alimentar a la pareja real. En las termitas más especializadas, a menudo la cámara nupcial se hace sobre el sustrato, sin acceso a la comida del exterior. Entonces, la pareja nupcial se encarga al completo de la cría de la primera puesta, dependiendo de las reservas de grasa, del alimento que hubiese en su intestino a la hora del vuelo y de lo obtenido al comerse las alas. En estas termitas, la prole no puede alimentarse por su propia mano hasta que son mucho más mayores. En algunas especies, solo las obreras adultas son capaces de obtener nuevo alimento y así poder alimentar al resto (Richards, 1953).

La digestión de la materia vegetal, la celulosa en especial, es posible debido a la simbiosis existente entre las termitas y los protozoos existentes en su intestino. Los protozoos tienen un sitio en el que vivir y reciben materia vegetal que digerir, el resultado de la digestión son azúcares aprovechados por las termitas, así como a los propios protozoos. Los protozoos intestinales pasan de generación en generación mediante la coprofagia por parte de la prole al alimentarse de las heces de individuos mayores y mediante el vuelo nupcial, en el que la pareja real se lleva consigo material infectado. A parte de la materia vegetal, gran parte de la alimentación ha sido procesada anteriormente por otros individuos. Mediante la masticación, parcialmente digerida con saliva y mediante heces. Las heces pueden ser secas y usadas para la construcción del nido o desechadas, o heces líquidas sin aprovechar del todo, las cuales podrán servir como alimento. En una colonia establecida, la prole más joven es alimentada solo a base de comida preparada, y las soldados son incapaces de alimentarse por sí mismas. La reina es alimentada continuamente con saliva y esta, a la vez, mediante la puesta excreta fluidos que son eliminados continuamente por trabajadoras. Las termitas intercambian continuamente comida entre ellas y lamiéndose (probablemente por higiene) siendo que estos comportamientos establecen las bases de los vínculos en la organización social (Richards, 1953).

## 5) Conclusión

La vida de los insectos eusociales, a grandes rasgos es similar, existiendo una gran variedad de comportamientos análogos entre especies. Pero a la hora de compararlos en detalles, vemos que, hasta dentro del mismo grupo difieren en la manera de afrontar distintas vicisitudes. El grupo menos parejo de estas sociedades sería el correspondiente a las termitas (Isoptera), a la par que las más distintas y también las más alejada filogenéticamente de los demás insectos eusociales y de las que menos conocimiento se tiene a nivel evolutivo. En cuanto a abejas, avispas y hormigas (Hymenoptera) se tiene más conocimiento de su evolución como sociedad, puesto que hay más estudios, además de su importancia como polinizadores. Queda mucho por conocer sobre las sociedades de la entomofauna a día de hoy, sobre todo de las termitas, pero los estudios son cada vez más abundantes. Estos insectos son de gran importancia para los ecosistemas en muchos aspectos, pero sobre todo debido a su alto nivel de interacciones con el medio que les rodea.

## 6) Referencias

Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J., Aron, S. y Camazine, S. (1997) «Self-organization in social insects», *Trends in ecology & evolution*, 12(5), pp. 188-193. doi: 10.1016/s0169-5347(97)01048-3.

Breed, M. D., Cook, C. y Krasnec, M. O. (2012) «Cleptobiosis in social insects», *Psyche; a journal of entomology*, 2012, pp. 1-7. doi: 10.1155/2012/484765.

Corti Bielsa, G. D. (2015) *Modelos formales de transferencia de información en insectos eusociales: el rol de la movilidad social y la persistencia informativa como organizadores de una actividad colectiva*. Universidad de Buenos Aires. Disponible en: [http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis\\_n5770\\_CortiBielsa](http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n5770_CortiBielsa).

Fernández Escudero, I. (1999) «Evolución de la Eusociabilidad en los Insectos», *Boletín de la SEA (Sociedad Entomológica Aragonesa)*, 26, pp. 713-726.

García Olazábal, M. D. (2012) *La aptitud para realizar una tarea : ¿un factor determinante en la división del trabajo en insectos sociales?* Universidad de la República (Uruguay). Disponible en: <https://hdl.handle.net/20.500.12008/1418>.

Guerrero, A. (1988) «LA COMUNICACION QUIMICA EN INSECTOS SOCIALES: FEROMONAS DE ALARMA Y DE PISTA», *Ecología*, 2, pp. 321-331.

Hamilton, W. D. (1963) «The evolution of altruistic behavior», *The American naturalist*, 97(896), pp. 354-356. doi: 10.1086/497114.

Nalepa, C. A., Evans, T. A. y Lenz, M. (2011) «Antennal cropping during colony foundation in termites», *ZooKeys*, 148(148), pp. 185-196. doi: 10.3897/zookeys.148.1854.

Richards, O. W. (1953) *The social insects*. London: Macdonald.