

SANTIAGO DIAZ-PIEDRAHITA
EDITOR



TEXTOS DE:

*LUIS EDUARDO MORA-OSEJO
ALVARO CADENA MONROY
JOAO V. MUÑOZ DURAN
GUIOMAR NATES-PARRA*

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
COLECCION MEMORIAS No. 2

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FISICAS Y NATURALES
COLECCION MEMORIAS No. 2



**MEMORIAS DEL
SEMINARIO
KONRAD LORENZ
SOBRE ETOLOGIA**

Santiago Díaz-Piedrahita
Editor

TEXTOS DE:
LUIS EDUARDO MORA-OSEJO
ALVARO CADENA MONROY
JOAO V. MUÑOZ DURAN
GUIOMAR NATES-PARRA

SANTAFE DE BOGOTA, D.C.
1994

© Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Cra. 3A No. 17-34, Piso 3o. - Apartado 44743 - Fax (571) 2838552
Primera Edición, 1994 - Santafé de Bogotá, D.C. - Colombia

Reservados todos los derechos. Este libro no puede ser reproducido total o parcialmente sin autorización.

Presidente de la Academia : Luis Eduardo Mora Osejo
Director de Publicaciones : Santiago Díaz-Piedrahita
Comité Editorial : Eduardo Brieva Bustillo
Gonzalo Correal Urrego
Hernando Dueñas Jiménez
Hernando Groot Lievano
Gerardo Pérez Gómez
Carlos Eduardo Vasco Uribe

Contenido

	Pág.
La personalidad científica de Konrad Lorenz <i>Luis Eduardo Mora-Osejo</i>	3
Teoría epistemológica de Konrad Lorenz <i>Alvaro Cadena Monroy</i>	7
Estructura social y comportamiento de <i>Lagothrix lagotricha</i> (Primates, Cebidae) <i>Joao V. Muñoz Durán</i>	15
Evolución del comportamiento social en abejas <i>Guiomar Nates-Parra</i>	23

Autoedición e Impresión:
EDITORA GUADALUPE LTDA
Apartado 29675 - Tel.: 2690532
Printed in Colombia - Impreso en Colombia

La personalidad científica de Konrad Lorenz

Luis Eduardo Mora-Osejo

Entre las actividades que adelanta la Academia Colombiana de Ciencias, en cumplimiento a la tarea de promover la ciencia en nuestro país; en particular, entre las nuevas generaciones, se destaca la realización de Seminarios y Simposios sobre un tema particular de actualidad o sobre la obra científica de una figura relevante de la ciencia.

El Seminario que hoy nos congrega, tiene un tema central de Etología o Ciencia del Comportamiento Animal, cuyos avances en las últimas décadas han sido sorprendentes, merced a las contribuciones de investigadores de la talla de un Nicolás Tinbergen o de un Charles Otis Whitman, de un Wallance Craig, o del gran Karl von Friesch "le maître des abeilles", entre otros, y desde luego, de Konrad Lorenz; personalidad bajo cuyo nombre se desarrolla este Seminario.

Sin duda la figura de Konrad Lorenz se destaca entre las de sus coetáneos por su originalidad, por su riqueza de ideas y por haber contribuido a establecer la conexión entre dos campos tradicionalmente considerados totalmente inconexos: el comportamiento animal y el comportamiento humano. La idea de Lorenz de la existencia de factores endógenos determinantes del comportamiento animal y humano, creó las bases para la construcción de tal conexión, a contra pelo de la amplia audiencia de opositores y de críticos que siempre encontraron sus planteamientos; como es además lo natural y lo propio de la ciencia.

Los hombres visionarios que sobrepasan su propio tiempo y ponen a tambalear el paradigma preponderante, siempre serán los más controvertidos, pero también aquellos que dejan la más honda huella en la historia de la ciencia.

Al igual de lo que ocurriera sobre los componentes endógenos del comportamiento, fue ardua también la lucha que hubo de librar en defensa de sus planteamientos sobre la naturaleza de la agresión, concebida como instinto, aún para el caso de los seres humanos. Lo propio ocurrió asimismo con su teoría de la "Im-

pronta" o "Troquelado". Para intuir la trascendencia de las implicaciones de esta teoría quizás resulte apropiado transcribir lo que el propio Lorenz dijera de sí mismo a raíz de la celebración de su septuagésimo (70) cumpleaños: "Lo que no advertí es que yo había sido también troquelado por los patos y aún lo sigo estando. Estoy convencido de que en muchos casos, todo el comportamiento de una vida está fijado por una experiencia decisiva en la infancia y esto al fin y al cabo, es la esencia del troquelado o impronta".

Pero el trabajo de Lorenz que produjera mayor controversia, fue quizás aquel que lavaba por título: "Los desórdenes causados por la domesticación del comportamiento propio de las especies". En él Lorenz defendía la idea según la cría de los animales domésticos no solamente producen el cambio de su forma física, sino también de su comportamiento; los cambios que inexorablemente conducen el fortalecimiento de aquellas características de comportamiento y de forma que menguan la posibilidad de supervivencia en el estado silvestre.

Transferida esta misma idea al caso humano, según Lorenz, significaría que la civilización de la que tanto nos ufamamos, a la postre implica procesos comparables a la domesticación; o mejor dicho, la autodomesticación del hombre por el hombre, como Lorenz solía referirse a tal situación.

Al hablar de Lorenz, no podría dejarse de destacar un hecho, por cierto, poco común en la historia del desenvolvimiento de una disciplina científica. Me refiero, a la complementariedad que tras superar los años de distanciamiento, surgiera a la postre, entre Konrad Lorenz y Nicolás Tinbergen; a raíz de su publicación conjunta, acerca de "La liberación del huevo". Complementariedad entre dos eminencias, cada uno en su propio campo y métodos, que más tarde habría de perdurar, a través de otros trabajos elaborados de consumo, como aquél que se refiere al comportamiento que se desata en los gansos ante la presencia amenazante de aves rapaces.

Asimismo, no se podría dejar mencionar su contribución a la divulgación del conocimiento sobre el comportamiento animal, en particular aquella que contribuyó poderosamente a popularizar entre los niños la obra de este gran Maestro de la Ecología y que llevaba por título: "El anillo del Rey Salomón", que de manera original y perspicaz permita a los inexpertos lectores adentrarse en el extraordinario mundo del comportamiento animal.

A juzgar por lo que afirma Nirbett en su biografía de Lorenz, fue también a través de este libro que muchas personalidades del mundo científico, que habían permanecido renuentes a aceptar los hallazgos de Lorenz o simplemente los desconocían, se percataron de la obra de este científico tal original y sobresaliente.

Así el Maestro y Director del Instituto Zoológico de Munich, Karl von Frisch, quien en su juventud se dedicaba, sobre todo, al adelantamiento de estudios relacionados con la capacidad sensorial de los animales, en un momento dado, viró su interés y actividad hacia la investigación del comportamiento, en parti-

cular de las abejas, hasta llegar a ser, con el correr de los días uno de los etólogos más grandes, al lado de Tinbergen y de Lorenz; los mismos que en año de 1973, fueron galardonados con el Premio Nobel de Medicina. En este mismo año, Lorenz fue distinguido con "El Anillo de Paracelso", concedido por la ciudad austriaca de Villasch y publicó dos de sus obras más conocidas: "La cara del espejo" y "Los ocho pecados mortales de la humanidad civilizada".

Finalmente, quisiera referirme, así sea someramente, al valioso aporte del nuestro homenajeado a la Teoría Evolucionista del Conocimiento o "Realismo hipotético", como él solía llamarla en sus escritos filosóficos y que podría enunciarse, así: La supervivencia de los animales en un determinado ambiente requiere necesariamente el acoplamiento con una información que los animales deben tener sobre este ambiente. Por ejemplo, como lo explica Wuketits, un primate arborícola tiene que, necesariamente, tener una representación correcta de su biotipo. Si a título de conjetura, suponemos que el primate en un momento dado presumiera la existencia de una rama, donde realmente no existe; tal error le acarrearía consecuencias desastrosas y si ello llegara a suceder frecuentemente y con numerosos individuos de las poblaciones de la especie, de hecho se limitarían drásticamente las probabilidades de supervivencia de la especie ya tomada en conjunto.

Por supuesto, si tal rama del árbol existiera solamente como "representación" o "idea" y el animal nunca intentara utilizarla en sus recorridos, no se produciría, desde luego, consecuencia negativa alguna; pero, si todos los individuos de una especie de primates intentarían trepar a sus ramas imaginarias de árboles de cierta altura, probablemente la especie correría el riesgo de extinguirse, víctima de la Selección Natural. Como afirma Lorenz disponer de información correcta sobre el ambiente es criterio "sine-quantum" para la supervivencia de los animales. Por otra parte, en el caso de los animales, la vida misma ha erigido barreras insondables en el comportamiento; de la misma manera que al hombre le han sido impuestos límites para la realización de sus ideas, imaginaciones y fantasías. Concluyendo, puede afirmarse que todos los organismos llevan consigo, incluida en su propio ser, una hipótesis sobre el mundo que les permite aceptar que dicho mundo, de facto, está construido de la misma manera como es percibido.

Con este breve resumen sobre las contribuciones de Lorenz, el avance de la Etología o Psicología Animal, como se le llamó inicialmente, he querido mostrar, así sea someramente, la trascendencia de la obra de este eminente médico zólogo y pensador austríaco, nacido en Altenberg, el 7 de noviembre de 1903 y fallecido el 4 de marzo de 1989.

Justo es entonces, que la Academia Colombiana de Ciencias haya organizado este Seminario bajo la insignia de su nombre. A juzgar por la calidad de los Conferencistas y la elevancia de los temas objeto de sus contribuciones, estoy seguro de los altos objetivos que se propone la Academia de Ciencias, obtener con este certamen, se cumplirán plenamente.

En nombre de la Academia de Ciencias y del mío propio, quiero presentar a cada uno de ellos mis reconocidos agradecimientos por haber aceptado participar en este evento. De la misma manera, al Comité organizador que no ahorró esfuerzos para asegurar su realización.

Que esta experiencia resulte para todos fructífera y alentadora, es mi mejor deseo.

Teoría epistemológica de Konrad Lorenz

Alvaro Cadena Monroy

*Pues una sola cosa es la sabiduría,
conocer la razón que gobierna todas las cosas
por medio de todas las cosas.*

Heráclito

Según cuenta Alec Nisbett¹ en su biografía de Lorenz, éste tuvo su primer animal cuando tenía seis años. Se trataba de un patito. Un vecino le había regalado un patito a él y otro a Gretl, la amiga de Lorenz, quien contaba con tres años más y a quien el niño admiraba por su audacia infantil.

La pasión del niño (y luego el joven) por los animales crecía permanentemente. Se fue aficionando principalmente a estudiar las aves y, por fin, se concentró en Jock, su grajilla. Empezó a escribir un diario del animal, el cual un buen día fue tomado subrepticamente por Gretl y por un amigo con el fin de mecanografiarlo para una pronta publicación. El diario, efectivamente, se publicó a comienzos del siguiente año -1927-, cuando Lorenz contaba con 23 años. En ese 1927 se inició su vida científica, y también su vida matrimonial: contrajo nupcias con Gretl, la amiga de la infancia.

Lorenz le comentó a Alec Nisbett que desde ese año, hasta cuando cumplió los treinta y cinco, realizó sus más importantes descubrimientos etológicos. Después, no descubriría mayores cosas en ese campo.

Al mismo tiempo que Lorenz adelantaba las investigaciones que lo dieron a conocer, empezó a verse atraído por el problema del conocimiento. Por los años treinta, se interesó -y fue alentado para ello por su maestro Karl Buhler- por la

¹ A. Nisbett (1986). Los datos biográficos fueron extraídos del libro del autor citado.

relación existente entre el sujeto reconocedor y la realidad explorada. Este problema rondó su mente por muchos años.

En 1941 fue solicitado como médico para prestar su servicio en la guerra. En Junio del 44 fue capturado por el ejército, y se le llevó a un campo de prisioneros en la Armenia soviética. Allí, con papel de bolsas de cemento, y con una solución de permanganato de potasio que le servía de tinta, empezó a redactar un manuscrito secreto. Casi treinta años después ese manuscrito se transformaría en "la otra cara del espejo". Allí Lorenz condensa su Teoría Epistemológica. El problema a resolver era el siguiente: Cuál es la relación entre el sujeto cognoscente y el objeto de conocimiento? Vemos aquí al Etólogo convertido en Epistemólogo, y esta es la faceta menos conocida de él.

1. VIDA Y CONOCIMIENTO

Lorenz cree firmemente que existe un mundo efectivo y real, el cual es independiente de nuestra cognición. Ahora bien, Lorenz es muy consciente de que no hay la posibilidad de probar la existencia de tal mundo. Descartes, por ejemplo, se auxilió de Dios como mecanismo para tratar de dar con tal prueba. Pero, finalmente, no logra conectar al sujeto con su objeto. El mismo Kant hablaba de un gran escándalo en la filosofía ella no había logrado acuñar la prueba de la realidad del mundo exterior. En verdad, no existe forma de probar la realidad de tal mundo. Por lo tanto, lo más prudente y conveniente es hablar de tal mundo como algo hipotético. Este mundo, diría Lorenz, tiene una existencia real, pero tal realidad sólo puede ser hipotética. El mundo exterior sólo puede ser tenido por real como una hipótesis no susceptible de ser probada.

Las ideas anteriores de Lorenz pueden ser denominadas, según la terminología de Donald D. Campbell, realismo hipotético. Para esta teoría del conocimiento, tanto el sujeto cognoscente como el objeto de conocimiento se encuentran sobre un mismo plano de realidad. Sujeto y objeto -igualmente reales- entran en una relación recíproca tal que, metodológicamente se hace imposible para el epistemólogo optar por una separación entre uno y otro. Los dos resultan ser inseparables.

En esta relación recíproca existe una correspondencia por la cual, el sujeto se adapta a las peculiaridades de su objeto. En ese proceso de adaptación, el sujeto surge como una imagen de su objeto. Es decir, el sujeto al adaptarse a su realidad termina presentándose como un negativo de ella, como un negativo de su objeto.

En la anterior Teoría Epistemológica Lorenz -y con él K. Popper, D. Campbell y R. Riedl²- perciben una profunda analogía con el proceso evolutivo: según Darwin, los seres vivos se adaptan a su entorno. Esos seres vivos se adaptan al mundo real y exterior; se adaptan a las peculiaridades de su mundo externo y al hacer esto, conocen tal mundo. Por lo tanto, la vida es una forma de

conocimiento. La vida, la evolución, resulta ser, en síntesis y en palabras de R. Riedl, un proceso de adquisición de conocimiento. Los seres vivos serían unos realistas hipotéticos que tienden a adaptarse, que tienden a conocer su mundo. Vida y conocimiento resultan entonces basarse en principios similares. La evolución orgánica descrita por Darwin surge como otro proceso más de conocimiento.

La propuesta de Lorenz de tener a la evolución como una forma de conocimiento podría considerarse una intuición brillante. Lo que se hace difícil de aceptar es su teoría del conocimiento. El realismo hipotético insiste demasiado en que no es el objeto el que se adapta al sujeto, sino al contrario, es el sujeto el que se adapta al objeto. Para este realista, en la relación de conocimiento tiene tan grande preponderancia el objeto (éste determina al sujeto), que se descuida del todo el papel activo del sujeto.

Son estos descuidos del realismo los que hacen necesario separarse de él para ensayar una nueva alternativa: una de tipo idealista. Por una vía de este tipo diríamos que en el proceso de conocimiento el sujeto cognoscente *crea, configura y delimita* su objeto de conocimiento. Este objeto no existiría independientemente del sujeto. Por esta vía se le asignaría una condición activa a tal sujeto. Esta opción idealista recupera aquellos elementos descuidados por el realismo (el sujeto determina al objeto), pero pierde los logros de este último.

Entonces, y para lograr una interpretación más amplia del conocimiento habría que procurar una síntesis de estas dos alternativas contrarias. En el intento de lograr tal síntesis, habría que afirmar que el conocimiento es un proceso de dos fases. En la primera, el sujeto cognoscente tiene la iniciativa: crea, configura y delimita su objeto de conocimiento. Mediante este mecanismo activo, el sujeto establece el marco de posibles de tal objeto. Así, éste adquiere el rango de ente posible y real. En esos momentos, el objeto se hace objetivo y parece adquirir vida propia, independiente de la cognición. El objeto aparece como existente por sí mismo; se presenta como independiente del sujeto cognoscente. El objeto recién creado reclama una existencia autónoma. Posteriormente se presenta la segunda fase. En ella el proceso se invierte y la iniciativa pasa a manos del objeto. Ahora el sujeto entra a asumir un papel más pasivo: trata de adaptarse, trata de conocer el objeto inicialmente configurado por él. Esta fase podría denominarse objetiva: es el período del conocimiento objetivo. Entonces, mientras que en la primera instancia el sujeto determina a su objeto, en la segunda es este último quien determina al primero. El conocimiento no será únicamente creativo (la primera fase es la creativa), ni únicamente objetivo. El conocimiento involucrará elementos creativos y elementos objetivos. El conocimiento es la síntesis de la creación y la objetividad.

Si aceptamos la anterior teoría del conocimiento y si admitimos, además, que la evolución es un proceso de conocimiento, desembocaríamos inmediatamente en una dificultad: según la teoría evolutiva los organismos que se adaptan a su entorno son seleccionados. R. Lewontin sostiene, por ejemplo, que el argumento de la adaptación indicaría que "... el ambiente plantea ciertos 'pro-

² Citado en R. Riedl (1983).

blemas' que los organismos necesitan 'resolver'... La adaptación es el proceso de cambio evolutivo mediante el cual el organismo procura una 'solución' al 'problema cada vez mejor, siendo el resultado final la adaptación... La idea de la adaptación implica: un mundo preexistente que plantea un problema cuya solución es la adaptación"³. El planteamiento evolutivo admite que se presenta un mundo preexistente al cual se adaptan los organismos. El mundo existe, independientemente de los organismos que se adaptan a él.

El argumento de la selección y la adaptación Darwiniana claramente corresponde a la propuesta del realismo hipotético para el conocimiento. Pero, según vimos, esta teoría es insuficiente para explicar aceptablemente el conocimiento: para hacerlo se tuvo que admitir la parte activa y creadora del sujeto cognoscente. En estas circunstancias, sólo habría dos opciones. O se admite que la evolución no es una forma de conocimiento; o se declara que la evolución sí es una forma de conocimiento. En este último caso, nos veríamos obligados a afirmar que la idea de la selección y la adaptación, como está planteada actualmente, es insuficiente para explicar el proceso evolutivo.

Creo que no se debe abandonar la idea de Lorenz de tener a la evolución como una forma de conocimiento. Por lo tanto, me encuentro precisado a sostener que la selección y la adaptación son insuficientes. Y lo son porque, como están propuestos, condenan a los organismos a desempeñar un papel pasivo en el proceso evolutivo: ellos sólo se limitarían a adaptarse a su entorno. Pero las cosas no son necesariamente así. Es entonces indispensable recuperar mediante una nueva propuesta el papel activo y creador de los organismos. Con este fin - con la meta de completar la teoría evolutiva-, es imprescindible postular una selección invertida. Mediante ella, los organismos crearían, configurarían y delimitarían su entorno (el cual es denominado nicho ecológico)⁴.

El proceso evolutivo implicaría también dos fases: en la primera los organismos tendrían la iniciativa. Ellos crean su nicho ecológico, de tal manera que él adquiere el rango de ente posible y real. Por esta selección invertida, los organismos establecen el marco de posibles de su nicho ecológico. En esos momentos, el nicho parece adquirir vida propia (en realidad, al igual que el objeto de conocimiento, el nicho jamás tendrá vida independiente: sólo es posible pensar un nicho en relación a una especie, como sólo es posible pensar un objeto en relación a un sujeto), parece existir por sí mismo y se presenta como independiente de los organismos. El nicho recién creado reclama existencia autónoma. Una vez adelantada esta selección invertida, el proceso se invierte y la iniciativa pasa de los organismos al nicho ecológico. Los organismos, las especies, pasan a adaptarse a sus nichos. Estos momentos corresponden a la selección darwiniana. Es ahora cuando tiene validez la supervivencia y reproducción diferencial de los organismos. Sólo ahora entra en acción la selección darwiniana.

³ R. Lewontin (1979).

⁴ Para una mayor ampliación de este concepto de selección invertida, puede consultarse A. Cadena (1990).

A este tipo de selección se le podría denominar -por ser la que normalmente se ha considerado como selección, y por ser la que actúa normalmente durante un periodo más prolongado- selección normal. A la fase de la selección invertida podría considerársela como el momento creativo de la evolución, en tanto que la fase de la selección normal podría ser el período objetivo de la evolución.

Partiendo de la anterior teoría evolutiva -que pretende disminuir al mínimo posible la incompletez darwiniana sin caer en la contradicción-, es posible retomar la idea de Lorenz de tener a la evolución como una forma de conocimiento. En síntesis y para no repetir fatigosamente, habría que decir que la evolución orgánica es un proceso de conocimiento por el cual las especies, o sujetos cognoscentes, crean sus nichos ecológicos, u objetos de conocimiento, para pasar después -invirtiéndose las cosas- a adaptarse a (conocer) tales nichos. La evolución, y en general el conocimiento, serán entonces procesos bifásicos. En todos los casos habrá inicialmente un periodo creativo y luego uno objetivo. Una vez que el sujeto cognoscente se haya adaptado estrechamente a su objeto de conocimiento, entonces, el tiempo de una nueva fase creativa habrá llegado. El conocimiento -y con él la evolución- es un proceso que no admite límites: cuando parece que se va a detener, un chispazo de genialidad, una nueva selección invertida le imprime nuevos rumbos.

La vida, efectivamente y como creía Lorenz, es un proceso de adquisición de conocimiento; pero los seres vivos no son, como pensaba él, realistas hipotéticos; son seres activos, creativos y poseedores de una extraordinaria iniciativa. Vida es creación y adaptación.

2. LA BUSQUEDA DE LA SEMEJANZA

El afán de Lorenz -y de quien esto escribe- de encontrar semejanzas entre la vida y el conocimiento, revela una de las más profundas y mejores debilidades de los seres humanos: la persecución de la unificación. Se busca encontrar la unidad dentro de la pluralidad.

Uno de los intentos unificadores más notables de la historia fue el de Galileo. Antes de él, se pensaba que existían diversas sustancias, cada una de las cuales debía tener una ley de movimiento propia y característica⁵. La sustancia A debía regirse por una ley de movimiento determinada; la sustancia B se regiría por una ley propia y diferente a la anterior, etc. Frente a las diversas sustancias en movimiento, y tal vez acicateado por encontrar el tesoro de la unificación, Galileo se olvidó de lo aparentemente diferente, y se concentró en lo similar, llegando así a una sencilla pero sorprendente conclusión: no existe una ley de movimiento característica y privativa de cada sustancia; existe una única ley general de movimiento, válida para todas las sustancias.

⁵ Desde esta nota quisiera agradecer a los profesores del Departamento de Física de la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá) Carlos Augusto Hernández y José Granés, por sus enseñanzas en el Seminario "Galileo-Newton".

Siguiendo el camino señalado por Galileo, hemos tratado de olvidarnos de lo que aparece como diferente entre la evolución y el conocimiento, para centrarnos en lo similar. Cada uno de esos sistemas -el evolutivo y el cognitivo- no se rige por una única ley propia y característica; según vimos, se gobiernan por principios similares.

Ahora bien, evolución y conocimiento podrían ser sólo dos ejemplos particulares de algo a lo cual se podría reunir bajo un nombre: sistemas cambiantes. En este caso, y si nos dejamos arrastrar por el deseo de la unificación, deberíamos esperar que todos los sistemas cambiantes -el universo, la evolución de la vida, la sociedad, el conocimiento, etc.- se comporten según unos principios semejantes: las leyes generalizadas del cambio. De pronto los distintos investigadores -el físico, el químico, el biólogo, el sociólogo, el historiador, el antropólogo, el filósofo, el psicólogo, el lingüista, etc.- hayan estado persiguiendo las mismas leyes, sin darse cuenta de ello al estar aislados por los diversos lenguajes. Tal vez sea verdaderamente cierto que hablar lenguajes diferentes sea un castigo. Son estos lenguajes tan dispares, unidos a una cierta dosis de territorialidad (mi tema de investigación es un asunto exclusivo y en donde nadie más tiene acceso !) los que hacen que se piense que cada uno de los sistemas distintos tenga unas leyes propias. Podría intentarse abandonar la territorialidad exacerbada y ensayar encontrar un lenguaje común.

En la búsqueda de tal lenguaje es posible empezar por acudir a la metáfora. La forma más simple de encontrar similitudes entre lenguajes diferentes es la metáfora. Mediante ella, se busca relacionar dos términos distintos por la semejanza de sus sentidos. Los diversos investigadores podrían procurar un primer acercamiento acudiendo a la metáfora. Aquellos diferentes términos de cada uno de los lenguajes utilizados, podrían ser relacionados por medio de la metáfora. De aquí se podría pasar a la analogía. Mediante ésta se busca relacionar dos sistemas por la similitud funcional. La analogía constituye, verdaderamente -como dice Lorenz en su discurso Nóbel de 1973-, una fuente importante de conocimiento. La analogía permite una relación más precisa que la metáfora. Finalmente es posible llegar al isomorfismo: la forma más estricta de comparación. A través del isomorfismo se pretende relacionar dos sistemas por la similitud de sus modelos matemáticos. Dos sistemas se dicen isomorfos si pueden ser descritos mediante un mismo modelo matemático.

Así como la metáfora es el factor más enriquecedor de la lengua, así mismo la analogía y el isomorfismo podrían ser considerados como los agentes más enriquecedores del conocimiento. El acudir al isomorfismo tiene además otro aliciente. Implícitamente soluciona el problema de la diversidad de lenguajes pues busca recurrir a un único lenguaje, el matemático. Entonces, el ir de la metáfora al isomorfismo -pasando por la analogía- para arribar a la unificación, tiene un único fundamento el cual es la razón de toda ciencia: encontrar similitudes dentro de lo aparentemente diferente; buscar lo semejante dentro de lo que se presenta como distinto. Tal vez, al otro lado del camino podamos dar por fin con las leyes generalizadas del cambio.

Aún se podría ensayar una empresa más arriesgada. Debería intentarse, en un futuro no lejano, encontrar similitudes entre las leyes generalizadas del cambio y las leyes del movimiento. Esta idea no es del todo disparatada si se tiene en cuenta que para los griegos el movimiento y el cambio eran las dos formas que adquiría el no ser. Para ellos, ora como movimiento, ora como cambio, el no ser era uno solo. Quizá la ley del movimiento y la ley del cambio sean una sola. Acaso estemos prontos a alcanzar el viejo sueño griego -Estando cerca de crear y encontrar las leyes del ser y del no ser ? Esta sería la más completa y verdadera teoría del campo unificado. El sólo pensarlo produce vértigo.

PREGUNTAS Y RESPUESTAS

1. Atendiendo al esquema de evolución biológica que usted ha expuesto en el que considera que el nicho lo crea la especie ¿cómo podría explorar usted el desplazamiento de especies y el traslape? ¿una especie puede crear mejor un nicho que otra? ¿dos especies distintas pueden crear un mismo nicho?.

R. Richard Lewontin hace ver que la idea de nicho podría carecer de valor explicativo y predictivo, si en su proceso evolutivo los organismos se adaptan a los nichos, entonces éstos preexisten a aquellos. Ahora bien, sin tener la especie precisa en relación con su entorno, es posible dividir el mundo de una infinidad de formas diferentes. Es decir, a priori y sin las especies, seríamos capaces de imaginar miles y miles de nicho diferentes. Una vez que se conoce a la especie y sus hábitos, ahí sí es fácil definir su nicho. Pero sin haber conocido a la especie particular, jamás podríamos asegurar la viabilidad de un nicho imaginado. Todo lo anterior nos lleva a pensar que no es que el nicho exista independientemente de las especies. La especie crea su nicho. Sin embargo, los distintos organismos no pueden dividir de infinitas formas su entorno, pues su constitución material le impone límites a sus posibles creaciones. Pero esto, no es de sorprender que organismos diferentes, pero con patrones morfológicos similares, creen nichos semejantes.

Nos sorprendemos enormemente cuando sabemos que ha habido investigadores que simultánea e independientemente llegan a conclusiones exitosas similares. Nos asombramos cuando organismos diferentes crean independientemente nicho semejantes. Pero ¿cuántos más no nos desconcertaríamos si supiéramos cuántas veces se coincide independientemente en el «error»? ¿cuántas veces se habrá creado «inútilmente» los mismos nichos? como la selección cultural y la selección natural retienen el acierto, entonces podremos tener noticia de él. Pero como no se retiene el «error» entonces jamás percibiremos la independencia y simultaneidad con que se puede producir. Pero de la misma forma en que se genera el «error», así mismo se da paso al acierto.

2. Usted mencionó brevemente el fenómeno de la fulguración de Lorenz ¿qué relación se establece -si la hay- entre la idea de la evolución creadora, como en Bergson, y la fulguración de Lorenz?

R. Lorenz acepta la idea de la fulguración -en «la otra cara del espejo»- y sugiere que por ella dos sistemas independientes logran enlazarse de tal manera que surgen unas propiedades inéditas del sistema. Aparecen unas propiedades anteriormente inexistentes e imprevisibles. La vida resultaría de un proceso de fulguración más: ciertos elementos -o sistemas- antes independientes, se pueden enlazar de tal manera que logran formar un ciclo de realimentación.

Surge la vida allí donde era imposible preverla. La fulguración es verdaderamente una evolución creadora.

BIBLIOGRAFIA

- CADENA, A., De Empédocles y Darwin hacia una Teoría Generalizada del Conocimiento. Tesis para optar por el título de Biólogo, Bogotá, Universidad Nacional, Noviembre 1990.
- LEWONTIN, R., La Adaptación, en Evolución, Editorial Labor, S.A., Barcelona, 1979.
- LORENZ, K., La Otra Cara del Espejo, Primera Edición, Plaza & Janés, S.A., Editores, Barcelona, 1980.
- RAPOPORT, A., Los Usos del Isomorfismo Matemático en la Teoría General de Sistemas, en tendencias en la Teoría General de Sistemas, Alianza Editorial, S.A., Madrid, 1984.

Estructura social y comportamiento del *Lagothrix lagothericha* (Primates, Cebidae)

Joao V. Muñoz Durán*

Durante los primeros seis meses de 1990, estuve, en compañía de Alba Natalia Flórez Zambrano, desarrollando una investigación acerca de algunos aspectos de la ecología y biología de la subespecie *Lagothrix lagothericha lagothericha*, comunmente conocida como Churuco. Esta investigación, se desarrolló en el área comprendida por la estación de investigaciones tropicales Caparú, ubicada en la selva de tierras bajas (200 m.s.n.m.), no alteradas, localizadas a lo largo del bajo río Apaporis, en la amazonia colombiana. El sitio se halla al norte de un antiguo meandro del río Apaporis, conocido como lago Traira, en un bosque heterogéneo. Allí, pueden reconocerse cinco comunidades vegetales bien diferenciadas, todas ellas cubiertas por selva densa, exuberante, con gran profusión de parásitas y epífitas.

El interés principal de este trabajo, era determinar el efecto que sobre el grado de dispersión y los patrones de uso de los diferentes hábitad, presentes en el área de dominio vital de un grupo de Churucos, tenía la variación de la oferta alimenticia en el medio. Adicionalmente, se registró información de tipo etológico, concerniente especialmente a los comportamientos de tipo agonístico, de apareamiento, juego y acicalamiento.

Los resultados obtenidos indican que *Lagothrix lagothericha lagothericha*, en el área de estudio, presenta claramente una organización social que corresponde a un modelo de "Fisión - Fusión", caracterizada por períodos alternativos de fragmentación del grupo en varias sub-unidades y su posterior reagrupación en el ciclo de actividad diaria, con una marcada tendencia a reunirse el grupo completo en las horas de descanso nocturno y para cosechar árboles que contienen

* Biólogo.

numerosos frutos o utilizar zonas con alta densidad de cosechas, dando la impresión de que pudiera existir un mecanismo para coordinar los desplazamientos, probablemente mediante el uso de vocalizaciones. El tamaño de los subgrupos varía generalmente entre 6 y 9 individuos y su composición por clase edad - sexo puede considerarse variada. La información obtenida a cerca de los patrones de agrupación, el tamaño de los subgrupos, los desplazamientos y distancias recorridas, así como de la oferta alimenticia, al ser procesada estadísticamente demuestra que existe una elevada y significativa correlación entre las variables de dispersión y oferta de frutos. Estos resultados indican que en condiciones de oferta alimenticia favorable, en cuanto a volumen de frutos, el grado de dispersión depende especialmente de la diversidad de especies comestibles en una relación inversa. Si bien, al tener en cuenta otros factores, como la densidad de cosechas y tamaño promedio de las mismas, los resultados arrojan una tendencia en el mismo sentido, las correlaciones estadísticas no alcanzan un alto nivel de significación debido al limitado número de datos; sugiriendo que futuras investigaciones de mayor duración y por tanto con un número mayor de datos, en adición a los reportados en este trabajo, podrán corroborar ampliamente dichas correlaciones, respaldadas con un elevado nivel de significación estadística.

La organización social de "Fisión - Fusión", ha sido determinada en varias especies de primates, tanto del nuevo como del viejo mundo (*Papio hamandryas*, *Pgelada*, *Pan troglodytes*, *Ppaniscus*, *Brachyteles arachnoides* y las especies del género *Ateles*) y entre todas ellas, al igual que con los churucos, existen semejanzas notables respecto de sus rasgos ecológicos y etológicos; a continuación, mencionaré algunas de ellas: son animales de talla corporal mediana o grande (superior a 7 kg), lo cual les confiere ciertas ventajas frente a posibles depredadores. Habitan principalmente en selvas - bosques primarios no intervenidos - con excepción de las especies del género *Papio*, que frecuentan especialmente sabanas. Tienen una dieta cuyo recurso principal es la fruta madura, además pueden consumir hojas maduras, renuevos tiernos, flores, peciolos, corteza, musgo, fruta inmadura, miel, insectos y otros invertebrados. Predan vertebrados pequeños y, como se ha documentado en *Pan troglodytes* (Nishida, 1968; Ghiglieri, 1985; Goodall, 1986), utilizan inclusive otras especies de primates, como el colobus rojo (*Colobus badius*) como suplemento alimenticio y aunque no se pudo precisar si hubo consumo, por lo menos esta misma especie se ha visto que cazando antílopes pigmeos (*Nesotragus moschatus*). En estado de cautiverio se ha observado que los churucos cazan y consumen aves pequeñas y, aunque estos episodios no son muy frecuentes, insinúan que, en condiciones naturales, puede tener lugar un comportamiento similar, aunque obviamente esta especie no está primariamente bien adaptada para ser cazadora (Stearns, et al., 1988). Por otra parte, debe mencionarse que algunos de estos primates tienden a cierto grado de especialización alimenticia, como es el caso de las especies del género *Ateles*, quienes son con mayor énfasis consumidores de frutos y de *Brachyteles arachnoides*, especie que es principalmente un consumidor de hojas inmaduras. Sin embargo, a grandes rasgos, se podría decir que estos primates son organismos con tendencia hacia la omnivoría condicionada por oportunismo.

Estas especies viven en grupos relativamente grandes (hasta de 60 individuos), por comparación con otros primates, y también habitan en áreas de do-

minio vital comparativamente grandes, en las cuales se pueden determinar zonas que son más frecuentemente utilizadas, denominadas "zonas centrales" (Goodall, 1986; Terborgh, 1986a, 1986b). Solamente dentro de las especies consideradas, los chimpancés y en algún grado los monos araña, exhiben un comportamiento de defensa de dicha área (Nishida, 1968; Klein and Klein, 1975; Ghiglieri, 1985; Goodall, 1986; Macfarland, 1986), no siendo el caso de los *Brachyteles arachnoides* (Milton, 1984) y, como pudo corroborarse en este estudio, el de los churucos. Por otra parte, los desplazamientos, así como las distancias recorridas diariamente durante el forrajeo, también presentan magnitudes más amplias por contraste con otros primates.

Las semejanzas se extienden en estas especies de primates inclusive a la exogamia femenina. Este carácter es de gran valor desde el punto de vista evolutivo, como mecanismo que evita la endogamia, asegurando la dispersión espacial de la variabilidad genética. Conciste en que cuando las hembras alcanzan la madurez reproductiva, emigran al territorio de una nueva comunidad para aparearse. La exogamia produce una división genética entre las hembras y los machos del grupo, de tal manera que los machos están estrechamente emparentados desde el punto de vista genético, mientras que las hembras pueden estarlo o no y quizás por esta razón sean relativamente menos sociables que los machos y no muy activas en la defensa del territorio. Por su parte, los machos descienden de la misma estirpe de patriarcas, permaneciendo toda su vida en el territorio en el cual nacieron y exhiben estrechos vínculos; entre ellos, tiene lugar un comportamiento cooperativo tanto en la alimentación como en el apareamiento. Mediante vocalizaciones pueden comunicar a los demás miembros de la comunidad la existencia de frutos, que son compartidos cuando se encuentran cosechas abundantes. Este comportamiento cooperativo entre los machos se extiende incluso a las oportunidades de apareamiento. Es común que ellos ignoren, o aparentemente ignoren, a otro que está copulando a unos cuantos metros de distancia. Las hembras pueden copular con varios machos del mismo grupo en rápida sucesión; aunque el macho dominante algunas veces puede intentar monopolizar el estro de una hembra, afirmando así su nivel de jerarquía; sin embargo, si la hembra se ofrece a un macho subordinado para copular, el dominante rara vez interviene.

La exogamia femenina no ha sido reportada aún en los churucos; sin embargo, a partir de algunas observaciones registradas en este trabajo, la exogamia en estos monos puede sospecharse. El hecho de que, aunque sólo se observaron dos episodios de cópula, en ninguno de ellos apreciamos interacciones agonísticas entre los machos por el acceso sexual al estro de una hembra - en general estas interacciones presentan baja frecuencia entre machos adultos y subadultos en cualquier contexto -, e incluso las cópulas podían desarrollarse a la vista del resto de los miembros del grupo. En adición, existen claras manifestaciones jerárquicas de los machos sobre las hembras, tales como: su prioridad en el uso de fuentes alimenticias, de ramas o bejucos que sirven como "puentes" para transponer cursos de agua, y la función de los machos como individuos agresores durante las interacciones agonísticas intersexuales, entre otros.

Las semejanzas entre las especies mencionadas de primates con estructura social de "Fisión-Fusión", se extiende al sistema de parejas que, como se vió en el párrafo anterior, puede considerarse promiscuo; las similitudes reproductivas se extienden incluso al hecho de que en ellas no hay estacionalidad de apareamientos y nacimientos. Por último, se observa que en estas especies las relaciones sociales más intensas y duraderas son aquellas que se desarrollan entre la madre y su descendencia durante los primeros meses de vida y hasta la fase juvenil, en la que los individuos se hacen más independientes. Las madres incluso tienden a minimizar el contacto de su cría dependiente con otros miembros del grupo, como lo revela en este trabajo el hecho de que aunque las hembras generalmente no son quienes despliegan agresiones y más bien son en gran proporción los individuos receptores de las mismas, sí lo fueron, únicamente, aquellas que tenían infantes dependientes, dirigiendo estas agresiones a individuos juveniles de ambos sexos quienes eran los más persistentes en acercarse a los infantes, especialmente en los momentos de descanso.

Las anteriores semejanzas parecen ser caracteres necesarios, entre los primates, para vivir en una sociedad "Fisión-Fusión". El modelo organizacional social, que puede desplegar una especie, depende tanto de sus atributos particulares, caracteres relacionados con sus particularidades anatómicas, fisiológicas y de comportamiento, así como los del ambiente en el cual se desarrolla la población; existen pues componentes genéticos y ambientales, estos últimos relacionados especialmente con las delicadas interacciones con otras especies animales y vegetales que determinan dicho modelo.

Se ha hecho especial énfasis en que esta estructura social, en las especies mencionadas de primates, es una respuesta adaptativa a presiones de selección referentes a la maximización de estrategias alimenticias, de protección contra predadores y reproductivas (Ghiglieri, 1985; Macfarland, 1986, 1987; Milton, 1984; Terborgh, 1986a, 1986b); quisiera agregar que es posible que también sean resultado de las interacciones de competición interespecífica y como mecanismo para regular la adquisición de enfermedades. Al respecto solo haré mención a los dos primeros factores.

La variación de la oferta alimenticia es un factor ecológico que tiene un efecto directo sobre el tamaño de los grupos y subgrupos, así como sobre el grado de dispersión de los individuos, actuando a través de las interacciones competitivas de tipo alimenticio que se establecen entre ellos. Se ha observado (Klein, y Klein, 1975; Mcfarland, 1987) que las interacciones agonísticas en árboles frutales ocurren casi exclusivamente cuando ellos están siendo cosechados, y que a un tamaño de cosecha constante y un mayor tamaño de subgrupo hay más interacciones agonísticas que conllevan en varios casos a la exclusión de individuos de las mismas, quienes deben alimentarse en cosechas de menor calidad. Los individuos que mayormente son objeto de las agresiones generalmente son hembras adultas, quienes se ven obligadas a retirarse acompañadas por sus infantes dependientes, seguidas por otras hembras emparentadas; pero también son excluidos machos con grados de jerarquía bajos. Esto redundará, en

que los individuos menos favorecidos después de un tiempo tienen que pagar costos energéticos muy altos provocando su emigración, cuyo resultado es la fragmentación del grupo en varias subunidades y, en condiciones de fuerte escasez, incluso pueden verse individuos forrajeando solitarios. Parece, pues, que éste es el mecanismo que opera para ajustar el tamaño de los subgrupos y el grado de agrupación entre los individuos a la oferta de alimentos.

Así pues, la competición alimenticia intragrupal es un determinante importante de la estructura social de "Fisión - Fusión", en la cual la cantidad de competición experimentada por un individuo depende del tamaño y la densidad de las cosechas, pudiendo adicionar que en el caso de los churucos, en época de abundancia en cuanto al número de frutos, también depende de la diversidad de especies comestibles. Lo anterior, puede obedecer a causas de tipo fisiológico, ya que así se propicia el acceso a una mayor variedad de elementos nutricionales como vitaminas, proteínas, grasas y carbohidratos, necesarios para el adecuado desarrollo y mantenimiento de los procesos orgánicos.

Se ha determinado, que en una especie mientras la dieta es más diversificada los grupos son de mayor tamaño y cohesión (Klein, y Klein, 1975). La anterior afirmación apunta en la misma dirección de la obtenida en este trabajo: consumir una gran variedad de frutos en un mismo día amortigua el efecto que sobre el grado de agrupación tienen cosechas muy dispersas y de tamaño pequeño.

Otro punto de vista, es el de las implicaciones de tipo energético: tenemos que si el grupo permanece unido a medida que disminuye la oferta alimenticia ocurre un incremento en los costos del desplazamiento pues los individuos necesitarían viajar más para satisfacer sus necesidades alimenticias. Estos costos energéticos podrían disminuir por fragmentación del grupo en unidades de talla menor y, aún más, si los individuos forrajearan solos, puesto que en estas condiciones un mismo número de monos tiene mayor opción durante el forrajeo de cubrir un área más vasta.

Otro factor ecológico que incide sobre la organización social es el riesgo de depredación; es evidente que al respecto existen beneficios en aquellas especies que viven en grupos grandes. Aunque pueden existir varias formas de amortiguar el efecto de la depredación el simple aumento del número de individuos es la más elemental y universal. En el caso de un ataque la oportunidad (P) de ser cazado está en relación inversa al número de individuos del grupo (n): $P = 1/n$, (Terborgh, 1986); es obvio que las condiciones de senilidad, enfermedad o la inexperiencia de individuos juveniles aumentan su posibilidad de captura. Otras estrategias que pueden disminuir el riesgo a depredadores pueden ser el aumento en la vigilancia asociada con señales de alarma, la defensa grupal y, teniendo en cuenta que el depredador suele lanzar su ataque en la sumatoria vectorial de las direcciones escogidas por sus presas para huir, este puede ser confundido por la fuga de las mismas en múltiples direcciones.

Las especies mencionadas aquí, como ya se trató, son de tamaño corporal grande y relativamente poco vulnerables a depredadores en sus comunidades, pudiendo desarrollar sus actividades diarias en pequeños subgrupos e incluso solitarios en aquellas ocasiones en que los costos de vivir en grupo son muy altos; sin embargo, no es factible subestimar los efectos de predación que puede ser ejercida sobre el grupo de churucos en el área de estudio, especialmente sobre los infantiles y juveniles, que potencialmente influyen sobre el grado de dispersión y el uso de los habitats.

Aún considerando que la depredación es relativamente baja en los churucos, persiste el interrogante acerca de porqué entonces nunca se tuvo oportunidad de observar a estos monos distribuidos en subgrupos muy pequeños o incluso forrajeando solitarios, lo cual disminuiría los costos de competición intragrupal y de desplazamientos grandes para asegurar el acceso a suficientes fuentes alimenticias. Una respuesta la da Terborgh (1986): cuando la oferta alimenticia lo permite, hay beneficios extras de vivir en grupos grandes y coherentes, como lo son la oportunidad de adquirir habilidades, destrezas y conocimientos de miembros más experimentados. Esto se ha podido determinar claramente en chimpancés (Goodball, 1986) respecto de la existencia de comportamientos aprendidos y que se transmiten "culturalmente" a través de un proceso de aprendizaje.

Dichos comportamientos, también podrían tener lugar en los *Atelinae*, ya que esta estructura social implica que estos monos sean suficientemente inteligentes y estén bien capacitados para sortear los problemas de supervivencia que conlleva un sistema social como éste. Al respecto, existe una interesante sustentación tomando en cuenta las características cerebrales de estas especies; Hershkovitz (1977), indica que los cerebros más evolucionados y corticalizados, atendiendo a su tamaño y complejidad (expresada como número de surcos, ramificaciones de los mismos, profundidad y longitud), se presentan en los primates más grandes, especialmente en aquellos Cébidos de cola prensil (a excepción del género *Alouatta*) entre los platyrrhinos, en la generalidad de los Catarrhinos, incluyendo la familia Hominoidea. Es el caso de los miembros de la subfamilia *Atelinae*, cuyos cerebros son los más grandes y complejos presentando entre 20 y 26 surcos bien definidos, siendo además los primates del infraorden *Platyrrhini* con la relación peso corporal - peso cerebral mayor, cuyo índice de encefalización (Bauchot y Stephan, 1965; Hemmer, 1971. *Cit. por* Hershkovitz, 1977) es de 13.3 para el género *Ateles* y 14.1 para *Lagothrix*. Lo anterior constituye una evidencia parcial, ya que aparentemente no existe información detallada en cuanto a la anatomía microscópica y funcional del encéfalo, tal como la relativa al grado de asociación neuronal o número de conexiones que se establecen entre las neuronas cerebrales, variables de las cuales también depende el de "inteligencia" (el alto nivel de inteligencia) y la capacidad de aprendizaje que caracterizan a las especies de la subfamilia *Atelinae* y que posiblemente constituyen un factor que las capacita aún más para vivir en una estructura social de "Fisión - Fusión".

Por otra parte y retomando el hilo de la discusión, se debe tener en cuenta que vivir en grupo también amplía la posibilidad de escoger pareja de cópula y un mayor potencial para descubrir fuentes alimenticias variadas.

Hasta aquí podríamos decir que en *Lagothrix lagothricha* los patrones de dispersión, los desplazamientos y recorridos diarios, así como la frecuencia e intensidad de uso de las diferentes comunidades vegetales que incluye su área de dominio vital, son el resultado de un balance entre los costos y beneficios de la agrupación en el contexto de la variación espacial y temporal de su principal fuente alimenticia: los frutos maduros.

En términos más generales, podría argumentarse que una especie tiene más posibilidad de permanecer en un medio mientras mejor regule sus relaciones con el ambiente biótico, abiótico y sus fluctuaciones, es decir, mientras pueda ajustarse a un nicho ecológico que garantice su supervivencia con el menor consumo posible de energía, en otras palabras, mientras más eficiente sea. Este es el estado ideal al que tienden todas las poblaciones para estar perfectamente adaptadas al entorno en que se desarrollan. La vida es un equilibrio dinámico, una perpetua máxima newtoniana de acción y reacción, establecida entre la pareja individuo - ambiente. Las especies de primates que he mencionado aquí y que presentan estructura social de "Fisión - Fusión" pertenecen a tres familias diferentes de primates: Cercopithecidae y Pongidae en el viejo mundo y Cebidae en el nuevo; en ellas a partir de condiciones iniciales diferentes - es difícil argumentar causas filogenéticas pues los antepasados comunes se remontan a decenas de millones de años - se ha llegado mediante presiones de selección ambiental semejantes a una misma respuesta adaptativa: estructura social de "Fisión - Fusión", que pudiera entonces considerarse un carácter de adaptación social generado a través de un proceso de evolución convergente.

Sin embargo, me es muy sospechoso pensar que esta estructura social también tiene lugar en varias especies de ballenas, como la franca y la vasca que, en su entorno, también guardan algunas analogías con los caracteres ecológicos y de comportamiento establecidos anteriormente con los primates mencionados. En este caso, el antecesor común entre monos y ballenas se remonta a más de 60 millones de años, lo que hace mucho más difícil establecer causas de tipo filogenético.

En alguna ocasión leí, no recuerdo en dónde, que los matemáticos no sabían de lo que hablaban, pero que tampoco les importaba. En la ciencia, y muy especialmente los biólogos, debemos abandonar las posiciones ortodoxas, los actos de fé, aventurándonos en la actividad creadora, innovando, proponiendo nuevos esquemas conceptuales que permitan explicar de otra manera los fenómenos reconocidos y otros que quizás estén por reconocer. Por eso, y con el ánimo de estimular una actitud reflexiva frente a los hechos básicos de la biología he querido dejar algunas preguntas al cierre de mi intervención: ¿Como es posible, que especies tan remotas genética y geográficamente, puedan expresar una misma adaptación a nivel de su organización social? ¿Hasta qué punto los

procesos de cambio evolutivo tienen un componente tan aleatorio, tan azaroso, como el que frecuentemente hemos querido asignarles? ¿No será el azar una simple excusa mediante la cual pretendemos justificar nuestra incapacidad de ser más predictivos? ¿No serán los procesos de cambio resultado de una cierta "teleología", susceptible de ser explicada mediante leyes y conceptos extraídos del campo de la física, de la teoría de la información, de juegos, de jerarquías y otras?

Evolución del comportamiento social en abejas

Guiomar Nates-Parra¹

La pregunta a la que siempre llega todo aquel estudioso del comportamiento animal es ¿Cuál es la historia del comportamiento? ¿Cómo se origina? Si fuera posible retroceder en el tiempo con la evolución de una especie determinada, sería relativamente fácil dar respuesta a tales preguntas. Ya que eso es posible, la tarea se hace difícil aunque no imposible. Utilizando el método comparativo es posible reconstruir el camino evolutivo de un comportamiento, basados en observaciones de especies próximas.

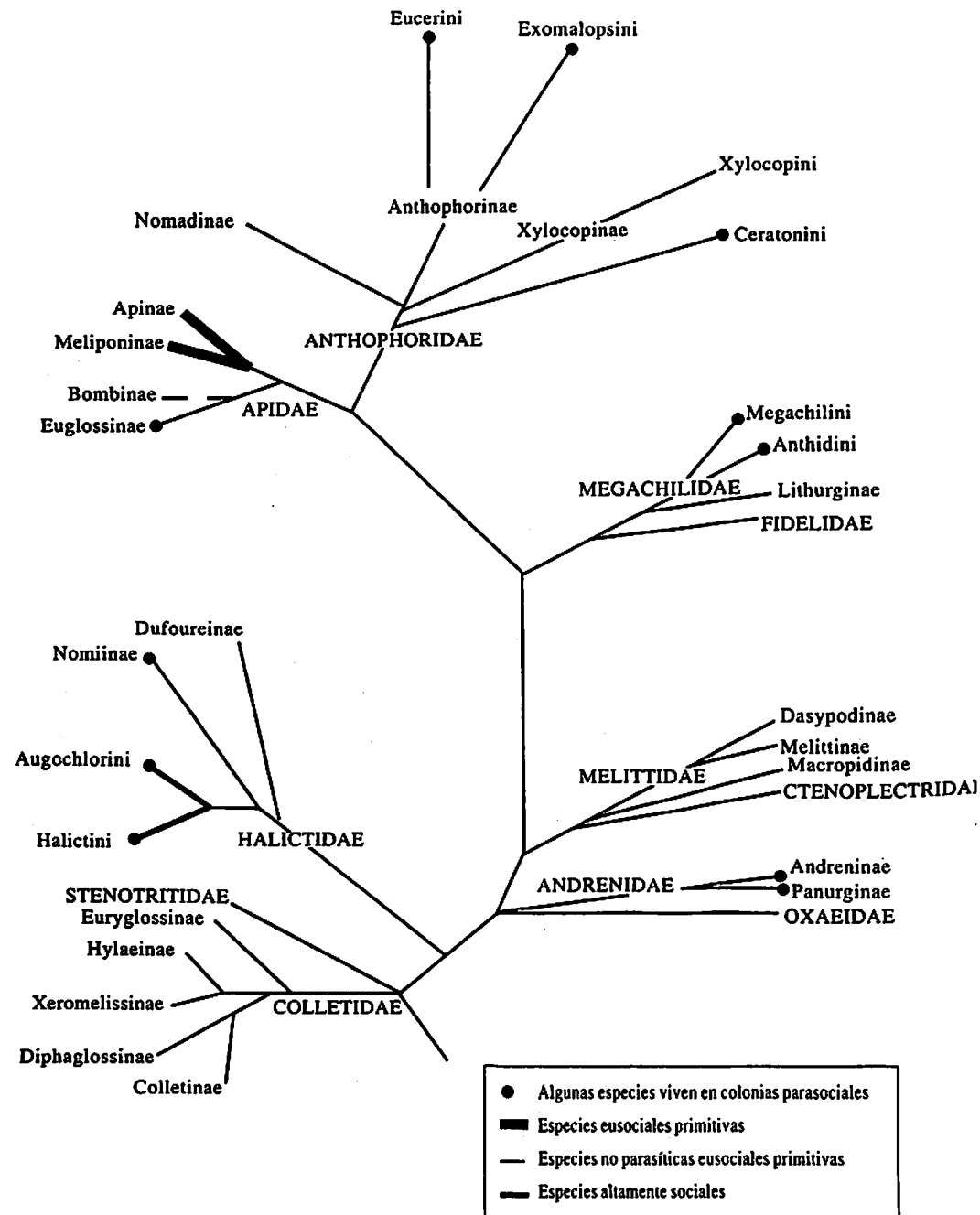
El comportamiento social en otras especies animales ha sido un tema que siempre ha atraído al hombre. Y entre las especies que lo poseen, los insectos (termitas, hormigas, avispas y abejas) presentan notables adaptaciones así como variaciones en este aspecto. En las abejas, específicamente, existen varios niveles de organización social que vale la pena mencionar. A pesar de la creencia general, solamente en 5% de todas las especies de abejas (más de 20.000 conocidas) son verdaderamente sociales. El 95% restante exhiben diversos niveles de organización social. En la figura 1 se presenta un árbol filogenético para las 11 familias de Apoidea, en donde se destacan sus niveles de organización social.

Encontramos especies que van desde típicamente solitarias, pasando por organizaciones simples hasta las más complejas. A continuación presentamos un resumen de los distintos niveles de organización social encontrados en abejas (Michener, 1974; Garófalo, 1976):

- a) Solitario: Son aquellas abejas que tienen ningún tipo de contacto con sus crías; generalmente cada hembra hace su propio nido, y en algunos casos no recuerdan la localización de nidos hechos previamente. Estas abejas proveen cada una de las celdas con suficiente cantidad de néctar y polen para

¹ Prof. Asoc. M. Sc. Dpto. Biología, Universidad Nacional de Colombia

Figura 1.



el crecimiento apropiado de una larva. Después de la oviposición, la madre sella la celda y se va a trabajar en otra celda. Por lo común la madre muere antes de que madure y emerja su progenie de manera que no hay ninguna matri-filial. Hay algunas especies llamadas solitarias en que la madre está presente cuando nace la progenie (*Halictus quadricrctus*, *Augochora pura*, y muchas especies del género *Xylocopa*, pero la construcción y aprovisionamiento del nido siguen siendo trabajo de una sola hembra.

Subsocial: Son agrupaciones simples en las cuales se ha establecido una comunicación matri-filial, y donde la cooperación se reduce al cuidado materno. La madre suministra alimentación progresiva a las larvas, pero muere o deja el nido antes o casi al mismo tiempo que las crías alcanzan la madurez. Las colonias jóvenes de *Bombus* son un buen ejemplo: la reina (hembra fundadora del nido) alimenta progresivamente las larvas jóvenes que reposan en una celda comunal; en algunas especies de abejas alodapinas (Fam. Anthophoridae) las larvas viven en un agujero común y son alimentadas progresivamente. No hay ningún tipo de trabajo cooperativo entre los adultos ni división de trabajo. Las hembras pueden vivir por sí solas.

- b) **Parasocial:** Son especies que viven en colonias donde los adultos pertenecen a una sola generación, a diferencia de las formas eusociales, donde hay dos o más generaciones de adultos. Generalmente son colonias pequeñas y las relaciones entre los adultos son a nivel muy simple. La principal ventaja de éste tipo de agrupaciones es en la defensa del nido ante intrusos parásitos. Dentro de la colonias parasociales se diferencian otros grupos que son semejantes superficialmente.
- **Comunales:** un grupo de hembras de la misma generación, que usan el mismo nido, pero cada una hace, aprovisiona y oviposita su propia celda. Son todas de una misma generación. El agrupamiento puede ser facultativo, pues teóricamente nada impide que cada hembra viva solitariamente. Algunas veces se han encontrado especies diferentes viviendo en colonias comunales (*Svastra oblicua* y *Melissodes* sp., Custer, 1928b).
 - **Quasisocial:** dos o más hembras, probablemente de una misma generación y edad construyen y aprovisionan cooperativamente una celda. Cada una de las hembras tienen ovarios muy desarrollados y son fecundadas. La condición parece ser rara y existe más como un estadio ontogénico o situación ocasional, que como un estadio terminal.
 - **Semisocial:** son pequeños grupos en los que las hembras muestran actividad cooperativa y división de trabajo entre sí, resultando en el inicio de la diferenciación de castas (ponedoras; con ovarios desarrollados y pecoreadoras, con ovarios reducidos). Todas la hembras son de la misma generación.
 - **Intermediario:** los nidos son fundados por asociación de hembras; poseen un elevado nivel poblacional; sistema de determinación de casta incipiente, aunque se pueden diferenciar las pecoreadoras típicas. Esta nueva categoría

fue incluida por Zucchi, en 1973, basado en sus estudios sobre *Exomalopsis aureopilosa* (Anthophoridae).

c) Eusocial: En ésta categoríase incluyen los Hymenoptera verdaderamente sociales. El término fue acuñado por Batra (1966b). Viven en colonias familiares donde hay individuos de dos generaciones: madre e hijas. Generalmente las abejas eusociales tienen una reina, cuya función primordial es poner huevos, y cientos de obreras, que se dedican a las demás tareas necesarias en la colonia. La división de trabajo esta plenamente establecida. Michener (1969) subdividió el grupo en dos categorías: primitivamente social y altamente social. Posteriormente, Zucchi (1973) adicionó dos categorías más, meso-social e hiper-social:

- Primitivamente social: en ésta categoría las castas son prácticamente indistinguibles externamente. Las reinas pueden vivir por sí mismas y establecer colonias como individuos solitarios. La diferenciación de castas se da principalmente por el desarrollo ovariano y comportamiento. Las tribus Augochlorini y Halictini (Halictidae) y Ceratinini, conocidas como abejas alodapinas (Anthophoridae), poseen especies en ésta categoría.
- Meso-social: aquí ya hay una acentuada diferenciación morfológica de las castas; acumulan reservas tanto en locales propios (potes de almacenamiento) como improvisados (celdas usadas); las reinas todavía retienen la capacidad de fundar sus colonias solas. Esta categoría fue creada por Zucchi (1973) como resultado de sus estudios en *Bombus atratus*, y prácticamente, abarca representantes de un único género, *Bombus*.
- Altamente social: la diferenciación de las castas es nítida, no solo en el comportamiento, sino también fisiológica y morfológicamente. Las reinas no poseen estructuras para colecta y manipulación de polen y son incapaces de sobrevivir solas. Las obreras están capacitadas para poner huevos en presencia de las reinas. Las abejas sin aguijón (Meliponinae) son representantes de éste grupo.
- Hipersocial: igual al anterior, pero presenta la casta de las obreras, incapacitada para activar sus ovarios en presencia de la reina. Las abejas de la subfamilia Apinae son los representantes típicos de la categoría.

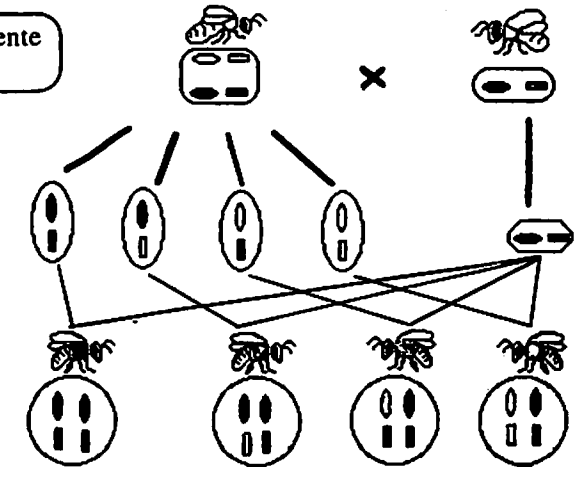
En la tabla I se resumen las características principales que diferencian las categorías anteriores.

CARACTERES ASOCIADOS CON LA EVOLUCION SOCIAL EN ABEJAS

Hay una serie de atributos que parecen ser importantes para cualquier himenóptero en aras de evolucionar hacia una especie eusocial. Algunos de estos atributos parecen ser prerequisite para la evolución de la eusocialidad (1 a 5) mientras que otros (6 y 7), si no son prerequisite, por lo menos deben necesitarse antes de adquirir un alto nivel social (Michener, 1974).

1. La construcción de un nido que albergue jóvenes inmaduros y al cual la madre pueda regresar una y otra vez. Este aspecto incluye a) posesión de características físicas necesarias para construir un nido y cargar alimento y materiales de construcción. b) Posesión de un sistema nervioso y sensorial que les permita orientación y un retorno regular al nido.

1. Relación genética existente entre la madre y las crías.



Cada hija comparte un 50% de sus cromosomas con su madre

2. Relación genética existente entre hermanas.

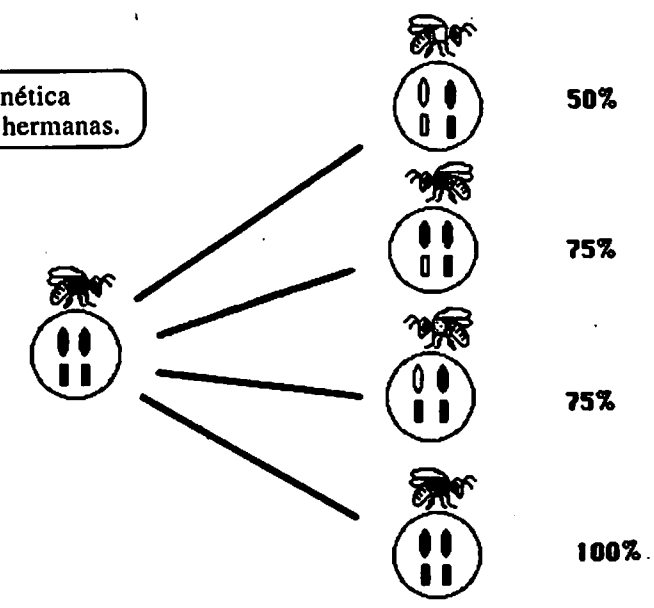


Figura 2.

Tabla No. 1 Niveles de Organización Social

	castas y división de trabajo	colonias matri-filiales	trabajo cooperativo en celdas	hembras estructuralmente semejantes reinas sobreviven solas	alimentación progresiva
Solitario	-	no hay colonias	-	+	-
Subsocial	-	-	-	+	+
Parasocial					
Comunal	-	-	-	+	-
Cuasi-social	-	++	+	+	+-
Semi-social	+	-	+	+	+-
Intermediario	+	+	+	-	-
Eusocial					
Primitivo	+	+	+	+	+-
meso-social	+	+	+	+	+-
altamente social	+	+	+	-	+-
hiper-social	+	+	+	-	+

Michener, 1974
Zucchi, 1973

y materiales de construcción. b) posesión de un sistema nervioso y sensorial que les permita orientación y un retorno regular al nido.

- Proporción sexual sujeta a una predisposición muy fuerte de las hembras. Puesto que una obrera está fuertemente emparentada con sus hermanas, más que con sus hermanos, puede maximizar la difusión de sus genes originando más hermanas fértiles que hermanos. Esto lo logra teniendo el control del nido: las obreras hacen y aprovisionan las celdas.
- Larga vida reproductiva de las hembras adultas. Si se desarrolla un grupo eusocial, la madre debe vivir lo suficiente para asociarse con su descendencia adulta. Exceptuado tres tipos de abejas solitarias (Halictinae, Xylocopinae y Euglossinae) ninguna otra abeja no social tiene una larga vida reproductiva o postreproductiva. Este aspecto es propiedad casi que exclusiva de los grupos sociales.
- Tolerancia de otras abejas de la misma especie en el nido. Las abejas solitarias frecuentemente se muestran agresivas hacia otros individuos de la misma especie. Este grado de agresividad decrece a medida que se avanza en nivel de sociabilidad (Batra, 1968)
- Habilidad para omitir parte de patrones estereotipados de comportamiento de construcción y aprovisionamiento de las celdas. En abejas típicamente solitarias hay un patrón invariable en la secuencia *construcción de celda-aprovisionamiento-oviposición-operculación*, seguido por la construcción de la siguiente celda y repetición de la secuencia. Comúnmente se cree que tal

secuencia es invariable pero ya se ha registrado el caso de varias especies de abejas solitarias, que bajo determinadas condiciones, son capaces de omitir algún paso de la secuencia: en alodapinos (Anthophoridae) la secuencia ha sido rota por la completa desaparición de celdas: las crías son producidas en un espacio común; el mantenimiento de la secuencia típica trae consigo limitaciones cuando se trata de trabajo cooperativo. En abejas sociales no hay tales limitaciones. Ellas han sido capaces de omitir parte de ese comportamiento y probablemente sean estimuladas por el nido y su contenido para realizar las actividades pertinentes.

- Habilidad para interactuar socialmente o comunicarse. La comunicación entre abejas solitarias se reduce a la manipulación de secreciones atractivas para machos hembras. La glándula mandibular es la única glándula cefálica en las abejas solitarias y en las primitivamente sociales y es mucho más grande que en las abejas altamente sociales. Su función primitiva pudo ser la secreción de sustancias defensivas, pero probablemente en todas las familias produce sustancias volátiles usadas para machos y hembras como atrayentes sexuales. Además, en varias abejas solitarias cumple funciones de comunicación. En abejas sociales como los Meliponinae, esta función se conserva, mediante el marcado de rastros desde el nido hasta una fuente de alimento, rastros que son seguidos por obreras pecoreadoras. El *Apis*, la glándula mandibular secreta parte del alimento larval y casi que ha perdido su función comunicativa, aunque en las reinas la glándula se desarrolla más durante la época del vuelo nupcial ya que produce secreciones que funcionan como atrayente sexual. Además en las reinas, tiene otras funciones como inhibir el desarrollo ovariano de las obreras, evitar construcción de realeras y mantener la cohesión de la colonia.
- Reconocimiento de individuos de la misma especie y la misma colonia. Este es uno de los requisitos más obvios para establecer interrelaciones sociales. Los insectos no sociales, generalmente pueden reconocer a otros individuos de la misma especie y del mismo estadio de desarrollo, pero generalmente no lo hacen así con individuos de otro estadio de desarrollo. Las formas sociales, normalmente pueden reconocer como co-específicos tanto a adultos como a inmaduros de la misma especie, e incluso, en las especies donde se da alimentación progresiva, los adultos reconocen cada uno de los estadios particulares: huevos, larvas de distintas edades, pupas e imagos. Este reconocimiento se hace por olores (feromonas) o también por determinados comportamientos.

ORIGENES DE LA SOCIABILIDAD EN LOS HIMENOPTEROS

A pesar de las muchas ventajas que representa la formación de sociedades complejas en los insectos este sistema de organización social solamente se presenta en los himenópteros y en los termites. La existencia de castas de obreras no reproductoras e incluso irremediamente estériles, es un hecho extraordinario y que a primera vista parece violar la tesis de Darwin de que los individuos actúan en el sentido de maximizar su desarrollo reproductor. Pero no es

así; en efecto, las obreras ayudan a su madre en el cuidado de las restantes hermanas. Esto es poco frecuente y requiere de una explicación evolutiva, explicación que se da al analizar el ciclo vital y comportamiento de una especie de avispa, *Polistes canadensis* (Evans y Eberhard, 1970). En primavera la hembra apareada sale de su hibernación y construye el nido familiar con fibras vegetales masticadas. En cada una de las celdillas construidas deposita un solo huevo que dará origen a adultos, hembras, si ha sido fecundado y macho si no ha sido fecundado. Las primeras crías hembras que nacen ayudan a la madre a cuidar a sus hermanas en vez de abandonar el nido e iniciar un nuevo ciclo. A medida que se producen varias nidadas son más las avispas que colaboran en el trabajo, distribuyéndose las diferentes tareas: construcción de nuevas celdas, alimentación de larvas, defensa del nido, etc.

¿Por qué las hijas ayuda a la madre a criar nuevas hermanas? ¿Cómo puede ser ventajoso no reproducirse?

Hamilton (1964 a y b) ha sugerido que la clave para el fenómeno del altruismo de las obreras estériles descansa en el peculiar modo en que ésta determina el sexo en los Hymenoptera: las hembras diploides y los machos haploides. Las hembras fértiles (reinas) almacenan los espermatozoides de los machos en la espermateca. Si una de estas reinas fertiliza un huevo tendrá una hija; en caso contrario tendrá un hijo. Esto significa que las hermanas de una reina, fertilizada por un solo macho, están más estrechamente emparentadas entre sí, que lo que está con sus propias hijas (fig.2). Por tanto, dice Hamilton, dado que el ser una obrera estéril y no reproductora es función del medio y no de los genes, podemos ver como «compensaría» a una hembra abandonar completamente su propia reproducción y dedicar su tiempo enteramente al desarrollo de hermanas fértiles: éstas a su vez difundirán más genes de las obreras que de las hijas fértiles. Más exactamente, los genes de las obreras que determinan el comportamiento altruista serán una ventaja selectiva frente a los genes que no lo determinan.

Existen tres hipótesis que intentan explicar la evolución del altruismo en los Hymenoptera, en énfasis especial en las abejas. Se pueden resumir así:

1. Hamilton (1964a y b) propone que la evolución del comportamiento social se ha dado a través de la *selección por parentesco* (selección por linaje). Según éste autor, la eficacia reproductiva (contribución genética a las próximas generaciones) puede incrementarse mediante la actividad de determinados comportamientos altruistas. Compartir comida, proteger a otro individuo frente a un riesgo, colaborar con el cuidado de la cría de la madre en lugar de tener su propia descendencia y sacrificar su vida en defensa de la colonia, son ejemplos de actos altruistas que suponen un elevado costo para el individuo que los practica. Pero éste costo tiene su compensación cuando los propios genes (en posesión de otro individuo) son pasados a las generaciones siguientes. El comportamiento altruista hacia un pariente cercano (padre, madre, hijo, hermana, tía, sobrino o sobrina) puede colaborar en su reproducción. Su éxito reproductivo puede incrementar la

representación de los genes del individuo altruista mucho más que si éste se comportara de una forma egoísta. Evolutivamente, lo que realmente cuenta es el incremento de la frecuencia relativa de los propios genes en su contribución a la formación de los sucesivos acervos genéticos. Y en ciertos casos, la forma más acertada de lograrlo es ayudando a un pariente (selección por linaje).

El ejemplo más claro es la dedicación a los hijos, que muestran los padres que se reproducen sexualmente. Cada padre contribuye a la siguiente generación con el 50% de sus genes. Así en el caso de los insectos sociales, el elevado grado de afinidad entre hermanas incrementa la posibilidad de que comportamientos altruistas entre ellas les reporte grandes beneficios y sea selectivamente ventajoso.

Aparte de esta explicación hay otros hechos que hacen muy fuerte la teoría de Hamilton: En primer lugar, los únicos insectos sociales que poseen un sistema tan especial de determinación de sexo son los Hymenoptera (excepto en el caso de termitas). Por otro lado, los machos no disponen del altruismo mostrado por las obreras (no existen «obreros machos») ya que por término medio solo comparten un 25% de sus genes con sus hermanas. La frase «perezoso como un zángano» es una acertada descripción del egoísmo que caracteriza a los machos de las avispas y abejas sociales.

En tercer lugar, puesto que las hembras muestran una semejanza menor con los machos que con las hembras, es lógico que presenten un menor grado de altruismo hacia aquellos: cuando la colonia está en condiciones críticas de alimentación los machos son expulsados de la colonia y están condenados a morir de frío y hambre.

Pero la teoría de Hamilton es válida únicamente en el caso de que las hembras se apareen una sola vez, ya que si lo hace más de una vez, entonces habría dos o más tipos de gametos masculinos para fertilizar los óvulos y la relación genética entre hermanas sería inferior al 50%, de forma que la colaboración entre hermanas no les reportaría ninguna ventaja especial.

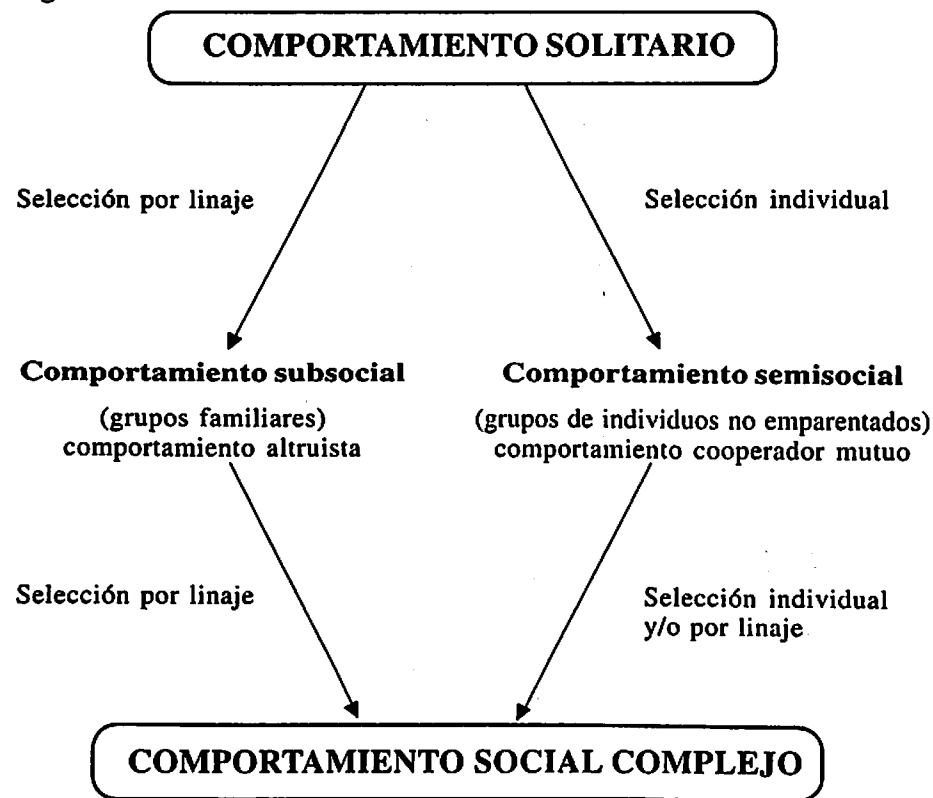
2. Alexander (1974), sugiere que una forma de altruismo puede evolucionar mediante selección, no tanto por que sea del interés reproductivo del individuo ayudar a sus parientes próximos, sino por que está en el interés de los padres del individuo que éste ofrezca ayuda. Así, ya que la madre puede controlar la dieta de sus crías, está en capacidad de producir individuos estériles mediante una disminución en el suministro de alimento. De esta forma se producen colaboradores que aunque no están facultados para reproducirse, pueden contribuir a su propia eficacia mediante su asistencia al nido. Según Alexander ésta «manipulación paterna» es el principal factor causal que opera en himenópteros: después de todo, una vez establecido el nido, la reina fabrica obreras en lugar de reproductoras, gracias a lo cual alimenta a su primera descendencia. En el género *Trigona* (Meliponinae) las obreras, como en las otras abejas sociales, se dedican a cuidar la cría, pero

además, en algunos casos, ponen huevos «tróficos» que serán comidos por la reina a manera de complemento alimenticio antes de depositar sus propios huevos.

A primera vista parece que no existiera mucha diferencia entre la manipulación paterna y la selección por linaje; pero la diferencia radica en que en la selección familiar un individuo ayuda al otro porque están emparentados y de esta manera el segundo transmite los genes del primero; en la manipulación paterna, un individuo está obligado a ayudar a otro, por causa de un tercero (la madre).

3. Existe todavía otra vía evolutiva potencial para convertir las especies solitarias en semi-sociales y en grupos sociales complejos. A pesar de que la selección por linaje sobre los grupos familiares han revestido gran

Figura 3.



VIAS EVOLUTIVAS ALTERNATIVAS PARA EL COMPORTAMIENTO SOCIAL DE LOS HIMENOPTEROS

importancia en el estudio del desarrollo de sociedades complejas, Lin y Michener (1972) han sugerido que es posible postular la existencia de un estado intermedio a base de colonias no familiares formadas por individuos no relacionados entre sí (fig. 3). En los grupos semisociales los miembros son incitados a colaborar porque de ello obtienen una ventaja mutua (p.ej. mejorar la defensa del nido) y no por los beneficios que otros individuos podrían obtener mediante su sacrificio. *La formación de castas* pudo haber evolucionado en el seno de las sociedades semisociales en las que las hembras se diferencian con respecto a su capacidad reproductiva. La esencia de ésta hipótesis radica en que en términos de la teoría genética la *selección individual* puede explicar la evolución social mucho mejor que la selección por linaje (Alcock, 1978).

De todas formas, no se ha dicho la última palabra, a pesar de que mucha gente está de acuerdo en que la selección por linaje desempeña un papel bien importante en el proceso, al menos en las últimas fases del mismo. Además, es muy posible que no exista una sola vía de establecimiento de sociedades en los himenópteros, ya que se supone que las sociedades complejas se han producido independientemente al menos once veces dentro del grupo (Wilson, 1971).

Michener (1974), analiza éste hecho particularmente en la superfamilia Apoidea, concluyendo que la sociabilidad se ha originado en abejas por lo menos en 9 grupos, pertenecientes a tres familias, independientemente.

- Posiblemente las abejas alodapinas (Anthophoridae) se originaron de alodapinos subsociales, en los cuales una hembra solitaria cuida a su cría pero en la que los adultos no viven juntos. Cuando surgen grandes colonias, probablemente se originan justamente como colonias subsociales, que alcanzan un nivel eusocial primitivo. Este nivel surgió por lo menos una vez en éste grupo.
- Michener (1958) sugirió que los Halictidae eusociales surgieron de formas con colonias comunales y semisociales, constituidas por individuos no necesariamente relacionados, y no por ancestros subsociales. Colonias comunales y semi-sociales ocurren en las tribus Augochlorini y Halictini, lo mismo que especies eusociales primitivas. Estas últimas especies podrían haberse originado de ancestros comunales o semisociales, pero, alternativamente, las hijas podrían permanecer en el nido, de manera que el origen fuera a partir de grupos solitarios, pasando por estados parasociales. La eusocialidad en Halictinae ocurrió al menos en dos géneros (*Augochlora* y *Augochorella*) de la tribu Augochlorini, y por lo menos en cuatro subgéneros de la tribu Halictini (*Halictus*, *Seladonia*, *Dialictus* y *Evyllaesus*).
- En los Apinae, la eusocialidad se ha originado por lo menos dos veces, una en Apinae y Meliponinae y otra en Bombinae. La subfamilia Euglossinae no posee comportamientos eusociales y Michener (1974) considera posible que en éste grupo se haya perdido la casta de obreras, como ha sucedido con los Bombinae parásitos (*Psithyrus*).

En conclusión tenemos que hay una serie de factores que actúan conjuntamente para dar los varios orígenes de la sociabilidad en abejas y otros Hymenoptera. El particular sistema de determinación de sexo (Haplo-diploidía) es el principal aspecto, unido, claro está, a ciertos comportamientos como cuidado de la cría y habilidad para retornar al nido. Es claro que a medida que se profundiza más en el estudio del comportamiento social, se van encontrando grupos de abejas exhibiendo niveles de comportamiento semi-sociales o primitivamente sociales, lo cual, junto con el análisis de las relaciones filogenéticas entre los diferentes taxa darán un panorama más completo del origen de tan importante comportamiento en los Hymenoptera.

PREGUNTAS Y RESPUESTAS

1. Dentro de las especies gregarias están las del género *Bombus*. En este se presenta el mismo fenómeno de depositamiento de huevo en determinado lugar en el que han hecho previamente acopio de alimentos para posteriormente irse o siempre tienen pequeñas colonias sedentarias?
2. ¿Puede existir competencia entre dos hembras de una colonia por ocupar la posición de la reina?

Respuesta:

El género *Bombus* pertenece al grupo de abejas meso-sociales (clasificación del grupo eusocial creada por Zucchi en 1973) donde ocurre acentuada diferenciación morfológica de las castas, acumulan reservas en postes de almacenamiento hecho para tal fin, o en algunas ocasiones en celdas ya usadas. Las reinas retienen la capacidad de establecer colonias por sí mismas.

El ciclo biológico-social de estas abejas representan una pequeña historia del paso de la vida hacia la sociabilidad. El ciclo se inicia cuando una hembra fecundada selecciona un lugar, hace una celda de cría donde deposita varios huevos y cuida de las primeras larvas: al mismo tiempo construye también un pote para almacenamiento. Cuando emergen las primeras obreras, la hembra fundadora deja la tarea de recolecta de alimento para dedicarse solamente a la postura de huevos. Las obreras hijas continúan con la recolección de alimento y el cuidado de la cría. Cuando la colonia ha crecido lo suficiente para que el flujo de alimento permita que algunas hembras nazcan del mismo tamaño de la hembra fundadora, y aparezcan los machos, se inicia una nueva fase: algunas de esas hembras bien desarrolladas pueden ser fecundadas e irse a fundar una nueva colonia, y en este caso la colonia madre puede desaparecer; o puede suceder que las hembras fecundadas se queden en el nido y entren en fuerte competencia con la hembra fundadora u otras hembras recién fecundadas, por la posesión del territorio; en éste caso hay reactivación del nido, con una nueva reina a la cabeza. Resumiendo: Los abejorros del género *Bombus* no hacen sus posturas en sitios de acopio de alimento; tienen pequeñas colonias que dependiendo de la especie y la región climática son perennes o temporales; se presenta competencia entre las hembras por ocupar el sitio de la reina.

3. ¿Cómo se comportan las abejas de acuerdo con la teoría de Lorenz, en el sentido de que el comportamiento es un fenómeno hereditario? ¿En el caso de las abejas se comprueba o se niega esta hipótesis?

Respuesta:

En *Apis mellifera* se conocen varios casos que confirman la heredabilidad del comportamiento.

- Comportamiento defensivo: es un aspecto en el que intervienen varios pares de genes con interacción génica entre ellos.
- Comportamiento higiénico: está determinado por dos pares de genes recesivos que determinan la capacidad de las obreras para retirar focos de infección de la colmena.
- Capacidad de aprendizaje: determinado por varios pares de genes.
- Comportamiento de polinización: la tendencia de las abejas a visitar cultivos específicos está determinada por varios pares de genes, siendo posible desarrollar líneas de abejas polinizadoras de un cultivo en particular. Actualmente se conocen líneas de *Apis mellifera* polinizadoras de alfafa.

BIBLIOGRAFIA

- ALCOCK, J. 1978- Comportamiento animal. Salvat Editores
- ALEXANDER, R. 1974- The evolution of social behavior. Ann. Rev. Sist. Ecol. 4:325-383.
- BATRA, S. 1966- Life cycle and behavior of the primitively social bee *Lassioglossum zephyrum* Univ. Kansas Sc. Bull. 46: 359-423.
- CUSTER, CP. 1928- On the nesting habits of *Melissodes* Latr. Can. Entomol. 60:28-31.
- EVANS, H. y M.J. West Eberhard. 1970- The Wasp. Ann. Arbor. U. of Michigan Press. 265 pgs.
- GAROFALO, C. A. 1976- Evolução do comportamento social visualizada a través da Ecología de *Bombus morio* (Hymenoptera: Bombinae). Tesis Doctorado. Dpto Genética, Universidad de Sao Paulo, Ribeirao Preto. Brasil. 149 pgs.
- HAMILTON, W.D. 1964a- The genetical evolution of social behaviour. I. J. Theoret. Biol. 7:1-16.
- HAMILTON, W.D. 1964b- The genetical evolution of social behaviour. II. J. Theoret. Biol. 7:17-52.
- LIN, N. and CH. MICHENER. 1972- Evolution of sociality in insects. Quart. Rev. Biol. 47(2):131-159.
- MICHENER, CH. D. 1969- Comparative social behavior of the bees. Ann. Rev. Entom. 14:299-342.
- MICHENER, Ch. D. 1974- The social behavior of the bees. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 404 pgs.
- WILSON, O. 1971- The insects societies. The Belknap Press, Harvard University. 548pgs.
- ZUCCHI, R. 1973- Aspectos bionómicos de *Exomalopsis aureopilosa* e *Bombus atratus* incluindo considerações sobre evolução do comportamento social (Hymenoptera: Apoidea). Tesis Doctorado. Fac. Filosofia, Ciências y letras de Ribeirao Preto, U. de Sao Paulo, Brasil. 172 pgs.

PUBLICACIONES RECIENTES DE
LA ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS,
FISICAS Y NATURALES

Colecclón Jorge Alvarez Lleras

- Volumen 1 - Mora, L.E. 1987. Estudios morfológicos, autoecológicos y sistemáticos en Angiospermas. 1/16. 196 pp, 75 figs.
- Volumen 2 - Murillo, M.T. & M.A. Harker. 1990. Helechos y plantas afines de Colombia. 1/16. 326 pp, 145 figs.
- Volumen 3 - Lozano Contreras, G. 1994. Las Magnoliaceae del Neotrópico 1/16 148 pp, 57 figs.
- Volumen 4 - Eslava, J. Aspectos relacionados con la erupción del volcán Nevado del Ruiz. 1/16 174 pp, 46 figs.
- Volumen 5 - Rocha Campos Marta. Diversidad en Colombia de los Cangrejos del género *Neostrengeria*. 1/16 IV + 144 pp, 47 figs.

Colecclón Enrique Pérez Arbeláez

- Volumen 1 - Memorias del Seminario en conmemoración del Centenario de Erwin Schrödinger. 1/16. 221 pp.
- Volumen 2 - Díaz, S. & A. Lourtelg. 1989. Génesis de una Flora. 1/16. xii. + 362 pp, 35 figs.
- Volumen 3 - Cubillos, G., F.M. Poveda & J.L. Villaveces. 1989. Historia Epistemológica de la Química. 1/16. 128 pp.
- Volumen 4 - Hernández de Alba, G. & A. Espinosa. 1991. Tratados de Minería y Estudios Geológicos de la época Colonial, 1616-1803. 1/16 xii + 92 pp, 1 fig.
- Volumen 5 - Díaz- Piedrahíta, S. (Editor) 1991. José Triana, su vida, su obra y su época. 1/16 Viii + 188 pp, 73 figs.
- Volumen 6 - Díaz-Piedrahíta, S. 1991. La Botánica en Colombia, hechos notables en su desarrollo. 1/16 x + 126 pp, 30 figs.
- Volumen 7 - Mantilla, L.C. & S. Díaz-Piedrahíta. 1992. Fray Diego García, su vida y su obra científica en la Expedición Botánica. 1/16 xv + 284, 14 figs.
- Volumen 8 - Arias de Greiff, J. 1993. Historia de la Astronomía en Colombia. 1/16 200 pp, 23 figs.

Colecclón Julio Carrizosa Valenzuela

- Volumen 1 - Castillo, G. 1992. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. Tomo primero. 1/16 xxxii + 410, 77 figs.
- Volumen 2 - Bernal de Ramírez, I. 1993. Análisis de Alimentos. 1/16 XVIII + 314 pp, 28 figs.
- Volumen 3 - Castillo, G. 1994. Física Cuántica, teoría y aplicaciones. 1/16 Tomo segundo (Próximo en aparecer).

Colección Memorias

Volumen 1 - Memorias del Seminario Nacional "El quehacer teórico y las perspectivas holista y reduccionista 1/16. VIII + 184 pp.

Volumen 2 - Memorias del Seminario Konrad Lorenz sobre Etología. 1/16 IV + 38 pp.

Las anteriores publicaciones pueden ser solicitadas directamente a la Academia,

Apartado 44763, Santafé de Bogotá, D.C., o Fax (571) 2838552.

Se ofrecen en venta o mediante intercambio por publicaciones similares.

