



# el olor de la muerte

Una vez que yo estaba enterrando a uno de mis egos, se acercó a mí el sepulturero para decirme:

—De todos los que vienen aquí a enterrar a sus egos muertos, sólo tú me eres simpático.

—Me halagas mucho —le repliqué—; pero, ¿por qué te inspiro tanta simpatía?

—Porque todos llegan aquí llorando —me contestó el sepulturero—, y se van llorando; sólo tú llegas riendo, y te marchas riendo cada vez.

**Khalil Gibrán**

**GERMÁN OCTAVIO  
LÓPEZ RIQUELME**

Una sociedad está definida en términos de comunicación. Los individuos componentes de una sociedad son comunicantes entre ellos y son capaces de reconocer a las entidades ajenas no comunicantes. Los beneficios esenciales de la vida en sociedad son proporcionados por la cooperación que trasciende a la reproducción, es decir, que se extiende hacia aspectos no reproductivos, como la consecución del alimento o el cuidado de la cría.

La exitosa vida de las sociedades de insectos ha evolucionado a partir de la división del trabajo reproductivo entre individuos reproductivos e individuos estériles, además de la división del trabajo de manutención entre diferentes castas de individuos estériles, todos actuando coordinadamente a través de sistemas de comunicación. Cada individuo, aparte de poseer un amplio repertorio de comportamientos y capacidades de aprendizaje y memoria, es parte de un sistema mayor conocido como superorganismo, cuyo estado como un todo determina las pautas de comportamiento que seguirán los individuos en un sistema retroalimentativo de información quimiotáctil que va desde la sociedad hasta el individuo.

Una economía se vuelve fuerte cuando la división del trabajo se encuentra muy marcada, ya que la especialización en las funciones permite a cada individuo y a cada región aprovechar todas las ventajas de sus diferencias particulares en habilidades y/o recursos. La especialización permite alcanzar un volumen de actividad suficiente que posibilita la producción a gran escala, donde todos los factores son aumentados en la misma proporción. A su vez, la especialización conduce a la dependencia mutua entre los subsistemas económicos de producción. Así pues, para una sociedad es más benéfico llevar a cabo diferentes tareas con ensambles de grupos de individuos especializados que con multitudes indiferenciadas.

La división del trabajo en los insectos que viven en sociedades muy complejas conocidas como eusociedades implica, además del solapamiento de generaciones de adultos, la división del trabajo reproductor entre individuos fértiles conocidos como sexuales (machos y reinas), e individuos estériles conocidos como obreros, los cuales están exentos de la reproducción. En segundo término, está la división del trabajo en tareas no reproductivas, las cuales son realizadas por obreros más o menos especiali-





zados. Estos obreros realizan las tareas necesarias para el mantenimiento y crecimiento de la colonia, como forrajeo, cuidado de las crías y defensa contra enemigos. De esta manera, los individuos desarrollarán especializaciones en diferentes tareas, y serán seleccionados no por su eficacia individual en la realización de una tarea particular, sino por su capacidad para actuar coordinadamente en la sociedad, de manera que la función del todo, aunque no perfecta, resulte adaptativa. La principal especialización en la división del trabajo entre obreros se encuentra en las hormigas que realizan actividades exteriores al nido *versus* las que se dedican a actividades dentro del nido, sin embargo, aun dentro de estas categorías puede presentarse especialización, como por ejemplo recolectoras de polen *versus* recolectoras de néctar en las abejas sociales. La especialización es tal en estas últimas que existen diferencias, entre las recolectoras de polen y las recolectoras de miel, en áreas del cerebro conocidas como lóbulos antenales, zonas cerebrales dedicadas al procesamiento de señales olfativas provenientes de las antenas.

### La higiene dentro del nido

La extrema división del trabajo ha producido individuos que se dedican a tareas muy especializadas, como la recolección del polen *versus* la recolección de la miel en abejas, o como las socialmente indispensables conductas higiénicas. Aunque la construcción de nidos encerrados en cavidades contribuyó a la expansión geográfica de los insectos sociales, también implicó la necesidad de incrementar las conductas de limpieza, como la remoción de los cadáveres, con lo que disminuye la posibilidad del surgimiento de enfermedades. Es sabido que el parasitismo y la enfermedad tienen efectos considerables sobre las poblaciones, principalmente sobre la mortalidad y sobre la fecundidad no realizada, por lo que estos factores inciden sobre la densidad de población. También resulta evidente

que la transmisión de enfermedades infecciosas (no transportadas por el viento) y parásitos depende del número de contactos entre los individuos de una población, y por lo tanto, de la densidad de ésta. Así, las sociedades de insectos al vivir "enclaustradas" y en grupos densos y en interacciones constantes mantienen altas frecuencias de encuentros interindividuales, por lo que, si existe algún individuo parasitado o infectado, existe una alta probabilidad de dispersión de la enfermedad o del parásito (por ejemplo a través de la trofalaxis o regurgitación del alimento).

Los interiores de los nidos de los insectos sociales, y principalmente las cámaras de cría, son meticulosamente mantenidos limpios. Las hormigas, por ejemplo, secretan, de la glándula metapleurales, cuya abertura se encuentra en la parte trasera del tórax, sustancias antibióticas, como el ácido fenilacético, que inhiben el crecimiento de microorganismos dentro del nido. Según algunos autores la glándula metapleurales parece ser casi un carácter diagnóstico que separa a las hormigas de otros himenópteros. Aunque esta glándula se ha perdido secundariamente en algunos grupos (principalmente arborícolas), probablemente ha sido fundamental en la evolución del grupo y su colonización del suelo debido a que, contrario a las abejas y avispas, las cuales construyen celdas de cera o papel impregnadas de antibióticos en donde ponen los huevecillos, las hormigas mantienen los suyos directamente sobre el suelo donde abundan los microorganismos oportunistas, que son controlados al difundir ampliamente las secreciones antibióticas de la glándula metapleurales. Además, las reinas de algunas especies de hormigas secretan de la glándula de veneno otras sustancias antibióticas sobre los huevecillos, protegiéndolos de los microbios oportunistas. De esta manera, si estos componentes son agentes controladores de microorganismos es probable que, aunque en su origen tuvieran alguna otra función, hayan sido seleccionados por sus efectos sobre tales microorganismos.

Entre las conductas higiénicas se encuentran la remoción de desperdicios alimenticios generados por la sociedad, o los desechos sólidos acumulados y despojados por la larva durante la pupación (llamados meconia), o también el recubrimiento de materiales desagradables con partículas de suelo, e incluso la remoción de compañeros de nido muertos o mortalmente enfermos por infecciones de fácil dispersión; la eliminación de agentes extraños, y, por supuesto, el aseo y el aloaseo (aseo de compañeros), que son conductas que los individuos realizan con una gran frecuencia.

Por ejemplo, cuando las abejas son incapaces de remover objetos extraños debido a su tamaño, los cubren con las resinas que recolectan de diferentes plantas, llamadas en conjunto propóleo. Esto hace que, por ejemplo, un cadáver de un enemigo así cubierto se momifique evitando la proliferación de microorganismos. Las hormigas, al descubrir objetos o sustancias desagradables o pegajosas, las cubren con partículas de suelo, con lo que se evita que los individuos queden atrapados. En tiempos pasados esta conducta fue interpretada como la construcción de puentes por parte de las hormigas. Por lo tanto, si los insectos sociales invierten gran cantidad de su tiempo y energía en la limpieza del nido es porque debe existir una presión que actuará en contra de la “negligencia” en el aseo de los interiores del nido.

No obstante los esfuerzos por prevenir enfermedades y la proliferación de microorganismos en la sociedad, en ocasiones la infección se vuelve inevitable y todos los esfuerzos, vanos. Sin embargo, cuando un individuo se ha infectado, la solución es eliminarlo. Las larvas de abeja muertas por infecciones bacterianas son eliminadas de las celdas de crianza por las abejas obreras. Antes de la eliminación, las obreras deben abrir las celdas (eliminar el opérculo que las cubre). Esta conducta higiénica depende de dos genes recesivos, es decir, que se expresan sólo en condiciones de homocigosis. Un gen determina

la conducta de desoperculado y el otro el de eliminación de la cría muerta. Cuando uno de los dos genes presenta heterocigosis, la conducta se manifiesta incompleta, esto es, puede haber desoperculado sin eliminación de la cría muerta o viceversa.

Aunque no todas las tareas higiénicas requieran especialización, tanto en las abejas como en las hormigas existen ciertos individuos que se ocupan más frecuentemente que otros individuos de la remoción de compañeros de nido muertos. Estos individuos especializados en el manejo y desecho de cadáveres son llamados obreras sepultureras (en femenino, pues todos los individuos obreros de las colonias de abejas y hormigas son hembras), y el comportamiento que realizan es conocido como necroforesis.

Los insectos sociales son muy quisquillosos en cuanto a la limpieza de los interiores de sus nidos. En general, en todas las sociedades de insectos tanto los objetos extraños como los enemigos muertos son acarreados hacia afuera del nido y tirados en los basureros. Los individuos adultos muertos de las avispas y las abejas son llevados fuera del nido y tirados. Los cadáveres son sujetados con las mandíbulas, llevados hacia la salida del nido y tirados en un vuelo corto. El transporte de cadáveres en las sociedades de abejas se basa, en alguna medida, en el polietismo de edad, es decir, muchas obreras (generalmente





de dos a tres semanas de edad) se dedican al servicio funerario por un tiempo breve de sus vidas, ya que, al avanzar su edad, sufren cambios fisiológicos y conductuales que los hacen menos respondientes a las tareas que realizan y más respondientes a otras tareas, esto es, tienden menos a realizar tareas pasadas conforme envejecen.

Entre las abejas la historia laboral de las obreras está frecuentemente relacionada con su edad, y la realización de las tareas cambia según envejecen. Así, puede considerarse que conforme una abeja envejece se “gradúa” de unas tareas, algunas de las cuales deja de realizar, para dedicarse a una tarea que no había hecho antes. Esos cambios en conducta y en labor, no necesariamente irreversibles, están relacionados con cambios fisiológicos y de actividad glandular de la abeja, y probablemente esté involucrado un reloj interno. Sin embargo, una minoría de las obreras se dedica casi durante toda su vida a las actividades funerarias, en parte debido a predisposiciones genéticas que otras obreras no poseen. Así pues, no todas las obreras en el sistema de polietismo temporal exhiben el mismo patrón de desarrollo conductual, por lo que las variaciones interindividuales que se presentan entre las obreras es otra forma de división del trabajo. Aparentemente, las abejas sepultureras no son ni más ni

menos activas que los otros grupos de abejas dedicadas a otras tareas. La especialización funeraria en las abejas parece lograrse por un incremento en varias categorías conductuales junto con la reducción (no desaparición) de la frecuencia de muchos otros comportamientos. Las diferencias conductuales parecen deberse a diferencias en la tasa de desarrollo de los adultos especialistas y a preferencias conductuales de largo plazo, las cuales pueden estar influenciadas por diferencias en el genotipo de las obreras y/o por la experiencia.

El transporte de cadáveres entre las hormigas se conoce desde hace mucho tiempo y, como todo comportamiento de las hormigas, se le ha atribuido cualidades antropomórficas. Por ejemplo, los antiguos griegos y romanos creían que las hormigas tenían cementerios donde depositaban a los ciudadanos muertos. Otros, en el siglo XIX, llevaron esto al extremo diciendo que si una obrera se rehusaba a transportar un cadáver al cementerio sería juzgada y ejecutada en medio de la plaza de la ciudad. A pesar de lo difundidas que estén estas ideas no existe evidencia de que las hormigas lleven a cabo algún tipo de ritual mortuorio.

Contrario a las termitas, las cuales devoran a todos los compañeros de nido muertos o heridos, las hormigas

adultas muertas, aunque a veces devoradas (al menos parcialmente) por sus mismas hermanas en una forma de canibalismo, generalmente son llevadas hacia fuera del nido y arrojadas a la pila de desperdicios. Por el contrario, todos los estados inmaduros de las hormigas —huevos, larvas y pupas— que han sufrido algún daño o si se ha sobreinvertido energía en ellos y los recursos escasean en el territorio, son invariablemente devorados; de esta manera, si las circunstancias se han vuelto difíciles, los recursos invertidos en la alimentación de la cría pueden reutilizarse mediante el canibalismo. Por el contrario, los recursos invertidos en la construcción del nido no pueden ser reutilizados.

Las pilas de desperdicios pueden estar ubicadas en diferentes lugares dependiendo de la especie de que se trate. Por ejemplo, las hormigas corta hojas tienen varios basureros, una gran parte se encuentra bajo tierra en forma de galerías rellenas de desperdicios, y la otra parte se encuentra en el exterior, en los alrededores de las entradas al nido. En estos basureros se encuentran desperdicios de la materia vegetal que ha servido como sustrato para el crecimiento del hongo que cultivan y, por supuesto, cadáveres de hormigas.

El comportamiento necroforético es uno de los patrones conductuales más evidentes y estereotipados que las

hormigas presentan. Cuando una hormiga muere, cae con las patas encogidas debajo de su cuerpo. Durante algún tiempo, tal vez un par de días, las otras hormigas del nido le prestan muy poca atención, probablemente debido a que aún conserva el olor que corresponde a una hormiga viva que es compañera del nido. Después de un par de días, ya que el cadáver ha comenzado a descomponerse, atrae la atención de otras hormigas, principalmente las sepultureras. Cuando el cadáver es encontrado por una sepulturera, ésta realiza una breve investigación mediante contactos antenales sobre el cuerpo y, entonces, con sus mandíbulas levanta al cadáver y lo lleva directamente hacia la pila de desperdicios. De la misma manera en que las hormigas reconocen a los compañeros de nido o a ciertas castas, ellas son capaces de reconocer a los muertos a través de señales particulares que estos presentan.

Debido a su forma de vida principalmente subterránea, las hormigas viven en un mundo perceptual de naturaleza química y táctil. Con excepción de algunas hormigas arborícolas y otras cazadoras con buena vista, en general, todas ellas dependen poco de la visión para su sobrevivencia, lo cual se refleja en la organización del cerebro: los lóbulos ópticos, áreas especializadas en el procesamiento de señales ópticas, son muy reducidos. El tamaño pequeño de los lóbulos ópticos demuestra la modesta



importancia que la visión tiene en el comportamiento de las hormigas en el sentido de la formación de imágenes a partir de estímulos luminosos. No obstante, la fotorrecepción es importante como indicador de las fases de los ciclos geológicos, con lo que los animales responden adaptativamente al sincronizarse su reloj interno con las variaciones ambientales.

### **Comunicación con los muertos**

La poca dependencia visual de la mayoría de las hormigas puede explicarse por su evolucionado sistema de comunicación basado en señales químicas: las feromonas. Las feromonas son semioquímicos, es decir, sustancias usadas en la comunicación, ya sea entre especies (como en una simbiosis) o entre miembros de la misma especie. Los sistemas de comunicación de los insectos sociales parecen estar basados principalmente en las señales químicas. Así, en las hormigas, por ejemplo, los lóbulos antenales son muy complejos y grandes, reflejando la importancia de la olfacción en la vida de estos himenópteros.

Aunque las señales químicas no son ambiguas debido a que cada hormiga puede producir, en glándulas especiales, distintos químicos que con muy poca probabilidad se encuentran en el ambiente, la modulación de la señal (que transmitiría más información) es difícil, debido principalmente a que las señales químicas se propagan por difusión o por microturbulencias, mecanismos fuera de control para el emisor. Además, existe otro problema para terminar con el mensaje puesto que la sustancia persiste aun después de que ha producido algún efecto. Las señales químicas que median la comunicación en las hormigas consisten en mezclas de diversas sustancias con una gran variación en la composición molecular y en las proporciones relativas de sus componentes. Aunque algunas de estas señales multicomponentes pueden ser producidas por glándulas exocrinas individuales, también pueden estar compuestas de secreciones de varias glándulas. Esta variación es funcional, identificando grupos o acciones en una variedad de niveles de organización.

Según lo anterior, no sería sorprendente que las señales de reconocimiento de la muerte sean de naturaleza química. ¡Pero qué desfachatez, una hormiga muerta que se comunica! Debemos mencionar aquí que en la evolución de los sistemas de comunicación ha sido fundamental el desarrollo de capacidades responsivas de los individuos receptores, aun cuando los individuos de los que emana la señal no resulten beneficiados por la reacción del receptor. Así pues, es probable que los indi-

viduos sepultureros reaccionen ante las sustancias que emanan de los cadáveres sin que se considere estricta y necesariamente que el cuerpo emite señales.

Las sustancias que actúan como señales químicas para la muerte son subproductos de la descomposición bacteriana de triglicéridos. De los subproductos de la descomposición, sólo los ácidos grasos de cadena larga, principalmente el ácido oléico, están involucrados en el desencadenamiento de la respuesta necroforética; hablamos entonces de necromonas. De esta manera, si la aparición de tales sustancias ocurre sólo después de que una hormiga muere, y si como se ha sugerido acerca de que tales sustancias son el producto de la descomposición bacteriana de compuestos cuticulares, el ácido oléico y otros compuestos serían el indicativo de la aparición o proliferación de microorganismos.

Si, por ejemplo, se toma un cadáver que previamente haya sido acarreado hacia el basurero y se limpia completamente el ácido oléico mediante solventes, las hormigas serán incapaces de reconocerlo como un cadáver. De esta manera, para una hormiga y su rígida "concepción del mundo" un cadáver está definido en términos de presencia de ácido oléico o sustancias parecidas. Incluso si una hormiga viva y saludable es embadurnada con ácido oléico y se introduce al nido, es tomada por las sepultureras y llevada hasta el montón de basura. Aunque la hormiga se mueva es considerada como un cadáver que es necesario echar fuera del nido. Sólo hasta que la hormiga embadurnada se ha limpiado varias veces dejará de ser acarreada por las sepultureras hacia el basurero.

No obstante que se ha determinado que son los ácidos grasos de cadena larga, principalmente el ácido oléico y sus ésteres, los que desencadenan el comportamiento necroforético, es muy probable que el ácido oléico no desencadene, por sí solo y en cualquier contexto, el comportamiento funerario. Es posible que existan otras señales que informen a la sepulturera en qué sitio levantar cadáveres y en qué otro sitio dejarlos. Así, el comportamiento necroforético es un comportamiento que podría ser desencadenado por un estímulo particular (el ácido oléico), pero siempre en un contexto social particular (probablemente el olor del nido).

El comportamiento necroforético en las hormigas parece ser una tarea especializada, quizá principalmente en aquellas especies en las que es aún más importante evitar la proliferación de microorganismos.

En *Acromyrmex versicolor*, una especie cultivadora de hongos, relativamente pocos individuos realizan la mayoría del acarreo funerario. Esto se desprende de la obser-

vación de que las hormigas que realizan la remoción de cuerpos repetidamente lo hacen independientemente de la proporción de encuentros con los cadáveres, mientras que un gran subgrupo de hormigas que tiene la oportunidad de realizar tal tarea debido a la proporción de encuentros con cadáveres nunca realizan el comportamiento sepulturero. Esto puede indicar que la especialización sepulturera puede estar determinada, al menos en gran medida, por causas internas, como sucede en las abejas. Estas sepultureras especializadas encuentran cadáveres más frecuentemente que otras hormigas. Se les puede ver patrullando los interiores del nido como un grupo aparte de las obreras que se dedican a atender al huerto de hongos.

Es probable que la especialización en el comportamiento sepulturero se deba a diferencias genéticas o relacionadas con la edad. De cualquier manera, parece que las sepultureras tienen diferentes umbrales de sensibilidad para realizar el comportamiento necroforético. Si esto es así, la casta funcional sepulturera puede ser parte de un grupo mayor e incluyente de hormigas especializadas en el mantenimiento del nido. Las diferencias entre las sepultureras y otros gremios de hormigas pueden estar principalmente en: 1) la sensibilidad a las señales químicas liberadas por los cadáveres en descomposición, y 2) en la ejecución de la tarea, ya que las sepultureras más especializadas, es decir, aquellas que realizan más frecuentemente la necroforesis, realizan la remoción de los cuerpos más rápido que aquellas sepultureras menos especializadas. Probablemente esto se deba a que las sepultureras más especializadas son mejores en la navegación dentro del nido y más eficientes en llevar el cadáver hasta la pila de basura sin dejarlo caer dentro del nido. No obstante lo anterior, la aparición de sepultureras altamente especializadas en la remoción de cadáveres aumenta conforme aumenta el tamaño poblacional de la colonia. Así, las sepultureras altamente especializadas se encuentran liberadas de otras tareas, siendo particularmente eficientes en la detección de cadáveres y cuando recorren los interiores del nido, aun cuando la alta densidad de población confiera un complejo ambiente para el desplazamiento individual.

En las hormigas *Lasius niger*, que se alimentan de las secreciones azucaradas de los pulgones y, en ocasiones, de su carne, también existen especialistas en necroforesis. De las obreras del nido, entre 3 y 6% se dedican repetidamente a la remoción de cadáveres, aunque, en general, 37% de los individuos realizará, al menos una vez en su vida, el acarreo de cuerpos. El comportamiento funerario en estas hormigas parece ser plástico, ya que si todas





las sepultureras son retiradas, algunas obreras de las no sepultureras se vuelven sensibles a los estímulos que provienen de los cadáveres, y, entonces, ellas toman el lugar de las sepultureras en la remoción de los individuos muertos. Así pues, el comportamiento necroforético es una especialización, pero las sepultureras y algunas de las otras obreras son lo suficientemente plásticas para cambiar de acuerdo con las situaciones sociales y demográficas de la colonia.

El reconocimiento de los individuos muertos es una capacidad que puede estar más desarrollada en algunos de los individuos que componen la sociedad. Los estímulos que componen este reconocimiento provienen de la descomposición bacteriana. Aunque las sustancias que desencadenen el comportamiento necroforético puedan variar entre las especies, es probable que estén restringidas, en mayor grado, a ciertos ácidos grasos, principalmente oléico, miristoléico, palmitoléico y linoléico. Si la detección de una señal particular resulta benéfica para la sobrevivencia, los aspectos relacionados con la detección de esta señal pueden constituir presiones de selección que

produzcan, a lo largo de la evolución, que los individuos se especialicen en la detección de tal señal. De hecho, las señales que intervienen en los sistemas de comunicación han evolucionado a partir de síntomas involuntarios que los individuos manifiestan ante situaciones particulares. Durante la evolución, la ritualización (exageración y transformación) de las señales sintomáticas ha conducido a estas últimas a ser exclusivamente comunicativas. Una señal especialmente modificada en el curso de la evolución para proporcionar información se denomina ostentación. En este caso, la señal se exagera y se hace más compleja. El proceso puede comenzar cuando algún movimiento, característica anatómica, fisiológica o bioquímica, que es funcional en otro contexto adquiere valor secundario como señal.

Así, los beneficios de reaccionar ante las señales que emanan de los cadáveres, o necromonas, han sido tales que en las diferentes sociedades han evolucionado castas funcionales especializadas en su detección y en la remoción de las fuentes de emisión. El reconocimiento de la muerte no sólo ocurre en las sociedades complejas, aunque es en éstas, cuando viven en nidos fijos y encerrados, en las que tal reconocimiento proporciona mayores beneficios previniendo de enfermedades o de la infestación de microorganismos oportunistas. Por ejemplo, las cucarachas evitan los refugios que contienen conoespecíficos muertos o que contienen trozos de papel filtro que han sido tratados con un extracto de cucarachas muertas. El extracto es producido endógenamente, se distribuye a través de los cuerpos de los individuos de ambos sexos, es activo contra adultos y ninfas y no es liberado por insectos vivos. Los compuestos que constituyen estos extractos son, y no debería sorprendernos, metil ésteres de los ácidos grasos palmítico, linoléico, oléico y esteárico. Estos compuestos son altamente repelentes para las cucarachas. De estas sustancias, los ácidos oléico y linoléico son los más efectivos. De estos últimos, el ácido linoléico es diez veces más repelente que el oléico. La combinación de ambos ácidos grasos no tiene un efecto sinérgico, ya que la respuesta conjunta es muy similar a la del ácido linoléico solo. Esto puede estar relacionado con los descubrimientos hechos acerca de la producción enzimática de ácido linoléico a partir de ácido oléico por parte de las cucarachas.

El reconocimiento y remoción de cadáveres en los insectos es tan sorprendente como el hecho de que, en algunas especies de hormigas, las obreras tienden a removerse ellas mismas del nido cuando van a morir. Por ejemplo, las obreras de la especie *Formica rufa*, la hormiga de los bosques europeos protegida por la ley, cuando han sido

infectadas por el mortal hongo *Alternaria tenuis* dejan el nido muriendo lejos de él. Con esto puede evitarse que la infección de una hormiga se convierta en una epidemia dentro del nido.

A pesar de que la identificación de la muerte no es considerada, en sentido estricto, como comunicación, el comportamiento necroforético comparte características comunes con la comunicación, particularmente su dependencia en respuestas estereotipadas disparadas por estímulos químicos específicos.

### Evolución social

Aunque los repertorios conductuales de los insectos para la vida en sociedad sean heredados, es poco posible que la organización completa de la complejidad conductual sea codificada solamente por el genoma. Es más probable que muchos comportamientos resulten de la modificación experiencial de los circuitos definidos genéticamente. Así, una sociedad es capaz de hacer frente a situaciones nuevas y responder adaptativamente. Aunque existen especializaciones conductuales dentro de la sociedad, estos individuos conservan cierta plasticidad para cambiar de tarea cuando es necesario. De esta manera, todos los miembros de la sociedad tienen una historia determinada por el ambiente social, ambiente que varía de individuo a individuo y con la edad de la colonia.

El resultado de la evolución social en la conducta de las hormigas ha sido la capacidad de responder adecuada, eficiente y oportunamente a las señales sociales, y, a partir de esto, integrar el comportamiento individual en el todo. Además, las capacidades plásticas del comportamiento de las hormigas individuales son muy importantes y marcadas. Los constantes cambios en la vida social, principalmente los demográficos, y el almacenamiento y constante intercambio de información hacen fundamental la plasticidad conductual.

Los beneficios organizacionales de la emergencia de propiedades nuevas en los sistemas sociales sólo pueden ser alcanzados cuando ciertas condiciones previas son cumplidas, como el parentesco, con lo que los beneficios de la cooperación y el acceso a nuevas fuentes de energía, así como su optimización, permiten que los individuos sacrifiquen su reproducción directa en favor de la de sus parientes más relacionados. En los himenópteros son los hermanos en vez de los padres. Por otro lado, una condicionante previa para la vida social es la presencia de ciertas capacidades (no sólo las relacionadas con estructuras



que componen el canal sensorial, sino también, y principalmente, las que constituyen los centros de control y procesamiento) que permitan la comunicación eficiente, de manera que sea posible la regulación y la función coordinada entre diferentes individuos durante la realización de tareas comunes y durante el funcionamiento de la sociedad completa. Por ejemplo, durante la evolución de los organismos multicelulares fue un suceso fundamental la liberación de la membrana celular de su función energética, cosa que se logró con la aparición de los eucariotes, de tal forma que esto permitió que la membrana se especializara en procesos de señalización, de los cuales dependen las actividades de las células de los organismos multicelulares. El sistema nervioso de los insectos sociales liberó gran parte de su maquinaria neural de los compromisos de la vida en solitario, es decir, la búsqueda de pareja, la construcción de nido, la evasión de depredadores, la oviposición, el cuidado de la cría, etcétera. Con la liberación de tales tareas en solitario debido a la división del trabajo y a la cooperación, el cerebro hormiga fue sometido a las presiones de la vida en sociedad: cada

“individuo” fue seleccionado no por sus capacidades individuales *per se*, sino por sus capacidades para funcionar con la colonia. El cerebro, entonces, fue principalmente seleccionado por sus capacidades de reconocimiento de señales sociales y, a partir de éstas, de regulación de la conducta individual, así como de su plasticidad potencial. La lógica es la siguiente: el comportamiento animal es controlado y generado en el sistema nervioso central, principalmente en el cerebro; la vida social de los animales implica una especialización conductual que sea respondiente, fundamental y adecuadamente, a los estímulos de naturaleza social; por lo tanto, los cerebros de los animales sociales deben haberse especializado en el procesamiento de estímulos de naturaleza social y en la generación del comportamiento según dichos estímulos. En términos estrictos, un cerebro social es altamente manipulable por sus conciudadanos. Esto se debe a que dentro de la sociedad no sólo existen flujos energéticos, sino también informativos. La especialización en la recepción y emisión de señales es tal que incluso después de muertos los individuos manipulan el comportamiento de sus compañeros a través de las sustancias que emanan de

ellos, estas sustancias, conocidas como necromonas, son los olores de la muerte.



**Germán Octavio López Riquelme**  
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Hölldobler, B. 1994. "Conflict and Cooperation in Ant Societies", en *Naturwissenschaften*, 81, pp. 489-497.  
Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Belknap.  
Jaffe, K. 1996. "The Energetic Cost of Sociality", en *Physiology & Behavior*, 59(4/5), pp. 713-719.  
Julian, G. E. y S. Cahan. 1999. "Undertaking Specialization in the Desert Leaf-Cutter Ant", en *Acromyrmex versicolor*. *Animal Behaviour*, 58, pp. 437-442.

Passera, L. 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat.  
Robinson, G. E. 1992. "Regulation of Division of Labor in Insect Societies", en *Ann. Rev. Entomol.*, 37, pp. 637-665.  
Robinson, G. E. y R. E. Page Jr. 1988. "Genetic Determination of Guarding and Undertaking in Honey-Bee Colonies", en *Nature*, 333, pp. 356-358.  
Rollo, C. D., E. Czyzewska y J. H. Borden. 1994. "Fatty Acid Necromones for Cockroaches", en *Naturwissenschaften*, 81, pp. 409-410.  
Trumbo, S. T. y G. E. Robinson. 1997. "Learning and Task Interference by Corpse-Removal Specialists in Honey Bee colonies", *Ethology*, 103, pp. 966-975.  
Trumbo, S. T., Z.-Y. Huang y G. E. Robinson. 1997. "Division of Labour Between Undertaker Specialists

and Other Middle-Aged Workers in Honey Bee Colonies", en *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41, pp. 151-163.

Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap.

#### IMÁGENES

Jill Hartley, p. 50: *Ángel guía*, Lisboa, 1999; p. 52: *Tuffy*, Florida, 1978; p. 53: *El fiel acompañante*, La Habana, 1998; p. 54: *La capilla de los huesos*, Polonia, 1986; p. 55: *El sueño del angelito*, Lisboa, 1999; p. 57: *Cementerio protestante*, Roma, 1999; p. 58: *La puerta del camposanto*, Praga, 1997; *Urna familiar*, Scanno, Italia, 1999; p. 59: *Llanto de piedra*, Scanno, Italia, 1999; p. 60: *La muerte segadora*, Roma, 1999; *Cruces*, Bielorrusia, 1979.