

Capítulo 26

La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de *Pheidole*

E.O. Wilson

Pheidole es uno de los géneros de hormigas con muchas especies, unas 900 descritas (624 en el Nuevo Mundo) y alrededor de 1.500 estimadas. Pocos otros géneros de hormigas, de insectos y de animales o plantas pueden llegar a tener tantas especies, fenómeno que se denomina **hiperdiversidad**. Debido a que *Pheidole* es un género compacto, probablemente monofilético, la hiperdiversidad puede tomarse como un hecho real en la naturaleza, y no como un artefacto estadístico. ¿Cuales causas generales pueden invocarse para explicar altos niveles de diversidad? Las causas mejor documentadas y entendidas pueden resumirse así: La dominancia en biodiversidad, incluyendo casos extremos de riqueza catalogados como hiperdiversidad, se logra por una combinación afortunada de tamaño pequeño, factores demográficos adecuados, anticipación durante colonización, y un conjunto de adaptaciones claves potentes en abrir nuevos nichos o excluir competidores.

Pheidole es uno de los más grandes géneros de plantas y animales. Se han descrito alrededor de 900 especies para todo el mundo, y el número real puede llegar a 1.500. *Pheidole* es cosmopolita, conociéndose en América desde Nueva Inglaterra y Washington hasta Argentina. A lo largo de su ámbito de distribución, y especialmente en climas cálidos, este género no sólo es hiperdiverso sino que está entre los géneros de hormigas dominantes en número de obreras, colonias y biomasa.

Recientemente (Wilson 2003) he reconocido 624 especies para América, con la descripción de 337 nuevas. Este total de especies representa 19 por ciento de todas las conocidas en el hemisferio occidental y algo más del 6 por ciento de la fauna del mundo.

Camponotus es otro de los géneros de hormigas que pueden rivalizar con *Pheidole*. ¿Cuál de los dos es más grande? Yo me inclino por *Pheidole*, al menos para el Nuevo Mundo. Estas hormigas poseen obreras en general más pequeñas y sus colonias son más difíciles de ubicar. En la revisión del género un número desproporcionado de nuevas especies corresponden al grupo de especies *flavens*, cuyas obreras típicamente están entre las menos encontradas por colectores. Hace unos años Bolton (1995) registraba 263 especies de *Pheidole* y 301 especies de *Camponotus* para el Nuevo Mundo. En mi trabajo de 2003 se duplicó esta cantidad, a 624 especies en *Pheidole*. Según William MacKay (com. pers.) el número de especies de *Camponotus* (incluyendo nuevas especies) está alrededor de 400 para América. Mientras tanto, el número de especies nuevas sigue llegando a mi laboratorio, aún desde que mi revisión estaba en prensa. Todo está

en consonancia con la predicción de Fowler (1994) para quien *Pheidole* supera a las otras especies en número de especies. Para el Viejo Mundo Bolton (1995) cuenta 282 especies en *Pheidole* y 630 en *Camponotus*. Esto parece inclinar la balanza en favor de *Camponotus*.

Pheidole es abundante y frecuentemente el grupo que prevalece en muchos de los lugares con climas cálidos, especialmente en hojarasca y suelo. En mis viajes de colección las he encontrado entre las más abundantes a nivel del suelo. La abundancia relativa de colonias puede estar en primer lugar en entre los primeros en algunas localidades (Wilson 1976). Estas hormigas están presentes en un amplio espectro de hábitats en todas las regiones de poca elevación donde se encuentren hormigas, desde selvas tropicales hasta sabanas y desiertos.

La dominancia numérica e hiperdiversidad de *Pheidole*, combinadas con su actividad colonial anual, hace de estas hormigas un grupo focal ideal como “indicador” para evaluaciones de biodiversidad local. En sitios ricos en especies como la amazonía peruana (cerca a Puerto Maldonado) o la estación La Selva en Costa Rica, el número de especies encontradas en algunos kilómetros cuadrados puede exceder las 50. En el otro extremo, en ambientes de las Antillas Menores este número está típicamente por debajo de cinco.

Pheidole es un grupo ideal para estudios en ecología, comportamiento y biología como se puede evidenciar en las referencias citadas en Hölldobler y Wilson (1990). Esto no sólo puede interesar a mirmecólogos o biólogos, sino a naturalistas en general.

Las subdivisiones de *Pheidole*

Las hormigas *Pheidole* se pueden distinguir fácilmente de otras en campo y laboratorio. Son Myrmicinae, por lo cual poseen pecíolos de dos segmentos, y la parte posterior del clípeo separa los lóbulos antenales. Las obreras tienden a ser delgadas y los soldados robustos, con cabezas grandes y conspicuas (Figura 26.1). Las antenas poseen 12 (raramente menos) segmentos con una maza antenal típica de 3 (raramente más). Además de esta división física de castas se presenta un sistema de castas temporales, desde ocupaciones de cuidado de larvas y de la colonia (obreras más jóvenes) hasta búsqueda de alimento fuera del nido (obreras más viejas).

Seis especies del Nuevo Mundo poseen una subcasta extra supermayor. En una especie se ha encontrado un ejemplar de subcasta media en museo. Este caso puede ser anómalo y no habitual en la naturaleza. Otra variante es de carácter patológico, siendo la “mermithergate” una desviación del desarrollo de la hormiga por culpa del nemátodo *Mermis*.

Las especies no parásitas de *Pheidole* tienen agujijones reducidos, dependiendo sus obreras más de sus mandíbulas y químicos tóxicos y repelentes para encuentros con enemigos. Por lo que se conoce de las pocas especies que se han estudiado, las obreras menores marcan caminos de reclutamiento con feromonas fabricadas y almacenadas en la glándula de veneno, para ser depositadas en el suelo usando su agujijón. Wheeler y Wheeler (1953) estudian y describen larvas en el género.

Wilson (2003) divide las hormigas nativas de *Pheidole* en 17 grupos; a estos se suman dos más, representado cada uno por una especie introducida desde el Viejo Mundo. Estos grupos son tenues y subjetivos, basados más en combinación de caracteres en obreras mayores y menores. La escasa representación de reinas y machos impide incluirlos en la caracterización de estos grupos. Tampoco se realizó sistemática molecular o análisis cladístico. Con más de 600 especies, con muchas más por describir, es mejor esperar hasta tener más ejemplares y especies, antes de intentar estos estudios de mayor profundidad.

Wilson (2003) presenta claves para todas las especies grupo propuestas, así como claves para las especies de cada especie grupo. Estas claves se basan principalmente en obreras mayores. Por cada especie se presenta la distribución, dibujos y diagnóstico de obrera mayor y menor, información sobre tipos, etimología, medidas, color, ámbito de distribución y biología (si se conoce). Un disco compacto acompaña el libro con base de datos para búsqueda rápida de especies, autores, países, etcétera. De muchas especies se ofrecen fotos de obrera mayor y menor, o dibujos. Después de la identificación por claves, la identidad de una especie se puede contrastar con la diagnosis y dibujos y/o fotos en el libro y disco compacto.

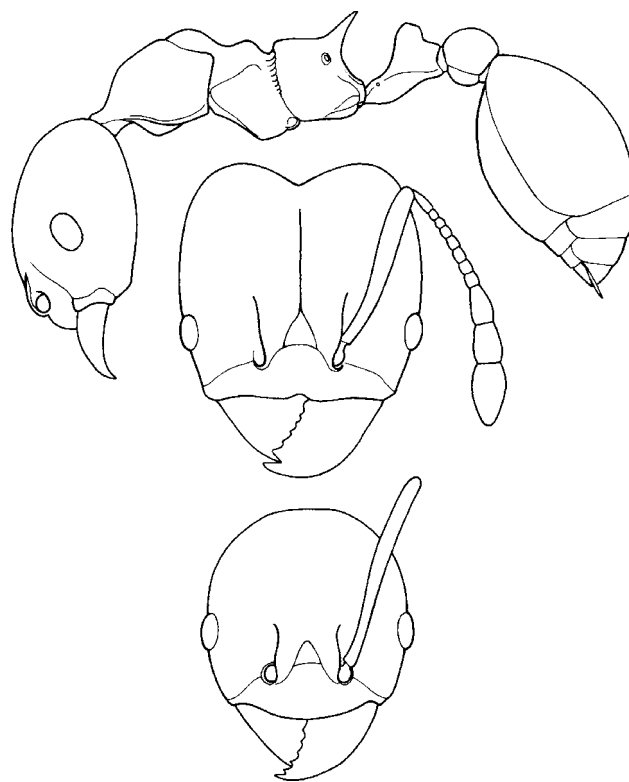


Figura 26.1 Vista lateral y cabeza (arriba y abajo) de obrera y cabeza (medio) de soldado de *Pheidole*

La mayoría de especies de *Pheidole* se ubican en cinco grandes especies grupo. Creo que cada una de estas agrupaciones son monofiléticas, aunque algunas especies intermedias o ambiguas pueden amenazar los límites de estas agrupaciones.

Grupo *diligens*. Con 86 especies conocidas, posee obreras mayores en su mayoría de tamaño mediano, cabezas en forma de corazón, escapos antenales largos, escultura débil, no reticulada, pilosidad relativamente esparcida y convexidades mesonotales prominentes. Especies exclusivamente neotropicales, principalmente de bosque tropical, donde una de cada seis es parcial o totalmente arbórea. También una de cada seis especies vive en ambientes abiertos, y algunas prosperan en ambientes humanos. Sólo una especie, *P. noar* vive en ambiente desértico en la República Dominicana. Hasta donde se sabe, estas hormigas son depredadoras y carroñeras. Ninguna se ha observado coleccionando semillas.

Grupo *fallax*. Con 103 especies conocidas, sus obreras mayores son típicamente de tamaño medio a grande, con pilosidad densa, reticulación fuerte con reticulación parcial a extensa, márgenes de la cabeza casi paralelas y escapo de la antena relativamente largo. Este grupo rivaliza con el próximo, *flavens*, en ámbito de distribución, desde Nueva York

hasta Argentina. Muchas especies son de bosque tropical, donde, como en el grupo *diligens*, una de cada seis es parcial o totalmente arbórea. Una gran minoría habita lugares abiertos, desde herbazales y matorrales hasta desiertos, con algunas en sitios ocupados por el hombre. Estas hormigas son depredadoras y carroñeras, con algunas pocas que coleccionan semillas, probablemente como una fuente secundaria de alimento.

Grupo *flavens*. Con 165 especies conocidas, se distinguen las obreras mayores y menores por su tamaño pequeño, escapos antenales cortos y convexidades mesonotales vestigiales o ausentes. Este es el grupo de especies más grande con distribución amplia, desde los Estados Unidos en el Medio Atlántico hasta Argentina. Muchas especies son de bosque tropical, donde más o menos una cuarta parte de las especies son parcial o totalmente arbóreas. Un número sustancial de especies se encuentra en zonas menos cálidas y bosques subtropicales, especialmente en el hemisferio sur. Unas pocas habitan espacios abiertos. Sus hábitos de alimentación se conocen poco, pero seguramente son depredadoras y carroñeras. Probablemente algunas son granívoras.

Grupo *pillifera*. Con 48 especies conocidas, es el más pequeño del grupo de los cinco. Se distingue por la combinación de número de dientes hipostomales reducidos (0 o 2) en obrera mayor, ojos inusualmente grandes en muchas obreras menores y, en ambas subcastas, cabeza cuadrada con escapos antenales cortos. Todas las especies son Neárticas, hasta el plano mexicano, con una especie, *P. yucatanensis* cerca a la península de Yucatán. Especies principalmente adaptadas a ambientes xéricos, desde matorrales a desiertos, y aún las especies de bosque se encuentran casi exclusivamente en bosques abiertos o claros. Mientras que la gran mayoría o todas las especies de este grupo son depredadoras o carroñeras de artrópodos, un notable 85% también buscan semillas y quizás todas lo hagan. Radiación adaptativa dentro del

grupo es considerable, con especies exclusivas de desierto o la especie de gran tamaño *P. titanis* que se ha especializado en depredar termitas.

Grupo *tristis*. Con 132 especies conocidas, exclusivamente neotropicales, desde Bahamas y sur de México hasta Argentina, concentradas en los Andes tropicales. Típicamente de tamaño medio a grande, con escapos antenales cortos en la obrera mayor y obreras menores con ojos pequeños, dispuestos posteriormente. En ambas subcastas la convexidad del mesonoto está reducida o ausente. Especies de bosque tropical, donde, como arriba en dos grupos, una de cada seis es parcial o totalmente arbórea. Muchas buscan y almacenan semillas. Las obreras mayores de cerca de un tercio de las especies poseen en el frente de sus cabezas proyecciones llamativas en forma de tubérculos. Las obreras mayores tienden a ser menos en número (en comparación de las obreras menores) y más tímidas. Quizás esto se deba a especialización en masticación de semillas y enfrentar enemigos sólo dentro del nido o cerca a él.

Además de los cinco grandes grupos de especies de arriba, hay 12 más nativos que considero monofiléticos excepto dos. *P.* grupo *transversostrata* es probablemente polifilético, con dos líneas que evolucionaron dentro del grupo *flavens*, una *P. bicornis*, arborícola y simbionte obligado de *Piper* y la otra línea con cuatro especies habitantes de suelo. Algo parecido se puede decir del grupo *granulata*, un ensamblaje probablemente artificial de hormigas con maza antenal de cuatro segmentos.

Se han propuesto una serie de nombres asociados a *Pheidole*, bien como géneros vecinos, bien como subgéneros. Estos nombres han quedado como sinónimos menores (junior) de *Pheidole*: *Pheidole* (*Pheidole* s. str.), *Bruchomyrma* Santschi, *Cephalomorium* Forel, *P.* (*Ceratopheidole* Pergande), *P.* (*Decapheidole* Forel), *Gallardomyrma* Bruch, *Hendecapheidole* Wheeler, *Scrobopheidole* Emery, *Sympheidole* Wheeler y *Trachypheidole* Emery.

Radiación adaptativa en *Pheidole*

Las 624 especies conocidas de *Pheidole* han adquirido una asombrosa magnitud de variación anatómica y adaptación. Nichos de hormigas que estas hormigas no han explotado son cultivo de hongos, esclavismo, forrajeo en masa (como en las legionarias) y depredación sobre otras *Pheidole* u otras hormigas. Unas pocas especies visitan nectarios extraflorales y una (*P. rhinoceros*) ha sido observada cuidando homópteros. No se conoce de alguna especie que dependa de secreciones de homópteros o larvas de mariposas. Los siguientes son ejemplos de adaptaciones en este género:

- En los bosques tropicales algunas especies en los grupos *diligens*, *fallax*, *flavens*, *tristis*, *bicornis* y *transversostrata*, así como *P. tachigaliae* (en el grupo del mismo nombre) son parcial o totalmente arbóreas. Los nidos varían en buena medida como las cestas de desechos en hojas de palma (*P. bilimeki*), interior de tallos vivos (*P. christophersenii*), “jardines de hormigas” (*P. fiorii* y *P. violacea*), ramas en descomposición y aglomerados de epífitas. Estos nichos no parecen necesitar mayores niveles de especialización, pues el humus y desechos en algunos de estos sustratos no ha de diferir mucho del suelo. Unas pocas especies viven en

myrmecófitas, como *P. bicornis* en *Piper*, *P. tachigaliae*, *P. melastoma* y *P. minutula* en *Tachigalia*. *Pheidole cramptoni* puede encontrarse en *Cordia* o *Piper*. Lo que sabemos sugiere un patrón de colonización de la zona arbórea por parte de las *Pheidole* del Nuevo Mundo: Esta colonización no se ha tratado de una o pocas especies que llegan a una “isla” y se multiplican en diversas formas llenando nichos a la espera de ser ocupados. En vez de esto, la zona arbórea ha sido colonizada por muchas especies de por lo menos un tercio de los grupos de especies del Nuevo Mundo. Como resultado, las habitantes de árboles presentan diversidad en tamaños, anatomía y hábitos como resultado de múltiples orígenes.

- La variación anatómica de las especies a través y dentro de los 19 grupos de especies reflejan en parte fuertes diferencias en hábitat y ciclos de vida. Ojos muy grandes (algunos miembros de los grupos *flavens* y *pilifera*) o la pálida coloración (especies como *P. ariel* y *P. noar* en matorrales y desiertos) están asociados con forrajeo nocturno y epígeo. Los ojos tenues de especies como *P. fimbriata* y *P. microps* pueden ser adaptaciones a forrajeo subterráneo. Dos especies en Estados Unidos poseen psamóforos, en convergencia con algunas *Messor* y *Pogonomyrmex*.
- Unas pocas especies habitan lugares extremos, donde el número de competidores es bajo. Ejemplo de ello son algunas especies de desiertos y un par que vive en grietas de paredes. En el Caribe y Sudamérica *P. jelskii* flirice en am-

bientes de playa y en el suelo desnudo y caliente de pastizales y cultivos agrícolas.

- Algunas de las *Pheidole* más pequeñas pueden vivir dentro o sobre nidos de insectos sociales. *P. dinophila* (y parcialmente *P. calens*) vive dentro de los nidos de *Dinoponera australis*. Algunas otras se han encontrado asociadas (o probablemente asociadas) a nidos de *Pogonomyrmex*, *Messor*, *Acromyrmex* o termitas.
- La especie arborícola *P. nasutooides* parece imitar a los formidables soldados de termitas del género *Nasutitermes*. *P. macromischoides* de Cuba imita tan bien a las *Leptothorax* (*Macromischa*) que yo tomé a esta especie por una más de *Leptothorax* por más de 30 años! [Nota del editor: En este ejemplo podríamos añadir a *P. gertrudae*, que por forma y color imita notablemente a alguna de las especies de *Solenopsis* del grupo *geminata*].

Es en las cabezas de los soldados de *Pheidole* donde más observamos extensa variación anatómica, aunque en muchos casos desconocemos las funciones de tal variación. Las obreras mayores defienden el nido y alimento, aunque algunas se especializan en ‘moler’ semillas (en este caso estas mayores son más grandes y mucho menos numerosas que las obreras menores). Curiosamente en algunos casos las mayores, también llamadas “soldados”, son ¡las primeras en huir hacia dentro del nido cuando se ven amenazadas!

La coherencia de *Pheidole*

¿Es la “hiperdiversidad” en *Pheidole* un artefacto? Al fin y al cabo los límites en los géneros de animales y plantas son invenciones o artefactos para agrupar especies por uno u otro criterio. Los *Pheidole* tratados en Wilson (2003) podrían dividirse en varios géneros, algunos de los cuales seguirían siendo grandes, pero ya no hiperdiversos. Estudios moleculares y cladísticos podrían eventualmente dividir *Pheidole* en varios grupos independientes. Sin embargo, las especies de *Pheidole* muestran una uniformidad (al menos en características anatómicas externas) que justifiquen su agrupación en un género hiperdiverso que ha sufrido varias radiaciones en los grupos de especies, con aún más radiaciones en ensamblajes de especies dentro de cada grupo de especies.

Orígenes

Se puede estar tentado a pensar que es el Nuevo Mundo la cuna del grupo, gracias a la gran diversidad en especies y formas de vida, como se ha mostrado arriba. Sin embargo,

Una consecuencia de esta exuberante evolución es la frecuente convergencia en caracteres entre grupos de especies, así como la existencia de especies intermedias. Finalmente, aún los caracteres más extremos de unas pocas especies notables están ligados por morfoclinas que van, por pasos intermedios, hacia especies más comunes. Por ejemplo, la extraña cabeza de la obrera mayor de *P. sphaerica* (como un globo inflado) tiene “precedentes” dentro del grupo *tristis* desde *P. rotundiceps* a *P. subsphaerica*, a *P. pepo* y finalmente a *P. sphaerica*.

Varias de las especies del Viejo Mundo se pueden acomodar en algunos de los grupos definidos para el Nuevo Mundo. En las especies del Viejo Mundo no parecen encontrarse las singulares variaciones anatómicas y complejidades de comportamiento y estilos de vida como en América.

los datos sobre números de cromosomas pueden sugerir otra cosa, con rangos de 18 a 20 en el Nuevo Mundo y 12 a 42 en el Viejo Mundo. Los fósiles más antiguos se conocen

de principios del Oligoceno en Colorado (*P. tertiaria*), fósiles cuya preservación impiden una asignación fiable a cualquiera de las especies grupo propuestas en Wilson (2003). Con la posible excepción del dudoso registro de *P. cordata*, *Pheidole* está prácticamente ausente del ámbar Báltico europeo. La ausencia de *Pheidole* en los bosques tropicales de la Europa del Oligoceno es significativa.

Para los tiempos del ámbar de República Dominicana (hace 15 a 20 m. de a.) *Pheidole* es ya un género bien establecido. Vivía en medio de una rica fauna con 45 géneros más de hormigas (3 ahora extintos y 30 que siguen viviendo en el área, Wilson 1975; Baroni Urbani 1995). Sin embargo, la representatividad de *Pheidole* es modesta con unas pocas especies. De estas especies *P. tethepa* y *P. primigenia* co-

rresponden, de acuerdo con Baroni Urbani (1995), a un grupo de *Pheidole*, “*Pheidolocanthinus*”, del Viejo Mundo. La escasa y fiable información sobre *Pheidole* en el Mioceno del Viejo Mundo impide, por ahora, discusiones o interpretaciones sobre el pasado del género.

Las relaciones de *Pheidole* con los otros géneros propuestos en Pheidolini (Bolton 1995) no son claras, y habremos de esperar hasta que los estudios filogenéticos esclarezcan las relaciones internas en la tribu, así como dentro de *Pheidole*. *Aphaenogaster* es un género cosmopolita [en América se distribuye hacia el sur hasta Colombia, N. del E.] con gran parecido con las obreras menores de *Pheidole* (excepto por la configuración de la masa antenal).

Los orígenes de la hiperdiversidad

Notables variaciones en número de especies en géneros, familias y taxones superiores es un fenómeno biológico universal pobremente estudiado. Su “sello” puede ser la curva de distribución con el número de especies por cada taxón dentro de un grupo mayor. Un ejemplo está en la Figura 26.2, que muestra los géneros de hormigas con más especies, de acuerdo con los datos extraídos de Bolton (1995). Este histograma se acerca a una figura “hueca” como se ha descrito para otros grupos. *Pheidole* y *Camponotus* están muy por encima de los demás géneros.

Cuando un género o familia contiene números de especies excepcionalmente grandes, se puede decir que tal grupo es “muy dominante” o “superdominante”, o como lo he sugerido en 2003, hiperdiverso. Algunos ejemplos de géneros hiperdiversos son las plantas *Rhododendron* (1.200 especies) y *Erica* (700), o *Apion* (Curculionidae, 1.100), *Stenus* (Staphylinidae, 1.400) y *Onthophagus* (Scarabaeidae, +1.500).

Géneros tan ricos que se pueden llamar hiperdiversos no son artefactos consecuencia de particulares esquemas

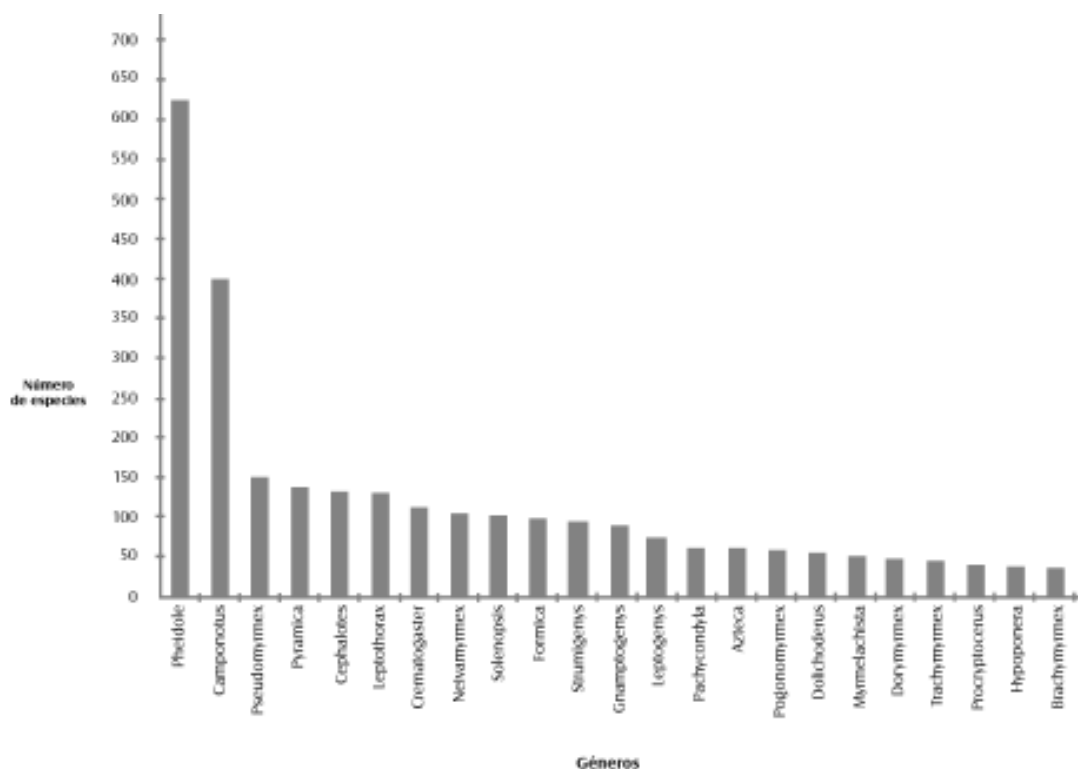


Figura 26.2 Número de especies de los 23 géneros de hormigas más grandes en el hemisferio occidental. Basado en parte en Bolton (1995) y la información del capítulo 3 de este libro

taxonómicos. Tampoco son el resultado de nacimientos y extinciones al azar a través del tiempo geológico. Estos grupos son reales y por lo tanto merecedores de estudio científico. Esta conclusión se ve apoyada por estudios como el de Dial y Marzluff (1989) con 85 ensamblajes taxonómicos donde se analizan críticamente bajo varios criterios y modelos. Estos autores concluyen que el predominio taxonómico es un rasgo no aleatorio de la biodiversidad.

Para casos como *Pheidole*, taxones con tantas especies descritas, es útil usar el término hiperdiversidad. También este término tiene un valor heurístico en su extrema expresión de las causas biológicas subyacentes, haciéndolo más accesible para análisis e interpretación.

Patrones como los de la “cuerva hueca” en distribución en taxa, como se reseñó arriba, se han encontrado en fósiles de invertebrados marinos (por ejemplo Flessa y Thomas 1985) o aves (Cracraft 1984). ¿Cuáles causas generales pueden invocarse para explicar altos niveles de diversidad? Las causas mejor documentadas y entendidas pueden resumirse así: *La dominancia en biodiversidad, incluyendo casos extremos de riqueza catalogados como hiperdiversidad, se logra por una combinación afortunada de tamaño pequeño, factores demográficos adecuados, anticipación durante colonización, y un conjunto de adaptaciones claves potentes en abrir nuevos nichos o excluir competidores.* Más aún, los modelos más realísticos que puedan hacerse para describir el origen de las curvas “huecas” de distribución son aquellos que asumen un origen secuencial de grupos dentro de un dominio geográfico o la invasión secuencial desde afuera, seguidos de un “alto” y subsidencia de biodiversidad a través del tiempo.

Uno de los primeros factores de sesgo en biodiversidad puede estar en el tamaño. Sobre un árbol pueden vivir unas cuantas especies de epífitas y muchas de pequeños insectos, pero sólo unos pocos lagartos, los cuales son mucho más grandes que los insectos. Cuando se relaciona clases como tamaño versus número de especies en un taxón, se puede obtener una curva unimodal, con su mayor tamaño hacia la clase o intervalo de tamaño menor, pero no hacia los más pequeños. Puede pensarse que los organismos más pequeños se ajustan más “finamente” a los ambientes, además de sobrevivir mejor en áreas restringidas cuando hay cambios restringidos. Una combinación de altas tasas de especiación y cambiantes colonizaciones de ambientes más finos pueden permitir altos niveles de diversidad en las clases de tamaños pequeño a mediano (pero no los más pequeños) halando la moda hacia el extremo inferior de la curva.

Debe tenerse en cuenta que altos niveles de especiación no significa producción de altos niveles de diversidad biológica. Un grupo puede especiar explosivamente para terminar con crecimientos cercanos a cero debido, por ejemplo, a altas tasas de extinción.

Un clado puede especiar logísticamente como una población en crecimiento. Las primeras especies pueden expandir los ámbitos ecológicos y geográficos del caldo como un todo. La multiplicación de especies puede ser más rápida que la tasa de extinción, causando un crecimiento exponencial del clado. Con el tiempo la tasa de especiación puede caer con respecto a la tasa de extinción. En millones de años la diversidad del clado puede decaer. El ciclo de vida de los cladros varía en tiempo, por ejemplo desde 1.2 m. de a. en ammonites hasta incluso 5 m. de a. en mamíferos.

¿Qué otras propiedades promueven altos niveles de diversidad? En estudios con vertebrados y planta terrestres Marzluff y Dial (1991a) encontraron que cladros diversos tienden a tener cortos tiempos de generación, con edades tempranas de la primera producción y ciclos de vida cortos en promedio. A esto se puede sumar mayor habilidad de dispersión y disponibilidad de recursos.

De estas generalizaciones no me sorprende que una de cada treinta especies en el planeta sea un gorgojo (Coleoptera: Curculionioidea). Estos insectos, con 5200 géneros y unas 60000 especies, se conoce desde el Jurásico. Además de factores señalados antes, es probable que el origen y expansión de las angiospermas hayan disparado la diversidad en estos insectos.

Desde hace tiempos encontramos en la literatura ideas acerca de que los “demos” o poblaciones pequeñas de especies pueden evolucionar y especiar más rápidamente que poblaciones grandes, por factores como endogamia y deriva génica. El efecto de fundador también puede llevar a deriva génica. La divergencia en demos y altas tasas de especiación tampoco se pueden trasladar en altas diversidades, debido al balance por tasas de extinción. Marzluff y Dial (1991b) exploraron la relación entre grado de sociabilidad y diversidad en insectos, pájaros y mamíferos, pero no encontraron ninguna correlación consistente.

Es bueno distinguir entre dos hipótesis sobre el efecto de la evolución social en la diversidad taxonómica. La primera es la *hipótesis plesiomórfica* (Bush *et al.* 1977; Wilson 1975) que dice que muchos demos de especies socialmente organizadas poseen un carácter plesiomórfico común que dirige el nivel de diversidad taxonómica. La segunda es la hipótesis de adaptación apomórfica (Marzluff y Dial 1991b) basada en evidencias de correlación. Esta trata la sociabilidad como un rasgo apomórfico que adapta a los organismos a ciertos retos ambientales; la diversidad de especies está entonces determinada primariamente por retos ambientales. Las diferencias entre ambas hipótesis podrían no ser grandes como parece.

Si no es la propensión a formación de demos ¿cuáles son las fuerzas que presionan los cladros hacia altos niveles de diversidad biológica? Anticipación e incumbencia pueden es-

tar en lo alto en la lista. Hay dos formas en que las especies pueden lograrlo. El primero es el poder de dispersión a grandes distancias en nuevos ambientes surgidos durante cambios climáticos (por ejemplo surgimiento de zonas abiertas o praderas). El segundo modo corresponde a adaptaciones sobresalientes que permiten la creación de nuevos nichos dentro de un ecosistema ya establecido o confiere alguna ventaja sobre competidores en un nicho ya establecido. Ambos modos se mezclan de una u otra forma: por ejemplo la alta capacidad de dispersión puede tomarse como una adaptación sobresaliente, y una adaptación sobresaliente puede ayudar en un nuevo ambiente recién creado. Los primeros insectos colonizadores en Hawaii llegaron a una tierra no conquistada y sin competidores, que ahora aloja alrededor de 10.000 especies (Otte 1994).

Grandes radiaciones adaptativas son más probables que pequeñas radiaciones adaptativas en generar especies de estrategias biológicamente especializadas para dispersión o especies que prefieran áreas que favorezcan la dispersión. También, la selección a nivel de especies puede favorecer la diversidad, en grupos de especies de amplia distribución geográfica con generalistas y especialistas.

Todas las ideas y especulaciones expuestas arriba pueden ser abstracciones, pero pueden representar los comienzos de una teoría general del origen de la diversificación biológica a nivel de especie. La próxima pregunta es: *¿Cuales son las adaptaciones que promueven la dominancia ecológica dentro de un clado?* No es fácil responder, ante el hecho de diferencias adaptaciones de simples hechos de historia natural que no constituyan patrones. Ningún biólogo evolutivo tendrá soluciones fáciles a estas preguntas. El siguiente procedimiento puede dar una ayuda: *Una vez se infiera la filogenia de un grupo, escoja aquellos clados (dentro del grupo) que han sufrido extensas radiaciones repetidamente en diferentes teatros de oportunidades. Entonces busque los rasgos plesiomórficos que sean diagnósticos para los clados más exitosos y que raramente hayan sufrido una reversión en dichos clados.* Oberprieler (1999) ofrece un vívido ejemplo con la explosiva diversidad de los curculiónidos, desde sus ancestros cucujoideos en el Jurásico hasta la actualidad, mostrando varias etapas de evolución desde la fitofagia incipiente en

coníferas del Mesozoico hasta la endofitofagia en angiospermas que parece explicar las alrededor de 60.000 especies en la familia.

Ahora voy a arriesgarme a aventurar una hipótesis que explique la dominancia ecológica e hiperdiversidad taxonómica en *Pheidole*. El rasgo que distingue a las especies de este género es la posesión de cabezas muy grandes en la subcasta de obrera mayor. Excepto por unas pocas formas parásitas, no hay evidencia de que esta característica haya sufrido reversión o pérdida en el clado. Junto con esto, parece haber otro carácter coadaptado, la pérdida del aguijón como elemento funcional. Esto último se ve compensado por la producción de secreciones exocrinas defensivas. Estas características han permitido a *Pheidole* alcanzar una extrema división de labor en la cual una buena parte de la defensa queda confiada en la obrera mayor. Estas obreras, como sustituto de aguijón y química defensiva son una fuerza altamente móvil. También presenta diferencias dramáticas de un clado a otro dentro del género. Algunas pueden ser bloques o barreras para el acceso de enemigos, otras pueden especializarse en procesado de semillas. Incluso unas pocas podrían ser semirepletas que almacenen líquido para tiempos difíciles. Finalmente, estudios en algunas especies sugieren que las mayores se utilicen como una casta disponible para emergencias, reemplazando (aunque no tan eficazmente) a las obreras menores si estas se remueven experimentalmente.

Otro rasgo especializado en *Pheidole*, aunque no tan bien estudiado como para considerarlo común a todo el género es la ausencia de ovarios en obreras mayores y menores. Si combinamos esto con las características dadas arriba, las obreras menores parecen algo así como una casta de “desecho”, pequeña, ligera, barata y de corta vida.

En resumen, una colonia típica de *Pheidole* es un superorganismo flexible con obreras mayores que pueden usarse para defensa, pero también con la capacidad de reemplazar a sus obreras menores con las mayores en casos de emergencia. Estas obreras mayores son eficaces unidades móviles en defensa que reducen la necesidad de aguijones funcionales o costosos sistemas químicos de ataque. Esto, junto con tamaños pequeños y cortos periodos reproductivos en la colonia han hecho posible el sorprendente éxito ecológico e hiperdiversidad en *Pheidole*.

Literatura citada

- Baroni Urbani, C. 1995. Invasion and extinction in the West Indian ant fauna revisited: the example of *Pheidole* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae, VIII: Myrmicinae, partim). *Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B* (Geol. Paläontol.) 222:1-12.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press.
- Bush, G.L., S.M. Case, A.C. Wilson y J.L. Patton. 1977. Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 74(9):3942-3946.
- Cracraft, J. 1984. Conceptual and methodological aspects of the study of evolutionary rates, with some comments on bradytely in birds, pp. 95-104 in N. Eldredge and S.M. Stanley, eds., *Living Fossils*. Springer Verlag, NY.

- Dial, K.P. y M. Marzluff. 1989. Non random diversification within taxonomic assemblages. *Syst. Zool.* 38(1):26-37.
- Flessa, K.W. y R.H. Thomas. 1985. Modeling the biogeographic regulation of evolutionary rates, pp. 355-376 in J.W. Valentin, ed., *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution*. Princeton University Press, NJ.
- Fowler, H.G. 1994. Relative representation of *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. *An. Biol.* 19:29-37.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press.
- Marzluff, J.M. y K.P. Dial. 1991a. Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology* 72(2):428-439.
- Marzluff, J.M. y K.P. Dial. 1991b. Does social organization influence diversification? *Am. Midl. Nat.* 125:126-134.
- Oberprieler, R. 1999. The world's richest family: the private life of weevils, pp. 66-69 in J.M. Anderson, ed., *Towards Gondwana Alive*. Pretoria, Gondwana Alive Society.
- Otte, D. 1994. *The crickets of Hawaii*. Orthopterists' Society and Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- Wheeler, G.C. y J. Wheeler. 1953. The ant larvae of the myrmicine tribe Pheidolini (Hymenoptera, Formicidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 55:49-84.
- Wilson, E.O. 1975. Enemy specification in the alarm recruitment system of an ant. *Science* 190:798-800.
- Wilson, E.O. 1976. Which are the most prevalent ant genera? *Stud. Entomol.* 19:187-200.
- Wilson, E.O. 2003. *Pheidole in the New World: A dominant, hyperdiverse ant genus*. Harvard University Press.