

LAS COLONIAS DE HORMIGAS COMO INDIVIDUOS BIOLÓGICOS*

ANT COLONIES AS BIOLOGICAL INDIVIDUALS

ANA MARÍA MARTÍ BALSALOBRE

Graduada en Filosofía por la Universidad de Murcia

Murcia, España.

ambalsalobre@gmail.com

<https://orcid.org/0009-0001-1886-8305>



RESUMEN

En este trabajo abordo un caso específico del problema clásico de la individuación en la Filosofía de la Biología: el de las colonias de insectos, y en particular, de hormigas. El carácter individual de un conjunto de hormigas que forman una colonia puede ser objeto de controversia, ya que, desde un punto de vista intuitivo, no parece constituir un individuo. Mi objetivo es demostrar que las colonias de hormigas son individuos biológicos. Para ello, me centro en dos de los tipos de individuos más estudiados en la Filosofía de la Biología: los funcionales y los evolutivos, y examino si las colonias de hormigas cumplen con las condiciones necesarias para ser consideradas individuos en estos términos.

Palabras clave: hormigas; colonia; individualidad; individuo; individuación; funcional; evolutivo.

* Este artículo se debe citar: Martí Balsalobre, Ana María. "Las colonias de hormigas como individuos biológicos". *Revista Colombiana de Filosofía de la Ciencia* 23.47 (2023): 47-80. <https://doi.org/10.18270/rcfc.v23i47.4123>

ABSTRACT

In this paper, I address a specific case of the classic problem of individuation in the philosophy of biology: that of insect colonies, and in particular, ant colonies. The individual character of a group of ants forming a colony can be a subject of controversy, as, from an intuitive standpoint, it does not seem to constitute an individual. My goal is to demonstrate that ant colonies are biological individuals. To do so, I focus on two of the most studied types of individuals in the philosophy of biology: functional and evolutionary, and I examine whether ant colonies meet the necessary conditions to be considered individuals in these terms.

Keywords: ants; colony; individuality; individual; individuation; functional; evolutionary.

1. INTRODUCCIÓN

Una parte significativa del trabajo en Filosofía de la Biología se ha enfocado en el problema de la individuación (Clarke 2010). Al observar la vasta diversidad de seres vivos en el planeta, es común encontrar agrupaciones que, a primera vista, parecen constituir múltiples individuos pero que, en realidad, son solo uno. Este dilema empírico (determinar cuántos organismos tenemos ante nosotros) conduce finalmente a un problema filosófico. Seres vivos como plantas, simbioses, holobiontes y agrupaciones coloniales plantean desafíos en términos de individuación.

Por esta razón, tanto filósofos como biólogos han trabajado para esclarecer cuestiones empíricas y conceptuales sobre la individuación y la identidad de los seres vivos. Un enfoque común ha sido intentar establecer las condiciones suficientes y/o necesarias que deben cumplirse para constituir un individuo en la naturaleza viva, recurriendo a diversos aspectos fundamentales de esta disciplina. Este es un modo de abordar los dilemas empíricos que surgen en los reinos animal y vegetal.

Los problemas de individuación se ilustran más claramente con ejemplos específicos. El primer caso es el de la carabela portuguesa; aunque pueda parecer una medusa, en realidad es una agrupación colonial de hidrozooos sifonóforos. Estos hidroides se agrupan y dividen el trabajo para mantener viva la colonia. Fisiológicamente, la colonia actuaría como un único organismo, mientras que, morfológicamente, podrían identificarse numerosos organismos distintos (Hull 1992). El segundo ejemplo es el del hongo *Armillaria bulbosa*. Algunos biólogos lograron recolectar muestras de este hongo en un área extensa y, al confirmar que el material genético era idéntico, concluyeron que se trataba de un único individuo. Sin embargo, tras ciertas discusiones, quedó en el aire la cuestión de si realmente era un solo individuo o si, debido a su gran tamaño, se había fragmentado en distintos individuos funcionales. El último caso es el del calamar hawaiano, que interactúa con la bacteria *Vibrio Fischeri* para generar luz. Esta interacción establece una relación simbiótica en la que el calamar se protege de los depredadores. Gracias a la luz generada por la bacteria, la supervivencia del calamar aumenta. La pregunta que surge nuevamente es: ¿cuántos individuos tenemos? La respuesta podría ser doble: dos individuos, la bacteria y el calamar por separado, o un único individuo formado por la combinación de ambos.

No cabe duda de que los casos mencionados plantean numerosas preguntas sobre el problema de la individualidad biológica. En todos ellos, los límites del individuo son difusos y necesitan de un análisis para responder a la cuestión de la individualidad. Sin embargo, hay un caso que ha capturado especialmente mi atención: el de las colonias de hormigas. En el ejemplo del calamar hawaiano, las bacterias no son visibles al ojo humano; a simple vista, no se diría que la causa de la luz del calamar es una agrupación de bacterias. El caso de las colonias de hormigas es distinto. Lo que se observa en la naturaleza normalmente son las hormigas de la colonia. Sin embargo, es bien sabido que su trabajo sirve a los intereses de una formación colonial. Las colonias de hormigas están compuestas por un gran número de hormigas que realizan funciones vitales conjuntamente. La mayoría de las hormigas obreras no se reproducen, sino que dependen de la hormiga reina para el crecimiento de la colonia y, por lo tanto, su supervivencia. Además, la obtención de alimentos está limitada a un pequeño número de hormigas, si lo comparamos con el tamaño de la colonia. El

hecho de que las hormigas se desarrollen y sobrevivan gracias a la agrupación colonial plantea un problema sobre cómo individualizarlas. Si cada hormiga necesita de la colonia completa para sobrevivir y si cada hormiga tiene una función específica que conforma la organización funcional de la colonia, ¿no podría ser que la colonia de hormigas constituya un individuo biológico?

Así, surge la pregunta principal de este trabajo: ¿son las colonias de hormigas individuos biológicos? El objetivo es responder afirmativamente a esta cuestión. Para ello, me enfocaré en dos tareas. La primera consiste en un análisis conceptual de conceptos directamente relacionados con las colonias de hormigas y la individuación. La segunda se centrará en el estudio empírico del funcionamiento de las colonias de hormigas. Abordaré la primera tarea analizando en el tercer apartado el término superorganismo y su relevancia en la Filosofía de la Biología. En el cuarto apartado, intentaré aclarar el concepto de individualidad. Para ello, presentaré una de las perspectivas sobre la individualidad en la Filosofía de la Biología reciente. Así, distinguiré distintos tipos de individuos, de los cuales destacaré dos: los individuos evolutivos, que constituyen una unidad de selección, y los individuos funcionales, cuyas partes tienen una organización funcional. La segunda tarea se abordará determinando, con base en nuestro conocimiento empírico de las hormigas, si las colonias de estas son o no individuos según distintos criterios. En los apartados cinco y seis, respectivamente, se evaluará si las colonias de hormigas son individuos evolutivos e individuos funcionales.

2. NOCIONES BÁSICAS

Antes de comenzar, es necesario aclarar algunos conceptos básicos: organismo, individuo funcional y colonia de hormigas. El concepto de “organismo” es fundamental en la Filosofía de la Biología. A menudo se ha considerado que organismos e individuos biológicos son sinónimos; sin embargo, para la mayoría de los filósofos de la biología, solo algunos individuos biológicos son *organismos*, y estos se corresponden con los individuos funcionales (Pradeu 2016; Godfrey-Smith 2009). Pradeu emplea un argumento histórico para defender esta equivalencia entre organismo e individuo

funcional; a lo largo de la historia de la biología, el término “organismo” se ha utilizado principalmente para referirse a una unidad funcional. He adoptado esta misma postura. Por lo tanto, cuando se hable de organismos, se estará haciendo referencia a individuos funcionales. No obstante, es importante recordar que no todos los autores hacen esta distinción. Muchos filósofos y científicos, al hablar de organismos, se refieren a un individuo de manera general.

Es importante señalar que también es común referirse a los individuos funcionales como individuos fisiológicos. El término unidad funcional es demasiado amplio y general; incluso una máquina podría considerarse una unidad funcional. Sin embargo, la fisiología se refiere específicamente al funcionamiento de los seres vivos. Adoptar esta noción puede ayudar a evitar confusiones, ya que se centra en la fisiología del ser vivo y no en otros contextos que puedan estar relacionados con el término funcional. A partir de ahora, ambos términos se utilizarán de manera indistinta.

Finalmente, dado que el objeto de este trabajo son las colonias de hormigas, parece pertinente explicar qué son y cuáles son sus características. Una colonia de hormigas es el agrupamiento en torno al cual las hormigas realizan su ciclo de vida. Este agrupamiento está organizado de forma eficiente, de manera que cada hormiga tiene una función determinada. Estas funciones son principalmente la recolección de comida fuera del hormiguero, el cuidado de las larvas y la protección de la colonia. Las hormigas que se ocupan de las dos primeras tareas pertenecen a la casta de las obreras, y las que se encargan de la función restante forman parte de la casta de los soldados. Además, la colonia está típicamente regida por la hormiga reina (a veces hay más de una), que es la que tiene la capacidad de poner huevos fertilizados. Esta es la organización principal de una colonia de hormigas.

3. LAS COLONIAS DE HORMIGAS Y SU ESTUDIO EN FILOSOFÍA Y EN BIOLOGÍA

La consideración sobre la individualidad de las colonias de hormigas no es nueva. El estudio de este tipo de agrupaciones ha llevado tanto a filósofos como a biólogos

a preguntarse sobre la individualidad de las colonias de insectos eusociales¹ (Seely 1989; Wheeler 1911; Wilson 1953). La pregunta es si nos encontramos ante una agrupación de individuos biológicos o ante un individuo por sí mismo. Esta pregunta no siempre es explícita, pero subyace en muchos de los estudios que se pueden encontrar (Hölldobler & Wilson 1990; Hölldobler 2009). Es importante determinar si estamos ante una entidad biológica o una mera agrupación de organismos, pues el estudio científico de la colonia puede variar según cómo lo consideremos. Si el individuo es la hormiga, se atenderán las propiedades y características de cada insecto en particular. Sin embargo, si se considera a la colonia como un individuo, el objeto de estudio serán las capacidades de la colonia como grupo.

Desde principios del siglo xx, la Biología se ha encargado de estudiar las colonias de insectos. Sin embargo, este problema puede ser inicialmente planteado desde la mera intuición; al preguntarnos por la individualidad de una colonia de hormigas, sería habitual pensar que esta es una agrupación de distintos individuos. Cada una de las hormigas se nos presenta intuitivamente como un organismo, por lo que, a primera vista, podría pensarse en la colonia más como una agrupación que como un individuo único. Sin embargo, al estudiar con detalle las colonias y su funcionamiento, esta intuición se desvanece. La prueba de esto está en la aparición del término ‘superorganismo’ y su definición (Wheeler 1911).

Un superorganismo puede definirse como un conjunto de seres vivos que tienen la capacidad de organizarse de manera análoga a las partes y procesos fisiológicos de los organismos. Este término fue creado específicamente para referirse a las colonias de insectos, pues la colonia realiza procesos fisiológicos de manera conjunta. En este sentido, observamos un claro viraje respecto a la primera intuición; si la colonia realiza procesos fisiológicos propios de un individuo, probablemente se deba a que esta constituye un individuo por sí misma. Las hormigas poseen ciertas

¹ Eusocialidad puede definirse como un alto nivel de organización social. Entre las características de esta organización puede mencionarse la cooperación en el cuidado de las crías, la superposición de generaciones entre adultos de la colonia y la división del trabajo según la capacidad de reproducción.

características que nos inducen a pensar en la colonia como el individuo. Por ejemplo, muestran cierta dificultad o aversión a introducirse en colonias ajenas y también cooperan para realizar funciones vitales como la reproducción o la adquisición de alimentos. Como señala Wheeler en su artículo fundacional,

la característica más general de la colonia de hormigas es su individualidad. Como una célula o una persona, se comporta como un todo unitario, manteniendo su identidad en el espacio, resistiendo a la disolución y, como regla general, a cualquier fusión con cualquier otra colonia de hormigas de la misma o distinta especie (Wheeler 1911 6-9).

Otros autores continuaron y desarrollaron esta misma idea sobre las colonias como superorganismos, es decir, como individuos (Cannon 1929; Parker 1924; Wilson 1953). A pesar de esta tendencia, existía un problema determinante en estas tesis: se basaban meramente en analogías. Por ejemplo, estas metáforas identificarían a los miembros de la colonia con las células de un organismo, las gónadas con las castas reproductoras, el sistema circulatorio con la distribución de comida y de feromonas, y el sistema nervioso con la comunicación entre los distintos miembros de la colonia. Es cierto que es fácil sentirnos atraídos por estas analogías; sin embargo, son insuficientes. Las metáforas, a menudo, crean una imagen de organización funcional que no está realmente justificada. Pueden ser útiles, pues señalan características importantes que merecen ser estudiadas más a fondo. Pero si señalamos, por ejemplo, que la comunicación entre las hormigas de una colonia es análoga al sistema nervioso de un organismo, debe demostrarse por qué. Para ello, hay que investigar cómo se comunican y cuál es su objetivo al hacerlo, no solo el hecho de que esa comunicación exista. Las equivalencias propuestas por estos autores de principios de siglo eran demasiado generales y no se ocupaban de los verdaderos mecanismos utilizados en las colonias. La analogía se convierte en una anécdota poco o nada relevante cuando el estudio científico de las colonias se especializa y avanza en la comprensión de capacidades concretas como la comunicación entre miembros de la colonia. Solo profundizando en el comportamiento y las funciones de la colonia se puede comparar ésta

con un individuo. Además, este tipo de analogías pueden descartarse también si se tiene en cuenta que podrían aplicarse a objetos sin vida, como una máquina. De la misma manera que se proponía que la comunicación entre hormigas era equivalente al sistema nervioso de un organismo, podría decirse que la corriente eléctrica de un aparato ejerce esa misma función. Una metáfora sin una especificación sobre ella no constituye un buen argumento.

Esta insuficiencia de las analogías y la importancia de la Biología evolutiva a partir de los años 50 provoca la desaparición temporal del término superorganismo en el mundo científico (Gibson 2012). Aun así, este término parece captar una idea importante, por lo que pronto volvió a resurgir como objeto de estudio (Hölldobler & Wilson 1990; Hölldobler 2009). Una vez pasado el apogeo del estudio de los genes y con la llegada de nuevas técnicas para el estudio empírico de las hormigas, parece que la noción de superorganismo se ha retomado con facilidad. Con estos avances y este retomado interés, es posible que se puedan crear nuevas analogías en un nivel más profundo que permitan justificar adecuadamente las colonias como individuo biológico. De esta manera, el superorganismo vuelve a utilizarse de forma contemporánea de la misma manera que en su aparición inicial. La diferencia principal es que el nivel de detalle y especificación de los procesos fisiológicos o evolutivos es mucho mayor.

El hecho de que el término ‘superorganismo’ haya aparecido y desaparecido en el mundo científico a lo largo del siglo pasado muestra cómo se forma el debate en torno a las colonias de hormigas. Este término dejó de utilizarse porque durante un período de tiempo la tendencia general era no considerar las colonias como individuos. Al volver a plantear esa posibilidad, el término resurge, y con ello el interés filosófico por la individuación de agrupaciones coloniales y de todo tipo de colonias.

Hay razones a favor y en contra de considerar a las colonias de insectos eusociales como un individuo o superorganismo. A favor, destaca principalmente el hecho de que la nutrición y la reproducción son labores de colonia. De esta forma, parece que la organización funcional de la colonia es equivalente a la de un organismo. En contra, se podría argumentar que, aun así, la función de reproducción es ejercida por miembros específicos de la colonia, y que es cada miembro el que nece-

sita nutrirse. No es la colonia quien se alimenta o se reproduce, sino cada miembro de ella. De esta manera, las opiniones al respecto son diversas y el debate sobre la individualidad de esta agrupación no queda completamente aclarado (Pradeu 2012).

Es importante señalar que, aunque aquí nos hayamos referido al superorganismo como un tipo de individuo que sería principalmente funcional, la mayoría de los filósofos de la Biología se han preocupado principalmente por aplicar un criterio evolutivo de individuación (Hull 1992; Wilson & Sober 1989). Existe mucha información sobre si estas agrupaciones son individuos evolutivos, mientras que su consideración como individuos fisiológicos ha suscitado menos atención. Esto se debe sobre todo al auge de la Biología evolutiva a partir de los años 50. El gran avance en el estudio de los genes y la evolución ha generado un gran interés por estos aspectos en todos los ámbitos. Además, se verá claramente que el debate sobre las colonias de hormigas como individuos evolutivos es un tema de gran interés y con numerosas hipótesis.

4. INDIVIDUALIDAD BIOLÓGICA Y TIPOS DE INDIVIDUOS

Hasta ahora se ha hablado de individualidad sin especificar a qué se hace referencia. Si se pretende responder a la pregunta “¿Son las colonias de hormigas individuos biológicos?”, primero debe responderse qué es un individuo biológico. Esta es una pregunta difícil que ha sido respondida de formas muy diversas (Clarke 2010; Pradeu 2016). Una manera de abordarlo es a través de un concepto de individuo biológico que incluye múltiples criterios (Wilson 1999). Existen seres vivos que no plantean dudas sobre si son un individuo o no, como por ejemplo, un perro. Tomándolos como ejemplos paradigmáticos, se puede proponer una manera de entender la individualidad. Un perro (entendido como un individuo paradigmático) posee las siguientes propiedades básicas:

- i) Particularidad: son objetos materiales y se pueden percibir por los sentidos.
- ii) Localización espacial: ocupan un espacio concreto.

- iii) Localización temporal: existen durante un período de tiempo específico, es decir, nacen en un momento concreto y mueren en otro momento distinto.
- iv) Continuidad espacio-temporal: se mantienen siendo los mismos tanto espacial como temporalmente. Sus límites espaciales delimitan un espacio continuo en cualquier momento dado.
- v) Composición de partes heterogéneas causalmente relacionadas: distintos tipos de células forman distintos tipos de tejidos y organismos.
- vi) Reproducción sexual: son producto de una reproducción sexuada y, además, tienen capacidad de reproducción.

Estas características son propias de los animales más comunes; son las propiedades más intuitivas, pero también pueden añadirse otras cuatro para complementar: posesión de un sistema nervioso, disfuncionalidad en caso de que alguna de sus partes sea retirada, rechazo de injertos que no provienen de él mismo y homogeneidad genética. En muchos casos puede creerse que cumplir con todas ellas es lo que hace a los animales superiores individuos. Sin embargo, existen numerosos seres vivos que no cumplen con todas estas propiedades, pero sí con algunas de ellas. Por esta razón, una de las formas de comprender la individualidad biológica es dividiéndola en distintos tipos. De esta manera, no es necesario que un ser vivo posea todas esas propiedades para ser considerado un individuo. Además, gracias a esta división es posible ocuparse de los seres vivos que plantean dudas sobre si son un individuo biológico o no. No todos los debates desaparecen con esta propuesta, pero sin duda proporciona en muchos casos una manera de aproximarse al problema. Así, cuando aparezca la pregunta sobre si un ser vivo es un individuo, habrá que especificar a qué tipo de individuo se está haciendo referencia.

Siguiendo el trabajo clásico de Wilson (1999), puede decirse que cuando se habla de un individuo biológico, en realidad se podría estar haciendo referencia a seis tipos distintos de individuos:

- i) Individuos particulares: un ser vivo es un individuo particular cuando no es ni una clase ni un universal abstracto; por ejemplo, no es un género ni una especie, es decir, tiene una materia física.
- ii) Individuo histórico: un ser vivo es un individuo histórico cuando está compuesto por partes espaciotemporalmente continuas.
- iii) Individuo funcional: un ser vivo es un individuo funcional cuando las partes que lo componen están causalmente integradas en una unidad funcional.
- iv) Individuo genético: un ser vivo es un individuo genético cuando todas sus partes comparten un genotipo homogéneo.
- v) Individuo de desarrollo: un ser vivo es un individuo de desarrollo cuando es el producto de un proceso de desarrollo.
- vi) Individuo evolutivo: un ser vivo es un individuo evolutivo cuando participa en un proceso evolutivo como una única unidad de selección.

Estos son los distintos tipos de individuos biológicos que se pueden distinguir a partir de las propiedades más básicas de los organismos más comunes. A partir de estos tipos, se puede plantear la pregunta sobre la individualidad de un ser vivo concreto. Hay que tener en cuenta que, dentro de cada tipo, existen distintos criterios que permiten valorar si se está ante un individuo. Por ejemplo, hay diversas maneras de responder a cuándo las partes de un ser vivo están causalmente integradas o cuándo un ser vivo es producto de un proceso de desarrollo. Por lo tanto, para poder responder a la pregunta ‘¿Es este ser vivo un individuo biológico?’, no solo habrá que especificar a qué tipo de individuo se refiere, sino también qué criterios deben satisfacerse para constituir un individuo de ese tipo.

La cuestión principal de este trabajo es si las colonias de hormigas son un individuo biológico. Para abordar la cuestión de la individualidad de las colonias, se han seleccionado solo dos tipos de individuos que sobresalen especialmente: los individuos funcionales y los individuos evolutivos, por ser los que han tenido mayor relevancia en la Filosofía de la Biología. Cuando un ser vivo es tanto un individuo

funcional como evolutivo, su grado de individualidad es muy alto.² Dentro de esta definición de individualidad, existen diversos grados. Si un ser vivo es únicamente un individuo evolutivo, como un gen, no puede tener la misma individualidad que un animal superior, que encaja en los criterios de todos los tipos de individuos.

La individualidad funcional y evolutiva son las más características de los animales superiores y los humanos. Por lo tanto, al centrarnos en estos tipos, se espera que si las colonias de hormigas satisfacen los criterios de ambos tipos de individualidad, se les pueda atribuir un alto nivel de individualidad. Los individuos evolutivos despiertan mayor interés debido al importante desarrollo de la Biología Evolutiva durante el siglo XX. Por su parte, los individuos funcionales reciben mayor atención por ser la definición más intuitiva; cuando normalmente nos referimos a un ser vivo, lo que tenemos en mente es algo muy similar a una unidad funcional, un ser vivo que puede mantenerse por sí mismo. Es por esta razón que, para intentar demostrar que las colonias de hormigas son individuos, nos centraremos exclusivamente en estos dos tipos. Si se demuestra cómo las colonias cumplen los criterios más básicos de cada tipo, será difícil negar su carácter de individuo.

² Se afirma así que existe una gradualidad en la individuación de cada uno de los individuos. La cuestión reside en que cada tipo de individualidad puede tener una relevancia distinta dependiendo de la perspectiva de estudio del organismo. Sin embargo, lo que se quiere señalar en este trabajo es que hay organismos biológicos que pueden carecer de ciertos tipos de individuación, lo que impide equipararlos con organismos complejos como los animales superiores. Tomando el ejemplo del gen, esto se manifestaría, por ejemplo, en que este es un individuo evolutivo, pero no necesariamente funcional. Sin embargo, si se demuestra que también lo es, significaría que el gen es un individuo de una manera más compleja y próxima a lo que habitualmente comprendemos por "individuo". Esto es precisamente lo que se pretende con el estudio de las colonias de hormigas. Al intentar demostrar que son ambos tipos de individuos, se busca resaltar que son individuos no solo a un nivel que podría resultar irrelevante para muchos estudios, sino que son individuos en dos aspectos muy relevantes del estudio biológico y de la individuación.

5. INDIVIDUOS EVOLUTIVOS

Un ser vivo es un individuo evolutivo si funciona como una unidad en un proceso evolutivo (Wilson 1999). En este sentido, un individuo se entiende como un ser vivo que responde a una ley evolutiva, como, por ejemplo, la selección natural. Si el ser vivo muestra cohesión frente a las fuerzas de la selección natural, entonces es un individuo evolutivo. La mayoría de los animales superiores forman una unidad de selección, pero otros seres vivos también pueden reaccionar de forma cohesiva ante la presión de la selección natural. Así, para determinar si las colonias de hormigas son un individuo evolutivo, es necesario averiguar si funcionan como una unidad en términos de reproducción, adaptación, selección natural, etc. Para abordar este problema, seguiré un enfoque dual. Por un lado, se discutirá el proceso de reproducción de la colonia. Dentro de los individuos evolutivos, Godfrey-Smith (2013) distingue a los individuos darwinianos, que engloban principalmente a cualquier ser vivo capaz de reproducción. Por otro lado, una vez demostrado que el individuo darwiniano es la colonia y no solo los miembros que se reproducen, se mostrará también que las colonias son un individuo evolutivo al formar una unidad de selección. No solo la reproducción ocurre a nivel colonial, sino que además la selección natural actúa a nivel de grupo.

Antes de poder presentar y explicar estos aspectos, es necesario entender por qué las colonias de insectos eusociales representan un desafío para la biología evolutiva. El problema principal es que estas colonias están compuestas por miembros que no son capaces de reproducirse, lo que plantea una dificultad para la teoría de la evolución, ya que sin reproducción no puede haber evolución. En este sentido, parece imprescindible considerar el conjunto de la colonia. No se pueden explicar todos los avances evolutivos de las hormigas considerando solo a la reina o solo a las obreras, ya que ninguna puede desarrollarse sin la otra. Por lo tanto, ofrecer una explicación completa de cómo afecta la selección natural a las hormigas requiere incluir a la colonia entera. Esto no significa que se pueda afirmar directamente que la unidad de selección es la colonia. Por el contrario, existen teorías que toman en cuenta esta particularidad de los insectos eusociales pero sostienen que cada miem-

bro particular de la colonia es la unidad de selección. Tal es el caso de la adaptación inclusiva y la selección de parentesco, hipótesis en las que la unidad de selección es la hormiga individual y no el conjunto (Kramer & Meunier 2016). Estas teorías se oponen a la tesis principal que se defenderá en este apartado y que abordaré al final, intentando mostrar su insuficiencia explicativa cuando se aplican de manera aislada.

La tesis principal que se defenderá es, por lo tanto, la individualidad evolutiva de la colonia, basada en que la unidad de selección es la propia colonia, es decir, que se da lugar a la selección de grupo. Como término utilizado en Biología, la selección de grupo ha experimentado un proceso similar al del superorganismo. Tras ser propuesta como teoría, consigue algunos adeptos (Wilson 1953; Wynne-Edwards 1962) para luego perder terreno frente a las teorías opuestas que se han mencionado. Sin embargo, la selección de grupo resurge con más fuerza gracias a la idea de que la selección puede ocurrir a diferentes niveles (Godfrey-Smith 2009; Okasha 2006; Gardner and Grafen (2009)). El debate, tanto en Biología como en Filosofía de la Biología, sobre cuál es la mejor opción sigue abierto. En cualquier caso, numerosos autores defienden la selección de grupo. La intención de este apartado es también respaldar esa idea, ya que es la que permite considerar a las colonias de hormigas como individuos biológicos.

5.1. INDIVIDUOS DARWINIANOS

Antes de centrarnos en la teoría de la selección de grupo, parece apropiado mostrar cómo las colonias de hormigas se ajustan a la definición más sencilla de individuos evolutivos. Esta definición es proporcionada por Godfrey-Smith (2013) bajo el término “individuos darwinianos”. La selección natural ocurre en cualquier conjunto de seres vivos que presenten variación y herencia genética, así como diferencias en el éxito reproductivo. Es decir, los seres vivos que se incluyen en esta categoría de individuos son aquellos que pueden reproducirse. La idea principal es que sin reproducción no puede haber evolución. Aquí, la individualidad evolutiva no se determina por el nivel en el que ocurre la selección natural, sino que lo único relevante es

que dicha selección pueda tener lugar. De este modo, la reproducción está intrínsecamente ligada a la individualidad evolutiva.³ Aplicar este concepto de individuos evolutivos a las colonias de hormigas es relevante. Antes de determinar en qué nivel ocurre la selección natural, es necesario verificar que la reproducción es un esfuerzo colectivo de la colonia.

La reproducción es un tema recurrente en el estudio de las hormigas. Generalmente, la hormiga reina es la única encargada del proceso de reproducción. Mientras tanto, el resto de las hormigas de la colonia alimenta tanto a la reina como a las larvas para facilitar su desarrollo. La mayoría de las castas de hormigas son estériles, es decir, no pueden reproducirse.⁴ Si lo crucial en relación con los individuos darwinianos es la reproducción, parece que la mayoría de las hormigas, consideradas individualmente, plantearían dudas acerca de su individualidad darwiniana. Dado que las hormigas han experimentado cambios evolutivos, parece sensato considerar que la reproducción en estos insectos ocurre a nivel colonial.

Dicha solución es viable de la siguiente manera. Godfrey-Smith distingue tres tipos de seres vivos que pueden ser individuos darwinianos en función de su capacidad para reproducirse: simples, con andamiaje y reproductores colectivos. Los ejemplos más claros son las células para los simples, los virus para los con andamiaje y las colonias de insectos eusociales para los reproductores colectivos. Evidentemente, este último tipo es el relevante en este caso. Para que un grupo de seres vivos con capacidad de reproducción sea considerado un reproductor colectivo, debe cumplir en gran medida ciertas características: división entre generaciones, alta especialización reproductiva y alta integración del colectivo. Las colonias de hormigas satisfacen estas características en un alto grado. Su especialización reproductiva es muy

³ La reproducción también puede estar vinculada a la individualidad fisiológica, ya que esta es una función básica de los seres vivos. Sin embargo, en este contexto, solo se está considerando en relación con la teoría de la evolución. Para que pueda haber evolución en un ser vivo, debe existir algún tipo de reproducción.

⁴ Algunas no son estériles y pueden poner huevos, pero muchas veces aunque tengan esta capacidad no la llevan a cabo.

elevada, ya que la organizan de tal manera que la mayor parte del funcionamiento de la colonia está orientado hacia ella. Como se ha señalado, la reina es la única que puede reproducirse y solo puede poner huevos si es alimentada y si el resto de las hormigas se encarga del mantenimiento de la colonia; por lo tanto, la colaboración de las demás es esencial. La integración de la colonia también es muy alta por estas mismas razones y por su organización en la recolección de comida. Dadas estas características, la colonia se constituye como un reproductor colectivo y no como un mero conjunto de seres vivos que se reproducen. Por lo tanto, puede considerarse como un individuo darwiniano.⁵

5.2. SELECCIÓN DE GRUPO⁶

Se ha demostrado que las colonias de hormigas son individuos darwinianos, es decir, la reproducción tiene lugar a nivel colonial. Sin embargo, el interés principal radica en determinar si la colonia constituye una unidad de selección. Esta posibilidad se conoce como selección de grupo, un mecanismo en el que la cooperación entre un conjunto de individuos es objeto de selección natural. Si se puede demostrar que la fuerza selectiva opera a nivel colonial y no a nivel de cada miembro individual, entonces se podrá concluir que la colonia es un individuo evolutivo. El objetivo de Wilson y Sober en su artículo *Reviving the Superorganism* (1989) es defender esta idea aplicada a los superorganismos. Su tesis principal es que los superorganismos pueden constituir una unidad de selección. Esto implica que las colonias pueden ser un individuo evolutivo de la misma forma que lo son un perro o un ser humano.

⁵ Este tipo de individuo, en función de las características necesarias para su existencia, es bastante general. De este modo, la sociedad humana también podría considerarse un individuo darwiniano, ya que cumple con estas mismas características. Por esta razón, es necesario profundizar más en la selección de grupo. Si esta última es viable, la individualidad de las colonias se hace más evidente.

⁶ Véase, Grader & Grafen 2009

Sustentan esta tesis apelando a la noción de adaptación; cualquier entidad con capacidad de adaptación puede experimentar procesos evolutivos. Esta idea nos permite afirmar que un grupo de individuos puede constituir una unidad de selección: si la selección natural actúa sobre un ser humano considerado como un conjunto de genes, también puede actuar sobre un grupo de individuos teniendo en cuenta los alelos en juego en dicho grupo.⁷

Para ilustrar esto, resulta esclarecedor el ejemplo de Wilson y Sober. La evolución está intrínsecamente ligada a la herencia genética. Si hay un alelo que mejora la supervivencia de un individuo, este podrá mejorar su adaptación, lo que a su vez potenciará su capacidad reproductiva y, por ende, la herencia de ese alelo en su descendencia. En el contexto de grupos de individuos, el ejemplo consiste en imaginar una especie de insectos que depositan sus huevos en agua estancada. Supongamos que hay individuos con características distintas en esta especie; uno de los tipos podría contribuir a mejorar la supervivencia de los demás. Podría haber un tipo capaz de eliminar sustancias nocivas del agua estancada (tipo A) y otro que no tenga esa capacidad (tipo B). Si en la misma masa de agua hay huevos de ambos tipos, el tipo B experimentará una mejor tasa de supervivencia gracias al tipo A. Lo que se busca demostrar es que, de la misma manera que un alelo experimenta un proceso evolutivo en un individuo específico, el insecto experimenta cambios evolutivos a través de la selección de grupo.

Sin embargo, es importante considerar que la descendencia del tipo A podría ser más numerosa que la del tipo B, dado que es el tipo A el que posee el rasgo de supervivencia más efectivo. Este argumento se ha utilizado para defender la selección individual sobre la selección de grupo. No obstante, Wilson y Sober identifican una contradicción en este razonamiento. En el caso de los individuos, es necesario que existan diferentes alelos, al igual que había diferentes tipos de insectos. Y entre esos

⁷ Un alelo es una de las distintas formas en que puede manifestarse un gen. Un mismo gen puede tener varios alelos, aunque no todos se expresan.

alelos, hay uno que facilita una mejor adaptación. En otras palabras, la situación es la misma en ambos casos, pero en diferentes niveles. Por lo tanto, si se rechaza la selección de grupo, también debería rechazarse la selección individual. De este modo, no se puede utilizar la mayor supervivencia del tipo A sobre el tipo B como argumento en contra de la selección de grupo. Al igual que la teoría de la evolución se aplica a individuos específicos (como un perro o un humano), también puede aplicarse a conjuntos de individuos. En este sentido, algunos grupos funcionan como un individuo, ya que actúan como una única unidad de selección.

Una vez que se ha demostrado cómo se produce la selección de grupo, es crucial detallar los requisitos necesarios para que esta tenga lugar. En otras palabras, deben existir ciertas características específicas que permitan que un conjunto de individuos se convierta en una unidad de selección. Wilson y Sober (1989 8-10) proponen las siguientes condiciones para que esto sea posible:

- i) Subdivisión de una población en distintos grupos.
- ii) Propiedades variadas dentro del grupo que afectan al número de descendientes (adaptación de grupo).
- iii) Variación de la adaptación de grupo causada por variación genética heredable.
- iv) La adaptación de los individuos dentro del grupo debe ser equivalente.

Estas son las condiciones necesarias para que la selección natural pueda operar a nivel de grupo. Las colonias de hormigas satisfacen claramente al menos los tres primeros requisitos. En relación al primer punto, hay una división clara en la colonia en diferentes castas, como ya se observó al definir una colonia de hormigas. El segundo requisito se cumple dado que diferentes colonias de hormigas presentan distintas características. Algunas pueden adaptarse mejor a las condiciones de temperatura, mientras que otras perfeccionan su comunicación para obtener alimento de manera más eficiente. Estas capacidades adaptativas de cada colonia influyen en el número de descendientes; a mejor adaptación, mayor crecimiento de la colonia. La tercera condición también se cumple, ya que la reproducción en las hormigas es haplodi-

ploide,⁸ de manera que existe variación genética. Finalmente, es difícil determinar si se cumple la cuarta condición. En el siguiente apartado se abordarán los problemas que podrían surgir. Por el momento, basta con señalar que es una hipótesis plausible.

La argumentación de Wilson y Sober, como se puede observar, también se fundamenta en cierta analogía. Lo que se ha demostrado es cómo los grupos de individuos son afectados por la evolución de una manera similar a los individuos aislados. Sin embargo, las condiciones requeridas van más allá de la superficialidad típica de las analogías adoptadas a principios de siglo. Al exigir estas condiciones específicas, se alcanza un nivel más especializado que permite descartar a muchos conjuntos de individuos como entidades individuales. De hecho, estos dos autores solo reconocen otros dos grupos que cumplen con estas características: asociaciones de foresis y hongos celulares mucosos.⁹ En cualquier caso, se ha demostrado que estas condiciones pueden ser satisfechas por las colonias de hormigas, lo que sugiere

⁸ En este modo de reproducción, el sexo se determina por el número de cromosomas que recibe la descendencia. Cuando una hembra es fecundada por un macho, el resultado son solo hembras. Si la hembra no es fecundada, entonces solo se producirán machos. Los machos son haploides, es decir, tienen un solo juego de cromosomas, lo que elimina la variación genética en ellos. Sin embargo, las hembras son diploides y, por lo tanto, tienen dos juegos de cromosomas. De este modo, se introduce una variación genética heredable en las colonias.

⁹ La foresis, también conocida como foresia, es un tipo de relación de comensalismo en el que una especie obtiene beneficios mientras que la otra no experimenta ningún perjuicio. Cuando un organismo se adhiere al exterior del cuerpo de otro con el único propósito de ser transportado, se denomina foresis. En esta relación, se distingue entre el organismo transportado, también llamado hospedador, y el organismo transportador. Aunque hay casos en los que el organismo transportado se alimenta del organismo transportador, creando una relación parcialmente parasitaria y parcialmente forética, el organismo transportado no tiene un impacto negativo en la vida del organismo que lo transporta. Por otro lado, aproximadamente seis grupos de organismos eucariotas reciben el nombre de moho mucoso. La formación de agregados multinucleados (plasmodios) o multicelulares (seudoplasmodios) en alguna etapa de su ciclo de vida es una característica común de estos grupos. El grupo específico denominado “hongos celulares mucosos” se distingue por tener pseudoplasmodios, que son agrupaciones de células ameboides. Estos nunca son parásitos, no generan zoosporas y se alimentan de bacterias.

que la selección natural opera a nivel de grupo en ellas. En otras palabras, las colonias pueden constituir una unidad de selección y, por lo tanto, un individuo evolutivo.

5.3. SELECCIÓN DE PARENTESCO Y SELECCIÓN MULTINIVEL

Se ha señalado que una de las características necesarias para que una colonia sea considerada un individuo evolutivo podría ser cuestionable. Esta es la condición de que no pueden existir diferencias en la adaptación entre los miembros del grupo. Si aplicamos esta condición a las colonias de hormigas, se deduce que no podrían existir conflictos relacionados con la subordinación a la colonia. Si se observan comportamientos contraproducentes en los miembros de la colonia, es porque intentan adaptarse de una manera diferente. Aunque no son muy numerosos, existen estudios que confirman la presencia de estos comportamientos (Seeley 1989 y 2014). Una teoría que podría explicar tanto estos comportamientos como el funcionamiento normal de una colonia es la selección de parentesco.

La selección de parentesco es una forma de adaptación cooperativa entre individuos emparentados que favorece el éxito reproductivo del grupo sobre el interés de supervivencia individual. Este tipo de altruismo surge con el objetivo de asegurar la producción de descendencia. Aunque pueda parecer que se trata de una forma de selección de grupo, la unidad de selección en este caso es la hormiga individual, no el conjunto. En realidad, cada hormiga debe ser altruista y adoptar esta forma de adaptación. El objetivo principal de la selección de parentesco no es el éxito de la colonia, sino asegurar la herencia genética de cada hormiga obrera a través del nacimiento de sus hermanas. Esta forma de adaptación también explica los conflictos que pueden surgir en la colonia. Cuando una hormiga se opone al funcionamiento habitual, lo más probable es que lo haga porque considera que el éxito reproductivo sería más favorable de otra manera. Así, por ejemplo, es posible que en ocasiones las obreras rechacen a su reina en favor de otra.

El problema de esta teoría es que sitúa la adaptación a nivel individual. Según ésta, es cada hormiga la que adquiere un factor altruista para asegurar su descenden-

cia, por lo que la selección de grupo quedaría invalidada. Parece que, si la selección de parentesco fuera la teoría correcta, se debería descartar que las colonias puedan ser individuos evolutivos.¹⁰ Sin embargo, este problema queda fácilmente descartado; existe otra teoría que se superpone tanto a esta como a la de selección de grupo. La selección multinivel permite afirmar que ambos tipos de adaptación pueden coexistir. Postula que la selección natural actúa en varios niveles distintos de organización biológica. Esta es la teoría más ampliamente aceptada, ya que de esta manera tanto la selección de grupo como la de parentesco pueden explicarse adecuadamente. Por separado, ambas teorías plantean problemas, pero si se acepta que actúan conjuntamente, la explicación es más contundente. Así, aunque la selección de parentesco ocurra a nivel individual, es evidente que esta permite que el conjunto también sea capaz de una mejor adaptación. Una hormiga se adapta de manera que obtiene un beneficio (el de asegurar la descendencia), pero esa adaptación provoca al mismo tiempo una adaptación grupal que asegura la descendencia de toda la colonia.

Tres fuerzas de selección natural pueden distinguirse en el funcionamiento del superorganismo de acuerdo al objeto de selección: selección de grupo (entre grupos), la diferenciación de supervivencia y reproducción de grupos cooperativos enteros como resultado de la frecuencia y tipo de alelos codificando acciones sociales en cada uno: selección directa individual (dentro de los grupos), acumulado desde la diferencia de supervivencia personal y reproductiva de cada uno de los miembros de la colonia; y selección de parentesco, diferencias en la adaptación de los miembros de la colonia debido a estos favoreciendo o desfavoreciendo a otros parientes que no son sus descendientes directos (Hölldobler & Wilson 1990 347-350).

En vista de la teoría multinivel y su aceptación en los estudios de biología evolutiva, parece adecuado concluir que la selección de grupo es un fenómeno real en las colonias de hormigas. Independientemente de que la selección natural pueda actuar también a nivel individual, lo importante en este caso es que la selección de

¹⁰ Supone un verdadero problema porque la selección de parentesco es una teoría muy aceptada y desarrollada en el paradigma científico (Gardner et ál. 2011).

grupo es una fuerza a tener en cuenta. De esta manera, puede concluirse finalmente que las colonias de hormigas pueden caracterizarse como individuos evolutivos por sí mismas.

6. INDIVIDUOS FUNCIONALES O FISIOLÓGICOS

Finalmente, aparece la pregunta sobre la individualidad fisiológica de las colonias de hormigas.¹¹ Según lo visto al principio respecto a los superorganismos, la pregunta sobre si las colonias de hormigas son o no individuos fisiológicos continúa abierta. Recordemos que por individuo fisiológico nos referimos a un ser vivo cuyas partes que lo componen están integradas causalmente en una unidad funcional. En este sentido, parece que la organización de la colonia constituiría fácilmente un organismo. Según Hölldobler y Wilson (1990) concebir la colonia como un todo organizado tiene una implicación en las categorías de organización social. Es decir, dependiendo del genotipo de la colonia se establece un sistema de castas y de comunicación específico, dependiendo del entorno completo de la colonia. La división en castas y el reparto de funciones se ajustan a la definición en la que las partes se integran para constituir un todo.

Sin embargo, esta división no es suficiente. En primer lugar, debe tenerse en cuenta que la integración de partes para formar un todo también puede aplicarse a una máquina. Las partes de cualquier máquina se organizan para que funcione, pero eso no las convierte en un organismo. Podría pensarse que esto no supone realmente

¹¹ Vamos a utilizar exclusivamente el término individuo fisiológico en este apartado. La razón de esto es que dentro de los individuos evolutivos estos pueden definirse como “seres vivos que se organizan funcionalmente para sobrevivir y reproducirse en su entorno a través del proceso de selección natural” (Wilson & Sober 1989: 2). Esta manera de describir a los individuos evolutivos implica una funcionalidad, por lo que utilizar el término funcional puede dar lugar a confusiones. Aunque exista esta funcionalidad, los criterios que estamos utilizando son exclusivamente evolutivos, por lo que no estamos hablando en realidad de individuos funcionales según los entendemos aquí, es decir, referidos a la fisiología.

un problema, ya que la organización de la colonia involucra funciones propias de los seres vivos, como la nutrición y la reproducción. Sin embargo, tampoco parece que estas dos funciones sean suficientes.

Por una parte, la organización colonial relacionada con la nutrición tiene como objetivo principal la adquisición de alimentos; un grupo de hormigas de la colonia consigue comida para el resto. Sin embargo, la adquisición de alimentos no forma parte de lo que constituye un organismo. Cuando un padre proporciona comida a su hijo, no cuestionamos la individualidad fisiológica del niño. Por otra parte, la reproducción sí es una característica fisiológica de un organismo, lo que sugiere que podría constituir la colonia como un individuo fisiológico. No obstante, la reproducción parece ser más relevante en este caso para la capacidad evolutiva que para la fisiológica. En el caso de los seres humanos, no dudamos de su individualidad fisiológica cuando son estériles o eligen no reproducirse. De esta forma, la reproducción tampoco parece una capacidad fisiológica suficiente para constituir las colonias como individuos fisiológicos. En realidad, los organismos se distinguen por otras características más específicas. Cuando se habla de unidad funcional, se hace referencia a una integridad funcional superior de la entidad biológica como un todo. Es por esta razón que hay que referirse a aspectos más distintivos de la fisiología del ser vivo, como por ejemplo, la inmunología, el metabolismo o la homeostasis.

El criterio más habitual para delimitar los individuos fisiológicos es el metabólico. Este es el punto de vista más tradicional; existe un individuo fisiológico cuando las partes de un ser vivo “trabajan juntas para mantener la estructura del sistema utilizando fuentes de energía y otros recursos de su entorno” (Godfrey-Smith 2013 14). Sin embargo, existen otros criterios de gran relevancia que pueden ser útiles para esta delimitación. Los más interesantes son los criterios inmunológico y el homeostático.

Para considerar la colonia de hormigas como un individuo fisiológico, debe demostrarse que estos criterios se aplican a nivel colonial y no solo a cada hormiga en particular. Está claro que cada hormiga tiene un metabolismo y un sistema inmune, pero lo que nos interesa es determinar si existe alguna organización a nivel colonial de estos aspectos. Por esta razón, lo más adecuado es evaluar cada uno de los criterios

y considerar si pueden aplicarse a nivel de grupo. Se hará evidente de nuevo que la individuación biológica de las colonias supone un reto. El criterio inmunológico (Pradeu 2012, 2016) resultará confuso al intentar aplicarlo a las colonias, y el criterio metabólico, aunque a primera vista parezca zanjar la cuestión, podría plantear algunos problemas. De cualquier manera, si al aplicar estos criterios se demuestra que las colonias los cumplen en gran medida, podrán confirmarse como individuos fisiológicos.

6.1. CRITERIO INMUNOLÓGICO

La propuesta de Pradeu (2012) de adoptar el sistema inmunológico como la base mínima para delimitar un organismo ha sido bien recibida y comentada. La individualidad de un organismo depende de los procesos que permiten la organización de todas las partes que conforman un ser vivo funcional. La inmunología puede resultar útil para señalar el proceso más básico de todos por varias razones. La primera es que supone el mecanismo que acepta o rechaza los seres vivos que se introducen en el organismo y que pueden formar parte de él. Por lo tanto, el sistema inmunológico puede marcar los límites de un organismo. Además, muchos de los seres vivos más simples a los que normalmente atribuimos individualidad poseen este sistema, como los animales superiores. Así, las principales ventajas de este criterio son que permite vislumbrar la individualidad fisiológica de los seres vivos atendiendo a aquello que los hace únicos y que permite limitarlos espacio-temporalmente.

Este criterio resulta útil para resolver casos en los que surge un problema en la individuación de un ser vivo. Por ejemplo, en el caso de la carabela portuguesa mencionado en la introducción, se podría determinar en qué nivel se encuentra el individuo si existiera una respuesta inmunológica clara en uno de estos dos niveles (a nivel colonial o de los distintos hidrozooos). En cualquier agrupación simbiótica o colonial similar, el criterio inmunológico podría aplicarse de la misma manera para determinar cuál es el organismo: la agrupación entera o cada miembro de ella. Por esta razón, parece sensato intentar aplicarlo también a las colonias de hormigas.

Según el propio Pradeu (2012), para que una colonia de hormigas cumpla con el criterio inmunológico de manera que pueda considerarse como un individuo fisiológico, deben cumplirse dos requisitos. El primero es que deben existir fuertes intercambios bioquímicos entre los miembros de la colonia; el segundo es que la respuesta inmune debe ser claramente más fuerte a nivel colonial que a nivel individual. El primer requisito se cumple generalmente en las colonias, ya que las hormigas se comunican en gran medida mediante intercambios de feromonas. Sin embargo, es difícil confirmar el segundo requisito. Según algunos estudios (Cremer, D. Pull & Fürst 2018), podría resultar adecuado atribuir esta condición a las colonias. Por ejemplo, algunas especies de hormigas situadas cerca de ciertas esporas que podrían contaminarlas son capaces de generar una respuesta inmunológica social. Cuando detectan la infección por esporas, incrementan la higiene de la colonia e incluso algunas hormigas limpian a otras. También parece que son capaces de identificar en la colonia a las hormigas que han muerto por la infección para retirarlas de la misma.

Aunque parece que las colonias de hormigas son capaces de generar una respuesta inmune a nivel colonial, existen numerosos problemas para aplicar este criterio. El primero es que no todas las especies de hormigas son capaces de identificar la infección. En la mayoría de las colonias, cuando una hormiga se contagia con algún ácaro u otro ser vivo nocivo, el resultado suele ser una infección generalizada que provoca la muerte de la colonia. Esto implicaría que muy pocas colonias podrían considerarse organismos. Además, incluso cuando esta respuesta inmunológica a nivel colonial se produce, es difícil determinar si es más intensa a este nivel que a nivel individual. Otro problema es que existen pocos experimentos que puedan demostrar la respuesta inmunológica a nivel colonial. Las hormigas también retiran de la colonia a todas las hormigas que mueren, independientemente de si están infectadas o no. Aun así, no se sabe si actúan de esa manera para evitar enfermedades o simplemente por razones de higiene.

La conclusión de estos ejemplos y problemas es que el criterio inmunológico resulta difícil de aplicar en el caso de las colonias de hormigas. Si hubiera más investigación sobre estos fenómenos, quizá el criterio de Pradeu podría ofrecer una respuesta clara. Sin embargo, parece que en este caso su aplicación a las agrupaciones

de hormigas resulta demasiado ambigua. Por esta razón, el criterio inmunológico será descartado aquí como útil para determinar la individualidad de las colonias de hormigas. Esto no representa un problema mayor, ya que aún quedan dos criterios que son igual de importantes que el inmunológico. De hecho, podrían considerarse más básicos y, por lo tanto, más adecuados para la individuación de las colonias.

6.2. CRITERIO METABÓLICO

El criterio más simple y clásico para definir un organismo es que se trate de un ser vivo capaz de realizar el metabolismo (Bernard 1974). Esto se debe a numerosas razones. El metabolismo es el proceso que permite el mantenimiento de la vida en los organismos. Es un proceso en el que ocurren reacciones bioquímicas y fisicoquímicas que posibilitan el crecimiento, el mantenimiento de las estructuras, la respuesta a estímulos y la reproducción de los seres vivos. Sin duda, es uno de los procesos fundamentales de los seres vivos y, por ello, se establece como uno de los criterios paradigmáticos para la determinación de los individuos biológicos.

El objetivo principal del metabolismo en un organismo es la conversión de alimentos en energía para impulsar otros procesos celulares o en los nutrientes necesarios para la supervivencia del organismo. El metabolismo también puede referirse al conjunto de procesos básicos de un organismo, que incluyen la digestión y el transporte de sustancias a las células. De esta manera, para que una colonia de hormigas pueda considerarse un organismo, el proceso metabólico debe ser un esfuerzo colonial. Al principio, podría parecer difícil concebir que el metabolismo no sea algo exclusivo de cada miembro de la colonia. Sin embargo, el funcionamiento habitual de las colonias de hormigas se ajusta perfectamente a este criterio de individualidad:

La posibilidad de que las larvas sirvan como castas digestivas especializadas ha recibido un notable apoyo por una serie de estudios pertenecientes a la subfamilia Myrmicinae (...). Se ha mostrado que las secreciones estomacales de las larvas contienen lípidos y proteasas, pero no carbohidratos. En contraste, las

obreras producen carbohidratos en sus glándulas cefálicas, pero no proteasas. Por lo tanto, se propuso que las larvas proporcionaban proteasas a las obreras mientras que recibían carbohidratos a cambio. Un intercambio mutuo tal entre adultos y larvas puede contribuir a una digestión más eficiente (Hölldobler & Wilson 1990 221-223)

La conversión de alimentos en nutrientes como carbohidratos o proteínas es parte del proceso metabólico. Tal como muestra la cita anterior, las hormigas no son capaces de transformar los alimentos en todos los nutrientes necesarios para su supervivencia, sino solo en algunos de ellos. Necesitan que las larvas digieran y produzcan proteínas para poder obtenerlas. De lo contrario, su nutrición no sería adecuada y podrían morir. De hecho, cuando la hormiga reina de una colonia fallece, es común que el resto de la colonia siga el mismo destino. Una vez que ya no hay larvas de las cuales obtener ciertos nutrientes, el resto de la colonia comienza a desnutrirse y finalmente muere. Las larvas son puestas por la reina, pero su protección y alimentación son responsabilidad de toda la colonia. Por lo tanto, existe una dependencia metabólica entre las obreras y las larvas (que son criadas por toda la colonia), y no cabe duda de que el proceso metabólico es un esfuerzo colonial y no individual.

Dado que el metabolismo completo se produce a nivel colonial, se puede concluir, según este criterio, que la colonia constituye un individuo fisiológico. Sin embargo, hay que tener en cuenta algunas posibles objeciones. Podría argumentarse que, dado que algunas obreras también son capaces de poner huevos, estas podrían obtener los nutrientes de ellos. Si ese fuera el caso, podrían vivir independientemente de la colonia. También se podría rebatir que el esfuerzo de obtención de alimentos es principalmente de la hormiga, por lo que el metabolismo ocurre gracias a ella y no a la colonia. Pero la realidad es que el comportamiento habitual de una colonia de hormigas es el que se ha mencionado previamente. La colonia depende de todos sus miembros para obtener los nutrientes necesarios para su ciclo vital, y por lo tanto, el metabolismo se da principalmente a nivel colonial. De esta forma, si evaluamos la individualidad de una colonia según su metabolismo, parece que debe considerarse como un individuo fisiológico. Además, al aplicar el siguiente criterio reforzaremos

esta idea, ya que no solo se comparten nutrientes, sino que la colonia es capaz de regular el ritmo del metabolismo según los intereses del grupo.

6.3. CRITERIO HOMEOSTÁTICO

El último criterio es el que se refiere a la homeostasis de los seres vivos. Para definir la homeostasis debe tenerse en cuenta que esta puede entenderse como un proceso o un resultado. Por una parte, el resultado de la homeostasis es la autorregulación, de manera que se puedan mantener las propiedades y composición del medio interno de un ser vivo, ya sea afectado por cambios internos o no. Por otra parte, el proceso de la homeostasis es aquel en el que existen señales de que dicha autorregulación se está llevando a cabo (Turner 2000). El mantenimiento de la funcionalidad de un ser vivo es clave en la fisiología, y por lo tanto, supone un buen criterio para determinar la individualidad fisiológica de un ser vivo. Si existen evidencias de que existe una homeostasis de la colonia y que esta se produce como un esfuerzo colonial, podrá confirmarse que la colonia es en sí misma un individuo fisiológico.

En primer lugar, conviene recordar la división en castas de las colonias, ya que esta organización responde al entorno de la colonia y le permite desarrollarse adecuadamente. El esfuerzo para mantener el lugar de desarrollo de la colonia en el mejor estado posible es una responsabilidad colectiva, y se debe a las fuertes conexiones fisiológicas existentes en el grupo. Esta división podría considerarse una forma de homeostasis, pero como se ha visto al inicio del apartado, no es suficiente para constituir a las colonias como individuos fisiológicos. Por ello, parece necesario analizar procesos homeostáticos específicos llevados a cabo por las hormigas. Uno de los procesos básicos para lograr la homeostasis de la colonia es la termorregulación. La termorregulación es la capacidad de un ser vivo de ajustar su temperatura con el objetivo de estabilizar su propio entorno. Así, la homeostasis a nivel de colonia podría lograrse si se mantiene el estado normal del grupo mediante el control del clima del nido o la regulación de la densidad de población del grupo en su conjunto.

Si las colonias de hormigas pudieran realizar procesos de termorregulación a nivel grupal, entonces cumplirían con el requisito para ser consideradas individuos fisiológicos. Los fenómenos de autorregulación han sido objeto de investigación en colonias de insectos, especialmente en abejas, pero también en hormigas. El ejemplo más claro es el de las hormigas vivaques.¹² La termorregulación de este tipo de hormigas es especialmente destacable, aunque otras especies emplean mecanismos similares. Son capaces de mantener estable la temperatura de la colonia, incluso cuando el gradiente térmico del exterior es muy amplio. Es precisamente el metabolismo basal el que permite la producción de calor para mantener elevada la temperatura de la colonia (Franks 1989). Esto no solo demuestra que las colonias son capaces de procesos homeostáticos a nivel colonial, sino que también evidencia que estas hormigas pueden aumentar el ritmo de su metabolismo en el momento adecuado, lo cual confirma que es un fenómeno colonial.

La termorregulación no es el único proceso homeostático al que puede recurrir una colonia. Otro desafío común es el control de la población. En una colonia, a menudo existen distintos tipos de obreras con funciones variadas. Cuando uno de estos tipos se reproduce más de lo necesario o su mortalidad es elevada, la colonia puede liberar una feromona para equilibrar este desbalance. Dependiendo del efecto deseado, esta feromona puede acelerar o retrasar el desarrollo de las larvas, generando así el tipo de obrera requerido. Además, antes de que esta feromona actúe, si uno de los tipos de obreras tiene una densidad de población muy baja, será el otro tipo el que asuma la mayoría de las tareas. Sin embargo, si la proporción entre ambos cambia, el tipo que antes era minoritario puede pasar rápidamente a encargarse de las labores más pesadas de la colonia (Hölldobler & Wilson 1990). No cabe duda de que este es un mecanismo para controlar la población y redistribuir tareas, asegurando que la colonia permanezca siempre equilibrada y organizada.

¹² Son colonias de hormigas migratorias que se caracterizan por una gran cantidad de hormigas soldado.

Recapitulando, se han expuesto tres criterios diferentes para juzgar la individualidad de las colonias de hormigas. Aunque el primero de ellos, el inmunológico, parecía plantear dudas sobre dicha individualidad, los siguientes la han confirmado. Existen numerosos criterios para evaluar esta individualidad, y todos tienen cierto valor, ya que derivan de procesos básicos comunes en los organismos. Sin embargo, en este caso, la investigación sobre la inmunología grupal de las hormigas es escasa, por lo que no se puede afirmar de manera concluyente que las colonias sean individuos bajo este criterio. Aun así, la elección de los criterios metabólico y homeostático es suficiente para determinar si las colonias son individuos. En cierta medida, ambos criterios son más fundamentales que el inmunológico, lo que los convierte en una mejor opción. Por un lado, la homeostasis es el mantenimiento de la composición de un ser vivo; si esta no se da, el organismo está destinado a morir. Por otro lado, el metabolismo influye en todos los sistemas del organismo y permite a los seres vivos desarrollarse a partir de la ingesta de nutrientes; si un ser vivo no pudiera metabolizar nutrientes, también moriría. Por estas razones, no es problemático que la aplicación del criterio inmunológico no sea concluyente, ya que los otros dos criterios son más que adecuados. Considerando el metabolismo y la homeostasis, la investigación ofrece ejemplos claros en los que la colonia actúa como un individuo fisiológico.

7. NIVEL PRAGMÁTICO

La escasez de estudios inmunológicos sobre colonias de organismos ilustra cómo la biología conceptualiza y aborda el estudio de estos sistemas. En este trabajo, se ha enfocado principalmente en el nivel conceptual de todos los términos y análisis. Sin embargo, en la práctica científica, también se puede distinguir un nivel pragmático. El nivel conceptual se relaciona con la comprensión teórica y filosófica de los fenómenos biológicos, mientras que el nivel pragmático se refiere a cómo los biólogos investigan y experimentan en la vida real.

Si se consideraran las colonias como unidades fisiológicas independientes a nivel conceptual, probablemente se dedicaría más atención y recursos a los estudios

inmunológicos de las mismas. Esto se debe a que el sistema inmunológico es crucial para entender cómo los organismos individuales se defienden contra patógenos y mantienen la homeostasis. Sin embargo, en muchos casos, las colonias no se estudian desde esta perspectiva, lo que sugiere que la biología tiende a abordar estos sistemas de manera pragmática. El enfoque pragmático implica examinar las colonias como grupos y observar su comportamiento y rasgos generales. Esto puede incluir la distribución del trabajo, la coordinación entre las hormigas de la colonia y su impacto en el medio ambiente. Este método permite a los biólogos aprender mucho sobre las colonias y cómo funcionan como un todo, pero no aborda los aspectos inmunológicos a nivel individual.

La distinción entre los niveles conceptual y pragmático es relevante porque ambos ofrecen información útil sobre cómo se concibe y estudia la individuación de las colonias. El nivel conceptual, más vinculado a la filosofía de la biología, proporciona una comprensión teórica de las colonias y su papel en la naturaleza. Por otro lado, el nivel pragmático, fundamentado en la investigación empírica y experimental, ilustra cómo los biólogos abordan el estudio de las colonias en la práctica y qué aspectos consideran más relevantes en sus investigaciones.

8. CONCLUSIONES

Las colonias de hormigas, entendidas como superorganismos, plantean un dilema: pueden concebirse tanto como una agrupación de distintos individuos como un único individuo. Sus capacidades colectivas sugieren similitudes con otros individuos biológicos, pero ciertas propiedades generan dudas al respecto. Por eso ha aparecido la necesidad de preguntarnos por la individualidad de estas agrupaciones de insectos. Para abordar este tema, se ha centrado la atención en dos de los tipos de individuos más relevantes para la biología: los evolutivos y los fisiológicos.

A lo largo del trabajo se espera haber mostrado que las colonias de hormigas pueden considerarse individuos biológicos, ya que cumplen con las condiciones para ser los dos tipos de individuo más relevantes. Por un lado, en relación con la

pregunta de si las colonias de hormigas son individuos evolutivos, la respuesta es afirmativa. Las colonias de hormigas constituyen individuos darwinianos; es decir, la reproducción está a cargo de toda la colonia. Aunque generalmente solo la reina se reproduce, la alimentación y cría de las larvas es un esfuerzo colectivo. Además, la existencia de una adaptación evolutiva a nivel colonial también señala la individualidad evolutiva de estas agrupaciones de hormigas. Aunque también hay adaptación a nivel individual debido a la selección de parentesco, no se puede descartar la selección de grupo. De esta manera, adoptando una posición en la que la selección natural opera en diferentes niveles, se puede confirmar que las colonias de hormigas son un individuo evolutivo.

Por otra parte, se ha concluido positivamente acerca de la individualidad fisiológica de las colonias; al hacerlo, se ha puesto de relieve que la intuición de los biólogos de principios del siglo xx era más acertada de lo que se pensaba. Wheeler creó el término “superorganismo” porque creía firmemente que la organización funcional de la colonia era equivalente a la de cualquier otro organismo común. Su argumentación se basaba en analogías demasiado superficiales, por lo que fue descartada. Sin embargo, esas analogías solo requerían un análisis más profundo sobre las colonias. Al destacar cómo ocurren procesos concretos, esas analogías quedan justificadas. Aunque existan algunos problemas para que las colonias de hormigas cumplan con el criterio inmunológico (y aun así hay evidencias de que podría cumplirse), se ha mostrado que las colonias satisfacen los criterios metabólico y homeostático. La forma en que las colonias llevan a cabo estos procesos parece ser colonial y no particular. Por lo tanto, las colonias de hormigas también parecen ser individuos fisiológicos.

REFERENCIAS

- Bernard, Claude. *Lectures on the Phenomena of Life Common to Animals and Plants*. Springfield, Illinois: Charles C. Thomas, 1974.
- Cannon, Walter B. “Organization for Physiological Homeostasis”. *Physiological Reviews* 9.3 (1929): 399-431. <<https://doi.org/10.1152/physrev.1929.9.3.399>>

- Clarke, Ellen. "The Problem of Biological Individuality". *Biological Theory* 5.4 (2010): 312-25. <https://doi.org/10.1162/BIOT_a_00068>
- Cremer, Sylvia., D. Pull, Christopher., y Fürst, Matthias A. "Social Immunity: Emergence and Evolution of Colony-Level Disease Protection". *Annual Review of Entomology* 63.1 (2018): 105-123. <<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043110>>
- Franks, Nigel R. "Thermoregulation in Army Ant Bivouacs". *Physiological Entomology* 14.4 (1989): 397-404. <<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1989.tb01109.x>>
- Gardner, A. y A. Grafen. "Capturing the Superorganism: A Formal Theory of Group Adaptation". *Journal of Evolutionary Biology* 22.4 (2009): 659-671. <<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01681.x>>
- Gardner, A. et ál. "The Genetical Theory of Kin Selection". *Journal of Evolutionary Biology* 24.5 (2011): 1020-1043. <<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02236.x>>
- Gibson, Abraham H. "Edward O. Wilson and the Organicist Tradition". *Journal of the History of Biology* 46.4 (2012): 599-630. <<https://doi.org/10.1007/s10739-012-9347-3>>
- Godfrey-Smith, Peter. *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford University Press, 2009.
- _____. "Darwinian Individuals". *From Groups to Individuals: Evolution and Emerging Individuality*. Eds. Bouchard Frédéric, Haber Matt y Philippe Huneman. Cambridge: The MIT Press, 2013. 17-36. <<https://doi.org/10.7551/mitpress/8921.003.0005>>
- Hölldobler, Bert. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. New York: W.W. Norton & Company, 2009.
- Hölldobler, Bert., y Edward O. Wilson. *The Ants*. Springer Berlin Heidelberg, 1990. <<http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-10306-7>>
- Hull, David L. "Individual". *Keywords in Evolutionary Biology*. Eds. Fox Keller, Evelyn., y A. Lloyd Elisabeth. Cambridge: Harvard University Press, 1992. 180-187.

- Kramer, Jos y Joël Meunier. “Kin and Multilevel Selection in Social Evolution: A Never-Ending Controversy?” *F1000Research* 5.1 (2016): 776. <<https://www.doi.org/10.12688/f1000research.8018.1>>
- Okasha, Samir. *Evolution and the Levels of Selection*. USA: Oxford University Press, 2006.
- Parker, G. H. “Organic Determinism”. *Science* 59.1537 (1924): 517-521. <<https://doi.org/10.1126/science.59.1537.517>>
- Pradeu, Thomas. *The Limits of the Self: Immunology and Biological Identity*. Oxford University Press, 2012. <<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199775286.001.0001>>
- _____. “Organisms or Biological Individuals? Combining Physiological and Evolutionary Individuality”. *Biology & Philosophy* 31.6 (2016): 797-817. <<https://doi.org/10.1007/s10539-016-9551-1>>
- Seeley, Thomas D. *Honeybee Ecology: A Study of Adaptation in Social Life*. Princeton University Press, 2014.
- _____. “The Honey Bee Colony as a Superorganism”. *American Scientist* 77.6 (1989): 546-555. <<https://doi.org/10.4159/9780674043404-003>>
- Turner, J. Scott. “The Soul of the Superorganism”. *The Extended Organism: The Physiology of Animal-Built Structures*. Harvard University Press, 2000. 179-200.
- Wheeler, William Morton. “The Ant-Colony as an Organism”. *Journal of Morphology* 22.2 (1911): 307-325. <<https://doi.org/10.1002/jmor.1050220206>>
- Wilson, Edward O. “The Origin and Evolution of Polymorphism in Ants”. *The Quarterly Review of Biology* 28.2 (1953):136-156. <<https://doi.org/10.1086/399512>>
- Wilson, Jack. *Biological Individuality: The Identity and Persistence of Living Entities*. Cambridge University Press, 1999.
- Wilson, David Sloan y Elliott Sober. “Reviving the Superorganism”. *Journal of Theoretical Biology* 136.3 (1989): 337-356. <[https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(89\)80169-9](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(89)80169-9)>
- Wynne-Edwards, V. C. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburg and London: Oliver and Boyd, 1962.