

FORO

**Entomología: Biodiversidad, Teorías Poblacionales y
Biología del Altruismo**

SCHNACK, Juan A.División Entomología, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n
1900 La Plata, Argentina; e-mail: js@netverk.com.ar

■ **RESUMEN.** Se analizan algunos aportes de la entomología al desarrollo y estado del arte de tres temas relevantes de la ecología y de la biología evolutiva. Para tal fin se discuten cuestiones relativas a la diversidad biológica en contextos inter e intra-específico, al crecimiento y a la regulación de las poblaciones animales, considerándose enfoques particulares de las genéricamente denominadas "teorías poblacionales", y a las bases biológicas del comportamiento de los insectos sociales. Esto último como base para la interpretación de la eventual manifestación de presiones de selección y extinciones diferenciales a niveles biológicos por encima del individual (selección familiar o de parentela, "kin selection").

PALABRAS CLAVE. Riqueza específica. Variaciones intraespecíficas. Crecimiento poblacional. Insectos sociales. Selección natural.

■ **ABSTRACT. Entomology: Biodiversity, Population Theories and Biology of Altruism.** This presentation is aimed at highlighting some contributions of entomological studies, to the development and state of the art of three relevant issues within the field of ecology and evolutionary biology. Hence, several considerations have been included referred to biological diversity among species and within species, animal populations growth and regulation, with regards to particular aspects of ecological topics widely regarded as "population theories", as well as biological peculiarities of social insects related to altruist behavior and the possible occurrence of differential extinctions above individual level (i.e., kin selection).

KEY WORDS. Species richness. Intraspecific variations. Population growth and regulation. Social insects. Natural selection.

INTRODUCCIÓN

La excepcional diversidad taxonómica y morfológica, la posibilidad de manipuleo en laboratorio, la manifestación de rasgos observables peculiares y la reconocida importancia aplicada que exhiben los insectos, ha hecho posible que a partir de observaciones individuales y de estudios de sus poblaciones naturales y experimentales, se hayan esclarecido aspectos teóricos y conceptuales relevantes de la ecología y biología

evolutiva, algunos de ellos verdaderos hitos en la historia de estas disciplinas.

De la variedad de temas que se han nutrido de la entomología, he seleccionado para esta presentación los que conciernen a la diversidad biológica, a aspectos específicos de las teorías relativas al crecimiento y regulación de las poblaciones animales y, finalmente, a las bases biológicas del denominado comportamiento altruista y, en relación con el mismo, a la postulada

existencia de unidades de selección por encima del nivel de organización individual.

BIODIVERSIDAD

La biodiversidad es un atributo que expresa la variación total de las formas de vida, incluyendo todos los niveles de organización biológica, desde los genes, los cromosomas, las poblaciones, las razas, las especies, las comunidades y los ecosistemas de una determinada región. La entomología ha aportado significativamente a su conocimiento, especialmente por la gran riqueza real y potencial de especies de insectos (Favila & Halfpeter, 1999), así como de variantes intraespecíficas de muchas de ellas (Solbrig & Solbrig, 1979).

Riqueza Específica

La riqueza específica, comprobada hace más de una década, reúne por lo menos 1,4 millones de especies vivientes: 250.000 corresponden a plantas superiores, 40.000 a vertebrados, 750.000 a insectos, incluyendo el resto de las especies a otros invertebrados, hongos y microorganismos (Wilson, 1992).

Algunas Estimaciones del Número de Especies de Insectos. El siguiente razonamiento (Raven, 1985) se basa en un argumento cualitativo: 1. Entre las especies descritas de aves y mamíferos, que representan una proporción representativa del número total estimado de ambos taxones, por cada especie de zonas extra-tropicales habría aproximadamente dos tropicales; 2. Las especies de las regiones boreales y templadas son mucho mejor conocidas que las tropicales, reuniendo los insectos aproximadamente dos tercios de todas las especies conocidas fuera de los trópicos. Si la relación entre insectos, desde el punto de las regiones aludidas, es similar a la referida para aves y mamíferos, podrían esperarse alrededor de dos especies aún no descritas de insectos tropicales por cada una conocida en las regiones boreal y templada. Siendo que el número total de especies estimado mediante este razonamiento oscila entre 3 y 5 millones, el de insectos fluctuaría entre 2,3 y 3,8 millones.

Un método directo para estimar el número total de especies de insectos, de especial

aplicación en zonas tropicales es mediante la realización del muestreo masivo de un determinado grupo en un área no explorada y determinar cual es el porcentaje de especies ya conocidas del total de la muestra. Un estudio de caso que encuadra en esta forma de estimar el número de especies es el referido a los hemípteros del bosque tropical lluvioso de Sulawesi en Indonesia (Hodkinson & Casson, 1991). De las 1960 especies de chinches terrestres muestreadas por estos autores, 63% eran desconocidas para la ciencia. Por un simple razonamiento matemático si este mismo porcentaje corresponde al total de especies de insectos aún no descubiertas, las aproximadamente 800.000 especies conocidas representarían el 37% del total, estimándose, en consecuencia, en alrededor de 2,2 millones el número total de insectos que poblarían el planeta.

Erwin (1982 y 1983) contabilizó 163 especies de coleópteros que vivían exclusivamente en la copa de los árboles de la especie *Luehea semmannii*, tiliácea de la selva lluviosa tropical de Panamá. Los coleópteros representan aproximadamente 40% del número total de especies de artrópodos terrestres. En consecuencia, la copa de un solo ejemplar de *L. semmannii* debería albergar alrededor de 408 especies de artrópodos terrestres. Se ha estimado que la parte superior de los árboles incluye alrededor de 67% de las especies de artrópodos; el 33% de las partes más bajas incorporaría 200 especies más, sumando todo el árbol unas 608 especies. Si *L. semmannii* fuese una especie típica del bosque lluvioso tropical en cuanto a la biodiversidad de su artropodofauna, las 50.000 especies arbóreas que existen en el trópico podrían contener un número cercano a los 30 millones de especies de artrópodos, de las cuales 25 millones serían insectos. Esta estimación podría ser tanto exagerada como prudente, dependiendo de las características de las especies arbóreas tropicales no consideradas en el ejemplo. Si *L. semmannii* reuniera un número mayor que el promedio de todas las especies arbóreas tropicales, estimar que sólo en los trópicos habría 10 millones de especies no sería del todo aventurado.

Acerca de las Estimaciones de la Riqueza de Especies de Insectos. La estimación de Erwin supera algunos cálculos más prudentes que sugieren que sólo se conoce alrededor de 15%

del número de especies de insectos, con lo cual este último estaría en el orden de los 5 millones. Considerando estimaciones directas y empíricas, así como indirectas y teóricas, el número total de especies contempla un rango que se extiende aproximadamente entre 3 millones y más de 30 millones (May, 1994).

La colosal riqueza de especies de insectos podría referirse, sin que ello implique necesariamente una sobreestimación, a decenas de millones. Esta inferencia podría sustentarse, más que en las estimaciones precedentes, a la elevada tasa de descubrimiento de nuevas especies de insectos por unidad de tiempo, como habitualmente se observa cuando un entomólogo aborda el estudio de un taxón poco investigado en una determinada región.

Las Causas de la Elevada Riqueza Específica de Insectos y la Necesidad de su Conservación.

Un intento de síntesis que explica la elevada diversidad que exhiben los insectos se apoya en los sencillos argumentos del entomólogo inglés T.R.E. Southwood, quien resuelve con tres palabras el porque del éxito evolutivo y la grandiosa diversidad de insectos: *tamaño, alas y metamorfosis*. La pequeñez de los insectos les ha permitido incorporarse a hábitats de imposible acceso para formas de mayor tamaño. Las alas constituyen un eficaz medio de dispersión que habilitan a muchas especies a realizar vuelos entre distintos países y aún continentes. La metamorfosis acentúa la segregación de nichos entre diferentes estados de desarrollo, atenuándose de este modo los efectos deletéreos de la competencia intra-específica. Sucesivos estados de desarrollo (e.g. larvas, adultos) de una misma especie de insecto pueden, paradójicamente, ser consideradas como especies diferentes desde el punto de vista ecológico, cuando exhiben desempeños u ocupan "nichos" disímiles, siendo lícito en estos casos considerarlas separadamente en los cálculos de índices de diversidad específica.

La elevada diversidad taxonómica que exhiben los insectos es comúnmente destacada como un rasgo que le confiere ventajas con relación a otros grupos taxonómicos. No ha sido infrecuente aseverar que la extinción de especies de insectos tendría efectos poco discernibles, en virtud de su elevada diversidad específica. Por otra parte, la

idea de conservación se asocia a menudo con grupos carismáticos tales como la "Ballena Azul", el "Oso Panda", los "Elefantes", los "Cóndores", pero raramente con los insectos (Schnack, 2002). Sin embargo, la conservación de una especie carismática dada, no sólo depende del cuidado que a ella se le dedique, sino también del mantenimiento de todos los procesos que hacen posible su reproducción y supervivencia. Procesos tales como reciclaje de nutrientes y polinización, de los cuales muchas especies de insectos participan decisivamente, son fundamentales para el sostenimiento de la vida en el planeta. Estos beneficios son escasamente referidos, en contraposición con el reconocimiento que se le asigna a los efectos deletéreos que producen los insectos, ignorándose que de las especies descritas de este taxón, sólo alrededor de 0,05% son catalogadas como perjudiciales.

Un hecho incontestable es que la conservación de la biodiversidad, actualmente amenazada por las diversas actividades humanas (Crisci *et al.*, 1996) sólo será posible cuando mayor sea la proporción de especies conocidas. A pesar de que los mamíferos, aves y plantas superiores han sido tradicionalmente utilizados como indicadores de la biodiversidad, ha habido, en las últimas décadas, una tendencia creciente a tener en cuenta a los insectos y a otros artrópodos para este tipo de estudios, siendo una de las razones más importantes para que esto suceda, que el número de especies de insectos reúne con seguridad más del 50% y, probablemente, teniendo en cuenta algunas estimaciones menos conservadoras, más del 80% de todas las especies del mundo (Favila & Halffter, 1999).

Abundancia, Biomasa y Variaciones Intrapoblacionales

Se ha afirmado, especialmente en discusiones informales entre naturalistas no biólogos - o entre biólogos no entomólogos - que, pese a que los insectos son excepcionalmente diversos desde el punto de vista taxonómico, tal diversidad no tendría una expresión decisiva en la biomasa, en comparación con la contribución que se espera de otros grupos de mucho mayor tamaño corporal y biomasa individual. Por otra parte, intuitivamente se puede llegar a subestimar la importancia de la biomasa de algunos grupos de insectos, cuya

riqueza de especies es muy inferior a la de otros. Las hormigas dan por tierra con esta idea; en su conjunto, como señalaran Hölldobler & Wilson (1994), contribuyen con la mitad o más, de la biomasa total de insectos del planeta, a pesar de que sus 9500 especies conocidas representan sólo 2% del total de especies conocidas de insectos. Los mencionados autores muestran una interesante comparación: en el bosque lluvioso de la cuenca del Amazonas: el peso seco de todas las hormigas es aproximadamente cuatro veces superior a la de suma del peso seco de todos sus vertebrados terrestres (anfibios, reptiles, aves y mamíferos).

Si se entiende por fenotipo, a cualquier rasgo observable, sea éste de carácter morfológico, fisiológico o de comportamiento (Barash, 1977) algunos grupos de insectos, especialmente los "eusociales" exhiben una notable diversidad, tanto morfológica, como funcional. Entre los insectos sociales del orden Hymenoptera, la reina y obreras son todas hembras diploides producidas a partir de óvulos fecundados por machos haploides. En *Apis* spp., por ejemplo, las hembras recién eclosionadas son larvas que tienen la potencialidad de desarrollarse como reinas o como obreras. Si la dieta de una hembra está primariamente basada en secreciones de glándulas mandibulares de las "hembras nodrizas", aquella se erigirá en reina. Si recibe mayor proporción de secreciones de las glándulas hipofaríngeas de las obreras, será una obrera (Chapman, 1998). En muchas especies de hormigas, la división del trabajo se manifiesta por la presencia, no sólo de las tres castas principales de hembras (obreras, soldados y reina), sino por "subcastas", especialmente de obreras. Una notable manifestación de variantes intraespecíficas, morfológicas y funcionales, se observa, por ejemplo, en sociedades de hormigas cortadoras de hojas y cultivadoras de hongos del género *Acromyrmex*. Sus obreras forrajeras de tamaño mediano se desempeñan fuera del nido mientras que las obreras pequeñas, mucho más numerosas, cuidan la huerta de hongos del interior del hormiguero. Sólo considerando las hembras estériles, a estas variantes morfológicas, se suman, además, obreras de mayor tamaño y los soldados. El número de diferentes subcastas de obreras de una especie de insecto social del orden Hymenoptera puede superar en algunos casos la media docena y podría aún ser mayor, si se consideraran como castas, de acuerdo con la teoría

ergonómica, las diferentes funciones que puede desempeñar un mismo individuo a lo largo de su ciclo vital ("polietismo temporal") (Wilson, 1975).

TEORÍAS POBLACIONALES

Los Factores Dependientes e Independientes de la Densidad

Las primeras teorías referidas al crecimiento y regulación de las poblaciones naturales de organismos que se centraran en la importancia relativa de los denominados factores dependientes e independientes de la densidad estuvieron inspiradas en estudios entomológicos. Fuera de la consideración de las poblaciones naturales, la influencia del aumento de la densidad en la disminución de la tasa de incremento poblacional fue formalmente expresada por primera vez en la ecuación logística del estadístico belga P.F. Verhulst, en base a datos de poblaciones humanas de Francia, Inglaterra, Bélgica y Rusia (Verhulst, 1838) y redescubierta por los científicos norteamericanos L. Pearl y L.J. Read (1920), a partir de datos de la población de los Estados Unidos de Norteamérica registrados desde 1790. Adoptando la ecuación logística, representada gráficamente por la curva de crecimiento sigmoidea, estos últimos autores proyectaron el crecimiento de la población hasta 1940.

En su discusión relativa a poblaciones naturales de insectos, Howard & Fiske (1911) sugerían la existencia de determinados "factores" del ambiente que podían eliminar una proporción constante de la población, independientemente de su densidad, especialmente ciertos eventos climáticos, tales como las sequías y las heladas, genéricamente denominados "factores catastróficos". En oposición, otros componentes del ambiente, tales como depredadores o enfermedades fueron denominados "factores facultativos" considerándose que la proporción de la población que era eliminada variaba en función de su densidad. Estos autores fueron los primeros en utilizar la denominación de factores dependientes e independientes de la densidad poblacional.

Una propuesta similar a la precedente fue la de Thompson (1928), quien utilizara los términos "individualizados" y "generales" con el mismo

significado que "facultativos" y "catastróficos", respectivamente.

Las investigaciones de Howard y Fiske como las de Thompson, sustentaron su enfoque teórico en las relaciones entre poblaciones de especies de polillas (Lepidoptera) (huéspedes) y los insectos que las consumían y parasitaban ("parasitoides").

Teorías con énfasis en los factores dependientes de la densidad. Una de las teorías más difundidas, apoyada en observaciones de poblaciones de insectos, postulaba que en las regiones favorables el número de individuos de una población tiende a crecer en forma progresiva, pero este incremento induce automáticamente una resistencia a la multiplicación. Tal resistencia puede deberse al agotamiento de los recursos, pero también al incremento inducido por el aumento del número de sus enemigos naturales. La acción recíproca entre la multiplicación y la resistencia inducida, facultó a la población a autorregularse, alcanzando o aproximándose al límite de sus posibilidades y las de su ambiente (Nicholson, 1933). La teoría de Nicholson fue sustentada por Nicholson & Bailey (1935) mediante la aplicación de un modelo referido a las interacciones depredador-presa y parásito- huésped. La invasión en Australia de la cactácea *Opuntia stricta*, originaria del Nuevo Mundo, y la interacción que posteriormente se generara entre éstas y la polilla *Cactoblastis cactorum*, especie nativa de la Argentina e introducida para su control, constituye un estudio de caso que se asimiló a esta teoría poblacional. En 1839, plantas de *O. stricta* provenientes del sur de Estados Unidos de Norteamérica fueron introducidas y plantadas en jardines en el este de Australia. En poco tiempo se dispersó hacia áreas naturales, reconociéndose como plaga en 1880, ocupando en los comienzos del siglo XX unos 40.000 km², principalmente en Queensland y Nueva Gales del Sur. De aproximadamente cincuenta especies de insectos introducidas para su control, sólo *C. cactorum* fue eficaz. Luego de iniciado el control biológico, *C. cactorum* comenzó a multiplicarse rápidamente destruyendo íntegramente las partes emergentes de las plantas, determinando que millones de larvas subalimentadas se encontraran con una escasez relativa del recurso alimentario, muriendo por ayuno. Debido a la disminución de la densidad poblacional de los lepidópteros, hubo un

resurgimiento de *O. stricta* en los siguientes dos o tres años, pero aquellos, a partir de números residuales, alcanzaron nuevamente elevadas densidades, destruyendo nuevamente a las cactáceas.

Acción combinada de factores dependientes e independientes de la densidad. Un estudio de caso. La acción combinada de factores dependientes e independientes de la densidad sobre una población natural de la chinche acuática *Belostoma oxyurum* de la "Laguna Los Talas" del Partido de Berisso (provincia de Buenos Aires) fue postulada por Schnack *et al.* (1981). A comienzos de 1979 se observaban los efectos de una intensa sequía, con notables efectos negativos en el balance hídrico de la laguna, masivamente invadida a principios del otoño por *Cygnus melancorhyphus* ("cisnes de cuello negro") (> 400 individuos). Los cisnes permanecieron en la laguna durante unos 15 días, consumiendo gran proporción de las hidrófitas allí presentes, especialmente lemnáceas y pontederiáceas, conjuntamente con los macroinvertebrados a ellas asociados, incluyendo *B. oxyurum*.

En las condiciones normales de ambiente estable y permanente que exhibía la laguna Los Talas, *B. oxyurum* era ostensiblemente más abundante que su competidora cogenérica más cercana, *B. elegans* (< 10 % del número total de individuos de *B. oxyurum*). Luego de la invasión de los cisnes la situación se revirtió, erigiéndose *B. elegans* en la especie dominante. En la población residual de *B. oxyurum* la fecundidad media de las hembras maduras aumentó significativamente en las épocas más críticas, disminuyendo gradualmente a medida que su densidad aumentaba y la laguna recuperaba su cobertura vegetal. Cuando la población de *B. oxyurum* alcanzó sus niveles habituales de densidad y la de *B. elegans* volvió a exhibir escasa representatividad, los valores de fecundidad media por hembra grávida eran similares a los que se registraran durante varios años, previos a la invasión de los cisnes.

Las causales ecológicas de un cambio tan notable en los valores medios de fecundidad, manifestados por la población de *B. oxyurum*, se atribuyeron a la acción combinada y subsecuente de factores climáticos y bióticos, aparentemente

no periódicos, y su posible influencia, merced a una inducción "denso-dependiente", en el incremento de la fecundidad media por individuo (Schnack *et al.*, 1981).

La Escasez de Recursos

De acuerdo con Andrewartha & Birch (1954), el número de individuos de una población puede verse limitada por dos causas principales: a) falta de recursos (e.g., alimentos, sitios para anidar), y b) inaccesibilidad del recurso, en relación con la capacidad de dispersión y búsqueda del animal. Andrewartha & Browning (1961) describen dos situaciones principales de escasez de recursos: escasez absoluta y escasez relativa.

Escasez absoluta. La escasez de un recurso es absoluta cuando la cantidad del recurso, independientemente de su accesibilidad, es insuficiente para satisfacer las necesidades materiales de vida de una población.

Andrewartha (1970) se refiere, entre otros ejemplos a la escasez por la que puede atravesar una población experimental de la mosca zumbadora *Lucilia sericata* (Calliphoridae) alimentada con carne. Con 1 Kg de carne se pueden criar alrededor de 1600 individuos que llegan al último estadio larval. Si la densidad es mayor que la mencionada, algunas larvas podrán completar su ciclo, pero otras no, pudiendo ocurrir en el caso de la utilización de un número mucho mayor de individuos, que ninguna de las larvas complete su ciclo. En la naturaleza, es frecuente que el número de larvas de estas moscas que se alimentan de carne en descomposición sea excesiva en relación con la biomasa del recurso trófico, al poner las hembras fecundadas un elevado número de huevos.

Escasez relativa. Hay situaciones en la naturaleza en las cuales el recurso es suficiente en cantidad para satisfacer los requerimientos de una población, aunque pueda resultar escaso por la dificultad de acceso hacia el mismo. Este tipo de escasez puede desencadenarse por factores ajenos a la población que explota el recurso o por el contrario, por los efectos de la población sobre el recurso. En consecuencia, la escasez relativa de recursos puede ser extrínseca o intrínseca.

Cuando anteriormente se hizo mención a la variación en la fecundidad como respuesta dependiente de la densidad en la chinche acuática *B. oxyurum* (Schnack *et al.*, 1981), no se consideró un rasgo peculiar que comparten todas las especies de la subfamilia Belostomatinae: los machos incuban sobre su dorso, los huevos que ellos mismos han fecundado. En consecuencia, la superficie dorsal de los machos es un recurso espacial de oviposición. El aumento observado en el número medio de óvulos maduros por hembra grávida puede ser una respuesta denso-dependiente, como se señalara anteriormente, pero también podría interpretarse como resultante de la escasa probabilidad de encuentros entre machos y hembras reproductivos en períodos de menor densidad poblacional. De existir una relación equitativa de sexos, el recurso "área de postura" sería abundante en términos absolutos, pero relativamente escaso dada la mencionada disminución de la probabilidad de contacto entre machos y hembras. Al ser más dispersas las áreas de postura, las hembras producirían óvulos, probablemente a una tasa normal, aunque los retendrían por más tiempo en sus gónadas. ¿Sería éste un caso de escasez relativa extrínseca? Aún si éste fuera el caso, no parece haber incompatibilidad entre dos teorías poblacionales aparentemente contrapuestas como son las ya referidas de Nicholson y de Andrewartha y Birch. En otras palabras, en el crecimiento y regulación poblacional habría una acción sinérgica de la escasez de recursos y de las respuestas dependientes de la densidad. El mismo razonamiento se aplicaría en el ejemplo citado de la interacción del lepidóptero *Cactoblastis cactorum* y la cactácea *Opuntia stricta*, que puede corresponderse con situaciones de escasez relativa intrínseca que sobrellevaría la primera por inaccesibilidad de la segunda, aunque fuera abundante en cantidad.

Compensación Poblacional

La escasez de recursos y la acción de factores dependientes de la densidad pueden ser analizados en forma conjunta a través del concepto de *compensación poblacional*, proceso por el cual el potencial reproductivo de individuos de una población se incrementa por disminuir la competencia por los recursos a medida que la población se empequeñece (Stark *et al.*, 1997). Este proceso ha sido observado frecuentemente

en poblaciones de insectos expuestos a remociones de individuos por pesticidas o desastres naturales, cuyos sobrevivientes al tener mayor abundancia y disponibilidad de recursos incrementan sus tasas reproductivas (Stark & Banks, 2003).

INSECTOS SOCIALES, ALTRUISMO Y SOCIOBIOLOGÍA

En 1964, el biólogo británico W. Hamilton aportaba los argumentos más contundentes referidos al altruismo en biología, a partir de sus investigaciones sobre la historia natural de insectos sociales, con demostraciones cuantitativas que se apoyaron en el uso de los coeficientes de parentesco propuestos por el célebre genético Sewal Wright.

El coeficiente de parentesco, r , expresa la proporción de genes compartidos por dos individuos por descendencia común, siendo posible que un determinado rasgo altruista sea favorecido, en tanto $1/k > r$, donde k es el cociente entre el beneficio del individuo receptor del comportamiento altruista y el costo correspondiente al "benefactor".

Utilizando el coeficiente de parentesco, las ideas de Hamilton (1964) reforzaron significativamente la teoría de la selección familiar o de parentela ("kin selection") (Maynard Smith, 1964), al tener en cuenta una característica que sólo exhiben los insectos sociales del orden Hymenoptera, cual es su inusual mecanismo de determinación del sexo por haplo-diploidía, por medio del cual se originan machos haploides (zánganos) por partenogénesis, a partir de óvulos no fecundados, en tanto que de los óvulos fecundados solo eclosionan hembras diploides (e.g. obreras). En virtud de este mecanismo se establecen diferentes grados de parentesco entre los individuos de una sociedad, según la casta a la que pertenezcan. En tal sentido, una obrera (hembra diploide) comparte en promedio $3/4$ de sus genes por descendencia común con cada hermana obrera, pero sólo $1/4$ con cada hermano o zángano (macho haploide). La teoría de Hamilton se reforzó substancialmente luego de la demostración de que las obreras aportaban tres veces más alimento a sus hermanas, que a sus hermanos, proporción consistente con la relación genética $3/4$ versus $1/4$ (Trivers & Hare, 1976).

Según el modelo darwiniano tradicional, un individuo altruista debería ser eliminado por selección natural. Sin embargo, la teoría de la selección familiar se diferencia del paradigma tradicional de selección en el sentido de que los organismos maximizan su *aptitud inclusiva*, es decir, su representación genética neta en sucesivas generaciones. Si bien la selección natural opera por reproducción diferencial de individuos, lo hace en última instancia por competencia entre los genes cuya proporción compartida entre individuos aumenta cuando más cercano es el parentesco (Barash, 1977).

COMENTARIO FINAL

Sin duda, los insectos - y su estudio - han tenido un protagonismo decisivo en la historia y en el desarrollo de teorías y paradigmas centrales de la biología. Una referencia detallada de estos logros excede las posibilidades de esta presentación. Los temas desarrollados pueden constituir, empero, una muestra sugestiva del generoso aporte de la entomología al desarrollo de las ciencias biológicas. Es, por otra parte, auspicioso que las especulaciones teóricas relativas a los tópicos expuestos precedentemente, especialmente aquellas documentadas desde mediados del siglo XIX hasta nuestros días, hayan sido disparadores que acrecentaron el interés en ellas y estimularon la acometida de otros temas conexos, los que en su conjunto le han conferido un sustento nada desdeñable al estado actual de conocimientos de la ecología y de la biología evolutiva.

AGRADECIMIENTOS

A Javier Muzón y Gustavo R. Spinelli por la lectura crítica del manuscrito y por sus oportunas sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ANDREWARTHA, H.G. 1970. *Introduction to the Study of Animal Populations*. Methuen & Co.. LTD, London.
- ANDREWARTHA, H.G. & L.C. BIRCH. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.

- ANDREWARTHA, H.G. & T.O. BROWNING. 1961. An analysis of the idea of "resources" in animal ecology. *J. theoret. Biol.* 1: 83-97.
- BARASH, D. P. 1977. *Sociobiology and Behavior*. ELSEVIER, North-Holland, Inc.
- CHAPMAN, R.F. 1998. *The Insects. Structure and Function*, 4th ed. Cambridge University Press
- CRISCI, J. V., P. POSADAS & J. J. MORRONE. 1996. La biodiversidad en los umbrales del siglo XXI. *Ciencia Hoy* 36 (6): 34-40.
- ERWIN, T. L. 1982. Tropical forest: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopt. Bull.* 36: 74-82.
- ERWIN, T. L. 1983. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil sampled by insecticidal fogging. In S.L. Sutton (ed.), *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, pp. 59-75. Oxford:Blackwell.
- FAVILA, M. E. & G. HALFFTER. 1999. Los Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) en el monitoreo de la diversidad biológica: Ensayos y perspectivas. En: S.D. Matteucci, O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter (eds.), *Biodiversidad y Usos de la Tierra. Conceptos y Ejemplos en Latinoamérica*, pp. 225-241. Eudeba-CEA, Universidad de Buenos Aires.
- HAMILTON, W.D. 1964. The general theory of social behavior. I. And II. *J. Theoret. Biol.* 7:1-52.
- HODKINSON, I.D. & D. CASSON. 1991. A lesser predilection for bugs: Hemiptera (Insecta) diversity in tropical rain forests. *Biol. J. Linn. Soc.* 43: 101-109
- HÖLLDOBLER, B & E.O. WILSON. 1994. *Journey to the Ants. A Story of Scientific Exploration*. The Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts.
- HOWARD, L.O. & W.F. FISKE. 1911. The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown-tail moth. *Bull. U.S. Bur. Ent.* 91: 16.
- MAY, R.M. 1994. Past efforts and future prospects towards understanding how many species there are. In O.T. Solbrig, H.M. van Emden and P.G.W.J. van Oordt (eds.), *Biodiversity and Global Change*, pp. 71-84. CAB INTERNATIONAL-IUBS.
- MAYNARD SMITH, J. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201: 1145-1147.
- NICHOLSON, A. J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 2 (suppl. 1): 132-187.
- NICHOLSON, A.J. & V.A. BAILEY, 1935. The balance of animal populations. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, Part. 3: 551-598.
- PEARL, R. & L. J. REED. 1920. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 6: 275-288.
- RAVEN, P.H. 1985. Disappearing species: a global tragedy. *The Futurist* 19 (5): 8-14.
- SCHNACK, J. A. 2002. Algunas consideraciones sobre biodiversidad en Artrópodos. Simposio: La Sociedad Científica Argentina como Organismo de Opinión. Actas V. Congreso Argentino de Entomología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires 18 al 22 de marzo de 2002, pp. 116-119.
- SCHNACK, J. A., E. A. DOMIZI, G.R. SPINELLI & A. L. ESTÉVEZ. 1981. "Influencia de la densidad sobre la fecundidad y competencia interespecífica con referencia especial a una población de Belostomatidae (Insecta, Hemiptera)". *Limnobiós* 2(4): 239-246.
- SOLBRIG, O.T. & D. SOLBRIG. 1979. *Introduction to Population Biology and Evolution*. Addison-Wesley Publishing Company, Inc.
- STARK, J.D. & J.E. BANKS. 2003. Population level effects of pesticides and other toxicants on arthropods. *Ann.Rev.Entomol.* 48: 505-519.
- STARK, J.D., L. TANIGOSHI, M. BOUNFOUR & A. ANTONELLI. 1997. Reproductive potential: its influence on the susceptibility of a species to pesticides. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 37: 273-279.
- THOMPSON, W. R. 1928. Host selection in *Pyrausta nubilalis* Hubn. *Bull. Ent. Research* 18: 359-364.
- TRIVERS, R.L. & H. HARE. 1976. Haplodiploidy and the evolution of social insects. *Science* 191: 249-263.
- VERHULST, P. F. 1838. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10: 113-121.
- WILSON, E. O. 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. The Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- WILSON, E. O. 1992. *The Biodiversity of Life*. W.W. Norton & Co. New York. London.

Recibido: 12-IV-2005

Aceptado: 19-IV-2005