WILLIAM MORTON WHEELER



CINCO ENSAYOS DE MIRMECOLOGÍA

TRADUCCIÓN Y PRÓLOGO
JOSÉ MARÍA GÓMEZ DURÁN

CORRECCIÓN DE TEXTOS: LUIS MIGUEL ECHEVERRÍA MORENO
REVISIÓN TERMINOLÓGICA: OLMO HERNÁNDEZ CUBA
FOTO DE PORTADA: ROMÁN LORES RIESGO

Vision Libros

CINCO ENSAYOS DE MIRMECOLOGÍA

WILLIAM MORTON WHEELER

CINCO ENSAYOS DE MIRMECOLOGÍA

TRADUCCIÓN Y PRÓLOGO
JOSÉ MARÍA GÓMEZ DURÁN

CORRECCIÓN DE TEXTOS: LUIS MIGUEL ECHEVERRÍA MORENO
REVISIÓN TERMINOLÓGICA: OLMO HERNÁNDEZ CUBA
FOTO DE PORTADA: ROMÁN LORES RIESGO

Reservados todos los derechos. Queda rigurosamente prohibida, sin la autorización escrita de los titulares del *Copyright*, bajo las sanciones establecidas de las leyes, la reproducción parcial o total de esta obra por cualquier medio o procedimiento incluidos la reprografía y el tratamiento informático.

© Cinco Ensayos de Mirmecología
© William Morton Wheeler
© 2009 Editorial: Vision Libros
C/ San Ildefonso, 17, Local 28012 Madrid
Tel: 0034 91 3117696 Web: www.visionlibros.com
Vision Libros es marca registrada de Grupo Editor Vision Net S.L.

ISBN: 978-84-9886-632-2

Traducción y prólogo: José María Gómez Durán
Corrección de textos: Luis Miguel Echeverría Moreno
Revisión terminológica: Olmo Hernández Cuba
Foto de portada: Román Lores Riesgo

Portada: Hormiga fósil del género Tetraponera (subfamilia Pseudomyrmicinae) incluida en ámbar del Mar Báltico, probablemente del Eoceno.

Diseño Portada: © Román Lores Riesgo

Maquetado: © José María Gómez Durán

Disponible en papel y ebook
www.visionnet-libros.com

Pedidos a:
pedidos@visionnet.es

Si quiere recibir información periódica sobre las novedades de nuestro grupo editor envíe un correo electrónico a:
sac@visionnet.es



William Morton Wheeler recolectando hormigas en Nueva Gales del Sur, Australia, en 1931. (Archivos del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard).

PRÓLOGO

El científico norteamericano William Morton Wheeler (1865-1937) ha sido una figura fundamental en la historia de la mirmecología, la ciencia que estudia las hormigas. La calidad y amplitud de sus trabajos –abarcó la taxonomía, sistemática y distribución de especies, su morfología, embriología y evolución, su ecología y comportamiento, junto a temas históricos y de reflexión teórica– quizá sea solo comparable a la obra de su coetáneo y amigo Auguste Forel (1848-1931) y a la de Edward O. Wilson (1929-), aún en plena actividad y que se formó con un discípulo de Wheeler, el profesor de Harvard Frank M. Carpenter.

Decía Alfred N. Whitehead, el gran filósofo y matemático inglés (coautor con Bertrand Russell del monumental tratado *Principia Mathematica*), que no conocía a nadie, excepto Wheeler, capaz de mantener una conversación con Aristóteles. Tal era la fama de su extraordinaria cultura en artes y ciencias, facilitada por el dominio de varias lenguas clásicas y modernas, incluido el español. Al carácter minucioso de sus observaciones y experimentos, unía siempre el pensamiento evolutivo y la teoría. Avanzó nuevos conceptos, creando para ello innumerables neologismos como "trofalaxia", "fragmosis", "anemotropismo" o los utilizados para describir el polimorfismo de las hormigas. Publicó cerca de 500 artículos y libros en una larga e intensa trayectoria de investigador genuinamente académico. Su influencia ha sido decisiva, por su obra biológica y por los numerosos discípulos que le siguieron.

***

En 1890 fue contratado como profesor de morfología por la universidad de Clark. Para entonces, Wheeler, con 25 años, había adquirido ya una sólida formación en citología, morfología y embriología, había enseñado fisiología en la escuela superior de Milwaukee (1885-1887) y había sido conservador del museo público de dicha ciudad (1887-1890). En esos años conoció a

dos personas que influyeron notablemente en su vida científica: George W. Peckham, especialista en arañas y avispas, y Charles O. Whitman, zoólogo, precursor de la etología y fundador en 1887 de la revista *Journal of Morphology*, en la que Wheeler publicó un artículo sobre la embriología de *Blatta germanica* y *Doryphora decemlineata* (1889) y su tesis doctoral "Contribución a la embriología de los insectos" (1893). De esta primera época data también su primer trabajo entomológico, acerca de la distribución de los coleópteros del lago Michigan (1887).

Durante su estancia en Clark (1890-1892) entabló estrecha relación con el fisiólogo Jacques Loeb, autor de la Teoría de los Tropismos, bajo cuya influencia publicaría más tarde un artículo sobre el "Anemotropismo y otros tropismos en los insectos" (1899). Entre 1893 y 1894 Wheeler viajó a Europa, visitando el Instituto de zoología de Würzburg, dirigido por T. Boveri, y la Estación zoológica de Nápoles, dirigida por Anton Dohrn, donde retomó su interés por la zoología marina estudiando los anélidos del género *Myzostoma*, trabajo que continuaría en el laboratorio de Van Beneden, del Instituto zoológico de Liége, Bélgica, y que daría lugar a sus artículos sobre la citología de los huevos fertilizados de *Myzostoma glabrum* (1895), las fases sexuales de *Myzostoma* (1896) y la maduración, fecundación y segmentación de *Myzostoma glabrum* (1897). En 1899 publicó un estudio sobre el desarrollo de los órganos urogenitales de la lamprea.

Tras un periodo como profesor de embriología en la universidad de Chicago (1894-1899), pasó a la universidad de Texas, en Austin, como profesor de zoología (1899-1903). En 1900, con 35 años y de manera casi repentina, Wheeler comienza a interesarse por las hormigas. En carta fechada el 5 de abril de 1900, dirigida a su viejo amigo y colega E. O. Jordan, dice:

"Aquí, el trabajo para el zoólogo resulta apasionante e inagotable. He dejado la morfología para adentrarme en el estudio de los hábitos de las hormigas, de las que existen no

menos de 40 especies en unas pocas millas alrededor de la universidad. Estoy llenando mi casa con nidos artificiales construidos según el modelo de Janet. Hemos hecho algunos descubrimientos interesantes en varias de nuestras especies durante el año en curso. El otro día encontramos la hasta ahora desconocida hembra de las hormigas *Eciton*, un grupo tropical que penetra en Texas y se extiende desde México a América Central. Vamos a resolver aquí mismo la controversia *Eciton-Labidus*".

Tras este primer artículo mirmecológico sobre la reina de *Eciton*, seguirían una treintena más en su etapa en la universidad de Texas, casi todos relacionados con las hormigas. En 1903 aceptó el cargo de conservador de la sección de zoología de invertebrados del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, y en 1908 se trasladó a la universidad de Harvard, donde trabajó ininterrumpidamente, como profesor de entomología, hasta su muerte en 1937. En los 29 años que estuvo vinculado a Harvard se especializó casi exclusivamente en las hormigas. Fruto de sus estudios entre 1900 y 1909, fue su obra maestra *Ants: Their Structure, Development and Behavior* (1910), un volumen de 663 páginas, síntesis de sus observaciones y de toda la bibliografía de la época, con un enfoque multidisciplinar: anatomía, morfología, embriología, sistemática, comportamiento, ecología, historia. Un clásico de la entomología que no ha dejado de reeditarse y consultarse como obra de referencia durante más de 50 años.

***

Mencionaremos ahora, brevemente, algunos de los trabajos mirmecológicos de Wheeler. Sus estudios taxonómicos comenzaron en 1901 con la descripción de la especie *Leptothorax emersoni*. Para la clasificación dependía por entonces de las claves de subfamilias y géneros del mundo elaboradas por el mirmecólogo italiano Carlo Emery (1848-1925), que Wheeler tradujo al inglés en 1902. Pronto se vio en la necesidad de involucrase de lleno en la taxonomía de la extensa y todavía

poco conocida familia Formicidae. En 1903 publicó una revisión del género *Leptothorax* de Norteamérica, a la que siguieron las del género *Camponotus* (1910) y *Formica* (1913). Desde entonces, describió cientos de especies (sólo en Norteamérica, unas 270), recolectando ejemplares en Carolina del Norte (1904), Nueva Jersey (1906), Texas, Nuevo México y Arizona (1908), Connecticut (1916) y las zonas montañosas del oeste norteamericano (1917). Estudió, igualmente, la mirmecofauna de Japón (1906), Cuba (1913), Borneo (1919), China (1922), Congo Belga (1922), Islas Canarias (1927), Hawái (1934), Oceanía (1935), etc. Sostuvo una amplia correspondencia e intercambio de especímenes con numerosos naturalistas, y realizó varias expediciones a México, Indias Occidentales, América Central y Guayana Británica. A Australia viajó en dos ocasiones, publicando buena parte de los estudios de su singularísima fauna en su libro *Colony-Founding Among Ants, with an Account of Some Primitive Australian species* (1933). En 1914 publicó un extenso trabajo sobre las hormigas fósiles del ámbar del Báltico, analizando unas 10000 muestras y describiendo 21 géneros y 40 especies nuevas.

Wheeler empleó el viejo sistema de clasificación pentanomial de Forel y Emery, asignando a cada forma descrita un género, un subgénero, una especie, una subespecie y una variedad. Las diferenciaciones se basaban, a veces, en rasgos poco significativos. Muchas de las especies así descritas por Wheeler han sido descartadas y registradas en la sinonimia. Pero uno de los méritos de la taxonomía wheeleriana es haber combinado, junto a los datos de descripción morfológica, aquellos otros de campo relativos a la conducta, distribución y ecología de las hormigas estudiadas.

***

Desde sus comienzos, Wheeler dio una gran importancia a los estudios de comportamiento. En su primer trabajo sobre mimetismo (1889), comentaba: "No solo debe considerarse la forma, sino el comportamiento del insecto mimético, su

conducta y hábitat completos; de tal manera que la mera contribución museística al mimetismo es prácticamente inútil sin el complemento detallado del naturalista de campo". Como hemos comentado, Wheeler se formó con George W. Peckham, autor de importantes trabajos sobre la conducta de las avispas, y con J. Loeb, que desarrolló la influyente doctrina de los tropismos animales. Su maestro y director de tesis, Charles O. Whitman, publicó en 1898 el artículo pionero "Comportamiento animal", al que seguiría póstumamente su clásico trabajo sobre el comportamiento de las palomas (1919). Finalmente, Wheeler tradujo al inglés el largo artículo de A. Forel sobre el psiquismo de las hormigas y otros insectos (1904), que consideró de enorme interés.

En 1902 Wheeler introdujo y popularizó en lengua inglesa el término etología[1]. En otro artículo titulado "Etología y la teoría de la mutación" (1905), decía: "Verdaderamente, no solo es concebible, sino muy deseable, que se desarrolle una taxonomía en la que lo etológico reciba una amplia consideración, incluso precediendo a los caracteres morfológicos. Es, ciertamente, tan racional clasificar a los organismos por lo que hacen como por el número de sus

[1] Ya en 1900 nuestro gran entomólogo Longinos Navás (1858-1938) empleó el término Etología en su actual acepción de conducta animal (Notas entomológicas. VI. Algunas costumbres de las hormigas y hormigaleones. *Actas Soc. esp. Hist. nat.* 29: 218-222). He aquí el párrafo donde lo menciona:

"Tenía en un ángulo del terrario, cubierto de fina arena, larvas de hormigaleón de la especie *Myrmeleon inconspicuus* Ramb. Las hormigas me dieron alimento bastante para las hormigaleones, y ambas ocasión de curiosas observaciones, que sirvan acaso para ilustrar la etología de estos insectos, deshaciendo algunas aserciones infundadas y confirmando con nuevos datos otras verdaderas."

En 1904 el también jesuita y naturalista español Jaime Pujiula (1869-1958) volvió a usar el término Etología en un trabajo sobre las termitas (Los termitos de los alrededores de Tortosa**.** *Bol. Soc. Arag. de. Ciencias Nat.,* Tomo III, pp. 23-28 y 83-99):

"Bien quisiéramos ofrecer a nuestros lectores un trabajo completo y acabado sobre los Termitos, en que se diese a conocer no solo la descripción de sus *caracteres morfológicos* que sirviese de base para la clasificación de sus géneros y especies, más también de su *etología* o modo de vivir…".

espinas y artejos, o por el color de sus pelos y plumas…". En su estudio "Sobre los instintos vestigiales en los insectos y otros animales" (1908), concluía: "Los instintos vestigiales representan, obviamente, una parte de la dotación del animal, y su manifestación muestra que incluso las capacidades de estos seres inferiores son mayores de lo que su rutinario comportamiento habitual podría llegar a parecernos. Los órganos e instintos vestigiales pueden ser útiles como punto de arranque de adaptaciones completamente nuevas…". "Las consideraciones anteriores y otras similares me condujeron, finalmente, a algunas conclusiones sobre el método requerido para estudiar los instintos vestigiales y los instintos en general. Estoy convencido de que nuestro conocimiento ganaría inmensamente con un estudio comparado de todos los géneros y familias de organismos estrechamente relacionados, puesto que no conocemos ningún caso en el que un instinto sea peculiar a una sola especie, y ningún otro en el que dos especies manifiesten un instinto de idéntica manera".

En 1921 publicó Wheeler "Sobre los instintos", quizá su artículo más relevante sobre etología. En él afirmaba: "El instinto es, esencialmente, conducta heredada. Por tanto, la conducta individual –rechazada por los neodarvinistas como carente de valor en comparación con el concurso fortuito de las variaciones accidentales del plasma germinal– debe afectar, al menos en alguna medida, a la constitución de las generaciones sucesivas. Expresar tal punto de vista es, desde luego, cometer el noveno pecado mortal, conocido como Lamarckismo, que es la fe en la herencia de los caracteres adquiridos y en la opinión de que la función crea al órgano…".

Wheeler creía en la plasticidad y variabilidad de la conducta, sujeta a selección como cualquier otro carácter morfológico. De ahí la posibilidad de establecer una filogenia de los comportamientos, y su firme convicción en la necesidad de situar a la etología entre las ciencias fundamentales de la biología animal. A la par que su maestro Whitman, debe considerarse a

Wheeler como uno de los precursores de una disciplina que, pocos años más tarde, fundarían algunos naturalistas europeos de la mano de K. Lorenz, N. Tinbergen y K. v. Frisch.

***

En varios de sus primeros artículos, entre 1900 y 1904, Wheeler se mostró muy interesado en la subfamilia Ponerinae, muy poco conocida entonces y que representaba un estadio primitivo en la evolución del comportamiento social de las hormigas. Constató que las colonias de este grupo de formícidos eran muy pequeñas, que las reinas apenas diferían en tamaño y estructura respecto a las obreras, y que las larvas eran alimentadas con trozos de presas en vez de con alimento regurgitado. Estudió el mecanismo de cierre de las mandíbulas de las obreras del género *Odontomachus* y la especialización de *Leptogenys elongata* en crustáceos terrestres.

En dos trabajos sobre las hormigas "agricultoras" del género *Pogonomyrmex* (1902) rechazó la hipótesis de G. Lincecum y McCook según la cual estas hormigas cultivaban alrededor del nido el grano que recolectaban. Sencillamente, observó que las obreras depositaban en las cercanías, sacándolas del interior del hormiguero, aquellas semillas que por haber germinado no eran aptas como alimento.

Uno de los temas que Wheeler trató con frecuencia fue el del polimorfismo y la determinación de las castas. En un extenso artículo de 1907 elaboró una terminología de más de 25 tipos de castas y subcastas diferentes. Muchos de estos neologismos fueron suprimidos o cambiados por Edward O. Wilson en 1953, hasta reducir los tipos a 10. Wheeler revisó el polimorfismo en su libro póstumo *Mosaics and other anomalies among ants* (1937). En él analizó una colonia de hormigas cultivadoras de hongos de Trinidad, con una población de 8174 individuos, de los cuales 164 resultaron ser anómalos, la mayor parte "ginergates" (con una combinación de caracteres de obrera y reina), varios "ginandromorfos" (con una combinación de caracteres de macho y reina), y algunas reinas aberrantes.

Wheeler concluyó que la variabilidad de las castas estaba determinada genéticamente (teoría blastogénica), frente a la teoría trofogénica que defendía la implicación de factores nutricionales durante el desarrollo ontogénico.

Desde sus dos artículos de 1900 en los que describía dos nuevos mirmecófilos –un grillo que lame la cutícula de las hormigas, y una cucaracha que se alimenta de los hongos cultivados por sus hospedadoras– hasta la revisión que hizo en su libro *The social insects, their origin and evolution* (1928), Wheeler investigó intensamente los distintos tipos de mirmecofilia. Desde los "synoeketes" o huéspedes meramente tolerados, pasando por los sínfilos, verdaderos inquilinos cuidados por las hormigas, hasta los mirmecófilos parásitos que perjudican al hospedador sin ofrecerle ningún beneficio.

En 1901 publicó un largo artículo sobre "Los nidos compuestos y mixtos de las hormigas americanas". Wheeler se interesó profundamente por el parasitismo social y las diversas modalidades de simbiosis entre especies distintas de hormigas, proponiendo hipótesis sobre la evolución de este comportamiento y el surgimiento de las especies altamente parásitas. En 1907 estudió el origen del esclavismo en las hormigas.

Wheeler estudió intensamente la asociación entre hormigas y plantas, desde su primer artículo acerca de las hormigas que viven en las acacias centroamericanas (1913) hasta su extenso trabajo de 262 páginas publicado póstumamente en 1942 y basado en los datos recogidos en varias expediciones, principalmente la que llevó a cabo en 1920 en la Guayana Británica. Wheeler defendió erróneamente, en contra de la gran mayoría de los naturalistas de la época, que dicha asociación consistía meramente en una explotación de las mirmecofitas por parte de las hormigas, sin que las plantas obtuvieran beneficio alguno.

***

Su interés por la sociabilidad de las hormigas lo extendió Wheeler a las avispas, a las abejas y, especialmente, a las termitas, a las que dedicó un trabajo sobre su filogenia (1904). Estudió también el caso singular de la biología colonial de unos escarabajos desconocidos asociados al árbol mirmecófilo *Tachygalia paniculata* (1921). Síntesis evolutiva de sus investigaciones sobre los insectos sociales fueron sus dos libros *Social life among the insects* (1923) y *The social insects, their origin and evolution* (1928). Wheeler concluyó que la conducta social debió aparecer, al menos, 24 veces en diferentes grupos de insectos solitarios; en 14 de los casos de forma incipiente o subsocial, y en los otros 10 como plenamente social.

En 1911 publicó su famoso artículo de carácter teórico "La colonia de hormigas como organismo", en el que planteaba, más allá de toda metáfora, la realidad orgánica y unitaria del conjunto de la colonia, constituida por un soma con división de funciones (las obreras) y un órgano reproductor (los individuos sexuados), aunque sin exponer los factores responsables de la coordinación y cooperación de las partes componentes. En su búsqueda de una explicación mecanicista de este nuevo nivel de integración social, creyó hallarla en el fenómeno de la trofalaxia –en sus propias palabras: "el intercambio recíproco de alimento entre los individuos de la colonia"–, que detalló en su artículo "Estudio de algunas larvas de hormigas, con una consideración sobre el origen y significado de la conducta social en los insectos" (1918). Previamente, el naturalista francés Roubaud (1916) había observado que las larvas de varias especies de avispas sociales producían un abundante fluido salival que era sorbido por los adultos poco después de que estos alimentaran a las larvas. A este intercambio alimentario lo denominó *oecotrofobiosis*. Wheeler observó este mismo comportamiento regurgitador –y la producción de exudados cuticulares– en las larvas de las hormigas, denominándolo ahora trofalaxia, y comprobando que se daba también entre adultos de la colonia. Más tarde, en su libro *The social insects, their origin and evolution* (1928), amplió el concepto de trofalaxia al intercambio de estímulos químicos u

olfativos, y lo consideraría como "el medio social" (similar al medio interno de los organismos individuales) capaz de coordinar las acciones globales del organismo colonial. Utilizó entonces la expresión *superorganismo*, concepto que continua siendo objeto de debate científico y que ha dado lugar, recientemente, a un amplio trabajo de B. Hölldobler y E. O. Wilson bajo el título *The Superorganism* (2008).

Wheeler aplicó la noción de trofalaxia en su importante estudio sobre la evolución de los himenópteros parásitos aculeados (1919). Una de sus conclusiones fue que la mayoría de las hormigas, avispas y abejas –tanto sociales como solitarias– que han llegado a convertirse en parásitas de otros miembros de su grupo taxonómico, debieron evolucionar a partir de estos últimos. Pero mientras las avispas y abejas solitarias que parasitan destruyen los huevos y las larvas de sus hospedadores, los himenópteros parásitos sociales las mantienen para asegurar, a su vez, el cuidado y desarrollo de sus propias larvas. Este comportamiento habría surgido debido al establecimiento de relaciones trofalácticas entre el parásito y las crías del hospedador.

La concepción de superorganismo llevó a Wheeler a plantear en un pequeño libro la idea de "Evolución emergente" y su implicación en la evolución de las sociedades (1928). Según el autor, "El carácter cualitativo único del todo orgánico se debe a las peculiares relaciones o interacciones no aditivas entre sus partes. En otras palabras, el todo no es meramente una suma o resultante, sino también una novedad emergente o síntesis creativa".

***

Wheeler no fue ajeno a los aspectos culturales e históricos de la mirmecología y la biología general. En 1899 publicó un estudio sobre el naturalista y fisiólogo alemán Casper F. Wolff (1734-1794) y su obra *Theoria Generationis* (1759), donde defendía la epigénesis frente a la teoría preformacionista como modo de explicación del desarrollo embrionario.

En 1926 tradujo al inglés un manuscrito sobre las hormigas del gran entomólogo y físico francés René A. F. Réaumur (1683-1757), que había quedado olvidado entre sus papeles en los archivos de la Academia de Ciencias de París[2]. Con este libro, Wheeler situó a Réaumur entre los fundadores de la mirmecología en el siglo XVIII. De especial interés son las 162 notas que añadió al final del texto, particularmente la número 37, un extenso relato donde aventuraba su hipótesis acerca del enigma de las plagas de hormigas que asolaron las Indias Occidentales en los siglos XVI y XVIII, tema reabierto recientemente por Edward O. Wilson (2005).

En 1933, junto a T. Barbour, preparó una edición bilingüe de los manuscritos del naturalista francés J. B. Lamarck (1744-1829) conservados en la Universidad de Harvard.

****

Los cinco ensayos de este libro

Dado el carácter narrativo de estos cinco artículos mirmecológicos, en la estela de la vieja *Historia Natural* tan apreciada y conocida por el autor, he querido reunirlos en este libro bajo el título de *ensayos* de mirmecología.

En ellos, Wheeler expone ante nuestros ojos, vívida y objetivamente, los datos de observación y experimentación que va recogiendo con meticulosidad. Es el caso de sus estudios sobre la avispa cazadora de hormigas reinas y sobre la simbiosis (ensayos segundo y cuarto). Mientras avanza el relato, aparecen poco a poco la taxonomía, la etología y la distribución de las especies investigadas. Comienza entonces a establecer comparaciones, a recorrer con soltura la bibliografía sobre el tema; finalmente, plantea una interpretación evolutiva del fenómeno estudiado. Resulta fascinante constatar, a este respecto, cómo la estrategia de caza y almacenamiento de presas

[2] En 2006 publicamos una traducción española de esta obra (*Historia natural de las hormigas*, Ed. Vision Net).

de la avispa *Aphilanthops* termina convirtiéndose en motivo de reflexión acerca del origen de la sociabilidad en dicho grupo de himenópteros. Otro tanto sucede con la simbiosis entre *Leptothorax* y *Myrmica*, que le llevará a diferenciar entre colonias compuestas y mixtas, entre parasitismo social temporal y permanente, indagando las razones que los han hecho posible y planteando hipótesis sobre la evolución de esta extraordinaria modalidad de relaciones interespecíficas que tienen como caso particularísimo al esclavismo.

El ensayo tercero sobre la fisonomía de los insectos es una larga y singular exposición de correlaciones entre múltiples estructuras –músculos, mandíbulas, ojos, surcos antenales, cabeza, tórax, etc.–, referidas mayormente a la morfología de las hormigas, que dan cuenta de una extensa variedad de formas y de su sentido adaptativo.

En el último ensayo Wheeler revisa diversos aspectos de la evolución de las hormigas, realizando una atractiva síntesis sobre su origen temprano, distribución y conducta comparada, que concluye con una encendida defensa de la evolución gradual.

Finalmente, el primer ensayo supone una arriesgada apuesta teórica en la que Wheeler plantea la realidad orgánica de la colonia de hormigas. Y lo hace desde una perspectiva estrictamente naturalista, alejada de cualquier tentación de vitalismo, en la convicción de que se trata de un verdadero nivel de integración con características únicas. Este trabajo ha tenido mucha influencia, y su eco revive hoy día en la aplicación del concepto de superorganismo al estudio y comprensión de los insectos sociales.

*

Se han añadido varias notas a pie de página y un glosario al final del libro. En algún caso se ha puesto entre corchetes, en el mismo texto, el significado de algunas palabras griegas o alemanas empleadas por Wheeler.

La continua cita de especies por parte de Wheeler hacía excesivamente prolijo cualquier intento de elaborar un listado completo de sinonimias según la clasificación taxonómica actual. En dos notas se ha dado la nomenclatura vigente de las especies de hormigas que aparecen en los ensayos sobre la avispa *Aphilanthops* y sobre la simbiosis *Leptothorax-Myrmica*.

Procedencia de los textos traducidos

Los 4 primeros ensayos fueron traducidos de la obra de W. M. Wheeler *Foibles of Insects and Men* (1928. New York: A. Knopf. 217 pp., 56 figs.). Al ser reimpresos en forma de libro en 1928, Wheeler realizó varias modificaciones y actualizaciones.

En el 1º, "La colonia de hormigas como organismo", añadió varias notas a pie de página respecto al original (1911. The Ant-Colony as an Organism. *Journ. Morphol.*, 22: 307-325).

En el 2º, "Una avispa solitaria (*Aphilanthops frigidus* F. Smith) que aprovisiona su nido con hormigas reinas", añadió una larga nota final aclaratoria que no llevaba el artículo original (A Solitary Wasp (*Aphilanthops frigidus* F. Smith) that Provisions its Nest with Queen Ants. *Journ. Anim. Behavior*, 3, 374-387). He incorporado una figura nueva al comienzo de este ensayo.

En el 3º, "La fisonomía de los insectos", hizo algunos cambios en el texto y en la disposición de las figuras respecto al original (1927. The Physiognomy of Insects. *Quarterly Rev. Biol.*, 2: 1-36. 42 figs.).

El 4º, "Estudio de la hormiga huésped *Leptothorax emersoni*", reúne, corrigiéndolos y aumentándolos considerablemente, varios artículos publicados originalmente en 1901, 1903 y 1907 (1901. The Compound and Mixed Nests of American Ants. *American Naturalist*, 35: 431-448, 513-539, 701-724, 791-818. 20 figs.; 1903. Ethological Observations on an American Ant (*Leptothorax emersoni* Wheeler). *Journ. Psychol. Neurol.*, 2: 1-31. 1 fig.; 1907. Notes on a New Guest Ant, *Leptothorax glacialis,* and

the varieties of *Myrmica brevinodis* Emery. *Bull. Wisconsin Nat. Hist. Soc.*, 5: 70-83). He incorporado tres figuras nuevas a este ensayo.

El 5º, "La evolución de las hormigas", es la traducción del artículo "The Evolution of Ants", publicado por Wheeler en el libro colectivo *Creation by Evolution* (1928. Ed. Frances Mason, pp. 210-224. New York: Macmillan).

Agradecimientos

Luis Miguel Echeverría Moreno leyó el manuscrito completo del libro, localizando errores y aportando sugerencias. Olmo Hernández Cuba solventó diversas dudas terminológicas de la traducción. Julián Hontanilla Cendrero tradujo el párrafo latino de Celso que encabeza el ensayo sobre la fisonomía de los insectos, y me dejó uno de sus muchos fósiles de hormigas del ámbar del Mar Báltico. Román Lores Riesgo fotografió el fósil, preparando la imagen para la portada. Philip A. Ward, de la universidad de California, clasificó dicha hormiga –probablemente del Eoceno– como *Tetraponera* (subfamilia Pseudomyrmicinae), género ausente actualmente en Europa y del que se conocen 4 especies fósiles del ámbar del Báltico, una de ellas descrita por Wheeler en 1915. (Remitimos el espécimen a P. Ward para su estudio). Daniel Montes Sánchez y Javier del Rey colaboraron en la preparación del archivo informático del manuscrito. La Asociación Ibérica de Mirmecología (AIM) y el Foro en Internet de aficionados a las hormigas *Lamarabunta.org*, dieron su apoyo a este proyecto de edición.

A todos ellos, a Luis Miguel, a Olmo, a Julián, a Román, a Philip, a Daniel, a Javier, a la AIM y a Lamarabunta: muchas gracias.

Madrid, diciembre de 2008

José María Gómez Durán

BIBLIOGRAFÍA CITADA[3]

HÖLLDOBLER, B y WILSON, E. O. 2008. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, And Strangeness of Insect Societies*. W. W. Norton. 576 pp., 210 figs.

ROUBAUD, E., 1916. Recherches biologiques sur les guêpes solitaires et social d 'Afrique: la genèse de l'instinct. maternel chez les vespides. *Ann. Sci. Nat.* (10) I , 1-160.

WHEELER, W. M. 1887. Distribution of Coleoptera along the Lake Michigan Beach of Milwaukee County. Proc. Wisconsin *Nat. Hist. Soc.* 132-140.

—1889. The Embryology of *Blatta germanic*a and *Doryphora decemlineata. Journ. Morph.* 3: 291-386.

—1889. Two Cases of Insect Mimicry. *Proc. Wisconsin Nat. Hist. Soc.*, pp. 217-221.

—1893. A Contribution to Insect Embryology. Inaugural Dissertation. *Journ. Morph.* 8: 1-160.

—1895. The Behavior of the Centrosome in the Fertilized Egg of *Myzostoma glabrum* Leuckart. *Journ. Morph.* 10: 305-311.

—1896. The Sexual Phases of *Myzostoma. Mitth. Zool. Station Neapel* 12: 227-302.

—1897. The Maturation, Fecundation and Early Cleavage of *Myzostoma gJabrum* Leuckart. *Arch. Biol.* 15: 1-77.

[3] Una lista completa de los trabajos de Wheeler, con excelente y abundante información biográfica –que hemos utilizado en la elaboración del prólogo– se encuentra en *William Morton Wheeler, Biologist*, de Mary Alice Evans y Howard Ensign Evans (London: Oxford University Press, 1970). Otra lista menos completa se halla en la biografía que George Howard Parker publicó a la muerte de Wheeler (1938. Biographical Memoir of William Morton Wheeler**.** *National Academy of Sciences Biographical Memoirs* 19: 201-241).

Muchos de los artículos de Wheeler pueden consultarse, digitalizados, en la extensa bibliografía mirmecológica de la página web del Museo Americano de Historia Natural: *www.antbase.org*.