

Tesis de Licenciatura

Canales de comunicación durante la recolección de néctar en la abeja Apis mellifera L. : efecto del flujo de azúcar sobre la danza de reclutamiento

Cogorno, Guillermo Diego

Tesis presentada para obtener el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis de licenciatura de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the Six-Year Bachelor's Theses Collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Cogorno, Guillermo Diego. (). Canales de comunicación durante la recolección de néctar en la abeja Apis mellifera L. : efecto del flujo de azúcar sobre la danza de reclutamiento. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000666_Cogorno

Cita tipo Chicago:

Cogorno, Guillermo Diego. "Canales de comunicación durante la recolección de néctar en la abeja Apis mellifera L. : efecto del flujo de azúcar sobre la danza de reclutamiento". Tesis de Licenciado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires..

http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000666_Cogorno

EXACTAS
UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

**Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ciencias Biológicas**

TESIS DE LICENCIATURA

**“Canales de comunicación durante la recolección de néctar
en la abeja *Apis mellifera* L.: efecto del flujo de azúcar
sobre la danza de reclutamiento”**



AUTOR: Guillermo Diego Cogorno

DIRECTOR: Walter Marcelo Farina

**LUGAR DE TRABAJO: Laboratorio de Fisiología de Insectos,
Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y
Naturales, Universidad de Buenos Aires.**

Diciembre de 1998

Nº 06664

FEF - II - DIRI INTBAW

A todos aquéllos

a quienes hice falta durante el tiempo que llevó esta carrera

y por ello no pudieron contar conmigo.

AGRADECIMIENTOS

- A Walter Farina, por haberme aceptado en el Laboratorio y haber dirigido esta Tesis.
- A Patricia Fernández, por haber colaborado en los experimentos y por toda la ayuda ofrecida.
- A Alejandro Wainselboim, por toda la colaboración académica y por sus consejos para mantener la calma y manejarse con tacto.
- A Josué Núñez, por haber corregido una versión previa de este escrito y por sus críticas en los seminarios internos.
- A Luciano Moffatt, por sus comentarios acerca de este trabajo y su ayuda en cuestiones matemáticas.
- A Fernando Grosclaude, Rodrigo De Marco y Roxana Josens, por las opiniones vertidas en los seminarios internos.
- A todos los del Grupo de Estudios de Insectos Sociales, por el trato, el buen humor y el aliento.
- A Flavio Roces (Biozentrum der Universität Würzburg), por las críticas a una versión previa de este escrito.
- A Ángel Vidal (Laboratorio de Neurobiología de la Memoria, FCEN-UBA), por haber diseñado el circuito de los teléfonos y haber revisado el micrófono.
- A Fabián Gabelli (Instituto de Biología y Medicina Experimental), por haber prestado el micrófono y haber analizado una prueba de registros sonoros de danza.
- A Marisa Fernández, Carolina Martínez, Adriane Maier, Gabriela Freire, Sabrina De Vincentiis, Pablo Vuillermoz, Eleonora Sorianello, Marta Hevia, Valeria Strada, Paula Ruybal, Sonia Gómez, Armando Rennella y Laura Peresan, por todos los apuntes prestados.
- A Paula Campanello, Paula Gómez Cendra, Alicia Laszlo Holland y Marcelo Cortese, por los informes de TP que hicieron por mí, y a Gustavo Stripeikis, por la responsabilidad para trabajar en grupo.
- A Guadalupe De La Peña, por la amistad, el cariño y el aliento, y a todos los compañeros que amenizaron el transcurso, por haber compartido.
- A Julia María Inés Pérez SCIC, Raúl Segarra Pantoja SAC, Francisco Blanco Martín MSC y Sebastián Axt, por el ánimo y el consejo brindados desde la Vida.
- A mis Viejos, Juanma, Germán, Catita y Julián, por su apoyo económico y espiritual y por la paciencia.
- A María, por la compañía constante en la última parte y por la paciencia que tuvo y que me ayudó a tener.

ÍNDICE

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
La recolección de alimento	6
La comunicación	8
La danza de reclutamiento	9
El flujo regulado de las fuentes	14
Objetivos de este trabajo	15
Hipótesis	17
MATERIALES Y MÉTODOS	18
Animales	18
Adiestramiento	19
Procedimiento	20
Series experimentales	21
Parámetros registrados	22
Estadística	24
RESULTADOS	26
(I) La actividad recolectora en función del flujo y de la concentración de la solución azucarada ofrecida por la fuente de alimento	26
(II) El comportamiento de danza en función del flujo y de la concentración de la solución azucarada de la fuente de alimento	27
(III) El comportamiento de danza en función del flujo de azúcar de la fuente de alimento	32
DISCUSIÓN	38
CONCLUSIONES	47
BIBLIOGRAFÍA	49

RESUMEN

Se estudió la danza de reclutamiento a fuentes distantes desplegada por abejas de la especie *Apis mellifera ligustica*, en función de la productividad del recurso. Para ello se utilizó un alimentador de flujo regulado ubicado a 160 metros de la colmena, donde se ofrecía a los animales (1) distintos flujos de solución a concentración constante de sacarosa o (2) solución de distintas concentraciones a flujo constante. Se registraron diversos parámetros de danza como la probabilidad, la duración y el número de contoneos y se calculó el *tempo* (número de contoneos cada 15 seg. de danza). Se evaluaron dos expresiones de frecuencia de danza para analizar si las recolectoras representan en su permanencia en la colmena esas variaciones de la productividad y si el nido tiene la posibilidad de recibir esa información. La duración del ciclo recolector dependió del flujo de solución, mientras que el tiempo de estadía en la colmena sólo fue diferente cuando la tasa era de 0.9 $\mu\text{l}/\text{min}$; ninguna de las dos variables mostró cambios en función de la concentración de sacarosa. Los parámetros de danza dependieron tanto del flujo de solución como de la concentración ofrecidos. Si se analiza este comportamiento juntando ambas condiciones experimentales (expresando la cantidad de sacarosa por minuto presentada en el alimentador) se observa que la probabilidad, el *tempo* y las frecuencias de danza se ajustan a una función de tipo sigmoidea. Estos resultados sugieren que las abejas recolectoras son capaces de percibir flujos de sacarosa, independientemente del contenido acuoso de las soluciones, y de representarlos en el nido a través de la danza de reclutamiento. La colmena podría recibir señales moduladas de acuerdo a la productividad de las fuentes explotadas así expresada.

INTRODUCCIÓN

La abeja doméstica *Apis mellifera* L. es considerada un insecto eusocial, ya que presenta de manera simultánea la cooperación de varios individuos en el cuidado de la cría, la división reproductiva del trabajo y la superposición de más de una generación, tal que la descendencia puede asistir a sus progenitores en algún período de su vida (Wilson, 1971). De este modo aparece destacada la diferencia de tareas entre los miembros del nido, con distintos grupos de animales especializados para ejecutar ciertas funciones definidos como castas (Wilson, 1971). Reina, zánganos y obreras son las castas genéticas observadas en esta especie. Entre las obreras existen diferenciaciones temporales de acuerdo a su edad, a su desarrollo glandular, o a necesidades de la colmena (Rösch, 1930; Lindauer, 1954 y 1961; Seeley, 1982, 1986 y 1989). Así, según los cambios que presentan sus labores, pueden reconocerse: nodrizas, almacenadoras, soldados y recolectoras (Lindauer, 1961).

La presente tesis está basada en el estudio de parámetros del comportamiento de la abeja obrera de la especie *Apis mellifera ligustica* asociados con la estrategia de explotación de recursos y la transferencia de información sobre los mismos.

La recolección de alimento

La obtención de sustancias esenciales para su ciclo de vida, como polen, néctar, agua y resinas, implica para la abeja una constante búsqueda de las mismas y, una vez halladas, el correspondiente transporte al nido. En el caso particular del néctar, la recolectora lo encuentra acumulado en pequeñas cantidades en los nectarios florales (Watt *et al.*, 1974; Núñez, 1977b; Vogel, 1983). Dicha solución acuosa es producida allí de

manera continua y se compone básicamente de diferentes azúcares -principalmente sacarosa, fructosa, glucosa y maltosa- con trazas de otros elementos: aminoácidos, lípidos, materia inorgánica y ácidos orgánicos (Baker y Baker, 1982; Kearns e Inouye, 1993).

La actividad de forrajeo de la abeja se organiza en los llamados ciclos recolectores. Un animal que se encuentra en la colmena inicia uno al salir hacia la fuente de alimento, donde carga su buche con el néctar presente en la inflorescencia hasta que, en cierto momento, emprende el regreso al nido. Una vez en éste, descarga el material recolectado y generalmente interactúa con otras abejas, de modo que se observan contactos bucales y con las antenas, y un conspicuo comportamiento llamado “danza de reclutamiento” (von Frisch, 1967). Luego de esto, el animal puede comenzar otro ciclo recolector.

Para orientarse hacia las fuentes, la abeja utiliza numerosas claves de referencia, como la posición del sol, el patrón de luz en el cielo, marcas en el camino, colores, olores (Ribbands, 1953; von Frisch, 1967; Wehner, 1981; Menzel, 1985).

La actividad de forrajeo se halla modulada por la motivación recolectora (Núñez, 1982a). Se denomina motivación al estado interno de un animal, relacionado con los cambios en la respuesta a los estímulos externos, y se caracteriza porque operan sobre ella cambios reversibles (Mc Farland, 1971).

En la elección de la fuente de alimento se ven involucradas, entre otras, características asociadas con aspectos energéticos que el individuo puede estimar a través de las respectivas entradas sensoriales. Para una mejor comprensión de los parámetros implicados en la valoración energética de las fuentes de néctar, se definen dos propiedades. Éstas son la productividad, como el rendimiento de azúcar en función del tiempo, y la rentabilidad, como la ganancia neta obtenida que resulta de restar a esa productividad el costo para realizar la recolección y llevar la carga a la colmena. Estas propiedades están

relacionadas entonces con la concentración de azúcares presentes en el néctar, el volumen acumulado en los nectarios y el producido por unidad de tiempo, la distancia del nido a la fuente, la accesibilidad a ésta, la variedad de floraciones disponibles y las condiciones climáticas, entre otros parámetros. Debido a su alta capacidad de aprendizaje las abejas llegan a memorizar en forma específica las distintas características de la fuente de alimento que explotan (Greggers y Menzel, 1993). Una vez que un individuo ha comenzado a recolectar en un parche, permanecerá trabajando allí aunque éste reduzca su productividad y aún cuando fuentes más rentables sean explotadas por otras forrajeras de su nido; esta característica de la abeja doméstica se denomina constancia floral (von Frisch, 1967).

La comunicación

La comunicación dentro de una sociedad de insectos no está dada, en general, por procesos de tipo “todo o nada”, donde una señal genera una respuesta de comportamiento fija (Hölldobler y Wilson, 1990). La mayoría de los canales utilizados en el contexto recolector se caracteriza por la transmisión de señales análogas, o graduales, que pueden ser amplificadas o amortiguadas por el emisor según estímulos externos (Lindauer, 1990). Este tipo de comunicación es definido como modulado, y su duración e intensidad dependen del estado de motivación del emisor. La señal afectará en el receptor la probabilidad de reaccionar a otros estímulos o de desencadenar un patrón de comportamiento, ya que influye sobre el estado de motivación del mismo (Hölldobler y Wilson, 1990).

Como insecto eusocial, la recolección de alimento en la abeja también involucra el reclutamiento, que es definido como la comunicación relacionada con la convergencia de compañeros del nido a algún punto en el espacio donde se requiere realizar un trabajo (Wilson, 1971).

En el caso de la explotación de néctar, variaciones en la productividad de las fuentes afectan aspectos tanto individuales como sociales del comportamiento recolector (Núñez, 1966, 1970, 1971a, 1982b; von Frisch, 1967). Durante la etapa de floración, pueden observarse continuos cambios en dicha productividad, causados fundamentalmente por modificaciones diarias y estacionales de variables climáticas y ambientales. Estas modificaciones provocan fluctuaciones en la concentración, la disponibilidad y el flujo de néctar (von Frisch, 1967; Núñez, 1977b; Vogel, 1983; Giurfa y Núñez, 1992). Parámetros como el tiempo de recolección y la carga transportada en el buche, entre otros, varían con la riqueza de este recurso (Núñez, 1966, 1971a y b; von Frisch, 1967; Varjú y Núñez, 1991). Uno de los aspectos que determinan la coordinación entre la recolección de alimento a niveles individual y social, está basado en la utilización de distintos canales de comunicación capaces de transmitir información respecto de la actividad recolectora.

La danza de reclutamiento

Entre todos los aspectos relacionados con el comportamiento de la abeja, uno de los más extensamente estudiados es la “danza de reclutamiento”. Ésta consta de desplazamientos corporales dentro de la colmena e involucra la emisión de señales vibratorias (von Frisch, 1967). Existen dos tipos de danza, según la trayectoria que dibujan sobre el panal: la circular y la de contoneo.

La danza circular (Fig. 1A) se caracteriza porque la abeja ejecutante camina trazando un círculo de aproximadamente un par de celdillas de diámetro, y, cada una o dos vueltas, gira abruptamente 180° en torno a un eje perpendicular al panal, para continuar con idéntico desplazamiento redondo en sentido opuesto. Simultáneamente, emite pulsos de sonido cuya frecuencia principal está entre 250 y 300 Hz; cada uno dura 20 ms, la tasa de

repetición oscila entre 10 y 40 Hz, y su gradiente de presión mide de 1 a 2 Pa. El movimiento circular se acompaña de un leve contoneo abdominal hacia los lados (Kirchner *et al.*, 1988). Los giros se repiten varias veces. Este tipo de danza se desencadena en la raza *Apis mellifera ligustica* cuando la fuente de alimento explotada por la ejecutante se encuentra a una distancia inferior a los 35 m desde el nido (Lindauer, 1961; von Frisch, 1967).

Cuando el sitio de recolección está a distancias mayores, la abeja efectúa la que se ha dado en llamar danza de contoneo o en ocho (Fig. 1B). En ésta, el animal se desplaza anteriormente en línea recta mientras sacude su cuerpo enérgicamente a uno y otro lateral de 11 a 16 veces por segundo, observándose la máxima amplitud de este vaivén en el extremo posterior del abdomen (von Frisch, 1967; Tautz *et al.*, 1996). Su posición al final de este tramo recto se encuentra de una a cuatro celdillas más adelante que el sitio donde inició su meneo. Luego camina en semicírculo a uno u otro lado, de tal forma que regresa aproximadamente a dicho punto inicial. Repitiendo algunas veces estos ciclos, alternando el costado de regreso, el individuo dibuja un ocho con su trayectoria. A lo largo de la parte recta central, la abeja emite un zumbido que acompaña todo su meneo. Los estudios indican que ese zumbo proviene del tórax y que se trata de una onda compuesta por vibraciones cuya frecuencia está entre 200 y 300 Hz, cada una de las cuales tiene una duración cercana a los 20 ms y son pulsadas a una tasa de repetición de aproximadamente 30 Hz (Wenner, 1962; von Frisch, 1967). Se midió la vibración de sus alas, la cual genera un flujo de aire en el campo cercano de 0.7 a 1 m/s y una intensidad de sonido de aproximadamente 100 dB (Michelsen *et al.*, 1987; Michelsen 1993). Probablemente sea producida por contracciones de los músculos de vuelo. No se encontraron vibraciones a nivel de sustrato en sentido

perpendicular al plano del panal, aunque sí se hallarían paralelas al mismo (Michelsen *et al.*, 1986; Tautz, 1996).

En *Apis mellifera*, la danza se presenta en recolectoras de néctar, polen o agua. Recién regresado de su ciclo de forrajeo, el animal con su carga se ubica en una zona del panal cercana a la piquera y comienza a danzar, siendo seguido por algunas de las abejas que se encuentran allí, a lo largo de todo su trazado. Éstas lo tocan con las antenas y eventualmente interrumpen de manera breve su desarrollo para obtener gotas del néctar transportado por él. La duración de todo el despliegue de la danza puede variar desde unos pocos segundos hasta algunos minutos, ocupando distintas proporciones del tiempo que la recolectora permanece en la colmena luego de cada viaje de forrajeo. La realización de estas maniobras puede continuar aún luego de concluidas las descargas del buche y de las cestas de polen (von Frisch, 1967). Las abejas que acompañan a la ejecutante pueden permanecer siguiendo el despliegue durante una parte o todo el desarrollo del mismo. Las trayectorias de la danza también se observan ocasionalmente en unas seguidoras, mientras otras apenas se mueven conformando un apretado círculo (von Frisch, 1967; Bozic y Valentincic, 1991; Judd, 1995). Alguna de las seguidoras puede comenzar a recolectar en la misma fuente que la danzarina, produciéndose así el reclutamiento de individuos de la misma colmena (von Frisch, 1967; Gould, 1975). Por ello se considera la danza como un canal de comunicación transmisor de información de sitios muy aptos para explotar.

Se hallan algunas variaciones en ciertos aspectos descriptivos de la danza entre especies del género *Apis* como así también entre las razas de *Apis mellifera* (Lindauer, 1961; von Frisch, 1967; Towne, 1985). Comportamientos estereotipados similares se presentan además en otros grupos de insectos como dipteros y lepidópteros (Dethier, 1957;

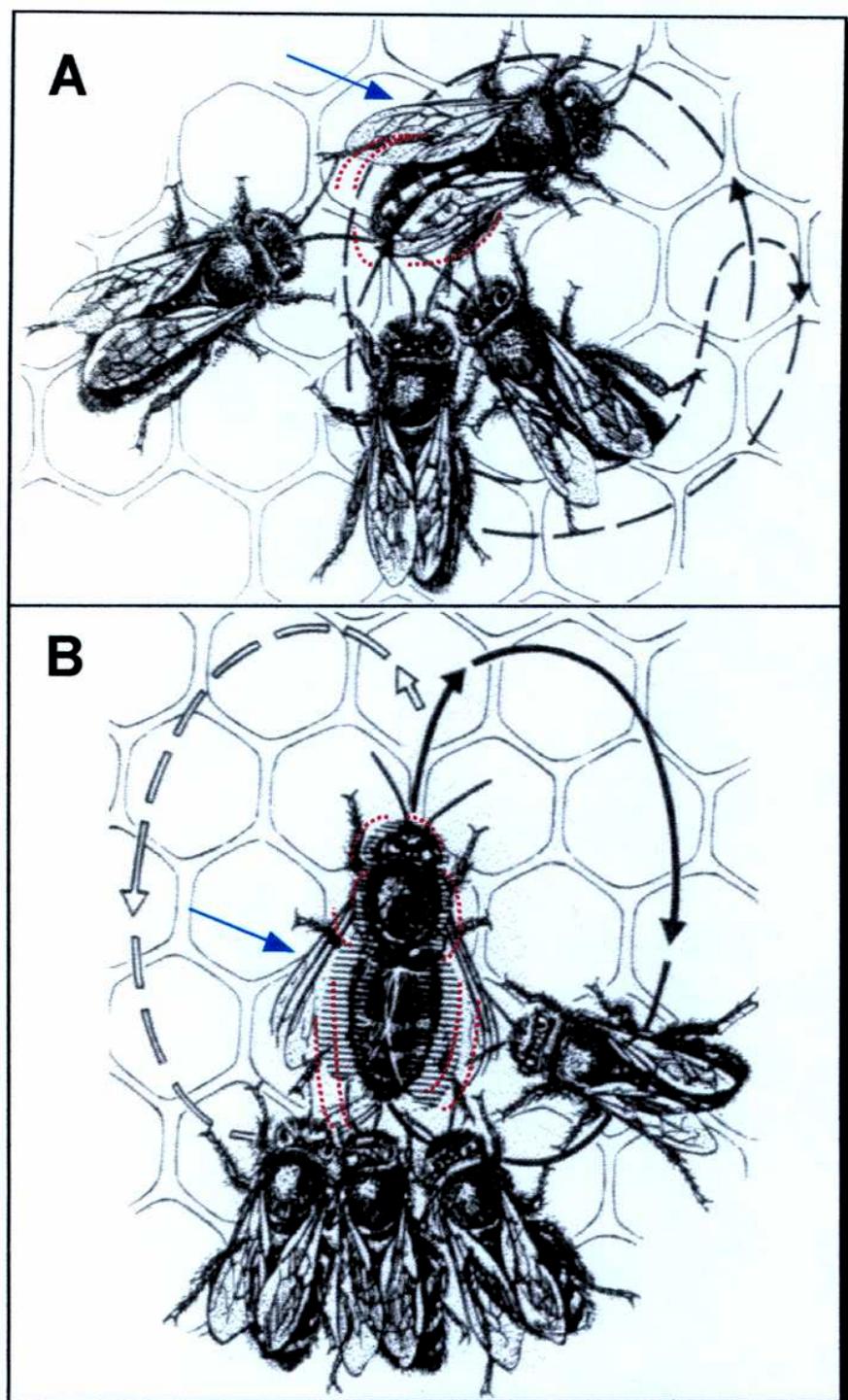


Figura 1: Danza de reclutamiento de *Apis mellifera*: circular (A) y de contoneo o en ocho (B). La abeja señalada con flecha azul es la danzarina; las restantes, seguidoras. En flechas negras y blancas se ven los desplazamientos, y en rojo, el energético contoneo hacia los lados. (Sobre un dibujo de von Frisch, 1967).

von Frisch, 1967), con diferentes características y contextos, aunque en estos casos no tendrían valor de información como se postula en la abeja.

La danza de reclutamiento sería un típico ejemplo de señal modulada, ya que se amplifica o amortigua en función de estímulos externos. La abeja varía la dirección y el sentido, de la porción recta con respecto de la componente del vector fuerza de gravedad sobre el plano del panal. Esto depende de la dirección en que se encuentra la fuente de alimento con relación a la de la posición acimutal del sol, consideradas desde la colmena (von Frisch, 1967). También se observa una modulación en función de la distancia a la fuente donde está recolectando la danzarina: la cantidad de circuitos por unidad de tiempo está inversamente correlacionada con la longitud de ese viaje, aunque no de manera absoluta (von Frisch, 1967). Esta velocidad de vueltas (*tempo*: número de contoneos cada 15 segundos de danza, según von Frisch 1967), junto con otros componentes sonoros, se ve afectada además por las temperaturas ambiental y de la colmena (von Frisch, 1967; Wenner *et al.*, 1967). Se ha interpretado de varios experimentos que el consumo de energía realizado en el viaje de forrajeo influye en este mismo parámetro (von Frisch, 1967). Se observan asimismo fluctuaciones en la aparición y en la duración, de las danzas con el transcurso de las horas del día (von Frisch, 1967).

Teniendo en cuenta la variación de este comportamiento en función de la productividad de la fuente de alimento, se halló una correlación directa entre la concentración, la cantidad o la regularidad de producción del néctar recolectado, y la aparición, la duración, el tempo o algunos componentes sonoros de la danza para fuentes cercanas (von Frisch, 1967; Waddington, 1982; Seeley y Towne, 1992; Waddington y Kirchner, 1992; Seeley, 1994; Farina, 1996). También la emisión de sonido se ve afectada con la concentración de azúcar, en las danzas en ocho (Esch, 1963).

Es conocido que los umbrales e intensidades de danza se ven afectados por la experiencia previa del individuo y por el entorno social (Núñez, 1970; Raveret Richter y Waddington, 1993), lo que indica que este comportamiento es sensible a las *variaciones* en la productividad de las fuentes explotadas y al nivel de reservas alimentarias de la colmena. A partir de esto se sugiere que la motivación recolectora afecta el comportamiento de danza (Stabentheiner y Hagmüller, 1991).

El flujo regulado de las fuentes

En la metodología utilizada en la investigación de la actividad recolectora, se ofrece a las abejas platillos o recipientes que poseen flujo ilimitado o *ad libitum* de solución azucarada. Por ello, las condiciones en las que se obtienen los resultados distan notablemente de la situación que los animales encuentran en las fuentes naturales, pues éstas producen néctar en muy pequeñas cantidades (Watt *et al.*, 1974; Núñez, 1977b). Como la recolección de alimento se lleva a cabo en un contexto donde la motivación del individuo es importante, resulta entonces conveniente analizar este comportamiento con dispositivos que imiten cuantitativamente aspectos energéticos de las flores, como los desarrollados por Núñez (*e.g.* 1971a y b), en los cuales el flujo de solución puede controlarse. De este modo se ofrece una recompensa modulada y se regula el efecto sobre el nivel de motivación del individuo recolector (Mc Farland, 1971; Núñez, 1974); así los resultados se aproximarán más a la situación natural. Utilizando estos aparatos como fuentes de alimento, se ofrece a la abeja un flujo energético susceptible de ser cuantificado como cantidad de azúcar por unidad de tiempo.

Al recolectar en estas fuentes reguladas, la abeja despliega distintas estrategias de explotación del recurso y de transferencia de información, dependiendo del flujo de solución azucarada ofrecido. Por ello, se pudieron definir cuatro intervalos bien diferenciados:

1) flujos de solución menores a 0.9 microlitros por minuto: la forrajera varía la duración de las pausas entre visitas a la fuente de acuerdo al flujo presentado en la misma (Grosclaude y Núñez, 1998);

2) flujos de solución de 0.9 a 8 microlitros por minuto: el animal presenta cambios en la carga de buche alcanzada al concluir la visita de recolección según el flujo de solución ofrecido; a su vez, un aumento de la concentración de azúcar para un dado flujo de solución también induce a la abeja a alcanzar mayor carga de buche (Núñez, 1966 y 1982b);

3) flujos de solución de 8 a 60 microlitros por minuto: la recolectora alcanza siempre cargas de buche máximas, variando tan sólo el tiempo de permanencia en la fuente, que necesita para ello (Núñez, 1971a);

4) flujos de solución mayores que 60 microlitros por minuto: se está por encima de la tasa máxima de libado de la abeja doméstica, lo que resulta un flujo ilimitado o *ad libitum* para el individuo recolector (Núñez, 1966; von Frisch, 1967).

Objetivos de este trabajo

Algunos de los estudios previos en los que se ha indagado la relación existente entre la danza de reclutamiento y la productividad de las fuentes de alimento, resultaron en mayores o menores niveles de excitación de las abejas recolectoras que regresan a la colmena, y por ende, poco cuantificables. Otros registran tendencias sin significación estadística (Nuñez, 1970). Muchos tuvieron como único aspecto a la danza bajo

condiciones de flujo *ad libitum*, situación no natural (von Frisch, 1967; Waddington, 1982; Seeley y Towne, 1992; Waddington y Kirchner, 1992; Seeley, 1994). La utilización de flujo controlado mostró una modulación de distintos parámetros en la danza circular, como la probabilidad, la duración y la intensidad (Farina, 1996).

Hasta el presente no se había analizado la influencia del flujo de néctar sobre la dinámica de la danza en ocho, ni tampoco la de la concentración de azúcar bajo condiciones de flujo regulado. Sería importante considerar también al animal recolector como un puente a través del cual la colmena recibe un *flujo energético* neto que se integra con otras entradas (forrajeras que retornan de otras fuentes) en un *flujo de información* que, a cada instante, aquélla obtendría sobre los recursos del medio. La resultante de este efecto central se vería reflejada en las modulaciones del reclutamiento y de la competencia entre abejas que explotan la misma fuente.

Utilizando el mencionado sistema de alimentadores de flujo regulado, se sugirió que si bien la concentración y el flujo del néctar son importantes durante la recolección para estimar la productividad de una fuente de alimento, sería el flujo de azúcar (sacarosa ofrecida por unidad de tiempo) el parámetro crítico a través del cual las abejas perciben la entrada energética (Farina y Núñez, 1991; Varjú y Núñez, 1991; Greggers *et al.*, 1993). En este marco se planteó como objetivo general el estudio del efecto de la productividad de la fuente de néctar sobre la danza de reclutamiento para fuentes distantes (danza de contoneo o en ocho) en la abeja doméstica de la raza italiana *Apis mellifera ligustica*.

Hipótesis

Este trabajo se ha desarrollado dentro de una hipótesis que plantea que la danza de reclutamiento de abejas recolectoras es un canal de comunicación capaz de transferir información cuantitativa asociada con la productividad de las fuentes de néctar.

Lo que específicamente se postula puede dividirse en dos partes: una previa que lleva a la otra.

1) Dado que la danza se produce en un contexto afectado por el estado interno del animal, ella es un indicador del nivel de motivación del individuo recolector. Su dinámica se ve afectada por las diferentes productividades en la fuente de alimento. Esta última variable influye en términos tanto de flujo de solución como de concentración de sacarosa ofrecidos en el alimentador.

2) Este efecto también se ve reflejado al expresar la productividad independientemente del contenido de agua de la solución de la fuente de alimento. Por lo tanto, las características de la danza varían con la tasa de oferta de sacarosa. De este modo, las abejas son capaces de modularlas en función de la ganancia dada por la fuente, actuando como transmisor de un flujo energético obtenido en el medio y representado en la colmena, factible de ser leído como flujo de información.

MATERIALES Y MÉTODOS

La presente Tesis de Licenciatura se llevó a cabo en el Campo Experimental del Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, ubicado en la Ciudad Universitaria ($34^{\circ} 32' S$, $58^{\circ} 27' O$). Los registros se realizaron durante el período comprendido entre marzo y mayo de 1997, etapa correspondiente al final de la temporada de floración, cuando el adiestramiento a los alimentadores artificiales es posible debido a la baja competencia que les ofrecen las fuentes naturales (Núñez, 1982a). Teniendo en cuenta la necesidad de utilizar un intervalo temporal corto para evitar fluctuaciones diarias en la actividad forrajera (von Frisch, 1967; Núñez, 1977a y b; Moore *et al.*, 1989; Farina y Núñez, 1993), los experimentos se efectuaron entre las 13 y las 17 horas. En este lapso, las variaciones de temperatura y humedad ambientales son menores, afectando así en pequeña proporción el comportamiento de la abeja recolectora (von Frisch, 1967; Núñez, 1977b; Germ *et al.*, 1997).

Animales

Se utilizaron abejas *Apis mellifera ligustica* Spinola provenientes de una colmena de observación compuesta por aproximadamente 2000 individuos adultos.

La colmena de observación constaba de un marco de madera de $33 \times 54 \times 5$ cm donde se colocó un panal con reina, obreras, cría y reservas de miel y de polen. La zona entre el marco de madera y el panal estaba obstruida con cera o con goma espuma en las cercanías de la piquera a fin de evitar el pasaje del animal en estudio al otro lado del cuadro. La cara visible de la colmena estaba cubierta por un vidrio, el cual era reemplazado durante

el período de experimentación por una malla de gasa que mejoraba la observación del interior del nido. La conexión con el exterior tenía una abertura de 8 x 1 cm y se ubicaba en el vértice inferior izquierdo. Una manga de tela de 35 cm de largo por 7 de diámetro unía la entrada de la piquera con el exterior del laboratorio. Durante el período de registro, la colmena estaba expuesta a iluminación artificial y la temperatura era mantenida en el laboratorio entre 23 y 26° C.

Adiestramiento

Los animales recolectaban solución de sacarosa (aromatizada con 3 gotas de esencia de almendras cada 200 cm³) en un alimentador de flujo regulado (AFR). Este aparato constaba de una jeringa, cuyo émbolo era impulsado por un motor sincrónico. El flujo de solución deseado era variado al cambiarse los engranajes de dicho motor (Núñez, 1971b). Una cánula de plástico conectaba la aguja de la jeringa con un orificio en una plancha de acrílico (Fig. 2). Se señalizaba visualmente el sitio desde donde surgía la solución con un disco de cartulina amarilla de 3 cm de diámetro sobre un cuadrado de papel gris de 3.5 cm de lado. El alimentador se hallaba a 160 m en dirección noroeste de la colmena.

El adiestramiento de los animales se realizó mediante el método tradicionalmente utilizado (von Frisch, 1967; técnica Wenner, en Esch, 1978). Cuando las abejas llegaban al sitio definitivo donde se encontraría la fuente, se las capturaba y, luego de anestesiarlas con frío, eran individualizadas con discos de plástico de 3 mm de diámetro pegados en el tórax. Dichos discos contenían diferentes colores y números.

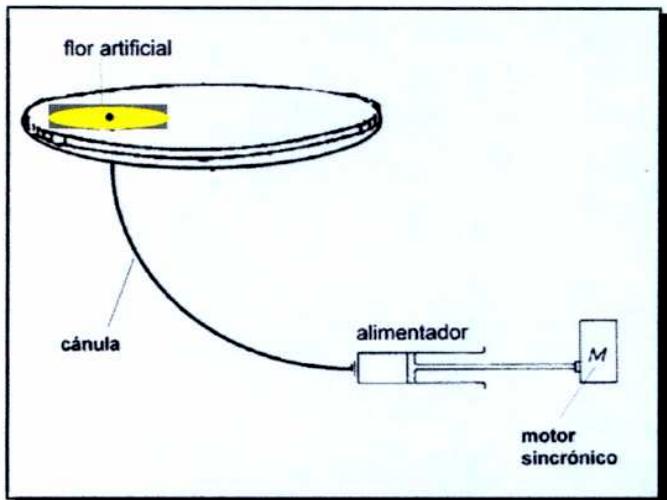


Figura 2: Alimentador artificial de flujo regulado (adaptado de Núñez, 1982a).

Antes de comenzar el experimento, se elegía al azar una abeja de las que ya estaban libando en la fuente, capturándose las demás. Luego se permitía que el individuo cumpliera al menos tres visitas al AFR sin competencia, manteniendo el flujo y la concentración de la solución tales como iban a presentarse durante el transcurso del período de medición. De esta manera se intentaba analizar el comportamiento de animales que recolectaban alimento bajo condiciones estables desde el punto de vista de la productividad ofrecida.

Procedimiento

Habiéndose completado el mencionado período de visitas previas en el AFR, se registraban los sucesivos cuatro ciclos recolectores. Cada uno de ellos se iniciaba (Fig. 3) cuando la forrajera abandonaba la colmena y, en vuelo libre, llegaba a la fuente de alimento. Allí el AFR era encendido y el animal comenzaba a ingerir la solución azucarada. Cuando éste partía de regreso, el motor del AFR era apagado. A su arribo a la colmena, los

comportamientos desplegados por las abejas individualizadas eran registrados en cintas de video que luego se analizaban.

Durante las cuatro visitas sucesivas a la fuente, el AFR ofrecía un flujo constante con una única solución de sacarosa. Una vez cumplidos los cuatro ciclos consecutivos, el animal era descartado.

El manejo del AFR y la cuantificación del comportamiento recolector en la fuente eran realizados por un observador en ese sitio, quien informaba a través de un intercomunicador a otro observador ubicado en el laboratorio donde se encontraba la colmena de observación.

Series experimentales

Se realizaron dos series experimentales. Cada una de ellas presentó una secuencia aleatoria de las distintas condiciones de productividad propuestas.

Serie 1: distintos flujos de solución a concentración de sacarosa constante.

Con el objeto de analizar la influencia del flujo de solución azucarada sobre el comportamiento de danza, el AFR ofrecía durante los cuatro ciclos recolectores del individuo experimental, una de las siguientes tasas: 0.9, 1.85, 3.9, 8.0 ó 14.7 microlitros por minuto ($\mu\text{l}/\text{min}$). La concentración era 1.8 molar (Tabla 1).

Serie 2: distintas concentraciones de sacarosa a flujo de solución constante.

Con el objeto de analizar el efecto de la concentración de sacarosa sobre el comportamiento de danza, el AFR ofrecía durante los cuatro ciclos, una de las siguientes condiciones: 0.6, 1.2 ó 2.4 molar (M). El flujo era 5 $\mu\text{l}/\text{min}$ (Tabla 2).

Tabla 1: Detalle de las cinco situaciones de la serie experimental con diferentes flujos de solución.

Flujo de Solución (μl/min)	0.9	1.85	3.9	8.0	14.7
Concentración de Sacarosa (M)	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
Flujo de Sacarosa Resultante (mg/min)	0.6	1.1	2.4	4.9	9.1

Tabla 2: Detalle de las tres situaciones de la serie experimental con diferentes concentraciones de sacarosa.

Flujo de Solución (μl/min)	5	5	5
Concentración de Sacarosa (M)	0.6	1.2	2.4
Flujo de Sacarosa Resultante (mg/min)	1.1	2.1	4.2

Parámetros registrados

Se puede observar en la Figura 3 una ilustración del ciclo recolector en la situación particular del experimento que aquí se plantea. Sobre la base de la trayectoria ideal de una abeja danzando, la Figura 4 muestra las partes en que se dividió la danza.

Con estas consideraciones se definen:

1) *permanencia o estadía en la colmena*: período (en minutos) comprendido entre la llegada de la abeja a la colmena y la siguiente partida hacia la fuente de alimento;

2) *ciclo recolector*: período (en minutos) desde el momento que la abeja sale de la colmena hacia la fuente hasta que, una vez que regresó, vuelve a partir para una nueva visita en el ciclo siguiente;

3) *tiempo de danza*: duración de todas las danzas de la abeja durante una estadía (se llama “una danza” a la ejecución ininterrumpida de la descripta danza de contoneo, considerándose interrupción a una detención del desplazamiento, mayor a 3 segundos (modificado de Waddington, 1982));

4) *número de contoneos*: cantidad total de contoneos ejecutados durante una estadía (se llama “un contoneo” al recorrido recto donde el animal mueve intensamente el abdomen hacia los laterales, entre los puntos *a* y *b* de la Fig. 4);

5) *duración del circuito*: tiempo que transcurre desde que la abeja comienza un contoneo hasta que inicia el siguiente, durante una danza (entre los puntos *a* y *c* de la Fig. 4).

Con estos registros se calcularon otros parámetros derivados como:

6) *probabilidad de danza*: número de estadías durante las cuales se observó alguna danza dividido el número total de estadías consideradas.

7) *Tempo de danza*: número de contoneos cada 15 segundos de danza (según von Frisch, 1967);

8) *frecuencia de danza*: cantidad de contoneos por minuto de estadía en la colmena (*frecuencia según la estadía*), o bien por minuto de ciclo recolector (*frecuencia según el ciclo*);

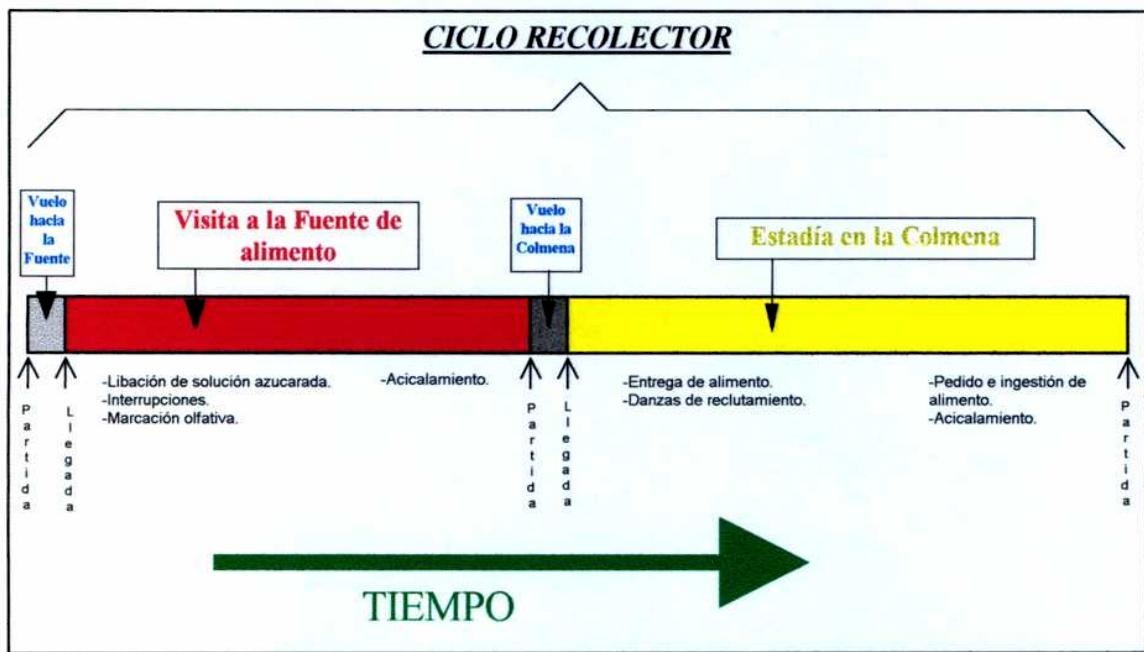


Figura 3: Representación esquemática del ciclo recolector. Cada animal registrado en el experimento realizaba cuatro ciclos consecutivos como el que aquí se describe, en el alimentador de flujo regulado. La longitud de las barras indicando los períodos es arbitraria.

Estadística

Una vez que se determinó que cada abeja no presentaba variaciones temporales en sus parámetros entre las cuatro visitas observadas, se calculó la media aritmética de cada variable para cada individuo (esto permite evitar pseudorrélicas, ver Hurlbert, 1984).

Se efectuó el análisis de la varianza (ANOVA) de un factor (Sokal y Rohlf, 1981) para la variable independiente “productividad de la fuente” -flujo de solución o concentración de sacarosa, según correspondiera en cada serie- en los parámetros medidos. La única excepción fue la probabilidad de danza, a la cual se aplicó una Prueba de Independencia (Sokal y Rohlf, 1981). En la duración de la permanencia en la colmena se

practicó una Prueba de Newman-Keuls para comparar las distintas condiciones (Winer, 1971).

Con el objeto de estudiar las duraciones de los circuitos de la danza en cada condición experimental, se realizaron análisis de distribución de frecuencias, aplicando a los mismos la Prueba de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1984). Se realizó una Prueba de Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias (Siegel, 1970).

Para calcular el ajuste a una función sigmoidea se tomaron las medias de las variables de danza a cada flujo de sacarosa de la fuente. Se utilizó la ecuación $y=((a-b)/(1+(x/w)^p))+b$. Se estimaron los parámetros de ésta por el método de cuadrados mínimos. De acuerdo a una prueba de bondad de ajuste se calculó la significación de los mismos, con la hipótesis nula de que las diferencias encontradas entre lo observado en el comportamiento y lo esperado por la ecuación se deben al azar (Zar, 1984).

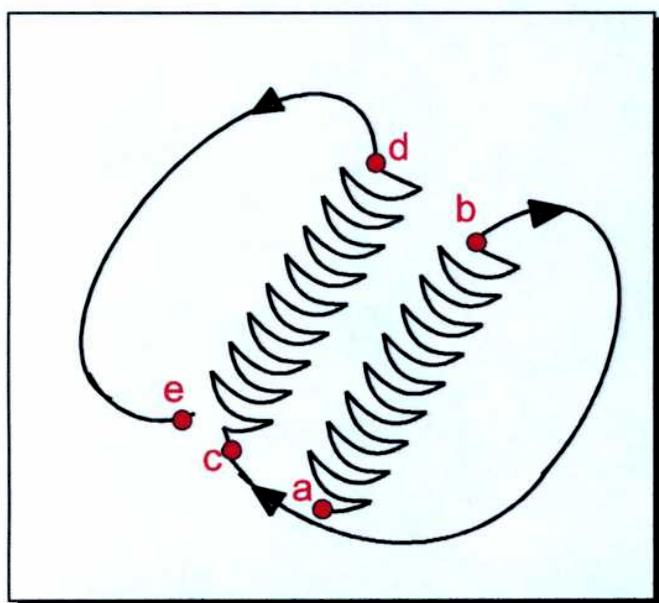


Figura 4: Esquema de la trayectoria de la danza en ocho. Segmentos: ab: contorno; ac: circuito; cd: contorno; ce: circuito. (Las sucesivas porciones centrales donde la abeja menea su cuerpo no siempre coinciden en su localización exacta sobre las celdillas).

RESULTADOS

(I) La actividad recolectora en función del flujo y de la concentración de la solución azucarada ofrecida por la fuente de alimento

Con el objeto de relacionar la danza de reclutamiento con parámetros temporales del ciclo recolector en el cual está inserta, se analizó la influencia de la productividad de la fuente de alimento sobre algunos de los comportamientos involucrados en la explotación de recursos.

Se registró el tiempo que la abeja permanecía en la colmena entre las distintas visitas a la fuente. Éste cambió según el flujo de solución ofrecido por el alimentador (Fig. 5A, $P<0.005$, ANOVA de un factor), mientras que mostró ser independiente de la concentración de sacarosa en el intervalo analizado en la serie 2 (Fig. 5B, NS, ANOVA de un factor). Se realizó una Prueba de contrastes de Newman-Keuls para los datos de la serie 1, mostrando que la diferencia significativa se presenta únicamente con $0.9 \mu\text{l}/\text{min}$ ($P<0.01$ para todas las comparaciones con este flujo, NS para las de los cuatro flujos mayores entre sí).

El tiempo que duró el ciclo recolector disminuyó con el aumento del flujo de solución ofrecido por la fuente de alimento (Fig. 5C, $P<0.0001$, ANOVA de un factor), en tanto que no varió en función de las distintas concentraciones de sacarosa (Fig. 5D, NS, ANOVA de un factor).

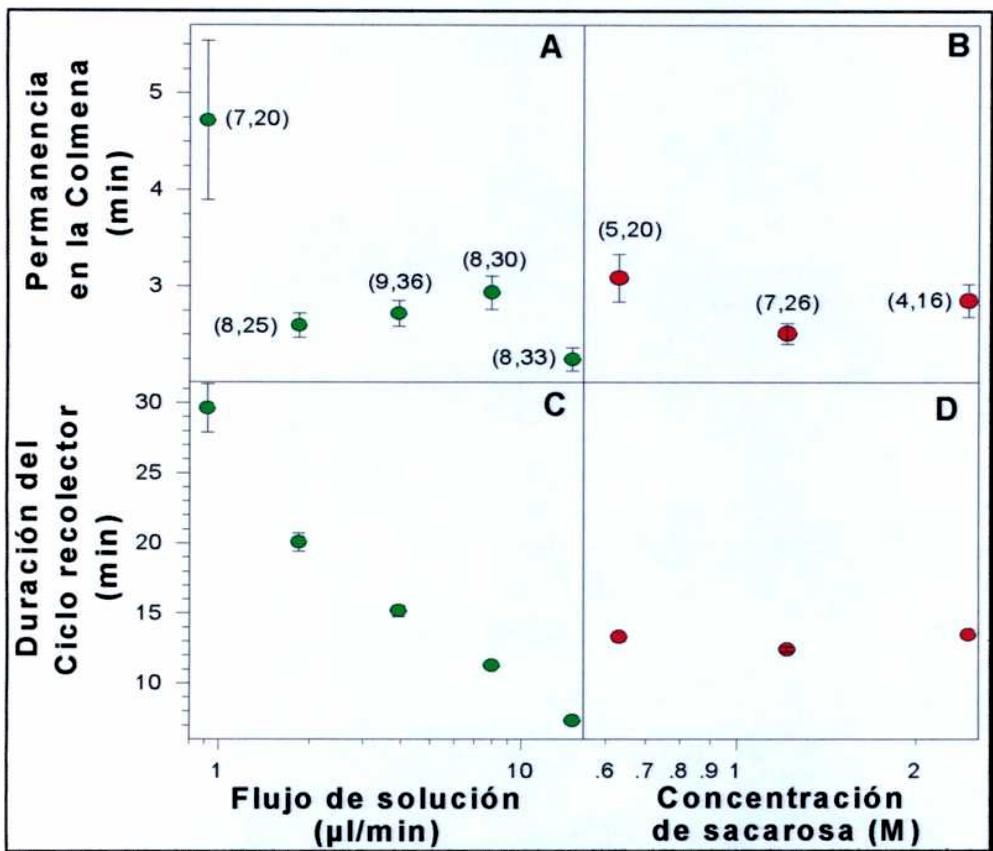


Figura 5: Duraciones (media \pm ES) de la permanencia en la colmena (A y B) y del ciclo recolector (C y D) en función del flujo de solución de sacarosa 1.8 M, y de la concentración de sacarosa a 5 μl de solución por minuto, respectivamente. El ANOVA de un factor es: para la serie de flujos: A) $F(4,35)=4.92$, $P<0.005$; C) $F(4,35)=29.67$, $P<0.0001$; para la serie de concentraciones: B) $F(2,13)=1.31$, NS; D) $F(2,13)=2.21$, NS. Número de abejas y número de visitas entre paréntesis.

(II) El comportamiento de danza en función del flujo y de la concentración de la solución azucarada de la fuente de alimento

Algunos de los parámetros que pueden caracterizarse en la danza de reclutamiento a fuentes distantes fueron analizados con el fin de evaluar la variación que sufren los mismos en función de las diferentes productividades.

La probabilidad de que el animal dance en algún momento durante una estadía en la colmena luego de la visita al alimentador, fue mayor al incrementarse el flujo de solución

(Fig. 6A, $P<0.005$, Prueba de Independencia). Lo mismo se encontró con el aumento en la concentración de sacarosa (Fig. 6B, $P<0.005$, Prueba de Independencia).

El tiempo de danza no presentó cambios significativos entre las diferentes condiciones de flujo de solución que ofrecía el alimentador (Fig. 6C, NS, ANOVA de un factor). Sí se encontró un incremento del mismo en función de mayores concentraciones de sacarosa (Fig. 6D, $P<0.005$ ANOVA de un factor).

Se contaron los contoneos que la abeja realizó a lo largo de toda la estadía, los cuales aumentaron su número con el incremento en el flujo de solución (Fig. 6E, $P<0.05$, ANOVA de un factor). Lo mismo sucedió en función de la concentración de sacarosa (Fig. 6F, $P<0.005$, ANOVA de un factor).

Con el número de contoneos totales y el tiempo de danza se calculó el *tempo de danza*. Se encontró que esta variable tomó valores más grandes con flujos de solución más altos (Fig. 7A (círculos), $P<0.005$, ANOVA de un factor). También se observó que el tiempo aumentó con el incremento en la concentración de sacarosa (Fig. 7B (círculos), $P<0.005$, ANOVA de un factor). Esto significa que la abeja se desplazó a mayor velocidad durante la danza, al aumentar la productividad de la fuente de alimento.

Debido a las interrupciones momentáneas en la danza (menores a 3 segundos) que las abejas realizan más a menudo en condiciones de baja productividad, y con el objeto de evitar por ello una subestimación sesgada en el cálculo del tempo, se construyó con las duraciones de cada circuito un histograma de distribución de frecuencias para cada condición de productividad (Fig. 8). Se descartaron los circuitos de más de 5 segundos de duración. De las ocho condiciones distintas, sólo una presentó una distribución normal ($5 \mu\text{l}/\text{min}, 0.6\text{M}$, NS Prueba de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov), por lo que se realizó

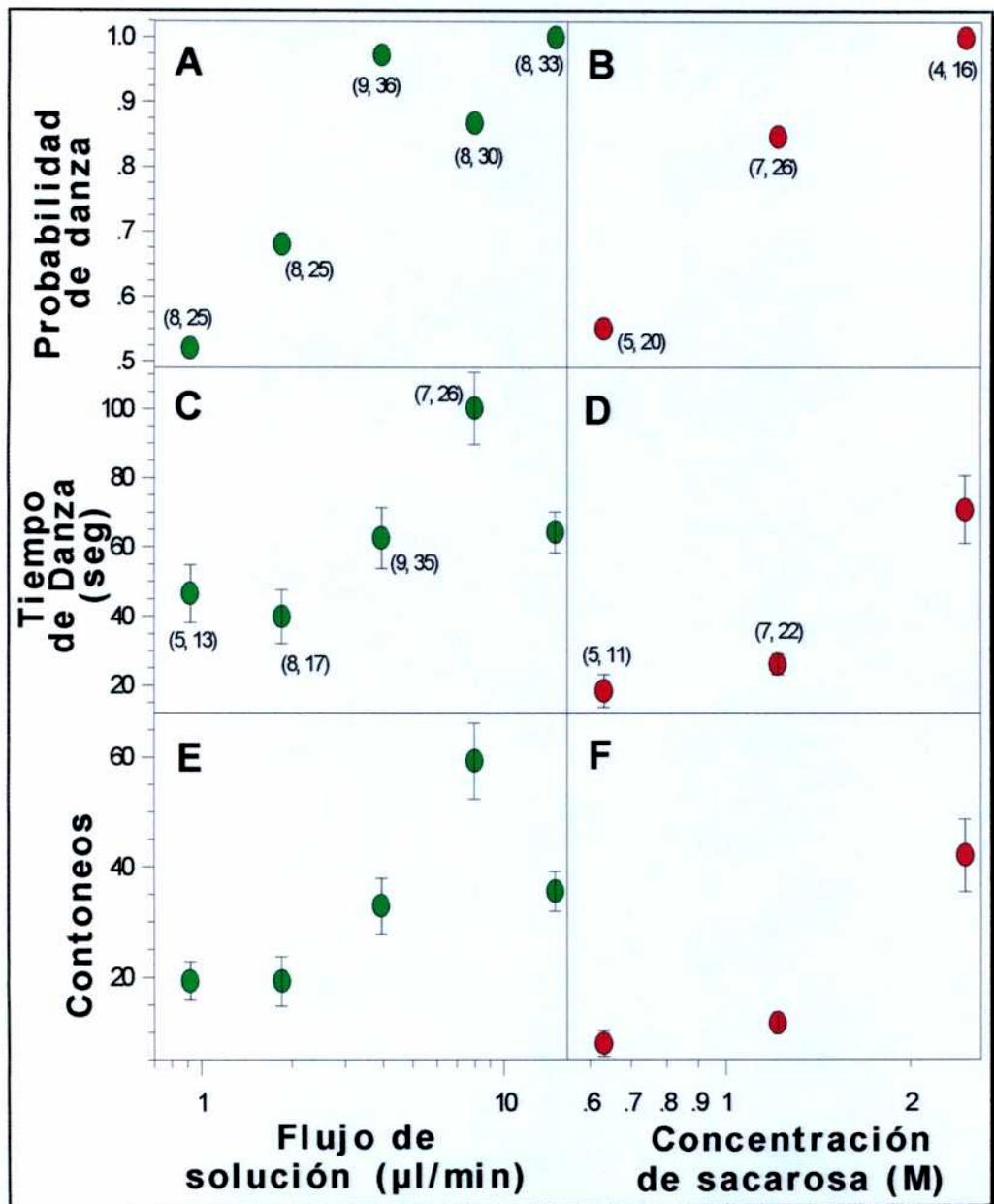


Figura 6: Distintos parámetros de la danza de reclutamiento en función del flujo de solución y de la concentración de sacarosa, respectivamente: Probabilidad de danza (A y B), Duración de la danza (C y D, media ± ES), y Número de contoneos totales por estadía (E y F, media ± ES). La correspondiente Prueba de Independencia es: A) $G(4)=36.142$, $P<0.005$; B) $G(2)=13.826$, $P<0.005$. El ANOVA de un factor es: para la serie de flujos: C) $F(4,32)=2.205$, NS; E) $F(4,32)=2.824$, $P<0.05$; para la serie de concentraciones: D) $F(2,13)=10.245$, $P<0.005$; F) $F(2,13)=10.747$, $P<0.005$. Número de abejas y número de visitas entre paréntesis (se indican cuando cambian con respecto al gráfico inmediato superior).

una prueba estadística no paramétrica en cada serie para analizar diferencias entre las duraciones. Se obtuvieron los valores corregidos para el tempo de danza (de la mediana de la distribución correspondiente), los cuales aumentaron cuando se incrementó tanto el flujo de solución (Fig. 7A (triángulos), $P<0.001$, Prueba de Kruskal-Wallis) como la concentración de sacarosa (Fig. 7B (triángulos), $P<0.001$, Prueba de Kruskal-Wallis).

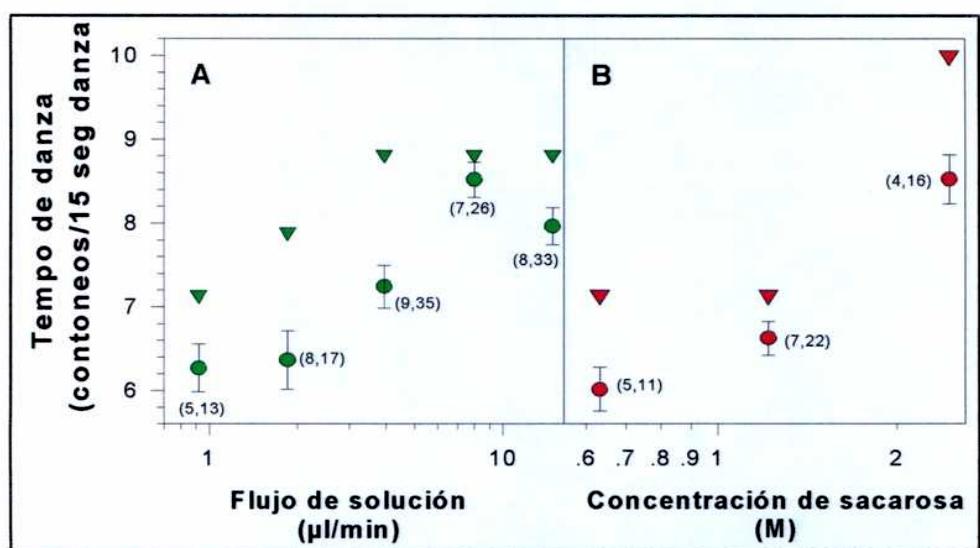


Figura 7: Tempo de danza (media \pm ES, círculos) y tempo corregido (mediana, triángulos) en función del flujo de solución (A) y de la concentración de sacarosa (B). El ANOVA de un factor para las medias es: A) $F(4,32)=4.831$, $P<0.005$; B) $F(2,13)=10.724$, $P<0.005$. La Prueba de Kruskal-Wallis para las medianas es: A) $H(4, 4687)=262.66$, $P<0.001$; B) $H(2, 1098)=166.99$, $P<0.001$. Número de abejas y número de visitas entre paréntesis.

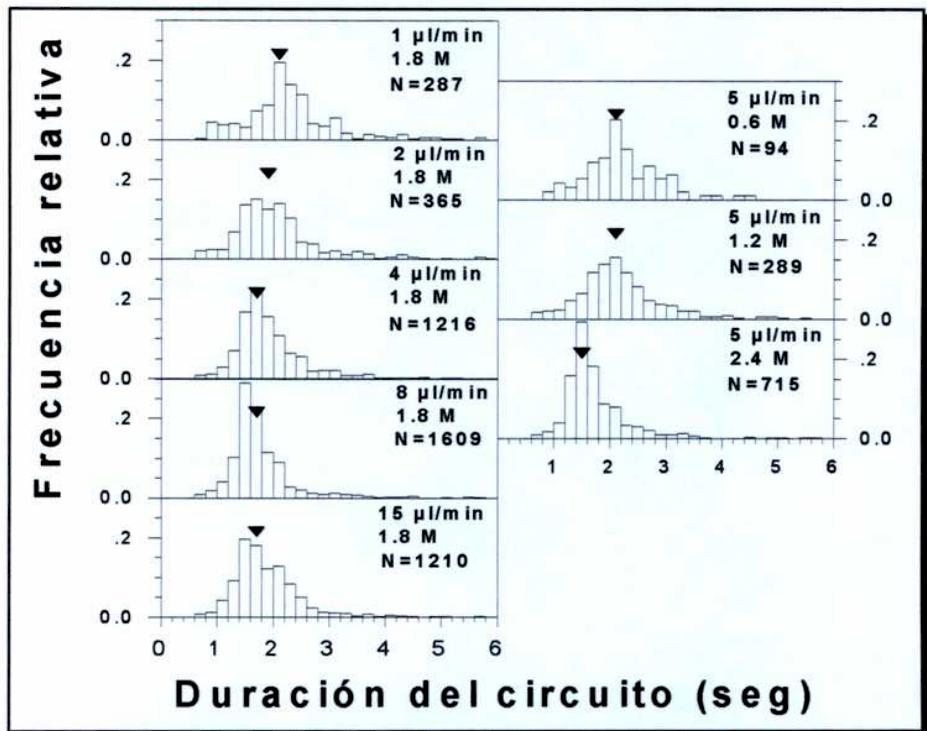


Figura 8: Histogramas de distribución de frecuencias de la duración de los circuitos de la danza en ocho para cada uno de los programas experimentales. El triángulo negro indica la mediana de los datos. Las correspondientes pruebas de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) para cada flujo y concentración son: 1 μ l/min: D=0.139, P<0.01; 2 μ l/min: D=0.142, P<0.01; 4 μ l/min: D=0.172, P<0.01; 8 μ l/min: D=0.193, P<0.01; 15 μ l/min: D=0.121, P<0.01; 0.6M: D=0.14, NS; 1.2M: D=0.115, P<0.01; 2.4M: D=0.180, P<0.01. Los gráficos están ordenados por productividad creciente de arriba hacia abajo.

Teniendo en cuenta un posible valor de información que se ha sugerido para el contoneo, se calculó la frecuencia con la que este parámetro se presentó en la colmena por unidad de tiempo, ya sea de estadía o de ciclo recolector. Ambos parámetros aumentaron con el incremento tanto en el flujo de solución como en la concentración de sacarosa (Fig. 9, P<0.001 (A), P<0.001 (B), P<0.0001 (C) y P<0.005 (D), ANOVA de un factor).

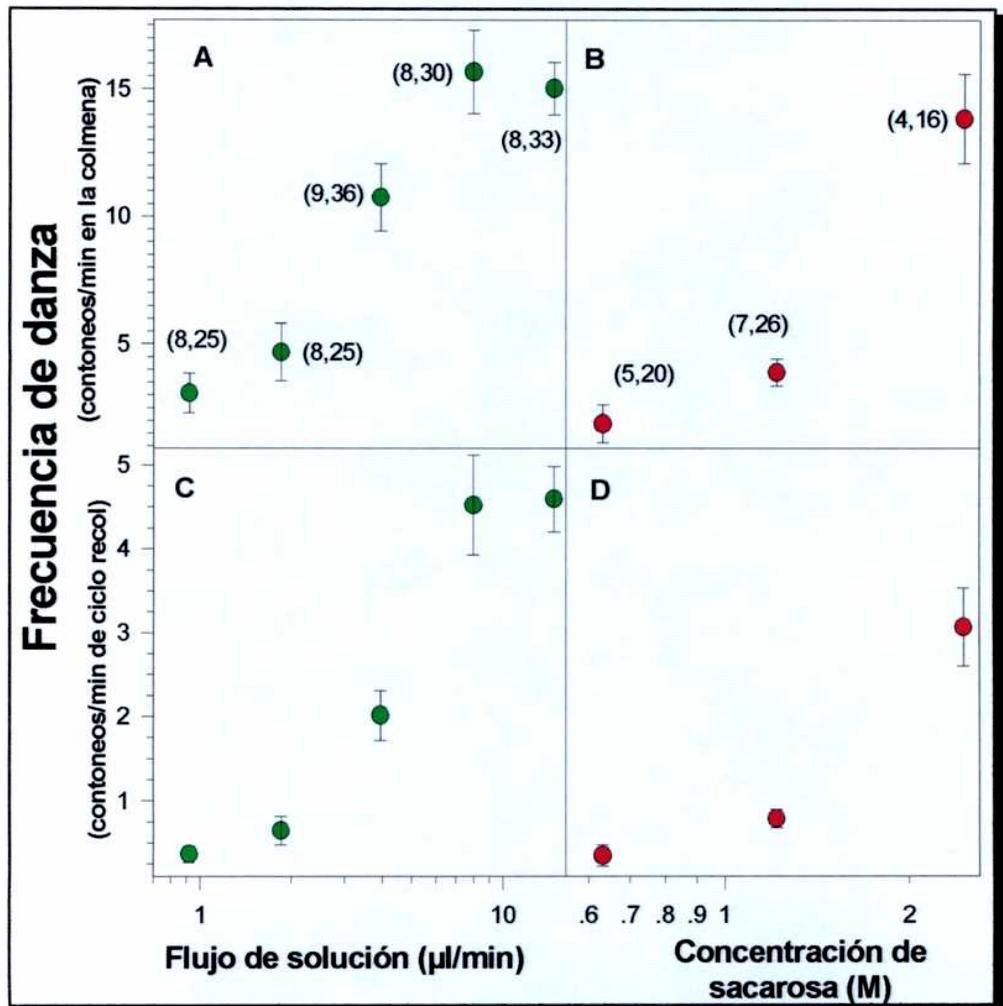


Figura 9: Frecuencia de danza (según la estadía en la colmena ((A) y (B)), y según el ciclo recolector ((C) y (D)), media ± ES) en función del flujo de solución y de la concentración de sacarosa, respectivamente. El correspondiente ANOVA de un factor es: para la serie de flujos: A) $F(4,36)=6.452$, $P<0.001$; C) $F(4,36)=8.72$, $P<0.0001$; para la serie de concentraciones: B) $F(2,13)=13.127$, $P<0.001$; D) $F(2,13)=12.12$, $P<0.005$. Número de abejas y número de visitas entre paréntesis.

(III) El comportamiento de danza en función del flujo de azúcar de la fuente de alimento

La gran mayoría de los datos obtenidos indica que los distintos parámetros de la danza en ocho aparecen modulados de acuerdo al flujo de solución y a la concentración de sacarosa presentados en el alimentador. Sin embargo, si esos mismos parámetros se analizan



excluyendo el componente acuoso de las soluciones, es posible expresarlos en función del flujo de *sacarosa* de la fuente de alimento, esto es: masa de soluto por unidad de tiempo. De esta manera, las variables se relacionan con aspectos exclusivamente energéticos de una única forma.

Uniendo así ambas series experimentales, se observó una modulación de este comportamiento con esta tasa de oferta de azúcar en la fuente de alimento. Debido a la forma de la curva que se podía trazar con los datos en los gráficos obtenidos, se calcularon regresiones con las medias del parámetro de danza para cada valor de productividad, a una ecuación sigmoidea del tipo

$$y = \frac{a-b}{1+(x/w)^p} + b$$

El parámetro *a* representa el nivel basal de respuesta; el *b*, el de saturación; el *w* es el valor de flujo de sacarosa que presenta la máxima pendiente; y *p* está involucrado en la amplitud del intervalo de estímulo que muestra la transición entre los niveles de respuesta *a* y *b*. Esto permitió analizar las diferentes características del sistema a partir de una ecuación general.

La probabilidad de danza en función del flujo de sacarosa se moduló según la curva propuesta (Fig. 10 A, NS, Prueba de bondad de ajuste), no así el tiempo de danza y el número de contoneos (Figs. 10B y C, P<0.005 para ambos, Prueba de bondad de ajuste), donde la significación estadística indica que las diferencias con la ecuación no pueden explicarse sólo por azar.

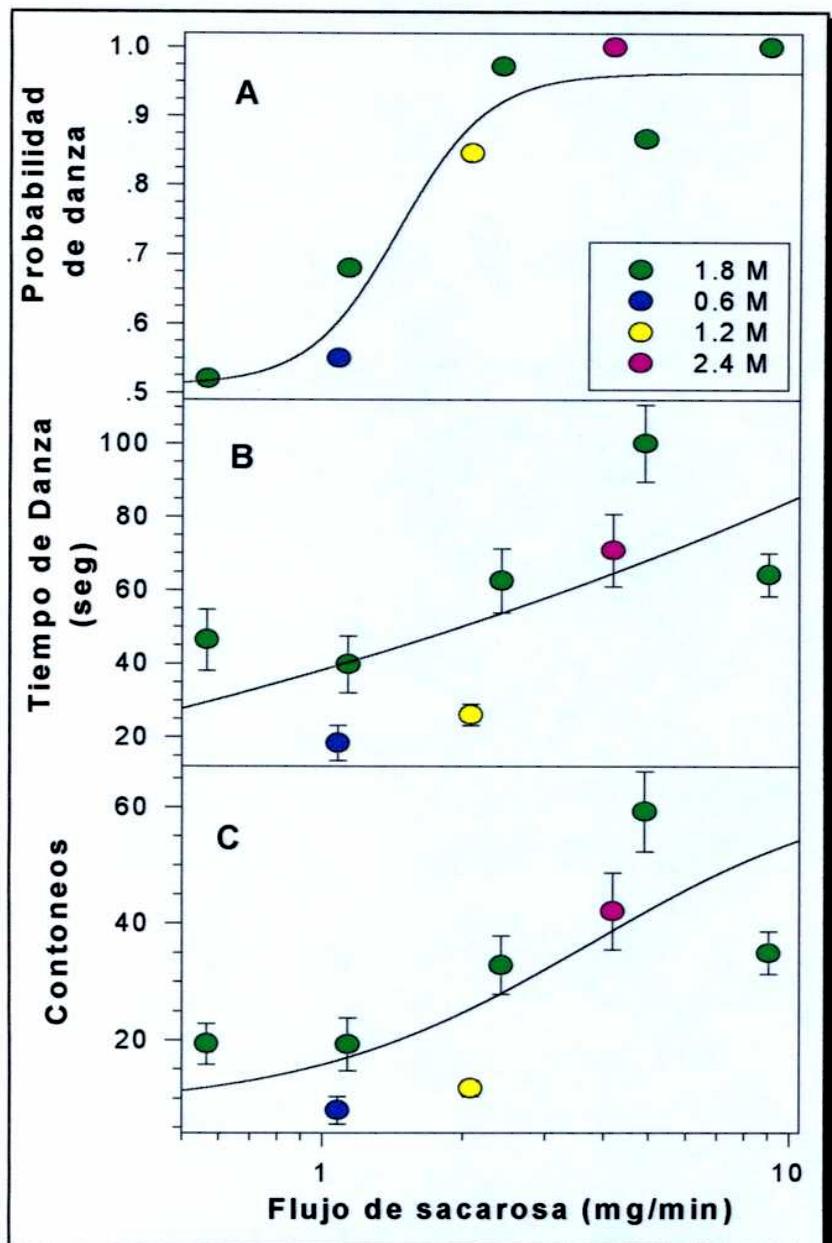


Figura 10: (A) Probabilidad de danza, (B) tiempo de danza (media \pm ES) y (C) número de contoneos (media \pm ES) en función del flujo de sacarosa. Las curvas corresponden a regresiones de la forma $y=((a-b)/(1+(x/w)^p))+b$. La diferencia entre la regresión y lo observado es: (A) $y=((0.51-0.96)/(1+(x/1.45)^{4.52}))+0.96$, $\chi^2(4)=0.006$, NS ;(B) $y=(-49.98-365083.48)/(1+(x/6.68 \cdot 10^{19})^{0.18}))+365083.48$, $\chi^2(5)=561.89$, $P<0.005$; (C) $y=((8.26-65)/(1+(x/3.77)^{1.42}))+65$, $\chi^2(5)=187.82$, $P<0.005$.

El tempo de danza mostró una variación en función del flujo energético de la fuente, descripta por la ecuación sigmoidea tanto en sus valores de medias como en sus medianas extraídas de la corrección (Fig. 11, NS para ambas curvas, Prueba de bondad de ajuste).

Ambas frecuencias de danza estudiadas también exhibieron una modulación sigmoidea en función de la cantidad de sacarosa emitida por el alimentador (Figs. 12A y B, NS para ambas, Prueba de bondad de ajuste).

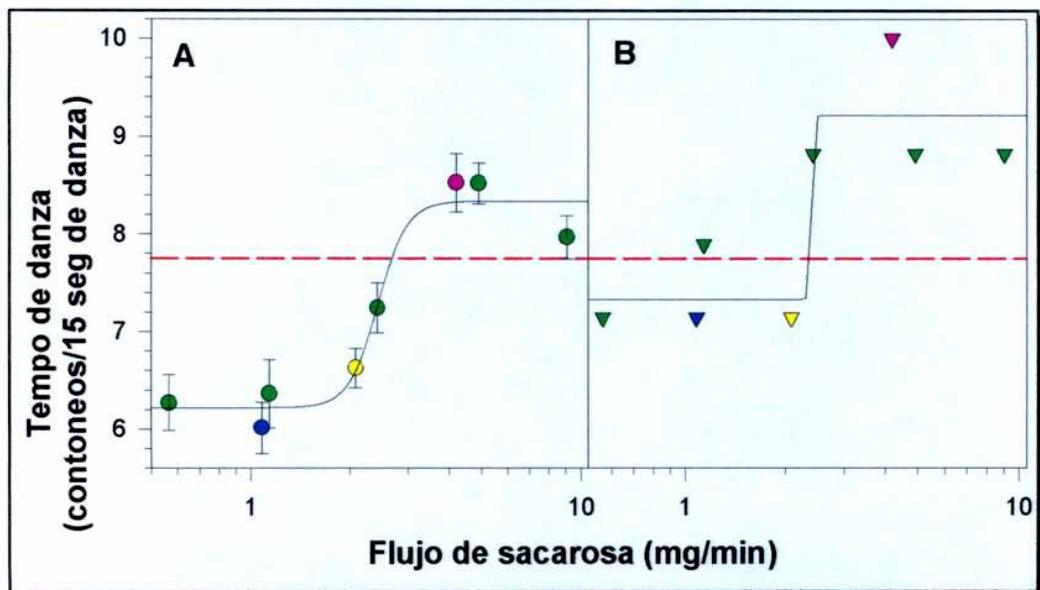


Figura 11: Tempo de danza (**A**, media±ES) y tempo corregido (**B**, mediana) en función del flujo de sacarosa de la fuente de alimento. La línea de guiones rojos indica el tempo estimado para *Apis mellifera ligustica* recolectando en una fuente de alimento ubicada a 160 metros bajo condiciones de flujo ilimitado de solución azucarada (según Lindauer, 1961). Las curvas corresponden a regresiones de la forma $y=((a-b)/(1+(x/w)^p))+b$. La diferencia entre la regresión y lo observado es:
(A) $y=((6.22-8.34)/(1+(x/2.43)^{9.84}))+8.34, \chi^2(4)=0.07, \text{NS};$ **(B)**
 $y=((7.33-9.21)/(1+(x/2.4)^{132.64}))+9.21, \chi^2(4)=0.34, \text{NS}.$

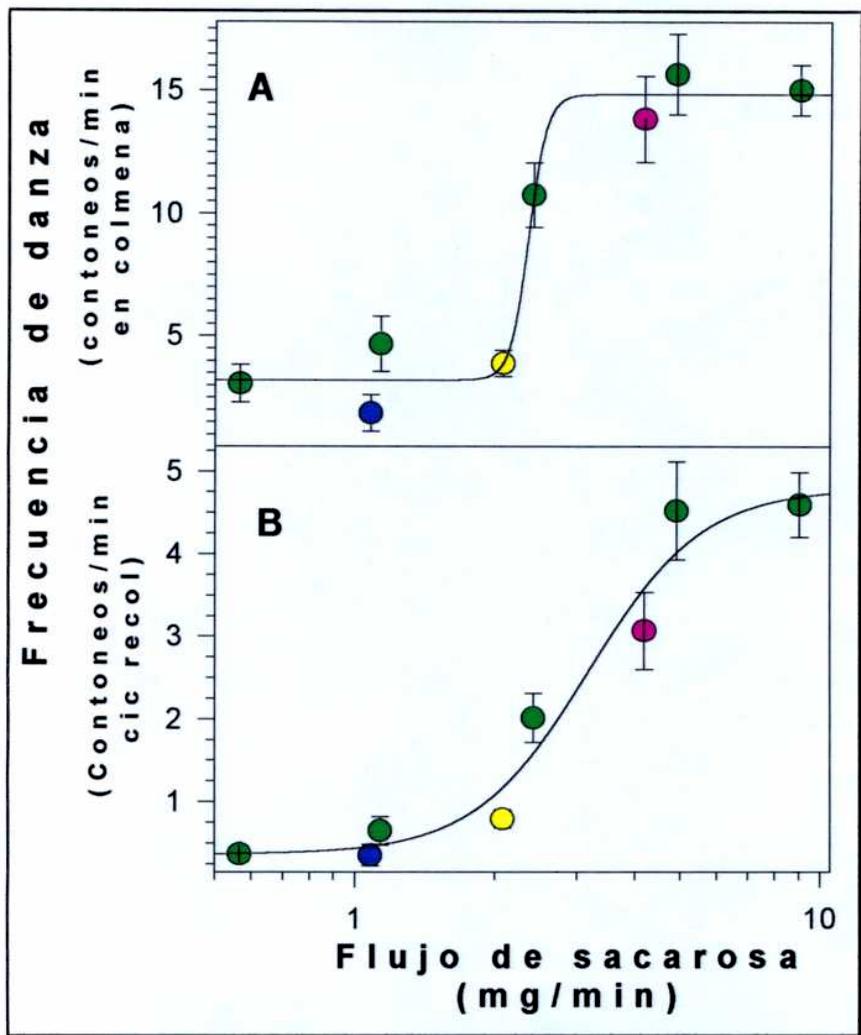


Figura 12: Frecuencia de danza (media ± ES), como número de contoneos por minuto de estadía en la colmena (**A**) o por minuto de ciclo recolector (**B**), en función del flujo de sacarosa. Las curvas corresponden a regresiones de la forma $y=((a-b)/(1+(x/w)^p))+b$. La diferencia entre la regresión y lo observado es: (A) $y=((3.2-14.85)/(1+(x/2.36)^{22.33}))+14.85$, $\chi^2(4)=1.42$, NS; (B) $y=((0.36-4.8)/(1+(x/3.18)^{3.55}))+4.8$, $\chi^2(4)=0.23$, NS.

Los parámetros w y p de las ecuaciones sigmoideas que no mostraron diferencias significativas con los datos observados según la prueba de bondad de ajuste, se detallan en la Tabla 3. Se encontraron tres grupos bien diferenciados de acuerdo al valor de w (que equivale al flujo de sacarosa alrededor del cual, ante un dado cambio en él, la respuesta

presenta la mayor variación, *i.e.* la pendiente de la recta tangente a ese punto es máxima).

La probabilidad de danza presenta un w menor; el tempo (en sus dos expresiones) y la frecuencia según la estadía tienen un valor intermedio; y la frecuencia según el ciclo mostró el mayor. Respecto de la magnitud de p (parámetro relacionado inversamente con la extensión del intervalo de estímulos donde varía la respuesta), éste presenta una escala gradual. Se observa que la frecuencia según el ciclo es el parámetro de danza que se modula en el más amplio intervalo de estímulo, teniendo menores anchuras la probabilidad, el tempo medio, la frecuencia según la estadía y el tempo corregido, en orden decreciente.

Tabla 3: Parámetros de las ecuaciones propuestas pertenecientes a las variables de danza que se ajustaron al modelo, estimados por el método de cuadrados mínimos.

Parámetro	w (mg/min)	p	χ^2
Probabilidad	1.45	4.5	0.006
Tempo (media)	2.4	9.8	0.07
Tempo (mediana)	2.4	132.6	0.34
Frecuencia en colmena	2.4	22.3	1.42
Frecuencia en ciclo	3.2	3.55	0.23

DISCUSIÓN

Diferentes intervalos de trabajo durante la explotación de fuentes de néctar han sido descriptos en la abeja doméstica *Apis mellifera ligustica*. Ellos se manifiestan a través de distintas respuestas del comportamiento involucradas en el sistema recolector. Estas respuestas, o salidas, se modulan de acuerdo a una entrada sensorial variable, producto de las modificaciones en las condiciones externas de forrajeo (por ejemplo, el flujo de solución azucarada ofrecido: Núñez, 1982b; Varjú y Núñez, 1991). Los cambios producidos en las respuestas se podrían describir con una función matemática no lineal, por la cual es posible esperar que dentro de un determinado intervalo de estimulación, los niveles de respuesta varíen de manera diferente a como sucede dentro de los otros.

Teniendo en cuenta que el intervalo que abarca las distintas condiciones experimentales aquí utilizadas fue amplio, era probable que los comportamientos estudiados del animal no variaran de manera constante, tal como finalmente se observó. Por ello, un análisis de regresión no lineal permitió una mejor comprensión del problema, describiendo los cambios hallados a partir de una función continua y utilizando como variable independiente a la productividad en términos de flujo de azúcar.

Es muy frecuente observar que la relación *estímulo-respuesta* de un sistema esté representada por una curva sigmoidea (von Bertalanffy, 1988). Esto significa que la entrada de esa relación -el espectro de intensidades de estímulo- se puede considerar separada en tres partes, o intervalos. En la parte de menor estimulación, el sistema no es sensible, por lo que la respuesta permanece baja. La segunda es la “zona de trabajo”, donde se destaca el aumento sostenido de la intensidad de respuesta en función del incremento de la entrada

sensorial. Por último, cuando se sobrepasa un cierto nivel de estimulación, aparece un tercer intervalo, donde la respuesta está saturada y alcanza una intensidad máxima.

Estudios previos mostraron cambios en la probabilidad de danza en función de la concentración de sacarosa a flujo ilimitado, y del flujo de solución en fuentes cercanas (von Frisch, 1967; Waddington y Kirchner, 1992; Farina, 1996). Sin embargo, no existía información sobre el comportamiento de danza para abejas que recolectaran en fuentes distantes, en condiciones tales que se intentara controlar la motivación del individuo presentando flujos de solución por debajo de su tasa de ingestión máxima (Núñez, 1966). El incremento de la probabilidad de desencadenar danza dependió en este estudio, del aumento tanto del flujo de solución como de la concentración de sacarosa. Esto indica que mayor número de abejas sobrepasa su *umbral* de danza al retornar de fuentes de alimento más productivas. Variaciones en este parámetro se han encontrado también al representarlo en términos puramente energéticos (*i.e.* considerando sólo el soluto de la solución ofrecida por unidad de tiempo): la aparición de la danza se moduló de un modo que fue posible describir la relación, con la ecuación sigmoidea propuesta.

La duración de las danzas se midió de dos maneras: en valores de tiempo y en número total de contoneos efectuados. Este último parámetro ha sido señalado como el tramo de danza capaz de cumplir una hipotética función informativa, ya que, en ese trayecto, la danzarina emite pulsos vibratorios de baja frecuencia (Michelsen, 1993). De allí que su repetición o *redundancia* sea importante (Seeley y Towne, 1992). Tanto el tiempo de danza como la cantidad de contoneos variaron en ambas series experimentales, aunque con significación estadística diferente. Luego presentaron sólo una tendencia a incrementarse con el aumento del flujo de sacarosa. A la falta de significación estadística que se tenía en el tiempo de danza en función del flujo de solución, se suma el nivel

levemente menor que se midió en las danzas de la serie de concentraciones. Esto último probablemente se haya debido a que los experimentos de dicha serie se realizaron en las primeras horas de la tarde, cuando se produce una disminución en la ejecución de las danzas y se hace más importante la recolección de agua (von Frisch, 1967; Núñez, 1977a). De cualquier manera, se ha citado en reiteradas oportunidades la gran variación interindividual en los parámetros de danza (von Frisch, 1967; Seeley, 1995; Farina, 1996). Se debe tener presente que son fundamentales las diferencias entre individuos en el desencadenamiento y en el desarrollo, de la respuesta, ya que esta variabilidad incrementa la capacidad de un sistema complejo (colmena explotadora de recursos), de mostrar una respuesta graduada a lo largo del intervalo de estímulos (Seeley, 1994 y 1995).

El *tempo* ha sido uno de los parámetros en el cual se basó von Frisch (1967) para sostener que en la danza en ocho se representaba la distancia a la inflorescencia explotada. Se encontró aquí un incremento del tempo medio (que incluye todas las velocidades desplegadas en danza y las pequeñas interrupciones entre contoneos) cuando se aumentaba el flujo de solución o la concentración de azúcar. Por lo tanto, se concluye que esta “tasa de vueltas” se ve afectada por la riqueza de la fuente. Ya se había descripto en la danza circular que la “tasa de vueltas” variaba según este parámetro energético (Waddington, 1982; Waddington y Kirchner, 1992; Farina, 1996). El análisis de las duraciones de los circuitos ha indicado el corrimiento de las barras de frecuencias hacia valores menores en las abscisas, lo que significa recorridos más rápidos, a medida que la productividad en el alimentador era mayor. Así, extrayendo de allí las medianas (con lo que se asigna a la velocidad un valor constante y no se consideran las interrupciones breves), se confirma esta conclusión en el tempo corregido. Ambas maneras, entonces, de calcular este parámetro señalan que el tempo de danza, medida de *intensidad* de respuesta, se modula con la

productividad de las fuentes. Los cambios en el tiempo encontrados en el presente trabajo en función de la productividad de la fuente de alimento (ya sea flujo de solución, concentración de sacarosa o flujo de este soluto), son significativos estadísticamente, dejando de lado la variación intra e interindividual que se ha medido en este parámetro (von Frisch, 1967). A la luz del significado que siempre se le ha atribuido al tiempo de la danza en ocho, el presente resultado indicaría que, variando la riqueza de una fuente, la abeja refleja un cambio en la representación de la distancia que ha encontrado entre la colmena y el recurso explotado, alrededor de los valores obtenidos por Lindauer (1961). Si a esto se agrega que el esfuerzo de forrajeo también afecta este parámetro (von Frisch, 1967), se podría sugerir que la danza de reclutamiento es una representación de la *rentabilidad* de la fuente de néctar explotada.

Con el fin de analizar la danza de reclutamiento a fuentes distantes como un componente de la estrategia de recolección de néctar, se relacionó el número de contoneos efectuados con los tiempos de estadía y de ciclo recolector. Esto permite ubicar este comportamiento en términos temporales que se vieron afectados con la productividad ofrecida. Es importante resaltar que el tiempo de permanencia en la colmena tras un viaje recolector cambió únicamente al ofrecerse el menor de los flujos (0.9 µl/min). Por el contrario, el tiempo de ciclo mostró una reducción monótona significativa cuando aumentó el flujo de solución, mientras que no varió en función de la concentración. Este último depende no sólo de la duración de la estadía, particularmente para el menor de los flujos, sino también del tiempo que el animal permanece libando solución en el alimentador (datos no mostrados). Esta duración de la visita a la fuente es la que determina, en una situación de flujo controlado como la presente, la cantidad de solución que el animal transportará en el buche a la colmena (Núñez, 1966). Es importante destacar que la carga de buche alcanzada al final de la visita depende positivamente de la productividad de la fuente, y sería uno de

los parámetros fisiológicos y energéticos más relevantes que caracterizan al sistema de recolección de néctar (Núñez, 1966, 1982b; Varjú y Núñez, 1991).

Anteriormente, se había propuesto que cada contoneo sería la unidad informativa que recibe la colmena por cada abeja que explota una fuente de alimento (Michelsen *et al.*, 1989). Además, se había relacionado la cantidad de contoneos que una obrera sigue, con la probabilidad de adquirir esa hipotética información (Seeley y Towne, 1992). Así, la frecuencia según la permanencia en la colmena indicaría la insistencia con que la danzarina invierte tiempo y esfuerzo, en el despliegue durante esa estadía. Esta variable dependió de cualquiera de las tres maneras de expresar la productividad. Por otro lado, la frecuencia según el ciclo señala la reiteración o redundancia con que esa unidad informativa es presentada a las abejas que se encuentran en el área de danza; esto es, cada cuánto tiempo el ejecutor inserto en su tarea forrajera hace posible que un contoneo esté disponible para las seguidoras. En otras palabras, este parámetro indica el flujo de información que la colmena recibiría. El resultado obtenido coincide con lo propuesto por Seeley (1995), quien hace hincapié en la relación entre las rentabilidades de las distintas fuentes y las proporciones en las que aparece un contoneo procedente de cada una de éstas. La modulación de la frecuencia según el ciclo se ve representada en función del flujo de azúcar, aumentando un orden de magnitud entre el nivel basal y el de saturación.

La cantidad de contoneos fue señalada como fundamental por la acción a ejercer en la respuesta de las otras recolectoras (Seeley y Towne, 1992; Seeley, 1995). Seeley destaca como principal factor de codificación de información acerca de la rentabilidad, a la duración de la señal (tiempo de danza, número de contoneos) y no a su intensidad (tempo, sonido), basándose en la respuesta de las reclutadas en los experimentos por él realizados. Sin embargo, a pesar de que en el presente estudio no se cuantificó la cantidad de animales

reclutados, estos resultados sugieren que las abejas perciben el flujo de azúcar y varían la *frecuencia (intensidad)* de la señal no sólo desde el punto de vista del individuo (tempo y contoneos según estadía) sino también desde el de la información que la colmena podría recibir (contoneos según ciclo recolector). De esta manera, el resto de los individuos podría tener acceso a una codificación de esta modalidad (i.e. *modulación en la intensidad*).

En resumen, las evidencias obtenidas indicaron que la danza de reclutamiento a fuentes distantes tiene una dinámica que se ve afectada por la riqueza de la fuente de alimento, presentando modulaciones de diversos parámetros en función tanto del flujo de solución azucarada como de la concentración de la misma. Y estas modulaciones continúan presentándose cuando se expresa esa productividad en términos de cantidad de sacarosa por unidad de tiempo.

Dos resultados previos merecen ser destacados. Primero: las modificaciones de la dinámica del comportamiento recolector y la danza según los *cambios* en la productividad (Raveret Richter y Waddington, 1993; Fernández, 1997); segundo: la variación de la tasa metabólica durante el libado en función de la riqueza de la fuente (Balderrama et al, 1992; Moffatt y Núñez, 1997). Ambos destacan la influencia de la motivación del individuo en la estimación de parámetros involucrados con el forrajeo y con la valoración de los hallazgos de recursos. Concretamente, se puede entonces sugerir que también el incremento de la motivación recolectora, además de la mayor entrada de estímulos, modifica los niveles de respuesta del comportamiento de danza. Por otro lado, se ha descripto que la temperatura torácica de una abeja que danza depende de la recompensa hallada en la fuente de alimento, siendo aquélla mayor cuanto más concentrada es la solución ofrecida (Stabentheiner y Hagemüller, 1991; Stabentheiner et al, 1995). Es posible que diversos comportamientos dependan de *una* variable fisiológica que cambia con la concentración de azúcar (Pflumm,

1969). Las alteraciones en parámetros de la actividad recolectora podrían estar reflejando entonces una modificación de la tendencia a forrajejar en una fuente particular. Dicho de otro modo, un aumento en la motivación recolectora del animal sobre fuentes de alimento más productivas podría causar el incremento en las variables de danza y en la temperatura torácica.

En la mosca *Phormia regina* Meigen se describió un comportamiento de danza análogo al de las abejas, en el cual se observó que la velocidad de vueltas en círculo y la distancia recorrida en ellas estaban relacionadas con la concentración de sacarosa de la solución ingerida (Dethier, 1957; Nelson, 1977). Se sugirió en ese entonces que era posible interpretar la danza de *Apis mellifera* en términos de una relación *estímulo gustativo-respuesta locomotora demorada* según la estimulación recibida en la recolección. Dicha relación se regularía en el sistema nervioso central por un umbral para esa entrada gustativa. La regurgitación de alimento estaría involucrada acentuando el desencadenamiento de la danza según el estado de nutrición del individuo. En la abeja no sólo influiría la reserva alimentaria de ella, sino también la de la colmena, porque es conocida la modulación de la danza por este último parámetro (von Frisch, 1967). Ese nivel de reservas de la colmena afectaría el despliegue mediante la intervención de un número variable de abejas dispuestas a tomar alimento de la boca de la danzarina (Núñez, 1970; Farina, 1996 y 1997). Si además se considera que la tasa a la cual el alimento se transfiere, se incrementa en función de mayores productividades de la fuente (Farina, 1996; Wainselboim, 1997; Wainselboim y Farina, 1998), todo esto sugeriría que la cantidad de estimulación gustativa por haber regurgitado influye en la probabilidad de sobrepasar el umbral de danza, y en la duración y la intensidad, del despliegue.

La modulación de las variables de comportamiento presentó un gran ajuste a una ecuación sigmoidea. El punto de máxima sensibilidad del sistema (w) va en aumento desde el indicador del umbral fisiológico (probabilidad de danza) hacia los de intensidad de respuesta del individuo (tempo y frecuencia según estadía). El flujo de sacarosa en este punto de inflexión de las variables de intensidad ya alcanzó más de un 90% de probabilidad de desencadenar la danza. Cuando se considera el sistema en un nivel de organización superior (colmena que recibe los contoneos) la máxima pendiente se encuentra en una intensidad de estímulo aún mayor. De este modo, la modulación de la respuesta se va desplazando hacia flujos mayores a medida que los parámetros del modelo en estudio se ordenan jerárquicamente como en un sistema de control de un típico proceso fisiológico: *aparición - intensidad - acción sobre el receptor.*

Las zonas de trabajo, representadas por el parámetro p de la ecuación, de las tres variables que presentan el mejor ajuste sigmoideo, están incluidas en intervalos de flujo más amplios. Por el otro lado, las potencias obtenidas para el tempo corregido y la frecuencia según la estadía, indicaron procesos cercanos a respuestas “todo o nada”. Los valores de respuesta dados por la ecuación para las medianas se distribuyen sólo en dos niveles. Una explicación alternativa a la modulación del tempo en función del flujo energético sería que el despliegue a pleno de las vueltas en ocho requiere un período de “arranque” o “encendido” por parte de la danzarina, donde esa velocidad sería menor e irregular, para luego estabilizarse con el transcurso de los circuitos en un valor mayor. De este modo, a causa de las interrupciones más frecuentes o de la mayor dispersión en la trayectoria, se vería también una velocidad de vueltas menor (media o mediana) en las productividades bajas. El presente estudio no tenía como objetivo un análisis temporal de la ejecución de la danza. Es

posible que observando la evolución de este comportamiento con el transcurso de los circuitos, se encuentre más información para determinar el origen de la variación del tempo.

La representación del flujo de azúcar en la modulación del comportamiento de danza en ocho sugiere que la abeja tendría la capacidad fisiológica de medir esa tasa durante la ingestión. Esto involucraría un sistema capaz de cuantificar el número de moléculas de sacarosa percibidas por unidad de tiempo, con el fin de evaluar la productividad de las fuentes de alimento (Farina y Núñez, 1991; Greggers et al, 1993).

Todo esto en conjunto indica, finalmente, que los individuos son capaces de representar ese flujo energético encontrado funcionando como *puentes sensoriales* entre el medio y la colmena. Ésta podría actuar como receptora de un flujo de información susceptible de ser procesado para determinar la estrategia de explotación de los recursos.

CONCLUSIONES

Los parámetros de la danza de contoneo estudiados –i.e. probabilidad de ejecución, tiempo de danza, número de contoneos, tempo y frecuencias en estadía y por ciclo- se modulan en términos del flujo de solución o de la concentración de sacarosa ofrecidos por un alimentador artificial de flujo regulado. De esta manera, se apoya la hipótesis de que la danza es un canal de comunicación capaz de transferir información cuantitativa asociada con la productividad de las fuentes de néctar.

Esas mismas variables de danza presentaron una modulación en función de la cantidad de azúcar ofrecida por unidad de tiempo en la fuente, independientemente del contenido acuoso de la solución. Así, se muestra que las abejas son capaces de detectar un amplio intervalo de flujos de sacarosa, y de representar los mismos en la colmena. Ésta dispone, en caso de poder recibirlas, de conspicuos despliegues modulados de acuerdo a la productividad de las fuentes explotadas por sus forrajeras, asociados con un potencial reclutamiento.

La variación del tempo de danza estaría representando la rentabilidad de la fuente, dada su estrecha relación con el esfuerzo de forrajeo y con la productividad de la fuente de alimento.

Por otro lado, la variación de los parámetros en función de la intensidad de estimulación, estaría fortaleciendo la visión de este comportamiento como un sistema *estímulo gustativo-respuesta motora* que opera en el individuo, destacando la importancia de la danza como indicador del nivel de motivación de éste.

La modulación de las respuestas en forma sigmoidea sugiere la presencia de distintos intervalos de trabajo en la fisiología de la abeja en función de la productividad de las fuentes de alimento. El orden de escalonamiento con respecto de la magnitud del estímulo, que toman las diferentes variables del modelo en estudio, se asemeja a la jerarquía de un sistema de control de un típico proceso fisiológico: *aparición - intensidad - modulación sobre el receptor.*

BIBLIOGRAFÍA

- Baker, H. G., e I. Baker. 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. En M. H. Nitecki, ed., *Biochemical aspects of evolutionary biology. Proceedings of the 4th annual spring systematics symposium*, págs. 131-171. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. [153-4, 169, 456].
- Balderrama, N. M., L. O. Almeida de B., y J. A. Núñez. 1992. Metabolic rate during foraging in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology B*, 162: 440-447.
- Bertalanffy, L. von. 1988. *Teoría general de los sistemas. Fundamentos, desarrollo, aplicaciones*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Bozic, J., y T. Valentincic. 1991. Attendants and followers of honey bee waggle dances. *Journal of Apicultural Research*, 30: 125-131.
- Dethier, V. G. 1957. Communication by insects: physiology of dancing. *Science*, 125: 331-336.
- Esch, H. 1963. Über die Auswirkung der Futterplatzqualität auf die Schallerzeugung im Werbetanz der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Zoologischer Anzeiger*, 26 (supl.): 302-309.
- Esch, H. 1978. On the accuracy of the distance message in the dances of honey bees. *Journal of Comparative Physiology A*, 123: 339-347.
- Farina, W. M. 1996. Food-exchange by foragers in the hive - a means of communication among honey bees?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38: 59-64.

- Farina, W. M. 1997. How crop unloading and dancing behaviour interact during recruitment in honeybees. En K. Crailsheim y A. Stabentheiner, eds., *Soziale Insekten IUSSI-Tagung Graz 1997. Programm & Kurzpublikationen*, pág.28, Internationale Union zum Studium der Sozialen Insekten.
- Farina, W. M., y J. A. Núñez. 1991. Trophallaxis in the honeybee *Apis mellifera* (L.) as related to the profitability of food sources. *Animal Behaviour*, 42: 389-394.
- Farina, W. M., y J. A. Núñez. 1993. Trophallaxis in honey bees: transfer delay and daily modulation. *Animal Behaviour*, 42: 1227-1231.
- Fernández, P.C. 1997. *Efecto de los cambios temporales en la productividad de las fuentes de néctar sobre la actividad recolectora de la abeja Apis mellifera ligustica*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Frisch, K. von. 1967. *The dance language and orientation of bees*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. (Traducción de *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1965).
- Germ, M., A. Stabentheiner, y G. Kastberger. 1997. Seasonal and daily variation of honeybee dancing temperature under constant feeding conditions. *Apidologie*, 28: 385-398.
- Giurfa, M., y J. A. Núñez. 1992. Foraging by honeybees on *Caardus acanthoides*: pattern and efficiency. *Ecological Entomology*, 17: 326-330.
- Gould, J. L. 1975. Honey bee recruitment: the dance-language controversy. *Science*, 189: 685-693.

- Greggers, U., y R. Menzel. 1993. Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 17-29.
- Greggers, U., A. Küttner, J. Mauelshagen, y R. Menzel. 1993. Optimization of honeybees with balanced US-qualities. En N. Elsner y M. Heisenberg, eds., *Gene-Brain-Behaviour. Proceedings of the 21th Göttingen Neurobiology Conference*, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Grosclaude, F. E., y J. A. Núñez. 1998. Foraging pauses and their meaning as an economic strategy in the honeybee *Apis mellifera* L. *Journal of Comparative Physiology A*, 183: 61-68.
- Hölldobler, B., y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hurlbert, S. T. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.*, 54: 187-211.
- Judd, T. M. 1995. Waggle dance of honey bee: which bees following a dancer successfully acquire the information?. *Journal of Insect Behaviour*, vol. 8 nº3: 343-354.
- Kearns, C., y D. Inouye. 1993. Cap. 5: Nectar. En: *Techniques for Pollination Biologists*, págs. 153-215. University Press of Colorado.
- Kirchner, W. H., M. Lindauer, y A. Michelsen. 1988. Honeybee dance communication: acoustical indication of direction in round dances. *Naturwissenschaften*, 75: 629-630.
- Lindauer, M. 1954. Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 36: 391-432.
- Lindauer, M. 1961. *Communication among social bees*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Lindauer, M. 1990. *Botschaft ohne Worte. Wie Tiere sich verständigen.* Piper: München, Zürich.
- Mc Farland, D.J. 1971. *Feedback mechanisms in animal behaviour.* Academic Press: London.
- Menzel, R. 1985. Learning in honeybees in an ecological and behavioural context. En: B. Hölldobler y M. Lindauer, eds., *Experimental Behavioral Ecology*, págs. 55-74. G. Fischer: Stuttgart.
- Michelsen, A. 1993. The transfer of information in the dance language of honeybees: progress and problems. *Journal of Comparative Physiology A*, 173: 135-141.
- Michelsen, A., W. H. Kirchner, y M. Lindauer. 1986. Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 207-212.
- Michelsen, A., B. B. Andersen, W. H. Kirchner, y M. Lindauer. 1989. Honeybees can be recruited by means of a mechanical model of a dancing bee. *Naturwissenschaften*, 76: 277-280.
- Michelsen, A., W. F. Towne, W. H. Kirchner, y P. Kryger. 1987. The acoustic near field of the dancing honeybee. *Journal of Comparative Physiology A*, 161: 633-643.
- Moffatt, L., y J. A. Núñez. 1997. Oxygen consumption in the foraging honeybee depends on the reward rate at the food source. *Journal of Comparative Physiology B*, 167: 36-42.
- Moore, D., D. Siegfried, R. Wilson, y M. A. Rankin. 1989. The influence of time of day on the foraging behavior of the honeybee, *Apis mellifera*. *J. Biol. Rhythms*, 4: 305-325.

- Nelson, M. C. 1977. The blowfly's dance: role in the regulation of food intake. *Journal of Insect Physiology*, 23: 603-611.
- Núñez, J. A. 1966. Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 53: 142-164.
- Núñez, J. A. 1970. The relationship between sugar flow and foraging and recruiting behaviour of honeybees (*Apis mellifera L.*). *Animal Behaviour*, 18: 527-538.
- Núñez, J. A. 1971a. Beobachtungeng an sozialbezogenen Verhaltensweisen von Sammelbienen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28: 1-18.
- Núñez, J. A. 1971b. Simulador para estudios del aprendizaje en la abeja *Apis mellifera L.* *Acta Científica Venezolana*, 22 (supl. 2): 101-106.
- Núñez, J. A. 1974. Metabolismo y actividad de la abeja recolectora. En Federación Internacional de Asociaciones de Apicultura Apimondia, ed., *El XXIV Congreso Internacional de Apicultura*, págs. 297-298. Editorial Apimondia, Bucarest.
- Núñez, J. A. 1977a. Circadian variation of flight activity in colonies of *Apis mellifera ligustica*. *Journal of Insect Physiology*, 23: 387-392.
- Núñez, J. A. 1977b. Nectar flow by melliferous flora and gathering flow by *Apis mellifera ligustica*. *Journal of Insect Physiology*, 23: 265-275.
- Núñez, J. A. 1982a. Foraging pressure and its annual variation: a method of evaluation using artificial food sources. *Journal of Apicultural Research*, 21: 134-138.
- Núñez, J. A. 1982b. Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *Journal of Apicultural Research*, 21: 139-150.

- Núñez, J. A., y M. Giurfa. 1996. Motivation and regulation of honey bee foraging. *Bee world*, 77(4): 182-196.
- Pflumm, W. 1969. Beziehungen zwischen Putzverhalten und Sammelbereitschaft bei der Honigbiene. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 64: 1-36.
- Raveret Richter, M., y K. D. Waddington. 1993. Past foraging experience influences honey bee dance behaviour. *Animal behaviour*, 46: 123-128.
- Ribbands, C. R. 1953. *The behaviour and social life of honeybees*. Dover Publications, New York.
- Rösch, G. A. 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat, II. Teil: Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten bedingungen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 12: 1-71.
- Seeley, T. D. 1982. Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 287-293.
- Seeley, T. D. 1986. Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 343-354.
- Seeley, T. D. 1989. Social foraging in honey bee: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24: 181-199.
- Seeley, T. D. 1994. Honey bee foragers as sensory units of their colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 51-62.
- Seeley, T. D. 1995. *The wisdom of the hive. The social physiology of honey bee colonies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Seeley, T. D., y W. F. Towne. 1992. Tactics of dance choice in honey bees: do foragers compare dances?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 59-69.

- Siegel, S. 1970. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta.* Editorial Trillas, México.
- Sokal, R. R., y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* Second edition. W. H. Freeman and Co., New York.
- Stabentheiner, A., y K. Hagmüller. 1991. Sweet food means “hot dancing” in honeybees. *Naturwissenschaften*, 78: 471-473.
- Stabentheiner, A., H. Kovac, y K. Hagmüller. 1995. Thermal behavior of round and wagtail dancing honeybees. *Journal of Comparative Physiology B*, 165: 433-444.
- Tautz, J. 1996. Honeybee waggle dance: recruitment success depends on the dance floor. *Journal of Experimental Biology*, 199: 1375-1381.
- Tautz, J., K. Rohrseitz, y D. C. Sandeman. 1996. One-strided waggle dance in bees. *Nature*, 382: 32.
- Towne, W. F. 1985. Acoustic and visual cues in the dances of four honey bee species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16: 185-187.
- Varjú, D., y J. A. Núñez. 1991. What do foraging honeybees optimize? *Journal of Comparative Physiology A*, 169: 729-736.
- Vogel, S. 1983. Ecophysiology of zoophilic polinization. En O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler, eds., *Physiological plant ecology III, Encyclopedia of Plant Physiology*, pp. 559-624. Springer Verlag, Berlin.
- Waddington, K. D. 1982. Honey bee foraging profitability and round dance correlates. *Journal of Comparative Physiology A*, 148: 297-301.
- Waddington, K. D., y W. H. Kirchner. 1992. Acoustical and behavioral correlates of profitability of food source in honey bee round dances. *Ethology*, 92: 1-6.

- Wainselboim, A. J. 1997. *La trofalaxia en la abeja Apis mellifera ligustica en función del flujo de solución y la concentración de sacarosa de las fuentes de alimento.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Wainselboim, A. y W. Farina. 1998. Honeybees are able to represent very high sugar flow rates through trophallactic food-exchange. En N. Elsner y R. Wehner, eds., *New Neuroethology on the move. Proceedings of the 26th Göttingen Neurobiology Conference 1998*, pág. 107, Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Watt, W. B., P. C. Hoch, y S. G. Mills. 1974. Nectar resource use by *Colias* butterflies: chemical and visual aspects. *Oecologia*, 14: 353-374.
- Wehner, R. 1981. Spatial vision in Arthropods. En H. Autrum, ed., *Handbook of sensory physiology, Comparative Physiology and evolution of vision in invertebrates*, vol. 7 págs. 187-218. Springer Verlag, Berlin.
- Wenner, A. M. 1962. Sound production during the waggle dance of the honey bee. *Animal Behaviour*, 10: 79-95.
- Wenner, A. M., P. H. Wells, y F. J. Rohlf. 1967. An analysis of the waggle dance and recruitment in honey bees. *Physiological Zoology*, 40: 317-344.
- Wilson, E. O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press: Cambridge, Massachusetts.
- Winer, B. J. 1971. *Statistical principles in experimental design*. Second edition. Mc Graw-Hill Book Company, New York.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Second edition. Prentice-Hall International, New Jersey.

