

## Tesis de Posgrado

# Canales de comunicación asociados con la productividad de las fuentes de néctar en la abeja apis mellífera L.

Farina, Walter Marcelo

1993

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

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://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 doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Farina, Walter Marcelo. (1993). Canales de comunicación asociados con la productividad de las fuentes de néctar en la abeja apis mellífera L.. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2608\\_Farina.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2608_Farina.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Farina, Walter Marcelo. "Canales de comunicación asociados con la productividad de las fuentes de néctar en la abeja apis mellífera L.". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1993.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2608\\_Farina.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2608_Farina.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**CANALES DE COMUNICACION ASOCIADOS CON  
LA PRODUCTIVIDAD DE LAS FUENTES DE  
NECTAR EN LA ABEJA APIS MELLIFERA L.**

**Autor:** WALTER MARCELO FARINA  
**Director:** Dr. JOSUE ANTONIO NUÑEZ

**Laboratorio de Fisiología de Insectos  
Departamento de Ciencias Biológicas**

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias  
Biológicas

1993

Tesis  
#-2600  
1/2

**A Roxana**

"si te quiero es porque sos  
mi amor, mi cómplice y todo  
y en la calle codo a codo  
somos mucho más que dos"

Mario Benedetti  
Te quiero

**A Julián**

**A mis padres, Iris y Gualterio**

### **Agradecimientos:**

Quiero agradecer a mi director, el Dr. Josué Núñez, quien con su continuo estímulo, me introdujo y orientó permanentemente en este estudio. Sus comentarios, consejos, y afecto permanente hicieron que su guía excediera largamente la de un director de tesis. Por eso lo siento mi maestro, ya que nunca dejó de transmitirme su capacidad y pasión por la biología experimental y su calidez humana.

A la Sociedad Argentina de Apicultores, la cual me brindó, con muchísimo empeño, afecto y solidaridad, todo su apoyo técnico y humano, que fueron imprescindibles para llevar a cabo este trabajo. Quiero agradecer especialmente a su presidente, Daniel Barral, por su afecto y su ayuda permanente.

A mis compañeros de laboratorio, Graciela Flores, Pablo Guerenstein, Martín Giurfa, Teresita Insausti, Claudio Lazzari, Alicia Lorenzo, Marcelo Lorenzo, Gabriel Manrique, Luciano Moffatt y Flavio Roces, por el tiempo que compartimos juntos, por fructíferas discusiones y críticas constructivas que mejoraron sustancialmente este trabajo y por todo el afecto que supieron darme. También quiero agradecer a Claudio Lazzari por la lectura y corrección de la versión final de esta tesis y a Luciano Moffatt por haber colaborado en algunos de los experimentos aquí presentados.

Al Prof. Dezső Varjú, Director de la Cátedra de Biocibernética de la Universidad de Tübingen, Alemania, quien no sólo me dio la oportunidad de tener una enriquecedora experiencia profesional en su laboratorio, sino que leyó y comentó críticamente algunos de los capítulos aquí presentados. Del mismo modo quiero agradecer al Jochen Zeil por sus comentarios y críticas en algunos experimentos de este estudio.

A mis compañeros de laboratorio en Alemania, Almut, Bernd, Gábor, Gerbera, Hans-Jürgen, Heinz, Henning, Herbert, Frau Hermle, Jochen, Frau Kehrer, Klaus, Luise, Martina, Michael, Roland, Rüdiger, Herr Schönwald, Ursula, Waltraut, quienes compartieron conmigo una inolvidable experiencia de trabajo además de ayudarme en diferentes aspectos de esta tesis.

Al Prof. Hayo Velthuis (Utrecht, Holanda) y al Prof. Harold Fowler (Río Claro, Brasil) por sus lecturas críticas y comentarios constructivos en algunos capítulos.

A mis amigos, quienes con su amistad me dan una de las cosas más valiosas que poseo.

A mi abuela Juana, a mi tío Osvaldo y a mi madre suegra Zulema, quienes siempre estuvieron cerca mío y me ayudaron en todo momento.

A mi viejo, Gualterio, quien aunque no lo siempre está.

A mi vieja, Iris, quien con su amor me dio todo y con su esfuerzo la posibilidad de estudiar.

A mi hijo Julián, por mostrarme lo maravillosa que es la vida.

Al amor de mi vida, Roxana, por TODO, TODO, TODO....

## INDICE

### CAPITULO 1: INTRODUCCION.....7

1. **Introducción general**
  - 1.1. El concepto de sociabilidad
  - 1.2. La división temporal de tareas y su correlato glandular
2. **La recolección de néctar en la abeja doméstica**
  - 2.1. Aspectos individuales
    - 2.1.1. El concepto de productividad y rentabilidad
    - 2.1.2. El control del flujo de azúcar de la fuente explotada
    - 2.1.3. Los rangos de trabajo durante la recolección de néctar
    - 2.1.4. El intercambio informacional como hipótesis de trabajo
  - 2.2. Aspectos sociales
    - 2.2.1. El concepto de comunicación
    - 2.2.2. Canales de comunicación involucrados durante la recolección
      - 2.2.2.1. La transferencia de información sobre la ubicación de la fuente de néctar
      - 2.2.2.2. La transferencia de información sobre la productividad de la fuente de néctar
3. **El comportamiento trofaláctico**
  - 3.1. Definición
  - 3.2. El proceso de transferencia de sustancias
    - 3.2.1. Componentes del aparato digestivo involucrados
    - 3.2.2. Descripción y dinámica de la trofalaxia
  - 3.3. La trofalaxia en la abeja doméstica *Apis mellifera*
    - 3.3.1. Interacciones entre castas
      - 3.3.1.1. Interacción obrera-larva
      - 3.3.1.2. Interacción obrera-reina
      - 3.3.1.3. Interacción obrera-zángano
      - 3.3.1.4. Interacción obrera-obrera
    - 3.3.2. La trofalaxia durante la actividad de reclutamiento en la abeja recolectora de néctar
4. **Objetivos del trabajo**

### CAPITULO 2: ANALISIS DEL COMPORTAMIENTO TROFALACTICO EN FUNCION DE LA CARGA DE BUCHE EN LA ABEJA DADORA DE ALIMENTO.....41

1. **Introducción**
2. **Materiales y métodos**
  - 2.1. Diseño y procedimiento experimental
  - 2.2. Los parámetros registrados
  - 2.3. Series experimentales
    - 2.3.1. Experimento con la concentración de azúcar variable
    - 2.3.2. Experimento con cargas de buche variables
3. **Resultados**
  - 3.1. Experimento con la concentración de azúcar variable

- 3.2. Experimento con cargas de buche variables
- 4. **Discusión**

**CAPITULO 3: LA DEMORA EN LA TRANSFERENCIA DE ALIMENTO Y SU MODULACION DIARIA.....58**

- 1. **Introducción**
- 2. **Materiales y métodos**
  - 2.1. Diseño y procedimiento experimental
  - 2.2. Los parámetros registrados
  - 2.3. Series experimentales
    - 2.3.1. Experimento con cargas de buche variables
    - 2.3.1. Experimento con flujo de solución variable
  - 2.4. Análisis estadístico
- 3. **Resultados**
  - 3.1. Experimento con cargas de buche variables
  - 3.2. Experimento con flujo de solución variable
- 4. **Discusión**

**CAPITULO 4: LA DISTRIBUCION DE ALIMENTO DENTRO DE GRUPOS DE ABEJAS RECOLECTORAS EN RELACION CON LA CARGA DE BUCHE DE ABEJAS DADORAS.....71**

- 1. **Introducción**
- 2. **Materiales y métodos**
  - 2.1. Diseño y procedimiento experimental
  - 2.2. Los parámetros registrados
  - 2.3. Series experimentales
    - 2.3.1. Experimento con cargas de buche variables
    - 2.3.2. Experimento con concentraciones variables
  - 2.4. Análisis estadístico
- 3. **Resultados**
  - 3.1. Experimento con cargas de buche variables
  - 3.2. Experimento con concentraciones variables
  - 3.3. El índice trofaláctico
- 4. **Discusión**

**CAPITULO 5: EL COMPORTAMIENTO TROFALACTICO EN ABEJAS RECLUTADORAS Y SU RELACION CON EL FLUJO DE AZUCAR DE LA FUENTE DE ALIMENTO.....90**

- 1. **Introducción**
- 2. **Materiales y métodos**
  - 2.1. Instrumental utilizado
  - 2.2. Procedimiento experimental
  - 2.3. Los parámetros registrados
    - 2.3.1. En la fuente de alimento
    - 2.3.2. En la colmena de observación
  - 2.4. Análisis estadístico
- 3. **Resultados**
  - 3.1. Influencia de la productividad de la fuente sobre la trofalaxia de la abeja recolectora

- 3.1.1.El comportamiento de entrega de alimento
- 3.1.1.El comportamiento de recepción de alimento
- 3.2. Influencia de la actividad recolectora de la colmena sobre la trofalaxia de la abeja recolectora
- 4. Discusión**
- 4.1. ¿Cómo afecta la productividad de la fuente explotada al comportamiento trofaláctico de la abeja recolectora?
- 4.2. ¿Cómo afecta la actividad de forrajeo de la colmena al comportamiento trofaláctico de la abeja recolectora?

**CAPITULO 6: INTERACCION ENTRE LA DANZA Y LA DEMORA EN TRANSFERIR ALIMENTO EN ABEJAS RECLUTADORAS Y SU RELACION CON EL FLUJO DE AZUCAR DE LA FUENTE DE ALIMENTO.....110**

- 1. Introducción
- 2. **Materiales y métodos**
- 2.1. Los parámetros registrados
- 2.2. Análisis estadístico
- 3. **Resultados**
- 4. **Discusión**

**CAPITULO 7: INTERACCION ENTRE LA DANZA Y LA RECEPCION DE ALIMENTO EN ABEJAS RECLUTADORAS.....121**

- 1. Introducción
- 2. **Materiales y métodos**
- 2.1. Los parámetros registrados
- 2.2. Análisis estadístico
- 3. **Resultados**
- 4. **Discusión**

**CAPITULO 8: CONCLUSIONES GENERALES.....135**

**CAPITULO 9: BIBLIOGRAFIA.....141**

## **CAPITULO 1: INTRODUCCION**

### **1. Introducción general:**

#### **1.1. El concepto de sociabilidad:**

La abeja doméstica italiana *Apis mellifera* Linnaeus (Clase Insecta, Orden Hymenoptera, Superfamilia Apoidea, Familia Apidae, Tribu Apini [Michener 1969]) es definida, junto con las hormigas, termitas, y otras abejas, como un insecto social. El concepto de sociabilidad implica determinadas características, siendo éstas: 1) la cooperación de varios individuos en el cuidado de la cría; 2) la superposición de por lo menos dos generaciones, de modo tal que la descendencia pueda asistir a sus progenitores en algún período de su vida; 3) la división reproductiva del trabajo, lo cual requiere la coexistencia de individuos fértiles y otros estériles (Wilson 1971). Con respecto al punto (3) tres grupos de individuos con especializaciones morfológicas y comportamentales (definido como castas según Hölldobler y Wilson 1991) coexisten en colonias de *Apis mellifera*: reina, zánganos y obreras.

#### **1.2. La división temporal de tareas y su correlato glandular:**

Uno de los aspectos más importantes que hacen posible la realización de tareas cooperativas está basado en la



existencia de una división del trabajo entre los miembros de la colonia (Wilson 1971). Esta se caracteriza por: 1) la existencia de individuos especializados en realizar ciertas tareas y, 2) por la realización simultánea de esas tareas. Las abejas, además de las castas estables mencionadas, poseen dentro de las obreras lo que Wilson (1971) define como castas temporales. Las diferentes actividades a realizar se correlacionan con: 1) la edad del adulto; y 2) con cambios glandulares y hormonales (Lindauer 1961, Seeley 1982). Es así que obreras juveniles, las cuales realizan tareas de limpieza, cuidado de la cría y construcción de panales, poseen un gran desarrollo de la glándulas mandibulares, hipofaríngeas y cerisígenas, las cuales alcanzan máximo desarrollo entre los días 5 y 15 de la vida del adulto (Winston 1987). Pasado ese período, las glándulas mencionadas comienzan a atrofiarse. Se desarrolla ahora la glándula del aguijón, que produce y almacena sustancias que actúan como señales de alarma para el resto de la colonia, como así también veneno. Correlacionado con estos cambios fisiológicos, las obreras despliegan su función de guardianas en la entrada de la colmena (Lindauer 1961, Winston 1987). En la última etapa, luego de una pérdida importante de masa corporal por reducción del tejido adiposo, las obreras comienzan a realizar tareas de recolección de sustancias esenciales para la colmena, las cuales se llevan a cabo en el

exterior. A través de esta actividad, las obreras colectan: 1) polen y néctar, alimento de larvas individuos adultos; 2) agua, que además de servir en la preparación del alimento es con lo cual regulan la temperatura de la cría; y 3) resinas, sustancias obtenidas de vegetales que son utilizadas en la construcción y reparación de la colmena (von Frisch 1965).

Es importante destacar que todas las actividades anteriormente mencionadas no son rígidas y pueden estar afectadas por: 1) cambios internos, e.g. descenso en el número de individuos de una casta temporal (Rösch 1980, Seeley 1989); o 2) cambios externos, e.g. bruscos cambios de temperatura dentro de la colmena o grandes variaciones en las reservas de alimento disponibles (Lindauer 1954, Seeley 1986, 1989).

El presente estudio se circunscribirá al comportamiento de la abeja recolectora de néctar.

## ***2. La recolección de néctar en la abeja doméstica:***

La actividad recolectora también presenta división de actividades entre obreras que abandonan la colonia en búsqueda de las fuentes de alimento y obreras que permanecen en la colmena y que son orientadas hacia las nuevas fuentes descubiertas (von Frisch 1965). Por lo tanto, la eficacia en la explotación del alimento depende

no sólo del comportamiento recolector individual, sino también de la eficacia en la transferencia de información acerca de las nuevas fuentes (von Frisch 1965, Núñez 1970, 1982a). Hasta el presente no se conoce la existencia de individuos que sean capaces de "percibir" las necesidades alimentarias de la colonia ni de aquellos que dirijan la actividad recolectora (Seeley 1986, 1989, Goss et al. 1989, Seeley et al. 1991, Jaffe y Denoubourg 1992). Bajo este marco, entender cuáles son y funcionan los mecanismos de control e integración que hace que los individuos respondan con acciones apropiadas al estado y a los requerimientos de la colonia como un todo, son preguntas que aún quedan sin respuesta en el estudio del comportamiento social de estos insectos.

### **2.1. Aspectos individuales:**

Al salir de la colmena en búsqueda de néctar las abejas recolectoras disponen de una gran cantidad de información que resultará fundamental para poder orientarse. Aparte de las variables climáticas, que determinantes en la regulación de los ritmos de actividad durante la recolección de alimento (von Frisch 1965, Núñez 1977a), existen otras claves ambientales que fundamentales para la orientación en el exterior (von Frisch 1965). Las claves olfativas emanadas por las flores y por la propia colmena aportan información que es de suma importancia para la orientación durante los

vuelos de recolección (von Frisch 1965, Ribbands 1953, Wenner y Wells 1990). También, numerosos estudios muestran cómo la utilización de claves espectrales, la luz polarizada y la luz ultravioleta de la bóveda celeste, junto con los colores de las flores (Wehner 1981, Menzel 1985), son utilizadas para el mismo fin.

Al comenzar la explotación de una nueva fuente de néctar, la abeja recolectora también obtiene otro tipo de información sobre la fuente descubierta que son recibidas por vía gustativa. Esta entrada sensorial le permite percibir concentraciones de néctar en un rango muy amplio, y por ende, estimar la riqueza de la fuente que está explotando (Whitehead y Larsen 1976).

### ***2.1.1. El concepto de productividad y rentabilidad:***

Para analizar el comportamiento recolector indispensable identificar parámetros comportamentales cuantificables, y por ello es importante definir previamente dos conceptos ligados a dicha actividad. Este es: qué se entiende por "productividad de una fuente de néctar" y por "rentabilidad de una fuente" mientras es explotada por la abeja. Definiendo productividad rendimiento de azúcar en función del tiempo y rentabilidad como la ganancia neta obtenida que resulta de restarle a la productividad el costo para realizar la recolección y llevar a la colmena la carga de azúcar.

Este costo se puede medir como el azúcar consumido para este trabajo.

**2.1.2. El control del flujo de azúcar de la fuente explotada:**

El néctar en las flores se encuentra en pequeñas cantidades, pero es continuamente secretado a muy bajas tasas (Watt et al. 1974, Núñez 1977b, Vogel 1993). A partir de estas observaciones se infiere que realizar un análisis cuantitativo de la recolección de néctar en la abeja *Apis mellifera* es de suma importancia trabajar con diseños experimentales que representen intenten imitar una situación natural. Esto ha podido ser realizado gracias al desarrollo de alimentadores artificiales de flujo regulado que permiten controlar de manera precisa la cantidad de azúcar ofrecida por unidad de tiempo (Núñez 1971a). Dichos alimentadores reproducen así flujos de néctar que son similares a los secretados por fuentes naturales (Núñez 1977b). La mayoría de los utilizados hasta el presente se diferencian de éstos por ofrecer soluciones de azúcar sin control del flujo (e.g. von Frisch 1965, Seeley 1986, 1989). El control de esta variable es de suma importancia si se intenta analizar el comportamiento recolector de la abeja, ya que en contexto afectado por la motivación -como es el caso de la recolección-, el control de la recompensa ofrecida dentro de los rangos de trabajo del animal en condiciones naturales es de fundamental importancia para una adecuada

cuantificación del comportamiento estudiado (Mc Farland 1971, Núñez 1974, Balderrama et al. 1991).

**2.1.3. Los rangos de trabajo durante la recolección de néctar:**

Con los alimentadores antes mencionados pudo definirse, para soluciones de sacarosa 50% p/p, cuatro rangos de flujos de solución ofrecidos por la fuente que se correlacionan con diferentes respuestas comportamentales de la abeja recolectora (Núñez 1966, 1971b, 1975): 1) en el primer rango, flujos mayores de 60-65  $\mu\text{l}/\text{min}$ , la disponibilidad de solución ofrecida excede el umbral perceptual de la abeja. Sólo la participación de otras abejas reclutadas a la fuente permiten estimar la productividad de la fuente de alimento. En este caso el número de abejas reclutadas y la carga de buche promedio alcanzada durante la recolección son parámetros comportamentales correlacionados con dicha productividad (Núñez 1971b). 2) En el segundo rango, entre 60-65  $\mu\text{l}/\text{min}$  y 8-10  $\mu\text{l}/\text{min}$ , la recolectora estimaría la productividad a través del tiempo necesario en llenar su buche, que es entre 1 y 7 min según la tasa de flujo de la fuente en cuestión (Núñez 1966). 4) En el tercero, entre 8-10 y 0.3  $\mu\text{l}/\text{min}$ , existe una correlación positiva entre el flujo de la fuente y la carga de buche alcanzada (Núñez 1966,

1982a). 4) Finalmente para el cuarto rango, por debajo de 0.3  $\mu\text{l}/\text{min}$ , se encontró una dependencia cuantitativa entre el flujo y la pausa entre visitas (Núñez, datos no publicados). Para otras concentraciones de solución azucaradas los valores de flujo de solución están correspondientemente desplazados.

**2.1.4. El intercambio informacional como hipótesis de trabajo:**

Es importante destacar que para el tercer rango de trabajo, donde existe una correlación entre el flujo de la fuente y la carga de buche, otras variables, como es el caso de la distancia colmena-fuente, afectan el comportamiento recolector (Núñez 1982a). Al aumentar la distancia, el tiempo de visita en la fuente se incrementa para un mismo flujo y consecuentemente se incrementa la carga de buche. Estos resultados junto con aquellos que mostraron que abejas con el buche parcialmente lleno también reclutan nuevas recolectoras, produciendo la disminución de su propia carga de buche (Núñez 1971b), dieron origen al planteo de una hipótesis, llamada del **intercambio informacional** (Núñez 1982a, Varjú y Núñez 1991, 1993). Esta postula que existe un compromiso de la abeja recolectora entre el nivel individual y social cuyo resultado es que la rentabilidad de la fuente sea óptima para el grupo recolector. La abeja sería ineficiente transportador de néctar, al cargar menos

buche, sino que eso le posibilita aumentar el intercambio de información con la colmena. Con la disminución de la carga se observa también el aumento de la frecuencia de viajes, lo que incrementa la frecuencia de contactos con la colmena y por ende la probabilidad de intercambiar información sobre fuentes explotadas simultáneamente por otras abejas (Núñez 1982a).

Es importante destacar que otros autores plantean otra hipótesis basada en un modelo de optimización energética individual (Schmid-Hempel et al. 1985). Esta postula que, aunque la abeja no maximice su rentabilidad, sí es eficiente individualmente si se define a la eficiencia como la energía neta ganada por unidad de energía gastada. Sin embargo, trabajos experimentales que analizan el metabolismo en abejas recolectoras no avalan los supuestos de dicha hipótesis (Núñez 1974, Balderrama et al. 1991).

## **2.2. Aspectos sociales:**

### **2.2.1. El concepto de comunicación:**

El análisis de la recolección de alimento implica conocer también cuales son y cómo funcionan los canales de comunicación involucrados. Para ello es importante definir previamente el concepto de comunicación. Según Hawkins y Myrberg (1983) es definida como "la transferencia de información entre un individuo emisor y otro receptor, en donde ambos concuerdan y cooperan con



el significado del mensaje transmitido". Esta ocurre "cuando la acción o clave dada por un organismo es percibida, alterando la probabilidad de ocurrencia de un patrón de comportamiento en otro individuo de manera adaptativa a uno o a ambos participantes" (Wilson 1975). Otra característica importante de la comunicación biológica es que debe estar "mediada por señales, información sensorial, más que por factores físicos tróficos o por información genética" (Dusenbery 1982).

### **2.2.2. Canales de comunicación involucrados durante la recolección:**

#### **2.2.2.1. La transferencia de información sobre la ubicación de la fuente de néctar:**

La abeja mellífera es uno de los mejores modelos para el estudio del comportamiento social debido a que gran parte de éste es desarrollado en la colmena. Es ya conocido que la abeja *Apis mellifera* posee diversos sofisticados canales de comunicación para informar características de las fuentes de alimento (von Frisch 1965).

Dentro de los canales de comunicación que estas sociedades poseen, el más conocido es la danza de reclutamiento (von Frisch 1965). A través de este comportamiento estereotipado, que las recolectoras realizan al regresar de una fuente de alimento, transmitiría información sobre distancia y dirección de

las flores visitadas (von Frisch 1965). Dos tipos de danzas han sido descritas:

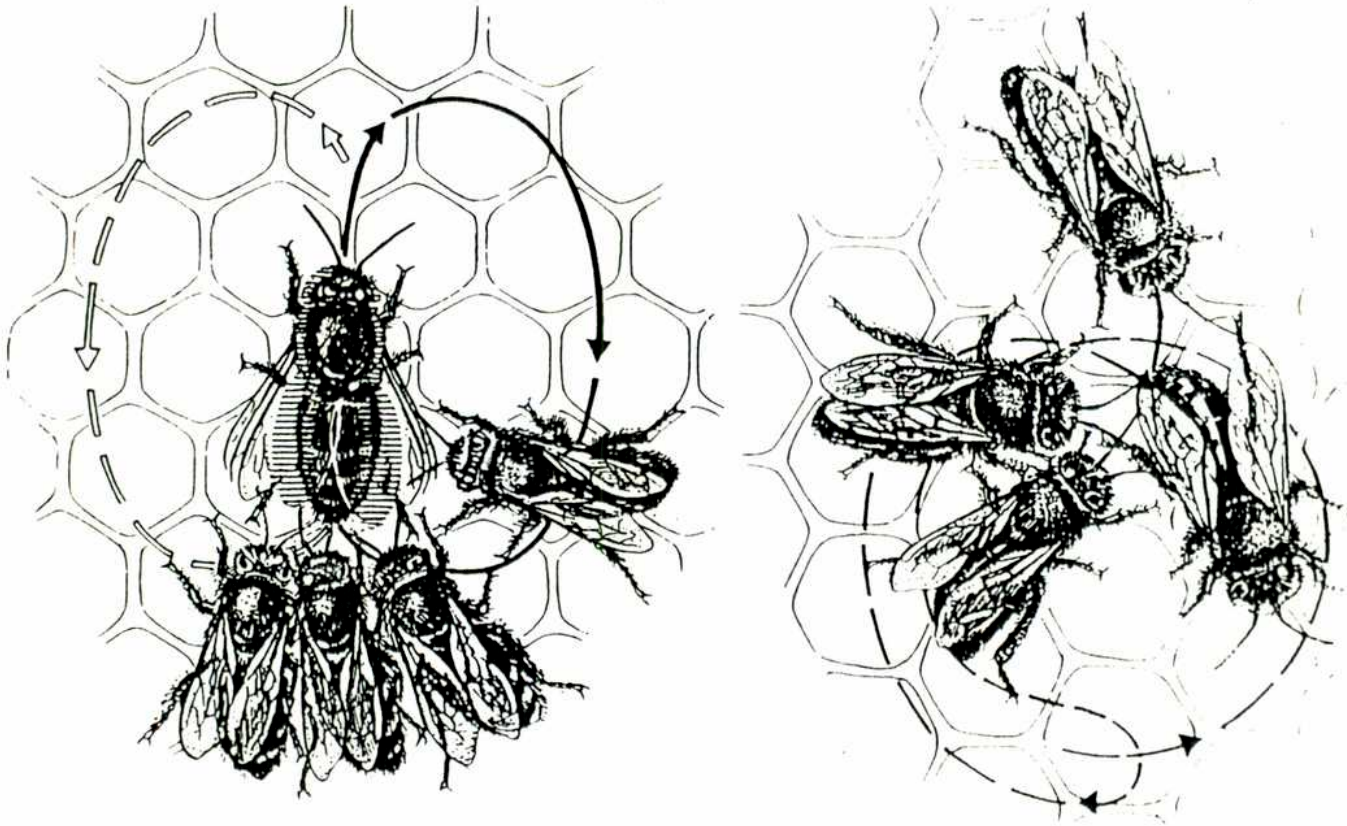
(1) En la **danza del contoneo o danza en ocho** (Fig. 1.1.A) la recolectora realiza una caminata recta sobre el panal, mientras mueve su abdomen hacia los lados con frecuencia de 13-15 Hz. Luego de este recorrido, la recolectora camina en círculo volviendo a retomar la caminata recta, repitiendo el comportamiento anterior. Al mismo tiempo producen sonido, el cual es producido a una frecuencia de 250 Hz y pulsado a una frecuencia de repetición de 30 Hz. Este comportamiento se repite varias veces y su trayectoria toma la forma de un ocho. La duración del sonido en la parte recta de la danza así también la trayectoria recorrida y su duración están correlacionadas positivamente con la distancia de la fuente (Wenner 1962, von Frisch 1965). También es importante mencionar que la abeja danza sobre panales ubicados en la posición vertical- se correlaciona con el ángulo formado entre el sol, la colmena y la fuente (von Frisch 1967, Gould 1976). Durante el contoneo, la reclutadora realiza una intensa vibración de sus alas que genera un flujo de aire en el campo cercano de 1 m/s y una intensidad de sonido de 120-140 dB (Michelsen et al. 1987). Mientras ésta se ejecuta, las abejas seguidoras generan vibraciones que transmiten por el sustrato -de 320 Hz- que producen una respuesta de *freezing* en la danzarina, la cual

detiene, posibilitando así la transferencia del alimento recolectado en la fuente, i.e. trofalaxia (Michelsen al. 1986).

(2) Otro tipo de danza es la **danza circular** (Fig. 1.1.B), la cual es ejecutada cuando la recolectora retorna de fuentes de alimento cercanas a la colmena (menores de 100 m en esta raza de abejas). Sobre el panel realiza intensos movimientos en círculo a favor contra de las agujas del reloj. Como en la danza en ocho durante su realización son emitidos sonidos sin generar vibraciones a nivel sustrato. El ángulo entre el plano vertical y el lugar donde estos sonidos se emiten correlacionan con la dirección de la fuente, haciéndolo por esto también comparable a la danza descrita anteriormente (Kirchner y Lindauer 1988).

A

B



**Figura 1.1:** **A)** Abeja recolectora ejecutando la danza del contoneo o en ocho sobre un panal; **B)** recolectora realizando la danza circular. (Dibujo de von Frisch 1965).

La pregunta clave al analizar la danza es si esa información puede ser utilizada por las otras abejas recolectoras para orientarse hacia la fuente. Estudios experimentales cambiando las posiciones de las fuentes analizando el reclutamiento, así como la utilización de danzarinas robots (von Frisch 1965, Gould 1975, Michelsen et al. 1989, 1992), permitirían aceptar la hipótesis que la danza informa sobre la ubicación de la fuente descubierta. Según von Frisch (1956) postuló, este comportamiento sería un "lenguaje" ya que la abeja utilizaría un sistema de *símbolos*, aunque otros autores plantean que no tendría valor simbólico porque la danza puede ser vista como una aproximación miniaturizada del vuelo recién efectuado dentro de la colmena (Dusenbery 1992).

Importante es destacar que otros autores plantean que si bien existen correlaciones entre el comportamiento de danza y el lugar de la fuente, esta información no sería utilizada por las receptoras. Las fuentes de alimento serían encontradas por una búsqueda al azar que está basada en su gran capacidad para orientarse olfativamente (Wenner y Wells 1990).

#### **2.2.2.2. La transferencia de información sobre la productividad de la fuente de néctar:**

La comunicación dentro de una sociedad de insectos no está dada, en general, por procesos de tipo "todo o nada".

nada" donde una señal genera una respuesta comportamental fija (Hölldobler y Wilson 1991). La mayoría de canales de comunicación utilizados por los sociales se basan en la emisión de señales análogas, graduales, que pueden ser amplificadas o amortiguadas según estímulos externos (Lindauer 1990). Este tipo de comunicación se la define como **modulada** y su duración e intensidad dependen del estado motivacional del emisor. La emisión de la señal afectará la probabilidad de reaccionar del receptor a otros estímulos, porque influye, también, el estado motivacional del receptor (Hölldobler y Wilson 1991).

Un ejemplo de comunicación modulada es la danza de reclutamiento, ya que ésta varía en su amplitud en función de estímulos externos, como las características de las fuentes de néctar. Abejas reclutadoras modifican sus niveles de actividad durante la danza, ya sea de contoneo o circular, en función de la concentración de soluciones de azúcar ofrecidas (Eichler 1962, von Frisch 1956). Fuentes más ricas en azúcar están representadas en la colmena con danzas más activas (von Frisch 1965, Waddington 1982, Waddington y Kirchner 1992). Algunos de estos estudios son sólo descripciones no cuantitativas sobre mayores o menores niveles de excitación de las exploradoras al regresar a la colmena, y por ende, poco cuantificables, mientras que otros registran tendencias sin significancia estadística.

Importante es mencionar que estos trabajos se realizaron con fuentes de alimento que ofrecían soluciones flujos **ilimitados** de azúcar, es decir, sin control del mismo. Esta situación no sólo no representa a la natural, sino que no permite un adecuado control del estado motivacional del animal (Mc Farland 1971), que es fundamental al estudiar un canal de comunicación modulado. Por esto, podemos afirmar que la información que se posee sobre los mecanismos utilizados para transferir información sobre la productividad de las fuentes de alimento es aún escasa.

Sí puede afirmarse, en cambio, que la eficiencia del reclutamiento, i.e. número de abejas reclutadas a la fuente, depende de la productividad de ésta, tanto en términos de concentración de azúcar (von Frisch 1965), como del flujo de néctar a concentración constante (Núñez 1971).

Si se analiza un ciclo recolector, se pueden considerar los pasos siguientes: a) la abeja vuela hasta el lugar de la fuente; b) con su proboscis liba el néctar acumulado en la flor, el cual lo ingiere accionando la bomba de ingestión; c) lo almacena en el buche; d) vuela de flor en flor repitiendo los pasos de b a c; e) vuela de regreso a la colmena. Cuando llega a la colmena transfiere el néctar cosechado a sus compañeras, a través de contactos bucales directos para luego salir nuevamente al próximo vuelo de recolección.

Por esto puede suponerse que no sólo la danza estaría involucrada en el reclutamiento de nuevas obreras, sino también el mecanismo de ingestión/regurgitación de la solución azucarada recolectada, es decir, el conocido como trofaláctico, el cual será desarrollado más adelante.

Debe ser mencionado que durante la recolección de néctar en las flores también actúan canales de comunicación que utilizan señales olfativas, i.e. feromonas. Estas son producidas en la glándula de Nasonov, que está ubicada en el séptimo tergito abdominal y cuyo principal componente es el geraniol, sustancia que también está presente en las flores (Snodgrass 1956, Boch y Shearer 1962). Esta glándula es expuesta durante la recolección en fuentes de néctar particularmente atractivas con la consecuente emisión de la feromona (Free y Williams 1972), dependiendo su tiempo de exposición de la recompensa de la fuente explotada (Pflumm 1969, Núñez 1971). Otros ensayos mostraron que cuando esta glándula es ocluída la eficiencia reclutadora es menor (von Frisch 1965).

### **3. El comportamiento trofaláctico:**

#### **3.1. Definición:**

A la **trofalaxia** se la define como la transferencia de alimento líquido que se produce entre individuos de la



misma o de diferentes castas dentro de una colonia de insectos sociales (Wheeler 1918, 1923; Wilson 1971). Esta puede ser de tipo **estomatodeal**, esto significa que los individuos dador y receptores de alimento se contactan bucalmente, transfiriéndose el alimento; o **proctodeal**, en donde el dador entrega por vía anal sustancias líquidas a otros receptores que lo reciben a través de sus órganos bucales (Wilson 1971). Mientras que a través de la estomatodeal se transfieren alimentos y sustancias químicas, la proctodeal, que se realiza en colonias de termitas, es el mecanismo por el cual son distribuidos flagelados simbiotes capaces de degradar celulosa y que han sido perdidos durante la ecdisis (Grassé 1946).

La transferencia de alimento es fácilmente observable en colonias de muchas especies de insectos sociales y ha sido descrita en trabajos pioneros en diversos grupos filogenéticos (e.g. en avispas: Du Buysson 1903; en termitas: Grassi y Sandias 1893; en hormigas: Wheeler 1918). También, muchos autores han elegido este comportamiento como variable para determinar el grado de sociabilidad dentro de los insectos sociales (Wilson 1971, Hölldobler y Wilson 1991, Hunt 1982, Kukuk y Crozier 1990, Kukuk 1992), ya que sociedades de Himenópteros con altos niveles de cohesión y organización social utilizan estas interacciones para la distribución de sustancias esenciales para el mantenimiento y crecimiento de sus colonias.

### **3.2. El proceso de transferencia de sustancias:**

#### **3.2.1. Componentes del aparato digestivo involucrados:**

La mayoría de los insectos sociales que poseen trofalaxia estomatodeal más elaborada (desde aquí simplemente será llamada trofalaxia) presentan un elevado desarrollo del **proventrículo** que permite que el alimento almacenado en el buche sea fácilmente regurgitado (Wilson y Eisner 1957). Eisner (1957) propone que esa es la característica morfológica más importante que determina la realización de este complejo comportamiento social. El proventrículo posee una válvula presente en el sistema digestivo de algunos insectos y controlada por el sistema nervioso vegetativo. El accionar de esta válvula depende del estado motivacional del animal, implicando que el sistema nervioso central ejerce también un rol en dicho control (Dimant de Fischbarg y Núñez 1970, Núñez y Quesada 1971). El proventrículo separa el buche del ventrículo (mesenterón) y según algunos autores, no sólo es un elemento componente del aparato digestivo sino que divide dos niveles de organización: el social del individual (Wilson 1971, Hölldobler 1977). El buche, que se encuentra en la parte anterior del aparato digestivo, es un engrosamiento del esófago. Ambos, esófago y buche, poseen características estructurales y tisulares similares, poseyendo un delgado recubrimiento compuesto por cutícula que impide que las sustancias ingeridas sean

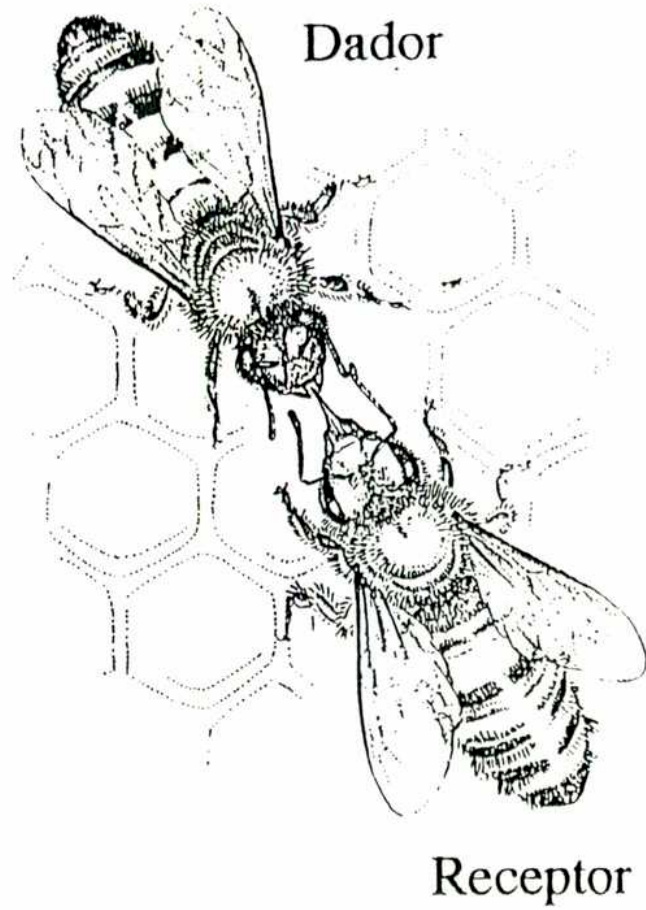
absorbidas por el organismo (Snodgrass 1956). El buche cumple la función de almacenar el alimento recolectado para luego ser transferido por regurgitación a otros individuos de la colonia. Este "estómago social" fue comparado por algunos autores, devotos a definir a las sociedades de insectos como "superorganismos" (Wilson 1971, Jaisson 1985, Moritz y Southwick 1992), con el sistema circulatorio de los animales superiores, ya que por él fluye no sólo alimento para toda la colonia sino también sustancias que actúan como mensajeros químicos, i.e. feromonas (Velthuis 1985, Robinson 1985). Parte del alimento almacenado en el buche atraviesa el proventrículo e ingresa en la parte media del intestino, el ventrículo o mesenterón. A partir de allí, las sustancias pueden ser asimiladas por el organismo (Snodgrass 1956).

### **3.2.2. Descripción y dinámica de la trofalaxia:**

Los contactos trofalácticos (Fig. 1.2) requieren por lo menos de dos individuos: uno dador y uno o más receptores de alimento (Wheeler 1923, Free 1956, 1957). El individuo dador ofrece el néctar almacenado regurgitándolo de su buche por la apertura de mandíbulas, mientras que los individuos receptores ingieren el alimento ofrecido extendiendo su proboscis que se contacta con las partes bucales de la dadora (Snodgrass 1956, Korst & Velthuis 1982). Mientras la

transferencia se lleva a cabo, la receptora realiza intensos movimientos antenales en forma de tamborileo sobre la cabeza y órganos bucales de la dadora. A menudo estos movimientos antenales se producen sin transferencia de sustancia, siendo la trofalaxia en estos casos sólo ritualizada (Van der Blom 1991).

El proceso de regurgitación de alimento por parte del individuo dador es producto de la presión ejercida sobre el buche por los músculos abdominales (Snodgrass 1956). Este proceso es posible gracias a la presencia de receptores de estiramiento que recubren las paredes del buche y que son estimulados cuando el buche está extendido (Penzlin 1985). La señal es enviada al cerebro a través de las numerosas inervaciones que rodean al buche mellífero por el nervio esofágico, que es uno de los nervios componentes del sistema nervioso estomatogástrico (Brosch y Schneider 1985, Nesse 1988). Por retroalimentación negativa, el cerebro inhibe la ingestión y estimularía la regurgitación del alimento (Gelperin 1971).



**Figura 1.2:** Intercambio de alimento o trofalaxia entre abejas obreras. El individuo receptor es quien mantiene su proboscis extendida. (Dibujo de Ribbands 1955).

El proceso de recepción de alimento por parte del individuo recipiente es esencialmente el mismo que se realiza durante la ingestión de néctar en las fuentes de alimento. En esto debemos diferenciar que existen grupos de insectos que no poseen proboscis o en los cuales ésta se encuentra muy reducida (e.g. hormigas, avispas). En estos grupos el individuo receptor recibe el alimento en forma de gotas, las cuales son retenidas por las receptoras con sus mandíbulas extendidas, siendo luego ingeridas (Hölldobler y Wilson 1991).

En el caso de las abejas, que poseen proboscis, la capilaridad juega un rol importante durante la succión de alimento (Núñez 1966, Varjú y Núñez 1991). La dinámica de este proceso está determinada por las características anatómicas del sistema en cuestión y por las del fluido que atraviesa el capilar. Esto puede ser mejor entendido presentando la ecuación de Poiseuille que describe el flujo de fluidos a través de un tubo:

$$Q = \frac{\pi r^4 (p_1 - p_2)}{8 l \eta} \quad (1)$$

donde  $Q$  es el flujo,  $r$  el radio del tubo (en este caso el del canal alimentario),  $(p_1 - p_2)$  la diferencia de presiones entre el medio externo e interno,  $l$  la longitud de la proboscis y  $\eta$  la viscosidad del fluido ingerido.

Por lo tanto, durante la ingestión de alimento líquido, las características físicas de las soluciones ingeridas, como puede ser la viscosidad  $\eta$ , deben jugar un rol importante durante la ingestión de alimento, tanto en la recolección de néctar como al ser recibido por trofalaxia. Esto, sumado al hecho de que los receptores gustativos están muy desarrollados en insectos (Whitehead y Larsen 1976, Morita y Shiraishi 1985), permite suponer que distintas propiedades del alimento transferido pueden ser evaluadas durante los contactos.

Por otra parte, y observando otros parámetros de la ecuación (1), vemos que el flujo de la solución ingerida es producido por la diferencia de presión entre el medio externo e interno. Esta puede ser generada por paquetes musculares que rodean al cibario. El cibario es la parte anterior del tubo digestivo, ubicado entre las piezas bucales y el esófago (Snodgrass 1956). La contracción de estos músculos generan presiones negativas sobre la sección cibarial provocando la succión del líquido. Luego de la contracción, los paquetes musculares se distienden, el cibario se comprime y envía el líquido hacia el buche mellífero. Como puede interpretarse, la ingestión de alimento no se produce bajo condiciones de diferencias de presión constantes sino que se trata de un proceso de succión discontinua. Por ende, el flujo de ingestión no es constante y ello implicaría que una bomba

peristáltica actuaría en dicho proceso (Bennet-Clark 1963, Núñez 1966).

Con la descripción de este mecanismo puede observarse que los elementos intervinientes en la ingestión-regurgitación son esencialmente los mismos pero con la diferencia que durante la ingestión la diferencia de presión se genera por la bomba de ingestión y durante la regurgitación por la presión abdominal. El modelo en estudio resulta interesante, no sólo desde el punto de vista fisiológico, a nivel de los mecanismos involucrados, sino también por su posible función como canal informacional.

### **3.3. La trofalaxia en la abeja doméstica *Apis mellifera*:**

La trofalaxia en colonias de abejas *Apis mellifera* es uno de los procesos más importantes en el mantenimiento de la cohesión de la colonia, ya que a través de este comportamiento las diferentes castas interactúan (Winston 1987). Contactos trofalácticos pueden ser observados dentro de una colmena tanto entre los diferentes grupos presentes (i.e. interacciones obrera-larva, obrera-reina, obrera-zángano), como así también entre obreras adultas.



### **3.3.1. Interacciones entre castas:**

#### **3.3.1.1. Interacción obrera-larva:**

Luego del tercer día de desarrollo embrionario emerge la larva del huevo y comienza a ser alimentada por contactos trofalácticos realizados por las obreras nodrizas (Nelson 1915). Desde ese momento hasta que la larva se encuentra en su 4° estadio (día 7° luego de la puesta) recibe un alimento compuesto por jalea real (secretada por las glándulas mandibulares de las nodrizas) y una mezcla de miel y polen. Luego, sólo las que serán reinas seguirán recibiendo esa dieta mientras que las futuras obreras recibirán sólo miel y polen hasta que la celdilla es operculada (día 9°) comenzando el período de pupa, i.e. del día 9° hasta el 21° (Dietz y Lambremont 1970).

#### **3.3.1.2. Interacción obrera-reina:**

En el caso de las interacciones trofalácticas entre obreras y reina estos contactos son bidireccionales. Esto significa que ambos pueden actuar como dador o receptor de sustancias, en distintas situaciones (Winston 1987). Cuando la obrera se comporta como dadora lo hace entregando alimento compuesto por azúcares y aminoácidos, mientras que cuando desempeña el rol de receptora recibe de la reina, junto con el fluido alimentario, un conjunto de sustancias que modifican distintas variables comportamentales y fisiológicas (Velthuis 1985).

Dichas sustancias son producidas por la glándula mandibular y hasta el momento se sabe que dos componentes cumplen funciones de feromonas. Estas son el ácido 9-oxo-trans-2-decenoico o 9ODA (Butler y Simpson 1958) y el ácido hidroxidecenoico o 9HDA (Butler et al. 1964). Los efectos de estas sustancias sobre la colonia son: inhibir la construcción de celdas reales, inhibir el desarrollo ovárico de las obreras, atraer a los zánganos hacia la reina, reconocimiento de la reina, estimular la actividad recolectora en obreras y mantener la cohesión dentro de la colonia.

### **3.3.1.3. Interacción obrera-zángano:**

Al igual que con la reina, los contactos por los cuales las obreras entregan alimento a los zánganos son mucho más frecuentes que los contactos de solicitud (Wilson 1971, Galliot et al. 1982). Con esta afirmación podemos concluir que el objetivo fundamental de estos contactos es nutricional. Los zánganos no colectan ni néctar ni polen (von Frisch 1965), deben por ello obtener el alimento mediante contactos trofalácticos con las obreras de su colonia. En la mayoría de los casos observados, las recepciones exitosas dependen de la intensidad con que los zánganos realizan los pedidos y no de una disposición de las obreras por ofrecer alimento (Galliot et al. 1982). Luego de la etapa de apareamiento y a pesar de intensos pedidos del zángano, se interrumpen

las entregas de alimento realizadas previamente por las obreras, y los zánganos son finalmente expulsados de la colonia en su totalidad antes de comenzar la temporada invernal (Winston 1987).

#### 3.3.1.4. Interacción obrera-obrera:

Las primeras observaciones realizadas para analizar el comportamiento trofaláctico entre abejas obreras fueron realizadas por Park (1923), quien analizó la distribución de sustancias en abejas recolectoras de agua. En este estudio, se le ofreció un alimentador con agua coloreada a un núcleo de 2600 adultos, observando al día siguiente que más de la mitad de los individuos estaban con el buche distendido y coloreado. Este autor interpretó que, a través del comportamiento trofaláctico, podían distribuirse sustancias en la colonia que eran luego almacenadas por las obreras como reserva. Trabajos posteriores con soluciones de azúcar mezcladas con trazas radioactivas mostraron que las sustancias son distribuidas rápidamente a toda la colonia y que no todos los individuos retienen en sus buches cantidades similares (Nixon y Ribbands 1952). Por otra parte, Free (1956) demostró que uno de los estímulos más importantes para desencadenar la trofalaxia era que estos contactos se dieran entre individuos de la misma colonia. Esto mostró que claves olfativas actúan durante el proceso de transferencia, ya que cada colonia posee su olor

particular (Ribbands 1955). Se concluyó además que la trofalaxia era un comportamiento adecuado para cuantificar la relación entre grupos genéticamente diferentes. Numerosos trabajos mostraron que individuos de diferentes líneas fenotípicas (patrilineas) de la misma colmena realizan contactos trofalácticos con menor frecuencia que los individuos más emparentados (Breed 1983, Getz y Smith 1983, Breed et al. 1984, Moritz y Heisler 1992).

Variables tales como la edad y las características fisiológicas de los individuos involucrados también afectan las relaciones de dominancia dentro de una colonia, alterando directamente el rol que cada individuo desempeña durante la transferencia de alimento (Free 1957, Korst y Velthuis 1982). Individuos dominantes dentro de la colonia tienen una mayor tendencia a solicitar alimento, mientras que los subordinados a entregarlo (Moritz y Hillesheim 1985, Hillesheim et al. 1989).

Una de las características que determinan la cohesión de la colonia es la división del trabajo en tareas específicas (Wilson 1971). Esta especialización no es rígida dado que las colonias pueden responder a cambios en las condiciones externas o internas ajustando el número de obreras que participan en cada actividad (Lindauer 1954, Seeley 1989). Esta plasticidad depende en gran medida de las interacciones entre los grupos de

trabajo vía trofalaxia, a través de la cual los individuos pueden recibir información sobre las condiciones en que se encuentra su colonia (Ribbands 1952, Seeley 1989, Robinson et al. 1992).

### *3.3.2. La trofalaxia durante la actividad de reclutamiento en la abeja recolectora de néctar:*

Es conocido que las abejas recolectoras de néctar al regresar a la colmena luego de un viaje de recolección exitoso realizan la danza de reclutamiento (von Frisch 1965). Este comportamiento, que sirve para indicar el lugar donde se encuentra la fuente de alimento, alterna frecuentemente con contactos trofalácticos que la danzarina realiza para entregar a otras obreras el néctar cosechado. Esto sugiere preguntarse si la trofalaxia per se es una simple descarga del néctar cosechado, sin ningún valor de señal, o es parte de un canal de comunicación que informa sobre alguna característica de las fuentes explotadas. Los primeros ensayos realizados en este sentido fueron realizados por von Frisch (1923, 1965), mostrando que el olor y el sabor del néctar almacenado por la recolectora en el buche sirven claves para que las abejas reclutadas encuentren fuente de alimento. Por otra parte recolectoras que no realizan danzas también pueden reclutar abejas que habían previamente explotado néctar en dichas fuentes (Ribbands 1955, Johnson y Wenner 1966, von Frisch 1968). Sin

embargo, las abejas recolectoras que realizan danzas de reclutamiento serían más exitosas (von Frisch 1968).

Por otra parte, fue demostrado en la hormiga neotrópica *Camponotus sericeus* que el simple contacto trofaláctico entre una recolectora recién llegada y otra obrera que permanecía en el nido desencadena una respuesta de seguimiento de la segunda hacia la fuente (Hölldobler 1971, 1974). La dadora realiza estos contactos en forma de tándem con varias receptoras y esto fue interpretado como un comportamiento de "invitación" de la dadora para iniciar la explotación de la fuente.

Como fue mencionado anteriormente, la asignación de tareas en una colonia depende de las condiciones externas e internas de la misma. La regulación de dichas actividades fue bien analizada en abejas recolectoras de agua y néctar (Lindauer 1954, Seeley 1986, 1989, Seeley et al. 1991). Abejas aguateras que retornaban de sus fuentes eran rápidamente atendidas si la temperatura en los panales de cría era elevada pero lo inverso sucedía si ésta ya había sido controlada, impidiéndose o demorándose la descarga del agua recolectada (Lindauer 1954). Esa "falta de atención" de las receptoras hacia las recién llegadas ocurre cuando: 1) las necesidades de la colonia han sido ya cubiertas, o 2) la tasa de llegadas es mayor que la tasa de servicios de los individuos receptores, provocando los llamados "fenómenos de espera" (Faure et al. 1961). Comportamientos similares

fueron observados en abejas obreras recolectoras de néctar, cuya demora en entregar néctar era dependiente del estado nutricional de la colmena y de la cantidad de obreras encargadas en recibir y procesar alimento (Seeley 1986, 1989, 1991).

A pesar de todas estas observaciones, son escasos los estudios que analizan el rol de la trofalaxia como un posible canal de comunicación que informe sobre la productividad de las fuentes de néctar explotadas. Trabajos realizados por Núñez (1970) muestran que recolectoras provenientes de fuentes pobres, de bajos flujos, realizan danzas más prolongadas después de realizar intensos contactos trofalácticos de *pedido*, i.e. actuando como receptoras de alimento. Esto implica que la recolectora podría comparar la calidad de su fuente con otras fuentes explotadas, realizando esta comparación mediante pedidos de alimento. De ese modo, recolectoras que retornan de fuentes escasas en néctar requerirían información adicional para continuar comunicando, través de la danza, las características de su fuente. Si su fuente fuera comparativamente mejor, volvería a danzar luego de contactos de pedidos, mientras que si fuera peor interrumpiría las danzas.

Por este motivo, en este trabajo se prestó atención en primer lugar al mecanismo inverso, hasta cierto punto, al de ingestión, es decir, al comportamiento de regurgitación durante la trofalaxia, como posible

responsable de la transferencia de información sobre la productividad de una fuente de alimento en relación con la rentabilidad de la misma expresada como flujo de solución azucarada.

#### **4. Objetivos del trabajo:**

Los objetivos generales de este trabajo fueron:

- Determinar los canales de comunicación involucrados en la transmisión de información ligada a la productividad de las fuentes de néctar.

Realizar un análisis cuantitativo de los comportamientos que podrían servir para representar la productividad de las fuentes de alimento en la colmena, e.g. trofalaxia y danza de reclutamiento.

En el curso de este estudio se plantearon algunos interrogantes en relación con los objetivos generales recién expuestos:

1) ¿Cómo es la dinámica de la trofalaxia en relación con la carga de solución azucarada de la abeja dadora?

2) ¿Cómo se modifica el comportamiento trofaláctico en relación con:

a) la productividad de la fuente explotada por la abeja dadora?

b) la hora del día?

c) la actividad recolectora general de la colmena?



3) ¿Existe interacción entre la trofalaxia y la danza reclutamiento?

4) ¿Está modulado el comportamiento de danza con la productividad de la fuente de néctar, expresada en flujo de azúcar?

**CAPITULO 2: ANALISIS DEL COMPORTAMIENTO  
TROFALACTICO EN FUNCION DE LA CARGA DE BUCHE  
EN LA ABEJA DADORA DE ALIMENTO**

**1. Introducción:**

La abeja recolectora, al retornar de una fuente de alimento, transfiere vía trofalaxia el néctar cosechado a otras obreras que permanecen en la colmena (von Frisch 1965). Estos contactos trofalácticos siempre durante el reclutamiento, mientras que la danza es un proceso menos frecuente (von Frisch 1965, 1968). No se conoce aún qué señales están involucradas para transferir información de la fuente de néctar cuando no hay danza, aunque fue postulado que la trofalaxia podría aportar información útil sobre algunas características de la fuente (Núñez 1970. 1982a).

Por otra parte, ya que la productividad de las fuentes de néctar afecta directamente el comportamiento recolector, aumentando la carga de buche de la recolectora al incrementarse el flujo de azúcar de las fuentes (Núñez 1966, 1970, 1982a), se pensó que la representación de dicha característica en la colmena podría realizarse a través del proceso inverso al de ingestión, i.e. el de regurgitación de alimento.

Como hasta el presente no existe información sobre la trofalaxia en relación con cambios en la productividad de las fuentes de néctar, se intentará en este capítulo

realizar un análisis cuantitativo de dicho comportamiento en función de cambios en la calidad y cantidad del alimento retenido en el buche de abejas dadoras bajo condiciones experimentales controladas.

## **2. Materiales y Métodos:**

Tanto los estudios relatados en este capítulo, como los que serán presentados en los próximos, han sido realizados durante el final de las temporadas de floración en el apiario de la Sociedad Argentina de Apicultores (S.A.D.A.), González Catán (34.6° S), Provincia de Buenos Aires.

### **2.1. Diseño y procedimiento experimental:**

Abejas recolectoras provenientes de una colmena ubicada a 50 metros del laboratorio fueron condicionadas a un alimentador artificial (una caja de *Petri* de 5 cm de diámetro con agujeros de 3 mm en su cubierta). El disco de *Petri* contenía solución de sacarosa 50% peso/peso con flujo ilimitado y estaba ubicado en una ventana del laboratorio. Las soluciones utilizadas en la fuente de alimento eran marcadas con olor, agregando 80 µl de esencia de vainilla por cada litro de solución.

Las abejas, que habían sido condicionadas durante 1 hora, eran capturadas de a pares en el alimentador antes de comenzar la ingestión. De las abejas capturadas, la

"abeja dadora", era alimentada por medio de un capilar graduado con un volumen de solución de sacarosa, cuya concentración era conocida. La otra abeja, la "abeja receptora", no era alimentada. Luego de este procedimiento, las abejas eran pesadas ( $P_i$ ) al 0.1 mg e introducidas en una arena experimental (Fig. 2.1) donde eran observadas las interacciones. La arena experimental consistía de una caja rectangular de 4 x 6 x 1 cm dividida en la parte media por una compuerta corrediza. En las paredes opuestas de la arena se encontraban insertos tubos cilíndricos de 1 cm de diámetro x 2.5 cm de longitud también provistos de compuertas corredizas, las cuales retenían a las abejas antes y después del ensayo. Diez minutos después de la captura, todas las compuertas eran abiertas, permitiendo que las abejas entraran en contacto. Luego del primer contacto trofaláctico o luego de un período de observación máximo de 10 min, si es que no se producía intercambio, las abejas dadora y receptora eran separadas cerrando las compuertas y pesadas nuevamente ( $P_f$ ). Sólo contactos trofalácticos con duraciones mayores de 1 segundo eran considerados. De ésta forma podía asegurarse una efectiva transferencia de alimento (ver Korst y Velthuis 1982).

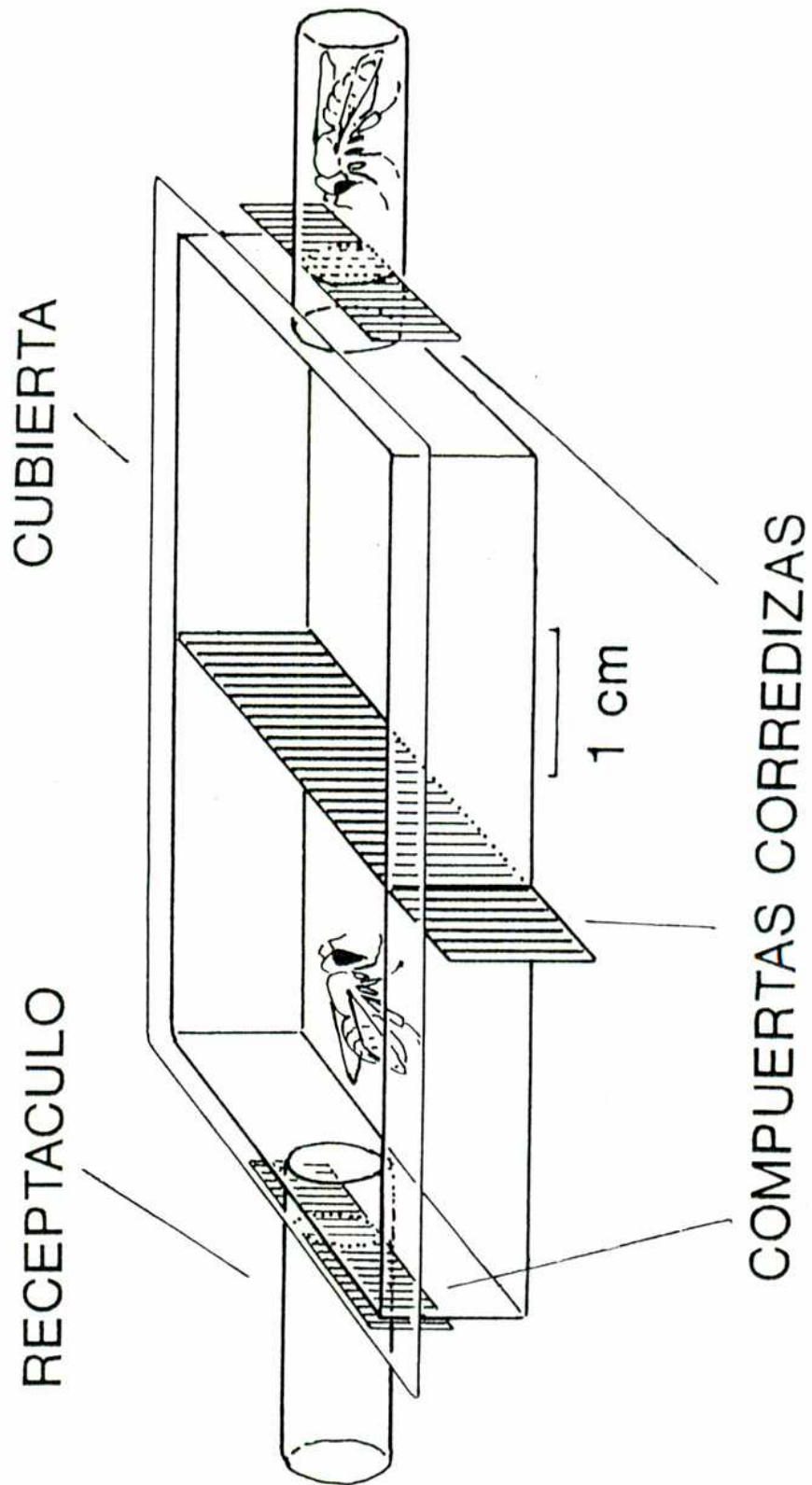
Para determinar si la pérdida de peso producida por el consumo metabólico debía ser considerada durante el ensayo, se realizaron controles en la arena mencionada. Para ello se determinó la relación entre la pérdida de

peso en mg y el tiempo de observación en minutos:  $Y = 0.1 + 0.097X$ ,  $N=55$ ,  $P < 0.01$ ; regresión lineal). Debido a que la pérdida de peso era despreciable durante el período de observación esta variable no fue considerada durante el análisis de los datos.

## 2.2. Los parámetros registrados:

Fueron registradas los siguientes parámetros comportamentales: 1) el tiempo del contacto trofaláctico, i.e. el tiempo durante el cual ambas obreras se encontraban realizando el contacto bucal mientras transferían alimento. 2) El volumen intercambiado, i.e. la diferencia media entre el peso inicial ( $P_i$ ) y final ( $P_f$ ) de las dos abejas por el peso específico de la solución. 3) La respuesta trofaláctica, i.e. el número de ensayos con transferencia de alimento  $\times 100$  / el total de ensayos realizados.

De la relación entre el volumen intercambiado ( $\mu l$ ) y el tiempo de contacto (s) se pudo estimar la tasa de transferencia en  $\mu l/s$  (i.e. la pendiente de la regresión lineal  $b$  entre ambos valores) para cada ensayo.



*Figura 2.1:* Diagrama de la arena experimental.

### **2.3. Series experimentales:**

#### **2.3.1. Experimento con la concentración de variable:**

Las abejas dadoras eran alimentadas a saciedad con soluciones de sacarosa de 10, 20, 30, 40 y 50% p/p.

#### **2.3.2. Experimento con cargas de buche variables:**

Las abejas dadoras eran alimentadas con volúmenes variables de solución de sacarosa 50% p/p, siendo éstos: 5, 10, 20, 40  $\mu$ l y hasta saciedad (57.5  $\mu$ l aproximadamente). Los datos a saciedad con soluciones de sacarosa 50% p/p eran utilizados para ambas series experimentales.

Un total de 150 pares de abejas fueron utilizadas para ambas series.

### **3. Resultados:**

#### **3.1. Experimento con la concentración de azúcar variable:**

La respuesta trofaláctica fue similar y se mantuvo elevada para todas las concentraciones de sacarosa estudiadas (test de heterogeneidad, ver Tabla 2.1). Tampoco se encontró ninguna dependencia entre el tiempo de contacto trofaláctico o el volumen intercambiado y la concentración de solución de sacarosa cargada en el buche de la dadora (test de ANOVA de un factor, Tabla 2.1). La tasa de transferencia de solución (en  $\mu$ l/s) aumentó con

la concentración de sacarosa, hasta alcanzar un máximo en 30% p/p (Fig. 2.2). Las correspondientes ecuaciones de regresión para cada concentración son: para 10% p/p,  $Y=0.395+1.115X$ ,  $r=0.96$ ,  $P<0.001$ ,  $N=8$ ; 20%,  $Y=0.739+1.330X$ ,  $r=0.954$ ,  $P<0.001$ ,  $N=8$ ; 30%,  $Y=4.166+1.611X$ ,  $r=0.895$ ,  $P<0.001$ ,  $N=9$ ; 40%,  $Y=6.545+1.493X$ ,  $r=0.775$ ,  $P<0.05$ ,  $N=9$ ; 50%,  $Y=0.201+1.066X$ ,  $r=0.964$ ,  $P<0.001$ ,  $N=16$ .

Si, en cambio, sólo es considerado el peso transferido de sacarosa (mg) por segundo (tasa de sacarosa transferida, e.g. para 10% p/p: tasa de transferencia<sub>10%</sub> x peso específico<sub>10%</sub> x 10/100=1.115 µl/s x 1.038 mg/µl x 10/100=0.116 mg/s), la máxima tasa fue alcanzada para soluciones de 40-50% p/p (Fig. 2.2).



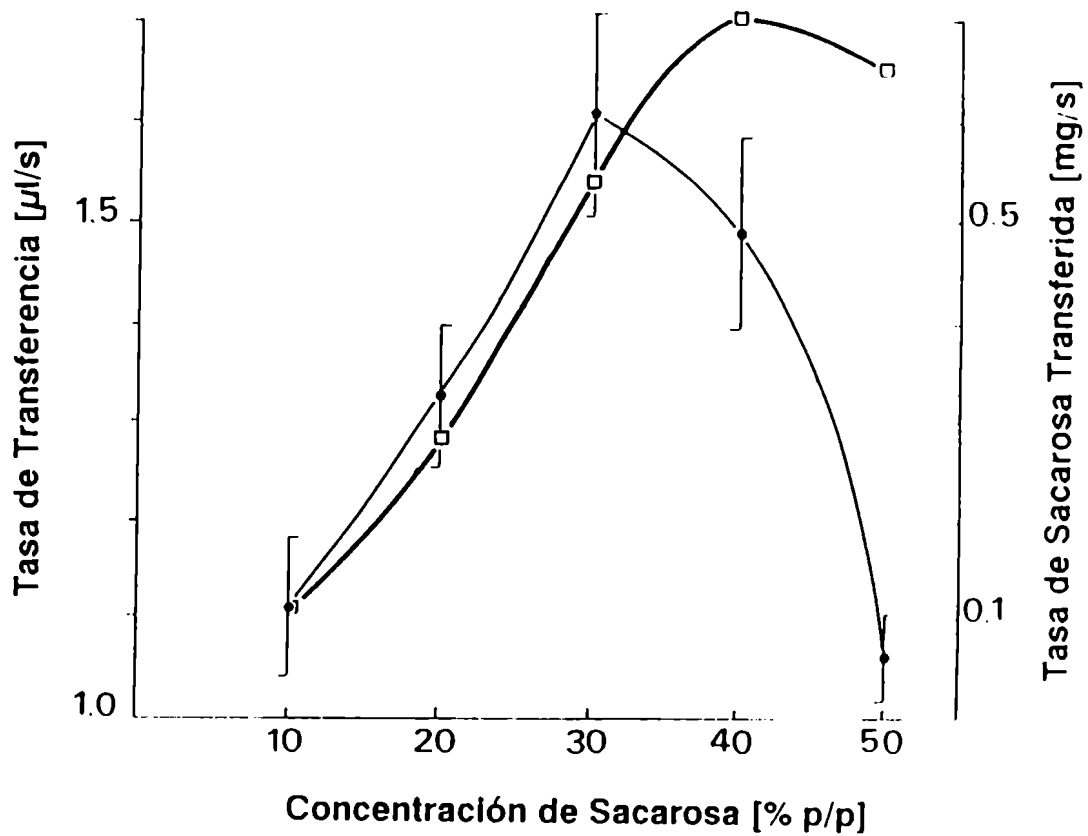
**Tabla 2.1:** Valores de las respuestas trofalácticas (**Rt**), el tiempo de contacto (**Tt**) y el volumen intercambiado (**Vi**) fueron comparados a diferentes concentraciones de soluciones de sacarosa. **n/N**- número de ensayos con transferencia de alimento/número de réplicas; **CB**= carga de buche de la abeja dadora; media  $\pm$  ES.

<b>%p/p</b>	10	20	30	40	50
<b>n/N</b>	8/11	8/9	9/11	9/15	16/18
<b>CB</b> ( $\mu$ l)	49 $\pm$ 2.0	49 $\pm$ 2.2	53 $\pm$ 1.2	58 $\pm$ 1.8	57 $\pm$ 1.5
<b>Rt</b> (%) <sup>*</sup>	72.7	88.9	81.8	60.0	88.9
<b>Tt</b> (s) <sup>**</sup>	5 $\pm$ 1.3	12 $\pm$ 2.3	10 $\pm$ 1.1	9 $\pm$ 0.6	13 $\pm$ 2.7
<b>Vi</b> ( $\mu$ l) <sup>†</sup>	6 $\pm$ 1.5	17 $\pm$ 3.2	11 $\pm$ 2.0	8 $\pm$ 1.2	14 $\pm$ 3.0

<sup>\*</sup>  $G_T=7.96$ ; NS (test de heterogeneidad, test de G).

<sup>\*\*</sup>  $F=1.72$ ;  $GL=4, 45$ ; NS (test de ANOVA de un factor).

<sup>†</sup>  $F=2.45$ ;  $GL=4, 45$ ; NS (test de ANOVA de un factor).



**Figura 2.2:** Tasas de transferencias estimadas para distintas concentraciones de sacarosa. La tasa de transferencia para cada concentración (●) es la pendiente de la regresión lineal,  $b \pm ES$ , entre el volumen transferido y el tiempo de contacto. Las medias de la tasa de sacarosa transferida (□) son las pendientes en mg de la sacarosa transferida/s.

### 3.2. Experimento con cargas de buche variables:

En esta serie experimental, la respuesta trofaláctica ( $R_t$ ) fue dependiente de la carga de buche de la abeja dadora (test de heterogeneidad, ver Tabla 2.II). Cuando la carga fue de 5  $\mu$ l, ningún contacto trofaláctico fue realizado durante el período de observación. Mientras que las abejas dadoras con carga de buche a saciedad presentaron una  $R_t$  del 88.9%. Ninguna dependencia entre la carga de buche y el tiempo de contacto fue encontrada (test de ANOVA de un factor), aunque el volumen intercambiado mostró una dependencia con la carga de la dadora (Tabla 2.II).

Las tasas de transferencia y particularmente sus coeficientes de correlación  $r$ , aumentaron con las cargas de buche (Fig. 2.3). Las ecuaciones de regresión estimadas fueron: para 10  $\mu$ l,  $Y=1.351+0.198X$ ,  $r=0.504$ , NS, N=6; 20  $\mu$ l,  $Y=-0.0665+0.757X$ ,  $r=0.782$ ,  $P<0.05$ , N=8; 40  $\mu$ l,  $Y=-0.619+0.702X$ ,  $r=0.876$ ,  $P<0.01$ , N=8; **dadoras saciadas**, 57.5  $\mu$ l aproximadamente,  $Y=-0.201+1.066X$ ,  $r=0.964$ ,  $P<0.001$ , N=16. A mayores cantidades de solución transportadas en el buche de la dadora, el volumen intercambiado fue fuertemente dependiente del tiempo, durante el cual la dadora y la receptora intercambiaban alimento.

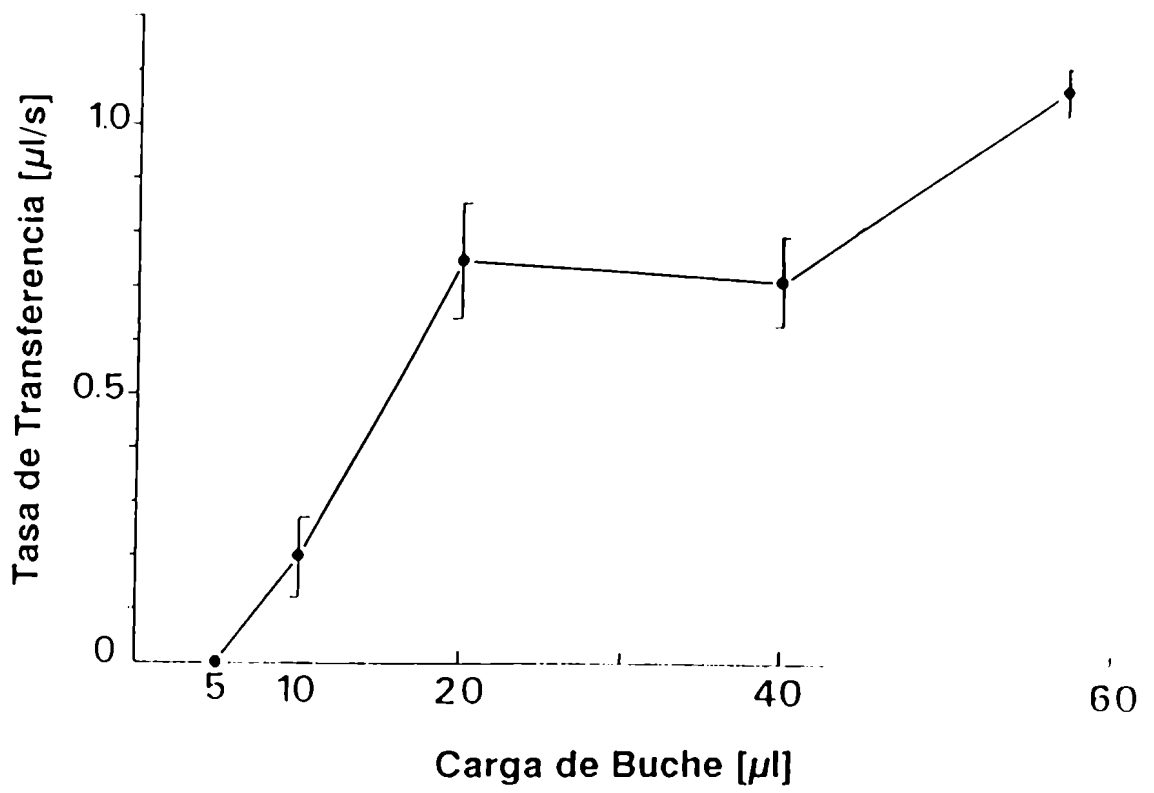
**Tabla 2.II:** Valores de las respuestas trofalácticas (**Rt**), el tiempo de contacto (**Tt**) y el volumen intercambiado (**Vi**) fueron comparados a diferentes cargas de buche (**CB**) con soluciones de sacarosa de 50% p/p. **n/N**= número de ensayos con transferencia de alimento/número de réplicas; **CB**= carga de buche de la abeja dadora; media  $\pm$  ES.

<b>CB</b> ( $\mu$ l)	5	10	20	40	Saciedad (57.5 $\pm$ 1.47)
<b>n/N</b>	0/6	6/20	8/30	8/24	16/18
<b>Rt</b> (%) *	0.0	30.0	26.7	33.3	88.9
<b>Tt</b> (s) **		6 $\pm$ 1.1	12 $\pm$ 2.2	7 $\pm$ 1.6	13 $\pm$ 2.7
<b>Vi</b> ( $\mu$ l) †	-	2.5 $\pm$ 0.45	8.1 $\pm$ 2.13	4.1 $\pm$ 1.25	14 $\pm$ 3.0

\*  $G_T=130.8$ ;  $P<0.005$  (test de heterogeneidad).

\*\*  $F=1.68$ ;  $GL=3,34$ ; NS (test de ANOVA de un factor).

†  $F=3.82$ ;  $GL=3,34$ ;  $P<0.02$  (test de ANOVA de un factor).



#### **4. Discusión:**

En este capítulo fue estudiado el comportamiento trofaláctico cuando abejas individuales accedieron a la productividad de la fuente ya sea: 1) a través de la concentración de soluciones de sacarosa, como fue observada por diferentes autores (Boch 1956; von Frisch 1965); o 2) en el tercer rango de flujo de néctar entre 8-10 y 0.3  $\mu\text{l}/\text{min}$ - (como ya fue mencionado en el capítulo 1), i.e. cuando la abeja individual puede acceder a la productividad de la fuente a través del flujo y representarlo a través de la carga de buche alcanzada durante el viaje recolector (Núñez 1966).

Abejas dadoras saciadas muestran una máxima respuesta trofaláctica. Independientemente de la concentración de azúcar cargada, un alto porcentaje de ensayos concluyen con transferencias de alimento exitosas (Tabla 2.I). Es importante mencionar que abejas dadoras saciadas fueron frecuentemente observadas ofreciendo gotas de solución en forma espontánea, aún sin haber sido observados pedidos de alimento de parte de las receptoras. Las tasas de transferencia de solución aumentaron con la concentración, hasta un máximo para soluciones con 30% p/p de sacarosa (1.61  $\mu\text{l}/\text{s}$ ). Esta tasa excede la tasa de ingestión conocida por la abeja individual (Núñez 1966). De esto se infiere que, al aumentar la concentración de azúcar, la dadoras transfieren su carga a una velocidad creciente y el

tiempo de ingestión de las receptoras excede el tiempo de contacto trofaláctico registrado. Por otra parte, el descenso en la tasa de transferencia a altas concentraciones podría ser explicado a través de: 1) un umbral de saturación alcanzado por los receptores gustativos de la abeja dadora (Whitehead & Larsen 1976); y 2) una creciente viscosidad de la solución (Fig. 2.2).

Al decrecer la carga de buche de la dadora, la tasa de transferencia disminuye. La decreciente disposición por entregar alimento de la dadora podría explicarse por los bajos valores obtenidos en los coeficientes de correlación entre los volúmenes intercambiados ( $V_i$ ) y el tiempo de contacto trofaláctico ( $T_t$ ), de lo que debe interpretarse que la sacarosa transferida ( $V_i$ ) estuvo menos asociada con el tiempo de contacto ( $T_t$ ).

Comparando ambas series experimentales se encontró una sorprendente correspondencia entre la cantidad de sacarosa transferida y la cantidad de sacarosa transportada en el buche del dador, independientemente de su disolución (Fig. 2.4.A). Esto puede observarse cuando la dadora contiene en su buche 20  $\mu$ l de solución 50% p/p (12.3 mg de sacarosa), ella transfiere un promedio de 5.0 mg de sacarosa a la receptora. Mientras que cuando la dadora retiene 49.2  $\mu$ l de solución 20% (10.6 mg de sacarosa), transfiere 3.7 mg (la diferencia entre ambos valores no es estadísticamente significativa). Por otra parte, al aumentar la cantidad de sacarosa en el buche de

la dadora, la cantidad transferida se incrementa hasta una carga de la dadora de 10-12 mg en ambos experimentos. Por esto y a pesar de que estos resultados fueron obtenidos en una arena experimental y no en una situación natural, e.g. la colmena, podría suponerse que el comportamiento trofaláctico de la recolectoras durante el reclutamiento depende esencialmente de la cantidad de azúcar que ella transporta.

Esta suposición concuerda con la hipótesis de Núñez (1966), quien sugirió que la principal entrada gustativa del sistema de control de la ingestión es la tasa de ingestión de azúcar (mg/s) y plantea la pregunta sobre la existencia de una función cuantitativa del sistema de ingestión que evalúe la productividad de las fuentes de alimento.

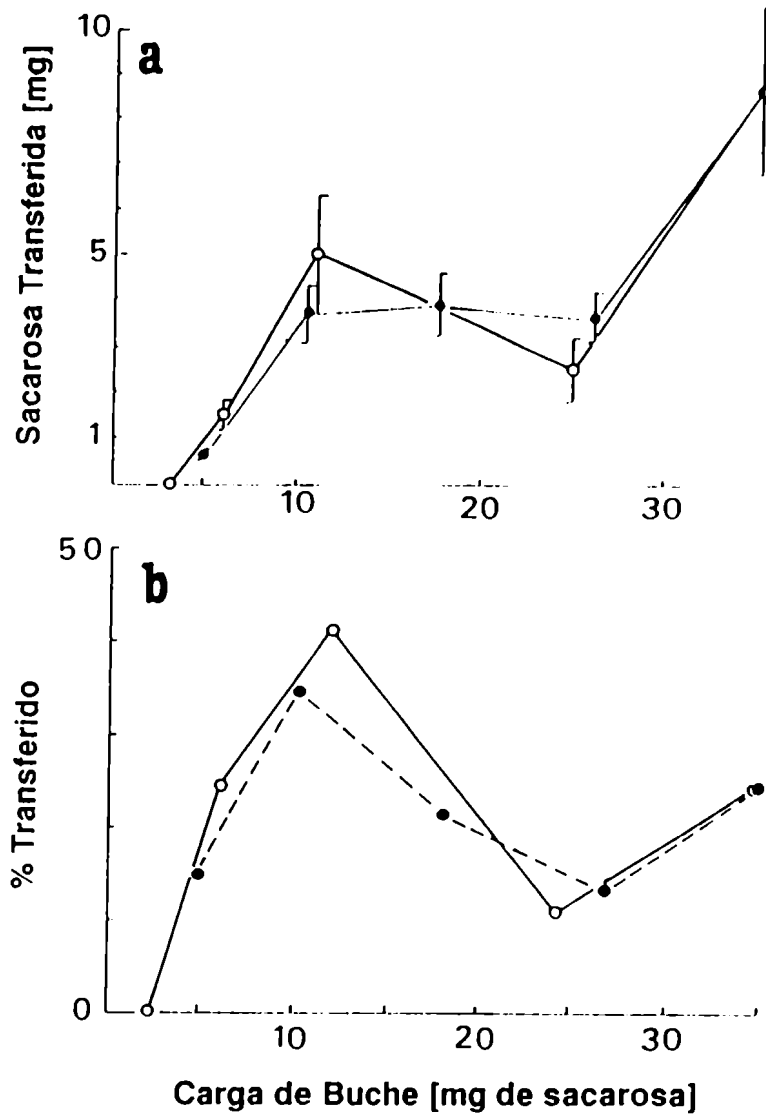
Por otra parte, si la sacarosa transferida expresa como porcentaje de la carga de sacarosa almacenada en el buche de la dadora, se observa considerable descenso para las cargas mayores. Así, resulta que la abeja dadora, al aumentar la carga de azúcar, reduce el porcentaje de sacarosa transferido (mg) en el primer intercambio trofaláctico (Fig. 2.4.B), y retiene un porcentaje mayor de la carga. Esto sugiere que un aumento en el grado de reparto del alimento cargado, lo que permitiría estimular a un creciente número de obreras receptoras (este punto será considerado en el capítulo 4).



El reparto de alimento entre obreras, combinado con una creciente tasa de transferencia, podría ser efectiva estrategia informacional durante el reclutamiento en fuentes naturales. Tanto la tasa de transferencia, como el porcentaje de sacarosa transferido alcanzan valores máximos y mínimos, respectivamente, en el rango de 30-50% p/p, sugiriendo que fuentes de néctar dentro de esas concentraciones serían más atractivas para el grupo recolector. Como puede deducirse, son necesarias series experimentales adicionales para analizar esta posibilidad.

Es importante mencionar que las abejas utilizadas en esta serie de experimentos eran abejas recolectoras. Abejas no forrajeadoras pueden comportarse de manera distinta, tanto en la arena experimental, como en el interior de la colmena.

Este diseño experimental ignora el hecho que diferentes cargas se obtienen en fuentes naturales que producen flujos de néctar distintos (Núñez 1970). Dicho punto será analizado en los capítulos siguientes.



**Figura 2.4: A)** Carga de sacarosa transferida por intercambio en relación con la carga de sacarosa almacenado en el buche de la dadora; (○) experimento con cargas de buche variables; (●) experimento con concentraciones variables. Las cargas de sacarosa transferida aumenta significativamente hasta 10.6 mg de sacarosa cargada (test de t: 3.0 versus 5.1 mg en el buche,  $t=3.214$ ,  $df=12$ ,  $P<0.01$ ; 5.1 versus 6.1 mg,  $t=4.22$ ,  $df=12$ ,  $P<0.01$ ; 6.1 versus 10.6 mg,  $t=2.593$ ,  $df=12$ ,  $P<0.05$ ; otras relaciones entre pares son no significativas). **B)** Porcentaje de sacarosa transferida (sacarosa transferida x 100 / sacarosa cargada) para diferentes cargas de azúcar; (○) experimento con cargas de buche variables; (●) experimento con concentraciones variables. Los porcentajes entre cargas de sacarosa son diferentes:  $G_T=75.04$ ,  $P<0.005$  (test de heterogeneidad).

### **CAPITULO 3: LA DEMORA EN LA TRANSFERENCIA DE ALIMENTO Y SU MODULACION DIARIA**

#### **1. Introducción:**

En el capítulo anterior se mostró cómo un parámetro de la trofalaxia, como es la tasa de transferencia, puede ser modulado durante el proceso de transferencia variando la cantidad de solución azucarada transportada por las abejas dadoras. Ya que, como fue mencionado, la carga de buche depende de la productividad de la fuente de néctar, este parámetro podría tener relevancia durante el reclutamiento en la colmena para transmitir información sobre las fuentes de néctar.

Trabajos previos realizados en colonias de *Apis mellifera* sugieren que otro parámetro de la trofalaxia, como la demora en entregar alimento, varía los requerimientos de la colonia, mostrando que la demora en entregar puede ser un índice que represente las necesidades de la colonia a cada instante (Lindauer 1948, 1954; Núñez 1970; Seeley 1986; Seeley et al. 1991).

Durante el desarrollo de este capítulo se analizará este parámetro trofaláctico en función de la productividad de la fuente que las mismas abejas dadoras explotan. Para ello se analizará la trofalaxia en arena experimental similar a la descrita en el capítulo

2, donde la demora en entregar alimento será estudiada en función de: 1) cambios en la cantidad de azúcar transportada por abejas dadoras; y 2) cambios en los tiempos invertidos para recolectar néctar en la fuente.

## **2. Materiales y métodos:**

### **2.1. Diseño y procedimiento experimental:**

Abejas recolectoras *Apis mellifera ligustica* fueron condicionadas a dos alimentadores con solución de sacarosa 50% p/p aromatizada con esencia de vainilla (80  $\mu$ l por litro de solución) ubicados a 50 m del laboratorio y ubicados en sendas ventanas del mismo. Uno de los alimentadores visitados proveía solución de sacarosa con flujo ilimitado (AFI) y era del mismo tipo del que fue utilizado en el capítulo 2, mientras que el segundo permitía un control del flujo de la solución ofrecido (AFR).

El AFR estaba compuesto por una base de madera de 8 x 8 x 2 cm con un agujero en el centro, donde terminaba una cánula plástica por la cual se entregaba solución azucarada a un flujo de 2.4  $\mu$ l/min. La solución era eyectada por una bomba, que era controlada por un motor sincrónico, a través de un tubo plástico de 1 mm (Núñez 1970). Al llegar la abeja al AFR, el motor era encendido y apagado cuando ésta partía hacia su colmena.

Las observaciones fueron realizadas utilizando la

misma arena experimental descrita en el capítulo 2 para registrar los comportamientos de pares de abejas. Las abejas utilizadas eran marcadas durante el entrenamiento con el objeto de indentificarlas individualmente y en cada ensayo el par de abejas era reemplazado.

## **2.2. Los parámetros registrados:**

Durante el período de observación (máximo de 10 min) fue registrado la demora en transferir alimento , i.e. el tiempo transcurrido hasta que es realizado el primer contacto trofaláctico entre el par de abejas, dadora y receptora.

Este parámetro fue registrado a distintas horas del día, por ello los datos obtenidos fueron agrupados en tres períodos: mañana (08:00-12:00 horas), mediodía (12:00-16:00 horas) y tarde (16:00-20:00 horas).

## **2.3. Series experimentales:**

### **2.3.1. Experimento con cargas de buche variables:**

Ya que las recolectoras alcanzan mayores cargas de buche al incrementarse el flujo de solución ofrecido por la fuente (Núñez, 1966), se planteó en este experimento si diferentes demoras en entregar alimento por la dadora resultan de sus diferentes cargas de buche.

Luego de entrenar a un grupo de abejas durante 1 h al AFI, se capturaron 2 abejas marcadas antes de comenzar la ingesta de alimento. Una de ellas, la abeja dadora fue

alimentada con diferentes volúmenes (15, 30, 40  $\mu$ l o hasta saciedad, ca. 58  $\mu$ l) de solución de sacarosa 50% p/p; la otra abeja, la receptora, no fue alimentada para el ensayo. Después de 10 min de la captura, las puertas corredizas de la arena experimental fueron abiertas, permitiendo al par de abejas interactuar.

También en este caso, el ensayo se daba por terminado luego de 10 min de observación aún cuando no hubiera habido contactos trofalácticos. Sólo contactos con duraciones mayores a 1 segundo fueron considerados.

### *2.3.2. Experimento con flujo de solución variable:*

Para conocer si la abeja dadora puede representar el tiempo de recolección en la fuente mediante el retardo en transferir, se comparó dicho parámetro entre dadores que contenían similares cargas de buche pero obtenidas a dos flujos diferentes.

Para ello se utilizaron dos grupos de abejas dadoras. El primero era entrenado en el AFR, una abeja por vez. En el segundo, grupos de dadoras eran entrenados en el AFI. Después de haber sido entrenadas durante 1 hora, las dadoras que visitaban el AFR eran capturadas al final de su visita en la fuente, antes de partir hacia su colmena. Las dadoras entrenadas en el AFI eran capturadas antes de libar y fueron alimentadas con una cantidad de solución de sacarosa 50% p/p de igual volumen que la obtenida por el grupo que explotaba el AFR: carga de

buche de abejas dadoras en el **AFR** con un flujo de 2.4  $\mu\text{l}/\text{min}$ = **33 $\pm$ 2.1  $\mu\text{l}$** , N=23; carga de buche de abejas dadoras en el **AFI** con un flujo ilimitado= **36 $\pm$ 1.3  $\mu\text{l}$** , N=18; medias  $\pm$  ES (test de  $t:t=0.98$ ,  $GL=39$ , NS). La carga de buche de las abejas entrenadas al AFR fue estimado multiplicando el flujo de la fuente (2.4  $\mu\text{l}/\text{min}$ ) por el tiempo invertido por la abeja en el alimentador (media: 13.75 min). Así fueron obtenidos, dos grupos de abejas dadoras, los cuales poseían similares cargas pero obtenidas tiempos diferentes, i.e. con diferentes tasas de ingestión. Las abejas receptoras eran todas entrenadas al AFI, donde eran capturadas antes de comenzar la ingestión y permanecían sin ser alimentadas. Las demás manipulaciones eran similares a la primera experimental.

#### **2.4. Análisis estadístico:**

Los datos fueron analizados con test de ANOVA de dos factores y de componentes principales, así como con contrastes de Newman-Keuls (Sokal & Rohlf 1969). Se utilizaron 94 pares de abejas, 53 pares en el primer experimento y 41 en el segundo.

### **3. Resultados:**

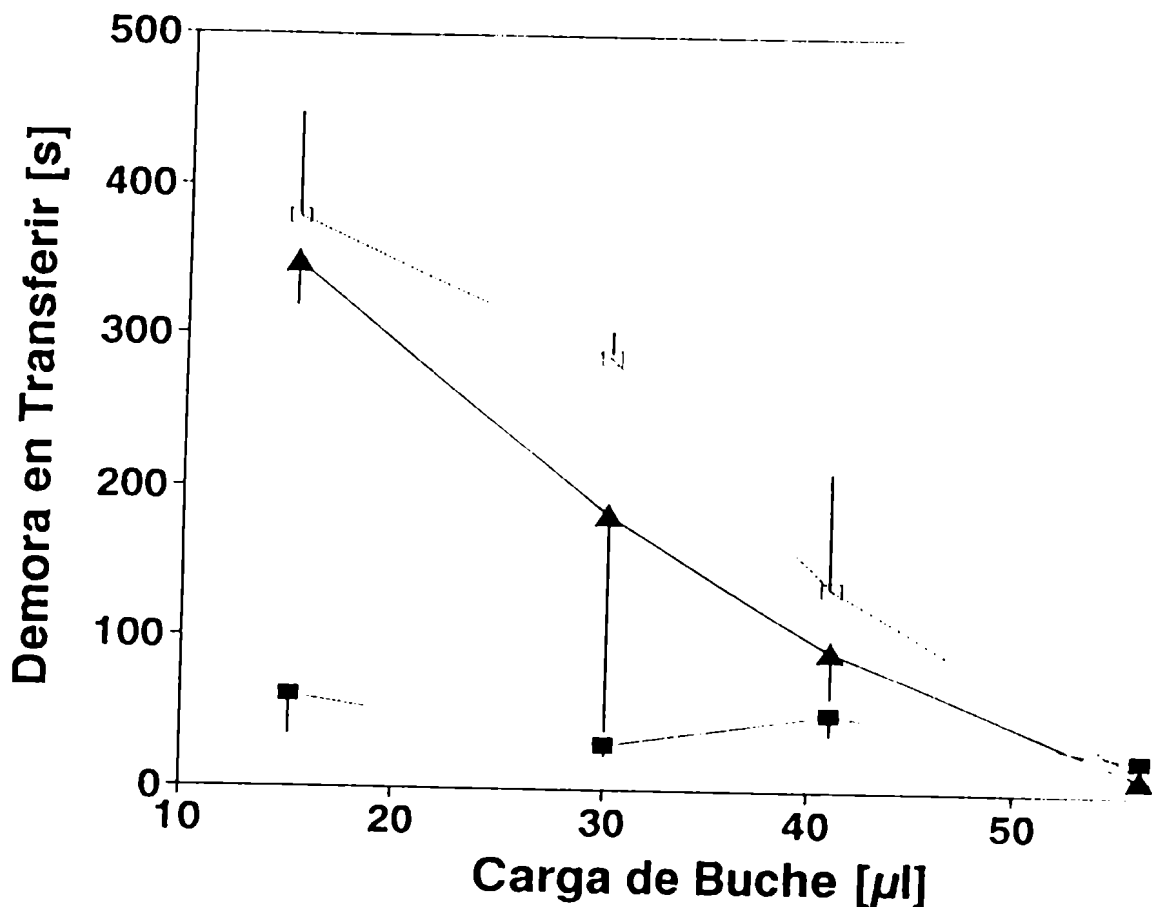
#### **3.1. Experimento con cargas de buche variables:**

Cuando todos los otros factores eran mantenidos

constantes, la demora en transferir alimento dependió de la carga de buche de la dadora y de la hora del día (Fig. 3.1). Por la mañana (08:00-12:00 horas) las demoras fueron siempre reducidas; las recolectoras parecían estar urgidas por intercambiar alimento, independientemente de la carga de buche de la dadora (demora en la mañana:  $F=0.11$ ;  $GL=3,41$  NS; test de ANOVA de efectos principales).

A partir del mediodía, i.e. para los períodos 12:00-16:00 y 16:00-20:00 horas, la demora por entregar alimento decreció con el aumento de la carga de buche de la abeja dadora, presentándose diferencias dentro de cada período entre todas las cargas de buche comparadas ( $P<0.05$ , contrastes de Newman-Keuls). Entre los grupos del mediodía y de la tarde no se observaron diferencias significativas entre las cargas (NS, contrastes de Newman-Keuls). Cuando ambos factores eran comparados, i.e. la carga de buche de la dadora y la hora del día, la interacción entre ellos era significativa (factor de interacción; test de ANOVA de dos factores). Abejas saciadas transfieren con bajas demoras a cualquier hora del día (demora en dadoras saciadas:  $F=0.02$ ;  $gl=2,41$ ; NS; ANOVA de efectos principales), mientras que dadoras con pequeñas cargas presentaron grandes diferencias en la demora al comparar los períodos mañana y tarde (e.g. mañana para 15 y 30  $\mu$ l versus tarde para 15 y 30  $\mu$ l:  $P<0.05$ , contrastes de Newman-Keuls).

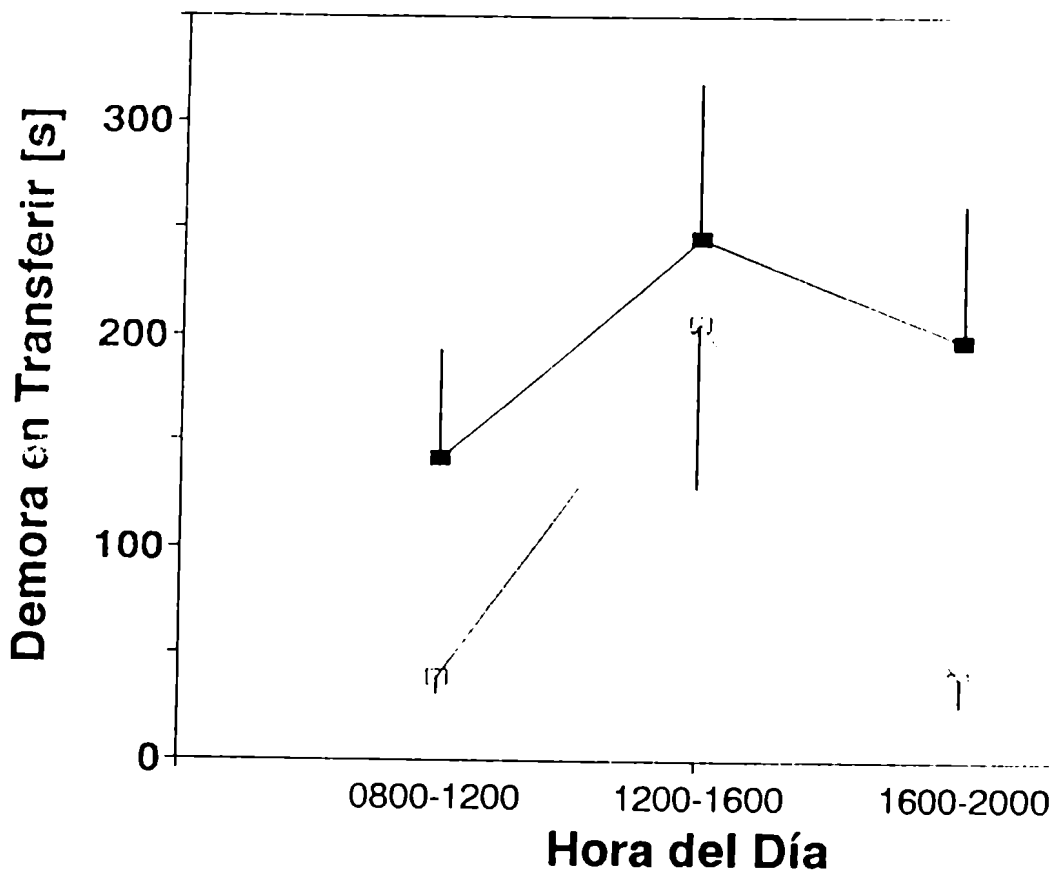




**Figura 3.1:** Demora en transferir alimento (medias  $\pm$  ES) para distintas cantidades de solución dada a abejas dadoras en tres períodos del día: mañana, 8:00-12:00 horas (■); mediodía, 12:00-16:00 horas (□); y tarde, 16:00-20:00 horas (▲). El correspondiente test de ANOVA de dos factores es el siguiente:  $F=11.692$ ;  $GL=3,41$ ;  $N=53$ ;  $P<0.0001$  (factor carga de buche);  $F=8.201$ ;  $GL=2,41$ ;  $N=53$ ;  $P<0.001$  (factor hora del día);  $F=2.403$ ;  $GL=6,41$ ;  $N=53$ ;  $P<0.05$  (factor de interacción, carga de buche x hora del día).

### **3.2. Experimento con flujo de solución variable:**

Aunque las dadoras contenían volúmenes similares de solución de sacarosa en ambos alimentadores, AFR y AFI, éstos fueron alcanzados en tiempos de recolección muy diferentes (media=13.75 min, en el AFR y alrededor de 0.6 min en el AFI). Las demoras en transferir alimento mostraron una dependencia con el tiempo invertido en recolectar néctar (Fig. 3.2; factor flujo, test de ANOVA de 2 factores): éste aumentó cuando las dadoras se alimentaron en el AFR (i.e. cuando el tiempo de ingestión era prolongado) comparado con dadoras que colectaron en el AFI. Sin embargo, los valores de demora obtenidos durante el mediodía (12:00-16:00 horas) fueron similares. Es importante aclarar que, aunque alguna variación diaria fue observada, el factor hora del día no presentó diferencias significativas (ANOVA de dos factores, factor hora del día).



**Figura 3.2:** Demora en transferir alimento (medias  $\pm$  ES) en relación con la hora del día para diferentes flujos de solución azucarada ofrecidos en dos tipos de alimentadores artificiales: ■: Dadoras ingieren solución en el AFR con un flujo de 2.4  $\mu\text{l}/\text{min}$ ; □: dadoras ingieren similares cantidades, las cuales están sólo limitadas por sus propias tasas de ingestión (i.e. flujos *ad libitum*, ca. 60  $\mu\text{l}/\text{min}$ , ver Núñez 1966). La correspondiente ANOVA de dos factores fue:  $F=4.32$ ;  $GL=1,35$ ;  $N=41$ ;  $P<0.05$  (factor flujo);  $F=2.85$ ;  $GL=2,35$ ;  $N=41$ ;  $P>0.07$  (factor hora del día);  $F=0.50$ ;  $GL=2,35$ ;  $N=41$ ;  $P>0.6$  (factor de interacción, flujo  $\times$  hora del día).

#### **4. Discusión:**

Estos resultados muestran que el tiempo transcurrido hasta el primer contacto trofaláctico depende de la productividad de la fuente y de la hora del día.

La demora en entregar alimento en la arena experimental decrece cuando aumenta la carga de buche de las dadoras que fueron alimentadas en la fuente sin limitación de flujo (primera serie experimental). A su vez, a iguales volúmenes de solución de sacarosa, estas demoras dependen de la tasa de ingestión de las dadoras alimentadas en la fuente de flujo limitado (segunda serie experimental). Por otro lado, cuando el flujo del alimentador y la carga de buche se mantienen constantes las demoras en entregar alimento dependieron de la hora del día (primera serie experimental). Frente a estos resultados se plantea la siguiente pregunta: ¿Puede atribuirse este resultado a la existencia de una relación funcional entre los parámetros medidos y las variables de forrajeo?

Antes de analizar estos resultados, dos puntos deben ser considerados.

(1) Los experimentos para estudiar el comportamiento trofaláctico fueron realizados en una arena experimental y no en una colmena. Este diseño experimental fue el resultado de un compromiso entre simular una situación natural para el comportamiento trofaláctico e introducir cambios que permitan alguna cuantificación. La arena

simuló una situación que podría ser encontrada en una colmena, donde forrajeadoras potenciales con el buche vacío intercambian alimento con recolectoras exitosas recién llegadas.

(2) Las abejas, dadora y receptora, son, como en las series experimentales del capítulo 2, recolectoras. En una situación natural, por el contrario, las receptoras pueden ser o bien recolectoras (Nixon & Ribbands 1952), u obreras nodrizas que procesan y almacenan el néctar cosechado (Seeley 1989).

Sin embargo, intercambios trofalácticos pueden ocurrir regularmente entre recolectoras no sólo en la colmena, sino también en fuentes de alimento pequeñas, i.e. capilares (datos no publicados de experimentos realizados por Núñez 1971a y 1982b).

Las abejas, entrenadas a ingerir en el alimentador con flujo *ad libitum* (AFI), eran capturadas antes de comenzar la ingestión y recibían una reducida cantidad de la misma solución. Los cambios observados podrían ser, por lo tanto, producto no sólo de las reducidas cargas de buche, sino también de la diferencia entre la recompensa esperada y la recibida. Sin embargo, podría asumirse que cuando se inician las observaciones, i.e. 10 min después de la captura, este efecto transitorio de la recompensa esperada estaría más o menos extinto. El comportamiento trofaláctico de las dadoras debería responder esencialmente al estímulo de la carga de buche. Aún

cuando no se realizaron controles para cargas de buche, el efecto de la hora del día sería suficientemente intenso como para permitir desechar la interferencia de este efecto transitorio esperable en las dadoras.

Independientemente de las condiciones externas, la demora en transferir alimento varía con la hora del día, siendo significativamente menor entre las 08:00 y 12:00 horas. Durante las primeras horas del día la dadora parece estar presurosa por descargar la solución contenida en su buche. La información sobre la disponibilidad de néctar puede ser más valiosa cuando las fuentes conocidas por el grupo recolector inspeccionadas al comenzar el día, cuando la actividad recolectora diaria de la colmena se inicia (Núñez 1977b; Vogel 1983). Estas situaciones pueden promover agrupamiento dentro de los grupos de recolectoras dentro de la colmena (Moore et al. 1989) y; por lo tanto, aumentan la eficiencia del reclutamiento (Lindauer 1949; Boch 1956). Al mediodía, sin embargo, las demoras incrementan dramáticamente para cargas pequeñas intermedias. La recolección de néctar, sería de menor valor en ese horario; en contraste con el incremento de la recolección de agua (Núñez 1977a) para satisfacer las demandas de regulación térmica de la cría (Lindauer 1954; Núñez 1977a, 1979). Seeley (1986) también encontró aumento de la demora en entregar néctar para bajas concentraciones de azúcar (0.5 M y 1.0 M). Por ende,

estas demoras deben ser tomadas en cuenta cuando estudia a la trofalaxia bajo un marco informacional.

La dependencia encontrada entre la carga de la dadora y la demora en realizar contactos permite suponer que la motivación de la dadora por informar podría depender de la productividad de la fuente explotada, expresada tanto por la carga final alcanzada como por el tiempo invertido para recolectarla. Aunque es improbable que las abejas que permanecen en la colmena estén atentas a la demora producida por la recolectora arribada, suponiendo una constancia del resto de las variables, prolongadas demoras reducirían la probabilidad de las receptoras de entrar en contacto con abejas que provienen de fuentes con escasa productividad y así, recibir información sobre fuentes pobres. Por el contrario, abejas provenientes de fuentes abundantes entrarían rápidamente en contacto trofaláctico con otras obreras, incrementando de ese modo la probabilidad de las receptoras por conocer dichas fuentes y de ser reclutadas a ellas. Así, la probabilidad de recibir información sobre fuentes abundantes sería siempre mayor, permitiendo que la actividad recolectora del grupo de recolectoras se realice a cada instante en las fuentes más convenientes siguiendo las necesidades de la colonia.

**CAPITULO 4: LA DISTRIBUCION DE ALIMENTO  
DENTRO DE GRUPOS DE ABEJAS RECOLECTORAS EN  
RELACION CON LA CARGA DE BUCHE DE ABEJAS  
DADORAS**

**1. Introducción:**

Es conocido que abejas receptoras son informadas a la colmena por medio de contactos trofalácticos sobre el olor y el sabor de las fuentes de néctar. Esta información sería sólo útil para esas abejas, si éstas ya han visitado estas fuentes (von Frisch 1965). De esta forma, un grupo de abejas recolectoras podría resumir el forrajeo en fuentes de néctar conocidas que estaban previamente exhaustas sin la necesidad de utilizar la información contenida en la danza (von Frisch 1968).

En los capítulos anteriores se mostró que cambios cuantitativos en la tasa de transferencia y en la demora en transferir alimento se correlacionan con la productividad de las fuentes de néctar, la cual está representada por la cantidad de azúcar transportada en el buche de abejas dadoras. Con la modulación de la tasa de transferencia y el retardo en realizar la transferencia, las abejas dadoras podrían informar a otras recolectoras sobre la productividad de las fuentes recientemente explotadas. Como fue indicado en el capítulo 2, el aumento de la carga transportada no produce un incremento



significativo de la solución transferida durante cada contacto individual. La dadora debe, por lo tanto, contactarse con más de una obrera para descargar buche. Como resultado de esto, un mayor número de recolectoras potenciales entrarían en contacto con la abeja dadora, posibilitando que más abejas puedan recibir información sobre la fuente de alimento.

En este capítulo se analizará la distribución de alimento en abejas recolectoras y su dependencia con la cantidad y calidad del alimento transportado por abejas dadoras en una arena experimental.

## **2. Materiales y métodos:**

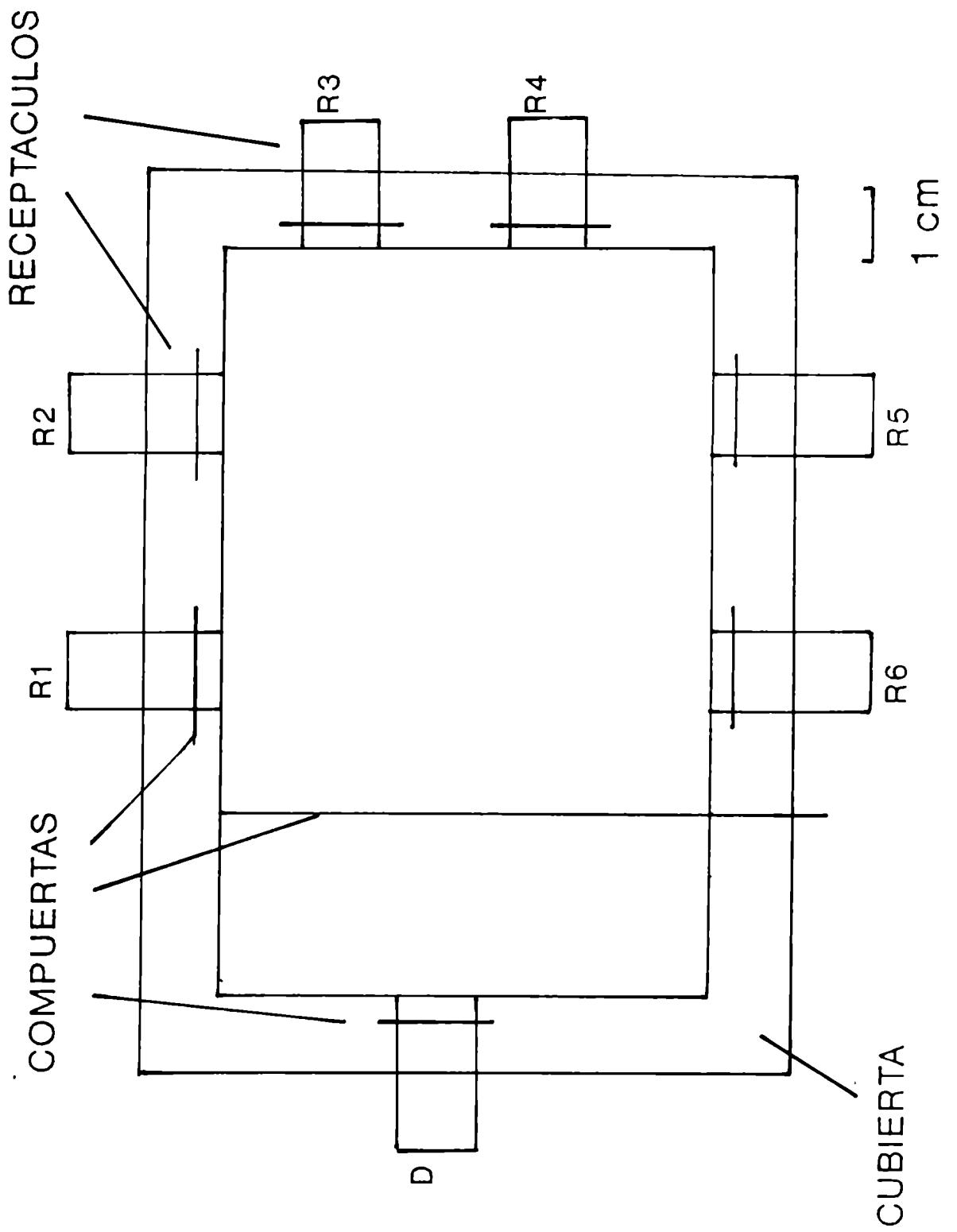
### **2.1. Diseño y procedimiento experimental:**

De igual modo que en el capítulo 2, abejas *Apis mellifera ligustica* ubicadas en una colmena a 50 m del laboratorio, fueron entrenadas a un alimentador de flujo ilimitado (AFI) con las mismas características del mencionado anteriormente. Este estaba ubicado en una ventana del laboratorio y poseía solución de aromatizada con esencia de vainilla.

Las interacciones trofalácticas fueron observadas en una arena experimental de 8 x 6 x 1 cm subdividida por una compuerta corrediza (Fig. 4.1). Siete cilindros acrílicos de 1 cm de diámetro x 2.5 cm de longitud estaban insertos en las paredes de la misma y provistos

de compuertas corredizas individuales.

Los ensayos fueron realizados con abejas que colectaban soluciones de sacarosa a distintas concentraciones (10, 20, 30, 40 y 50% p/p) en el AFI. Siete abejas fueron entrenadas al alimentador y capturadas individualmente antes de comenzar libar solución. Una de ellas, la abeja dadora, fue individualizada con una marca de pintura acrílica en el tórax y alimentada con solución de sacarosa cantidad y concentración conocidas de solución. Las otras seis, las abejas receptoras, permanecieron sin marcas y sin alimentar. Diez minutos después de la captura, comenzaba el ensayo que tuvo una duración de 30 min. Concluido éste, las abejas eran aisladas y no volvían a ser utilizadas en los ensayos siguientes.



**Figura 4.1:** Vista superior de la arena experimental, receptáculo acrílico de la abeja dadora, R1 receptáculos de las receptoras.

## **2.2. Los parámetros registrados:**

Se registró: 1) número de contactos trofalácticos de entrega (TE) realizados por la abeja dadora marcada durante el período de observación. Durante esos contactos la dadora abre las mandíbulas, mientras que una o más receptoras la contactan con su/s proboscis. Sólo los contactos mayores de 1 s fueron considerados (ver Korst y Velthuis 1982). 2) Número de receptoras por cada TE, esto es la cantidad de receptoras que reciben el alimento en forma simultánea de la dadora.

## **2.3. Series experimentales:**

### **2.3.1. Experimento con cargas de buche variables:**

En esta serie experimental, donde se analizó el efecto de la carga de buche de la dadora sobre el comportamiento trofaláctico, las abejas se entrenaron en el AFI con soluciones de sacarosa 50% p/p. La abeja dadora era alimentada con volúmenes de 20, 40  $\mu$ l o hasta saciedad (ca. 53  $\mu$ l) de soluciones de la concentración antes mencionada, mientras que las receptoras permanecían sin alimentar.

### **2.3.2. Experimento con concentraciones variables:**

Aquí fue analizado el efecto de la concentración de sacarosa. Los grupos de abejas eran entrenados a explotar distintas concentraciones de sacarosa en el AFI (10, 20, 30, 40 o 50% p/p). Las dadoras de estos grupos eran

alimentadas a saciedad (ca. 53  $\mu$ l) con las concentraciones con que fueron entrenadas previamente, mientras que las receptoras permanecían alimentadas.

#### **2.4. Análisis estadístico:**

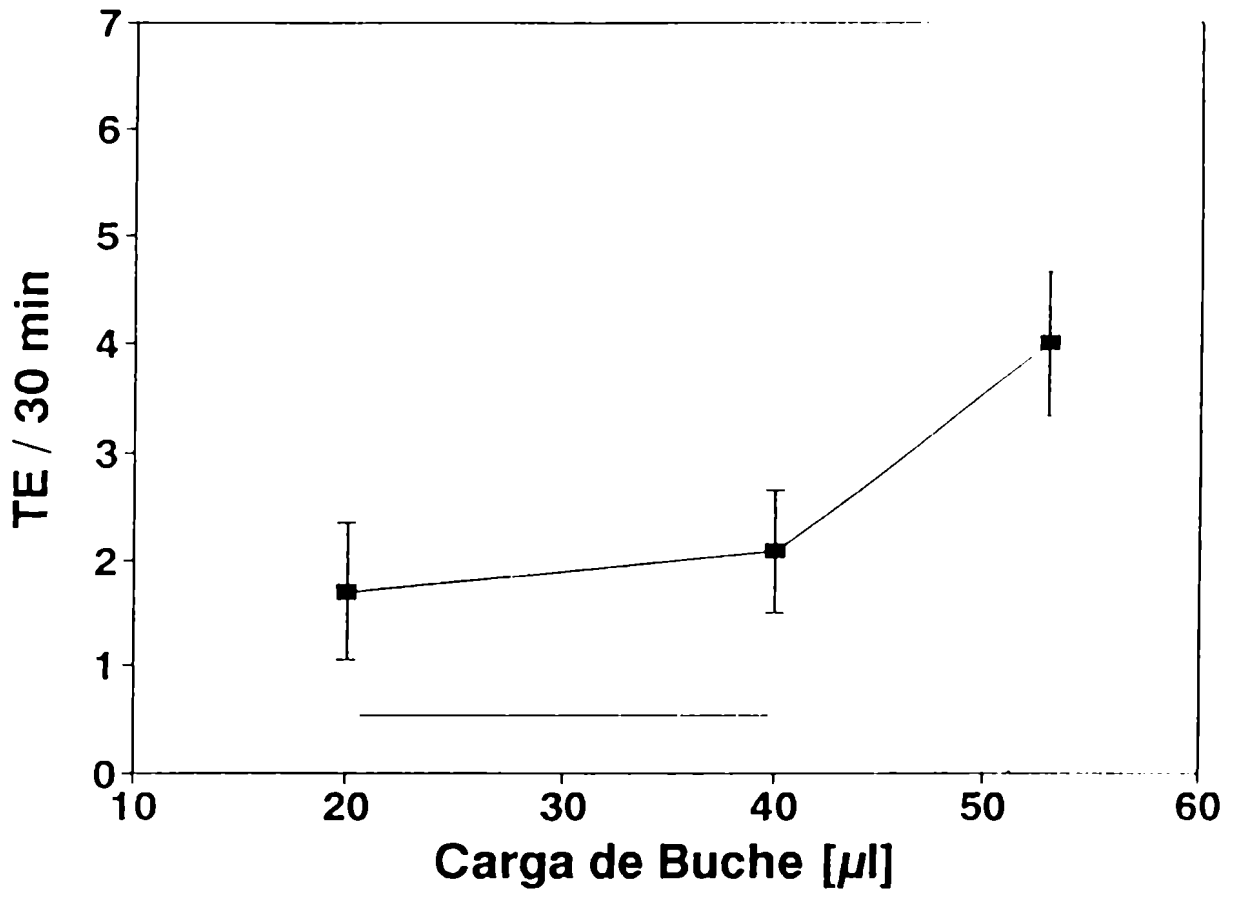
Los datos fueron analizados con test de ANOVA de un factor, contrastes de Newman-Keuls y análisis de frecuencias (Sokal & Rohlf 1969). Un total de 483 abejas fueron observadas en 69 ensayos.

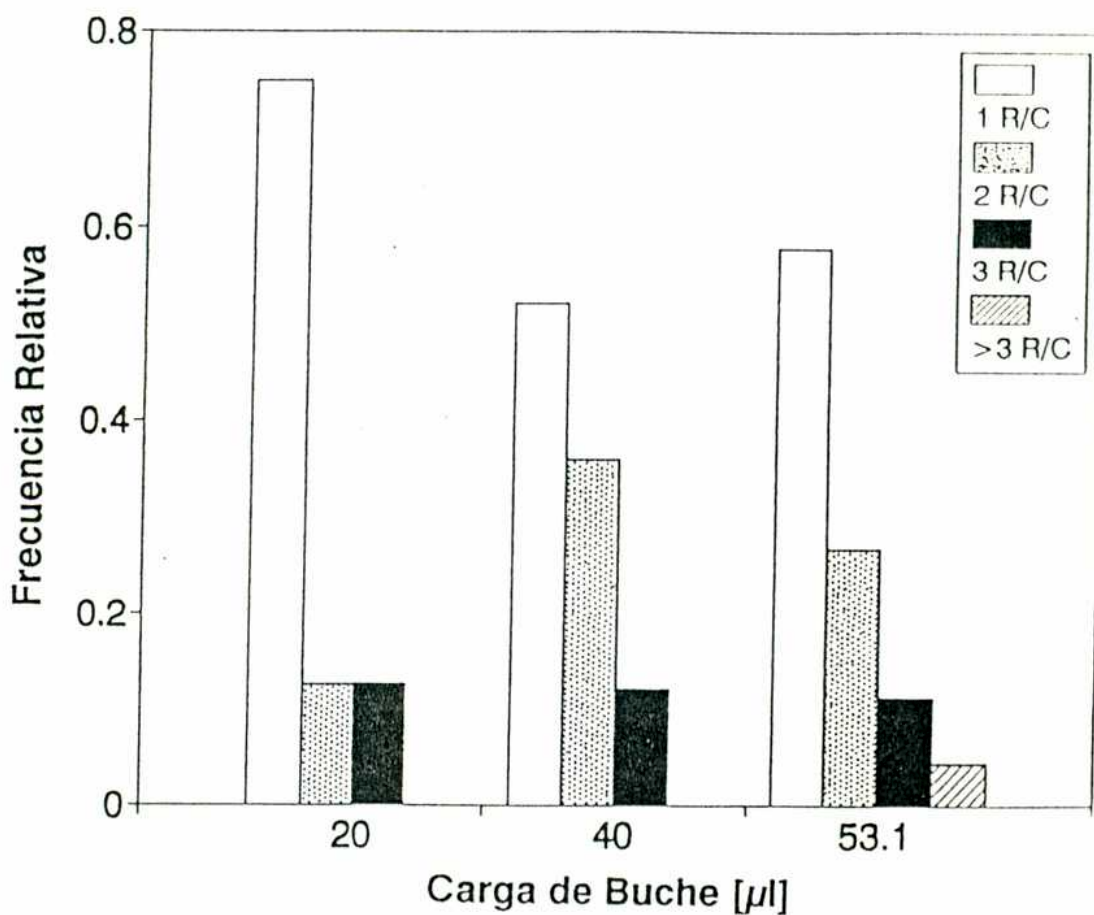
### **3. Resultados:**

#### **3.1. Experimento con cargas de buche variables:**

La frecuencia de entregas, i.e. las TE durante los 30 min de observación, aumentó con la carga de buche de la abeja dadora, la cual fue alimentada con solución de sacarosa 50% p/p (Fig. 4.2, ANOVA de un factor).

Las frecuencias relativas de TE con más receptoras en relación al volumen cargado por la dadora se representan en la Figura 4.3. Contactos múltiples fueron observados en cualquier carga transportada por la dadora, sin ninguna diferencia significativa entre las cargas (test de G para heterogeneidad, ver Fig. 4.3). Con abejas saciadas fueron observados, sin embargo, algunos contactos con la participación de más de tres receptoras.





**Figura 4.3:** Frecuencia relativa del número de receptoras por TE, para cada carga de buche de la abeja dadora (barras blancas: 1 receptora, barras punteadas: 2, barras negras: 3, barras rayadas: más de 3). La proporción de frecuencias absolutas fue homogénea entre las cargas de las dadoras (test de G para heterogeneidad:  $G_H=5.6$ ,  $GL=6$ , NS).

### 3.2. Experimento con concentraciones variables:

Bajo nuestras condiciones experimentales, los volúmenes máximos alcanzados por las dadoras cuando fueron alimentadas hasta saciedad fueron independientes de la concentración de sacarosa utilizada (Tabla 4.I).

**Tabla 4.I:** Cargas de buche de abejas dadoras (CB) alimentadas hasta saciedad con diferentes concentraciones de sacarosa.

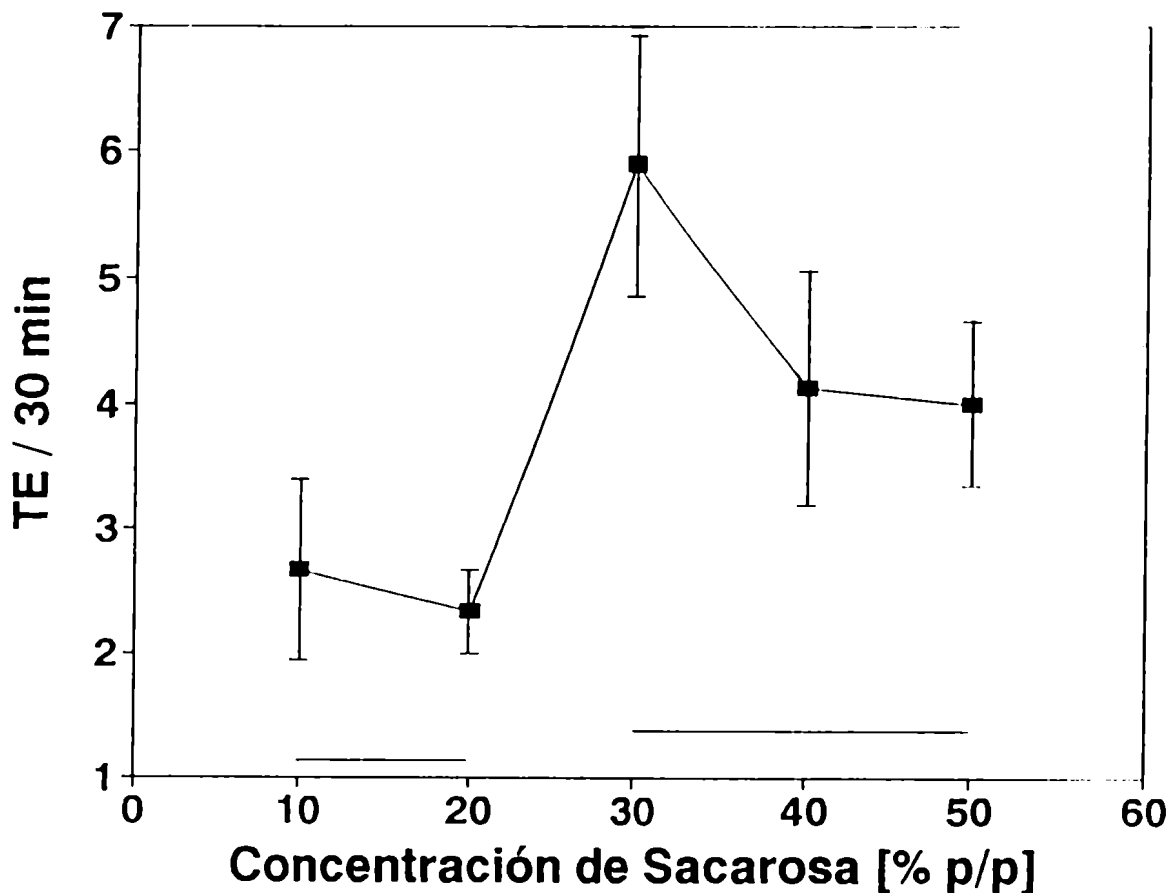
Concentración (% p/p)	N	CB* (Medias $\pm$ ES)
10	6	54.7 $\pm$ 2.47
20	6	51.7 $\pm$ 2.11
30	9	52.8 $\pm$ 2.06
40	8	51.7 $\pm$ 2.04
50	12	53.1 $\pm$ 1.79

\*  $F=0.270$ ,  $GL=4, 36$ , NS (ANOVA de un factor).

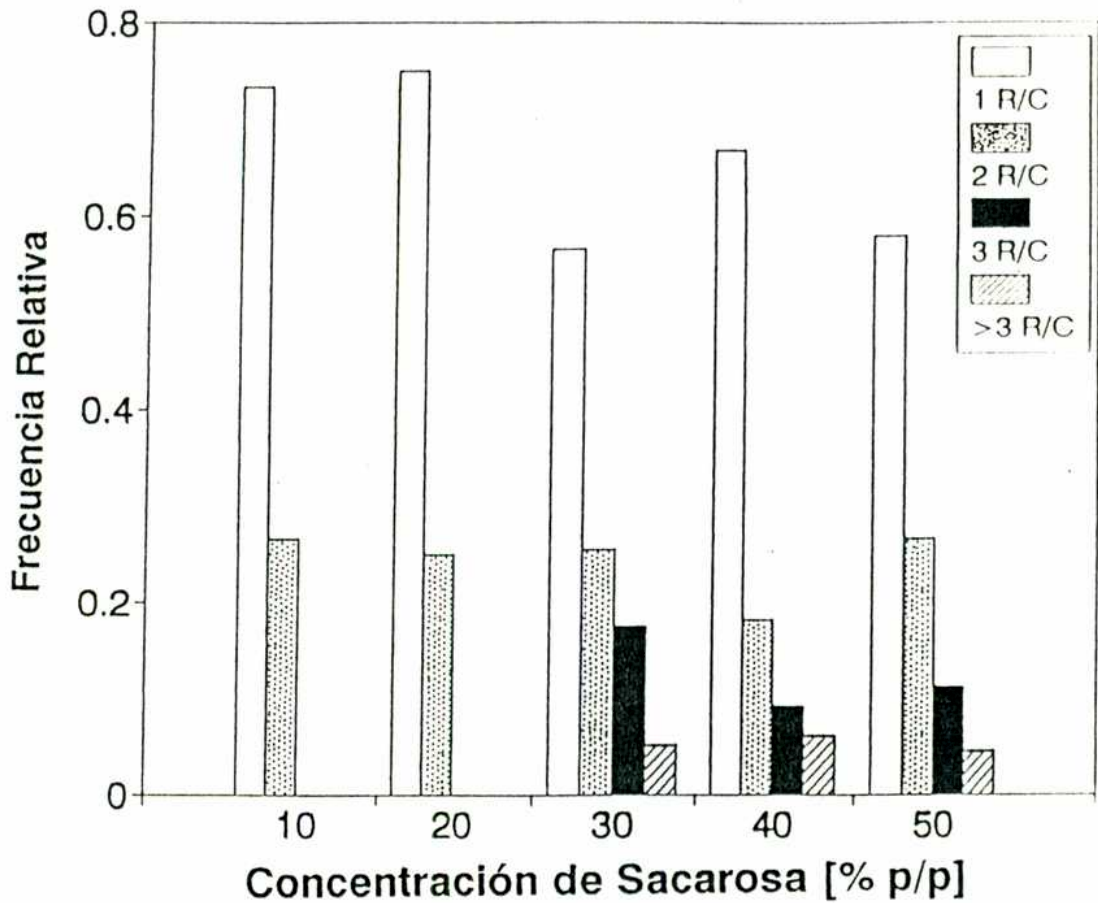


La frecuencia de las TE varía con la concentración de sacarosa cargada por la dadora (Fig. 4.4). Las TE fueron significativamente mayores para dadoras cargadas con soluciones, cuyas concentraciones eran mayores que 20% p/p.

Las frecuencias relativas de las TE en relación a la concentración transportada por las abejas dadoras es presentado en la Figura 4.5. Sólo las concentraciones mayores de 30% p/p presentaron la participación de tres o más receptoras por contacto de entrega de la dadora. Aunque el número de recipientes fué homogéneo a todas las concentraciones (test de G para heterogeneidad no fue significativo, Fig. 4.5), fueron observadas diferencias para trofalaxias que involucraban a tres o más receptoras simultáneas (test de G del buen ajuste).



**Figura 4.4:** Frecuencia de contactos de entrega de la dadora (TE/30 min) en función de la concentración de sacarosa transportada en su buche. Medias  $\pm$  ES. La correspondiente ANOVA de un factor es:  $F=2.648$ ;  $GL=4, 36$ ;  $P<0.05$ . Las líneas horizontales conectan medias, las cuales no son estadísticamente significativas (contrastes de Newman Keuls,  $P>0.05$ ).



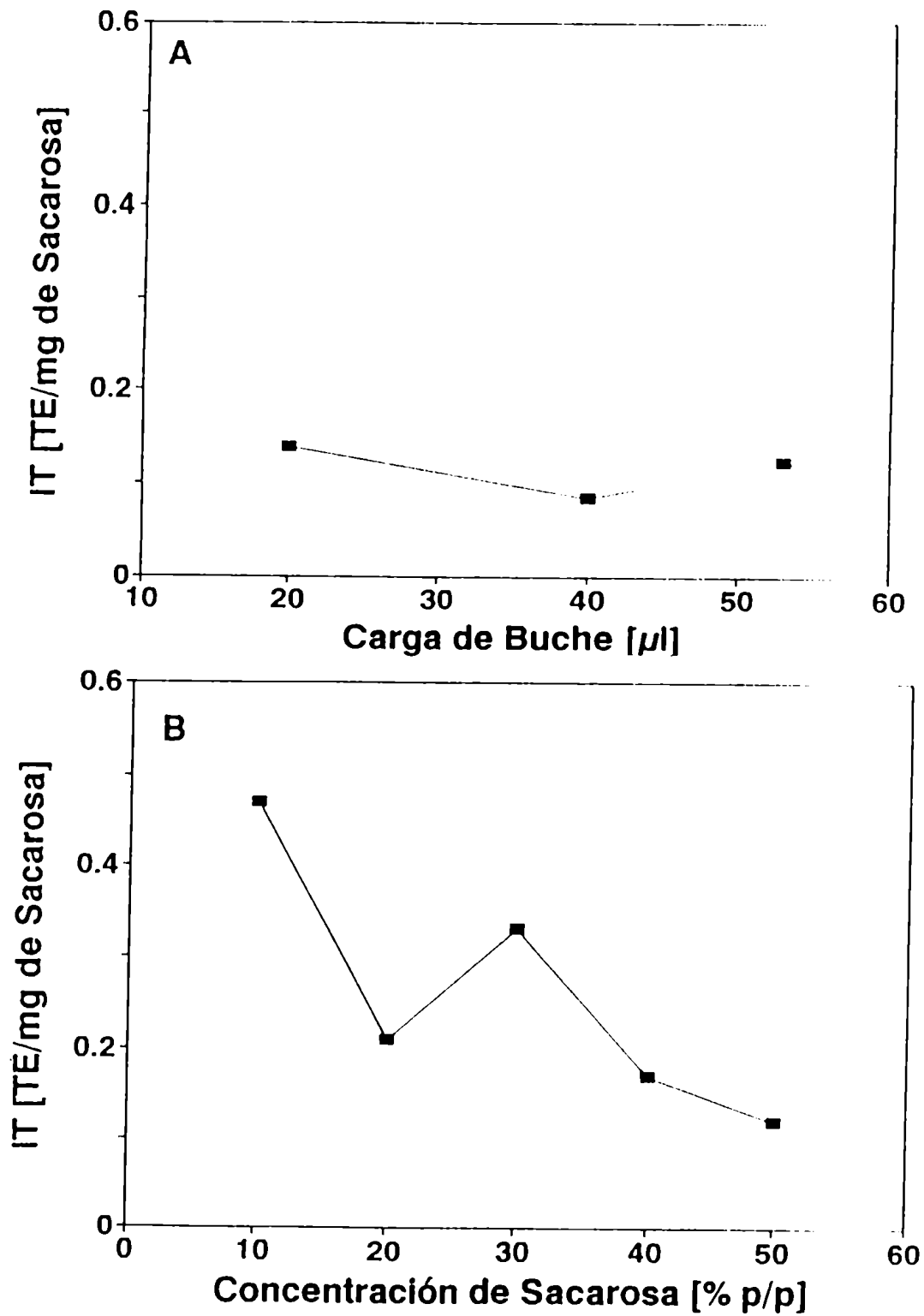
**Figura 4.5:** Frecuencia relativa del número de receptoras por TE, para las distintas concentraciones de sacarosa transportadas por las abejas dadoras (barras blancas: 1, barras punteadas: 2, barras negras: 3, barras rayadas: más de 3). La proporción de frecuencias absolutas fue homogénea entre las cargas de las dadoras (test de G para heterogeneidad:  $GH=11.8$ ,  $GL=12$ , NS), aunque trofalaxias con la participación de tres o más receptoras alcanzaron valores significativos (datos agrupados para 3 y más de 3 receptoras por contacto:  $G_{adj}=9.51$ ,  $P<0.05$ ,  $GL=3$ ; test de G).

### 3.3. El índice trofaláctico:

Con el objeto de correlacionar el intercambio trofaláctico con la productividad en azúcar de las fuentes explotadas, se calculó un "índice trofaláctico" (IT), definido como el número de TE por unidad de sacarosa contenida en el buche de la dadora. En la Figura 4.6 se representan los valores de este índice para ambas series experimentales.

Volúmenes crecientes cargados en el buche de la dadora no afectan los valores del IT (primera serie experimental, Fig. 4.6.A), i.e. la frecuencia de TE por mg de sacarosa permanece constante.

Aumentando la concentración, el IT se modifica (segunda serie experimental, Fig. 4.6.B). El IT alcanza un máximo para la concentración de 30% p/p y luego tiende a aumentar hasta la mínima concentración utilizada, 10% p/p.



**Figura 4.6:** Índice trofaláctico, IT (TE/mg de sacarosa cargados por la dadora, medias), para cada serie experimental: (A) cargas de buche variables y (B) concentraciones de sacarosa variables.

#### **4. Discusión:**

Cargas de buche crecientes dan lugar a un incremento de la frecuencia en las trofalaxias de entrega de la abeja dadora (Fig. 4.2). Ya que la concentración de la solución cargada por las dadoras permaneció constante en 50% p/p, los cambios comportamentales observados parecen representar la tendencia de la dadora por ofrecer alimento en dependencia con el volumen cargado en su buche.

Con el aumento de la concentración de sacarosa de la solución cargada a saciedad, la frecuencia de TE (Fig. 4.4) se incrementó abruptamente cuando la concentración creció de 20% a 30% p/p. Esto no puede ser atribuido a diferencias en las cargas de buche, ya que las cargas de las abejas dadoras fueron independientes de la concentración ofrecida (Tabla 4.I).

Cambios en la tendencia por solicitar alimento pueden verse representados a través del número de receptoras involucradas en contactos múltiples (Fig. 4.3 y 4.5). Estos resultados sugieren que la disposición a pedir alimento depende de la concentración de la fuente explotada *previamente* por el grupo recolector (Fig. 4.3. y 4.5), más que de la disposición por ofrecer alimento de la abeja dadora (Fig. 4.2 y 4.4).

Es importante destacar que variaciones en el número de trofalaxias múltiples han sido observadas tanto en hormigas (*Solenopsis invicta*) como en abejas, aunque a

diferencia del caso aquí presentado, ellas estaban correlacionadas con las necesidades nutricionales de la colonia (Lindauer 1954, Howard y Tschinkel 1980, Seeley 1986).

Las variaciones observadas en el comportamiento trofaláctico de las abejas involucradas, dadora y receptoras, al incrementarse la concentración de sacarosa de 20% a 30% (Fig. 4.4 y 4.5) parece estar relacionado con el hecho de que la entrada gustativa se modifica con la concentración. El estímulo sensorial asociado con la concentración de las soluciones de sacarosa ha sido medido, por un análisis electrofisiológico, sobre los receptores gustativos en abejas (Whitehead & Larsen 1976). Se observó así que la respuesta del receptor gustativo aumenta con la concentración de sacarosa hasta alcanzar un *plateau* alrededor de 30% p/p.

Parámetros asociados al reclutamiento, como el número de danzas observadas en la colmena y el número de abejas reclutadas en la fuente, se incrementan abruptamente con la concentración de azúcar ofrecida, hasta alcanzar un *plateau* también alrededor de esa concentración (von Frisch 1965; Waller & Bachman 1981; Rinderer 1982).

Los valores de IT obtenidos para una misma concentración (Fig. 4.6.A) indican que el aumento en la frecuencia de TE guarda relación con la cantidad de

sacarosa transportada por la dadora (Fig. 4.2). En una situación natural, mayores volúmenes de carga son alcanzados en fuentes muy productivas (Núñez 1966). Por lo tanto, abejas que cargan mayores cantidades de néctar podrían representar la productividad de su fuente con una creciente frecuencia de entrega. De esa forma, un elevado número de recolectoras potenciales, al entrar en contacto con la dadora, pueden informarse sobre esa fuente y ser reclutadas a ésta. Experimentos en una situación natural, i.e. en la colmena, necesarios para sustentar esta hipótesis, serán presentados en los siguientes capítulos.

Los valores de IT alcanzados para distintas concentraciones (Fig. 4.6.B) merecen ser analizados en dos aspectos:

(1) Para el rango de concentraciones 20-50% p/p, que es el rango correspondiente a las fuentes mellíferas naturales (Baker y Baker 1983), fue encontrado un máximo valor para el IT en 30% (Fig. 4.6.B). Esto significaría que la productividad de la carga de azúcar a esa concentración sería perceptualmente mayor para la abeja recolectora. Si bien la entrada gustativa puede ser estimulada de manera creciente con la concentración de azúcar hasta un *plateau* para 30%, con la concentración aumenta la viscosidad y con ella el esfuerzo requerido para ingerir las soluciones más concentradas. Esto ha podido ser observado al cuantificar las tasas de ingestión en alimentadores capilares, en donde pudo ser



registrada una disminución de las tasas a partir de 30% (Núñez 1966, Roubik y Buchmann 1984).

Respecto al comportamiento trofaláctico, como ya fue mostrado en el capítulo 2, las tasas de transferencia alcanzan un máximo alrededor de 30%.

(2) El índice IT aumenta para soluciones muy diluidas (10% p/p). El IT para esta concentración pondría en evidencia la baja disponibilidad de las receptoras a recibir la solución diluida (i.e. interrumpiéndose las transferencias iniciadas y buscando así las dadoras a otras receptoras). Para este rango de bajas concentraciones hasta el agua pura (0% p/p), se puede argumentar que las necesidades de agua o néctar en una colmena están en general acompañadas por dos grupos de recolectoras: a) abejas recolectoras de agua, y b) de néctar. La actividad de forrajeo puede ser afectada por ambas modalidades recolectoras. Tal es el caso de las abejas condicionadas a fuentes de azúcar muy diluidas que, si la colmena lo requiere, pueden cambiar rápidamente su motivación y transformarse en recolectoras de agua (Lindauer 1954; Núñez 1970). Lamentablemente es aún escasa la información que se posee sobre las abejas recolectoras de agua como para realizar otro tipo de especulación en este sentido.

¿Cómo podrían estar relacionados los contactos trofalácticos con el flujo informacional? Si se admite que cada contacto representa algo asociado con una

cantidad de información transferida, a mayor valor del IT, mayor sería el valor perceptual que cada unidad de sacarosa transportada representa para la colmena en cuanto en él serían evaluados no el valor absoluto energético del azúcar transportado sino el relativo a la presencia de otras fuentes y del agua para la regulación térmica de la cría.

## **CAPITULO 5: EL COMPORTAMIENTO TROFALACTICO EN ABEJAS RECLUTADORAS Y SU RELACION CON EL FLUJO DE AZUCAR DE LA FUENTE DE ALIMENTO**

### **1. Introducción:**

Las abejas recolectoras que regresan a la colmena luego de un viaje de forrajeo, entregan el alimento cosechado por contactos trofalácticos que pueden llevarse a cabo, incluso, sin la presencia de danzas de reclutamiento (von Frisch 1965, capítulo 5). Hasta el presente es conocido que, a través de la trofalaxia, las abejas recolectoras pueden estimular a otros miembros de su colonia a reasumir la actividad recolectora en fuentes de alimento conocidas, siendo el olor del néctar transportado en sus buches la clave que las estimula para continuar con esa actividad interrumpida (Ribbands 1955, von Frisch 1965, Johnson y Wenner 1966). Por otra parte, después de la descarga, las recolectoras a menudo se aproximan a otras obreras y reciben alimento antes de retornar hacia sus fuentes (von Frisch 1965, Núñez 1970). Estos comportamientos de entregar y recibir alimento han sido, hasta el presente, poco estudiados en el marco de la actividad de reclutamiento de la colonia (Núñez 1970).

En los capítulos anteriores se mostró que las obreras dadoras de néctar pueden modular comportamientos de entrega. Estos resultados son todavía

insuficientes para afirmar que la trofalaxia actúa como canal de comunicación por medio del cual se informa la productividad de las fuentes recientemente explotadas, ya que fueron realizados en diseños experimentales -arenas de observación- que, si bien permitieron trabajar bajo condiciones más controladas, no es el contexto natural donde estos contactos se realizan.

En este capítulo se realizará un análisis cuantitativo del comportamiento trofaláctico de abejas recolectoras y su dependencia de la disponibilidad de azúcar en la fuente de alimento.

## **2. Materiales y métodos:**

### **2.1. Instrumental utilizado:**

Se utilizaron abejas *Apis mellifera ligustica* de una colmena de observación de dos cuadros (von Frisch 1965) con alrededor de 4000 abejas. La colmena mencionada permitió la observación del comportamiento desplegado por las abejas en el interior, cuando regresaban de un viaje recolector. Abejas recolectoras fueron entrenadas a un alimentador automático de flujo regulado (AFR) similar al que ya fue descrito en el capítulo 3, situado a 30 metros de la colmena. Este alimentador permitió mantener el control del flujo ofrecido (Núñez 1970) de soluciones de sacarosa 50% p/p aromatzadas con esencia de vainilla (80 µl de sustancia por litro de solución). El

alimentador era encendido cuando la abeja arribaba a la fuente y apagado al partir hacia la colmena.

## **2.2. Procedimiento experimental:**

En distintas series experimentales las abejas condicionadas recibían en el alimentador solución de sacarosa 50% p/p con diferentes flujos: 0.76, 1.53, 3.06 o 7.65  $\mu\text{l}/\text{min}$ .

Cada flujo fue utilizado en seis u ocho visitas de recolección consecutivas. El programa diario de oferta podía comenzar con flujos elevados, que luego fueron decreciendo progresivamente en el transcurso del día o viceversa, comenzando con bajos flujos que se incrementaban. También se realizaron observaciones manteniendo el mismo flujo durante todo el día. Este programa experimental fue realizado con la intención de compensar posibles programas endógenos de actividad diaria.

Las abejas utilizadas fueron estudiadas de a una por vez, identificándolas en la fuente de alimento.

## **2.3. Los parámetros registrados:**

### **2.3.1. En la fuente de alimento:**

En el alimentador de flujo regulado se registró el tiempo de visita de la recolectora marcada. Con este registro y el flujo de solución ofrecido pudo estimarse la carga de buche alcanzada por la abeja al final de la

visita, multiplicando el tiempo de visita por el flujo de la solución ofrecido en el alimentador.

### 2.3.2. En la colmena de observación:

Al regresar del alimentador eran registrados con la ayuda de cintas magnetofónicas: 1) el tiempo de permanencia en la colmena, desde el ingreso de una abeja hasta su partida hacia la fuente; 2) el número de contactos de entrega, i.e. contactos en que la abeja abre sus mandíbulas y una o más receptoras la contactan con su/s proboscis; 3) el tiempo de entrega, i.e. la duración de cada contacto de entrega de la abeja marcada; 4) el número de receptoras por contacto de entrega con la abeja marcada; 5) el número de recepciones de alimento, i.e. el número de contactos de la abeja marcada en los cuales extiende su proboscis y se contacta con obreras que están con sus mandíbulas abiertas; 6) el tiempo de recepción de alimento, i.e. la duración de cada contacto en los cuales la abeja marcada contacta con su proboscis las mandíbulas abiertas de sus compañeras; Para los puntos 3) y 6) fueron considerados sólo los contactos con duraciones mayores a 1 segundo (Korst y Velthuis 1982).

Con el fin de estudiar la actividad recolectora de la colmena durante el período de observación se registró, además, cada 10 minutos, el número de danzas ejecutadas por otras abejas, que no visitaron el alimentador artificial.

#### **2.4. Análisis estadístico:**

Se analizaron un total de 250 ciclos de recolección realizados por 5 abejas diferentes. Los comportamientos medidos fueron registrados entre las 07:00 y las 16:00 horas. Los datos fueron analizados con test de ANOVA de un factor, test de correlación y test de G (Sokal & Rohlf 1981).

### **3. Resultados:**

Para la presentación de los resultados obtenidos se imponen las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo afecta la productividad de la fuente explotada al comportamiento trofaláctico de la abeja recolectora?; 2) ¿cómo afecta la actividad de forrajeo de la colmena al comportamiento trofaláctico de la abeja recolectora?

#### **3.1. Influencia de la productividad de la fuente sobre la trofalaxia de la abeja recolectora:**

Coincidiendo con estudios previos (Núñez 1982a), el incremento del flujo de solución en el alimentador dio lugar no sólo a un aumento de la carga de buche final alcanzada por la recolectora, sino también a una más breve estadía en la colmena (Tabla 5.I).

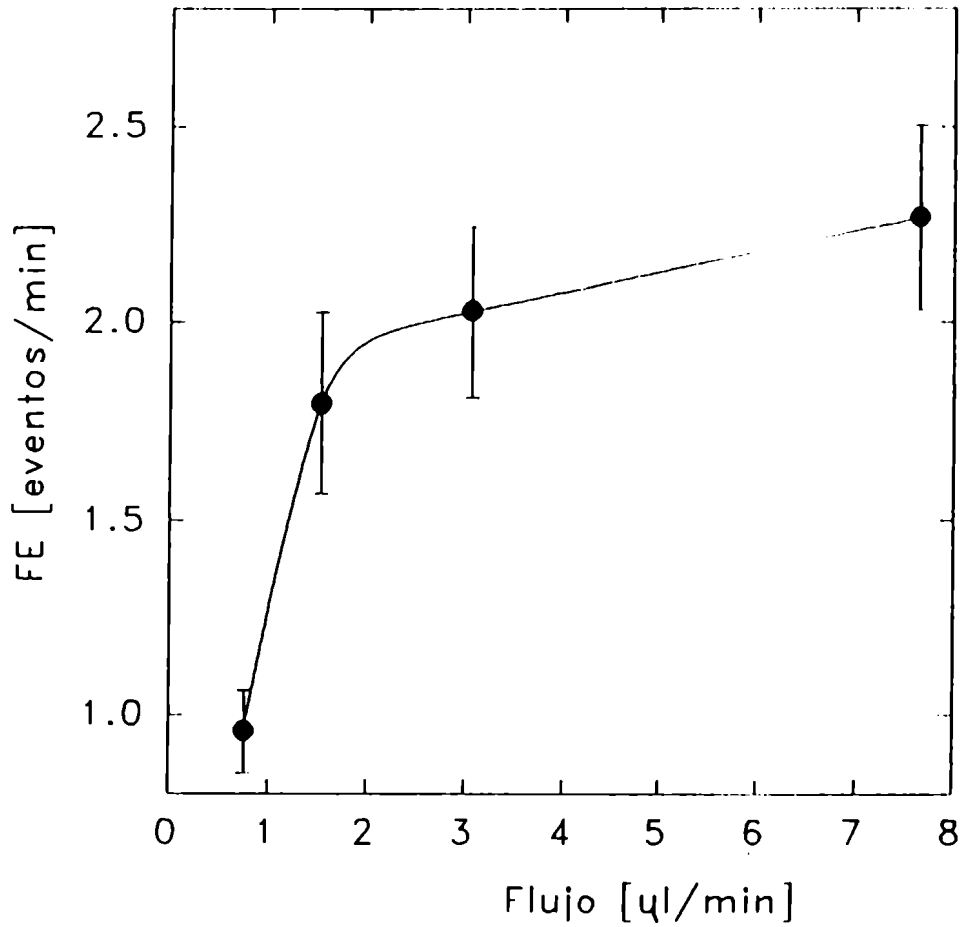
**Tabla 5.I:** Valores de carga de buche (CB) y de tiempos de permanencia en la colmena (TC) en abejas recolectoras que explotan distintos flujos de solución de sacarosa 50% p/p en el alimentador artificial. Medias  $\pm$  ES; el número de observaciones es presentado entre paréntesis.

Flujo [ $\mu$ l/min]	0.76	1.53	3.06	7.65
CB [ $\mu$ l]*	16 $\pm$ 0.7 (46)	21 $\pm$ 1.3 (74)	33 $\pm$ 1.8 (69)	41 $\pm$ 0.7 (59)
TC [s]#	381 $\pm$ 69 (41)	214 $\pm$ 12 (75)	245 $\pm$ 18 (69)	218 $\pm$ 12 (65)
* $F=66.45$ ; $GL=4,244$ ; $P<0.0001$ (ANOVA de un factor).				
# $F=6.58$ ; $GL=3,246$ ; $P<0.0003$ (ANOVA de un factor).				

### 3.1.1. El comportamiento de entrega de alimento:

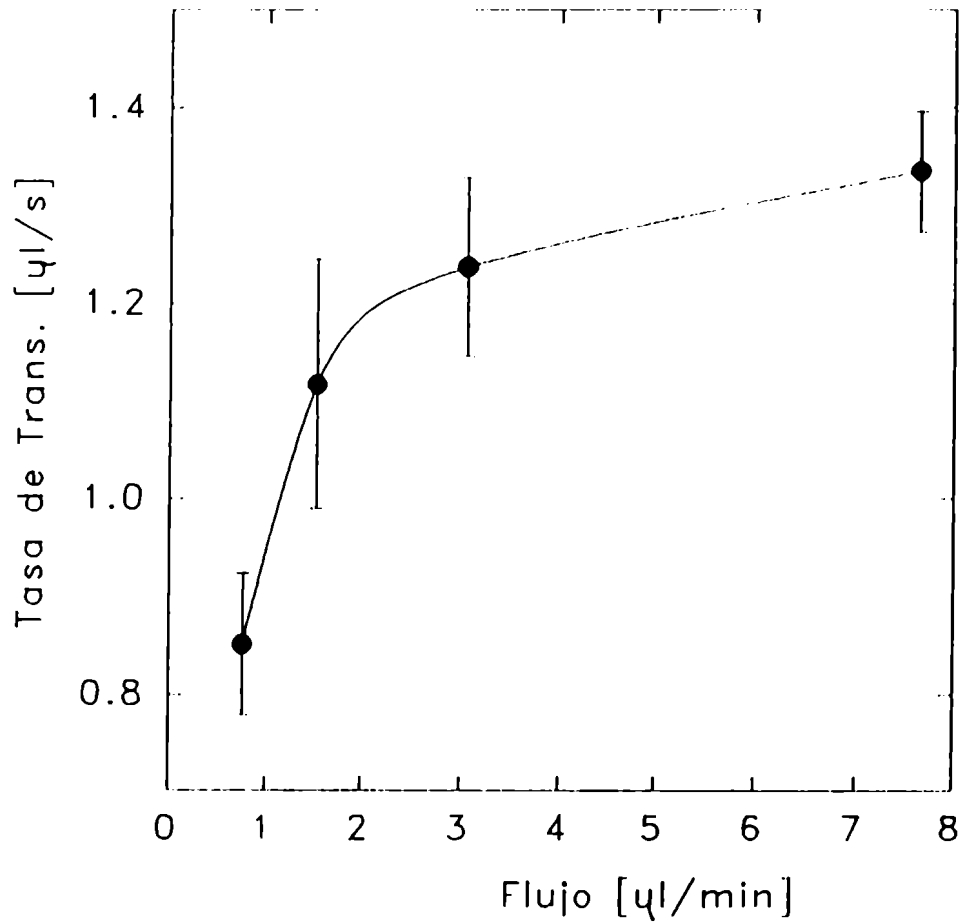
La frecuencia de contactos de entrega, i.e. el número de entregas de la recolectora por unidad de tiempo de permanencia en la colmena, aumentó con la recompensa ofrecida en el alimentador (Fig. 5.1, ANOVA de un factor). Ya que el tiempo de estadía en la colmena disminuyó con el flujo de solución en la fuente (Tabla 5.I), las recolectoras que explotaban flujos elevados en el alimentador, entregaban la solución explotada no sólo a un creciente número de receptoras, sino que también exhibían una mayor frecuencia de contactos.





**Figura 5.1:** La frecuencia de entregas, i.e. el número de contactos de entrega de la abeja dadora por minuto de permanencia en la colmena, medias  $\pm$  ES, en relación con el flujo de solución ofrecido en la fuente artificial ( $F = 5.554$ ;  $GL = 3, 210$ ;  $P < 0.001$ ; ANOVA de un factor).

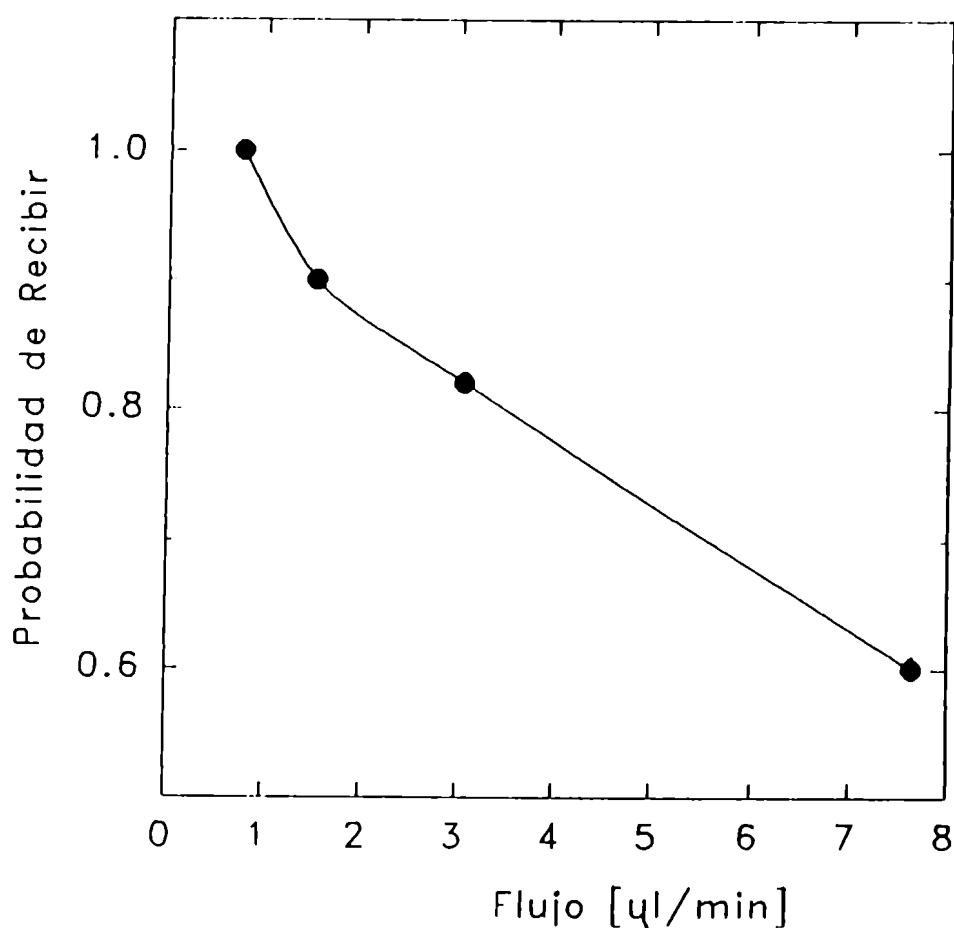
Con la carga de buche obtenida en la fuente (en  $\mu\text{l}$ ) y el tiempo total de descarga durante la permanencia en la colmena (en segundos) se pudo estimar la tasa de transferencia media (en  $\mu\text{l/s}$ ) de la abeja estudiada (Fig. 5.2). Para ello se ha supuesto que luego de las descargas de alimento las abejas quedan con el buche vacío, estando esto sustentado por resultados obtenidos en trabajos previos que así lo indican (Núñez 1966, Brandstetter et al. 1988). Este parámetro también mostró un incremento con el flujo ofrecido en la fuente.



**Figura 5.2:** La tasa de transferencia estimada durante los contactos de entrega de alimento, medias  $\pm$  ES, graficada en relación con el flujo ofrecido en el alimentador ( $F=3.397$ ;  $GL= 3,194$ ;  $P<0.02$ ; ANOVA de un factor).

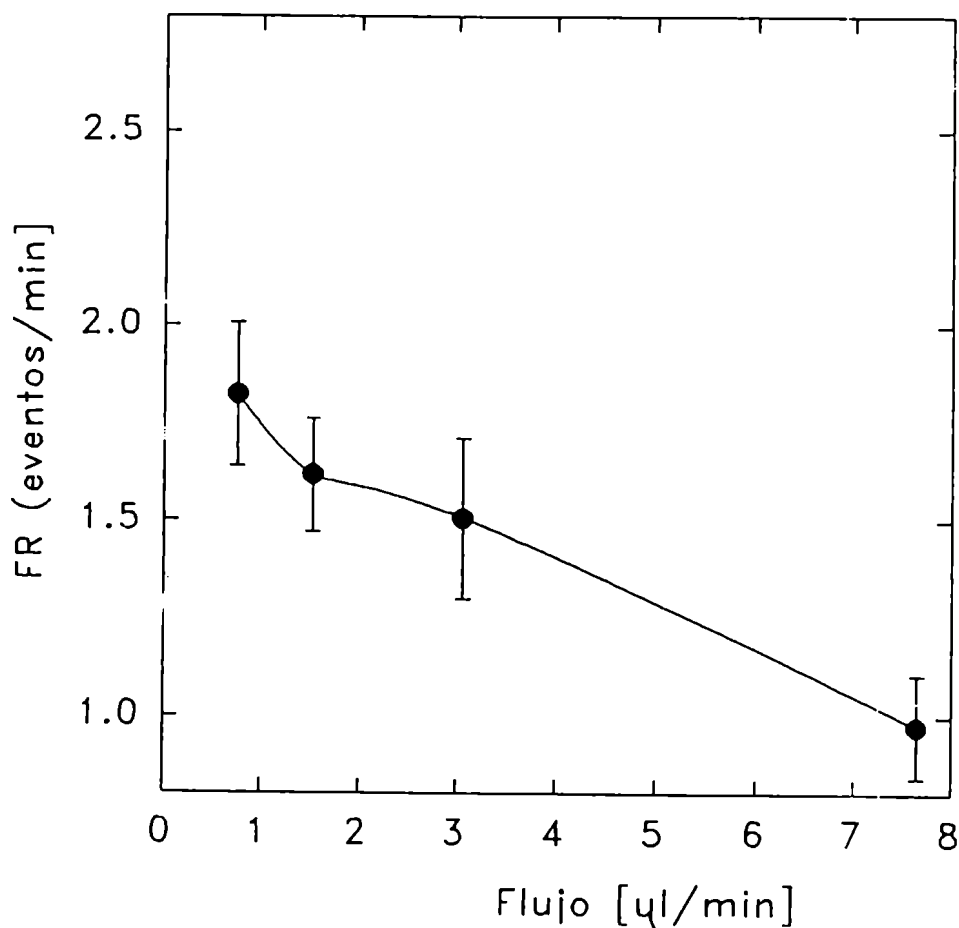
### 3.1.1. El comportamiento de recepción de alimento:

Después de descargar alimento pudo observarse que las recolectoras a menudo se aproximan a otras obreras y solicitan alimento de éstas. La probabilidad de recibir alimento de otras obreras fue inversamente proporcional al flujo de solución explotado por las recolectoras en la fuente (Fig. 5.3).



**Figura 5.3:** La probabilidad de realizar contactos de solicitud de alimento de la abeja estudiada es representado en relación con el flujo de solución ofrecido en la fuente artificial ( $G_{adj}=-60.6$ ,  $GL=3$ ,  $P<0.001$ ,  $G$ -test).

Contrariamente a lo observado en el comportamiento de entrega (Fig. 5.1), la frecuencia de solicitud, i.e. el número de solicitudes de alimento por unidad de tiempo, decreció con la recompensa en la fuente.



**Figura 5.4:** La frecuencia de contactos de solicitud, i.e. el número de recepciones de la abeja recolectora por minuto de estadia en la colmena, medias + ES, en relación con el flujo de solución ofrecido en la fuente artificial ( $F= 3.732$ ;  $GL= 3,181$ ;  $P<0.02$ ; ANOVA de un factor).

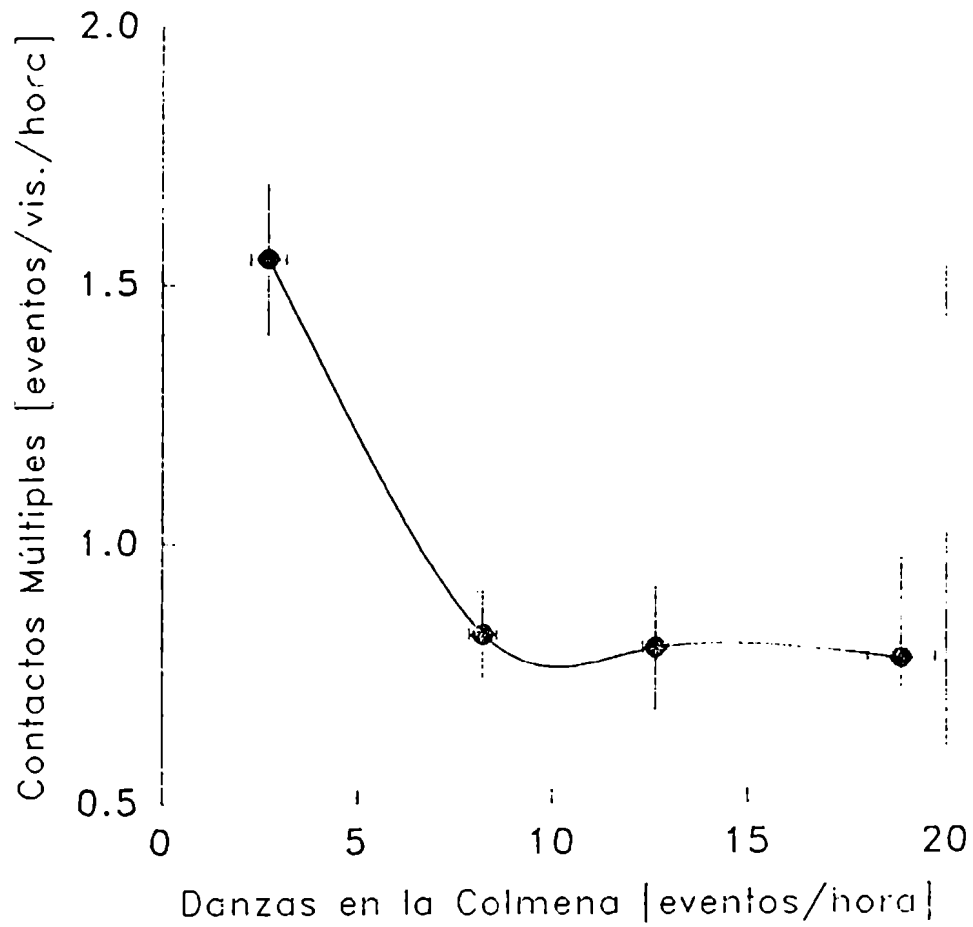
### 3.2. Influencia de la actividad recolectora de la colmena sobre la trofalaxia de la abeja recolectora:

Con el objeto de analizar cómo la actividad del entorno social afecta el comportamiento trofaláctico de abeja condicionada al alimentador artificial, cuantificó la cantidad de contactos de entrega que ésta realizó con varias receptoras en forma simultánea. Este parámetro, que indica el "grado de atención" de la colonia hacia la abeja recién llegada (Lindauer 1954, Secley 1986), decreció al incrementarse el número de danzas que se ejecutaban en la colmena, siendo esta respuesta independiente de la productividad de la fuente explotada por la recolectora (Fig. 5.5)

El comportamiento trofaláctico de la abeja que recolectaba solución en el alimentador artificial también fue analizado en el transcurso del día (Fig. 5.6.A). Independientemente del flujo explotado, las frecuencias de entrega y de recepción de alimento variaron con la hora del día. Las frecuencias de entrega presentaron una distribución bimodal, con un máximo entre las 08:00 y 09:00 horas y otro a las 14:00 horas; mientras que las frecuencias de recepción de alimento alcanzaban valores máximos a las 13:00 horas.

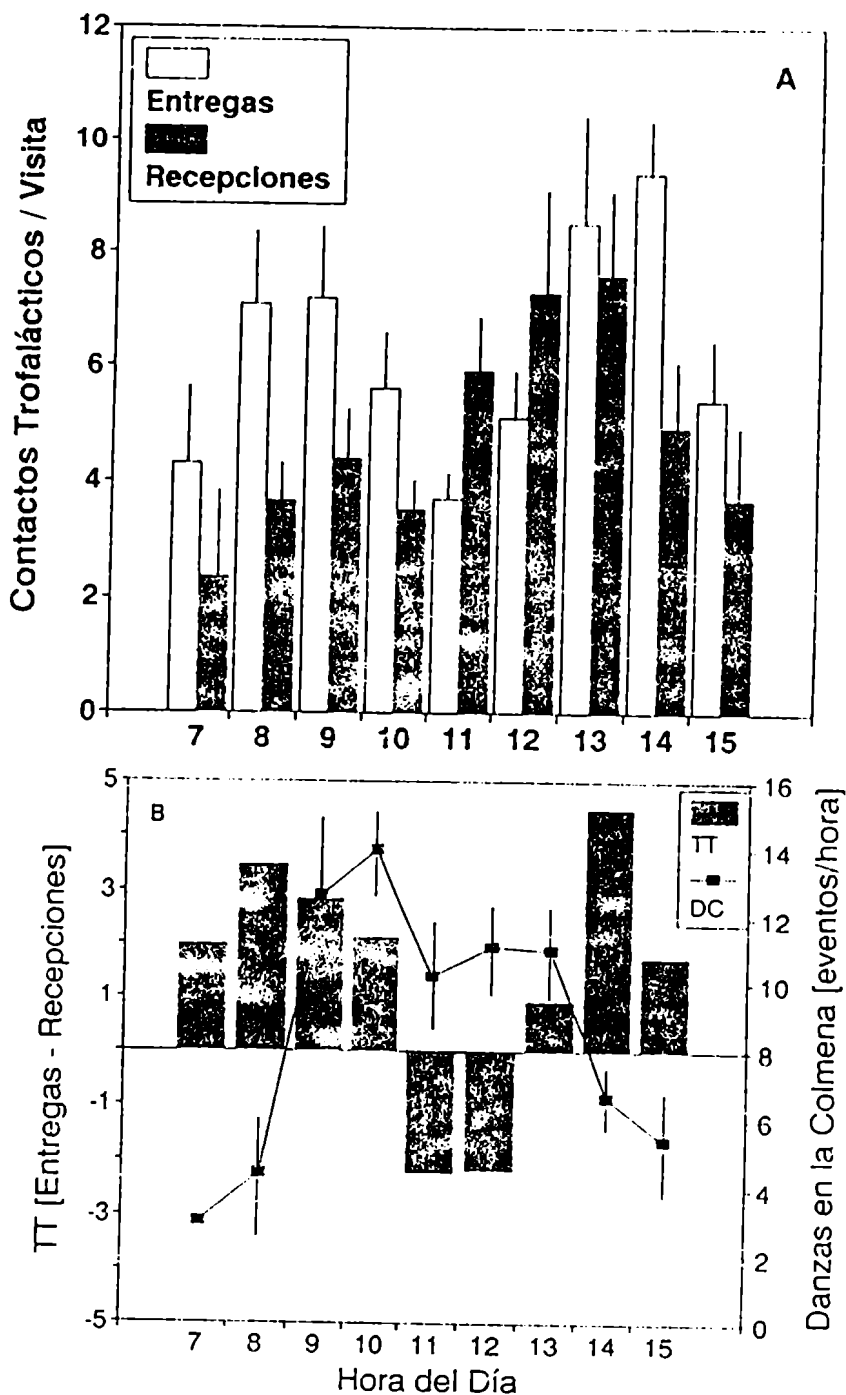
Con la intención de correlacionar estos resultados con los niveles de actividad recolectora de la colonia se obtuvo un índice, definido como "tendencia trofaláctica" (TT) y que fue el resultado de las diferencias entre las

frecuencias de entrega y de recepción recolectoras, por hora. Los valores de TT por hora fueron comparados con el número de danzas ejecutadas por el resto de las obreras (Fig. 5.6.B). Valores positivos de TT indican que la tendencia a entregar alimento de una recolectora es mayor que la de recibirlo. Durante las primeras horas del día, cuando la actividad recolectora se estaba iniciando -nótese que las danzas eran escasas entre las 07:00 y las 08:00 horas-, el TT alcanzó valores positivos. Al aumentar el número de danzas competitivas, éste decreció a valores negativos, luego volvieron a incrementarse al disminuir el número de danzas en la colmena (Fig. 5.6.B).



**Figura 5.5:** Número de contactos de entrega simultáneos, i.e. trofalaxias entre la recolectora dadora y más de una receptora, durante cada permanencia en la colmena en relación con el número de danzas ejecutadas por el resto de la colonia ( $r=-0.424$ ;  $N=60$ ;  $P<0.01$ ; test de correlación).





**Figura 5.6:** A) Frecuencia de contactos, i.e. de entregas y de recepciones, de las abejas entrenadas al alimentador en dependencia con la hora del día. Medias + ES. B) La "tendencia trofaláctica" (TT) definida como la diferencia media entre las frecuencias de entrega y de solicitud de las recolectoras analizadas (barras negras), y el número de danzas observadas en la colmena por hora (DC, cuadrados llenos) en función de la hora del día. Media + ES.

#### **4. Discusión:**

##### **4.1. ¿Cómo afecta la productividad de la fuente explotada al comportamiento trofaláctico de la abeja recolectora?**

Es conocido que la productividad de las fuentes de néctar modifica el estado motivacional de la abeja recolectora, ya que al aumentar la recompensa de la fuente explotada, un creciente esfuerzo individual y colectivo es invertido para recolectar el alimento (von Frisch y Lindauer 1955, Núñez 1974, Balderrama et al. 1992, Moffatt 1993). Aquí corresponde preguntarse si esas características de las fuentes pueden modificar también los niveles motivacionales de la abeja recolectora por informar a otras obreras recolectoras de su colonia.

Con tasas de recompensa crecientes, las recolectoras entregaron la solución cosechada a una cantidad creciente de receptoras por unidad de tiempo invertido en la colmena (Fig. 6.1), del mismo modo del que fue observado en un diseño no natural -la arena experimental- cuando abejas dadoras contenían en sus buches diferentes cargas de azúcar (capítulo 4). El aumento en la distribución de alimento permitiría así estimular a un número creciente de recolectoras potenciales, para iniciar o reasumir la recolección en esa fuente, sin perjuicio del tiempo invertido en dicha actividad, ya que la recolectora entregó la solución cosechada a frecuencias mayores (Fig. 6.1).

Como también fue observado en ensayos realizados en

la arena experimental (ver capítulo 2), la tasa de transferencia media de la abeja recolectora se incrementó en la colmena con el flujo explotado por ella (Fig. 6.2). La notable correlación positiva entre la tasa de ingestión de néctar en la fuente y la tasa de regurgitación en la colmena permite especular que las recolectoras, al modular ese parámetro trofaláctico, podrían representar a cada receptora, la tasa de recompensa encontrada en las flores.

Por otra parte, durante su permanencia en la colmena, la recolectora puede comportarse también como receptora de alimento al solicitarlo a otras obreras. La ejecución y frecuencia de estos contactos de solicitud no parecen ser, como fue planteado por von Frisch (1965), para obtener el alimento necesario para el siguiente vuelo de recolección recuérdese que la distancia de la fuente de alimento no varía a lo largo del experimento, sino que se correlacionan con la productividad de la fuente explotada (Fig. 6.3 y 6.4). Puede postularse que, por medio de este comportamiento, la recolectora obtiene información sobre la productividad de otras fuentes de néctar. De ese modo, podría obtener información de la riqueza relativa de su fuente, comparando lo que ha recibido con lo que ella transporta en su buche.

Estos resultados muestran que, independientemente de las condiciones de la colonia, abejas recién llegadas pueden modular comportamiento trofaláctico,

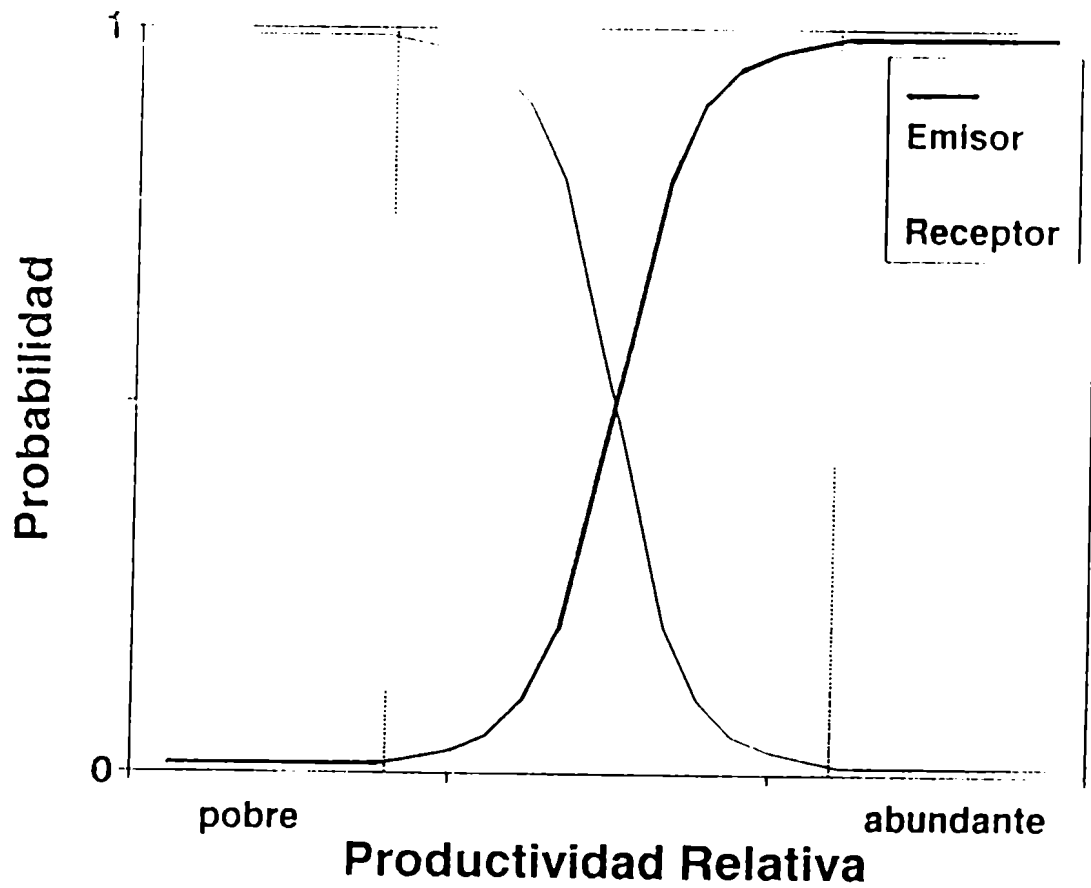
dependiendo de la productividad de las fuentes que están explotando. Las recolectoras se comportan principalmente como dadoras de néctar, e.g. contactándose con muchas receptores y descargando el alimento a altas velocidades, cuando sus fuentes son abundantes (Fig. 6.1 y 6.2). Mientras que, al regresar de fuentes pobres, se comportan principalmente como receptoras de néctar realizando abundantes contactos de recepción (Fig. 6.3 y 6.4), lo que le permitiría recibir información de otras fuentes que están siendo explotadas en ese momento por otras abejas.

#### **4.2. ¿Cómo afecta la actividad de forrajeo de la colmena al comportamiento trofaláctico de la abeja recolectora?**

Cambios en los factores ambientales y sociales pueden desencadenar diferentes respuestas durante el reclutamiento bajo distintas condiciones (Lindauer 1954, Núñez 1970, Seeley 1989, Seeley et al. 1991). Esto puede ser válido para el comportamiento trofaláctico, ya que al aumentar las fuentes competitivas que están siendo explotadas simultáneamente, menor cantidad de abejas están disponibles en la colmena para recibir alimento, lo que explicaría el menor número de receptoras que intervinieron por contacto de entrega (Fig. 6.5). Esto sumado a que las tendencias a entregar o recibir alimento se correlacionan negativamente con la actividad de reclutamiento del resto de la colonia (Fig. 5.6.R),

indicaría que el "grado de atención" recibido durante la permanencia en la colmena podría afectar a la abeja recolectora, disminuyendo su nivel motivacional por entregar alimento y aumentando su disposición por recibir el néctar de otras fuentes, i.e. a través de contactos de solicitud.

Estos resultados muestran que la abeja recolectora podría ser capaz de representar la productividad "absoluta" de la fuente recientemente explotada a través del comportamiento trofaláctico, pero que el entorno social donde éstos se realizan también pueden modular esa representación. De ese modo, la productividad "relativa" de su fuente determinaría el rol informacional a ejercer durante el proceso de transferencia de alimento (Fig. 6.7). Cuando son explotadas fuentes abundantes, la probabilidad de emitir información sería mayor que la de recibirla, mientras que en fuentes pobres esto se invertiría. Recolectoras que regresan de fuentes productividades intermedias podrían cumplir ambos roles en forma simultánea durante su permanencia en la colmena. **Por esto, se postula que las recolectoras vía trofalaxia, podrían informar y ser informadas sobre la productividad de las fuentes explotadas sin la utilización de la danza como canal de comunicación.**



*Figura 5.7:* Modelo de la probabilidad de la recolectora por comportarse como emisora (línea gruesa) o receptora (línea delgada) de información en función de la productividad relativa de la fuente de alimento.

## **CAPITULO 6: INTERACCION ENTRE LA DANZA Y LA DEMORA EN TRANSFERIR ALIMENTO EN ABEJAS RECLUTADORAS Y SU RELACION CON EL FLUJO DE AZUCAR DE LA FUENTE DE ALIMENTO**

### **1. Introducción:**

La demora en descargar alimento que las recolectoras recién llegadas experimentan en la colmena mostró sensible indicador de las necesidades alimenticias de la colonia y de la disponibilidad diaria en las fuentes (Lindauer 1948, 1954, Seeley 1989, capítulo 3 en este trabajo). Las demoras pueden también variar con la productividad de las fuentes en explotación por las recolectoras, y en ese caso esas demoras son generadas por ellas (Seeley 1986, Seeley et al. 1991, capítulo 3). Además, recolectoras dadoras alimentadas con soluciones de azúcar modifican tanto sus tasas de transferencias como el grado de distribución del alimento en relación con la concentración de azúcar y con el flujo de la fuente de alimento (ver capítulos 2, 4 y 5). Todos estos resultados indican que la recolectora recién llegada podría representar cuantitativamente la productividad de las fuentes explotadas por medio del comportamiento trofaláctico.

Sin embargo, abejas danzarinas serían mucho más eficientes en reclutar nuevas recolectoras hacia fuentes que las que no danzan (von Frisch 1968). A esto

debe agregarse que dichas abejas pueden modular el comportamiento de danza en función de la concentración de azúcar de las soluciones explotadas (Esch 1962, von Frisch 1965, Waddington 1982, Waddington & Kirchner 1992). Más allá de la concentración de néctar, el flujo de secreción en las fuentes de alimento es otra importante propiedad de las fuentes, que influencia el comportamiento recolector de la abeja. Que la tasa de recompensa modifica el comportamiento de ingestión de la abeja recolectora fue ya extensamente analizado (Núñez 1966, 1970, 1971b, 1982a, Varjú & Núñez 1991), pero no está aún totalmente comprendido cómo el flujo de azúcar es representado durante el reclutamiento (Núñez 1970).

En este marco, se plantea la pregunta si el flujo de recompensa de la fuente puede modular la actividad de reclutamiento de las abejas que llegan a su colmena. Esto será analizado tanto en los componentes de la danza circular como en el comportamiento trofaláctico en la presente sección.

## **2. Materiales y métodos:**

En este estudio, tanto el instrumental utilizado como el procedimiento experimental fueron idénticos a los ya descritos en el capítulo anterior.



### **2.1. Los parámetros registrados:**

Con la ayuda de un grabador magnetofónico se registró: 1) el tiempo total de danza, i.e. el tiempo durante el cual la abeja entrenada realizaba la danza circular después de cada visita a la fuente artificial, excluyendo el tiempo invertido en descargar alimento por trofalaxia; 2) la demora en transferir alimento, i.e. el intervalo entre el retorno a la colmena de la recolectora y el comienzo de la primera entrega de alimento.

### **2.2. Análisis estadístico:**

En once días de medición, fueron analizados un total de 216 ciclos de recolección realizados por cinco abejas diferentes. Los registros se llevaron a cabo entre las 07:00 y las 16:00 horas y los datos fueron analizados con test de ANOVA de dos factores y componentes principales, test de ANCOVA y test de G (Sokal & Rohlf 1981).

### **3. Resultados:**

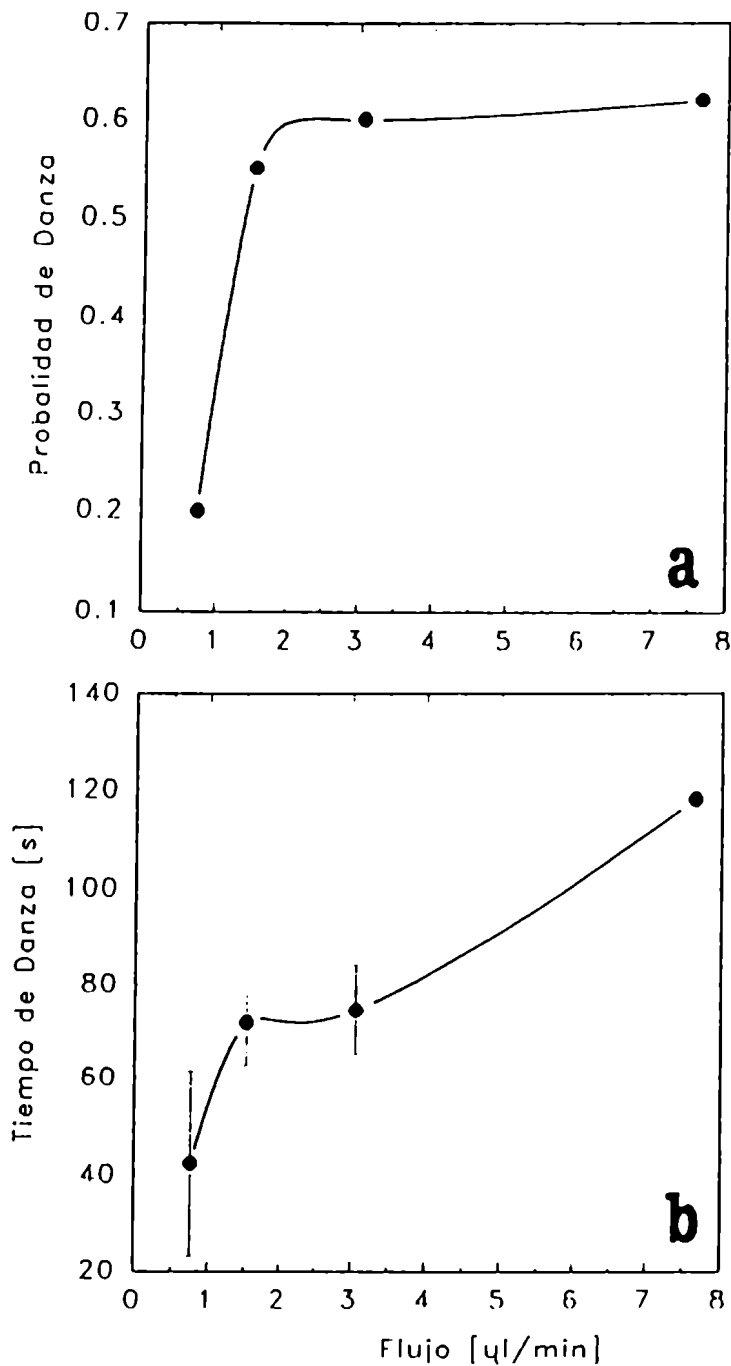
Tanto la probabilidad de danzar, i.e. número de visitas a la colmena con la ejecución de danzas / total de visitas a la colmena (von Frisch 1965), como el tiempo total invertido en danzar, fueron analizados en relación con la productividad de la fuente de néctar, medido como el flujo de solución de sacarosa 50% p/p eyectado (Fig. 6.1). La probabilidad de realizar danzas (en este

experimento las danzas fueron circulares por tratarse de fuentes cercanas) se incrementó con la recompensa de la fuente explotada (Fig. 6.1.A, test de G). Ya que son conocidas las variaciones interindividuales durante el comportamiento de danza (Oldroyd et al. 1991, 1993), se realizó un análisis de covarianza con la intención de evitar ese efecto al analizar el tiempo total de danza. También el tiempo de danza se incrementó significativamente con el flujo de azúcar de la fuente (Fig. 6.1.B, test de ANCOVA).

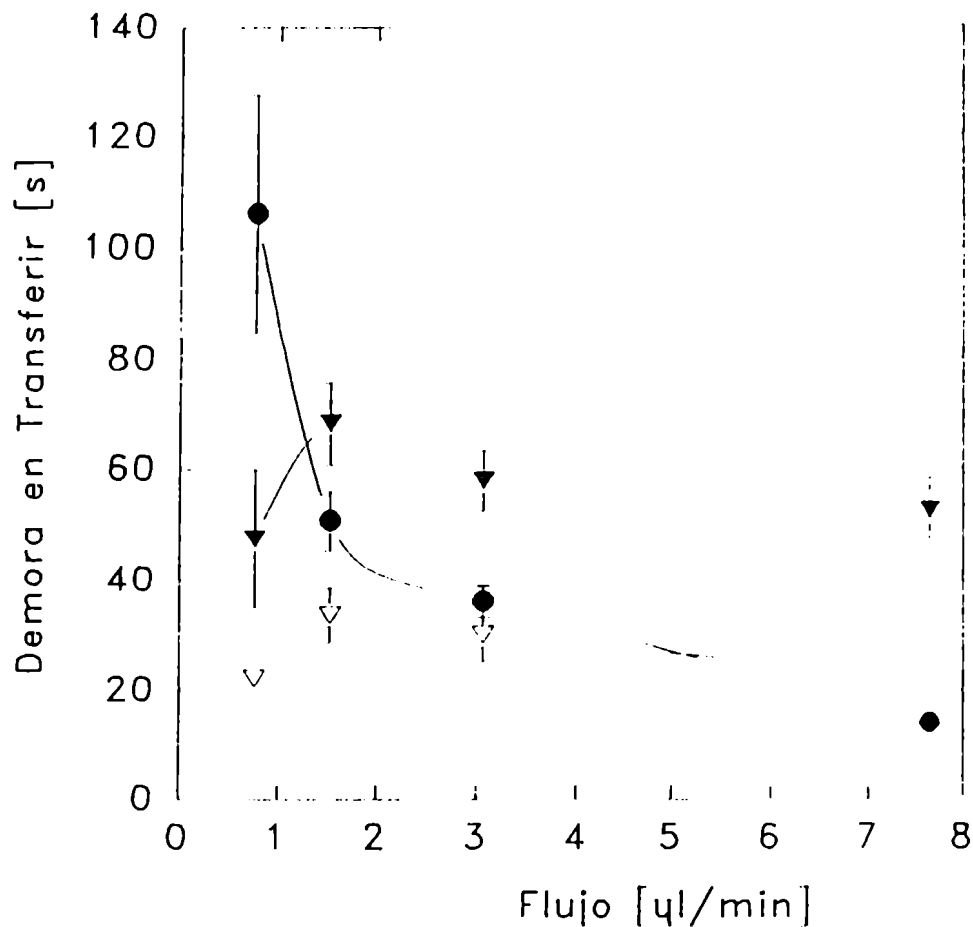
En el transcurso del día, y luego de realizar repetidas visitas a la misma fuente, muchas abejas dejan de ejecutar danzas cualquiera sea la productividad de las fuentes, como fue observado por von Frisch (1965). Por esta razón, los retardos registrados entre las llegadas a la colmena y las primeras descargas de alimento fueron separados en tres grupos: (1) demoras de las abejas cuando **no** ejecutan danzas durante su permanencia en la colmena; (2) demoras cuando las abejas danzan **después** del primer contacto trofaláctico de entrega; y (3) demoras cuando las abejas danzan **antes** del primer contacto.

Ninguna diferencia significativa fue encontrada en el retardo en entregar entre los distintos flujos utilizados (Fig. 6.2; ANOVA de dos factores, factor flujo), pero las demoras sí dependieron de la ejecución de la danza. La interacción entre el flujo de la fuente y la ejecución de danza también tuvo un efecto (Fig. 6.2,

ANOVA de dos factores, factor de interacción, flujo x ejecución de danza). No hubo diferencias significativas cuando las danzas fueron ejecutadas durante o después del primer contacto (primer contacto realizado durante la danza:  $F=0.378$ ;  $GL=3,214$ ;  $NS$ ; danzas realizadas después del primer contacto:  $F=0.154$ ;  $GL=3,214$ ;  $NS$ ; ANOVA de efectos principales). Sin embargo, cuando la recolectora no danzó, la demora en transferir alimento presentó un abrupto decrecimiento con el aumento del flujo en la fuente ( $F=14.05$ ;  $GL=3,214$ ;  $P<0.001$ ; ANOVA de efectos principales).



**Figura 6.1:** A) La probabilidad de danza para abejas entrenadas al alimentador en relación con el flujo de solución de sacarosa 50% p/p secretado ( $G_{adj}=351.27$ ,  $GL=3$ ,  $P<0.001$ , test de G). B) Tiempo total de danza, medias  $\pm$  ES, realizado por abejas entrenadas en relación con el flujo de la fuente artificial ( $F=6.036$ ;  $GL=4,136$ ;  $P<0.001$ ; ANCOVA).



**Figura 6.2:** Demoras en transferir alimento, medias y ES, realizadas por abejas entrenadas en relación con el flujo de solución de sacarosa 50% p/p producido en la fuente artificial. Círculos llenos: las abejas no ejecutan danzas durante su estadía en la colmena; triángulos vacíos: las abejas danzan después del primer contacto trofaláctico; triángulos llenos: las abejas danzan antes del primer contacto. La correspondiente ANOVA de dos factores fue:  $F=2.084$ ;  $GL=3, 214$ ;  $NS$  (factor flujo de la fuente);  $F=4.55$ ;  $GL=2, 214$ ;  $P<0.01$  (factor ejecución de danza);  $F=2.65$ ;  $GL=6, 214$ ;  $P<0.02$  (factor de interacción, flujo x ejecución de danza).

#### 4. *Discusión:*

Antes de la discusión de estos resultados deben realizarse dos consideraciones.

(1) Como ya fue mencionado en el capítulo 1, el néctar se presenta en las flores en pequeñas cantidades aunque es producido en forma continua a muy bajas tasas (Watt et al. 1974, Núñez 1977b). La utilización del alimentador utilizado en este capítulo intenta reproducir las fuentes naturales, a diferencia de otros estudios que utilizaron alimentadores que presentaban soluciones de azúcar con flujos *ad libitum* y que sólo permitían la manipulación de la concentración de las soluciones azucaradas (e.g. Esch 1962; von Frisch 1965; Seeley 1986, 1989; Waddington & Kirchner 1992).

(2) El aumentar la concentración de las soluciones para controlar la recompensa da lugar no sólo a un aumento de la cantidad de azúcar ofrecida por unidad de volumen ingerido, sino también de la viscosidad de la solución. Esto debe ser considerado cuando se estudia el comportamiento de danza, ya que es conocido que el **solo** incremento de la viscosidad desencadena danzas como así también aumenta el nivel de actividad de las recolectoras durante la ejecución de las mismas, aunque las fuentes explotadas sean menos productivas (von Frisch 1965). Este podría ser el caso de las soluciones de sacarosa más concentradas, las cuales no serían percibidas por los receptores gustativos de la abeja (Whitehead & Larsen

1976). En esta serie experimental se mantuvo constante la concentración de azúcar de las soluciones, i.e. la viscosidad fue mantenida constante, y sólo fue manipulada la cantidad de solución de azúcar por unidad de tiempo.

Al analizar el comportamiento de reclutamiento en relación con el flujo en la fuente, se observa que la probabilidad de danza aumenta abruptamente hasta un flujo de 1.53  $\mu\text{l}/\text{min}$  (Fig. 5.1.A). Ya que se observó un escaso incremento adicional con el flujo, es posible que alrededor de este valor se alcance un flujo de saturación para este parámetro de la danza. Por otro lado, el tiempo de danza también estuvo positivamente correlacionado con el flujo ofrecido en la fuente (Fig. 5.1.B), sugiriendo que las recolectoras podrían representar la disponibilidad del alimento a través del tiempo de danza.

Como fue observado por Lindauer (1948, 1954) en abejas recolectoras de agua y por Seeley (1986, 1989) en recolectoras de néctar, la demora en descargar néctar puede señalizarle a la recolectora dadora las necesidades nutricionales de la colonia. Esas demoras no están moduladas por las dadoras, sino que, como Seeley (1989) puntualiza, es la consecuencia del medio social, el cual afecta la eficiencia operacional de las abejas que actúan como receptoras.

Por otro lado, estudios previos hallaron aumentos de la demora cuando se explotan fuentes de néctar empobrecidas (Seeley 1986) o cuando abejas dadora en una

arena experimental poseen cargas de buche pequeñas (ver capítulo 3). Estos resultados muestran que la disposición de la dadora por entregar néctar también depende de la riqueza de la fuente que se está explotando. Por lo tanto, la probabilidad de realizar una transferencia de alimento depende del estado motivacional de los individuos involucrados, dador y receptor, ya sea para ofrecer o para solicitar alimento.

Ya que la abeja que llega de una fuente de néctar puede inducir vía trofalaxia a otras obreras a que retornen a las fuentes previamente explotadas por ellas (von Frisch 1968), la modulación de la demora en entregar en función de la recompensa de la fuente tendría un valor informacional en esos casos (ver capítulo 3). Además, ya que fuentes "productivas" dan lugar a breves retardos con la consecuente reducción del tiempo de permanencia en la colmena, recolectoras que provienen de fuentes abundantes podrían retornar más rápidamente a ellas. Así, la frecuencia de visitas se incrementa, aumentando no sólo la tasa de recolección individual sino también aumentando la probabilidad de intercambiar información con otros miembros de su colonia (Núñez 1982a, Varjú & Núñez 1991, 1993).

Desde un punto de vista informacional, la disposición de las dadoras por entregar néctar puede afectar la probabilidad de otras obreras de entrar en contacto con el alimento colectado -como ya fue planteado



en el capítulo 3-, mientras que la trofalaxia misma puede ser un canal de comunicación que "directamente" informe sobre algunas propiedades de la fuente como el olor, la concentración y el flujo del néctar (Ribbands 1955, Frisch 1965, Seeley 1989, capítulo 2 y 5 de esta tesis).

Tanto el tiempo de danza como la demora en transferir resultaron modulados en la colmena, variando la magnitud de la recompensa pero esto se produjo distintos rangos de flujo de alimento, para cada uno de los parámetros citados. En el rango de altos flujos de solución, a partir de 1.53  $\mu$ l de solución de sacarosa 50% p/p / min en este trabajo, se halló correlación con la duración de la danza; debajo de este flujo, la demora en transferir parece ser el parámetro más sensible. Por lo tanto, las recolectoras pueden estimar la productividad de las fuentes que explotan en un extenso rango de flujos.

A partir de estos resultados se sugiere que la productividad de una fuente de néctar en términos de flujo de azúcar encuentra una representación cuantitativa en la colmena a través de diferentes elementos comportamentales modulados en función del tiempo, como fue el caso de la demora en transferir alimento y de la duración de la danza de reclutamiento.

## **CAPITULO 7: INTERACCION ENTRE LA DANZA Y LA RECEPCION DE ALIMENTO EN ABEJAS RECLUTADORAS**

### **1. Introducción:**

Si el comportamiento trofaláctico es un canal de comunicación ligado a la productividad de las fuentes de néctar, éste debería modificar no sólo el comportamiento de la abeja recolectora cuando ofrece alimento, individuo emisor, sino también cuando lo solicita, como receptor. El análisis del comportamiento trofaláctico en una *misma* abeja recolectora, permite poner a prueba esta hipótesis, ya que durante su permanencia en la colmena, ésta puede comportarse como dador y receptor de alimento (capítulo 5 de esta tesis).

Un estudio previo indica que abejas recolectoras pueden ejecutar danzas después de realizar contactos trofalácticos de pedido (Núñez 1970). Esto implica que la recolectora podría comparar la calidad de su fuente con otras fuentes explotadas a través de contactos de recepción de alimento y, luego de recibir esa información adicional, podría continuar comunicando, a través de la danza, las características de su fuente.

Teniendo en cuenta estos hechos, se intentará realizar un análisis cuantitativo de los contactos de solicitud de alimento y su interacción con la danza de reclutamiento en función de la productividad de la fuente explotada y de la actividad recolectora del resto de la

colonia.

## **2. Materiales y métodos:**

En este estudio, tanto el instrumental utilizado como el procedimiento experimental fueron idénticos a los ya descritos en los capítulos 5 y 6.

### **2.1. Los parámetros registrados:**

Con la ayuda de un grabador magnetofónico registraron los siguientes comportamientos de la abeja recolectora arribada a la colmena de observación: 1) El número de contactos de solicitud de alimento realizados con duraciones mayores a 1 segundo; 2) la frecuencia de danza o *dance tempo* (según von Frisch 1965), i.e. el número de giros que realiza la recolectora cada 15 segundos de danza circular ejecutados (para la descripción de este comportamiento ver capítulo 1).

Con la intención de cuantificar la actividad recolectora de la colmena durante el período de observación se registró cada 10 minutos el número de danzas ejecutadas por otras abejas que no visitaban el alimentador artificial.

### **2.2. Análisis estadístico:**

En once días de medición, fueron analizados un total de 250 ciclos de recolección realizados por cinco abejas diferentes. Los registros se llevaron a cabo entre las 07:00 y las 16:00 horas y los datos fueron analizados con

regresiones lineales, análisis de medidas repetidas y test de G (Sokal & Rohlf 1981, Zar 1984).

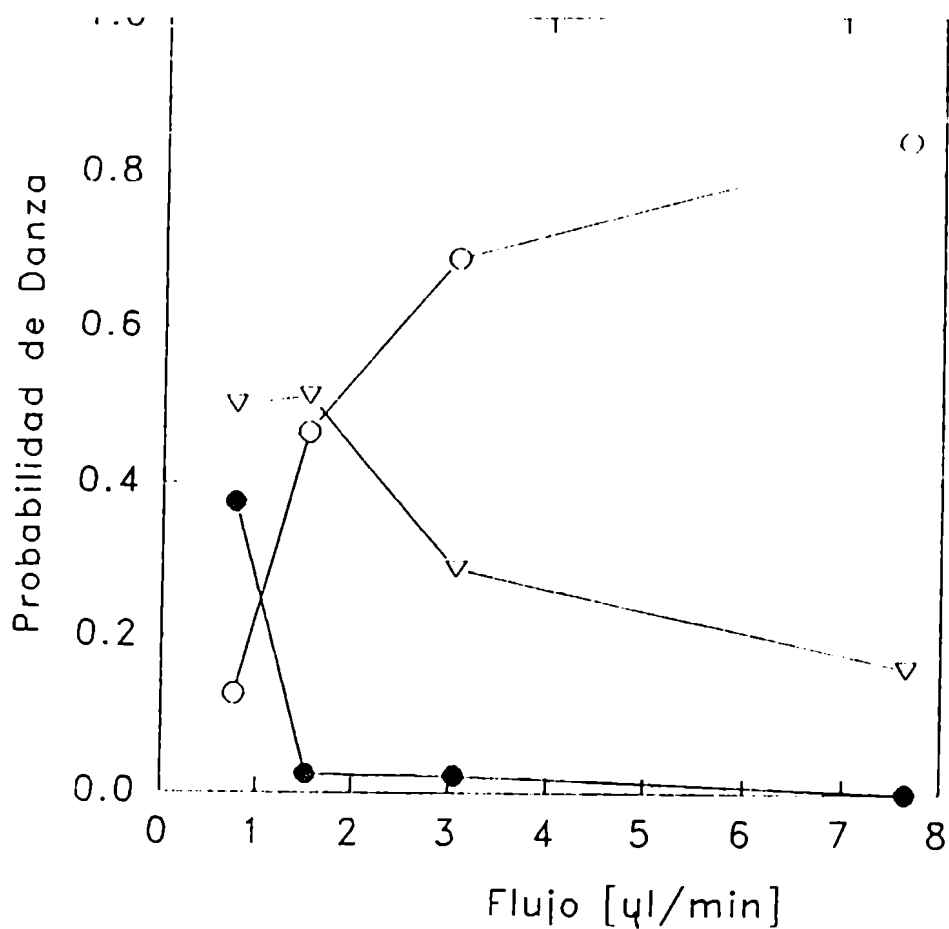
### **3. Resultados:**

Con la intención de conocer cómo la solicitud de alimento afecta a la actividad de reclutamiento de la recolectora, se estudió la relación entre distintos parámetros del comportamiento de danza y los contactos mencionados. Estos contactos pueden ser observados frecuentemente en abejas que retornan de fuentes escasas recompensas y en general son realizados luego de la descarga del néctar cosechado (ver capítulo 5). Debido a eso, el comportamiento de danza de abejas recolectoras fue clasificado en: 1) *antes* de realizar contactos de solicitud de alimento; y 2) *después* de realizar el primer contacto de ese tipo. De ese modo, los comportamientos de danza registrados en las abejas adiestradas al alimentador artificial fueron agrupados en: 1) danzas que no presentaron contactos de solicitud de alimento de la abeja danzarina durante su ejecución; 2) danzas que sólo se llevaron a cabo luego de contactos de solicitud; y 3) danzas que presentaron contactos de solicitud durante ejecución.

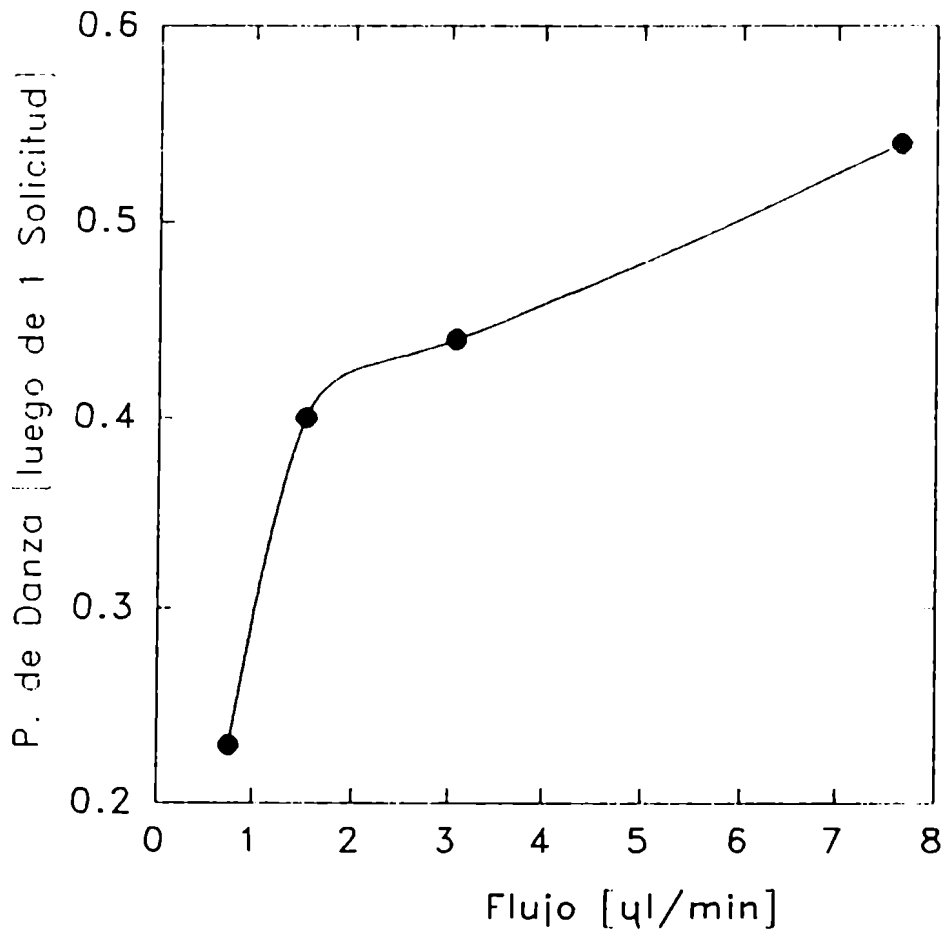
La probabilidad de ocurrencia de los distintos tipos de danzas descriptas variaron con la tasa de recompensa

ofrecida en la fuente de alimento (Fig. 7.1). La probabilidad de danza sin la realización de pedidos de alimento aumentó con el flujo, mientras que las abejas que sólo ejecutaron danzas luego de solicitar alimento respondieron en sentido inverso. Por otra parte, pedidos efectuados durante la danza fueron más frecuentes durante la explotación de flujos bajos en la fuente de alimento.

Para determinar el efecto del primer contacto de recepción de la recolectora sobre su posterior comportamiento de danza, se analizó la probabilidad de ejecución de esta última en función de la productividad de la fuente que esa abeja explota. Crecientes tasas de recompensa desencadenaron danzas de reclutamiento más frecuentes luego de la primera recepción de alimento (Fig. 7.2).



**Figura 7.1:** La probabilidad de danzar para abejas entrenadas al alimentador con flujos de solución de sacarosa 50% p/p variables. círculos vacíos: las abejas realizan danzas sin solicitar alimento durante su ejecución ( $G_{adj}=20.76$ ,  $GL=3$ ,  $P<0.001$ , test de G); círculos llenos: las abejas sólo ejecutan danzas después de realizar contactos de solicitud de alimento ( $G_{adj}=7.11$ ,  $GL=3$ ,  $P<0.01$ , test de G); y triángulos vacíos: durante la danza, las abejas realizan contactos de solicitud ( $G_{adj}=-49.71$ ,  $GL=3$ ,  $P<0.001$ , test de G).



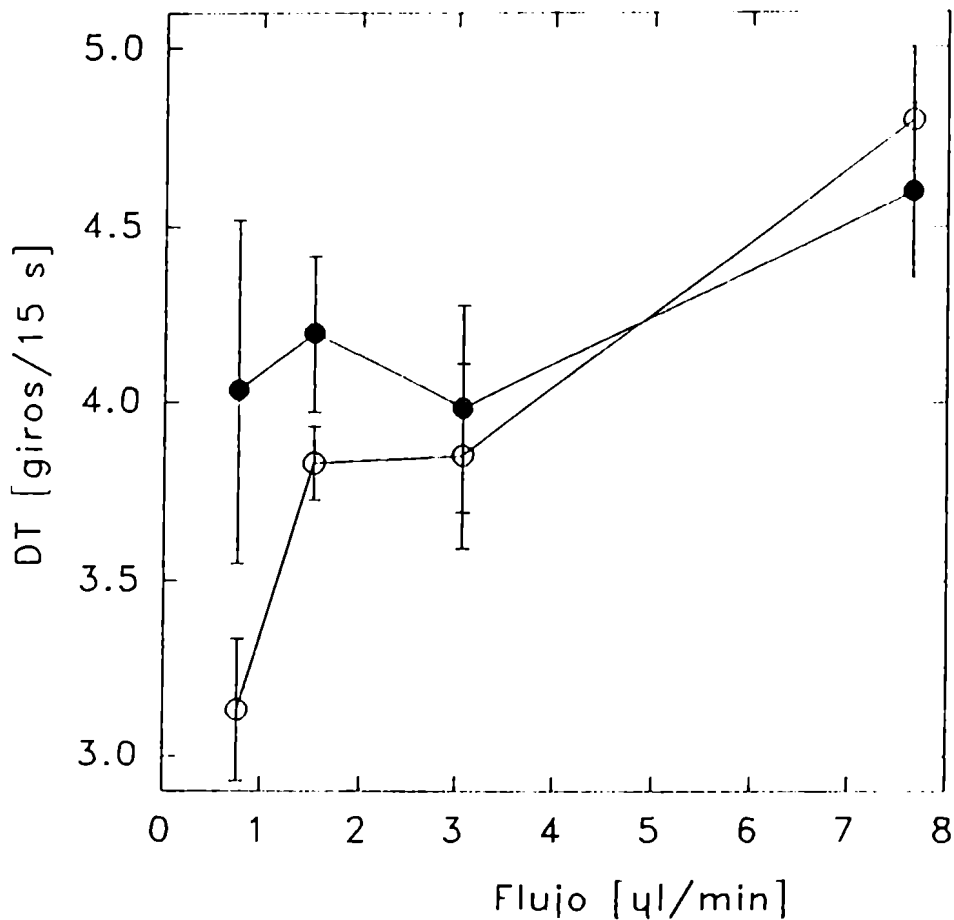
**Figura 7.2:** La probabilidad de ejecutar (i.e. comenzar o reiniciar) la danza de reclutamiento luego de realizar el primer contacto de solicitud de alimento en función del flujo de solución de sacarosa 50% p/p producida por la fuente ( $G_{adj}=50.27$ ,  $GL=3$ ,  $P<0.005$ , test de G).

En el mismo sentido la frecuencia de danza o *dance tempo* (según von Frisch 1965), DT, fue analizada en función del flujo explotado (Fig. 7.3). Cuando las abejas reclutadoras aún no han realizado los contactos de solicitud de alimento, el DT se correlaciona positivamente con la tasa de recompensa explotada en la fuente (Fig. 7.3, círculos vacíos, regresión lineal significativa). Luego de la primera solicitud de alimento, las mismas abejas reinician la danza y en este caso sus DTs no dependieron de la tasa de recompensa producida por el alimentador (Fig. 7.3, círculos llenos, regresión lineal no significativa). Aunque no observaron diferencias en los valores de DT para flujos abundantes (flujos 3.06 y 7.65  $\mu\text{l}/\text{min}$  agrupados:  $F=0.004$ ,  $GL=1,13$ , NS, análisis de medidas repetidas), los DTs realizados luego de solicitar alimento fueron significativamente mayores para flujos bajos (flujos 0.76 y 1.53  $\mu\text{l}/\text{min}$  agrupados:  $F=5.62$ ,  $GL=1,19$ ,  $P<0.05$ , análisis de medidas repetidas).

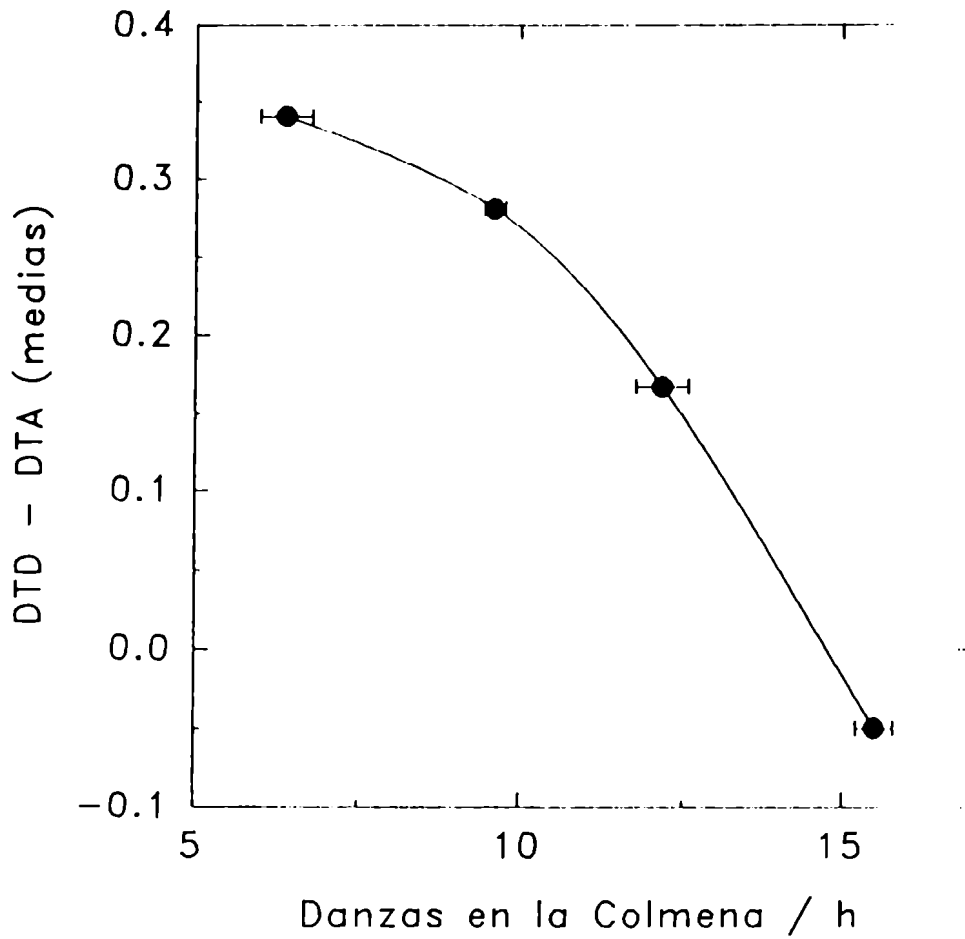
Independientemente de la productividad de la fuente explotada, los niveles de actividad en la colmena pueden afectar la actividad de reclutamiento de las recolectoras (Lindauer 1954; Seeley 1986, 1989; capítulo 5). La diferencias de medias entre los DT antes (DTA) y los realizados después de la solicitud de alimento (DTD) fueron representadas para abejas que explotaron el alimentador artificial con un flujo de 1.53  $\mu\text{l}/\text{min}$ , en



función del número de danzas observadas en la colmena (Fig. 7.4). Los valores medios de DTs alcanzados fueron inversamente proporcionales a la actividad reclutadora del resto de la colonia.



**Figura 7.3:** La frecuencia de danza (DT), expresada en número de giros realizados cada 15 segundos de danza, de abejas que ejecutan ambas danzas durante su permanencia en la colmena, en relación con el flujo de solución ofrecido en la fuente de alimento. (○): DT antes de solicitar alimento ( $Y=3.43+0.176X$ ,  $P<0.0005$ ,  $N=33$ , regresión lineal); (●): DT después de solicitar alimento ( $Y=3.93+0.078X$ , NS,  $N=33$ , regresión lineal).



**Figura 7.4:** Diferencia media entre las frecuencias de danza después y antes de solicitar alimento (DTD - DTA) para abejas recolectoras que regresan de un alimentador artificial en función del número de danzas ejecutadas por el resto de las obreras de la colonia.

#### 4. *Discusión:*

Durante la primera fase de la danza de reclutamiento, la abeja recolectora realiza descargas del néctar cosechado. Luego, la recolectora comienza a realizar contactos de solicitud de alimento que poco o nada se superponen con los de entrega. A partir de ese momento, la danza puede ser: 1) suspendida, 2) o reiniciada, 3) o que los pedidos de alimento, sin la previa ejecución de la primera fase de ésta 2) y 3) son definida como *fase de danza*.

Durante la primera fase, el comportamiento de danza bien puede representar la productividad de la fuente explotada: Tanto la probabilidad de danza (Fig. 7.3, círculos vacíos), como el DT (Fig. 7.3, círculos llenos) aumentan con el flujo de la fuente. Esto no resulta al analizar la segunda fase. Ahora, la probabilidad de danza correlación (Fig. 7.3), o sólo aumenta bruscamente por bajos flujos (Fig. 7.1). Estos resultados muestran que el comportamiento de danza se modifica luego de realizar los contactos de solicitud de alimento (Fig. 7.3, círculos llenos). Es decir, los contactos de la segunda fase también modifican su comportamiento recolector.

Si suponemos que en cada contacto de solicitud de alimento recibe información de lo que la colonia está explotando, la abeja recolectora tendría ahora la posibilidad de comparar la productividad de su fuente con la de

recolectoras de la colmena. De ese modo, abejas que retornan de fuentes relativamente pobres requerirían información adicional, i.e. contactos de solicitud de alimento, para iniciar o mantener su motivación para reclutar por medio de la información de la danza. Si su fuente fuera comparativamente mejor, volvería a danzar luego de contactos de pedido, mientras que si fuera peor no desencadenaría danzas. Esto explicaría por qué abejas que retornaron de fuentes pobres ejecutaron la segunda fase de la danza más frecuentemente que la primera (Fig. 7.1, círculos llenos y triángulos vacíos). Por otra parte, el hecho de que la segunda fase de la danza haya sido desencadenada con más frecuencia después de *un solo* contacto de recepción al aumentar el flujo en la fuente explotada por la recolectora (Fig. 7.2), indica que fuentes explotadas relativamente mejores requerirían menos la información complementaria contenida durante los pedidos de alimento para desencadenar danzas.

Es conocido que la experiencia previa puede influir sobre el comportamiento de danza, modificando los niveles de actividad. Abejas que retornan de fuentes explotadas durante largo tiempo, disminuyen, en las sucesivas visitas, sus niveles de actividad al danzar (Schweiger 1958). También ciertos parámetros de la danza pueden ser modificados al regresar de fuentes con programas variables de recompensa (Richter y Waddington 1993). Durante la permanencia en la colmena, pueden existir

estímulos que modifiquen los niveles de actividad previamente alcanzados. Aumentos en la persistencia de la danza luego de pedidos de alimento fueron observados en abejas que retornaban de fuentes pobres en néctar (Núñez 1970). Siguiendo en esta línea, los experimentos aquí presentados muestran que durante la recepción de alimento la reclutadora puede llegar a modificar efectivamente otros parámetros de su comportamiento de danza. El *dance tempo* (DT), por ejemplo, pudo ser modulado por la recompensa de la fuente explotada durante la primera fase de danza, pero poco o nada durante la segunda fase, cuando se recibe alimento (Fig. 7.3). Durante la segunda fase el DT se mantuvo con valores elevados para flujos altos, similares a los de la primera fase. Por el contrario, para flujos bajos, los valores de DTs fueron significativamente mayores durante esta segunda fase. Esto puede interpretarse como que la reclutadora que está poco estimulada por su fuente, al recibir información de otras fuentes muy pobres por la época del año en que se realizaron estos ensayos, incrementa su motivación por reclutar hacia su fuente, lo que se manifiesta en la amplificación de la danza reiniciada. Cualquiera sea el flujo explotado, el DT de la danza en la segunda fase alcanza niveles que son similares a los obtenidos en los flujos más abundantes durante la primera pero nunca mayores, lo que sugiere que el DT de la danza ha alcanzado un nivel de saturación en la segunda fase.

La segunda fase de la danza parece también ser afectada, independientemente de la fuente explotada, por cambios en los niveles de actividad recolectora de la colonia (Fig. 7.4). Cuando la entrada de néctar en la colmena es pobre, i.e. cuando son poco frecuentes las danzas, el valor relativo de la productividad del alimentador sería mejor en comparación con otras fuentes explotadas por el resto de la colonia, y por ello generaría un mayor nivel de actividad de reclutamiento durante la segunda fase de danzas. Por el contrario, cuando la entrada de néctar en la colmena es abundante, los niveles de actividad de la abeja durante la segunda fase de su danza alcanzan niveles de actividad que son, incluso, menores a los registrados previamente. De este modo, y a juzgar por su actividad de reclutamiento al danzar, la abeja recolectora de néctar puede representar la productividad de su fuente durante la primera fase de la danza. Durante la segunda fase, luego de compararla con otras que están siendo explotadas en ese instante, podría estimar su productividad "relativa" que tendría su expresión al retomar la danza de reclutamiento.

**Estos resultados muestran que la trofalaxia efectivamente actúa como un canal de comunicación, ya que modifica el comportamiento de la abeja recolectora y permite modular su actividad de reclutamiento, de acuerdo con la productividad de las fuentes de néctar explotadas.**

Así, por medio de la trofalaxia, las recolectoras que regresan de una fuente de alimento podrían informarse y comparar las productividades de las fuentes que están siendo explotadas por ellas y otras abejas de la colmena sin la necesidad del seguimiento de otras danzas de reclutamiento (ver von Frisch 1968).

## **CAPITULO 8: CONCLUSIONES GENERALES**

Los resultados presentados en este estudio muestran que las abejas recolectoras pueden utilizar por lo menos dos tipos de comportamientos como canales de comunicación para transmitir información asociada con la productividad de las fuentes explotadas. Estos son: 1) **la transferencia de alimento o trofalaxia** y 2) **la danza de reclutamiento**.

Esta afirmación es sustentada por los experimentos desarrollados tanto en arenas experimentales (capítulos 2, 3 y 4), como en la colmena (capítulos 5, 6 y 7).

Los experimentos realizados en arenas experimentales, si bien no representan las condiciones naturales, permitieron realizar una cuantificación más precisa de algunos parámetros de la transferencia de alimento analizados. Esto por otra parte, permitió trabajar bajo situaciones más rigurosamente controladas, minimizando así el número de variables que podrían intervenir o afectar los procesos en estudio.

Los resultados presentados bajo estas condiciones experimentales permiten concluir que la abeja recolectora de néctar puede modular su transferencia de alimento en función no sólo de su carga de buche, sino también del programa de carga. Esta modulación se observó al analizar la tasa de transferencia de solución azucarada (capítulo 2). Los flujos del alimento intercambiado dependieron



tanto del volumen como de la concentración de la solución azucarada transportada en el buche de la abeja dadora, pudiendo ser esta una señal efectiva para la receptora sobre la productividad de las fuentes de néctar. También es interesante señalar que, de los resultados obtenidos en el capítulo 2, pudo observarse que las cantidades transferidas por contactos trofalácticos dependieron esencialmente de la cantidad de azúcar cargada, independientemente del volumen o concentración de la solución ingerida. Esto sugiere que la entrada sensorial gustativa del sistema de control de la ingestión en la abeja *Apis mellifera* sería la tasa de ingestión de azúcar, medidas en moléculas de azúcar por tiempo.

La motivación de la abeja dadora por entrar en contacto trofaláctico con la receptora resultó también dependiente, no sólo de la carga de buche alcanzada y el tiempo invertido en coleccionar el alimento, variables que están directamente relacionadas con la productividad de las fuentes de néctar, sino también de variables ambientales, como la hora del día (capítulo 3). Pudo también establecerse que el alimento no es transferido en su totalidad durante el primer contacto trofaláctico (capítulo 2), sino que es distribuido entre un número variable de receptoras, con cierta dependencia del volumen y concentración de la carga transportada por las dadoras (capítulo 4). La tasa de transferencia, el grado de reparto del alimento y el número de receptoras

involucradas en el proceso de transferencia alcanzaron valores máximos en el rango de concentraciones de 30-50% p/p de soluciones de sacarosa (capítulos 2 y 4), mostrando que sería éste el rango más apropiado para la recolección de néctar en la abeja.

Algunos de los resultados obtenidos en el estudio de los parámetros del comportamiento trofaláctico en la arena experimental fueron corroborados en la colmena (capítulos 5 y 6). Bajo esta nueva situación experimental, abejas recolectoras modularon no sólo su comportamiento de entrega, sino también de recepción de alimento, en función de la tasa de flujo de azúcar ofrecida en un alimentador artificial (capítulo 5). Las frecuencias de descargas y las tasas de transferencias registradas se incrementaron con la tasa de recompensa en la fuente, aumentando de este modo la probabilidad de que las otras obreras que se encuentran en la colmena reciban información sobre dichas fuentes. La frecuencia de recepciones también se modificó con la disponibilidad de alimento, alcanzando valores máximos en fuentes que presentaban recompensa reducida para la recolectora. Desde un punto de vista informacional, esto le permite a la recolectora recibir mayor cantidad de información sobre otras fuentes de alimento y así evaluar la productividad "relativa" de su propia fuente. Las variaciones en el comportamiento trofaláctico de la abeja recolectora no dependió exclusivamente de la

productividad de su propia fuente, sino también de la actividad de forrajeo del resto de las recolectoras, que es la que determinaría la productividad relativa de esa fuente de néctar (capítulo 5).

También fueron registrados cambios cuantitativos importantes en la danza de reclutamiento ejecutada por la abeja al regresar del alimentador artificial (capítulo 6 y 7). Distintos parámetros de la danza, como la probabilidad de ejecución, el tiempo de danza y frecuencia, dependieron directamente del flujo encontrado en la fuente de alimento. Estos resultados indican que la danza podría también representar la productividad de las fuentes de néctar.

Entre la trofalaxia y la danza de reclutamiento han sido observadas interacciones al analizar diversos parámetros de ambos comportamientos. Por ejemplo, la demora en transferir alimento, que fue analizada también en la arena experimental (capítulo 3), exhibió cambios en función de la tasa de recompensa sólo cuando la danza no fue ejecutada por la recolectora (capítulo 6). Las mayores variaciones de ambos parámetros comportamentales se registraron en los extremos opuestos del rango de flujos analizados -i.e. máximas demoras para flujos bajos y breves en las altas tasas de recompensa, siendo inversa la situación para los parámetros de danza cuantificados. Esto permite concluir que las recolectoras pueden estimar la productividad de las fuentes que explotan en

extenso rango de flujos.

Otro caso de interacción fue observado entre la danza de reclutamiento y la solicitud de alimento llevado a cabo por la misma abeja recolectora (capítulo 7). Una estrecha relación positiva entre la frecuencia de danza y la tasa de recompensa fue observada mientras la abeja recolectora ofrece alimento. A partir de la fase de pedidos de alimento, las frecuencias de danza no guardan tal relación, incrementándose para los flujos más bajos. Esto, junto con otros parámetros de la danza que fueron analizados en el capítulo 7, muestra que los contactos de solicitud de alimento modifican el comportamiento de la abeja recolectora. También se observaron cambios en el comportamiento de danza al cambiar la actividad recolectora de la colonia que se pone de manifiesto en el número de danzas del resto de la colonia. De aquí se postula que esos contactos de pedido ejecutados por la abeja le permitiría comparar la productividad de su fuente con las que están siendo explotadas por otras recolectoras.

**En resumen puede afirmarse que la trofalaxia es un canal de comunicación asociado a la productividad de las fuentes de néctar, ya que a través de ella se puede alterar la probabilidad de presentación de un patrón de comportamiento dado en el individuo receptor, que en este caso se manifiesta en cambios en la danza de reclutamiento. Cambios graduales en los comportamientos**

trofalácticos y de danza indican que ambos canales de comunicación pueden ser modulados por la productividad de las fuentes de néctar, característica ésta que no es medida en valores absolutos por la abeja sino relativos a condiciones externas; como la hora del día, actividad de recolección de la colonia, etc. (capítulos 3, 5 y 7).

*Josefina*

*WPK*

**CAPITULO 9: BIBLIOGRAFIA**

- Baker H. & Baker I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. En: Handbook of experimental pollination biology (Ed.: C. E. Jones & R. J. Little), pp. 117-141. Van Nostrand-Reinhold: New York.
- Balderrama N. M., Almeida de Balderrama, L. O. & Núñez, J. A. 1992. Metabolic rate during foraging in the honey bee. J. comp. Physiol. B, 162, 440-447.
- Bennet-Clark H.C. 1963. The control of meal size in the blood sucking bug, *Rhodnius prolixus*. J. Exp. Biol., 40, 741-750.
- Blom J., van der 1991. Social regulation of egg-laying by queenless honeybee workers (*Apis mellifera* L.). Behav. Ecol. Sociobiol., 29, 341-346.
- Boch R. 1956. Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen. Z. vergl. Physiol., 38, 136-167.
- Boch R. & Shearer D.A. 1962. Identification of geraniol as the active component in the Nasonoff pheromone of the honeybee. Nature, 194, 704-706.
- Brandstetter M., Crailsheim K. & Heran H. 1988. Provisioning of food in the honeybee before foraging; En: The flying honeybee (Ed.: W. Nachtigall), Biona report 6., pp. 129-148. Gustav Fischer: Stuttgart.
- Breed M.D. 1983. Nestmate recognition in honeybees. Anim. Behav. 31, 86-91.
- Breed M.D., Velthuis H.H.W. & Robinson G.E. 1984. Do worker honey bees discriminate among unrelated and related larval phenotypes. Ann. Entomol. Soc. Am., 77, 737-739.
- Brosch U. & Schneider L. 1985. Fine structure and innervation of the honey stomach (crop) of the honeybee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae). Int. J. Morph. & Embryol., 14, 335-345.
- Butler C.G., Callow R.K. & Chapman J.R 1964. 9-hydroxydec trans-2-enoic acid, a pheromone stabilizing honey bee swarms. Nature, 201, 733.
- Butler C.G. & Simpson J. 1958. The source of the queen substance of the honey bee (*Apis mellifera* L.). Proc. Roy. Ent. Soc. London A, 22, 120-122.

- Dietz A. & Lambremont E. 1970. Caste determination in honeybees, II. Food consumption of individual honey bee larvae, determined with  $^{32}\text{P}$ -labelled royal jelly. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 63, 1342-1345.
- Dimant de Fischbarg B. & Núñez J.A. 1970. Comportamiento de abejas recolectoras de néctar. *Physis*, 80, 105-111.
- Du Buysson R. 1903. Monographie de guêpe ou *Vespa*. *Ann. Soc. Entomol. France*, 72, 260-288.
- Dusenbery D.B. 1992. *Sensory Ecology: how organisms acquire and respond to information*. Freeman & Co.: New York.
- Eisner T. 1957. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera:Formicidae). *Bull. Museum of Comp. Zool., Harvard*, 116, 439-490.
- Esch H. 1962. Über die Auswirkung der Futterplatzqualität auf die Schallerzeugung im Werbetanz der Honigbiene. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 1962, 302-309.
- Faure R., Boss J.P. Garff A. 1961. *La investigación operativa*. EUDEBA: Buenos Aires.
- Free J.B. 1956. A study of the stimuli which release the food begging and offering responses of worker honeybees. *Br. J. Anim. Behav.*, 4, 94-101.
- Free J.B. 1957. The transmission of food between worker honeybees. *Br. J. Anim. Behav.*, 5, 41-47.
- Free J. B. 1987. *Pheromones of social bees*. Chapman & Hall: London.
- Free J.B. & Williams I.H. 1972. The role of the Nasonov gland pheromone in crop communication by honeybees (*Apis mellifera*) collecting water. *Behaviour*, 37, 286-290.
- Frisch K., von 1923. Über die Sprache der Bienen, eine tierpsychologische Untersuchung. *Zool. Jb. (Physiol.)*, 40, 1-186.
- Frisch K., von 1956. The language and orientation of the bees. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 100, 515-519.
- Frisch K., von 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer Verlag: Berlin.

- Frisch K., von 1968. The role of dances in recruiting bees to familiar sites. *Anim. Behav.*, 16, 531-533.
- Frisch K., von & Lindauer M. 1955. Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. *Naturwissenschaften*, 42, 377-385.
- Galliot G., Montagner H. & Azoëuf P. 1982. Étude quantitative des transferts de nourriture entre ouvrières et mâles chez l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.). *Ins. Soc.*, 29, 268-279.
- Gelperin A. 1971. Regulation of feeding. *Ann. Rev. Ent.*, 16, 365-378.
- Getz W.M. & Smith K.B. 1983. Genetic kin recognition: honey bees discriminate between full and half sisters. *Nature*, 302, 147-148.
- Goss S., Deneubourg J.L., Pasteels J.M. & Josens G. 1989. A model of noncooperative foraging in social insects. *Am. Nat.*, 134, 273-287.
- Gould J.L. 1975. Honey bee recruitment: the dance-language controversy. *Science*, 189, 685-693.
- Gould J.L. 1976. The dance-language controversy. *Q. Rev. Biol.* 51, 211-244.
- Grassé P.P. 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia*, 2, 77-82.
- Grassi B. & Sandias A. 1893. Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. *Atti Accad. Gioenia Sci. Nat.*, 6, 1-75.
- Hawkins A.D. & Myrberg A.A. 1983. Hearing and sound communication under water. En: *Bioacoustics* (Ed.: B. Lewis), pp. 347-405. Academic Press: New York.
- Hillesheim E., Koeniger N. & Moritz R.F.A. 1989. Colony performance in honeybees (*Apis mellifera capensis* Esch.) depends on the proportion of subordinate and dominant workers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24, 291-296.
- Howard D. F. & Tschikel W. R. 1980. The effect of colony size and starvation on food flow in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 293-300.
- Hölldobler B. 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus socius* (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.*, 72, 123-142.



- Hölldobler B. 1974. Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *J. Comp. Physiol.*, 90, 105-127.
- Hölldobler B. 1977. Communication in social Hymenoptera. En: How animals communicate (Ed.: T.A. Sebeok), pp. 418-471. Indiana University Press: Bloomington.
- Hölldobler B. & Wilson E.O. 1991. The ants. Springer Verlag: Berlin.
- Hunt J.H. 1982. Trophallaxis and the evolution of eusocial Hymenoptera. En: The biology of social insects (Eds.: M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans), pp. 201-205. Westview Press: Boulder.
- Jaffe K. & Deneubourg J.L. 1992. On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. *Ins. Soc.*, 39, 201-213.
- Jaisson P. 1985. Social Behaviour. En: Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, (Ed.: G.A. Kerkut & L.I. Gilbert), vol. 9, 673-694. Pergamon Press: Oxford.
- Janet C. 1903. Observations sur les guêpes. C. Nand.: Paris.
- Johnson, D. L. & Wenner, A. M. 1966. A relationship between conditioning and communication in honeybees. *Anim. Behav.*, 14, 261-265.
- Kirchner W.H. & Lindauer M. 1988. Honeybee dance communication. Acoustical indication of direction in round dances. *Naturwissenschaften*, 75, 629-630.
- Korst P.J.A.M. & Velthuis H.H.W. 1982. The nature of trophallaxis in honeybees. *Ins. Soc.*, 2, 209-221.
- Kukuk P.F. 1992. Social interactions and familiarity in a communal halictine bee *Lasioglossum (Chilalictus) hemichalceum*. *Ethology*, 91, 291-300.
- Kukuk P.F. & Crozier R.H. 1990. Trophallaxis in a communal halictine bee *Lasioglossum (Chilalictus) hemichalceum*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 87, 5402-5404.
- Lindauer M. 1948. Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderer Faktoren auf die Tänze der Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, 31, 348-412.
- Lindauer M. 1952. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, 34, 299-345.

- Lindauer M. 1954. Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.*, 36, 391-432.
- Lindauer M. 1961. Communication among social bees. Harvard Univ. Press: Cambridge Mass..
- Lindauer M. 1990. Botschaft ohne Worte. Wie Tier 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: *Experimental Behavioral Ecology* (Ed.: B. Hölldobler & M. Lindauer), pp. 55-74. G. Fischer: Stuttgart.
- Michelsen A., Andersen B.B., Storm J., Kirchner W.H. & Lindauer M. 1992. How honeybees perceive communication dances, studied by means of a mechanical model. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30, 143-150.
- Michelsen A., Kirchner W. H. & Lindauer M. 1986. Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18, 207-212.
- Michelsen A., Towne W.F., Kirchner W.H. & Kryger P. 1987. The acoustic near field of the dancing honeybee. *J. Comp. Physiol.* 161, 633-643.
- Michelsen A., Andersen B.B., Kirchner W.H. & Lindauer M. 1989. Honeybees can be recruited by a mechanical model of a dancing bee. *Naturwissenschaften*, 76, 277-280.
- Michener C.D. 1969. Comparative social behaviour of bees. *Ann. Rev. Entomol.* 14, 299-342.
- Moffatt L. 1993. Tasa metabólica y motivación en la abeja doméstica. Seminario de licenciatura, Universidad de Buenos Aires.
- Moore, D.; Siegfried, D.; Wilson, R.; Rankin, M. A. 1989. The influence of time of day on the foraging behavior of the honeybee, *Apis mellifera*. *J. Biol. Rhythms.*, 4, 305-325.
- Morita H. & Shiraishi A. 1985. Chemoreception Physiology. En: *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, (Ed.: G.A. Kerkut & L.I. Gilbert), vol. 5, 133-169. Pergamon Press: Oxford.

- Moritz R.F.A. & Heisler T. 1992. Trophallaxis and polyandry in kin recognition of honeybee workers (*Apis mellifera* L.). *Ins. Soc.*, 39, 365-372.
- Moritz R.F.A. & Hillesheim E. 1985. Inheritance of dominance in honeybees (*Apis mellifera capensis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17, 87-89.
- Moritz R.F.A. & Southwick E.E. 1992. Bees as superorganisms. An evolutionary reality. Springer Verlag: Berlin.
- Nelson J.A. 1915. The embryology of the honey bee. Princeton University Press: New Jersey.
- Nesse V. 1988. die Entfernungsmessung der Sammelbiene: ein energetisches und zugleich sensorisches Problem. En: *The flying honeybee*, (Ed.: W. Nachtigall), Biona report 6., pp.1-15. Gustav Fischer: Stuttgart.
- Nixon H.L. & Ribbands C.R. 1952. Food transmission within the honeybee community. *Proc. Roy. Soc.*, ser. B, 140, 43-50.
- Núñez J.A. 1966. Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. *Z. veagl. Physiol.*, 53, 142-164.
- Núñez J.A. 1970. The relationship between sugar flow and foraging and recruiting behaviour of honeybees (*Apis mellifera* L.). *Anim. Behav.*, 18, 527-538.
- Núñez J.A. 1971a. Simulador para estudios del aprendizaje en la abeja *Apis mellifera* L., *Acta Cient. Venez.*, 22, 101-106.
- Núñez J.A. 1971b. Beobachtungeng an sozialbezogenen Verhaltensweisen von Sammelbienen. *Z. Tierpsychol.*, 28, 1-18.
- Núñez J.A. 1974. Metabolism and activity of the worker bee. En: *Proceedings of the 24th Apimondia International Apiarist Congress* (Ed.: V. Harnaj & O. Schwindt-Escalante), pp. 298-299. Apimondia Ediciones: Buenos Aires.
- Núñez J.A. 1975. El comportamiento de la abeja *Apis mellifera* L.: un estudio cuantitativo del comportamiento. En: *Progresos en Biología* (Ed.: F.D. Barbieri & A. Legname), pp.225-234. Fundación Miguel Lillo: Tucumán.

- Núñez J. A. 1977a. Circadian variation of flight activity in colonies of *Apis mellifera ligustica*. J. Ins. Physiol., 23, 387-392.
- Núñez J. A. 1977b. Nectar flow by melliferous flora and gathering flow by *Apis mellifera ligustica*. J. Ins. Physiol., 23, 265-275.
- Núñez J. A. 1979. Comparative study of thermoregulation between european and africanized *Apis mellifera* in Brazil. J. Apicult. Res., 18, 116-121.
- Núñez J. A. 1982a. Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. J. Apicult. Res., 21, 139-150.
- Núñez J. A. 1982b. Foraging pressure and its annual variation: a method of evaluation using artificial food sources. J. Apicult. Res., 21, 134-138.
- Núñez J.A. & Quesada L.A. 1971. Repleción del buche y retención rectal en *Apis mellifera* L.. Physis, 81, 369-376.
- Oldroyd B. P., Rinderer T. E. & Buco S. M. 1991. Honey bees dance with their super-sisters. Anim. Behav., 42, 121-129.
- Oldroyd B. P., Rinderer T. E., Buco S. M. & Beaman L. D. 1993. Genetic variance in honey bees for preferred foraging distance. Anim. Behav., 45, 323-332.
- Park O.W. 1923. Behaviour of water carriers. Amer. Bee J., 63, 553.
- Penzlin H. 1985. Stomatogastric Nervous System. En: Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, (Ed.: G.A. Kerkut & L.I. Gilbert), vol. 5, 371-406. Pergamon Press: Oxford.
- Pflumm W. 1969. Beziehungen zwischen Putzverhalten und Sammelbereitschaft bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol., 64, 1-36.
- Ribbands C.R. 1952. Division of labour in the honeybee community. Proc. Roy. Soc. London (B), 140, 32-42.
- Ribbands C. R. 1953. The behaviour and social life of honeybees. Dover Publications: New York.
- Ribbands C. R. 1955. Communication between honeybees, part 2: The recruitment of trained bees, and their response to the improvement of the crop. Proc. Roy. Soc. (A), 30, 26-32.

- Richter M.R. & Waddington K.D. 1993. Past foraging experience influences honey bee dance behaviour. *Anim. Behav.*, 46, 123-128.
- Rinderer T. E. 1982. Regulated nectar harvesting by the honeybee. *J. Apicult. Res.*, 2, 74-87.
- Robinson G.E. 1985. Effects of a juvenile hormone analogue on honey bee foraging behaviour and alarm pheromone production. *J. Insect Physiol.*, 31, 277-282.
- Robinson G.E., Page R.E., Strambi C. & Strambi A. 1992. Colony integration in honey bee: mechanisms of behavioral reversion. *Ethology*, 90, 336-348.
- Roubik D. W. & Buchmann S. L. 1984. Nectar selection by *Mellipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera:Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia* (Berlin), 61, 1-10.
- Rösch G.A. 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat, II. Teil: Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Z. vergl. Physiol.*, 12, 1-71.
- Schmid-Hempel P.A., Kacelnik A. & Houston A.I. 1985. Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 61-66.
- Schweiger E.M. 1958. Über individuelle Unterschiede in der Entfernungs- und Richtungangabe bei den Tänzen der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 41, 272-299.
- Seeley T. D. 1982. Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behav. Ecol & Sociobiol.*, 11, 287-293.
- Seeley T. 1986. Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19, 343-354.
- Seeley T. D. 1989. Social foraging in honey bee: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24, 181-199.
- Seeley T. D., Camazine S. & Sneyd J. 1991. Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28, 277-290.
- Snodgrass R.E. 1956. *Anatomy of the honey bee*. Cornell University Press: Ithaca.

- Sokal R. & Rohlf F. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman: San Francisco.
- Sokal R. & Rohlf F. 1981. *Biometry*, 2a edición. W. H. Freeman: New York.
- Varjú D. & Núñez J.A. 1991. What do foraging honeybees optimize? *J. Comp. Physiol. A*, 169, 729-736.
- Varjú D. & Núñez J. A. 1993. Energy balance versus information exchange in foraging honeybees. *J. comp. Physiol. A*, 172, 257-261.
- Velthuis H.H.W. 1985. The honeybee queen and the social organization of her colony. En: *Experimental Behavioral Ecology* (Ed.: B. Hölldobler & M. Lindauer), pp. 343-357. G. Fischer: Stuttgart.
- Vogel S. 1983. Ecophysiology of zoophilic polinization. En: *Physiological plant ecology III, Encyclopedia of Plant Physiology*. (Ed.: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler), pp. 559-624. Springer Verlag: Berlin.
- Waddington K. D. 1982. Honey bee foraging profitability and round dance correlates. *J. comp. Physiol. A*, 148, 297-301.
- Waddington K. D. & Kirchner W. H. 1992. Acoustical and behavioral correlates of profitability of food source in honey bee round dances. *Ethology*, 92, 1-6.
- Waller G.D. & Bachman W.W. 1981. Use of honey sac load and dance characteristics of worker honeybees to determine their sugar preferences. *J. Apicult. Res.*, 20, 23-27.
- Watt W. B., Hoch P. C. & Mills S. G. 1974. Nectar resource use by *Colias* butterflies: chemical and visual aspects. *Oecologia* (Berlin), 14, 353-374.
- Wehner R. 1981. Spatial vision in Arthropods. En: *Handbook of sensory physiology, Comparative Physiology and evolution of vision in invertebrates* (Ed.: H. Autrum), vol 7, pp. 187-218. Springer Verlag: Berlin.
- Wenner A.M. 1962. Sound production during the waggle dance of the honeybees. *Anim. Behav.*, 10, 79-95.
- Wenner A.M. & Wells P.H. 1990. *Anatomy of a controversy. The question of a "language" among bees*. Columbia University Press: New York.

- Wheeler W. M. 1918. A study of some ant larvae with a consideration of origin of social habits. *Pro. Am. Physiol.* 57, 293-343.
- Wheeler, W.M. 1923. *Social Life among Insects*. Constable: London.
- Whitehead A.T. & Larsen J.R. 1976. Electrophysiological responses of galeal contact chemoreceptors of *Apis mellifera* to selected sugars and electrolytes. *J. Ins. Physiol.*, 22, 1609-1616.
- Wilson E. O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press: Cambridge, Massachusetts.
- Wilson E.O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press: Cambridge, Mass.
- Wilson E.O. & Eiser T. 1957. Quantitative studies of liquid food transmission in ants. *Ins. Soc*, 4, 157-166.
- Winston M. 1987. *The biology of the honey bee*. Harvard University Press: Cambridge, Mass.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2a edición. Prentice Hall Inc: New Jersey.