

Tesis Doctoral

Modelos formales de transferencia de información en insectos eusociales: el rol de la movilidad social y la persistencia informativa como organizadores de una actividad colectiva

Corti Bielsa, Gonzalo D.

2015-03-30

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. 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. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Corti Bielsa, Gonzalo D.. (2015-03-30). Modelos formales de transferencia de información en insectos eusociales: el rol de la movilidad social y la persistencia informativa como organizadores de una actividad colectiva. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Corti Bielsa, Gonzalo D.. "Modelos formales de transferencia de información en insectos eusociales: el rol de la movilidad social y la persistencia informativa como organizadores de una actividad colectiva". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-30.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

**Modelos formales de transferencia de información
en insectos eusociales: el rol de la movilidad social y
la persistencia informativa como organizadores de
una actividad colectiva**

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas

Lic. Gonzalo D. Corti Bielsa

Directores de Tesis: Prof. Dr. Walter M. Farina

Prof. Dr. Enrique C. Segura

Consejero de Estudios: Prof. Dr. Ricardo Gürtler

Lugar de trabajo: Grupo de Estudio de Insectos Sociales. IFIBYNE-CONICET, Facultad de
Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Buenos Aires, 30 de marzo de 2015

INDICE

Resumen	5
Abstract	6
Capítulo I: Introducción	7
1.1.- La recolección de alimento en colonias de insectos eusociales: La abeja melífera.	7
1.1.1.- La organización del trabajo en la colmena	8
1.1.1 Mecanismos fisiológicos, sociales y ambientales	12
1.2. La recolección de néctar y su coordinación	15
1.2.2. Aspectos individuales y sociales: resultados experimentales y aspectos teóricos.	24
1.2.2.1. Incorporación de nuevos grupos etarios en distintas áreas de la colonia. .	25
1.2.2.2. Individuos complejos en sistemas complejos. El rol de las experiencias. .	27
1.2.2.3. Otras modalidades sensoriales: la relevancia de la percepción olfativa.....	30
1.2.2.4 Canales extensos de información: la trofalaxia.....	31
1.3 Aprendizaje y memoria.....	37
1.3.1 Aprendizaje asociativo clásico y operante	38
1.3.2 Aprendizaje y memoria en <i>Apis mellifera</i>	40
1.4 Herramientas formales	41
1.4.1. Modelado basado en agentes.....	42
1.4.2. Modelo de aprendizaje asociativo por eventos: el modelo de Rescorla- Wagner	44
1.4.3 Modelos conexionistas	46
1.4.4 Modelos de dinámica de poblaciones e historia de vida	49
1.5.- Objetivos generales y particulares	49
Capítulo II:	
Primeros modelos: distribución de información vía trofalaxia en insectos eusociales. Persistencia de información en el largo término.....	52
2.1 Introducción	52
2.1.2. Objetivos	56
2.1.3. Hipótesis.....	58
2.2 Materiales y métodos	59
2.2.1 Generalidades y aspectos comunes	59

2.2.1.1 Secuencia de eventos.....	61
2.2.1.2 Submodelos	62
2.2.1.2.1. Submodelo de procesamiento, aprendizaje y memoria.....	62
2.2.1.2.2. Submodelo de historia de vida	65
2.2.1.2.3 Especificación de parámetros y variables	67
2.2.2. Simulaciones	68
2.2.2.1 Parte 1. El papel de las experiencias previas en la persistencia de la información social en las recolectoras	68
2.2.2.2 Parte 2. Simulación de la circulación de néctar en una colonia de <i>Apis mellifera</i>	72
2.3 Resultados	79
Parte 1: estudio de persistencia en un modelo simplificado de dos grupos de edad.	79
Parte 2: simulación de la distribución de información en una colmena.....	88
Estudio de adquisición de información	88
2.5 Discusión	97
2.6.- Implicancias.....	104

Capítulo III

Construcción de un modelo a partir de entidades individuales: una aproximación <i>bottom-up</i>	106
3.1. Introducción	106
3.1.1. Objetivos	112
3.1.2 Breve revisión sobre mecanismos regulatorios de la actividad de las abejas	115
3.1.2.1. Recolectoras	115
3.1.2.2. Procesadoras de néctar	118
3.1.2.3. Nodrizas	121
3.2. El modelo	121
3.2.1. El espacio de la colmena	123
3.2.2 Modelo del comportamiento individual	124
3.2.3 Submodelo para la interacción trofaláctica	133
3.2.4. Submodelos para la integración de información en ciclos de carga y descarga.	137
3.2.5. Hacia un submodelo de procesamiento sensorial, aprendizaje y memoria: complejidades del contexto natural	140

3.3. Discusión, dificultades y conclusiones	142
Capítulo IV:	
Discusión y Conclusiones generales	147
Bibliografía.....	154
Anexo	167
Anexo Digital.....	170

Resumen

Modelos formales de transferencia de información en insectos eusociales: el rol de la movilidad social y la persistencia informativa como organizadores de una actividad colectiva

La recolección colectiva de néctar en abejas melíferas es un sistema complejo donde se integran una multitud de experiencias y canales informativos logrando, a partir del comportamiento de los individuos, un funcionamiento colectivo flexible y biológicamente eficaz. Dada su complejidad, se utilizan modelos formales para abordar cómo se entrelazan los diferentes componentes y mecanismos del sistema. Hasta el presente sólo unos pocos trabajos han intentado abordar la relevancia de las experiencias previas de los individuos en el funcionamiento de la recolección colectiva de alimento líquido. En particular, a pesar de la evidencia experimental disponible, aún no se han formalizado modelos que consideren la importancia de las experiencias olfativas asociadas al alimento entrante en el corto y en el largo término y cómo éste afecta el funcionamiento de la recolección de néctar y a los mecanismos sociales que producen la distribución de esta información olfativa a escala colectiva. En este contexto, se vuelve además necesario incluir consideraciones sobre la estructura de la población de la colmena, la cual está organizada en grupos de edad, en donde los individuos se mueven de un grupo a otro en el tiempo (polietismo etario). En este sentido, se propone en esta Tesis establecer una plataforma conceptual y computacional para la construcción de modelos pertinentes. El modelo que se presenta en esta tesis comprende tres submodelos principales: una red neuronal para representar el aprendizaje asociativo, un modelo de comportamiento según el grupo de edad y un modelo de historia de vida para las transiciones entre grupos de edad. Se consideraron tres grupos de edad: recolectoras, procesadoras y nodrizas. Asimismo, el modelo fue parametrizado de acuerdo con datos experimentales obtenidos en abejas. Se realizaron simulaciones con el fin de evaluar la influencia de la estructura social basada en polietismo etario sobre la persistencia de memorias apetitivas olfativas adquiridas vía intercambio de alimento o trofalaxia a edades tempranas. Además, estudiamos cómo las experiencias tempranas ayudan a mejorar la persistencia de información en grupos de mayor edad. Dentro de un intervalo biológicamente plausible, el presente modelo sugiere que la persistencia de la información relacionada con el alimento a una escala social es sensible a un compromiso entre las tasas sociales de aprendizaje y la tasa de cambio de grupo. En consonancia, el peso relativo de las experiencias tempranas en la información de persistencia se incrementó a mayores tasas de cambio de grupo. En efecto, si bien en ese caso la respuesta olfativa en cada grupo etario se extinguía más rápidamente, se mantenía en ese periodo una mayor proporción de individuos con respuestas si estaban en las clases procesadoras y recolectoras, lo cual sugiere la potencialidad de una respuesta social más eficaz frente a la eventual reaparición de un recurso conocido.

Palabras clave: modelo basado en agentes, redes neurales artificiales, historia de vida, trofalaxia, persistencia informativa, insecto eusocial.

Abstract

Formal models of information transfer in eusocial insects: the role of social mobility and persistence as organizers of the collective activity

Collective nectar foraging in honeybees is a complex system, where a plethora of experiences and informative mechanisms are integrated, achieving, on the substrate of individual behavior, a flexible and biologically effective functioning. Given its complexity, formal models are required to approach how system elements and mechanisms work together. Till now, only a few models have tried to study the relevance of individual experiences in collective foraging. In spite of the available experimental evidence, it has not yet formalized theoretical models that consider the importance of olfactory experiences related to the incoming food at the short and long term. Neither the social mechanisms that allows a wide distribution of this olfactory information within the hive nor the role of the different age groups on the social persistence of this information were considered until now. In this way, we first established a conceptual and computational framework for the construction of models relevant to approach these issues. In this population, individuals are distributed among different age groups and the move from younger groups to older ones. In this way, we need to include some notions about honeybee population structure. The hive is structured in age groups, where individuals move at a slow pace among different age groups as they age. The model presented in this Thesis comprises three main submodels: a neural network to represent associative learning, a behavior model specific to each age group and a life history model controlling the transitions between groups. In particular, we included three age groups: foragers (the oldest bees), food processors (middle age bees) and nurses (young bees devoted to brood care). The model is parameterized with experimental data. We performed simulation to assess the influence of the social structure based in age polyethism on the persistence of olfactory memories acquired via trophallaxis at early life stages. Also, it is studied how early experiences improve olfactory information persistence in the older age groups. Within a biologically plausible range, the present model suggests that, at a social scale, food related information persistence is sensitive to a trade-off between social rates of learning and task-switch rate. Furthermore, the relative weight of early experiences on information persistence in older groups increases as task-switch rates increases. Indeed, although olfactory response disappeared faster in all groups, there was a higher proportion of individuals in older groups showing response in that period. This suggests a more effective social response to the eventual reappearance of previously known resources in that narrower time window.

Keywords: agent based model, artificial neural networks, life history model, trophallaxis, information persistence, eusocial insects.

Capítulo I: Introducción

1.1.- La recolección de alimento en colonias de insectos eusociales: La abeja melífera.

Apis mellifera (Fig. 1.1) es una de las especies de abejas con mayor distribución en el mundo (Michener 1974), y que además exhiben un alto grado de sociabilidad (eusocialidad). Los mismos presentan división reproductiva del trabajo, cooperación en el cuidado de cría y solapamiento de generaciones capaces de contribuir en la labor social. Dentro de los nidos de estos insectos, se realizan actividades con un alto grado de coordinación que involucran a un gran número de individuos. Así, el éxito en las tareas realizadas en estas sociedades animales dependerá no sólo de la eficacia individual sino también de la tarea coordinada de todos los individuos involucrados (Wilson 1971, Núñez 1982).

Para lograr esta coordinación, es imprescindible que haya una precisa transferencia de información entre individuos. En este sentido, las abejas melíferas cuentan con sofisticados sistemas de comunicación en donde se evidencia la transmisión simultánea de señales acústico-vibratorias y olfativas, como es el caso de la bien conocida y estudiada Danza de la Abejas (von Frisch 1967, Seeley 1995, Thom *et al.*, 2007, Grüter y Farina 2009a). Además, dentro del nido, estos insectos establecen una enorme cantidad de interacciones interindividuales, como contactos corporales, antenales y boca a boca (trofalaxia), los cuales les permiten intercambiar información fundamentalmente relacionada con los recursos obtenidos en el exterior (von Frisch 1967, Farina y Grüter 2009).

Una típica colonia de abejas melíferas está constituida por 10-40 mil abejas obreras, todas ellas hembras; de ninguno a varios cientos de machos (zánganos), dependiendo la época del año; y una única reina, la madre de la colonia (Winston 1987).



Figura 1.1. a) Abejas obreras, la casta más numerosa. b) Castas. De izquierda a derecha: abeja obrera, reina y zángano.

1.1.1.- La organización del trabajo en la colmena

Según se ha dicho, entre los insectos eusociales es común encontrar una división del trabajo entre individuos reproductivos y no reproductivos. La reina (una hembra por colonia) y los zánganos (machos) constituyen el grupo reproductivo. La función de éstos es aparearse con reinas vírgenes de otras colonias, luego de lo cual mueren.

Luego de que una hembra virgen se haya apareado con uno o varios zánganos durante un único vuelo nupcial, llevará a cabo la puesta de huevos fecundados en las celdas que se encuentran aproximadamente en el centro geométrico de la colmena. Además, es la reina la responsable del control de la cohesión social de la colonia, que lleva a cabo mediante feromonas (Winston 1987).

Las hembras no reproductivas, denominadas *obreras*, se distribuyen a su vez entre las otras *funciones* (Kitcher, 1993; Jablonka, 2002) que contribuyen a la supervivencia y mantenimiento de la colonia, entre las cuales se incluyen el cuidado de

la cría, la recolección de recursos, la defensa del nido, la construcción de la colmena, entre otros.

Ahora bien, al observar a los individuos en el interior de la colmena, no notaremos inmediatamente la realización de una secuencia de comportamientos que satisfaga por completo alguna de las *funciones* mencionadas previamente, sino que éstas se encuentran atomizadas en comportamientos más acotados, que denominaremos *tareas* (como el almacenamiento de néctar, el sellado de las celdas de cría, la alimentación de la cría, etc.); la realización de una función (o *labor*), como el cuidado de la cría, puede involucrar a varios individuos coordinados. Se hablará más adelante de algunos casos de coordinación de las tareas en esta Introducción.

Desde comienzos del siglo XX, diferentes trabajos han mostrado que las abejas llevan a cabo diferentes tareas según su edad, variando su repertorio de comportamientos a lo largo de su vida (Rösch, 1925; Ribbands, 1952). Este patrón de división del trabajo es denominado *polietismo etario* y es el más comúnmente observado en los insectos eusociales (Wilson, 1971; Oster y Wilson, 1978; Hölldobler y Wilson, 1990; Calderone 1998).

Desde el marco teórico de la Sociobiología se introduce otra serie de conceptos interpretativos para la comprensión de la división del trabajo en las colonias de insectos eusociales. En su libro *The insect societies* (1971), Edward O. Wilson define la *casta* como "...cualquier conjunto de individuos de un tipo morfológico o grupo de edad, o ambos, que lleva a cabo una labor especializada en la colonia". En 1978, junto con G. Oster, al estudiar la ontogenia del comportamiento social en relación con su valor adaptativo introducen el concepto de *sistema discreto de castas* (en inglés original, *caste discrete system*), donde cada *casta* lleva a cabo un conjunto de tareas específicas,

diferentes de las llevadas a cabo por las otras. En este caso, los individuos se encuentran parcialmente especializados y llevan a cabo diferentes tareas que se encuentran espacialmente próximas, de tal modo que mejoran la eficiencia grupal (Oster y Wilson, 1978).

Con estas ideas y evidencia experimental basada en estudios realizados en hormigas (Wilson, 1976), Thomas Seeley (1982) realiza una serie de observaciones en colmenas de abejas *Apis mellifera*, encontrando asociaciones estadísticamente significativas entre grupos de edad, conjuntos de tareas que realizan y su distribución en el espacio de la colmena. Es decir, diferentes grupos de edad llevan a cabo conjuntos de tareas particulares que tienen lugar en las mismas regiones del nido. Tras alguna controversia (Seeley y Kolmes, 1991), sus resultados han sido refrendados por trabajos posteriores (Johnson, 2002, 2008; Siegel *et al.*, 2013) y son los que hoy en general aceptamos para la descripción de castas temporales en la colmena. En esta descripción se comprenden cuatro castas temporales (estériles). Las tres más jóvenes realizan sus tareas en el interior del nido. Entre la emergencia del adulto y los tres días de edad, los individuos realizan la limpieza de las celdas y el pulido de celdas de cría recientemente liberadas. A los cuatro días de edad, se las denomina niñeras o nodrizas, dado que cuidan y alimentan a la cría. También atienden a la reina, sellan celdas y acicalan y alimentan a compañeras del nido. Este patrón de comportamiento continúa por los siguientes diez días. En este punto, la obrera deja el centro del nido (donde está la cría) para trabajar en la periferia, en la región de almacenamiento de alimento de la colmena. Una vez allí, funciona como procesadora de alimento, moviéndose desde la entrada de la colmena hasta las celdas superiores, recibe néctar de las abejas recolectoras que regresan del exterior, lo convierte en miel y la deposita en las celdas de reserva de alimento. Además, ventila la colmena agitando las alas, colabora con las guardianas en

la entrada de la colmena y continúa acicalando y alimentando a sus compañeras de nido. Finalmente, a partir de los 20 días de edad y por el resto de su vida, la obrera se dedica a la recolección, colectando néctar, polen, agua o alguna combinación de esas sustancias. (Seeley 1995) (Fig 1.2).

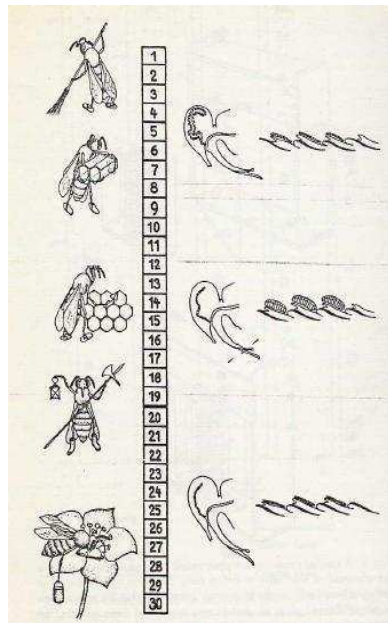


Figura 1.2 División de tareas en la abeja obrera según Lindauer (1952). A la izquierda se pueden observar las diferentes tareas que realizan los individuos a lo largo de su vida adulta. A la derecha se ilustran algunas especializaciones fisiológicas descritas en la sección 1.1.1

Si nos concentramos en la *labor* que constituye el interés de esta Tesis, la *recolección, procesamiento y almacenamiento de néctar floral*, nos encontraremos que esta función se encuentra a su vez dividida en *sublabores* con transferencia de material de un individuo a otro (Fig. 1.3). Encontramos un grupo ocupado en realizar vuelos al exterior en búsqueda de alimento. Al regresar al nido con el néctar, y cerca de la entrada lo transfieren a otro grupo de individuos, las procesadoras de néctar, y las primeras pueden reanudar la recolección. Las procesadoras de néctar depositan el néctar en celdas ubicadas en áreas distantes de la entrada de la colmena, donde concentran el precursor de la miel. Este fenómeno se denomina *reparto de tareas (task partitioning)*, en el que una única labor se subdivide entre distintos grupos. Valga la metáfora, es similar a una “línea de procesamiento” en una fábrica y constituye otra pauta de

organización del trabajo en la colmena. Como resultado de este reparto de una actividad única entre distintos grupos operativamente ensamblados es posible que un individuo, recolector o procesador, deba esperar hasta dar con un procesador o recolector, respectivamente. Esta espera puede reducir la ventaja adaptativa del reparto de tareas. Resultados de simulaciones computacionales (Anderson y Ratnieks, 1999a) muestran que el tiempo de espera de recolectoras y procesadoras disminuye drásticamente a mayores tamaños poblacionales. Más tarde discutiremos el valor informativo del tiempo que las recolectoras esperan para descargar el néctar que traen de sus vuelos de recolección.

1.1.1 Mecanismos fisiológicos, sociales y ambientales

Las primeras publicaciones sobre la división del trabajo en abejas melíferas reportan una amplia variación en el periodo en que las abejas de una misma colonia, a veces nacidas en un mismo día, se dedican a cada conjunto de tareas o incluso en la secuencia de conjuntos de tareas que llevan adelante (Park, 1925; Rösch, 1925; Ribbands, 1952). Ribbands (1952) concluye sobre la evidencia disponible en ese momento que la edad no es el factor principal que controla la división del trabajo, sino factores externos ligados a los requerimientos de la colonia. En este sentido, en un trabajo contemporáneo de estos experimentos, Lindauer (1953) define la tensión:

¿Cuándo una abeja sigue los dictados de la edad y cuándo los de la colonia? Conectado con este problema, nos encontramos con otro: ¿puede una abeja de cierta edad llevar a cabo un solo tipo de trabajo [work] o puede llevar a cabo varios tipos de trabajo en simultáneo? ... los resultados muestran una fluidez fundamental en la división del trabajo [labour] y respaldan la tesis [...] de que el

programa de trabajo [work] en cada oportunidad no se encuentra dictado por el estado anatómico y fisiológico de las abejas, sino más bien por las necesidades de la colmena” (traducción propia)

En este párrafo, Lindauer introduce los conceptos centrales del debate sobre la división del trabajo en abejas. Por un lado, establece una *función* bajo el imperativo de eficacia biológica para la asignación de individuos a cada tarea (*task allocation*), que tiene que hacer frente a cambios constantes en el ambiente interno y externo de la colmena de forma flexible. Por otro, se encuentran las restricciones impuestas por el estadio del desarrollo de los individuos donde el estado fisiológico y anatómico es el correlato mecanístico de *la edad*. Más allá de las conclusiones, obtenidas a la luz de otros *corpus* de evidencia, ¿cómo se canalizarían las demandas de la colmena? ¿Qué mecanismos median sus efectos en las obreras? ¿Cuál es el sustrato sobre el cual se establece la asociación de comportamientos que definen la identidad y especificidad de los grupos de edad y tareas postulados por Seeley (1982)?

Diversas evidencias han mostrado que a cada subcasta subyacen especializaciones fisiológicas y anatómicas que les son características (Fig. 1.2). Las nodrizas presentan una hipertrofia de las glándulas hipofaríngeas, vinculada con la secreción de sustancias nutritivas con las que se alimenta a las larvas. Más tarde, al realizar otras tareas, estas glándulas se encuentran colapsadas. En cambio, durante un breve período tras realizar tareas de nodriza, la abeja puede especializarse en tareas de construcción y refacción del nido. Durante este lapso, el individuo presenta un crecimiento de las glándulas de la cera, que se encuentran entre los segmentos cuarto y séptimo de la cara ventral del abdomen. Poco después, se reducen estas glándulas cerígenas y el individuo se dedica a la recepción, procesamiento, distribución y

almacenamiento de néctar. Finalmente las recolectoras presentan una atrofia total de las glándulas cerígenas y las asociadas al cuidado de la cría (Winston, 1987). Antes de sus salidas al exterior en vuelos recolección, se verifican cambios en el sistema nervioso (Fahrbach y Robinson, 1996).

Los experimentos de remoción de subcastas específicas de la colmena constituyen ejemplos muy claros de los efectos tanto del entorno como del estado interno de los individuos. Por ejemplo, la remoción de las recolectoras indujo a una aceleración de la edad de inicio la recolección entre los individuos que llevaban a cabo tareas en el interior del nido. Del mismo modo, la remoción de la cría y de los adultos jóvenes ocasiona una reversión de las recolectoras (Huang y Robinson, 1996). En todos los casos, algunos individuos de otros grupos abandonan sus tareas y reemplazan a las obreras faltantes, pero este cambio de tareas no es inmediato, sino que se verifica en tiempos fisiológicos (Calderone, 1998; Johnson, 2005), llevando incluso varios días. En este sentido, se ha reportado que la probabilidad de revertir desde tareas de recolección al cuidado de la cría depende del tiempo que el individuo ha estado realizando vuelos recolectores (Robinson *et al.*, 1992).

Por otra parte, se ha observado, a pesar de las diferencias en los tiempos variables de cada tarea, un orden en la secuencia de tareas con la edad: los individuos realizan primero tareas en el interior de la colonia y más tarde en el exterior. Tanto este fenómeno como evidencia fisiológica (Amdam *et al.*, 2009) señalan una secuencia en el desarrollo del individuo que guía la ontogenia de su comportamiento. En particular, se ha identificado un sistema conformado por al menos dos hormonas que se inhiben mutuamente, la vitelogenina y la hormona juvenil, que parece tomar parte en el control de la transición de tareas en el interior del nido a la recolección en el exterior (Amdam y

Omholt, 2003). La laxitud de la relación entre edad y cambio de tareas y la reversibilidad de la secuencia vuelve a apuntar a mecanismos adicionales externos. En este sentido, se han propuesto modelos explicativos donde el estado fisiológico media la relación entre la tarea que realiza el individuo y los estímulos regulatorios provenientes del entorno social, resultando en modelos independientes de la edad (Amdam y Omholt, 2003; Johnson, 2010).

En cuanto a los estímulos particulares externos que controlan la división del trabajo, desde comienzos de la década de 1990 se han desarrollado varios modelos que proponen diferentes conjuntos de mecanismos externos e internos que regulan la asignación de individuos a cada tarea en insectos sociales (para una revisión sistemática ver Beshers y Fewell, 2001). Retomaremos el problema de la asignación de la fuerza de trabajo a diferentes tareas en la próxima sección para el caso de la recolección colectiva de néctar en abejas melíferas.

1.2. La recolección de néctar y su coordinación

Como hemos mencionado en la sección precedente, las colonias de insectos eusociales muestran una notable eficacia biológica, para lo cual deben mostrarse flexibles en su respuesta a los cambios en el entorno interno y externo.

Para abordar esta cuestión en el contexto de la colmena debemos centrarnos en los mecanismos relevantes en la *regulación de la actividad colectiva*: en primer lugar, de las proporciones de individuos activos e inactivos y segundo, a qué tareas se “asigna” a los diferentes individuos (Gordon, 1996). Este sistema de regulación de la actividad se articula e integra en las formas particulares de organización y coordinación de la colmena. En líneas generales, las colonias de insectos eusociales constituyen sistemas

de control descentralizado (Gordon, 2007). Vale decir, *no existe un mando central* o jerarquías donde individuos o grupos de individuos integran toda o gran parte de la información que circula en la colonia sobre el estado interno y el ambiente externo, y después ordenan el trabajo de otros individuos por transferencia de fracciones específicas de esa información. En cambio, los individuos acceden solamente a información local: durante la realización de un conjunto específico de tareas, sólo una pequeña parte de la información circulante en la colonia puede ser adquirida en ese momento. La integración de esta información tendrá lugar en un nivel de organización por encima de los individuos, a escala colonial, donde se balancean las diferentes demandas de la colmena, sea por alimento proteico, hidratos de carbono, agua o material para construcción, alimentación de las crías y otros. En este sentido, dada la relación no lineal de los fenómenos globales con sus componentes se define a la colmena y a sus diferentes funciones como *sistemas complejos*. El estudio de los fenómenos globales requiere, por un lado, la determinación experimental (o la postulación teórica) de la información transferida entre individuos potencialmente relevante en la coordinación de sus tareas y por el otro, marcos conceptuales y herramientas de análisis que nos permitan explicar cómo esta información se integra en una respuesta global ordenada y biológicamente eficaz.

En los siguientes apartados se introduce primero algunos conceptos vinculados con diferentes tipos de información y la relevancia del uso de modelos formales en el estudio de estos sistemas complejos. A continuación se presentará un ejemplo ya clásico de estudio experimental y teórico sobre la recolección de néctar en abejas melíferas, para más tarde desplegar evidencia reciente que complejiza la propuesta original de regulación de la actividad recolectora.

Formas de la información social

La información transmitida puede ser de dos clases: puede tratarse de señales o bien de información social incidental. Una *señal* es una acción o carácter que ha sido moldeado por selección natural por su contenido informativo (Lloyd, 1983; Seeley, 1995; Bradbury y Vehrencamp, 1998; Maynard Smith, 2000). En particular, se define la comunicación como el intercambio de información por medio de señales (Bradbury y Vehrencamp, 1998; Jablonka, 2002).

Por otro lado, la información social incidental abarca a las claves informativas transferidas colateralmente por acciones o caracteres de los animales (Dall *et al.*, 2005). Una clasificación aún más fina distingue por un lado la información pública (*public information*), de carácter analógico, continuo, que provee información sobre la calidad de una característica y las claves sociales, de carácter digital o discontinuo, que indican presencia o ausencia de algún rasgo de interés.

En el estudio de la coordinación de individuos y grupos de individuos en insectos eusociales, se ha trabajado extensivamente en las señales como organizadores de la actividad de la colonia. En abejas melíferas en particular se han identificado al menos diecisiete señales (Seeley, 1998). Quizás la más conocida de todas es la danza de contoneo (*waggle dance*, Fig. 1.3), sobre la cual sintetizaremos algunos aspectos relevantes a continuación.

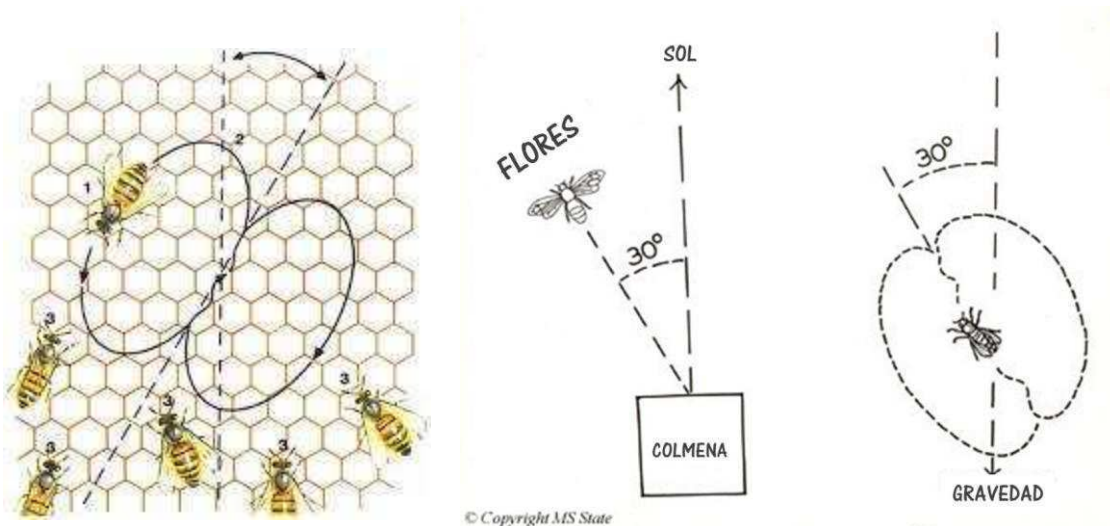


Figura 1.3: Danza de abejas (*waggle dance*). Danza de contoneo. Se muestra la orientación de una danza de contoneo en un panal vertical, relativa a la dirección de la fuente de alimento (flores). Las flores se encuentran a 30° a la izquierda del sol, la danza es a 30° respecto a la vertical (gravedad).

Las señales: la danza de reclutamiento

Este comportamiento es desplegado por recolectoras al regresar de una fuente de alimento muy productiva. La danza es regulable por la experiencia de las recolectoras: la probabilidad de desplegarla tras un vuelo recolector aumentará con la calidad del alimento encontrada, calidad entendida en términos de concentración de nutrientes (especialmente azúcares como la sacarosa), pero también de volumen o de tasa de producción/extracción. Si la abeja danza, la intensidad, el número de veces que repite el ciclo completo y la velocidad a la que lo hará se incrementarán también con una mayor abundancia en la fuente de alimento. Mayor intensidad de este despliegue atraerá un mayor número de individuos, mayor número de ciclos permitirá que más recolectoras puedan acceder a la información vectorial contenida en el contoneo por más tiempo; primero levantando el nivel de actividad de sus compañeras y luego mejorando la probabilidad de reclutar individuos a la fuente de alimento particular que señala. Como puede verse, la danza es un comportamiento modulable por la experiencia de los individuos y esta modulación permite amplificar diferencialmente tanto el alcance social

de la información relativa a la fuente de alimento como el número de individuos afectados a ese parche (von Frisch 1967; Dyer 2002).

El uso de modelos formales

Dado que la recolección de néctar, como tantos otros fenómenos en sociedades de insectos, se encuentra bajo un control descentralizado, la integración del funcionamiento de las diferentes partes en la totalidad organizada no es en absoluto lineal o aditivo: nuevas propiedades emergen en el nivel superior a partir de los que ocurre a nivel individual. Vale decir, no nos alcanza con estudiar el comportamiento de cada individuo para explicar el fenómeno global, sino que debemos incluir su patrón de interacciones e intercambio informativo. Dada la naturaleza no lineal de la integración de esta trama de comportamientos e interacciones, el resultado global puede alterarse radicalmente según cómo se encuentren especificados el sistema o sus parámetros. Es por esto, entre otras razones, que se emplean modelos formales, sean matemáticos o computacionales, para estudiar posibles escenarios globales producto de la intervención de diferentes conjuntos de mecanismos. Los modelos pueden generar predicciones sobre el comportamiento del sistema que pueden ser puestas a prueba en nuevos experimentos, arrojando así nueva luz sobre su funcionamiento.

Se han utilizado extensivamente modelos formales en el estudio de diferentes aspectos de la organización y funcionamiento de los insectos eusociales (Sumpter y Pratt, 2003; Sumpter, 2010). Frecuentemente el énfasis está puesto en la comunicación y en las señales como organizadores de la actividad de la colonia. En este sentido, las señales resultan ideales, dado que generan respuestas innatas, aparentemente independientes de la experiencia. Por otro lado, esos sistemas de comunicación se

encuentran frecuentemente caracterizados en forma profusa, tal como ocurre con la danza de contoneo o de reclutamiento en las abejas melíferas (von Frisch, 1967; Dyer, 2002), o las feromonas de camino en muchas especies de hormigas (Hölldobler y Wilson, 1990). En el caso de la danza de reclutamiento, encontramos primero un mecanismo de retroalimentación positiva, con reclutamiento de nuevos individuos a la fuente de alimento, que a su vez danzarán reclutando nuevas recolectoras. En segundo lugar, el número limitado de recolectoras disponibles limita el reclutamiento, estabilizando la población por retroalimentación negativa. Este patrón de retroalimentación positivo en el corto término y retroalimentación negativa en el rango más amplio es un mecanismo frecuente para la generación de patrones ordenados en el espacio y en el tiempo partiendo de un sistema originalmente homogéneo (Meinhardt, 1982; Camazine *et al.*, 2001). Por esta y otras razones, la danza de reclutamiento ha sido postulada como organizador de la actividad recolectora (Seeley, 1986, 1995; Seeley *et al.*, 1991).

En esta dirección, a continuación, se presentará brevemente un contrapunto entre experimentos y teoría en el trabajo publicado por Seeley y colaboradores (1991) que integra observaciones sobre la recolección colectiva, cuantificaciones de parámetros individuales vinculados con la recolección y un modelo teórico.

Un experimento clásico y un primer modelo

El trabajo de Seeley y colaboradores. (1991) es un muy logrado ejemplo de la interacción entre aproximaciones experimentales y teóricas. El punto clave para la articulación entre ambos enfoques es la descripción y análisis del comportamiento individual que realizan los autores del trabajo. En particular, una de las premisas que

ordena la interpretación del comportamiento es la existencia de diferentes estados discretos donde los individuos llevan a cabo conjuntos limitados de conductas: del mismo modo en que antes hablamos de grupos etarios que desplegaban diferentes comportamientos, estos estados se encuentran anidados dentro de un esquema de actividad postulado para un grupo etario particular, las recolectoras, en este caso. Asimismo, estos estados se encuentran estructurados, encadenados por transiciones. Justamente un interés central en la investigación de la conducta reside en la identificación de las variables de la experiencia de los individuos que condicionan u orientan las transiciones entre estados o la continuidad en uno de ellos. Ilustraremos estas ideas con el trabajo que nos ocupa ahora.

Seeley y sus colaboradores escinden el problema de la recolección en dos partes, correspondientes a niveles de organización diferentes: por un lado, el *patrón*, el fenómeno colectivo; por el otro, los *procesos*, que identifican con la toma de decisiones de los individuos. En un experimento disponen dos alimentadores alejados de la colmena, cuyas productividades varían a lo largo del día y en fase opuesta: cuando uno es muy rico en azúcares, el otro es pobre. Al comienzo del día, los individuos recolectores se ubican crecientemente en el alimentador más rico en azúcares; tras un cambio en la productividad de los parches de alimento, donde uno se enriquece y el otro se empobrece en azúcares, también varía poco después la ubicación de la fuerza recolectora de la colmena: más abejas se dirigen al sitio repentinamente enriquecido y se observa un descenso en la cantidad de abejas que visitan el alimentador empobrecido. He aquí el fenómeno entonces: la colmena parece “aprovechar” las mejores oportunidades de recolección de rápida y flexible. ¿Qué procesos (individuales) subyacen a este patrón? ¿Puede comparar una abeja ambos sitios? ¿De qué información dispone para tomar decisiones?

El análisis se centra en las recolectoras, para las que describen dos estados básicos: “empleadas” en una fuente de alimento (*employed*) y “desempleadas” en la colmena (*unemployed*). En principio, dos transiciones controlan la cantidad de individuos en cada parche de alimento. Primero, el *abandono* de la fuente de alimento, donde la recolectora efectúa la transición de “empleada” a “desempleada”. Segundo, la transición de desempleada a empleada de individuos en el nido. En este esquema, según cómo tiene lugar esta transición hay dos tipos de individuos: las *scouts*, que espontáneamente salen en vuelo de recolección, y las *reclutadas*, que salen del nido tras seguir la danza de contoneo en la dirección que ésta apunta (Seeley, 1983). Es este segundo grupo el que sumará individuos en las fuentes de alimento. Vale decir, el número de individuos en cada parche se define por la tensión entre la tendencia individual a abandonar y el reclutamiento de nuevos individuos, lo cual implica dos nuevos estados vinculados con la comunicación: el de las recolectoras que vuelven al nido, *danzando*, y el de las desempleadas *siguiendo danzas*.

¿Qué experiencias regulan estas tendencias contrapuestas? Según infieren los autores, la evaluación de las variables asociadas al rendimiento de la fuente de alimento (distancia, productividad: concentración de azúcar) modulan tanto la probabilidad de abandonar la actividad recolectora como la probabilidad y la intensidad de la danza de contoneo: en fuentes de mayor rendimiento, las recolectoras reducen la probabilidad de abandono y aumentan la de danzar, así como la intensidad de la danza. Ahora bien, para una recolectora empleada esta evaluación tiene lugar en términos absolutos y no comparativos: es decir, no se valen de información que podrían encontrar en la colmena sobre otras fuentes de alimento. En este sentido concluyen que la distribución de los individuos entre las fuentes de alimento tiene lugar de manera descentralizada y auto-organizada.

Dada la complejidad implicada en este caso, el comportamiento del sistema puede ser extremadamente sensible a los valores de los parámetros de abandono, danza, probabilidad de reclutamiento, entre otros, produciendo con los mismos mecanismos diferentes patrones colectivos cualitativos: en este sentido, el modelo verbal no resulta *explicativo*. Es por esto que, entre otras razones, formalizan el modelo verbal que hemos presentado con un conjunto de ecuaciones diferenciales. Para lograrlo estructuran el comportamiento según la secuencias de estados ya descripta (Seeley *et al.*, 1991, Fig. 1. 3). Cada ecuación describe el cambio en el tiempo del número de individuos para un estado. La danza es el mecanismo social privilegiado para el control de la actividad de la colmena, alrededor del cual se articulan los valores diferentes valores de probabilidad: abandono del parche floral, probabilidad de reclutamiento. El modelo no hace referencia a experiencias previas: la población que se encuentra en un estado responde de manera homogénea.

El modelo logra reproducir el patrón cualitativo observado en los experimentos. En un trabajo anexo, donde discuten más ampliamente el modelo, Camazine y Sneyd concluyen:

“...el patrón de recolección colectiva es un proceso autoorganizado y autocatalítico que resulta de la retroalimentación positiva en las interacciones de una multitud de abejas guiadas por reglas simples de comportamiento” (Camazine y Sneyd, 1991; traducción propia)

El cual constituye un resultado en línea con otros trabajos contemporáneos que estudiaban la posibilidad de mecanismos de autoorganización en las sociedades de insectos, cuyo rasgo más remarcable consistía en la emergencia de “inteligencia colectiva” de la colonia requiriendo de sus componentes individuales información limitada y local.

1.2.2. Aspectos individuales y sociales: resultados experimentales y aspectos teóricos.

El trabajo de Seeley y colaboradores de 1991 es un exponente de un momento histórico de cruce entre tradiciones provenientes de distintas disciplinas: la Sociobiología, por un lado, de donde venía Thomas Seeley, y aproximaciones de diferentes paradigmas vinculadas con la física, que proveían herramientas formales para el estudio de sistemas dinámicos. En particular, la tradición proveniente de la entonces aún reciente física de sistemas irreversibles había encontrado fenómenos de organización espontánea en diferentes sistemas originalmente homogéneos o desdiferenciados (Nicolis y Prigogine, 1977). Esta emergencia de organización tenía lugar a partir de interacciones locales entre elementos sencillos, sin control central o externo alguno: son los denominados procesos de auto-organización (*self-organization*), una noción que subyace al modelo descrito en la sección precedente. A fines de la década de 1980, investigadores en Bruselas estudiaban la posibilidad de que la auto-organización se contara entre los mecanismos de la organización de las colonias de insectos eusociales (Deneubourg *et al.*, 1987), una tendencia que se profundizaría en las siguientes dos décadas (Camazine *et al.*, 2001; Detrain y Deneubourg, 2006). En esta línea, los trabajos de Seeley y colaboradores., 1991 y Camazine y Sneyd del mismo año dejaron una influencia duradera en el estudio teórico de la organización del trabajo en las colonias de insectos eusociales. Diferentes trabajos posteriores reconocen su filiación con estas publicaciones seminales que se presentan como extensiones de aquel modelo original (Cox y Myerscough, 2003; Edwards y Myerscough, 2011; Schmickl *et al.*, 2012) o incluso marcos conceptuales para el abordaje de las sociedades de insectos (Sumpter y Pratt, 2003). Se inscriben en la naciente búsqueda de procesos de auto-organización en sistemas biológicos en articulación con procesos evolutivos, generalmente la adaptación por selección natural (Camazine *et al.*, 2001).

Dado su interés y su potencial explicativo, la búsqueda y el estudio de estos procesos de auto-organización, frecuentemente en sistemas restringidos y bajo supuestos de sencillez en el nivel de organización basal, han cobrado un lugar de privilegio en el estudio de las sociedades de insectos. En base a este status privilegiado, como se ha dicho, se han priorizado a su vez determinados mecanismos en el estudio de la organización de los insectos eusociales, como las señales informativas, así como subpoblaciones restringidas de la colonia, quizás en detrimento de otras líneas de investigación. Presentaremos a continuación algunos resultados experimentales y desarrollos teóricos que han contribuido a expandir el marco en el que se sitúa la regulación de la recolección de néctar en abejas melíferas, que constituyen la base conceptual de esta Tesis.

1.2.2.1. Incorporación de nuevos grupos etarios en distintas áreas de la colonia.

Algunos experimentos de Seeley (1995, p. 142-145) mostraban que la asignación de recolectoras a las diferentes fuentes de alimento se encontraba regulada no sólo por las experiencias de los individuos recolectores en la fuente de alimento e interacciones informativas entre las recolectoras, como la danza de reclutamiento, sino por otros grupos de edad que proveían información y parecían incidir en la toma de decisiones de las recolectoras individuales. En efecto, los individuos recolectores parecen regular su comportamiento de acuerdo al tiempo que les lleva descargar el néctar tras arribar a la colmena (Lindauer 1954; Seeley, 1992). En particular, la probabilidad de realizar una danza de contoneo disminuye a mayor demora en encontrar una receptora de néctar, así como se incrementa la probabilidad de realizar una pausa en la recolección (*abandono*). Por otra parte, mientras mayor sea la productividad experimentada en su vuelo de

recolección, será más “resistente” al efecto del tiempo de espera.

Diferentes fenómenos pueden disminuir la disponibilidad de procesadoras para recibir la carga de recolectoras que regresan de un vuelo exitoso de recolección. Por ejemplo, una colmena con sus celdas de alimento colmadas implican una dificultad y tiempo adicionales para encontrar una celda para almacenar el néctar recibido (Seeley, 1989). Un alto nivel de actividad de recolección en otras fuentes de alimento de alta productividad en simultáneo, por ejemplo, puede acaparar una mayor proporción de procesadoras (Seeley 1986, 1989). En este sentido, la menor disponibilidad de procesadoras parece vincularse con un alto flujo de néctar presente o pasado (contenido en las reservas). Resultados de simulaciones (Anderson y Ratnieks, 1999a) sugieren que en poblaciones recolectoras asimilables a las colmenas experimentales, el tiempo de espera es una clave confiable del estado de saturación del sistema.

Diferentes modelos han retomado la pregunta sobre el rol de las procesadoras de néctar en la regulación de la actividad recolectora (de Vries y Biesmeijer, 2002; Edwards y Myerscough, 2011; Schmickl *et al.*, 2012). En la diversidad de aproximaciones escogidas, todas coinciden en la importancia de la población de las procesadoras para el control de la recolección, en particular, todos estos trabajos identifican el número de procesadoras disponibles como un factor gravitante para la limitación de la actividad recolectora.

Por último, la evidencia experimental sugiere que no sólo el tiempo hasta la primera descarga de néctar modula la probabilidad e intensidad de la danza, sino también el número de individuos receptores que encuentra una recolectora (Farina, 2000). Cambios experimentales en el estado global de recolección de la colmena inciden en esta variable independientemente del tiempo hasta la primera descarga (De Marco, 2006). Dado que estas variables también se asocian con la receptividad y nivel

de actividad de estos individuos, estos resultados sugieren que no sólo la disponibilidad numérica de abejas procesadoras incide en la actividad recolectora, sino también el estado de las receptoras y su toma activa de decisiones.

1.2.2.2. Individuos complejos en sistemas complejos. El rol de las experiencias

Como hemos visto, una de las premisas centrales de las primeras investigaciones sobre procesos auto-organizados e inteligencia colectiva en el comportamiento colectivo animal se vincula con la complejidad de los individuos (por poner algunos ejemplos Camazine y Sneyd, 1991; Couzin *et al.*, 2005).

En general, los modelos muestran que *no se requiere* que los individuos sean complejos para producir el orden o la complejidad observados en el nivel superior. Sin embargo, muchas veces la sencillez de los individuos es más bien un supuesto sin confirmación empírica. En efecto, en muchas sociedades complejas de insectos se ha establecido asimismo que el propio comportamiento de los individuos es complejo (Seeley, 1998; Roces, 2002; Anderson y McShea, 2001; Detrain y Deneubourg, 2006) y que esa complejidad se imbrica en la trama de efectos causales que subyacen a los fenómenos de niveles de organización superiores. De este modo, que un modelo reproduzca los fenómenos en el nivel superior no lo vuelve *explicativo* del fenómeno. En principio, varios conjuntos de mecanismos distintos podrían reproducir el fenómeno, algunos incluso implican individuos complejos. Esta cuestión se ha vuelto crecientemente visible en la última década y media en las discusiones sobre comportamiento animal colectivo. David Sumpter vuelve sobre la necesidad de identificar las bases empíricas detalladas sobre el comportamiento individual para poder estudiar adecuadamente el fenómeno global:

“Los modelos con algoritmos detallados del comportamiento son una herramienta para reconciliar la complejidad de grupos e individuos, permitiendo un análisis significativo de cómo cada parte del algoritmo contribuye al funcionamiento global del sistema.” (Sumpter, 2006; traducción propia)

Uno de los primeros ejemplos en esta línea es el trabajo de Han de Vries y Koos Biesmeijer (1998). Ellos eligen modelar el experimento de Seeley *et al.*, 1991 y escogen un enfoque muy distinto al de Camazine y Sneyd (1991): modelan explícitamente el estado de cada individuo mediante un modelo basado en agentes (*orientado a individuos*, lo llaman los autores). El núcleo del modelo es el *sistema de control del comportamiento*, un algoritmo que controla al individuo integrando el estado interno y los estímulos externos para la toma de decisiones. Por un lado, buscan establecer el conjunto de reglas necesarias y suficientes para la emergencia de los patrones globales de recolección observados. Por otro lado, se apegan a las observaciones experimentales recientes para la descripción del comportamiento de los individuos. En este sentido, en una novedad central del modelo, dejan atrás la dicotomía *scout-recruit* (Seeley, 1983; Biesmeijer y de Vries, 2001; Grüter y Farina, 2009a) al incorporar las experiencias de recolección de los individuos en nuevas categorías en el sistema de control del comportamiento que proponen. En efecto, las experiencias de los individuos conforman un componente central del modelo: el sistema de control de comportamiento debe contener en sí mismo toda posible historia de vida de una recolectora (de Vries y Biesmeijer, 2002). Tomemos un ejemplo: individuos que se encuentran “desempleados” en la colmena con experiencias previas en la recolección pueden responder de manera distinta que individuos sin experiencia también “desempleados” en presencia de un mismo estímulo, como por ejemplo una danza de reclutamiento. El trabajo muestra que, bajo sus supuestos, se requiere la inclusión de las experiencias previas de los individuos

para la reproducción del patrón observado en el experimento de Seeley y colaboradores., (1991). Por otra parte, mostró un mejor ajuste que el modelo de Camazine y Sneyd (1991).

Así, el trabajo de modelado que hemos descripto no sólo logró reproducir exitosamente los experimentos de Seeley y colaboradores (1991), sino que sintetizó un marco novedoso y completo para la interpretación del comportamiento recolector en abejas melíferas, así como en otras especies de insectos eusociales. Su aplicación en el análisis experimental ha refinado la comprensión sobre cómo y para qué los individuos procesan la información social. En particular, en su trabajo de 2005, Biesmeijer y Seeley estudiaron el comportamiento de seguimiento de danza y hallaron que entre el 75 y 88% de las seguidoras eran recolectoras con experiencias previas. De este porcentaje, el 26% reanudó sus vuelos de recolección a la fuente señalada tras una pausa de inactividad de la colmena (*reactivación*), mientras que un 49-65% ya se encontraba activo en esa fuente (*confirmación*). Así, el porcentaje de individuos efectivamente reclutados por las danzas de reclutamiento a una nueva fuente de alimento se encuentra reducido a un 12-25%.

Una vez que introducida la importancia de dar cuenta de las experiencias de los individuos, se enfocará sobre una de sus dimensiones en particular, que diferentes estudios demostraron en años recientes su importancia en la actividad recolectora. Nos centraremos sobre las experiencias olfativas asociadas a las claves sobre recursos recolectados en el exterior, sus efectos en el comportamiento individual y tocaremos brevemente algunas implicaciones en el comportamiento colectivo de recolección.

1.2.2.3. Otras modalidades sensoriales: la relevancia de la percepción olfativa

La dimensión olfativa es crucial en las diferentes instancias de la vida de los insectos. Los individuos de la colmena se encuentran expuestos a una multitud de olores desde los estadios preimaginales. Algunos de ellos son feromonas, señales que intervienen en la organización y regulación de las diferentes tareas de la colmena. La feromona real, por ejemplo, mantiene la cohesión social y afecta a todos los individuos de la colmena (Winston, 1987). La feromona de cría señala el nivel de saciedad de las crías y modula: 1- la actividad de cuidado de la cría entre las nodrizas y de puesta de huevos de la reina (Sagili y Pankiw, 2009) y 2- la actividad de las recolectoras de polen (Pankiw, 2004). La feromona mandibular de la reina incluso altera los niveles de aminas biogénicas como la dopamina en el cerebro de las abejas jóvenes (Beggs *et al.*, 2007), afectando su desempeño durante el condicionamiento aversivo (Vergoz *et al.*, 2007).

A su vez, los individuos adultos se encuentran expuestos desde edades muy tempranas a los olores de los recursos florales almacenados en la colmena. En este contexto, durante etapas tempranas de su vida adulta se encuentran expuestos a experiencias olfativas donde se moldea y configura su espacio perceptual. Arenas y Farina (2008) han mostrado que aquellas abejas que conforman memorias olfativas entre el quinto y el octavo día tras la emergencia del adulto muestran mejor retención que otros grupos de edad, anteriores o posteriores. Asimismo, las experiencias olfativas en ese período parecen apuntalar la retención de memorias olfativas de olores novedosos adquiridos más tarde en la vida del individuo (Arenas *et al.*, 2009a). Este efecto resulta específico para el tipo de experiencia, ya que, los autores muestran que la exposición al olor como estímulo ambiental no apareado a refuerzo apetitivo no produce efectos significativos en la retención en grupos posteriores. De modo correlativo, la

evaluación del patrón de actividad del primer centro de procesamiento olfativo, el lóbulo antenal, muestra cambios a edades cercanas al inicio de la recolección (17 días) para aquellos individuos que han recibido estimulación olor-recompensa durante el período 5-8 días, con la consecuente modificación del espacio de representación olfativo. Este cambio abarca no sólo al olor experimentado, sino que se puede generalizar a compuestos similares (Arenas *et al.* 2009b). Así se han observado cambios morfológicos diferenciados y específicos para los olores presentes en el momento de la exposición (Arenas *et al.*, 2012). De allí que las experiencias tempranas modifican cómo los individuos procesarán futuras experiencias olfativas. En la sección siguiente daremos cuenta cómo de algunos mecanismos en virtud de los cuales estas experiencias tempranas pueden incidir significativamente en la recolección de néctar.

1.2.2.4 Canales extensos de información: la trofalaxia

Hemos descrito la importancia que la *concepción clásica* concedía a la danza de las abejas como organizador de la actividad recolectora de la colmena. Ahora bien, la danza no es frecuente entre recolectoras que visitan parches florales de media y baja productividad (Farina 1996, Sherman y Visscher 2002). Asimismo, su alcance social es limitado, en tanto afecta a los individuos en la vecindad y suele desplegarse en una región restringida de la colmena, cerca de la entrada, donde se encuentran recolectoras y procesadoras de néctar. En este sentido, se han estudiado otros posibles mecanismos que transfieren información sobre los recursos florales recolectados en el exterior.

Ya hemos hablado de la trofalaxia (Fig. 1.4) como el mecanismo de transferencia de material por el cual se establece el reparto de la actividad recolectora, el procesamiento, distribución y el almacenamiento de néctar en sub-labores que involucran a recolectoras y procesadoras. De manera complementaria, varios trabajos

experimentales han abordado su potencialidad como mecanismo de transferencia de información. Los datos en arenas experimentales muestran que las abejas recolectoras (capturadas en fuentes de alimento) codifican diferentes parámetros de la productividad de las fuentes de alimento visitadas al transferir néctar a una receptora en un contacto trofaláctico. En particular, la tasa de descarga de néctar aumenta con flujos crecientes de solución azucarada en las fuentes de alimento visitadas (Farina y Núñez 1991, Tezze y Farina, 1999; Wainelboim y Farina, 2000). Las abejas receptoras a su vez se muestran sensibles a estas variables. Mediante estudios termográficos y comportamentales en colmenas experimentales, Farina y Wainelboim (2001a), han mostrado que a mayor tasa de transferencia de néctar la abeja receptora aumenta su temperatura torácica más rápidamente, lo cual modularía positivamente su estado de actividad. De este modo, la información sobre la productividad de la fuente podría traducirse en cambios en la actividad de la colmena. Por ejemplo, las procesadoras que reciben un contacto de recolectoras que han visitado alimentadores con diferentes flujos de néctar muestran correlativamente diferentes umbrales para el almacenamiento de néctar (Pírez y Farina, 2004).

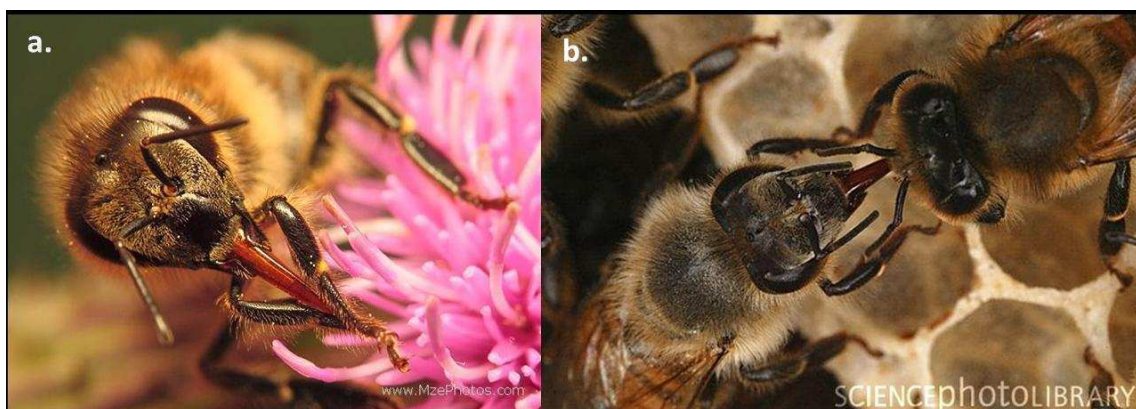


Figura 1.4. a) Abeja recolectora libando néctar en una flor b) Abejas transfiriéndose alimento boca a boca (trofalaxia) dentro de la colmena. La receptora, a la izquierda, extiende su probóscide, tocan las piezas bucales de las dadora (derecha) y con transferencia de alimento.

Más allá de la información codificada en el contacto trofaláctico, la experiencia de los individuos recolectores en la fuente de alimento modula otros aspectos del comportamiento interactivo que podrían afectar el alcance social de la información que distribuyen. Por ejemplo, la demora hasta el primer contacto de descarga a un receptor se encuentra relacionada inversamente con la carga del alimentado almacenado en el buche de la abeja dadora y con el flujo de néctar experimentado (Farina y Núñez, 1993). Por su parte, la cantidad de contactos de descarga por minuto que efectúa una recolectora al regresar a la colmena se incrementa al experimentar un mayor flujo de néctar en las fuentes de alimento (inversamente, su tasa de contactos de pedido disminuye). Asimismo, a mayor productividad, el individuo permanece menos tiempo en el nido (Farina, 1996).

Farina (1996) señala, a la luz de sus datos, que el comportamiento trofaláctico se muestra menos variable entre individuos y muestra una relación más robusta con la productividad de los alimentadores que la danza de reclutamiento. En un trabajo posterior, De Marco y Farina (2001) encuentran que el comportamiento trofaláctico en la colmena se ajusta rápida y precisamente ante los cambios en la productividad en las fuentes de alimento. Esta evidencia sugiere que la trofalaxia constituye un canal confiable de transferencia de información sobre el estado actual de las diversas entradas de néctar en la colmena.

En cuanto a su alcance social, diferentes experimentos muestran que una entrada reducida de alimento líquido se distribuye rápidamente por trofalaxia a la mayoría de los miembros de la colonia en el reducido lapso de unas pocas horas (Nixon y Ribbands, 1952; DeGrandi-Hoffman y Hagler, 2000).

Más allá de la información que se *codifica* en el contacto trofaláctico, el individuo receptor tiene acceso directo a información adicional: las cualidades del néctar, a sus claves gustativas, como la concentración de sacarosa en el néctar, y olfativas, como un olor floral particular o su intensidad o concentración, que pueden ser informativas para los individuos en la colmena, modificando su estado interno (Jablonka, 2002). Dado el alcance global de la trofalaxia, los individuos podrían convertirse mediante la expresión de estos cambios de estado en una fuente local de información global sobre los diferentes aspectos del estado de recolección para otros individuos de la colmena (Mitchell, 2006), es decir con muestrear algunos individuos se podría conocer que es lo que sucede dentro de la colmena.

En este sentido, Pankiw y colaboradores (2004) encuentran que la distribución de información gustativa asociada a la recolección de soluciones azucaradas se traducía en la modulación de los umbrales de respuesta al azúcar no sólo entre las recolectoras, sino entre individuos jóvenes afectados a tareas en el interior de la colmena. Martínez y Farina (2008) establecen experimentalmente que estos cambios ocurren tras recibir contactos trofalácticos.

Las claves olfativas vinculadas al néctar, por su parte, ofrecen información sobre los tipos florales que ingresan en la colmena. Las receptoras de néctar aromatizado pueden conformar memorias olfativas asociativas de largo término incluso tras haber recibido un único contacto trofaláctico (Gil y De Marco, 2005). Ya en experimentos en la colmena, se ha reportado que los individuos pueden establecer en el interior del nido memorias asociativas olfativas vinculadas a los recursos florales recolectados en el exterior (Farina *et al.*, 2005, 2007). El amplio alcance social de la distribución de estos recursos vía trofalaxia genera memorias olfativas en los diferentes grupos de edad,

incluso aquéllos que se encuentran realizando tareas en el interior de la colmena (Grüter *et al.*, 2006).

En este sentido, Arenas y colaboradores (2007, 2008) han hallado que cuando se ofrece alimento aromatizado dentro de la colmena, las preferencias recolectoras de las abejas se sesgan al buscar recursos. En el contexto de tareas en el interior de la colmena se ha observado, por otra parte, que las procesadoras tienden a recibir néctar de dadoras que portan un olor experimentado en eventos previos recientes de recepción (Goyret y Farina, 2005a). En esta dirección, las recolectoras que traen un néctar con olor conocido en interacciones previas en la colmena tienen más receptoras de néctar y más seguidoras de danza que aquéllas cuyo néctar presenta un olor novedoso (Grüter y Farina, 2009b).

Según Grüter y colaboradores (2013) las procesadoras no reciben al azar de cualquier receptora sino que lo hacen de aquellos individuos que tienen un olor conocido. En base a esto implementaron un modelo de agentes afín con los trabajos de Anderson y Ratnieks (1999a). Simularon dos grupos, ambos con procesadoras y recolectoras; ambos grupos recolectan y procesan recursos diferentes y distinguibles entre sí, por ejemplo, con néctar de diferentes olores. Proponen dos mecanismos para la cohesión de estos equipos de recolección y procesamiento: uno de atracción por el recurso conocido; el otro, de rechazo por el recurso. En ambos casos encuentran desviaciones en ciertas variables con respecto a la situación de descarga de néctar al azar: el número de receptoras total medio por dadora, el número máximo medio de receptoras simultáneas, el tiempo hasta la primera trofalaxia de descarga y el tiempo total hasta completar la descarga del buche. De este modo, experiencias que generen estos sesgos, como eventos de aprendizaje, pueden acaparar cambios en la actividad recolectora de néctar. Volveremos sobre esta cuestión hacia el final de esta Tesis.

Al mismo tiempo, se ha documentado que las memorias asociativas adquiridas a temprana edad y vinculadas a la circulación de alimento aromatizado duran hasta diez días (Grüter *et al.*, 2009). Dado ese lapso, las memorias pueden ser evocadas en el contexto de una tarea diferente de las labores que llevaba a cabo en el contexto de su adquisición. En este sentido, los datos de Balbuena y colaboradores (2012b) sugieren que experiencias olfativas en el interior de la colmena en edades pre-recolectoras pueden sesgar más tarde (hasta ocho días después) comportamientos vinculados con el reclutamiento, cuando se desempeñan como recolectoras. En efecto, se observa que los individuos tienden a preferir seguir a danzarinas con el olor que estaba apareado a un refuerzo apetitivo a una edad temprana. De manera consistente, se verifica una mayor proporción de abejas reclutadas a alimentadores con olor conocido en comparación con otros con un olor novedoso.

Recapitulando, aspectos plásticos del comportamiento de los individuos parecen encontrarse vinculados con fenómenos que podrían regular la actividad recolectora de néctar. El aprendizaje y memoria son mencionados como componentes relevantes del comportamiento recolector individual en abejas (Wenner *et al.*, 1969; Menzel, 1993; Reinhard y Srinivasan, 2009), pero sólo recientemente se los ha considerado como un mecanismo potencialmente importante en el funcionamiento colectivo de la colmena (Farina *et al.* 2012; Grüter *et al.*, 2013). En este sentido, se vuelve relevante el estudio de los diferentes parámetros de la experiencia que inciden en la dinámica de las memorias y cómo éstas se imbrican en el comportamiento social de los individuos. En particular, junto a la evidencia citada existe un corpus extenso de estudios controlados en el laboratorio y en el campo sobre el aprendizaje, la memoria y el procesamiento sensorial en abejas melíferas (Menzel, 1999; Giurfa 2007) que delinean en conjunto un universo cognitivo rico y complejo.

Al considerar la evidencia experimental y teórica previamente expuesta, nos encontramos con fenómenos con potencial regulatorio de la actividad recolectora (desde sus diferentes componentes) que pueden intervenir ya no en el plazo inmediato, sino también en el largo término

Por otra parte, la prolongada duración reportada de las memorias olfativas apetitivas asociadas al néctar recolectado en el exterior y su potencialidad de ser transferidas entre contextos correspondientes a distintas tareas, sugiere que sus efectos sobre la recolección social de alimento se extienden en el largo término. Comprender adecuadamente estos efectos regulatorios implica involucrar no sólo a las procesadoras de néctar. Incluso podríamos incluir grupos aún más jóvenes como las nodrizas y las limpiadoras de celdas, puesto que estas en definitiva son las receptoras terminales en la red de distribución de alimento e información y además, futuras procesadoras y luego recolectoras de néctar.

Más aún, algunos parámetros demográficos originados en la organización de la colmena por medio del polietismo etario podrían cumplir un rol causal en la dinámica de la circulación, la persistencia y el uso de la información social sobre los recursos explotados por la colmena.

1.3 Aprendizaje y memoria

El entorno perceptual de los animales presenta una matriz compleja de estímulos de la cual deben ser capaces de establecer cuáles son útiles para sobrevivir. En ese marco, las experiencias previas permiten diferenciar los estímulos relevantes de los que no lo son.

La habilidad de aprender se encuentra presente en casi todos los animales, y es a través del aprendizaje asociativo que pueden extraer reglas y estructuras para anticiparse a los eventos relevantes del entorno en el que viven (Pavlov 1927, Kandel *et al.* 1992, Carew 2000).

1.3.1 Aprendizaje asociativo clásico y operante

El aprendizaje asociativo surge al establecerse una asociación entre dos o más estímulos contingentes. Este tipo de asociación permite establecer relaciones predictivas entre los eventos que coexisten en el medio ambiente, de modo de reducir la incertidumbre del animal (Mackintosh 1994), a la vez que el animal modifica su comportamiento por las experiencias previas (Giurfa 2007).

Si bien en la complejidad de los ambientes naturales, los animales requieren la integración de diferentes modalidades sensoriales para formar memorias que les permitan predecir eventos relevantes (Mackintosh 1994), bajo condiciones experimentales, los animales pueden ser condicionados a responder ante una estimulación mucho más reducida y controlada. En un condicionamiento simple, por ejemplo, el individuo aprende la contingencia entre un estímulo neutro o condicionado (EC), que en un principio carece de significado, y un estímulo incondicionado (EI) que genera una respuesta refleja en el individuo experimental. El vínculo que se genera al asociar ambos estímulos durante el condicionamiento, permite al animal anticipar su respuesta refleja con la sola presentación del EC.

Suelen distinguirse dos clases de condicionamiento simple: el condicionamiento clásico (Pavlov 1927) y el condicionamiento operante (Skinner 1938). En el condicionamiento clásico los animales aprenden a asociar un estímulo inicialmente neutro o condicionado (EC) que en un principio carece de significado, con un estímulo

incondicionado (EI), biológicamente relevante, que es capaz de generar por sí mismo una respuesta conspicua y, en muchos casos, refleja en el individuo. Al generarse un vínculo entre ambos estímulos durante el condicionamiento, el animal es capaz de anticipar su respuesta ante la sola presencia del EC. (Fig. 1.5).

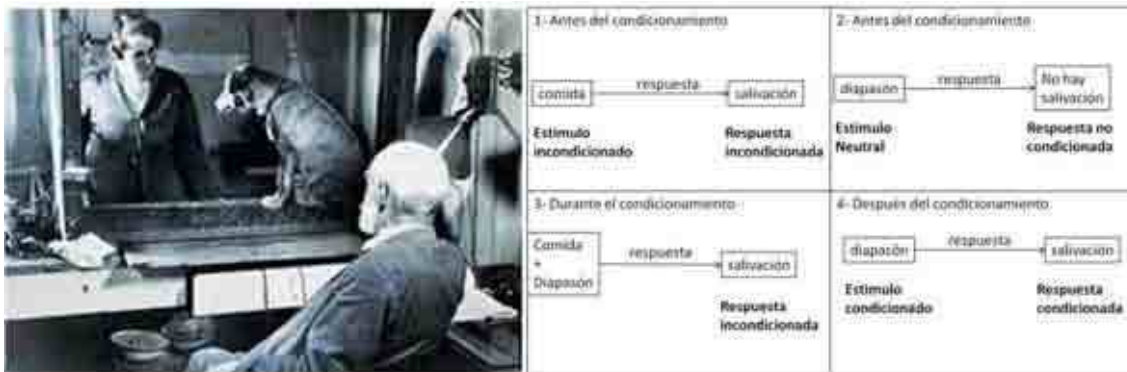


Figura 1.5. Condicionamiento clásico. A la izquierda, Ivan Pavlov con uno de sus colaboradores junto al dispositivo utilizado para estudiar los efectos del condicionamiento sobre el individuo experimental. A la derecha, detalle del protocolo experimental utilizado para lograr condicionamiento.

El condicionamiento operante (Skinner 1938) es aquel mediante el cual los sujetos experimentales aprenden a asociar un comportamiento propio con una recompensa: ante un estímulo se produce una respuesta que puede ser reforzada de manera positiva o negativa, provocando que la conducta, llamada respuesta operante (RO), se fortalezca o debilite. El clásico experimento de “la caja de Skinner” ilustra este tipo de condicionamiento. Esta experiencia mostró que una rata era capaz de aprender a accionar una palanca (RO) para obtener alimento (refuerzo positivo) y que, a través de los sucesivos eventos de entrenamiento, el individuo era capaz de aprender que su respuesta motora antecedió a la obtención del refuerzo (Fig. 1.6).

Ambos tipos de aprendizaje asociativo permite generar una predicción, es decir, le otorgan al estímulo condicionado (en el condicionamiento clásico) o a la respuesta operante (en el condicionamiento operante) cierto valor predictivo conforme se

establece el vínculo entre ellos. Este vínculo puede variar fuertemente dependiendo, entre otras cosas, de la intensidad, el intervalo entre presentaciones o de la relevancia o relación que existe entre la naturaleza de los estímulos que pretenden ser asociados (Balsam, 1985; Rescorla *et al.*, 1985; Bhagavan y Smith, 1997).

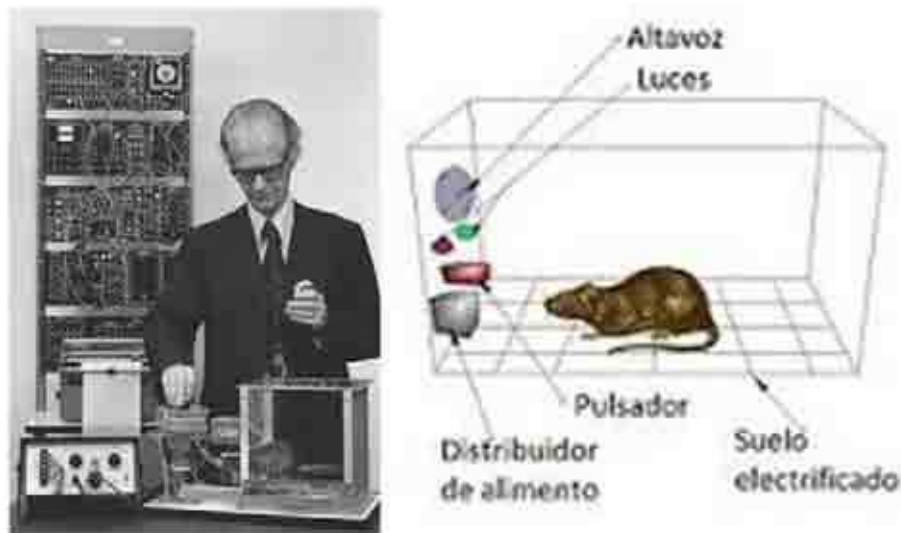


Figura 1.6. Condicionamiento operante. A la izquierda, Burrhus Frederic Skinner (1904-1990) junto a su dispositivo experimental. A la derecha, la “caja de Skinner” en detalle.

1.3.2 Aprendizaje y memoria en *Apis mellifera*

La recolección en las abejas melíferas es un comportamiento que presenta una estructura secuencial de eventos de aprendizaje separados por intervalos de tiempo que van desde unos pocos segundos hasta meses. Se cree que las distintas fases de la memoria de largo término (MLT) están definidas según esa secuencia (Menzel 1999).

Cuando una abeja llega a un parche floral, puede visitar muchas flores similares, mientras establece asociaciones entre sus características y la recompensa obtenida. En esta situación, en donde varios eventos de aprendizaje pueden ocurrir dentro de un mismo parche floral y donde los intervalos entre eventos son breves, se cree que la abeja establece memorias de corto término (también llamada “memoria de trabajo”) que le

permitirían mantener una memoria activa durante el tiempo que permanece en el parche. Al agotarse los recursos del mismo, la abeja puede viajar a otros en donde, según las condiciones, las memorias establecidas anteriormente pueden ser reforzadas o alteradas. En este caso, los intervalos entre eventos serán mayores (entre parches), lo que se cree que da lugar a la formación de memorias de mediano término o de corto término tardías. Estas memorias permitirían a la abeja tomar decisiones entre lo similar y lo diferente (Menzel 1999) por ejemplo, al decidir si es conveniente permanecer en un parche distinto al previamente visitado o buscar otro similar. Por último, los eventos asociativos entre los sucesivos ciclos de recolección, que pueden extenderse por horas o incluso días, darían lugar a MLT, una fase que en la abeja perdura por más de 72 horas luego del aprendizaje.

1.4 Herramientas formales

Hemos introducido una variedad de aspectos potencialmente relevantes en el funcionamiento de la colmena. Su integración en un modelo teórico requiere considerar con cuidado las cualidades del sistema y sus componentes de nuestro interés. Existe una variedad de herramientas formales para la construcción de modelos matemáticos y computacionales, cada una con sus particularidades, ventajas y limitaciones.

Dado nuestro interés en las experiencias individuales y la diversidad de estas experiencias en una población, utilizaremos un paradigma de modelado centrado en los individuos. En este caso, optamos por el Modelado Basado en Agentes, que introducimos y caracterizamos de manera sumaria en la sección 1.4.1.

Por su parte, uno de los aspectos de la experiencia de los individuos que más nos interesan se encuentra vinculado con el aprendizaje. Existen modelos y reglas clásicas de aprendizaje utilizables varios de los fenómenos cognitivos potencialmente relevantes en la colmena. Asimismo, muchos de estos modelos encuentran fuerte afinidad con los modelos conexionistas, un marco interesante para eventuales ampliaciones de la representación de la representación de las experiencias. Presentaremos brevemente un modelo clásico de aprendizaje asociativo clásico en la sección 1.4.2 y delinearemos algunos elementos del paradigma conexionista en la sección 1.4.3.

Por último, la colmena contiene en sí una población estructurada y dinámica: dada la relevancia que la dinámica poblacional en la circulación y persistencia de la información vinculada con los recursos florales, también mencionaremos en la sección 1.4.4 algunos modelos de dinámica de poblaciones e historia de vida de los individuos.

1.4.1. Modelado basado en agentes

El modelado basado en agentes (MBA o ABM, por sus siglas en inglés) es un paradigma computacional relativamente reciente que se propone modelar los sistemas a partir del conjunto de *agentes* en interacción que lo componen. Las entidades individuales de un sistema serán consideradas *agentes* en tanto sean autónomos en dos sentidos: que sean identificables, es decir, diferenciables de su entorno por algún atributo o conjunto de atributos y que se encuentren dotados de un sistema de reglas que regulen su comportamiento sin control externo directo. Para esto, los individuos deben contar con variables y atributos que caractericen su estado interno en cada momento, así como con reglas que definan cómo perciben y procesan información proveniente del entorno y cómo comportarse a partir de la integración de estado interno y estímulos

externos. Del mismo modo, también se establecen criterios que dan lugar a los rangos de las interacciones: o bien locales, donde un individuo tiene acceso a un número limitado de otros agentes, o bien globales, donde interactúa con todos los individuos del sistema.

Según varios autores, el uso de ABM permite “capturar la emergencia” (Bonabeau, 2002). Vale decir, estos modelos nos permitirían establecer conjuntos de condiciones y comportamientos plausibles en los individuos tales que, en interacción, generan propiedades globales irreducibles a las de sus componentes. En particular, nos permitirían poner a prueba diferentes conjuntos de mecanismos a la hora de “reconstruir” un patrón global observado. Asimismo, el trabajo con individuos vuelve más intuitivo el diálogo entre los datos experimentales y observacionales y el modelo.

Por otra parte, allí donde otros enfoques, como el modelado con ecuaciones diferenciales, presentan dificultades, este paradigma resulta robusto, como en aquellos sistemas en los que los individuos o el entorno son altamente variables y heterogéneos. Por un lado, en muchos casos la trama de interacciones entre agentes es heterogénea, como ocurre en modelos donde los individuos se encuentran confinados a un rango espacial limitado. La representación de *individuos* que alternan entre estados *discontinuos* en el tiempo es otro problema para el tratamiento con ecuaciones diferenciales. Por otro lado, el comportamiento de los individuos frente a un entorno similar puede variar radicalmente al encontrarse condicionados por sus historia previas, mostrándose *dinámicamente incoherentes* (Castiglione, 2006). En este sentido, una aproximación centrada en los individuos permite un tratamiento más sencillo e intuitivo del papel de la experiencia en el comportamiento de los individuos y en la trama de sus interacciones.

Por último, la flexibilidad del paradigma nos permite crear modelos híbridos con herramientas provenientes de otros paradigmas de modelado según las peculiaridades del sistema bajo estudio, como redes neuronales artificiales (Sun, 2006) o ecuaciones diferenciales (Theraulaz *et al.*, 1998).

Este paradigma de modelado se ha utilizado ampliamente en el abordaje de problemas económicos y financieros (Axelrod, 1997; Ehrentreich, 2008), frecuentemente vinculados con la toma de decisiones bajo supuestos de racionalidad (Sumpter, 2006). En los últimos treinta años, asimismo, con el incremento del poder de cálculo provisto por las computadoras, se ha verificado un uso creciente en ecología y en comportamiento animal dentro de un contexto ecológico y social, entre los cuales ya hemos mencionado algunos ejemplos exitosos (de Vries y Biesmeijer, 1998). El paradigma se encuentra en crecimiento, con una comunidad amplia trabajando en aspectos teóricos y prácticos (Grimm y Railsback, 2005, 2012).

1.4.2. Modelo de aprendizaje asociativo por eventos: el modelo de Rescorla-Wagner

El modelo de Rescorla-Wagner (Rescorla y Wagner, 1972) es un modelo formal de las circunstancias en las que tiene lugar el condicionamiento pavloviano. Describe los cambios en la *fuerza asociativa* entre un estímulo condicionado EC y el estímulo subsecuente (estímulo incondicionado, EI) como resultado de un ensayo de condicionamiento. En particular, el modelo sugiere que los mecanismos de asociación no sólo evalúan la coocurrencia de eventos, sino que lo hacen en un contexto más amplio de eventos. En particular, el aprendizaje tiene lugar gracias a que la *coocurrencia no se encuentra prevista por el valor vigente de la fuerza asociativa*.

El modelo propone una descripción de una fuerza asociativa teórica mediante una regla de aprendizaje en el cual los cambios en la asociación entre estímulos dependen no sólo de su estado presente, sino también de otros estímulos concurrentes. En un ensayo con un estímulo compuesto, AX , seguido por un estímulo incondicionado EI , las reglas para el cambio de la fuerza asociativa de A y X son:

$$\Delta V_A = [\alpha_A \beta_1](\lambda_1 - V_{AX})$$

y

$$\Delta V_X = [\alpha_X \beta_1](\lambda_1 - V_{AX})$$

donde

$$V_{AX} = V_A + V_X$$

En esta expresión λ_1 es el máximo nivel de condicionamiento que puede producir el EI representa el límite del aprendizaje. Los valores α y β son parámetros dependientes, respectivamente de las propiedades del EC y del EI . En cada ensayo se compara el valor actual de la fuerza asociativa V_{AX} con λ_1 y la diferencia es tratada como un error que se corrige, generando un cambio en la fuerza asociativa (ΔV). Se trata entonces de un modelo de corrección de errores. En este sentido, la regla es, según observa Rescorla (2008) idéntica a algoritmos de aprendizaje como la regla de Widrow y Hoff (1960) utilizados en paradigmas conexionistas de aprendizaje supervisado. En la próxima sección se tocará brevemente esta cuestión.

Por último, el modelo de Rescorla-Wagner presenta una serie de limitaciones para predecir correctamente ciertos fenómenos de aprendizaje en el laboratorio y no considera las relaciones temporales entre estímulos. Sin embargo, ha sido ampliamente utilizado e incluso extendido para abarcar otros fenómenos de aprendizaje. Como veremos en el capítulo 2, nos proporciona un criterio eficaz y económico para

representar el aprendizaje en el contexto de la colmena en un modelo de baja resolución temporal.

1.4.3 Modelos conexionistas

En ciencias cognitivas, se dicen conexionistas aquéllos que esperan explicar algunas de las propiedades superiores del cerebro humano por medio de *redes neuronales artificiales* (Garson, 1997(2015), Haykin, 2009). Aunque nosotros no aspiramos a abordar esa clase de problemas, algunos conceptos utilizados en esta Tesis son afines a las herramientas y conceptos del conexionismo, por lo que presentaremos algunos de sus elementos. Las *redes neuronales* son modelos simplificados del cerebro compuestas por un gran número de unidades de cómputo, análogos simplificados de las neuronas biológicas, unidas entre sí con fuerzas de valor variable. Estas fuerzas de conexión son denominadas pesos sinápticos. En la Fig. 1.7b se puede apreciar una neurona típica de estos modelos, que integra linealmente sus entradas para luego ponderarlas con una función de salida. A imagen de un cerebro, una red neuronal tiene diferentes *capas*: una de entrada, que recibe la información que se procesa, unidades de salida, que reflejan el resultado del procesamiento y, llegado el caso, unidades *ocultas*. Imaginándolo como una representación de un sistema nervioso, las unidades de entrada podrían analogarse a neuronas sensoriales y las de salida a neuronas motoras.

Dada la constante referencia al sistema nervioso, una red neuronal debe poder adaptarse, cambiar su patrón de respuestas frente a una entrada en el tiempo. En este sentido, puede definirse una red neuronal como un procesador distribuido en paralelo, conformado por unidades simples con una propensión para almacenar experiencias y utilizarlas más tarde (Haykin, 2009). Así:

1. El *conocimiento* (*knowledge*: Haykin, 2009, p.2) es adquirido por la red por medio de un proceso de aprendizaje a partir del entorno.
2. El *conocimiento* se almacena en las fuerzas de conexión entre neuronas, denominadas pesos sinápticos (*synaptic weights*).

El proceso de aprendizaje tiene lugar gracias a un algoritmo de aprendizaje, cuya función es modificar los pesos sinápticos de la red de neuronas de modo ordenado y según pautas de su diseño.

El cambio se produce sobre la base del patrón de activación de la red neuronal y su consecuencia es el cambio del patrón de activación de la red neuronal. Consideremos una red en capas con proyecciones unidireccionales (*feedforward*) como la ilustrada en la Fig. 1.7 (a). Cada unidad de entrada tiene un valor de salida, denominada *valor de activación* que codifica alguna característica del entorno externo. La unidad de entrada proyecta su valor de activación a las unidades ocultas a las que se encuentra conectada. Cada una de estas unidades ocultas calcula a su vez su propio valor de activación dependiendo de los valores de activación que reciben de todas sus entradas ponderadas por sus pesos sinápticos (Fig. 1.7, b). Así, desde una capa se transfieren valores de activación a la siguiente hasta alcanzar la capa de salida, y la información de entrada se propaga a toda la red.

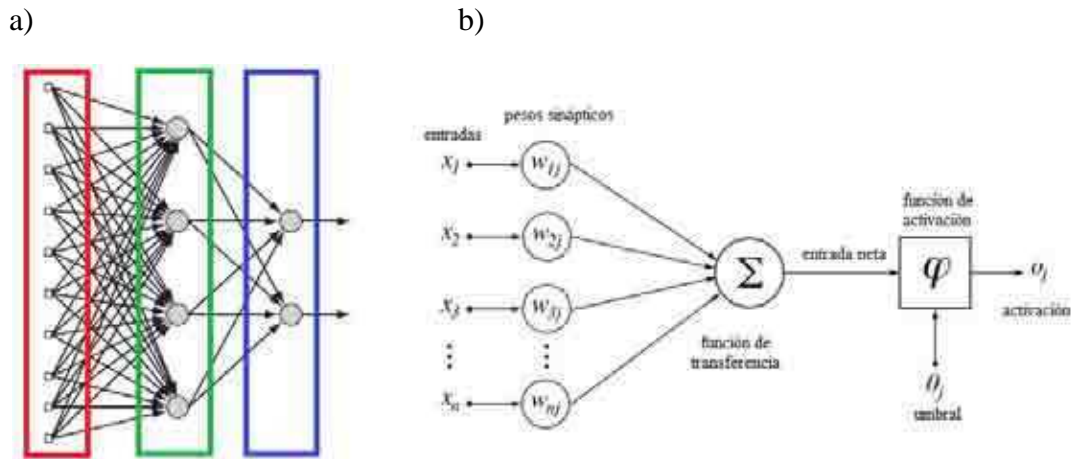


Figura. 1.7 (a) Una ejemplo para la estructura de una red neuronal. En este caso se trata de una red estructurada en capas con conexiones de alimentación hacia adelante (*feedforward*). Se pueden identificar las diferentes capas por su papel: en rojo, de entrada, que procesan las entradas del entorno; recuadradas en verde, unidades ocultas; en azul, unidades de salida. (b) Una neurona típica en una red neuronal. Recibe una serie de entradas que pueden provenir del exterior o de otras neuronas. Estas entradas son ponderadas por los pesos sinápticos, la medida de la fuerza de conexión entre las neuronas, y son luego linealmente sumadas. La respuesta dependerá de este valor de integración de entradas moduladas por un umbral θ_j y de la función de salida, que puede tener diferentes formas: lineal, no lineal continua o una función escalón. Esta salida puede ser la entrada a otras neuronas o bien ser parte de las unidades de salida de la red

Existen diferentes paradigmas de redes neuronales artificiales, que presentan diferencias conceptuales en los algoritmos de aprendizaje. Se ha hablado del modelo de Rescorla-Wagner, como una regla de corrección de errores. El paradigma de aprendizaje supervisado sigue una premisa similar pero corrigiendo los pesos sinápticos de todas neuronas de la red. Se define un conjunto de entrenamiento que consiste en valores de entrada y de salidas deseadas para esas entradas. Para un patrón de entrada dado se compara la salida de la red, resultante del patrón de actividad de la red, con la salida deseada para ese patrón: la diferencia se corrige mediante una regla de aprendizaje similar a la de Rescorla-Wagner, la regla Delta (Haykin, 2009).

Como se puede ver, es un modelo de aprendizaje distribuido, donde el comportamiento de la red emerge de las interacciones de sus componentes. En este

sentido, su patrón de actividad es robusto y tienen la peculiaridad de poder generalizar a ejemplos no incluidos en el *set* de entrenamiento.

1.4.4 Modelos de dinámica de poblaciones e historia de vida

Para la segunda mitad del siglo XX, se contaban en la bibliografía de la ecología de poblaciones modelos que daban cuenta de la evolución temporal de poblaciones estructuradas en grupos etarios o estadios de desarrollo, como el modelo matricial de Leslie (1945) o el de Lefkovitch (1965). Este último describía poblaciones estructuradas en estadios, conectados o bien por transiciones o por eventos de reproducción, donde estadios reproductivamente maduros aportaban a los primeros estadios nuevos individuos. En este sentido, este modelo muestra cierta afinidad con la colmena, dado la organización en grupos que tienen lugar en una secuencia, pero no se encuentran fuertemente determinados por la edad (Calderone, 1998).

En abejas melíferas en particular se han propuesto modelos de dinámica poblacional, algunos muy detallados (Schmickl y Crailsheim, 2007) y otros menos (Amdam y Omholt, 2003; Khoury *et al.*, 2011); pero siempre incluyendo mecanismos internos a los individuos y externos, tanto relativos al estado de la colmena como al ambiente externo al nido.

1.5.- Objetivos generales y particulares

Este trabajo de Tesis se encuentra en una intersección de varios campos, proponiéndose rescatar la complejidad de los individuos, sobre todo en la dimensión de sus experiencias. Por otra parte, existe el interés por estudiar las premisas teóricas que

fundamentan la extensión del horizonte temporal y social actual para comprender la regulación de la recolección de néctar. Este interés se apoya en la importancia evidenciada por estudios empíricos de las experiencias olfativas tempranas vinculadas a la circulación de néctar floral en el comportamiento de los individuos en el corto y el largo término.

El objetivo general de esta Tesis es estudiar y explicar, mediante modelos computacionales, la persistencia social de información olfativa vinculada con la entrada de alimento líquido en la abeja melífera. Por otra parte, nos proponemos construir modelos que nos permitan abordar el uso de esta información en el contexto de la regulación del comportamiento individual y colectivo en la recolección de néctar en las colonias de abejas melíferas.

Objetivos e hipótesis particulares:

Se ha visto que la información olfativa asociada a recompensa aprendida bajo condiciones de laboratorio, e incluso dentro de la colmena, puede ser recordada varios días (más de 10) después de haber ocurrido la adquisición de esa asociación (Arenas *et al.*, 2008; Grüter *et al.*, 2009; Balbuena *et al.*, 2012b).

Objetivo 1. Dados estos resultados experimentales, nos proponemos construir un modelo con un conjunto de supuestos tal que, una vez parametrizados, sea consistente con estas observaciones sobre la duración de las memorias olfativas tras un breve pulso de estimulación. En ese marco, se plantea explorar algunas propiedades teóricas del modelo, con algunas hipótesis como guía.

Hipótesis 1.1. Las memorias asociativas generadas durante la distribución de néctar aromatizado en la colmena en los grupos etarios más jóvenes de la colmena apuntalan significativamente la persistencia de la información olfativa en los grupos de edad

mayores (como las recolectoras de néctar), ya que los individuos, pasando de grupo en grupo a medida que su edad avanza, llevan consigo memorias suficientemente duraderas.

Hipótesis 1.2. En este sentido, existe un compromiso entre los parámetros demográficos por los que los individuos migran de un grupo de edad al siguiente y los parámetros individuales de decaimiento de la memoria y este compromiso se encuentra dentro del rango biológicamente plausible para estos parámetros. De este modo, cambios en variables demográficas resultantes de efectos poblacionales modificarán también la persistencia de la información social relacionada con recursos florales.

Este objetivo será abordado en el Capítulo 2.

Objetivo 2. Una vez reunidos los supuestos mínimos para un modelo nulo satisfactorio, se propondrá la construcción de un modelo más detallado del comportamiento de los tres grupos de edad de nuestro interés: recolectoras, procesadoras y nodrizas. En particular, se espera construir sobre la base del modelo presentado en el capítulo 2 de esta Tesis una serie de extensiones. Entre éstas se cuentan un submodelo detallado del control de la trofalaxia, contrastable con datos en arenas experimentales y en la colmena. Por otra parte, se propone diseñar una estructura de control de comportamiento para los tres grupos mencionados en ciclos de actividad en el contexto de la colmena. Finalmente se plantea la realización de un submodelo de aprendizaje que se encuentre integrado en el comportamiento del individuo de la colmena, de tal modo que sus experiencias olfativas previas puedan sesgar el comportamiento del individuo en el interior y el exterior de la colmena.

La propuesta de un modelo de estas características se presenta en el Capítulo 3.

Capítulo II:

Primeros modelos: Distribución de información vía trofalaxia en insectos eusociales. Persistencia de información en el largo término.

2.1 Introducción

En los insectos eusociales, una considerable parte de la división del trabajo se basa en el polietismo etario: los individuos realizan diferentes conjuntos de comportamientos o tareas en función de su edad (Wilson, 1976; Hölldobler y Wilson, 2014). Las tareas de la colonia se dividen con frecuencia en subtareas, como en el caso de la recolección de néctar que involucra a diferentes grupos de obreras (Anderson y Ratnieks, 1999b). Las abejas recolectoras arriban del exterior con néctar o agua y transfieren su carga líquida a las abejas receptoras en el interior de la colmena mediante contactos trofalácticos para luego reanudar su actividad fuera del nido. Las abejas receptoras pueden almacenar la carga recientemente recibida en celdas de néctar, alimentar a las larvas, y también pueden ofrecer nuevos contactos orales a otras compañeras del nido (Pérez y Farina, 2004; Grüter y Farina, 2007). Todos los individuos adultos de la colonia pueden estar involucrados en las transferencias directas de alimento líquido a través de los contactos trofalácticos, permitiendo que el néctar recolectado se distribuya rápidamente entre miles de individuos (en abejas melíferas: Nixon y Ribbands, 1952; Free, 1957; DeGrandi-Hoffman y Hagler, 2000). Durante estas interacciones sociales se transfiere a los receptores información asociada al alimento; a su vez las receptoras pueden volverse

dadoras, extendiendo una red de interacciones trofalácticas. Esto conduce a una amplia propagación de claves quimiosensoriales relacionados con los recursos que ingresan a la colonia (Pankiw *et al.*, 2004; Mitchell, 2006). Esta distribución de información modula el umbral de respuesta del azúcar (es decir, la concentración mínima de azúcar que provoca una respuesta apetitiva) de las receptoras (Pankiw *et al.*, 2004; Martínez y Farina, 2008). Además, las abejas receptoras de néctar pueden establecer memorias asociativas de largo plazo cuando el néctar contiene un olor (en abejas melíferas: Gil y De Marco, 2005; en hormigas carpinteras: Provecho y Josens, 2009). Incluso los adultos jóvenes que no se encuentran involucrados directamente en tareas de recolección de alimento pueden acceder a esta información (Grüter *et al.*, 2006). Como hemos mencionado, se ha visto en abejas melíferas que individuos que adquieren memorias en estadios muy tempranos durante la realización de tareas en el interior de la colmena pueden expresarlas en varios contextos en el marco de la recolección: como preferencias por fuentes de alimento con olores previamente conocidos en vuelos recolectores (Arenas *et al.*, 2008), o sesgos en el comportamiento de seguimiento de danza y reclutamiento (Balbuena *et al.*, 2012b) e incluso la respuesta olfativa en la evaluación en el laboratorio (en el paradigma REP; Grüter *et al.*, 2009). En este sentido, dado que se trata de contextos muy distintos, se verifica una generalización en el sentido de una evocación de la memoria a condiciones diferentes de las de su adquisición (Gerber *et al.*, 1996; Dudai, 2002, p. 106).

Así, se podría decir que la información en la colonia fluye en sentidos opuestos e involucra procesos que transcurren en diferentes escalas de tiempo (Fig. 2.1). Primero, la información se propaga rápidamente, en el orden de minutos a horas, desde abejas mayores a más jóvenes por medio de la trofalaxia (Naug y Smith, 2007). Por otro lado, a un ritmo mucho más lento, del orden de días o semanas, los individuos llevan consigo

memorias al efectuar transiciones de grupos más jóvenes a grupos de mayor edad (Grüter y Farina, 2009a, Grüter *et al.*, 2009 Balbuena *et al.*, 2012).

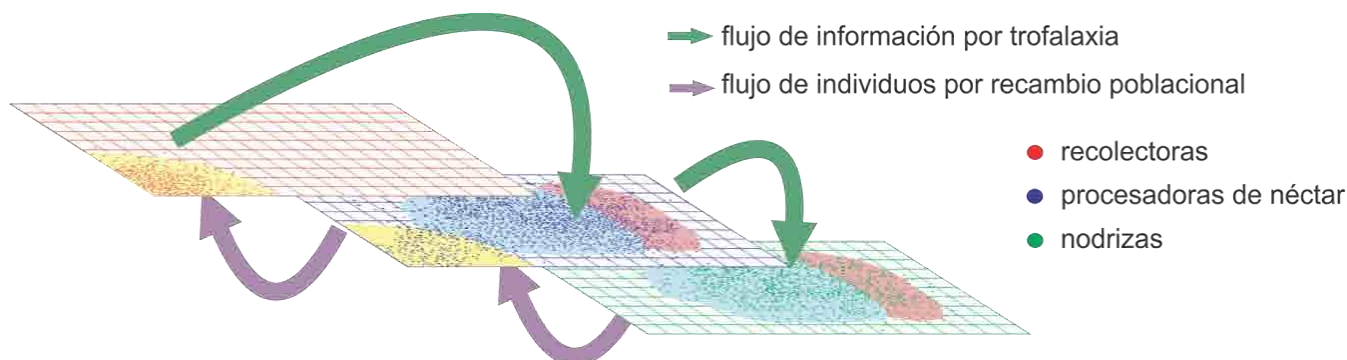


Figura. 2.1 Esquema de la circulación de información olfativa en la colmena. En cada capa se muestra la distribución de los individuos de los diferentes grupos de edad en la colmena. El área amarilla es el área de descargas, junto a la salida; el área celeste, en tanto, representa el área de cría. Distal a la entrada, en color salmón se encuentra el área de reservas de alimento. En cada capa se puede observar la distribución de cada grupo de edad. La información olfativa, rápidamente distribuida, circula desde los grupos más periféricos y de mayor edad a los de menor edad que cumplen tareas en la profundidad de la colmena. Asimismo, el flujo de individuos (algunos de ellos con memorias olfativas) tiene lugar desde los grupos más jóvenes a los mayores al menos un orden de magnitud más lento.

Si bien hay un esquema de tareas que se despliega a medida que los individuos envejecen, la edad no es el factor determinante de las tareas que éstos desarrollan en la colmena (Ribbands, 1952; Calderone, 1998; Amdam y Omholt, 2003). En este sentido, otros factores pueden reducir o prolongar el tiempo que los individuos permanecen en cada grupo comportamental. Bajo un conjunto dado de parámetros de aprendizaje, memoria (y olvido), la variación de estos tiempos de permanencia en cada grupo de edad podría afectar la persistencia de la información social vinculada a recursos florales. Las variaciones en la persistencia de esta información debido a cambios en la demografía podrían ser de interés por ejemplo en el contexto de los servicios de polinización. Dichos servicios se utilizan en cultivos cuyo rendimiento depende al menos parcialmente de insectos polinizadores. Generalmente se emplazan colmenas en

las cercanías de los cultivos de interés durante un lapso limitado; de lo contrario, se puede comprometer la salud de la colmena. En este lapso, se pretende maximizar la tasa de visitas de las abejas a las flores o inflorescencias al cultivo a polinizar. Evidencia reciente sugiere que las memorias olfativas previas con olores similares a los del cultivo estimulan salidas y reclutamiento, incluso durante el período en que la colmena aún se “estabiliza” en su nueva locación (Díaz, 2013). Ahora bien, una vez concluida la labor en una locación, antes de desplazar las colmenas a otra plantación del mismo cultivo, se hace un “blanqueo” de la colmena, es decir, se la debe llevar a una zona donde se encuentre flora nativa de modo tal que se recupere la salud de la colmena. En este contexto la dinámica de la persistencia social de la información se vuelve relevante.

Como se ha dicho en la Introducción General, el abordaje de estos escenarios hipotéticos no es sencillo. Por un lado, se dificulta la obtención de datos sobre procesos en marcha en la colmena o bien existen limitaciones para la manipulación experimental de un sistema complejo como la colmena de *Apis mellifera*. Frecuentemente el acceso experimental se encuentra limitado a patrones colectivos y algunos procesos de escala subpoblacional e individual. Incluso la intervención experimental en las variables de interés puede redundar en distorsiones en otros parámetros relevantes para la problemática bajo estudio. Por otra parte, la articulación de diferentes procesos en un sistema complejo resulta en dinámicas no lineales, frecuentemente impredecibles. En este sentido, los modelos teóricos proporcionan herramientas útiles para evaluar hipótesis en contextos complejos como el descrito en esta Introducción, en los que varios mecanismos se integran de manera no aditiva. Permiten primero identificar y formalizar diferentes procesos que tienen lugar en el sistema y estudiar cómo su interacción da forma a diferentes aspectos de la vida y funcionamiento en la colmena: desde el alcance y la persistencia social de información sobre el estado de la colmena en

algún aspecto particular hasta cambios en el comportamiento colectivo de recolección. Los modelos formales permiten incluso estudiar diferentes propiedades teóricas del sistema de interés, como sus condiciones para la estabilidad (si fuera el caso) o la existencia de diferentes comportamientos globales cualitativos en rangos biológicamente plausibles de los parámetros del sistema.

Los primeros abordajes sencillos de los sistemas biológicos, al reducir drásticamente el número de procesos en acción, permiten una primera comprensión de la interacción entre mecanismos. Estos primeros modelos pueden ser a su vez extensibles, de modo de permitir la incorporación de nuevos procesos y supuestos con el fin de reconstruir y explicar procesos globales del sistema.

Para abordar algunos de los problemas vinculados con la distribución y persistencia informativa, hemos construido dos modelos basados en agentes para la propagación de información olfativa por medio de la transferencia de alimento en una población estructurada en grupos etarios. Los individuos pueden establecer memorias olfativas asociativas como resultado de la co-presencia de un olor y un refuerzo apetitivo (el néctar). En ausencia de estimulación, los agentes olvidan. En nuestro modelo, los agentes se mueven de un grupo etario a otro, de acuerdo con datos empíricos.

2.1.2. Objetivos

Nos proponemos, en primer lugar, crear una plataforma conceptual para el desarrollo de modelos que permitan abordar la interacción entre recolección de recursos y aspectos cognitivos. Pondremos énfasis en la construcción de un modelo sencillo, plausible y

extensible de procesamiento sensorial, aprendizaje asociativo y memoria, así como módulos ampliables para la descripción del comportamiento.

En segundo lugar, estudiaremos mediante modelos formales la distribución de información olfativa en una población estructurada en grupos de edad, donde los individuos forman parte de diferentes grupos a medida que transcurre el tiempo. En particular, estamos interesados en cómo las experiencias tempranas (es decir, en grupos jóvenes, como las nodrizas) colaboran con la mejora de la persistencia de la información adquirida socialmente en los grupos de mayor edad, como recolectoras y procesadoras. En este sentido, analizaremos los efectos de los parámetros demográficos y de la entrada de néctar aromatizado en la colmena en la persistencia de la información en cada grupo de edad en este sistema.

Así, según se ha dicho, en los grupos de edad mayores, como las recolectoras y las procesadoras de néctar, la mayor o menor persistencia informativa puede deberse a las experiencias en ese grupo o a las que traen los individuos que provienen de grupos más jóvenes. En este sentido, se propone un primer modelo simplificado que permite discriminar entre las contribuciones a la persistencia de la información provenientes de las experiencias en los diferentes grupos de edad.

Se presentará un segundo modelo sencillo que simula la distribución de información olfativa por trofalaxia en el interior de la colmena. La población de la colmena virtual se encuentra estructurada en grupos de edad que se distribuyen diferencialmente en tres grandes espacios de la colmena. En este caso se ha parametrizado el modelo con datos experimentales. Nuevamente, se evaluará la sensibilidad de variables descriptivas de los procesos de adquisición y persistencia de

información social a cambios en los parámetros demográficos y vinculados a la entrada de néctar dentro de un rango biológicamente verosímil.

Con este último modelo esperamos reunir el primer conjunto de supuestos mínimos para un modelo consistente con resultados experimentales. Debido a los detalles en su conceptualización, el modelo proveerá una base para comparar y evaluar eventualmente el efecto del uso activo de memorias olfativas en el contexto de la distribución de néctar vía trofalaxia.

2.1.3. Hipótesis

- 1.- La dinámica de aprendizaje en cada grupo de edad durante la estimulación olfativa depende de la magnitud relativa de la estimulación y los parámetros de aprendizaje, pero es insensible a los parámetros demográficos.
- 2.- El sistema biológico se encuentra en un intervalo donde la persistencia de las memorias adquiridas por la distribución de néctar vía trofalaxia es sensible a los cambios en los parámetros demográficos y de aprendizaje y memoria.
- 3.- El aprendizaje en grupos de individuos de corta edad (edades tempranas) mejora significativamente la persistencia de la información en los grupos de mayor edad.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Generalidades y aspectos comunes

En esta sección presentamos dos modelos distintos que responden a propósitos diferentes que ya hemos descrito. El primer modelo permite mayor flexibilidad en los parámetros, mientras el segundo se ajusta más precisamente a la descripción de la circulación de néctar e información asociada en la colmena. Ambos comparten varios aspectos tanto conceptuales de diseño e implementación. Ambos modelos pueden ser descritos como sistemas estructurados en grupos de edad donde se distribuye información social entre los individuos. Con los dos es posible estudiar la dinámica de adquisición y persistencia de esa información social en el largo término. La distribución de la información se verifica por medio de contactos a individuos durante un *período de estimulación*. Definimos el período de estimulación como el lapso en el que los individuos tienen una probabilidad no nula de recibir contactos que aparean néctar (refuerzo apetitivo) y olor (estímulo condicionado), originando eventos de aprendizaje olfativo, por lo que también se denomina *fase de adquisición*. Fuera de este lapso, en caso de experimentar un evento de recepción de néctar, éste no se encontrará asociado a olor alguno. Cada grupo puede encontrarse expuesto a diferentes tasas de contactos por ciclo de actualización durante un período de estimulación.

Se abordarán ambos modelos mediante la definición de simulaciones-tipo, que denominamos *estudios*, con los que se analizarán diferentes propiedades de cada modelo. Estos *estudios* consisten en períodos de estimulación o secuencias específicas de alternancia entre períodos con y sin estimulación. Se realizan dos tipos de estudios para caracterizar el sistema:

1. *Estudio de adquisición de información.* Se simula un pulso prolongado de estimulación, iniciando así la *fase de adquisición*; las variables de interés cuantifican la magnitud y velocidad del aprendizaje olfativo que se verifica en cada grupo de edad.

2. *Estudio de la persistencia social de la información.* En este caso, a la fase de adquisición inicial generada por un pulso de estimulación sucede la *fase de persistencia* donde, en ausencia del olor presente en la fase de adquisición, la memoria de los diferentes grupos de edad decae hasta extinguirse. Las variables de interés miden la duración y el *alcance social* de las memorias en cada grupo de edad.

Es de destacar que en ambos casos la medida de la propagación de información en la colmena es la memoria en las diferentes subpoblaciones constituidas por los distintos grupos de edad. La definición de las variables expresadas conceptualmente en ambos estudios se apoya en este concepto. Se definen entonces un modelo y una medida de memoria que se presentan en la sección *2.2.1.2.1. Modelo de procesamiento, aprendizaje y memoria.*

En todos los casos se propone estudiar cómo son afectadas las variables asociadas a las diferentes fases por los parámetros que caracterizan a la estimulación, como su magnitud, y a la dinámica demográfica de la colmena vinculada al polietismo etario.

Ambos modelos comparten definiciones y medidas de memoria, a las que subyace un mismo modelo de aprendizaje y memoria. También tienen en común la escala social y un mismo modelo de historia de vida. Por último, presentan una misma escala temporal, no sólo por simular la persistencia de la información en el largo término, sino porque poseen la misma resolución temporal: comparten la unidad de actualización de la simulación, vale decir, la unidad atómica donde tienen lugar los

eventos simulados. Estos eventos ocurren en una *secuencia* en particular. Se detallan a continuación estos aspectos comunes antes de proceder con la presentación de las particularidades de cada modelo (en las Partes 1 y 2). Se definirán los eventos fundamentales de las simulaciones y su secuencia para después proceder a la especificación de los submodelos requeridos para su simulación. Una vez presentados los submodelos de procesamiento, aprendizaje y memoria y de historia de vida, se definirán formalmente las variables a medir y los parámetros de las simulaciones.

2.2.1.1 Secuencia de eventos

La unidad temporal de actualización o iteración es el tiempo de un ciclo de comportamiento, definido como un ciclo de recolección o de procesamiento de alimento (Anderson y Ratnieks, 1999a; Pérez y Farina, 2004). Se define su duración en 30 minutos, consistente con el rango de los datos experimentales y empleados en trabajos teóricos (Seeley, 1995; de Vries y Biesmeijer, 1998; Grüter *et al.*, 2013). En la secuencia de eventos que tiene lugar en cada actualización, cada evento se verifica en la totalidad de los individuos de la población antes de proseguir con el siguiente.

Para cada evento o elemento en la secuencia se especifica un submodelo particular, susceptible de extensión:

1. *Circulación de néctar*: establece el submodelo por el cual se define la cantidad de contactos que recibe cada grupo de edad, sea durante la fase de adquisición, donde los individuos reciben el néctar con olor, como durante la fase de persistencia, en la que el néctar no se encuentra aromatizado. Cada modelo posee su propio submodelo para la distribución de néctar, que serán presentados en las Partes 1 y 2 en que se han dividido las simulaciones.

2. *Actualización de las memorias* según si el individuo ha recibido un contacto con néctar aromatizado o no. Se especifica un submodelo de procesamiento de estímulos olfativos y gustativos, aprendizaje y memoria junto con una medida de *memoria olfativa*. Descrito en la sección 2.2.1.2.1.

3. Evaluación de *transición fuera del grupo de edad*. Constituye el submodelo de historia de vida de los individuos, que describe su trayectoria a lo largo de diferentes grupos de edad y su eventual remoción del sistema. Será descrito en la sección 2.2.1.2.2.

Ambos modelos simularán las horas de actividad diurna de la colmena. En este sentido, se asumirá que el decaimiento de las memorias tiene lugar durante el día, durante la realización de tareas (Menzel, 1999). El día de trabajo tiene 15 horas, comprendiendo 30 ciclos diarios.

2.2.1.2 Submodelos

2.2.1.2.1. Submodelo de procesamiento, aprendizaje y memoria

Cada individuo lleva en sí módulos que le permiten procesar los estímulos gustativos y olfativos presentes en el néctar, los cuales se le presentan durante un contacto trofaláctico: en el primer caso, pueden determinar la concentración de azúcares; en el segundo, la intensidad y la identidad del olor.

En segundo lugar, deben poder conformar memorias asociativas apetitivas olfativas específicas ante la presentación de néctar (refuerzo) con olor (estímulo condicionado). Del mismo modo, deben poder olvidar en ausencia de esta contingencia. Bajo el paradigma de condicionamiento clásico, en cada evento de aprendizaje los

individuos deben poder asignar un valor de refuerzo al estímulo condicionado. Del mismo modo, en ausencia de estímulos, ese valor tenderá a descender a medida que transcurra el tiempo.

Debe definirse asimismo cómo se expresa la memoria, es decir, la respuesta con la que se evalúa su expresión, así como el contexto de evaluación. Bajo los términos del condicionamiento clásico, la fuerza de esa memoria asociativa se mide por la transferencia de la respuesta incondicionada al estímulo condicionado. En el caso presente, se hará centro en el paradigma de respuesta de extensión de la probóscide (REP, en adelante; Takeda, 1961; Bitterman *et al.*, 1983), utilizado para evaluar en el laboratorio las memorias olfativas adquiridas por las abejas en la colmena en experimentos en los que se inspiran las simulaciones de este capítulo (Farina *et al.*, 2005; Grüter *et al.*, 2006, Grüter *et al.*, 2009).

Se diseña una red neuronal sencilla para simular estos diferentes aspectos (Fig. 2.2). La red neuronal comprende tres unidades: dos vías dedicadas al procesamiento de estímulos gustativos y olfativos y una unidad de respuesta, que recibe las proyecciones de ambas. El aprendizaje tiene lugar en las unidades olfativas a través de la modificación de los pesos sinápticos Wec , que median las entradas que representan los estímulos olfativos. Los cambios en el valor de Wec se encuentran controlados por una ligera variación de la regla de aprendizaje de Rescorla-Wagner (Rescorla y Wagner, 1972), con el objetivo de permitir el decaimiento del valor de los pesos sinápticos en ausencia de estímulos relevantes:

$$Wec_i(t+1) = \gamma Wec(t) + \eta EC_i(\lambda(EI) - Wec_i(t)) \quad (\text{ec. 2.1})$$

$Wec_i(t)$ es el valor de recompensa predicho por un estímulo condicionado $EC_i(t)$ en el ciclo t . El valor en $t+1$ de Wec_i se deriva de la ecuación (2.1): si el $EC_i(t)$ es no nulo y

$Wec_i(t)$ difiere de $\lambda(EI(t))$, entonces $Wec_i(t+1)$ se acerca a $\lambda(EI(t))$. $\lambda(EI(t))$ es la salida de la unidad de procesamiento gustativo (Fig. 2.2). Según los términos de Rescorla y Wagner (1972), $\lambda(EI(t))$ es el máximo valor al que puede llevar al estímulo condicionado. γ representa una constante de decaimiento, ($0 < \gamma < 1$). En ausencia de estimulación, el segundo término de la suma a la derecha de la ecuación se vuelve nulo y el valor de $Wec_i(t)$ del individuo decae. η es la tasa de aprendizaje, parámetro usual en reglas de aprendizaje (Haykin, 2009). Cada entrada de EC representa un olor discreto; las mezclas entre olores no están permitidas en este modelo. Cada $Wec_i(t)$ representa la experiencia individual de su estímulo olfativo correspondiente, $EC_i(t)$. Si las entradas ponderadas gustativas y olfativas alcanzan un umbral característico del individuo, se proyectan valores no nulos a la unidad de respuesta. La unidad de respuesta recibe estas salidas y las trata como una disyunción débil: basta con que cualquiera de ellas sea no nula para desencadenar una respuesta. La salida de la unidad de respuesta representa la respuesta de extensión de la probóscide (REP). Tal como ocurre en los ensayos de condicionamiento en el laboratorio, con un número creciente de eventos de aprendizaje, la presentación del estímulo olfativo condicionado desencadenará una respuesta comportamental en una mayor proporción de individuos en una población bajo entrenamiento. El modelo es determinístico: los cambios en la fuerza asociativa se encuentran bajo control de la ecuación 2.1 y la función de salida es un umbral determinístico. La variación de los umbrales de respuesta en la población es la que permite reconstruir las curvas de aprendizaje que se observan en los ensayos de laboratorio. Para parametrizar el submodelo se utilizaron datos obtenidos en el laboratorio de los cuales se obtienen la tasa de aprendizaje η , la tasa de decaimiento γ , así como la distribución de los umbrales de respuesta. Los valores de los parámetros utilizados en las simulaciones se encuentran en la Tabla 2.1.

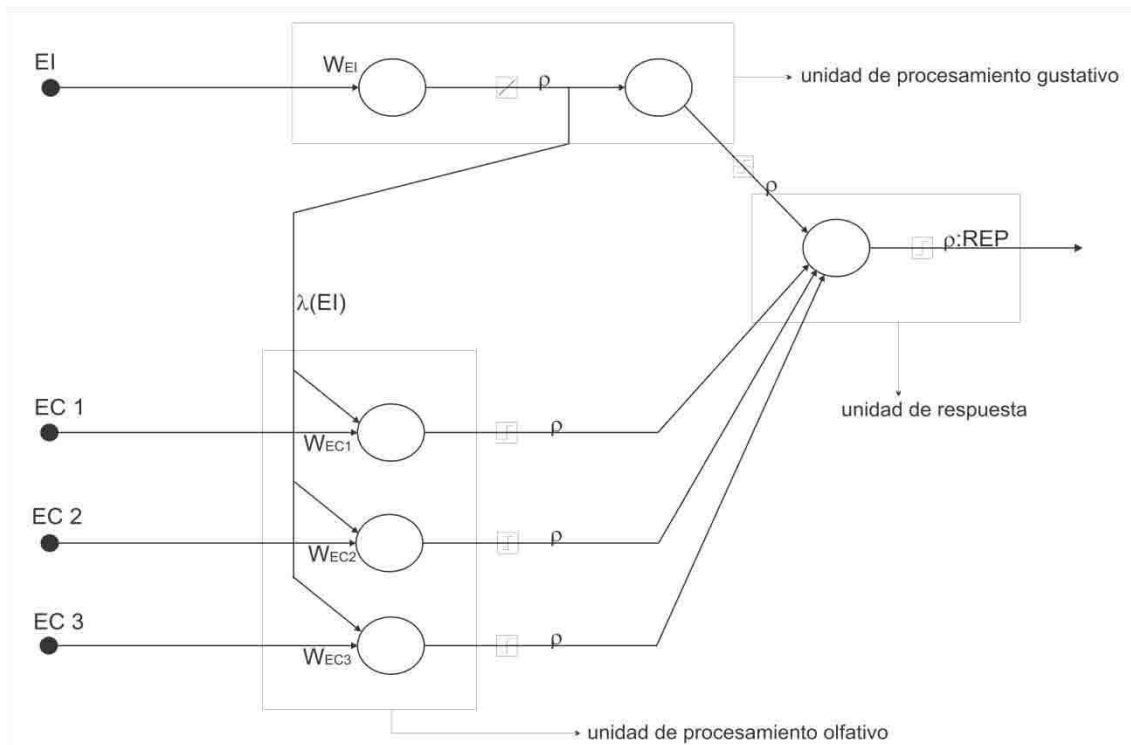


Figura 2.2 Arquitectura de la red neuronal. EI, EC1, EC2, EC3, son los valores para las entradas gustativa (EI) y olfativas (ECs). Las proyecciones de salida (ρ) de las unidades de procesamiento olfativas y gustativas a la unidad de respuesta son binarias. La salida de la unidad de respuesta emula la respuesta de extensión de la probóscide REP (Takeda 1961; Bitterman *et al.* 1983)

Tabla 2.1. Parámetros de aprendizaje y memoria utilizados en las simulaciones de los modelos

Tabla 2.1. Parámetros de aprendizaje y memoria	
Parámetro	Valor
Tasa de olvido γ^a	0,995 ciclo ⁻¹ o 0,86 día ⁻¹
Tasa de aprendizaje η^b	0,81
Máximo nivel de aprendizaje para el EI, $\lambda(EI)$	1
Umbral de respuesta (tras transformación) ^c	$\sim N(0,77; 0,279)$
^a Beekman, 2005; Arenas <i>et al.</i> , 2008; Grüter <i>et al.</i> , 2009	
^b Arenas y Farina, 2008	
^c Ramírez <i>et al.</i> , 2010, tras transformar los datos con la regla: Concentración transformada = $\ln(\text{concentración}+1)/\ln(51)$	

2.2.1.2.2. Submodelo de historia de vida

Se definen tres grupos de edad: recolectoras, procesadoras y nodrizas, que se encuentran enlazados por un modelo de historia de vida con un flujo unidireccional entre sucesivos grupos de edad, ilustrado en la Fig. 2.3. Los individuos se incorporan al sistema en el

grupo de las nodrizas, las más jóvenes y se van desplazando hacia el grupo de las procesadoras y luego de las recolectoras, salvo que sean tempranamente desplazadas del sistema. El tiempo que un individuo lleva en el grupo (*tiempo en el grupo, teg* en adelante) es el parámetro que controla la permanencia de los individuos en el grupo. En efecto, la probabilidad de dejar el grupo de edad es una función del *tiempo en el grupo (teg)*. En cada ciclo esta variable es actualizada y cada individuo evalúa el evento de *abandono del grupo*. En cada evaluación, la función de probabilidad es una distribución normal acumulada con dos parámetros, μ y σ . La distribución resultante de tiempos al dejar el grupo o de tiempos de permanencia en el grupo sigue una distribución geométrica generalizada, dado que implica $n-1$ fallas antes del evento exitoso; en este caso, la probabilidad de éxito (*abandonar el grupo*) en cada ensayo cambia de acuerdo con el *teg*. A partir de esta distribución se obtiene un valor esperado de tiempo de permanencia en el grupo, $E(teg)$, con el que se caracteriza el recambio demográfico para la colmena: a mayor $E(teg)$, más lento es el recambio de individuos. El valor de $E(teg)$ está expresado en días. Las condiciones para la estabilidad de los tamaños poblacionales se encuentran descriptas en el Anexo y fueron incluidas en la implementación de ambos modelos.

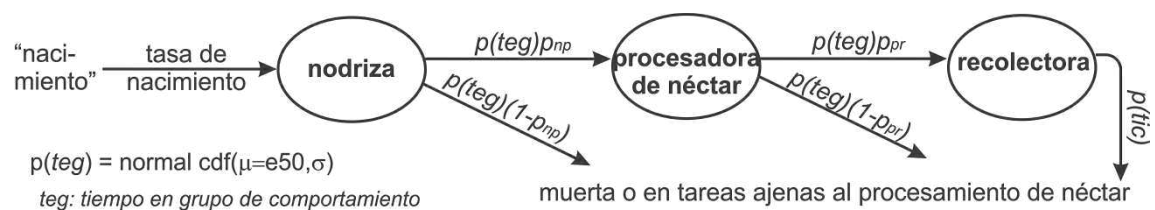


Figura 2.3. Modelo de historia de vida para un agente. $p(teg)$ es la probabilidad de abandonar el grupo en que se encuentra el individuo en cada ciclo de actualización en función del tiempo que lleva el agente en ese grupo. p_{np} : probabilidad de alcanzar el grupo de las procesadoras al abandonar el grupo de las nodrizas. p_{pr} : probabilidad de alcanzar el grupo de las recolectoras al abandonar el grupo de las procesadoras.

Si los grupos tienen diferentes tamaños, para mantener una relación aproximadamente constante entre los tamaños de los grupos, se propone una regla sencilla para el momento de la transición de grupo: una vez que un individuo deja su grupo i , la probabilidad de alcanzar el siguiente grupo, j , se rige por $p_{i,j} = (C_{o_j}/C_{o_i} - C_j/C_i) + C_{o_j}/C_{o_i}$, donde C_i , C_j son respectivamente, el tamaño actual de las poblaciones i y j , y C_{o_i} , C_{o_j} , los tamaños iniciales (y deseados) de esas mismas poblaciones.

2.2.1.2.3 Especificación de parámetros y variables

La medida de la memoria para cada grupo de edad es la proporción de individuos del grupo que muestra respuesta condicionada (REP) a la presentación del olor. Así, se construye una curva temporal, REP(t). Se analizan las curvas de REP(t) para cada fase, de adquisición y de persistencia, por separado y a partir de ellas se definen las variables con las que se caracteriza cada proceso.

Estudio de adquisición. Ajustamos a las curvas de REP(t) de cada tratamiento una curva logística de cuatro parámetros bajo la fórmula:

$$REP(t) = d + \frac{REP_{m\acute{a}x}}{1 + e^{-b(t-c)}} \quad (\text{ec. 2.1})$$

Como puede observarse, t , el tiempo expresado por el número de ciclos de actualización, es la variable independiente. El parámetro de interés en la función es el valor $REP_{m\acute{a}x}$, el valor asintótico de respuesta. A su vez, las dos variables de mayor interés se derivan de estas curvas ajustadas. Primero, el tiempo hasta alcanzar la mitad de la respuesta máxima teórica, o t_{50} , como estimador de la rapidez con la que crece la

respuesta olfativa en la población; y segundo el valor de la respuesta en este momento, que denominaremos REP_{50} , como medida de la magnitud alcanzada por estas memorias en la estimulación.

Estudio de persistencia. Analizamos las curvas $REP(t)$ en cada grupo correspondientes al lapso inmediatamente posterior a un pulso de estimulación, la fase de persistencia. La *persistencia social de la información* se encuentra definida por la duración de la respuesta olfativa, por un lado y la magnitud social de esa respuesta. Para el primer caso sencillamente se toma el tiempo que le lleva a la REP extinguirse definitivamente por efecto de la ausencia de estímulos de refuerzo de las memorias.

Para estimar la magnitud social de la respuesta olfativa en la fase de persistencia se utiliza la integral bajo la curva $REP(t)$ durante dicho lapso. Al resultado de esta integración lo denominamos *fuerza de la memoria residual* o S . La fuerza de la memoria residual del grupo c , por ejemplo, se denota S_c .

Los diferentes modelos fueron programados e implementados en C++ con Eclipse CDT como entorno de desarrollo. Para generar secuencias de números pseudoaleatorios utilizamos las bibliotecas correspondientes de la GNU Scientific Library (GSL, Galassi y *et al.*, 2010).

2.2.2. Simulaciones

2.2.2.1 Parte 1. El papel de las experiencias previas en la persistencia de la información social en las recolectoras

En esta primera parte se realizará un estudio de persistencia en un modelo simplificado.

Nos proponemos discriminar las contribuciones que hacen a la persistencia de la

memoria en un grupo dado las propias experiencias del grupo, de aquéllas que han tenido lugar en grupos más jóvenes.

Grupos de edad

Se presenta un modelo simplificado con dos grupos de edad, procesadoras y recolectoras, vinculadas por el modelo de historia de vida.

Submodelo de estimulación

En estas simulaciones, durante la fase de adquisición los individuos tienen una probabilidad de recibir un contacto en cada ciclo que depende del grupo de edad al que pertenecen, p_r para las recolectoras y p_p para las procesadoras de néctar. En cada ciclo, el néctar que se distribuye entre los individuos posee idénticos parámetros gustativos y olfativos.

Simulaciones y análisis de sensibilidad

Según se ha dicho, se propone discriminar las diferentes determinaciones en la persistencia social de la información en un grupo de edad. Por un lado, seguramente cumplen un papel importante las experiencias que han tenido los individuos en ese grupo durante la fase de adquisición, pero también, en virtud de la dinámica demográfica generada vinculada al polietismo etario, las que han tenido los individuos que provienen de grupos más jóvenes. En este sentido la realización de diferentes conjuntos de simulaciones donde variamos de manera independiente los parámetros de estimulación a cada grupo nos permitirá aproximarnos a estas determinaciones. Adicionalmente, la tasa de recambio poblacional impuesta por la dinámica demográfica puede estar modulando el peso relativo de unas y otras experiencias en la persistencia social, por lo que también realizaremos un análisis de sensibilidad para los parámetros

demográficos. Los valores de los parámetros para estas simulaciones se encuentran detallados en la Tabla 2.2.

Tabla 2.2. Parámetros utilizados en las simulaciones de los modelos en la Parte 1

Tabla 2. Parámetros para simulaciones en la Parte 1	
Parámetro	Valor
Probabilidad de contacto por recolectora por ciclo, p_r	0,001; 0,0025; 0,0075; 0,01; 0,0125; 0,015; 0,0175; 0,02; 0,025; 0,0275; 0,03; 0,035; 0,0375; 0,04; 0,045; 0,0475; 0,05; 0,055; 0,0575; 0,06; 0,065; 0,0675; 0,07; 0,075; 0,0775; 0,08; 0,085; 0,0875; 0,09; 0,095; 0,0975; 0,1; 0,125; 0,15; 0,175; 0,2; 0,225; 0,25; 0,275; 0,3
Probabilidad de contacto por procesadora por ciclo, p_p	0,001; 0,0025; 0,0075; 0,01; 0,0125; 0,015; 0,0175; 0,02; 0,025; 0,0275; 0,03; 0,035; 0,0375; 0,04; 0,045; 0,0475; 0,05; 0,055; 0,0575; 0,06; 0,065; 0,0675; 0,07; 0,075; 0,0775; 0,08; 0,085; 0,0875; 0,09; 0,095; 0,0975; 0,1; 0,125; 0,15; 0,175; 0,2; 0,225; 0,25; 0,275; 0,3
Tiempo esperado de permanencia en cada grupo $E(teg)$ [día]	5,60; 7,27; 8,90; 10,60; 12,27; 13,90
Varianza (teg) [día ²]	0,51
Número inicial de recolectoras N_r	500
Número inicial de procesadoras N_p	500

En principio, una medida de la experiencia alcanzada por cada grupo de edad podría ser el nivel máximo de respuesta olfativa (evaluación de REP) alcanzado al final de fase de adquisición. Se estudiará qué parámetros inciden en la determinación de esta variable. En caso de encontrar una determinación sencilla, se podrían caracterizar las diferentes experiencias y sus efectos a partir del valor de los parámetros.

En todos los contactos se suministra néctar de propiedades constantes a lo largo de toda la simulación y en todos los tratamientos: concentración de azúcares 50% p/p. Del mismo modo, el olor acoplado al néctar mantiene constantes sus propiedades no sólo durante la fase de estimulación, sino en todos los tratamientos, con un valor de intensidad de 1. Es también el valor de intensidad con el que se evalúa la memoria olfativa de los individuos con el fin de obtener el valor $REP(t)$ en cada grupo.

Se estudia asimismo la variación de la fuerza de la memoria de las recolectoras, S_r , como función de los parámetros de estimulación p_r y p_p , y de los demográficos, en particular, el tiempo esperado de permanencia en cada grupo, $E(teg)$.

Para determinar con mayor claridad el papel de las experiencias de recolectoras y procesadoras, se realizan dos series de regresiones no lineales donde S_r es la variable dependiente según la fórmula. En la primera serie se define:

$$S_r(p_r) = S_{mín}p_p + \frac{S_r máx p_p - S_r mín p_p}{1 + e^{-[\log(p_r) - \log(x_0)]/b}}$$

(ec. 2.2)

donde p_r es la variable independiente y p_p es el factor en cada regresión. Todas las regresiones tienen los mismos valores de p_r y los valores que correspondan de S_r . El parámetro x_0 define el punto de inflexión de la curva y $1/b$ determina tasa de cambio de S_r . En cada regresión se obtienen los valores asintóticos de S_r , $S_r máx$ y $S_r mín$. Dado que cada regresión de esta serie se diferencia de las otras por el valor de p_p bajo el cual se realizaron las simulaciones, se denotan los parámetros asintóticos como $S_r mín p_p$ y $S_r máx p_p$. En este sentido, la variación en estos parámetros en las diferentes regresiones de la serie serán atribuibles, dado un valor de $E(teg)$, a la variación del valor de p_p .

La segunda serie de regresiones para S_r utiliza la misma fórmula pero invirtiendo los roles de p_r y p_p :

$$S_r(p_p) = S_{mín}p_r + \frac{S_r máx p_r - S_r mín p_r}{1 + e^{-[\log(p_r) - \log(x_0)]/b}}$$

(ec. 2.3)

Donde la variable independiente es en este caso p_p y cada regresión se caracterizará por un valor de p_r . De este modo, los parámetros asintóticos mínimos y máximos serán expresados para esta serie como $S_{r\text{mín}p_r}$ y $S_{r\text{máx}p_r}$.

En ambas series $E(\text{teg})$ es otro factor en las regresiones.

Las regresiones se realizan con el paquete `nls` en R 2.15.

2.2.2.2 Parte 2. Simulación de la circulación de néctar en una colonia de *Apis mellifera*

Tres procesos principales caracterizan este segundo modelo: el desplazamiento en el tiempo de los individuos a través de los diferentes grupos de edad y tarea, la propagación de información por medio de la trofalaxia y el aprendizaje y la memoria resultantes de experiencias donde se aparean un estímulo olfativo y un refuerzo apetitivo gustativo.

Grupos de edad

Representamos una porción de la población de una colmena de observación (Farina, 1996) y la estructuramos en tres grupos por edad y tarea: recolectoras, procesadoras de alimento y nodrizas. Las recolectoras conformaron el grupo más pequeño, con cien individuos en promedio durante las simulaciones, seguidas por las procesadoras, con un promedio de quinientos agentes y las nodrizas, el grupo más numeroso, con una media de mil individuos. Una porción de entre las recolectoras puede dedicarse a la recolección de recursos en fuentes de alimento exteriores. A estos individuos se los denominará *recolectoras focales*.

Submodelo de estimulación

Antes de presentar el modelo de comportamiento individual se introducirán algunas nociones espaciales, dado que la heterogeneidad espacial puede contribuir a la exposición diferencial de los diferentes grupos a la información circulante.

1. El espacio de la colmena y distribución de individuos

El nido se encuentra compartimentalizado en tres áreas que reflejan los criterios de división utilizados en colmenas experimentales (Seeley, 1982; Grüter y Farina, 2007): área de descarga, próxima a la salida, área de cría, en el centro del nido, y área de almacenamiento de alimento, situado en la periferia del área de cría, distal respecto a la entrada al nido. Los individuos se distribuyen entre las diferentes áreas de acuerdo al grupo de edad al que pertenecen. Estas áreas son, como se explicará, “urnas” de muestreo para individuos dadores en busca de receptores.

2. La distribución de néctar vía trofalaxia en la colmena

En cada ciclo se verifica el ingreso de néctar a la colmena por recolectores focales provenientes de una fuente de alimento, y la posterior distribución de ese néctar vía trofalaxia entre los individuos de la colonia hasta su agotamiento. A continuación presentaremos en detalle la descripción de este fenómeno en una secuencia de eventos encadenados:

1. Una fuente de alimento en el exterior de la colmena es el origen del néctar que se distribuye en cada ciclo en la colmena. Se define un programa de estimulación para cada tipo de estudio. En un estudio de adquisición, la estimulación con néctar con olor durará toda la simulación. En un estudio de persistencia, en cambio, habrá un pulso inicial de estimulación sucedido por una fase de persistencia. En este caso, se controla desde aquí el lapso durante el cual el néctar se encuentra apareado a un olor y el inicio

de la fase de persistencia, donde el olor es removido. El programa establece asimismo las cualidades del néctar, como su “concentración de azúcares %p/p” y el volumen disponible. Las propiedades del néctar se mantienen constantes a lo largo de toda la simulación. El olor presente durante la fase de estimulación se caracteriza por presentar una identidad y una intensidad propias, que se mantienen constantes.

2. A continuación, un grupo de recolectoras focales obtienen néctar de la fuente de alimento y en el nido se convierten en la primera capa de dadoras al descargar el alimento almacenado en sus buches a la primera capa de receptoras, denominadas *receptoras de primer orden*.

3. Tras recibir alimento, estas receptoras devienen dadoras de segundo orden y buscan a su vez a sus propias receptoras, que serán de segundo orden, estableciendo así un encadenamiento de contactos sucesivos (Fig. 2.4). Las reglas que controlan estos comportamientos se encuentran ilustrados en la Fig. 2.5. A medida que un grupo de dadoras le transfiere alimento líquido al siguiente grupo de receptoras con el concomitante incremento del orden, el volumen transferido se reduce y la cadena de trofalaxias se interrumpe una vez que las receptoras ya no pueden transferir alimento. En este punto, se completa la distribución de néctar en el paso temporal.

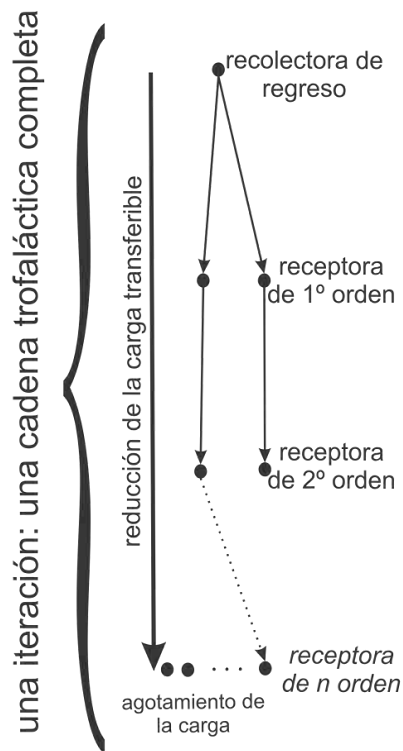


Figura 2.4. Esquema de la distribución de néctar por trofalaxia en el modelo 2. Nótese la organización en capas sucesivas de dadoras a partir de una primera capa de recolectoras.

La longitud de la cadena de contactos depende, entre otros factores, del volumen de néctar que cargan en el buche las recolectoras focales al regresar a la colmena y de la proporción de la carga del buche transferida en cada contacto trofaláctico. Una vez que un agente receptor transfiere néctar a otro individuo, lo hace un 35-40% más lento que al recibir (datos en arenas experimentales: Goyret y Farina, 2005b) y durante menos tiempo (la mitad del tiempo según datos en contexto social en receptoras de segundo orden: Grüter y Farina, 2007). Estimamos entonces, que a partir de una primera capa de dadoras con el buche lleno (unos 60 μ L, Núñez, 1966), la carga puede ser distribuida hasta que la cadena alcance incluso a receptoras de cuarto orden. Cabe mencionar que en este modelo el volumen de néctar restringe físicamente su circulación, pero no es una variable contemplada en el procesamiento del refuerzo durante el aprendizaje (*cfr.*

supra: Submodelo de procesamiento, aprendizaje y memoria). En consecuencia, con todas las otras variables constantes, la calidad del refuerzo que experimentan los individuos en cualquier ciclo es homogénea.

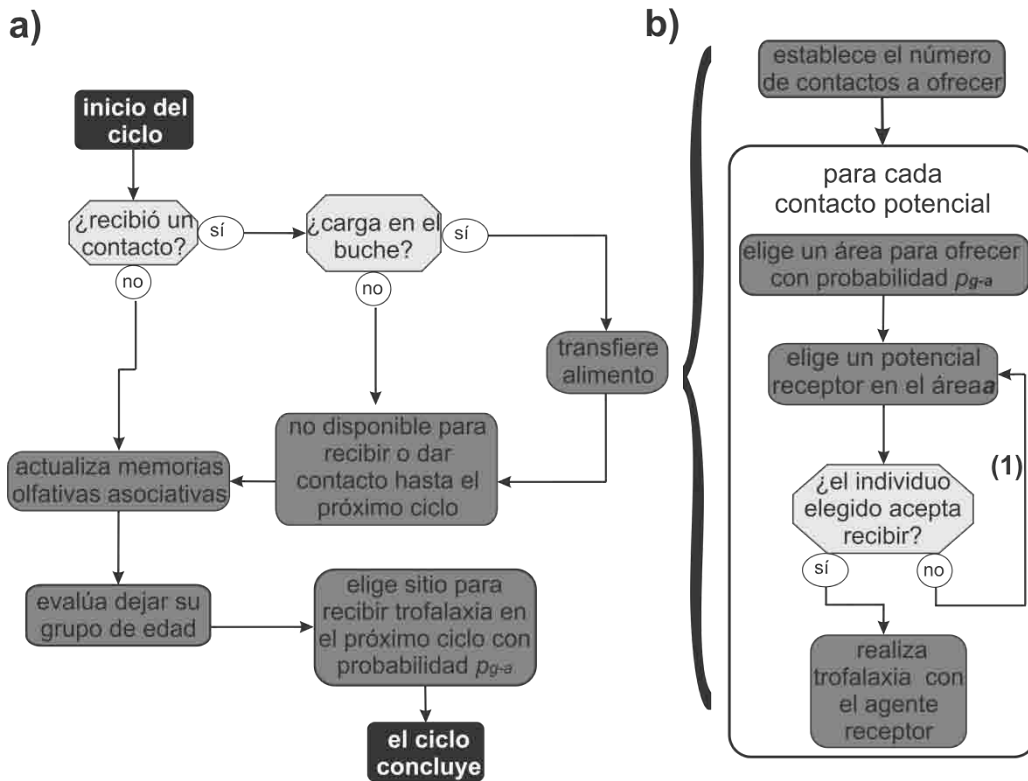


Figura 2.5 Las reglas de control de comportamiento de los agentes en un ciclo actualización. a) las reglas de control y b) los detalles de las reglas de interacción trofaláctica. El número n de contactos se muestrea de un distribución normal con media = ciclo de 1,5 contacto / tarea y SD = 0,05 contactos / ciclo (De Marco y Farina, 2001) para trofalaxias largas (> 2 s). P_{g-a} es la probabilidad de que un agente del grupo g elija la zona a , tanto para recibir un contacto como para ofrecer uno. Por las exigencias computacionales, en (1) se propone un límite superior de 15 intentos. Si el agente alcanza ese límite, se detiene y se deja de intentar ofrecer ese contacto. La proporción media de contactos perdidos por la introducción de esta restricción está por debajo del 0,3%

Simulaciones y análisis de sensibilidad

Se llevan a cabo tanto estudios de adquisición como de persistencia. En ambos casos simulamos la entrada de néctar recolectado de una fuente de alimento externa: durante un una fracción de la duración de la simulación en el segundo caso. En ambos estudios

se evaluó la sensibilidad de las variables relevantes al parámetro demográfico $E(teg)$, el tiempo esperado de permanencia en un grupo, y la magnitud de la estimulación en cada ciclo, definida por el número de recolectoras que visitan el alimentador externo. Los parámetros utilizados se encuentran en la Tabla 2.3. El alimentador proporcionó néctar de propiedades constantes a lo largo de toda la simulación y en todos los tratamientos: concentración de azúcares 50% y un volumen tal que permite cadenas de trofalaxias que llegan hasta receptoras de tercer orden. Del mismo modo, el olor acoplado al néctar mantiene constantes sus propiedades no sólo durante la fase de estimulación, sino en todos los tratamientos, con un valor de intensidad de 1. Es también el valor de intensidad con el que se evalúa la memoria olfativa de los individuos con el fin de obtener el valor $REP(t)$ en cada grupo. La constancia de la entrada de néctar a la colmena en cada simulación se garantiza por un número constante de recolectoras focales visitando la fuente de alimento.

Estudio de adquisición

Simulamos una estimulación durante 6,67 días (200 ciclos), dado que las simulaciones preliminares señalaron ese tiempo como prudencial para permitir que las memorias alcanzaran valores próximos a sus asíntotas en todos los rangos de parámetros puestos a prueba. Para cada tratamiento se realizaron 100 réplicas.

Estudio de persistencia

Estudiamos los efectos de los parámetros demográficos y de estimulación en la persistencia social de la información, mediante el cálculo de la fuerza de la memoria S en cada grupo y el tiempo hasta la extinción de la respuesta olfativa. De manera adicional, buscamos disecar los efectos de las experiencias tempranas en la persistencia informativa en el contexto de una parametrización biológicamente plausible.

Como ya dijimos, cada individuo tiene una variable que asigna valor apetitivo al olor de la estimulación, el peso sináptico W . Para poder estimar la relevancia de las experiencias de los grupos más jóvenes en la persistencia informativa se obtienen de manera simultánea valores alternativos del peso sináptico para cada individuo donde se suprimen los eventos de refuerzo mientras el individuo se encuentre en un grupo determinado. Por ejemplo, se denota $W_p(i_r, t)$ el valor para el individuo i recolector en el ciclo t del peso sináptico en el que se ha suprimido toda experiencia apetitiva durante la fase de procesadora. A partir de la distribución de este valor alternativo en la población recolectora obtenemos el valor alternativo $REP_{r-p}(t)$ al comparar con los umbrales de respuesta. Al integrar el área bajo la curva de $REP(t)$ del grupo se obtiene el valor de la fuerza de la memoria S , que en este caso denotamos S_{r-p} . La pérdida relativa de fuerza de memoria S en el grupo de las recolectoras, $prS_{p \rightarrow r}$, se obtiene mediante $(S_r - S_{r-p})/S_r$, donde S_r es el valor normal de fuerza de la memoria de la recolectoras. De la misma manera se obtiene la pérdida relativa de S en las recolectoras por supresión de experiencia como nodrizas, $prS_{n \rightarrow r}$, y el valor de esta variable para las procesadoras que no han tenido eventos de aprendizaje asociativo durante la fase de nodriza, $prS_{n \rightarrow p}$.

Realizamos 100 réplicas (vale decir, simulaciones) por cada tratamiento.

Tabla 2.3 Parámetros para las simulaciones del modelo 2, que simula la distribución de alimento e información vía trofalaxia en la colmena.

Tabla 2.3. Parámetros para simulaciones en la Parte 2	
Parámetro	Valor
a) Estimulación Número de recolectoras focales	4, 12, 20, 32
b) Trofalaxia Número de contactos ofrecidos por dador	1,50±0,05*
c) distribución de los individuos entre las áreas de la colmena	
Probabilidad de recibir/ofrecer un contacto en cada área según grupo de edad	
Recolectora en el área de descarga	1
Recolectora en el área de cría	0
Recolectora en el área de reservas de alimento	0
Procesadora en el área de descarga	0,3
Procesadora en el área de cría	0,4
Procesadora en el área de reservas de alimento	0,3
Nodrizas en el área de descarga	0
Nodrizas en el área de cría	0,8
Nodrizas en el área de reservas de alimento	0,2
c) Historia de vida	
Tiempo esperado de permanencia en cada grupo	0,86; 2,28; 3,93; 5,60; 7,27; 8,90; 10,60; 12,27;
$E(teg)$ [día]	13,90; 15,6; 17,27
Varianza (teg) [día ²]	0,23; 0,47; 0,51*
e) Número de individuos en cada grupo de edad	
Número inicial de nodrizas, N_r	100
Número inicial de nodrizas, N_p	500
Número inicial de nodrizas, N_n	1000
^a De Marco y Farina, 2001	
^b Adaptado de Grüter y Farina, 2007	
*Los dos primeros valores corresponden a los valores menores de $E(teg)$. El último es la varianza para todos los demás.	

2.3 Resultados

Parte 1: estudio de persistencia en un modelo simplificado de dos grupos de edad.

Estudio de persistencia de la información

La REP vinculada a memorias olfativas alcanzada en cada grupo al cabo de un día de estimulación se encuentra casi completamente determinada por la tasa de contactos recibida por el grupo (Fig. 2.6). Se observa en las recolectoras algo de variación a bajos niveles de estimulación entre las recolectoras, debido a efectos demográficos. El rango dinámico, vale decir, el rango de interacciones donde se concentra la mayor parte de la

variación de los valores de REP se encuentra para ambos grupos en valores de probabilidad de contacto por individuo por ciclo de entre 0,01 y 0,15.

Ahora bien, si la REP olfativa alcanzada es representativa de las experiencias de cada grupo de individuos, estas experiencias pueden ser descritas en términos de la probabilidad de contacto por individuo por ciclo, vale decir, p_r y p_p para recolectoras y procesadoras respectivamente. Utilizaremos entonces estos parámetros para caracterizar los efectos de las experiencias de los diferentes grupos en las variables vinculadas a la persistencia social de la información, en particular el efecto en la fuerza de la memoria de las recolectoras, S_r .

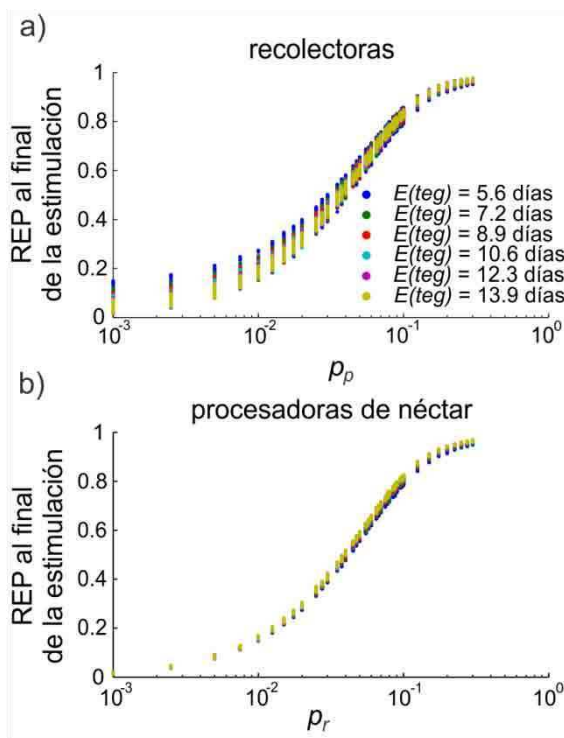


Figura 2.6 REP máxima alcanzada en cada grupo al cabo de un día de estimulación en función de la tasa de contactos recibida en el grupo para (a) recolectoras, donde p_r es a probabilidad de que un individuo reciba un contacto en un ciclo de actualización y (b) procesadoras, donde p_p es la probabilidad de que un individuo reciba un contacto en un ciclo de actualización.

Dado un período de estimulación y parámetros demográficos fijos, los valores de fuerza de la memoria entre las recolectoras S_r parecen encontrarse determinadas por las interacciones recibidas no sólo en el grupo de las recolectoras, sino en el grupo más joven de las procesadoras (Fig. 2.7). En breve se describirán también los efectos causados por la dinámica demográfica impuesta por el recambio de individuos en la población. En cuanto a la duración de la respuesta olfativa, T_r , se observó un incremento dominado por el aumento de la estimulación al grupo previo, las procesadoras (p_p) y por la permanencia de los individuos en cada grupo de edad, $E(teg)$ (Fig. 2.9a).

La variación de la fuerza de la memoria en las procesadoras se encontró fundamentalmente ligada al cambio en la estimulación al propio grupo y los parámetros que caracterizan el recambio poblacional (Fig. 2.8). En particular, S_p se incrementa tanto con mayores valores de p_p como con recambios poblacional más lentos, vale decir, mayores $E(teg)$. Del mismo modo, la duración de las respuestas olfativas se incrementan con $E(teg)$, aunque el efecto de la estimulación es más sutil y depende del valor de $E(teg)$: a mayores tiempos de permanencia en el grupo, mayor sensibilidad al parámetro p_p (Fig. 2.9b). Como se puede apreciar, el rango de valores de T_p se encuentra por debajo de los rangos de duración de la memoria para las recolectoras, T_r . En efecto, valores más bajos de $E(teg)$ imponen una aceleración en el recambio de individuos; dada la parametrización a partir de datos biológicos de las tasas de adquisición y de decaimiento de las memorias, este recambio acelerado expulsa a los individuos del grupo antes de que éstos pierdan sus memorias. En este sentido, el grupo “olvida” más rápido que los individuos. En el caso de las procesadoras, al ser el grupo más joven en este modelo, sólo recibe individuos sin experiencia, a la vez que los individuos con memorias que salen del grupo llegan al grupo recolector, extendiendo el valor de T_r . En efecto, el valor de T_r parece configurarse una vez que los individuos que han adquirido

sus experiencias en el grupo de las recolectoras son expulsados del grupo: de hecho, los valores mínimos de T_r (que tienen lugar en el mínimo de p_p) para cada $E(teg)$ parecen coincidir con el rango del tiempo de permanencia medio en el grupo de las recolectoras. Ambos patrones ponen en evidencia los efectos demográficos. Dada la mayor complejidad del caso de las recolectoras, se realizó un análisis algo más elaborado para revelar con mayor claridad efectos demográficos.

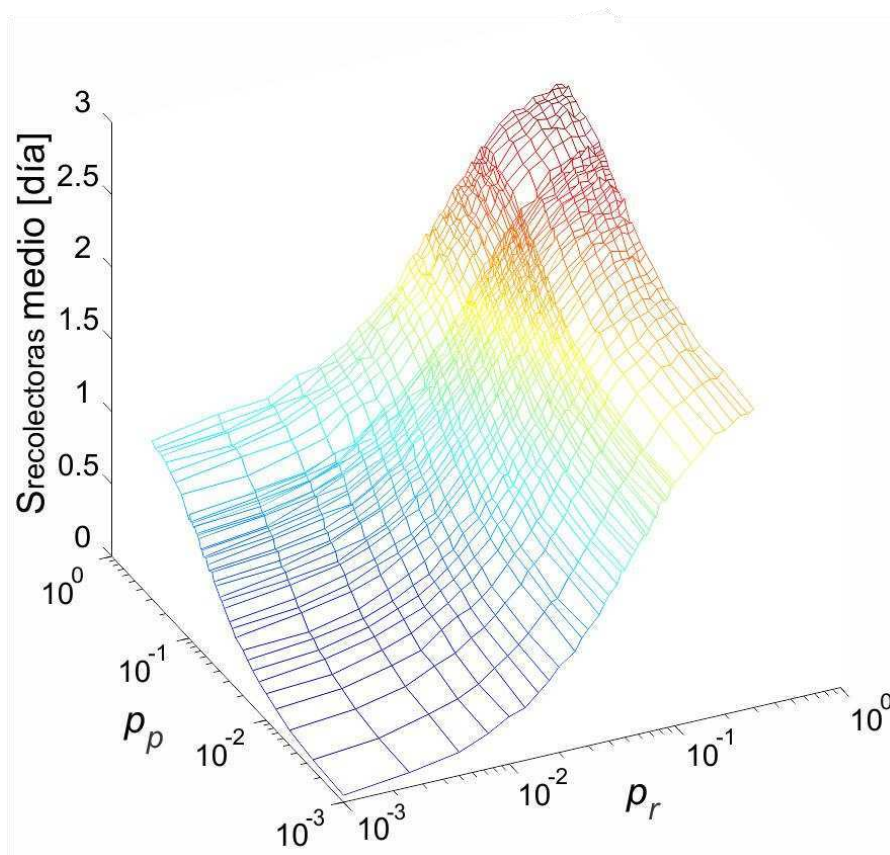


Figura 2.7 Efectos de experiencias del grupo recolector y del grupo de las procesadoras en la persistencia social de la información en el grupo de las recolectoras en un modelo simplificado con dos grupos de edad. Se presenta el valor medio de la fuerza de la memoria de las recolectoras, S_r , como una función de la probabilidad de contacto por individuo por ciclo en el grupo de las recolectoras (p_r) y de las procesadoras (p_p). Los datos se corresponden para $E(teg) = 8,9$ días

Por último, se observa que el rango de interacciones donde se produce mayor variación en la variable S se encuentra entre los valores de probabilidad de contacto por

individuo por ciclo de 0,01 y 0,15. Esto vale tanto para el cambio de S_p por el parámetro de estimulación a las procesadoras p_p (Fig. 2.8) como el de S_r por los parámetros de estimulación de recolectoras y procesadoras, p_r y p_p (Fig. 2.7). Este rango coincide asimismo con el rango dinámico de la máxima respuesta REP, ya descrito. Mientras tanto, los valores de T_r y T_p se muestran mayormente sensibles ambos al efecto de p_p en un rango de menores valores, entre 0,001 y 0,07 (Fig. 2.9). Es decir, cuando la duración de las memorias ya alcanzó un plató cerca de sus valores máximos, todavía el valor de S_r es sensible al incremento de p_p y p_r , como el de S_p lo es al de p_p , mejorando la proporción de individuos que mantienen respuestas en un lapso similar de respuesta olfativa.

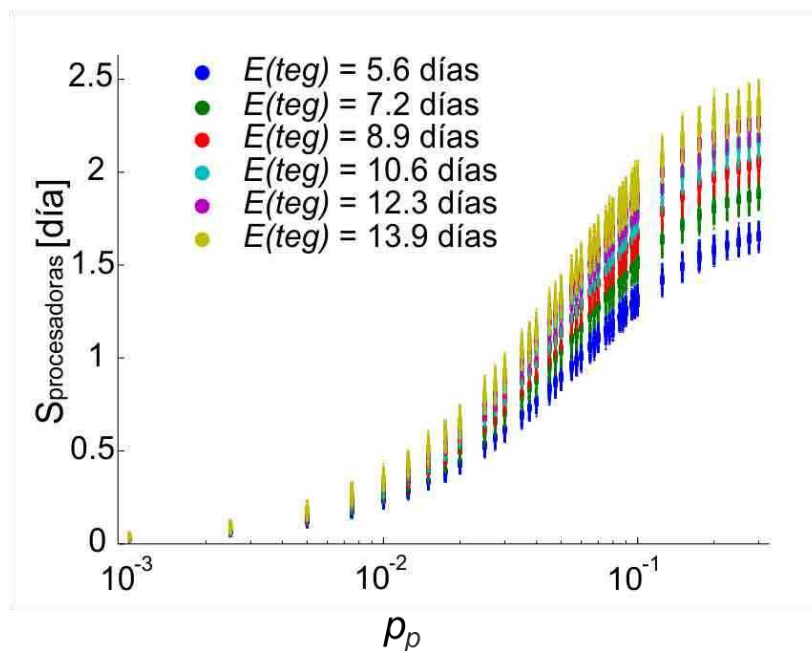


Figura 2.8 Efectos de los parámetros demográficos y las experiencias en la fuerza de la memoria del grupo de las procesadoras, S_p . Se presenta S_p como una función de la probabilidad de contacto por individuo por ciclo, p_p . Cada color representa diferentes tiempos esperados de permanencia en cada grupo, $E(\text{teg})$.

En cuanto a los análisis de regresión, para un lapso de estimulación y parámetros de recambio poblacional fijos, la fuerza de la memoria de las recolectoras S_r muestra una relación dosis-respuesta con el logaritmo tanto del parámetro de tasa de

estimulación a las recolectoras, p_r (con p_p como factor) como con el logaritmo del mismo parámetro pero para las procesadoras, p_p (con p_r como factor). En una primera serie de regresiones, p_r fue la variable independiente y p_p el factor. Una segunda serie invirtió el papel de los parámetros: p_p fue la variable independiente, en tanto p_r fue factor.

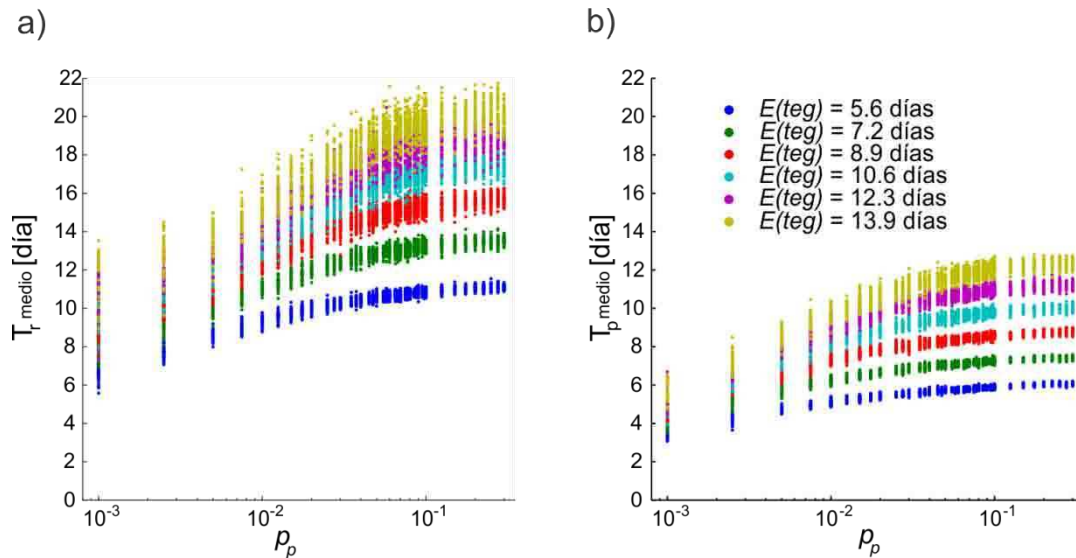


Figura 2.9 Tiempo medio de duración de la respuesta olfativa en (a) las recolectoras, T_r , y (b) las procesadoras, T_p , como función de la probabilidad de contacto por ciclo de las procesadoras durante la estimulación, p_p .

Se enfocó en particular en los efectos del factor vinculado a la estimulación olfativa en cada caso en los parámetros asintóticos de la función de regresión S_r máximo ($S_{r,máx}$) y S_r mínimo ($S_{r,mín}$). Ambos representan situaciones extremas: $S_{r,mín}$, el nivel de S_r cuando la variable independiente vale cero. $S_{r,máx}$, por su parte, corresponde a una situación donde el valor de la variable independiente se hace siempre más grande. Por ejemplo, cuando el factor en cada regresión es la estimulación a las procesadoras, p_p , (Fig. 2.10a), $S_{r,mín_{p_p}}$ representa un efecto de "rescate" de la respuesta en las recolectoras cuando éstas no reciben estimulación. Estos cambios también pueden verse con otros niveles de estimulación, como en $S_{r,máx_{p_p}}$, donde por más que el grupo recolector reciba

más estimulación siempre tenderá a ese valor límite; límite que dependerá a su vez del aporte de las procesadoras: es por esta razón que se ve un incremento en todos estos parámetros con el aumento de p_p , indicando la importancia del rol de las procesadoras en la persistencia social de la información entre las recolectoras (Fig. 2.10a). En este sentido, a pesar de tratarse de valores extremos, son informativos.

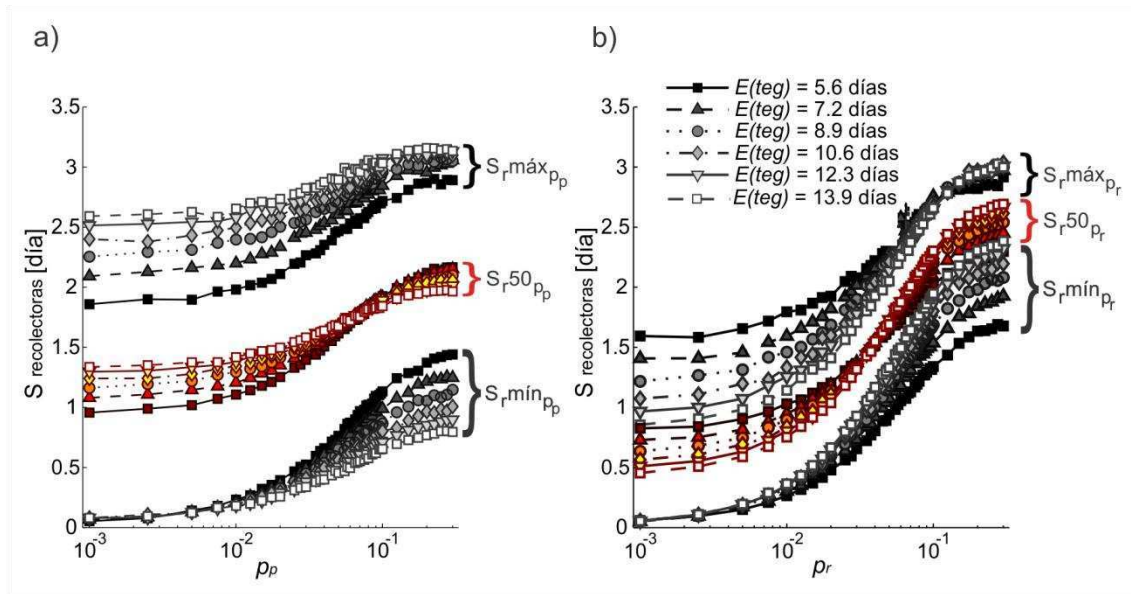


Figura 2.10. Efectos de las experiencias en las procesadoras (a) y recolectoras (b) en los parámetros en regresiones no lineales entre el valor de fuerza de la memoria de las recolectoras, S_r , y (a) el parámetro que caracteriza la experiencia de las recolectoras, p_r , como función del valor del factor p_p . En (b) la variable independiente de la regresión es p_p y el factor p_r . $S_{r,mín,p_p}$, $S_{r,50,p_p}$ y $S_{r,máx,p_p}$ representan, respectivamente, los valores mínimo, medio y máximo de S_r obtenidos a partir de las regresiones donde p_p es el factor que caracteriza cada regresión y p_r , la variable independiente. A la inversa, los valores $S_{r,mín,p_r}$, $S_{r,50,p_r}$ y $S_{r,máx,p_r}$ corresponden a regresiones donde el p_r es el factor y p_p , la variable independiente. El tiempo esperado de permanencia en el grupo $E(teg)$ es factor en ambos conjuntos de regresiones.

El rango ΔS_r entre estos dos parámetros, asimismo, revela la relevancia de la variable independiente en la determinación de la fuerza de la memoria: a menos rango, menor incidencia causal. Las serie de regresiones con p_r como factor también revelan el rol de las procesadoras en el sostenimiento de la persistencia de la información. Complementariamente, el valor $S_{r,mín,p_r}$ representa el valor de S_r entre las recolectoras en ausencia de experiencias previas en el grupo de las procesadoras (Fig. 2.10b). Como

puede apreciarse, los valores de $S_r^{máx_{p_r}}$ se encuentran bien diferenciados de los $S_r^{mín_{p_r}}$, generando ΔS_r no nulo (Fig. 2.10a, 2.11b).

Puede observarse que las recolectoras tienen un mayor peso en la variación de estos diferentes parámetros en comparación con las procesadoras, tanto en $S_r^{mín_{p_r}}$ y $S_r^{máx_{p_r}}$ cuando p_r es el factor en las regresiones (2.10b) como en el rango ΔS_r cuando es la variable independiente (2.11a). En efecto, las experiencias en el grupo de las recolectoras determina la mayor parte de la fuerza de la memoria durante los primeros ciclos de la fase de persistencia, cuando los niveles de memoria en el grupo son mayores.

En cuanto al papel de la dinámica demográfica de la población, es de notar que las experiencias previas se vuelven más relevantes a medida que los individuos tienden a permanecer menos tiempo en cada grupo de edad, vale decir, a menores valores de $E(teg)$. Con el aumento de la estimulación en el grupo de las procesadoras se observa asimismo un incremento en los valores de los parámetros asintóticos para ese factor, $S_r^{mín_{p_p}}$ y $S_r^{máx_{p_p}}$ independientemente del valor de $E(teg)$ (Fig. 2.10a).

En el caso de $S_r^{mín_{p_p}}$, el efecto de “rescate” de la respuesta en las recolectoras se ve incrementado a tasas más rápidas de recambio poblacional, es decir, menores $E(teg)$, dado que se acelera la transferencia de individuos desde el grupo de las procesadoras al de las recolectoras: las procesadoras llegan a ser recolectoras antes que sus niveles de respuesta olfativa decaigan. Mientras más memorias tengan esos agentes procesadores (lo cual equivale, como hemos dicho, a mayor p_p), mayor será el efecto en el incremento de la fuerza de la memoria de las recolectoras. Por su parte, la mayor variabilidad en el valor de $S_r^{máx_{p_p}}$ en el rango del factor p_p a menores valores de $E(teg)$ se debe a la rápida expulsión de individuos recolectores con memorias sumado al fenómeno ya descrito

para $S_r^{mín} p_p$, el rápido ingreso de procesadoras con memorias aún vigorosas (Fig. 2.10a).

De manera consistente con la importancia creciente de las experiencias de las procesadoras a menores valores de $E(teg)$, S_r se vuelve más sensible a la variación del parámetro p_p , lo cual incrementa el rango ΔS_r . El temprano reemplazo a bajos $E(teg)$ de las recolectoras por procesadoras reduce el control que tienen las recolectoras sobre la variación de S : de allí la menor variación en $S_r^{mín} p_r$ y $S_r^{máx} p_r$ bajo rápidos recambios poblacionales en las regresiones donde p_r es factor (Fig. 2.10b), y de ΔS_r allí donde es la variable independiente de la regresión (Fig. 2.11a).

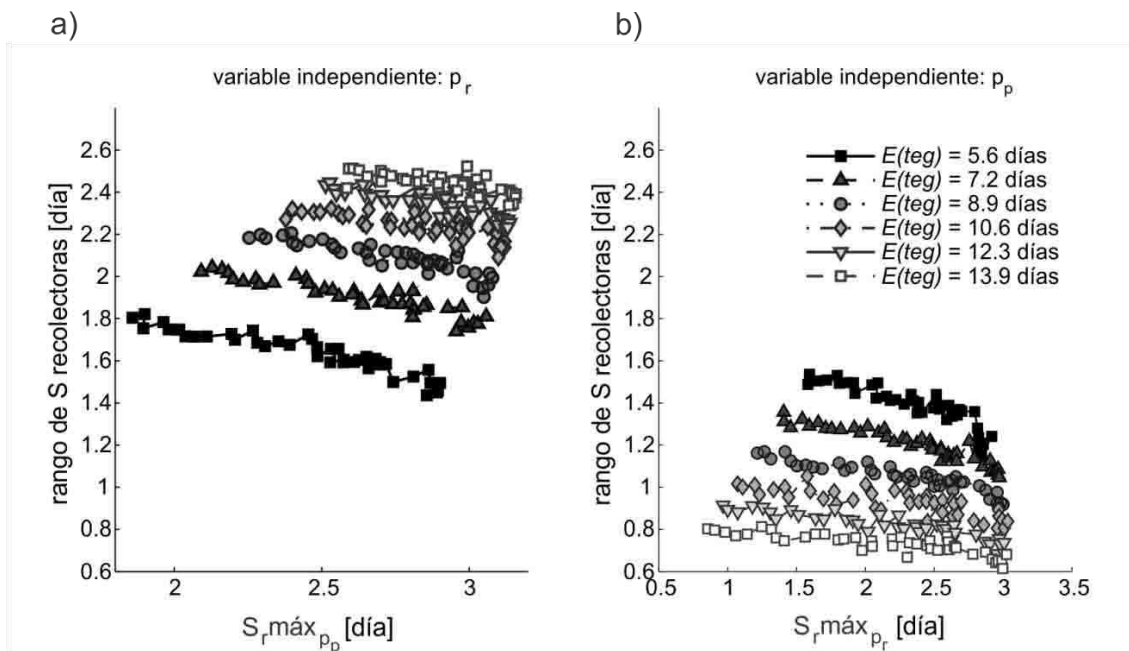


Figura 2.11 Rango de la fuerza de la memoria de las recolectoras, ΔS_r , en función del valor de S_r máximo según el resultado de las regresiones no lineales. En (a) el rango corresponde a las regresiones con el parámetro de estimulación a las recolectoras, p_r , como variable independiente y p_p , representativo de la estimulación a las procesadoras, como factor. En (b) se presenta la situación inversa, con p_p como variable independiente y p_r como factor.

En cuanto a los restantes parámetros de la regresión vinculados a la tasa de cambio de S_r y al valor del punto de inflexión, tanto para p_r como p_p como variables independientes, se encuentran confinados a un muy estrecho rango de variación. En principio, los efectos de las experiencias previas podrían resultar de naturaleza aditiva, donde el término $S_{r,mín}$ y $S_{r,máx}$ sean funciones lineales de variables representativas de las experiencias previas, como por ejemplo S_p .

Parte 2: simulación de la distribución de información en una colmena

Estudio de adquisición de información

Las simulaciones muestran que el incremento en la estimulación, determinado por un mayor número de recolectoras focales, mejora la respuesta olfativa de las poblaciones, que aprenden más y más rápido. En efecto, con el incremento de la tasa de contactos recibidos en el grupo tanto disminuye el tiempo hasta alcanzar el 50% de la respuesta teórica máxima, t_{50} (Fig. 2.12 a), como aumenta el nivel de respuesta correspondiente a ese momento, REP_{50} (Fig. 2.12 b).

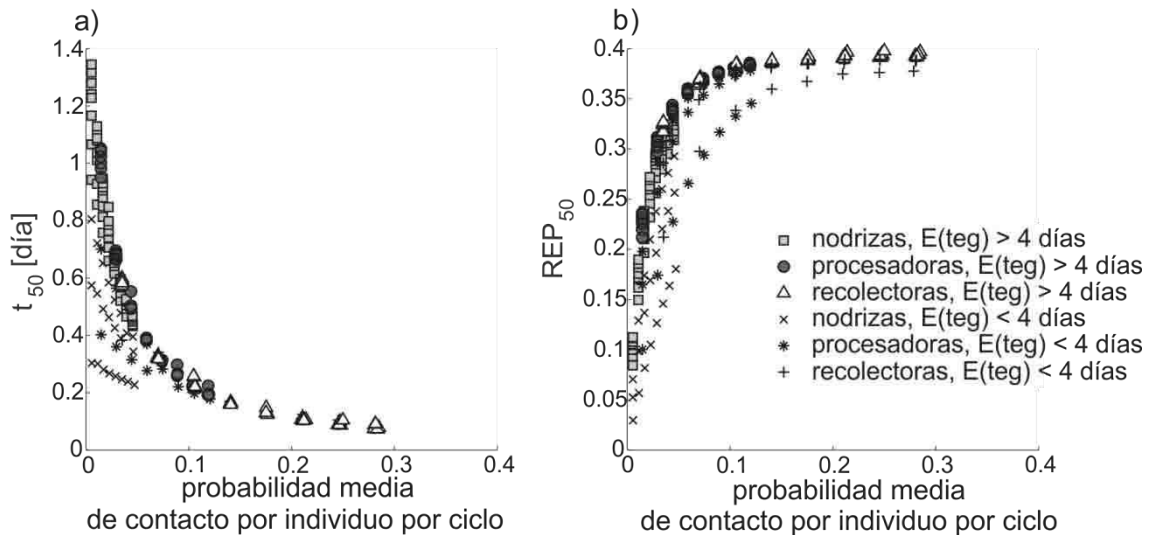


Figura 2.12 Caracterización del *performance* del aprendizaje de los diferentes grupos de edad durante una estimulación olfativa prolongada en los estudios de adquisición a partir del ajuste de una función logística de cuatro parámetros a las curvas de respuesta REP. La probabilidad media de contacto por individuo por ciclo guarda una relación (a) decreciente para el tiempo hasta alcanzar la mitad de la respuesta máxima, t_{50} y (b) creciente para el 50% de la respuesta máxima REP_{50} .

Los parámetros demográficos vinculados con las tasas de movilidad de individuos entre grupos no parecen afectar el *performance* de los diferentes grupos salvo para la intersección de valores muy bajos de estimulación y de tiempo esperado de permanencia en el grupo, $E(teg)$. En estos casos, la escala temporal de las estadias de los individuos en cada grupo es semejante a la escala en la que tiene lugar la distribución del néctar, en el rango de unas pocas horas. En estos casos se observa una fuerte distorsión de la relación entre tiempo y magnitud de aprendizaje: los individuos se aproximan más rápidamente (menor t_{50}) a valores máximos más bajos de respuesta olfativa (menores REP_{50} ; diferenciados en la Fig. 2.12, a y b). Este fenómeno se explica por la baja proporción de individuos que muestran respuesta, debido a la baja estimulación, y porque son eliminados más rápidamente de la población, fenómeno expresado por los bajos tiempos de permanencia ($E(teg)$). Sin embargo, estos tiempos

de permanencia son poco plausibles en términos biológicos para las abejas melíferas. Así, estos efectos demográficos deberían jugar un papel restringido en la fase de adquisición y en el contexto de entradas muy bajas de néctar aromatizado. En consecuencia, la fase de adquisición en un grupo de edad parece depender fundamentalmente de las experiencias en el propio grupo durante la estimulación.

Estudio de la persistencia social de la información

Se simula la entrada de néctar aromatizado durante un día y se estudia cómo los parámetros del modelo afectan a las variables asociadas a la persistencia informativa. Las simulaciones muestran que los diferentes correlatos de la persistencia social de la información olfativa, la fuerza de la memoria S y el tiempo hasta la extinción de la memoria T , se ven incrementados en todos los grupos de edad con recambios más lentos de la población, representados por valores mayores del tiempo esperado de permanencia en el grupo, $E(teg)$. A la vez, parece haber un efecto de la magnitud de la entrada de néctar en ambas variables; al menos se observan diferencias entre estimulaciones bajas (cuatro recolectoras focales) y medias-altas (12-32 recolectoras focales). Sin embargo, cada grupo fue afectado de manera diferente.

En cuanto a los valores de T , se observa mayor dispersión que en los valores de la fuerza de la memoria S . En efecto, el tiempo de extinción de la memoria en un grupo se define cuando ya se encuentran en él pocos individuos con respuestas olfativas. Por esta razón es sensible a los efectos de muestreo de los procesos en marcha en el sistema. Por un lado, la secuencia aleatoria de los eventos de aprendizaje y la distribución de los umbrales de respuesta en la población amplían el rango de tiempos en los que un individuo cualquiera puede dejar de mostrar respuesta olfativa. Por el otro, dada la naturaleza estocástica del proceso de recambio poblacional, también es variable el

momento en el que uno o unos pocos individuos pueden ser removidos de un grupo de edad o directamente del sistema. De manera consistente, se puede observar que la dispersión en los valores de T disminuye a medida que aumenta el tamaño del grupo de edad, con la mínima variación entre las nodrizas (Fig. 2.13f). Dadas las diferencias entre los grupos de edad, detallaremos las particularidades de la respuesta de los diferentes grupos de edad a los diferentes parámetros del modelo.

Las recolectoras muestran los niveles más altos de fuerza de la memoria, S_r , a la vez que la menor sensibilidad a $E(teg)$ en el rango biológicamente plausible, comprendido por los valores de 3,9 y 17,3 días, con una variación media de entre 10 y 30%. Por otra parte, se observa un estado próximo a la saturación, donde niveles medios y altos de estimulación (12-32 recolectoras focales) generan valores similares de S_r (Fig. 2.13.a) y menor sensibilidad (10-20%). En el caso de los valores de T_r , se observa una variación media del 77%, con valores que comprenden entre 7 y 13 días de duración. El rápido aumento en el T_r asimismo se desacelera a altos valores de $E(teg)$, dado que el tiempo de extinción alcanza un plató similar para los diferentes niveles de estimulación (Figura 2.13.b)

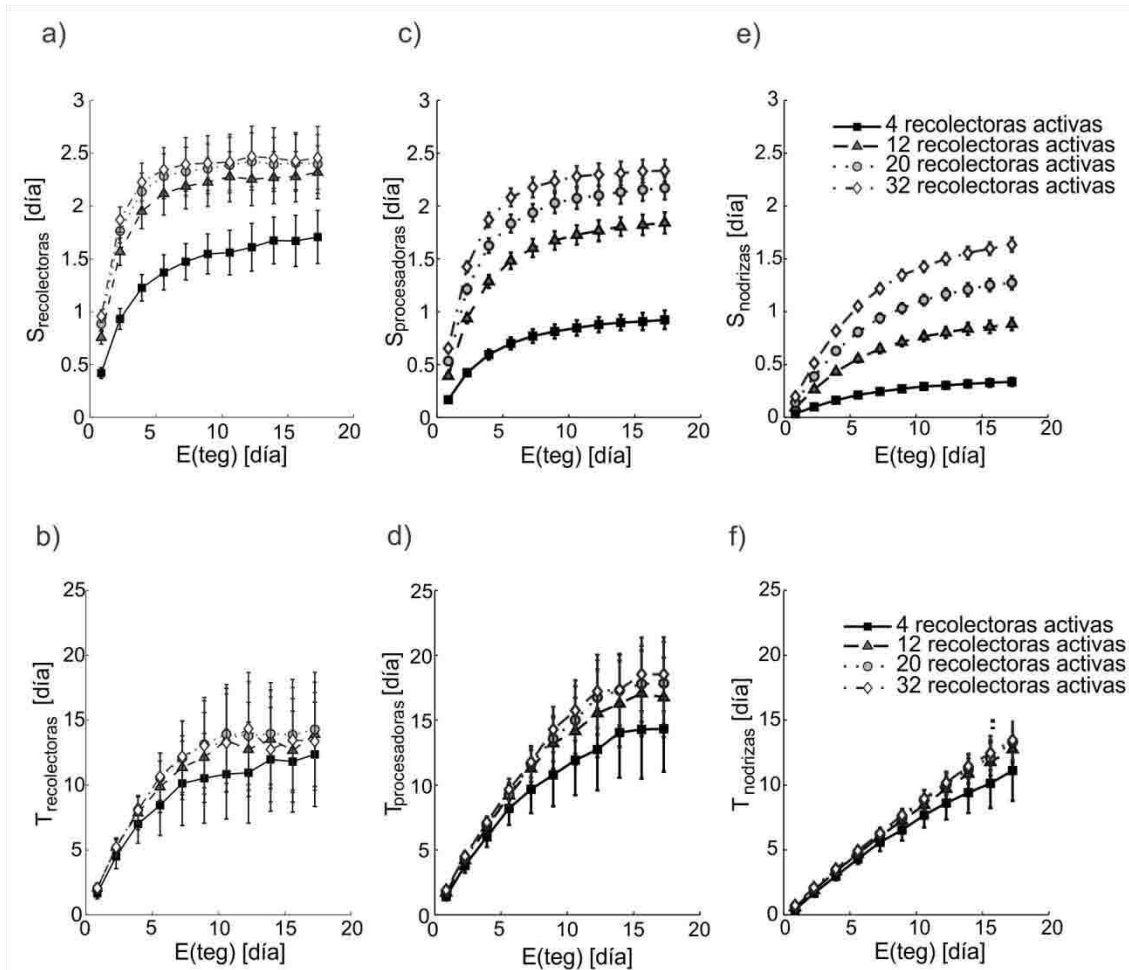


Figura 2.13 Influencia de los parámetros demográficos y de la estimulación en la persistencia social de la información. La fuerza de la memoria residual, S y el tiempo hasta la extinción de la memoria, T son presentados en función del tiempo esperado de permanencia en un grupo de edad, $E(\text{teg})$ en los diferentes grupos de edad. Se presentan respectivamente los valores de S y T para (a) y (b) recolectoras (c) y (d) procesadoras (e) y (f) nodrizas bajo diferentes entradas de néctar.

Entre las procesadoras, los valores de la fuerza de la memoria S_p son algo menores que en las recolectoras. Asimismo, muestran una mayor sensibilidad a los cambios tanto en la dinámica demográfica como en la magnitud de la estimulación, con una variación media de S_p del orden de 25 al 56% en el rango de 3,9 a 17,3 días. En este caso, las respuestas a los diferentes valores de estimulación se encuentran mejor diferenciadas (Fig. 2.13c). Con respecto a la duración de la respuesta olfativa en este grupo, los T_p a niveles medios y altos de estimulación superan los quince días para

tiempos de permanencia en el grupo superiores a los diez días (Fig. 2.13.d) y se verifica un cambio medio considerable en el rango biológico de $E(teg)$: 139-160%, con valores absolutos entre 7 y 19 días. Como se puede observar, la respuesta olfativa en este grupo dura más tiempo que en el grupo de las recolectoras a pesar de recibir menor magnitud de estimulación en el grupo y de que las procesadoras muestren un valor menor de S_n . Aquí intervienen nuevamente los efectos de muestreo por el tamaño del grupo, por un lado: las recolectoras son apenas cien, mientras las procesadoras oscilan alrededor de los quinientos individuos. En este sentido, debe tenerse en cuenta que en la transición entre el grupo de las procesadoras y de las recolectoras hay un cuello de botella donde se selecciona a aproximadamente un quinto de los individuos del grupo de las procesadoras para formar parte del de las recolectoras.

Por último, las nodrizas mostraron los valores más bajos de fuerza de la memoria, S_n y una mayor sensibilidad relativa tanto al cambio en $E(teg)$ como en el número de recolectoras focales, con una variación media de 100-107% (Fig. 2.13e). Por otro lado, no se observa una estabilización en el valor de la duración de la respuesta olfativa con menores tasas de recambio poblacional (mayor $E(teg)$), a diferencia de los otros grupos de edad. Dados los bajos valores a bajos $E(teg)$, T_n muestra la mayor variación relativa media entre todos los grupos: 273-289%, con valores de entre 3 y 13 días de duración (Fig. 2.13f).

Como en el estudio de adquisición de este modelo (Fig. 2.12), se observan efectos diferenciados para cada grupo de edad en las variables asociadas a la persistencia informativa, dados idénticos parámetros demográficos. La distribución de néctar a partir de un grupo de recolectoras focales resulta en diferentes entornos de estimulación a cada grupo de edad. Sin embargo, como se verá en breve, la

configuración de las diferencias entre grupos en las variables asociadas a la persistencia informativa es más compleja que la definida por las condiciones de estimulación del grupo.

El aumento del valor de T con mayores tiempos de permanencia en cada grupo se encuentra acelerado con respecto al de la fuerza de la memoria S . Esto implica que la fuerza promedio de la memoria, S/T , disminuye con el incremento de $E(teg)$, debido a la incorporación de la “cola” de las curvas de respuesta olfativa, con los menores niveles de respuesta. En este sentido, si bien una mayor tasa de recambio poblacional acorta la duración de la respuesta olfativa T , a la vez garantiza mayor fuerza promedio de la memoria S : es decir, si bien la memoria en la población dura menos, la reaparición del olor familiar implicará una respuesta social robusta en cualquier punto de ese lapso.

Según se ha dicho, bajo los parámetros de aprendizaje utilizados, los procesos demográficos de recambio poblacional generan varios efectos de “muestreo” por los que se remueven individuos con información, reduciendo tanto la duración de las respuestas olfativas, representadas por T , como el alcance social de las memorias, estimado por S . Como se ha dicho, el tamaño poblacional afecta principalmente a la duración de la respuesta olfativa, como puede verse al comparar T_r y T_p (Figura 2.13 b y d). Del mismo modo, se pierden individuos con memorias en el cuello de botella de la transición entre grupos, redundando en la disminución de T_r .

A partir de las simulaciones de la Parte 1 de estos Resultados se sigue que el proceso general de recambio poblacional, cuya tasa se encuentra en relación inversa con el valor de $E(teg)$, produce un *olvido social*, donde los grupos pierden a sus individuos con respuestas olfativas antes de que el valor de la fuerza de la memoria de estos últimos descienda debajo del umbral de respuesta. Según se ha mostrado, la existencia

de grupos previos con memorias puede compensar esta pérdida, pero en las simulaciones de distribución de información de néctar en la colmena la compensación es parcial, debido a la menor tasa de interacciones recibidas en los grupos más jóvenes y el consecuente valor inferior de S . Ahora bien, la sensibilidad de la fuerza de la memoria S difiere entre grupos porque en cada caso se reúne una configuración particular de experiencias no sólo del grupo considerado, sino de los que lo preceden. En este sentido, las recolectoras muestran valores altos de S_r en todo el rango biológicamente plausible de $E(teg)$ y para todas las entradas de néctar a la colmena. Los datos de la Parte 1 sugieren que la fuerza de la memoria se encuentra sostenida no sólo por las experiencias en ese grupo, sino también por los individuos con memorias provenientes de los grupos de las procesadoras. Del mismo modo, el valor de S_p se apoya sobre las experiencias en la fase de procesadoras, pero también en los individuos con memorias provenientes del grupo de las nodrizas. Este grupo, por su parte, expulsa individuos, algunos con memorias, y recibe sólo individuos sin experiencia, por lo que la magnitud de la respuesta olfativa no sólo decae en virtud de los procesos individuales de olvido, sino que se produce una “dilución” de los individuos con memoria en un mar de agentes sin información. De este modo se explica los menores valores absolutos a la vez que la mayor sensibilidad tanto de S_n como de T_n al incremento del tiempo que los individuos permanecen en el grupo. En este sentido, la aceleración del recambio poblacional, dado por bajos valores de $E(teg)$, conlleva valores menores de S (más “olvido social”; Fig. 2.13 a, c, e) e implica también mayor dependencia de las experiencias tempranas, como se verá a continuación.

Hay una relación entre las interacciones que recibe cada grupo: sus valores se incrementan linealmente con el número de recolectoras que traen néctar a la colonia. Dada la variación correlativa, las diferencias en la persistencia social resultantes de

cambios en la entrada de néctar no proporcionarán información sobre el papel de las experiencias tempranas en las variables de persistencia informativa en los grupos de mayor edad. Por esta razón se calcula la pérdida relativa en los valores de S en recolectoras y procesadoras al suprimir los eventos de aprendizaje en fases específicas de la vida del individuo.

En líneas generales se observa que con recambios más lentos de la población se reduce la pérdida de la fuerza de memoria S tras supresión de experiencias en grupos más jóvenes. En este sentido, esto es congruente con la creciente independencia de la persistencia de la información en los diferentes grupos de las experiencias en grupos más jóvenes al incrementarse el valor de $E(teg)$. También se ven mayores pérdidas con más agentes recolectores trayendo néctar a la colonia: la fuerza de la memoria S de las procesadoras y nodrizas es sensible a la variación en la magnitud de la entrada recolectora y la contribución que hacen a los grupos de mayor edad depende de esa variable. Veamos ahora los datos en particular para cada grupo de edad.

En principio, en acuerdo con las simulaciones de la Parte 1, para un grupo dado, el grupo que le precede inmediatamente parece cumplir un papel relevante en la persistencia de la información. La supresión de las experiencias de aprendizaje en el grupo de las procesadoras implicó una reducción en la fuerza de la memoria en las recolectoras, $prS_{p \rightarrow r}$, en el rango medio entre 11,6 ($E(teg) = 17,3$ días) y 51,8% ($E(teg)=3,9$ días) (Fig. 2.14.a). Mientras tanto, la supresión de las experiencias de las nodrizas redujo la fuerza de la memoria en las procesadoras entre 8,3 y 44% en el mismo rango (Fig. 2.14 c); e incluso afectó al grupo de las recolectoras, con un $prS_{n \rightarrow r}$ entre 0,03 y 9,7% (Fig. 2.14.b).

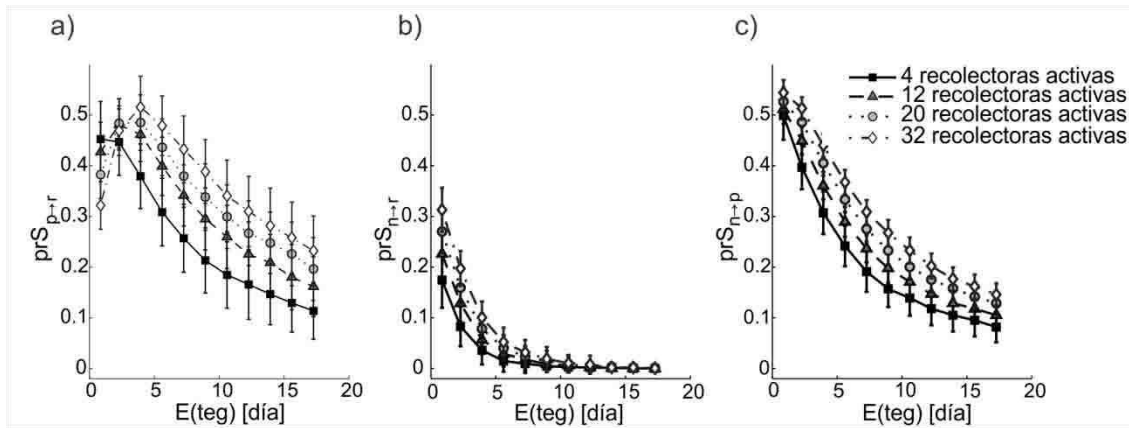


Figura 2.14 La relevancia de las experiencias tempranas en la persistencia social de la información olfativa en grupos de edad avanzados. Se muestra la pérdida de fuerza de la memoria S en grupos mayores tras la supresión del aprendizaje asociativo en grupos jóvenes. Los datos se ordenan como función del tiempo esperado de permanencia en cada grupo, $E(teg)$. Se muestra asimismo el efecto de diferentes entradas de néctar a la colonia durante el período de estimulación. En cada caso se presenta en el eje Y (a) $prS_{p \rightarrow r}$, la pérdida de S en las recolectoras tras supresión del aprendizaje durante la fase de procesadoras. (b) $prS_{n \rightarrow r}$, la pérdida de S en las recolectoras, tras supresión del aprendizaje durante la fase de nodrizas. (c) $prS_{n \rightarrow p}$, la pérdida de S en las procesadoras, tras supresión del aprendizaje durante la fase de nodrizas.

Dentro de un rango biológicamente plausible (entre 4 y 16 días), el sistema parece encontrarse dentro del margen sensible a cambios de $E(teg)$: después de este rango la persistencia de la memoria tiende a estabilizarse.

2.5 Discusión

Las simulaciones realizadas con los dos modelos presentados han permitido establecer el papel de algunos factores que estructuran la población, como los parámetros demográficos, y otros que caracterizan la estimulación olfativa, en la adquisición y persistencia sociales de la información vinculada con recursos florales recolectados en el exterior. Primero se discutirán los resultados de los estudios de adquisición, llevados a cabo con el modelo de distribución de néctar en la colmena (modelo 2). Después de esto, se abordarán diferentes aspectos relativos a los resultados de los estudios de persistencia realizados con los modelos 1 y 2.

Aprendizaje durante la fase de adquisición

En el modo de distribución de información olfativa en la colmena (modelo 2), la tasa de interacciones que recibe cada grupo de edad depende de tres factores: en primer lugar, el número de agentes recolectores asignados a la fuente de alimento; en segundo lugar, la distribución de los individuos entre las áreas en el nido condiciona la facilidad con que cada grupo puede tener acceso a la información que circula; y, en tercer lugar, el número de individuos que pertenecen a cada grupo de edad. En cuanto a la distribución espacial, el nido virtual en el modelo se estructura en áreas semejantes a las identificadas en una típica colmena de abejas de observación (von Frisch, 1967; Seeley, 1982; Grüter y Farina, 2007). En el caso particular de las abejas melíferas, la falta de límites físicos fuertes que confinen a algún grupo de edad, así como la distribución ubicua de las procesadoras en todas las áreas de la colonia (Tabla 2.3), permiten una amplia estimulación de todos los grupos de edad. En efecto, para un mismo número de recolectoras asignadas a la fuente de alimento, la estimulación a cada grupo en términos del número de contactos se mantiene en el mismo orden de magnitud.

De manera consistente, datos experimentales en hormigas muestran que el tamaño de la colonia y de la complejidad espacial afectan a la distribución de alimento por medio de la trofalaxia (Buczkowski y van Weelden, 2010). En caso del presente trabajo, las diferencias entre los grupos en el *performance* de aprendizaje durante la fase de adquisición y en el alcance social de la información durante la fase de persistencia parecen residir fundamentalmente en el tamaño relativo de los grupos respecto a la magnitud de la estimulación.

Persistencia de la información social y fenómenos demográficos

En contraste con su pequeño papel en la fase de aprendizaje, la tasa de transiciones entre grupos de edad es uno de los factores más relevantes en la determinación de la persistencia social de las memorias tras una estimulación olfativa. En efecto, este parámetro y la magnitud de la entrada de néctar a la colmena dan forma al alcance social de la información, vale decir, a la magnitud poblacional de la respuesta a la presentación de un estímulo olfativo. La dinámica demográfica, por otra parte, se muestra como uno de los factores más influyentes en la duración de las memorias olfativas en un grupo, T . A menor tasa de recambio poblacional la respuesta olfativa tiende a prolongarse.

En el rango biológicamente relevante de tiempos de permanencia en cada grupo, los individuos abandonan los grupos de edad donde adquirieron buena parte de sus memorias antes de que éstas se degraden y se extinga la respuesta olfativa. De esta manera, recambios poblacionales acelerados, representados por valores bajos de $E(teg)$, producen una extinción más rápida de las respuestas (Figs. 2.9, 2.13b,d,f). En este sentido, las variables vinculadas a la persistencia se muestran más sensibles a los cambios en las experiencias en grupos previos cuando los individuos tienden a permanecer menos tiempo en cada grupo (Figs. 2.10, 2.11, 2.14), vale decir, la persistencia de información en el grupo se muestra más dependiente de experiencias tempranas. ¿Será este efecto relevante en los insectos sociales? Las poblaciones de *Apis mellifera* utilizadas en diferentes experimentos muestran una edad de inicio de la recolección que varía entre los 17 y los 21 días (Rösch, 1925; Lindauer, 1952; Seeley, 1982). Por otra parte, las abejas inician tareas de cuidado de la cría aproximadamente cuatro días después de la emergencia (Lindauer, 1952; Seeley, 1982; Johnson, 2010). Con estos plazos, si se asume un tiempo medio igual transcurrido en cada grupo de

edad, las abejas deben permanecer en cada grupo en promedio entre 7 y 11 días. Estos tiempos de permanencia se corresponden conceptual y numéricamente con el parámetro $E(teg)$ de nuestras simulaciones. En este rango, los resultados de las simulaciones sugieren que las experiencias de aprendizaje durante la fase de las procesadoras son responsables por el 18,2-43,5% de la fuerza de la memoria de las recolectoras (Fig. 2.14a). Mientras tanto, el aprendizaje entre las nodrizas es responsable del 0,2-3,2% del valor de S_r , incluso con un grupo de edad entre ambos (Fig. 2.14b). Mayor es la relevancia de las experiencias como nodrizas para el grupo de las procesadoras: la supresión de estos eventos tempranos de aprendizaje causa una pérdida del 14,1-30,8% en la fuerza de la memoria S_r (Fig. 2.14c).

Teniendo en cuenta la parametrización conservadora del modelo, el resultado se muestra consistente con datos experimentales, en los que algunas recolectoras conservan memorias olfativas adquiridas en etapas muy tempranas de la vida adulta, como en la fase de nodrizas (Arenas *et al.*, 2008; Grüter *et al.*, 2009; Balbuena *et al.*, 2012).

Dada la generalidad del modelo, podría ser extendido a otras especies de insectos eusociales, pero en caso de abordar preguntas similares, se debe contar primero con datos referidos a la dinámica de adquisición y persistencia de la información social y sus mecanismos subyacentes. Más allá del interés particular por la dinámica de la información olfativa ligada a recursos florales en *Apis mellifera*, se dispone para esta especie de datos experimentales que permitieron la parametrización de los submodelos de aprendizaje y memoria (Beekman *et al.*, 2005; Farina *et al.*, 2005; Arenas y Farina, 2008; Arenas *et al.*, 2008; Ramírez *et al.*, 2010) e interacciones sociales como la trofalaxia (Grüter y Farina, 2007; Goyret y Farina, 2005b; Farina y Grüter, 2009; De

Marco y Farina, 2001). Por otro lado, además de dos especies de abejas sin aguijón (McCabe y Farina, 2009, 2010), entre los insectos sociales sólo las colonias de abejas melíferas han sido estimuladas bajo condiciones controladas con mediciones posteriores de los niveles de memoria (Farina *et al.*, 2012).

Excluyendo situaciones excepcionales vinculadas con la remoción de grupos de edad enteros en contextos experimentales (Robinson, 1992; Johnson, 2005), el flujo de individuos en las colmenas entre grupos de edad es mayormente unidireccional, como en las simulaciones de los modelos aquí presentados. Sin embargo, varias especies de hormigas muestran patrones más flexibles de asignación de los individuos a diferentes conjuntos de tareas: en el contexto de una situación normal en la colonia, las hormigas pueden revertir su repertorio conductual (Hölldobler y Wilson, 1990). En tales casos, por un lado, la dinámica de las memorias en cada grupo se vuelve más compleja. A la vez, se requieren experimentos para caracterizar cuantitativamente el flujo de individuos entre grupos de edad, si es que existen caracterizaciones cualitativas adecuadas de los grupos comportamentales. Por otra parte, el tiempo de vida más prolongado de varias especies de hormigas podría implicar una desaparición de la expresión de la memoria antes de cambiar de grupo o de ser eliminadas del sistema, con lo cual las experiencias tempranas no tendrían efectos relevantes en el contexto de tareas en la periferia o el exterior del nido. En este sentido, se requieren datos cuantitativos. Por ejemplo, las recolectoras con experiencias exitosas en el exterior de la hormiga *Cerapachys biroi* llevan adelante tareas de recolección de recursos hasta un mes después, a diferencia de recolectoras no exitosas, que abandonan la realización de estas tareas (Ravary *et al.*, 2007).

Interacciones trofalácticas, toma de decisiones y la regulación de la distribución de alimento

Se ha propuesto un modelo conservador (modelo 2) que simula una situación muy controlada de entrada constante de néctar a la colonia sin incluir el reclutamiento de nuevas recolectoras a la fuente de alimento. En este modelo, un donante activo elige entre receptores pasivos (que sólo pueden rechazar el contacto, si la entrada no alcanza el umbral de respuesta).

La evidencia experimental, sin embargo, muestra que la trofalaxia es el resultado del encuentro entre dos individuos con motivaciones complementarias, uno de ellos para descargar el néctar y el segundo para recibirlo (Crailsheim, 1998; Farina y Grüter, 2009). En efecto, las abejas que piden néctar (*beggers*) pertenecen a una subpoblación de la colonia con mayor nivel de actividad que abejas muestreadas aleatoriamente (Grüter y Farina, 2007). Vale decir, este grupo activo participa con mayor probabilidad en interacciones trofalácticas. Al mismo tiempo, recibir un contacto puede modular nuevamente su estado de actividad al aumentar su temperatura torácica en la recepción del néctar de una dadora con una buena experiencia de recolección (Farina y Wainelboim, 2001a).

Por otra parte, en los modelos presentados en este capítulo las memorias de los agentes no guían su comportamiento en el contexto de sus tareas, sino que constituyen un indicador de la propagación de la información olfativa vinculada al néctar floral entrante y su posterior persistencia. Sin embargo, los datos muestran que las abejas receptoras de néctar prefieren recibir el néctar de recolectoras que retornan del exterior con un néctar que presenta un olor conocido antes que de aquéllas que traen un olor novedoso (Goyret y Farina, 2005a). Así, podrían conformarse “equipos” dedicados a la recolección y procesamiento de néctar con olores específicos y así regular la asignación

de recolectoras a diferentes parches florales disponibles en el exterior. Grüter *et al.* (2013) analizan las implicaciones de esta conjetura mediante un modelo teórico. Sus simulaciones predicen que la conformación de estos “equipos” afecta diferentes variables asociadas al despliegue de comportamientos de reclutamiento, como la danza de contoneo (Seeley y Tovey, 1994; Farina, 2000).

Antes de proseguir, vale hacer una última consideración sobre el modelo de aprendizaje. Al formalizar un modelo de estas características se debe considerar el tipo de asociaciones que los individuos pueden establecer: puede tratarse de un aprendizaje similar a un condicionamiento clásico, donde se asocian un estímulo condicionado con uno incondicionado o bien de un aprendizaje operante, donde el individuo asocia un refuerzo a una conducta propia bajo el contexto de un estímulo. En efecto, cada tipo de aprendizaje involucra diferentes vías neuronales y umbrales para el control del comportamiento.

En el modelo presentado de distribución de néctar en la colmena (modelo 2) suponemos que la distribución de los contactos trofalácticos depende exclusivamente de la distribución espacial de los individuos. Sin embargo, los datos experimentales muestran comportamientos sesgados en función del grupo y de la edad de tareas, donde las abejas tienden a ofrecer alimento antes que a pedirlo a medida que envejecen (Free, 1957; Crailsheim, 1998).

Además, a pesar de que los contactos de pedido en las abejas recolectoras son muy cortos (Farina, 1996; De Marco y Farina, 2003), los mismos son lo suficientemente largos para adquirir información sobre el olor del alimento (Farina, 1996; Gil y De Marco, 2005; Martínez y Farina, 2008), pero no lo suficiente para su posterior distribución (Wainelboim y Farina, 2000; De Marco y Farina, 2001; Goyret y Farina

2005b). En ese sentido, el presente modelo es conservador, ya que los agentes recolectores mantienen el néctar circulando dentro de la zona de descargas (la única zona donde las recolectoras ofrecen comida, Tabla 1); son los agentes procesadores de néctar los que lo reciben y lo llevan a otras áreas, volviendo el recurso accesible a otros grupos de edad. Se ha mostrado (Pérez y Farina, 2004) que las procesadoras de néctar que experimentan una baja productividad durante la recepción de alimento de parte de una recolectora tienden a completar una mayor proporción de ciclos de actividad donde sólo ofrecen néctar a otras abejas, en lugar de almacenarlo en las celdas. *Ergo*, incluso cuando una recolectora lleva una cantidad pequeña de néctar en el buche, las procesadoras propagan selectivamente la información asociada a recursos entrantes entre otros individuos activos. Por otro lado, dado su tamaño, este grupo de edad es un reservorio robusto y estable de las memorias para el grupo de las recolectoras. El acceso constante de los grupos más jóvenes a la información olfativa, sea por el néctar depositado en las celdas o por trofalaxia con las procesadoras, vuelve aún más sólido el alcance social y temporal de las memorias de las procesadoras, como puede apreciarse en los modelos aquí presentados (Fig. 2.13b, 2.13.c; por analogía directa, Figs. 2.7; 2.10).

2.6.- Implicancias

Como ya fuera mostrado clásicamente (von Frisch, 1967, Wenner *et al.* 1969), el aprendizaje olfativo reduce la incertidumbre de los individuos en sus vuelos de recolección en el exterior. Recolectoras inexpertas con experiencias olfativas apetitivas en el interior de la colmena pueden utilizar sus memorias para determinar la ubicación de posibles fuentes de alimento en sus vuelos de recolección. En el largo término, estas

memorias pueden mejorar la respuesta frente a la reaparición de recursos como ocurre en presencia de floraciones efímeras y fuertemente asincrónicas (Vogel, 1983). Si bien el modelo de distribución de néctar en la colmena sugiere que unas pocas recolectoras conservan memorias de sus experiencias como nodrizas, podrían ser suficientes para facilitar selectivamente la aparición o reaparición de néctar con olores familiares (Balbuena *et al.*, 2012b). En este sentido, la generalización podría ampliar los tipos florales para los que las abejas muestran respuestas apetitivas, incluso en el primer encuentro con esas especies florales (Guerrieri *et al.*, 2005; Arenas *et al.*, 2009b) y así, ampliar las especies para las cuales habría una facilitación en el reclutamiento y la recolección en general. De este modo, los sesgos en la actividad recolectora pueden mejorar la respuesta de la colonia a un paisaje floral siempre cambiante.

Por último, se ha arribado a una plataforma conceptual adecuada para estudios teóricos posteriores vinculados con la regulación del comportamiento colectivo en la intersección del polietismo etario, las experiencias olfativas y las memorias de largo término en sociedades de insectos.

Capítulo III.

Construcción de un modelo a partir de entidades individuales: una aproximación *bottom-up*

3.1. Introducción

El capítulo precedente se centró en la problemática de la distribución, adquisición y persistencia de información olfativa vinculada a néctar floral que ingresa a la colmena. Como se ha visto, las dinámicas subyacentes a estos procesos dependen de parámetros demográficos, pero también de la historia de recolección previa. En esa primera aproximación formal, las memorias olfativas eran indicadores de la magnitud de la distribución o de la persistencia de esa información. Sin embargo, se ha señalado en la Introducción General que a partir de la evidencia experimental se puede concluir que las abejas *usan* estas memorias adquiridas en diferentes contextos vinculados con las tareas que realizan; en particular, en tareas relacionadas con la recolección, procesamiento, almacenamiento y distribución de néctar. Por ejemplo, la información olfativa ayuda a las recolectoras a localizar parches florales de alimento en el exterior cuando éstos tienen un olor familiar (von Frisch, 1967; Reinhard y Srinivasan, 2009). También se han enumerado casos donde la toma de decisiones sesgada por experiencias olfativas previas acarrea posibles efectos regulatorios, vale decir, con efectos sobre el estado de actividad de los individuos y su asignación a diferentes tareas (Gordon, 1996) o, en el caso de las recolectoras, diferentes parches de alimento.

Se puede asumir que la regulación de la recolección de néctar está dada en términos de la cantidad de individuos recolectores que se encuentran activos y cómo éstos se distribuyen entre los diferentes parches florales (Seeley *et al.*, 1991; Camazine y Sneyd, 1991). Bajo esta definición y según evidencia experimental y teórica disponible, la regulación de la actividad recolectora se encuentra bajo el control no sólo de las experiencias de las recolectoras en la fuente y sus interacciones en la colmena por medio de la danza de reclutamiento, sino también por la actividad y experiencia de otros grupos de edad que inciden en el control de la distribución de la fuerza de recolección de la colmena entre diferentes parches florales.

Modelos teóricos que incluyen a las procesadoras de néctar muestran que, en efecto, la disponibilidad de individuos de este grupo para recibir néctar de recolectoras que regresan del exterior puede incidir en la asignación de las recolectoras a diferentes fuentes de néctar floral (de Vries y Biesmeijer, 2002; Edwards y Myerscough, 2011; Schmickl *et al.*, 2012). Los resultados de estos modelos son consistentes con datos experimentales (Seeley, 1995, pp.142-145). El mecanismo parece residir en una clave temporal: según evidencia experimental (Seeley, 1992; Biesmeijer, 2003), tiempos prolongados de búsqueda de una procesadora de néctar a la cual transferir la carga de su buche al regresar a la colmena reducen la probabilidad e intensidad de las danzas de contoneo (Seeley, 1992). En principio, el *tiempo de espera hasta encontrar una receptora* parece tratarse de un efecto colateral del flujo global de néctar ingresado a la colmena, o bien en el presente, con las procesadoras acaparadas por un mayor número de recolectoras activas en otras fuentes de alimento (Seeley, 1995), o bien en el pasado, reflejado por los lapsos prolongados que las procesadoras transcurren fuera del área de descargas debido a la dificultad para encontrar una celda de almacenamiento según el nivel de saturación de las reservas de la colmena (Seeley, 1989).

Sin embargo, no sólo efectos estadísticos afectan la disponibilidad de las procesadoras, sino que éstas pueden tomar decisiones activamente y sesgar su comportamiento de recepción y, por ejemplo efectuar contactos trofalácticos con recolectoras que traen un olor conocido antes que con una recolectora con olor novedoso (Goyret y Farina, 2005a). Los resultados del modelo basado en agentes de Grüter *et al.*, (2013) sugiere que estos sesgos pueden reducir el tiempo de espera para olores previamente conocidos. En este sentido, ha de destacarse que, por el uso de claves (olfativas en este caso) para la toma de decisiones, una subpoblación de individuos configura una nueva clave (temporal) para otros individuos que incide en su comportamiento. Sin embargo, aún se encuentran pendientes tanto el abordaje experimental de los fenómenos colectivos (Grüter y Farina, 2009b) como la integración teórica de estos mecanismos subyacentes por medio del uso de modelos.

Por su parte, las recolectoras que se encuentran “desempleadas” en la colmena pueden seguir danzando con olores conocidos, resultando por un lado en un efecto poblacional de facilitación de la reactivación, es decir, de reinicio del ciclo recolector (Grüter *et al.*, 2008). Por otro lado, las danzas, a pesar de llevar el mismo olor, pueden señalar una localización distinta de la conocida por el individuo “desempleado”: en ese caso, según el valor que le asigne a la fuente de alimento en sus últimas visitas, podría ignorar la información vectorial y procesar la danza como una estimulación requerida para la reactivación o incluso una confirmación de la productividad de la fuente de alimento conocida (Biesmeijer y Seeley, 2005; Grüter *et al.*, 2008, Grüter y Ratnieks, 2011).

La dinámica de las memorias se encuentra acoplada a la dinámica de la recolección colectiva. La evocación de memorias en contextos regulatorios podría conllevar una facilitación de la recolección de recursos que presentan olores

previamente reforzados. En efecto, su expresión comportamental podría regular positivamente la probabilidad e intensidad de las danzas de reclutamiento de aquellos individuos que traen néctar con estos olores conocidos y así causar mayor reactivación de la subpoblación de recolectoras con experiencia y aumentar el reclutamiento de jóvenes recolectoras con experiencias olfativas tempranas. Por un lado, los individuos con experiencias olfativas tienden a orientarse hacia situaciones donde refuerzan sus memorias —mediante un contacto trofaláctico o en la fuente de alimento—. Por otro, la probabilidad de exposición al refuerzo aumenta por la disponibilidad de eventos de refuerzo. Por lo cual habría una realimentación positiva entre memorias olfativas y la recolección de recursos con olores familiares (es decir conocidos) siempre y cuando éstos se encuentren en el entorno. Sin embargo, la amplia entrada de alimento aromatizado también podría exponer a los individuos al olor sin refuerzo y producir así fenómenos cognitivos inhibitorios de la respuesta olfativa. Si esto ocurre tras la adquisición de memorias olfativas durante la distribución del alimento por trofalaxia, la exposición sin refuerzo puede conducir al decrecimiento de la respuesta olfativa por mecanismos comunes a los del paradigma de extinción experimental (Dudai, 2002; Eisenhardt, 2012; Plath *et al.*, 2012). Si en cambio, tiene lugar al principio de la entrada del olor, por ejemplo, los individuos podrían sufrir un fenómeno similar a la inhibición latente (Lubow y Moore, 1959; Sandoz *et al.*, 2000; Fernández *et al.*, 2009), donde la pre-exposición sin refuerzo afecta el *performance* en el aprendizaje asociativo. Ante una entrada masiva de un recurso floral particular, individuos jóvenes no afectados a la recolección pueden encontrarse en esta situación. Si el efecto fuera el mismo que en el laboratorio, los individuos requerirían un mayor número de contactos trofalácticos para establecer una asociación entre olor y refuerzo. El estudio de este fenómeno no lineal requiere la evaluación cuidadosa de diferentes aspectos en la regulación del

comportamiento de los individuos: algunos más evidentes, como la transición entre actividad e inactividad y viceversa; otros más sutiles, cinéticos, como la aceleración del ciclo de actividad debido a buenas experiencias de recolección. Asimismo, el balance entre fenómenos de aprendizaje con efectos contrapuestos en la respuesta olfativa también merece una ponderación cuidadosa y precisa. En este sentido, vale volver sobre la importancia del uso de modelos formales para evaluar estas situaciones complejas donde el sistema puede cambiar su comportamiento según cambios sutiles en algunos de sus parámetros.

Biesmeijer y de Vries (2001) delinearon, como se dijera en la Introducción General (sección 1.2.2.2) lo que denominaron una *Estructura de Control del Comportamiento (ECC; o BCS, por sus siglas en inglés)*, un esquema que pretende dar cuenta de las diferentes trayectorias de vida para una recolectora de néctar, categorizar sus posibles experiencias y relacionar los diferentes estados por los que puede pasar un individuo recolector: desempleado tras abandonar una fuente de alimento, reclutado por danzas de contoneo o reactivado por estas danzas para volver al parche floral previamente visitado, etc. Incluso los autores han calculado en base a datos bibliográficos probabilidades de transiciones entre los diferentes estados. Este modelo de la experiencia de los individuos asume que los individuos tienen acceso a la información relativa a las propiedades de una fuente de alimento en simultáneo, con sus claves visuales, olfativas y su localización; vale decir: lo que denominan una *recolectora con experiencia (experienced forager)* es un individuo que ya ha volado a una fuente de alimento previamente. Grüter y Farina (2009a) al introducir las experiencias olfativas matizan y complejizan el universo de experiencias de los individuos recolectores y su comportamiento. En particular, los individuos pueden tener accesos a rasgos de las fuentes de alimento —en particular, claves olfativas—, sin

siquiera encontrarse realizando tareas de recolección fuera de la colmena. Este acceso disociado a las claves que caracterizan a las fuentes de alimento puede influir en las transiciones entre estados, según se ha descrito, facilitando el reclutamiento, pero también puede generar nuevos estados asociados a la existencia de grupos de una misma categoría diferenciados por memorias de diferentes olores florales.

En este panorama general resalta la importancia de las experiencias olfativas y sus potenciales efectos no lineales y complejos integrados en el sistema de la recolección de néctar. En este sentido, los modelos teóricos proporcionan las herramientas adecuadas para poder evaluar hipótesis regulatorias en estos sistemas complejos a la vez que alientan el refinamiento y la especificación de las representaciones de la trama de causas que controla su funcionamiento. Sobre la base de la plataforma conceptual y computacional presentada en el capítulo 2 de esta Tesis, se propone la construcción de un modelo que, por primera vez hasta el momento, aborde las relaciones entre aprendizaje y regulación de la actividad recolectora colectiva.

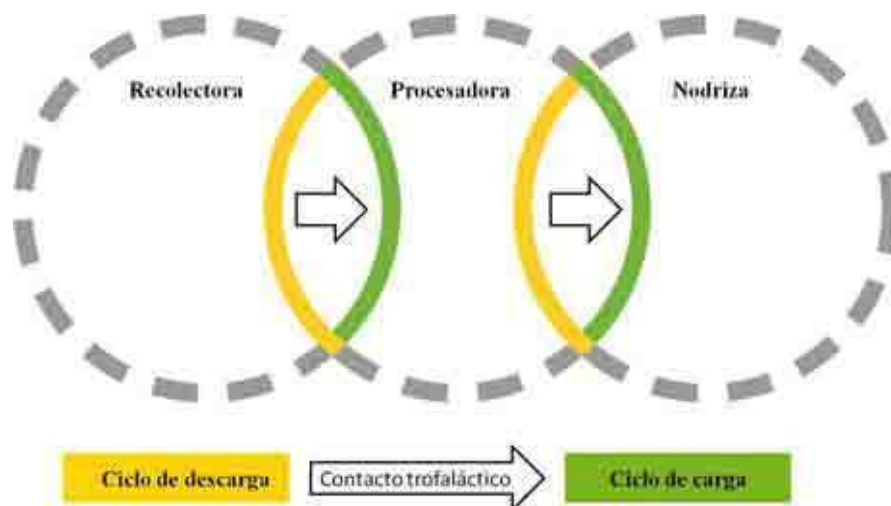


Figura 3.1 Las interacciones de transferencia de néctar en la colmena como un proceso acoplado de individuos en fases complementarias. Los círculos grises representan el ciclo de actividad de individuos pertenecientes a cada grupo. Se hace foco en el momento de la interacción: como se puede ver, los individuos dadores se encuentran en fase de descarga, en verde, mientras los receptores, en amarillo se encuentran en fase de carga. La localización de los individuos en cada fase contribuye a la polaridad de la distribución de néctar en el espacio de la colmena (ver sección 3.2.2).

3.1.1. Objetivos

Como se ha dicho, las memorias olfativas apetitivas adquiridas en contexto social promueven cambios en el comportamiento de los individuos en el corto y en el largo término tras una estimulación olfativa apetitiva. El uso activo de estas memorias en contextos regulatorios puede sesgar el comportamiento colectivo de recolección de recursos. Estos efectos regulatorios pueden ocurrir en las interacciones entre diferentes grupos de edad y modificar el modo en que se procesan las señales vinculadas con el reclutamiento.

Se propone recuperar algunas dimensiones de la experiencia cuyos efectos en el comportamiento individual y colectivo no han sido aún adecuadamente considerados. En el capítulo 2 de esta Tesis se presenta la trofalaxia como un canal de transferencia de claves incidentales vinculadas con el néctar floral. En la Introducción General, sin embargo, también es presentado a la luz de la evidencia experimental como un canal de comunicación que transmite activamente información sobre la experiencia de recolección (Farina, 1996; Farina y Wainelboim, 2001a). Como se detallará más tarde, esta información se conserva al ser transferida cuando el receptor de un contacto realiza un contacto trofaláctico con una nueva abeja receptora (Goyret y Farina, 2005b) y modifica el comportamiento de los individuos en el interior de la colmena (Pírez y Farina, 2004).

Estos hallazgos se encuentran vinculados a líneas de investigación que durante más de cuarenta años han emulado en sus experimentos situaciones realistas de recolección de alimento líquido. Éstos muestran un universo de información y un repertorio de comportamiento más ricos que los evidenciados en los experimentos clásicos (por ejemplo: Núñez, 1966, 1970; Farina, 1996; Gil y Farina, 2002; De Marco y Farina, 2001). A pesar de su importancia para el conocimiento del comportamiento de

las abejas en contexto natural, sólo se han hecho unas pocas aproximaciones formales a estas situaciones (Dornhaus *et al.*, 2006b).

En este capítulo presentaremos la propuesta para la construcción de un modelo basado en agentes. Su implementación computacional responde a los siguientes objetivos:

1. Abordar las interacciones entre experiencias olfativas y recolección colectiva de néctar en colonias de abejas melíferas. En particular,

1.1. Ponderar la importancia de las experiencias olfativas en contextos regulatorios de la actividad recolectora.

1.2. Estudiar la distribución de individuos recolectores entre diferentes fuentes de alimento con distintos olores y establecer el papel de las memorias olfativas en la interacción regulatoria entre estas entradas florales. Investigar si la existencia de memorias previas puede interferir con la recolección de recursos con olores novedosos.

1.3. Estudiar los posibles efectos de las experiencias olfativas tempranas en el interior de la colmena en la recolección colectiva de néctar tanto en el corto como en el largo término.

2. Articular en el modelo de comportamiento de los individuos diferentes aspectos de su experiencia que tienen efectos regulatorios. Algunos de ellos han sido previamente incluidos en modelos de la recolección de néctar, como la danza de contoneo o la concentración de azúcares como expresión de la riqueza del néctar en las fuentes de alimento floral (Camazine y Sneyd, 1991; Cox y Myerscough, 2003; Schmickl *et al.*, 2012). En particular se incluirá el concepto de flujo integrado de carga de néctar como un aspecto gravitante en la configuración de las experiencias de los individuos.

2.1. Simular situaciones naturales de recolección de recursos.

2.2. Proponer un marco conceptual que permita una aproximación experimental cuantitativa al comportamiento de las abejas adultas de corta edad que realizan tareas en el interior de la colmena.

La construcción del modelo encontrará su base conceptual y computacional en los modelos delineados en el capítulo 2 de esta Tesis. En particular, lo consideraremos una extensión y refinamiento de estos modelos, dado que, en efecto,

- a) El modelo se encontrará estructurado en grupos de edad. A medida que los individuos envejecen, migran de un grupo de edad al siguiente. El submodelo básico de historia de vida será el utilizado en el capítulo 2 (*cfr.* Sección 2.2.1.2.2)
- b) Los individuos se encontrarán dotados de un submodelo de comportamiento en este caso incluyendo sus tareas específicas y modelándolas explícitamente.
- c) Se implementará un submodelo de procesamiento de estímulos y aprendizaje olfativos insertado en el contexto del comportamiento de los individuos.

El abordaje de la regulación del comportamiento de los individuos requiere por un lado la identificación de situaciones y estímulos regulatorios en el sistema biológico para la construcción de un esquema de control del comportamiento. Se presenta una revisión en la sección 3.1.2 para cada grupo de edad. La integración de las experiencias olfativas en un modelo de comportamiento requiere, por otra parte, insertar esas memorias en el contexto de las tareas que desarrollan los individuos e integrarlas con otras experiencias.

Para las recolectoras se revisaron los datos disponibles en la bibliografía a la luz de la estructura de control de comportamiento propuesta por Biesmeijer y de Vries (2001) que categoriza a los individuos según sus experiencias recolectoras; asimismo,

se completó el análisis bibliográfico con la ampliación y matización realizadas por Grüter y Farina (2009a) incorporando las experiencias olfativas en el exterior y en el interior de la colmena.

3.1.2 Breve revisión sobre mecanismos regulatorios de la actividad de las abejas

En este apartado se describen brevemente posibles transiciones regulatorias, como el cambio del estado de actividad, así como mecanismos sociales e individuales involucrados en estas transiciones, descritas para los diferentes grupos de edad en la bibliografía experimental.

3.1.2.1. Recolectoras

Entre los diferentes grupos comportamentales que componen la colmena, las recolectoras constituyen el más estudiado en la bibliografía (von Frisch, 1967; Seeley, 1995; Biesmeijer y de Vries, 2001; Dyer, 2002).

Las recolectoras en actividad alternan entre las fuentes de alimento del exterior y la colmena, particularmente en el área de descargas, donde transfiere su carga de néctar a las procesadoras (Lindauer, 1952; Seeley, 1989). Esta área se encuentra próxima a la entrada de la colmena. En estado de inactividad (*resting*), se encuentran en la colmena, frecuentemente en la periferia del área de danza y descargas.

El despliegue de danzas de contoneo por parte de las recolectoras es un evento con consecuencias regulatorias en la actividad de la colmena. Ahora bien, tanto la experiencia en la fuente de alimento como en la colmena a su regreso influyen en su probabilidad y su duración. En cuanto a la experiencia en el exterior, la concentración de azúcares del alimento (Seeley *et al.*, 1991) como el flujo de solución azucarada (es

decir, el volumen disponible de alimento por unidad de tiempo) y la distancia a la que se encuentra la fuente de alimento inciden en la probabilidad de abandono: a mayores flujos y concentraciones y menores distancias, mayor probabilidad de danza.

Se ha documentado que, una vez en el interior de la colmena al regreso de la fuente de alimento, el tiempo hasta descargar el néctar a una procesadora (Seeley, 1992; Edwards y Myerscough, 2011) y el número de individuos receptores a lo largo de la estadía en la colmena regulan positivamente la probabilidad de realizar una danza de contoneo. Núñez (1970) reporta que cuando la abeja experimenta flujos muy bajos de solución azucarada en el alimentador externo, lleva a cabo breves contactos de pedido en la colmena tras los cuales puede llegar a reanudar la recolección e incluso desplegar una danza de reclutamiento. Como afirman De Marco y Farina (2003), el pedido de néctar entre las recolectoras constituye una evaluación de las condiciones recolectoras del resto de la colmena, fundamentalmente de las recolectoras empleadas.

Las memorias olfativas de las procesadoras contribuyen a dar forma a la experiencia de las recolectoras en el interior de la colmena. Grüter y Farina (2009b) muestran que recolectoras que traen el olor ya conocido por las procesadoras registran en cada estadía un mayor número de receptoras al descargar el néctar por trofalaxia. Sin embargo, bajo las condiciones de sus experimentos no hallaron diferencias significativas en el tiempo de espera hasta el primer contacto de descarga.

La transición del estado de actividad al de inactividad, denominado *abandono de la fuente de alimento* se encuentra también condicionada por las experiencias de los individuos en la fuente de alimento y en el interior de la colmena, al regresar. Seeley y colaboradores (1991) calculan mayor probabilidad de abandono a menor concentración de néctar; asimismo, estadías más prolongadas en la colmena sin encontrar un receptor

de néctar aumentan la probabilidad de abandono para recolectoras que han experimentado baja productividad en sus vuelos de recolección (Seeley, 1992).

Las categorías de Biesmeijer y de Vries (2001) proporcionan criterios validados empíricamente para la segregación de los individuos según sus experiencias (Gil y Farina, 2002; Biesmeijer y Seeley, 2005). Para abordar la transición de estado inactivo a estado activo se presentarán las categorías utilizadas por estos autores para referirse a abejas "desempleadas" en la colmena, que se pueden distinguir en recolectoras sin experiencia recolectora e individuos recolectores desempleados con experiencia en el exterior. La bibliografía experimental detalla diferentes mecanismos de activación y trabajos recientes consideran efectos de las experiencias olfativas. Dada la abundancia de información, se enumerarán brevemente algunos datos según cada categoría:

a) Las recolectoras sin experiencia en el exterior.

a.1) Activación "espontánea" (*scouts*): algunas abejas pueden emprender vuelos en busca de alimento sin contar con información adquirida de manera individual o por canales sociales sobre la localización de fuentes de alimento. Si han tenido experiencias olfativas en el interior de la colmena, esos olores pueden guiarlas en sus vuelos en el exterior (Grüter y Farina, 2009a).

a.2) Reclutamiento al seguir una danza de contoneo (von Frisch, 1967; Seeley, 1983; Grüter y Farina, 2009a).

b) Recolectoras desempleadas con experiencia recolectora. Se han identificado diferentes mecanismos por los que estos animales vuelven a emprender vuelos recolectores:

b.1) *Scouts* con experiencias

b.2) La danza de reclutamiento puede reactivar a los individuos. El trabajo de Gil y Farina (2002) sugiere que la reactivación tiene mayormente lugar al seguir danzas. Los experimentos de Grüter y colaboradores (2008) muestran que al seguir una danza que indica un sitio diferente del conocido, los individuos vuelven al sitio conocido si su productividad no se ha deteriorado en su última visita (Grüter y Ratnieks, 2011). En este caso, siguen más contoneos de los que otros individuos sin experiencia requieren para obtener información.

b.3) Interacciones trofalácticas (von Frisch, 1968; Gil y Farina, 2002; Balbuena *et al.*, 2012b).

b.4) Contacto corporal, exposición a un olor familiar (Reinhard *et al.*, 2004a, 2004b; Gil y Farina, 2002; Fernández *et al.*, 2003; Balbuena *et al.*, 2012b).

3.1.2.2. Procesadoras de néctar

El ciclo de las procesadoras se verifica de manera complementaria con el de las recolectoras: en el área de descargas reciben el néctar de las recolectoras que arriban del exterior, y llevan el néctar al área de almacenamiento, donde lo depositan una vez que lo han concentrado (Seeley, 1995; Anderson y Ratnieks, 1999a; Hart y Ratnieks, 2001) y completan el ciclo.

La mayoría de los trabajos disponibles sobre las procesadoras de néctar son de naturaleza descriptiva, identificando el grupo como una clase comportamental (Seeley, 1982; Johnson, 2008). Johnson las identifica como abejas de edad media (*MABs*, por sus siglas en inglés), alternando sus tareas de recepción, procesamiento y almacenamiento de néctar con tareas de mantenimiento del nido. En su trabajo de 1989, Seeley describe algunas de las complejidades de su ciclo de comportamiento vinculadas con el estado de entrada de néctar a la colmena.

Pérez y Farina (2004) han sido los primeros en enfocarse en las modificaciones en el comportamiento de las procesadoras resultantes de diferentes experiencias durante la recepción de néctar. En particular estudiaron cómo la información transferida de recolectores a procesadoras durante la trofalaxia afecta el comportamiento de estas últimas. Esta información se vincula con la productividad que las recolectoras experimentan en las fuentes de alimento que visitan durante sus vuelos de recolección. En este trabajo, las procesadoras reciben alimento líquido de recolectoras que vuelven de alimentadores con solución 50%p/p de sacarosa ofrecida en un régimen de flujo regulado de 1,6 y 11,7 $\mu\text{L}/\text{min}$, según el tratamiento. Estos valores se encuentran en el rango donde los individuos regresan a la colmena con carga parcial en el buche; en particular, a mayores flujos, mayor es la carga del buche (Núñez, 1966; Varjú y Núñez, 1991; Farina, 1996). En este caso, las recolectoras presentan a las procesadoras durante la trofalaxia alimento con idénticas propiedades quimiosensoriales (olor, intensidad del olor, concentración de azúcares), por lo que las diferencias en el comportamiento vinculadas con el alimento serán controladas por la tasa de transferencia (Farina y Núñez 1991; Farina y Wainelboim, 2001a) o por la carga final recibida (Goyret y Farina, 2005b). Los autores definen metodológicamente un ciclo completo de procesamiento, donde pueden tener lugar o no una transferencia de alimento antes de regresar al área de descargas. Encuentran que cuando las recolectoras experimentan diferentes flujos de alimento azucarado en el exterior, las procesadoras muestran cambios en su comportamiento. Las receptoras de recolectoras de flujo más bajo muestran una mayor proporción de ciclos donde sólo ofrecen alimento a otros individuos adultos a la vez que se reduce la proporción de ciclos donde sólo inspeccionan celdas —comportamiento asociado al almacenamiento de néctar— en comparación con las receptoras de recolectoras provenientes de alimentadores con

flujos de solución azucarada más altos. En este sentido, sugieren que el umbral de descarga de néctar en las celdas es más alto que el de descarga por trofalaxia a otros individuos; asimismo, sostienen que la procesadora que recibe néctar de la recolectora con experiencia menos productiva se ve menos estimulada. En efecto, los datos en arenas experimentales sugerirían una baja tasa de transferencia de solución azucarada, correlativa con la ofrecida por la fuente de alimento (Farina y Núñez, 1993; Wainseboim y Farina, 2000). Por último, las procesadoras que reciben un contacto trofaláctico de una recolectora que ha experimentado menor productividad en el exterior, realizan luego más contactos de pedido que las receptoras de recolectoras con experiencias más ricas. En el trabajo no hallan diferencias entre tratamientos para las variables temporales, como la duración del ciclo, o espaciales, como la ubicación de las celdas visitadas y su posición relativa a los sitios donde se verificaran los contactos de descarga.

En cuanto a las transiciones regulatorias, los trabajos teóricos sobre la recolección de recursos con énfasis en el rol de las procesadoras (Edwards y Myerscough, 2011; Schmickl *et al.*, 2012; Grüter *et al.*, 2013) abordan experimentos cuya duración no excede unas pocas horas, por lo que frecuentemente asumen que las procesadoras que se encuentran activas en ese rol no abandonan sus tareas. En cambio, la transición de la inactividad a la actividad se encuentra mediada por una señal, la *danza de temblequeo (tremble dance)*: las recolectoras al realizar esta danza reclutan nuevas procesadoras (Seeley, 1992, 1995; Biesmeijer, 2003).

En cambio, los modelos dedicados a la emergencia de la división del trabajo por mecanismos de autoorganización sí proponen dinámicas de abandono y reclutamiento entre las procesadoras. En estos trabajos se asume un modelo de *abandonos frecuentes*

espontáneos de las tareas sin relevancia causal de la experiencia de procesamiento reciente. En estos modelos, la actividad de las procesadoras se regula por el balance entre abandonos rápidos y estímulos que indican requerimiento de obreras en una labor (Schmickl y Crailsheim, 2008; Johnson, 2009).

3.1.2.3. Nodrizas

Las nodrizas son el grupo cuyas tareas se realizan en el corazón de la colmena: el área de cría. Estos individuos oscilan entre las celdas de polen y néctar, con los cuales preparan el alimento para larvas de obreras mayores a tres días, y las celdas donde se desarrollan los individuos en estadios preimaginales de la colmena (Seeley, 1982).

Más allá de la descripción de su comportamiento y su determinación como grupo comportamental (Seeley y Kolmes, 1991; Johnson, 2008), el estudio de la regulación del comportamiento de las nodrizas se encuentra aún en sus inicios. Se han identificado señales que modulan positivamente su actividad de cuidado de la cría, como la feromona de cría, cuya concentración es inversa a la saciedad de las larvas (Pankiw, 2004). El difícil acceso experimental y la ardua complejidad de la toma de datos relevantes complican el abordaje de la regulación del comportamiento de las nodrizas.

3.2. El modelo

El modelo representa una subpoblación de la colmena estructurada en tres grupos de edad: recolectoras, procesadoras y nodrizas. Cada grupo tiene un submodelo de comportamiento propio. A partir de la estructura de comportamiento diseñada para los individuos de cada grupo de edad se espera que se ensamble una estructura de reparto de tareas (Anderson y Ratnieks, 1999a), donde las recolectoras traen el néctar del

exterior, se lo entregan a procesadoras de néctar en una descarga trofaláctica y éstas lo almacenan en celdas de alimento o lo distribuyen a su vez por trofalaxia a otros individuos en la colmena (Fig. 3.1). Las nodrizas a su vez deberán alimentar a las larvas, que se encuentran en el centro de la colmena. En cada grupo tienen lugar ciclos de actividad e inactividad regulados por la integración de información social y privada.

El modelo exige una mayor resolución temporal que la utilizada en los modelos presentados en el Capítulo 2 de esta Tesis. En principio, se usarán unidades de actualización de un segundo, la duración mínima de un contacto trofaláctico (Farina y Wainelboim, 2001b).

El modelo propuesto será desplegado en partes. En primer lugar se dará cuenta brevemente de la representación del espacio de la colmena (sección 3.2.1); a continuación se presentará el modelo de control del comportamiento (sección 3.2.2), en el que se incluirán buena parte de los aspectos del comportamiento descritos previamente para cada grupo de edad. Además, allí se propone un esquema de control de comportamiento para los grupos más jóvenes.

El modelo de comportamiento en tanto estructura de control del comportamiento será complementado por la presentación de los submodelos para la interacción trofaláctica y la propagación de información por medio de la trofalaxia (sección 3.2.3). En base a la estructura de comportamiento se definirán los submodelos y parámetros de la experiencia mediante los cuales los individuos toman decisiones a partir de sus experiencias en el exterior y en el interior de la colmena (sección 3.2.4) y se discutirán algunos aspectos de un eventual modelo de aprendizaje y memoria (sección 3.2.5).

3.2.1. El espacio de la colmena

El interior de la colmena se encuentra modelado de forma espacialmente explícita: se trata de un espacio bidimensional continuo que representa una cara de una colmena de observación de dos cuadros, de 55 x 30 cm (von Frisch, 1967). Mientras permanecen en la colmena, los individuos tienen una posición definida en todo momento.

De manera similar al modelo del capítulo precedente, hay tres grandes áreas en la colmena: junto a la salida, el área de descargas y danza; en el centro, el área de cría; y la más alejada de la salida, el área de reservas (Fig. 3.2).

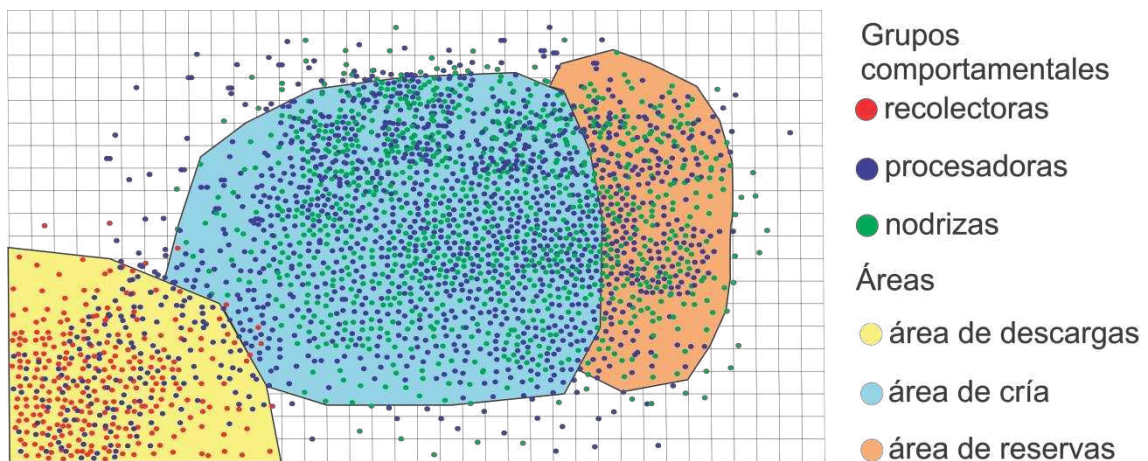


Figura 3.2 Esquema de una colmena de observación de dos cuadros con la delimitación de las áreas y la distribución de individuos de tres diferentes grupos de edad (von Frisch, 1967). Asimismo, así se representa el espacio de la colmena en el modelo. Se asume un espacio bidimensional similar a una de las caras de una colmena de observación.

Si bien los agentes individuales toman valores continuos de posición, el espacio de la colmena se encuentra atravesado por una grilla. La densidad local de individuos se determina para cada celda en la que se encuentran; si, por ejemplo, un agente en busca de una dadora de néctar encuentra que la densidad local excede a un cierto valor máximo, se desplaza alejándose de esa zona. Las dimensiones de las celdas, todas

idénticas, dependen del lapso del ciclo de actualización y de la velocidad de desplazamiento de los individuos.

3.2.2 Modelo del comportamiento individual

Se plantea un modelo de comportamiento que recoge la evidencia experimental presentada en las secciones 3.1.2.2, 3.1.2.2, y 3.1.2.3, para los diferentes grupos comportamentales. La estructura que controla el comportamiento de los individuos se encuentra estructurada en cuatro niveles jerarquizados. En la Fig. 3.3 se puede encontrar un agrupamiento de los diferentes estados posibles. Se excluye de esta formalización el comportamiento de *scouting*, referido a las salidas espontáneas de individuos “desempleados” en busca de fuentes de alimento.

Primer nivel: corresponde al grupo de edad. Las transiciones entre grupos se encuentran controladas por el modelo de historia de vida. Como se desprende de las consideraciones previas, los individuos llevan a cabo tareas propias del grupo y son asimismo sensibles a un conjunto específico de estímulos que contienen información sobre algunos aspectos del estado de la colmena. Un ejemplo es la feromona de cría, que indica el nivel de saciedad de las larvas y que regula el estado de actividad de las nodrizas (Sagili y Pankiw, 2009) y las recolectoras de polen (Pankiw, 2004; no incluidas en este modelo), pero no parece tener efectos similares en otros grupos.

Segundo nivel: El estado de actividad del individuo. En nuestro caso se supondrá una división binaria: el individuo se encuentra o bien *activo* o bien *inactivo*. Por *activo* queremos decir que se encuentra involucrado en un *ciclo de comportamiento*, el tercer nivel en la jerarquía del modelo:

Tercer nivel: Cuando un individuo se encuentra *activo*, desarrolla un *ciclo de comportamiento* que organiza su actividad entre dos polos. A grandes rasgos, los diferentes grupos de edad tienen en común dos grandes tendencias contrapuestas, que englobaremos como “fases”: una *fase de carga*, donde los individuos intentan completar la carga de su buche y una fase de descarga, donde descargan el contenido de su estómago social en interacciones trofalácticas con otros individuos, adultos o larvas, o en celdas de almacenamiento de alimento. Estas dos fases presentan asimismo una polaridad espacial: las fases de carga y descarga tienen lugar en áreas diferentes.

recolectoras						procesadoras				nodrizas																		
activa			inactiva			activa		inactiva		activa		inactiva																
carga		descarga				carga	descarga			carga	descarga																	
vuela al parche de almeto	carregando néctar en el parche	vuela a la colmena	caminando	descargando	danzando	recibiendo	quieta	caminando	acercamiento	siguiendo danza	recibiendo	caminando	acercamiento	recibiendo	caminando	descargando	almacenando	quieta	caminando	caminando	acercamiento	recibiendo	carregando alimento de las celdas	caminando	descargando	alimentando a las larvas	quieta	caminando

Figura 3.3. Agrupamiento de estados posibles para un modelo de comportamiento individual según una estructura jerárquica. El tope de la jerarquía está representado por el grupo etario y comportamental en el que se encuentra el individuo. Dentro de cada grupo se distinguen dos estados de actividad. Dentro del estado activo se encuentran las fases complementarias del ciclo de actividad de los individuos: las fases de carga y de descarga de néctar en y de su estómago social. Ambas fases, así como el estado de inactividad reúnen estados del nivel basal, correspondientes a comportamientos observables en la colmena. Los términos "descargando" y "recibiendo" refieren al papel del individuo en interacciones de trofalaxia. Así como las fases de carga agrupan algunos estados comunes y otros distintos, también cada grupo de edad reúne conjuntos de estados particulares.

En este tercer nivel hay una descripción particular para cada grupo de edad:

3.a) Las recolectoras cargan el buche de néctar en fuentes de alimento disponibles en el exterior y entregan en interacciones trofalácticas el néctar a procesadoras presentes en el área de descargas, adyacente a la salida de la colmena.

3.b) Las procesadoras, una vez que han cargado el buche en el área de descargas, pueden o bien transferir néctar a otros individuos o bien descargarlo en celdas en el área de almacenamiento (Pírez y Farina, 2004), de posición distal respecto a la entrada (Fig. 3.1).

3.c) Las nodrizas a su vez, oscilan entre la carga del buche en las celdas de alimento (polen y néctar) o a partir de la recepción de contactos de compañeras, en el área de almacenamiento y la descarga de alimento líquido a otros individuos adultos y las larvas en el área de cría.

Como puede observarse, en cada área se encuentran individuos pertenecientes a grupos de edad diferentes en fases complementarias, resultando en los encadenamientos típicos del reparto de tareas (Anderson y Ratnieks, 1999a) donde el alimento se ingresa y distribuye desde el exterior al interior de la colmena.

Si bien los datos experimentales muestran que los individuos alternan entre contactos de pedido y de ofrecimiento (De Marco y Farina, 2001: Fig. 5), para esta primera versión se asumirá que desacoplarlos y asignarlos a diferentes fases del ciclo de comportamiento no produce consecuencias relevantes en el control de la actividad.

Cuarto nivel: definimos diferentes estados asimilables a actividades puntuales que observables en la colmena: *caminar, danzar, recibir néctar por trofalaxia, dar néctar*, etc. Como ocurre en la colmena, estos estados se encuentran vinculados por secuencias

de comportamiento. En la Fig. 3.4 se encuentra detallado el conjunto de estados reunidos en cada combinación de fase del ciclo de comportamiento, estado de actividad y grupo de edad. Como se puede observar, se encuentran reunidos en cada caso diferentes conjuntos de estados posibles.

También es de notar que un mismo estado observacional (por ejemplo: *caminando*) puede encontrarse en ambas fases del ciclo de actividad y durante el estado de inactividad (Figs. 3.3 y 3.4). En este sentido, la configuración de estados en los niveles superiores tanto orienta el comportamiento como restringe los estímulos relevantes en el estado observacional: una recolectora inactiva que se encuentra en estado caminando puede responder tras percibir una danza de reclutamiento; no es el caso de una procesadora o una recolectora activa en su ciclo de descarga.

Incluso dentro de una configuración particular de valores para los cuatro niveles de la jerarquía de control del comportamiento, individuos en un mismo estado observacional pueden diferir en cuanto a sus experiencias, y por ende, en la evaluación de los estímulos relevantes y la toma de decisiones. En efecto, sería posible describir un conjunto de subestados definidos por la interacción entre estado y experiencia que explican las diferentes transiciones: son valores condicionales a la experiencia del individuo. La red que de estados que considera estos subestados constituye la Estructura de Control del Comportamiento (ECC), que debiera dar cuenta de cualquier trayectoria de vida posible para un individuo en un grupo comportamental (Biesmeijer y de Vries. 2001). En la Fig. 3.4b, por ejemplo, se puede observar que los mecanismos por los cuales las recolectoras pueden iniciar o reanudar sus actividades en el exterior difieren según sus experiencias. Del mismo modo, sus experiencias condicionan el procesamiento de información social antes de tomar una decisión: el tiempo que una

recolectora sigue una danza depende de la comparación de la información vectorial que contiene este despliegue (*información social*) con sus experiencias (*información privada*). Un individuo sin experiencia, por ejemplo, sigue menos tiempo una danza hasta tomar una decisión en comparación con uno con experiencias previas recolectoras.

La articulación de los diferentes niveles descritos en un modelo de comportamiento para cada grupo de edad permite establecer con claridad marcos en los que los individuos integran información para la toma de decisiones. Como se verá más adelante, por ejemplo, la resultante de la integración, primero de las experiencias en la fase de carga y luego en la fase de descarga, contribuye al control del estado de actividad de los individuos o incluso el despliegue de comportamientos de reclutamiento o reactivación de otros individuos.

Recolectora

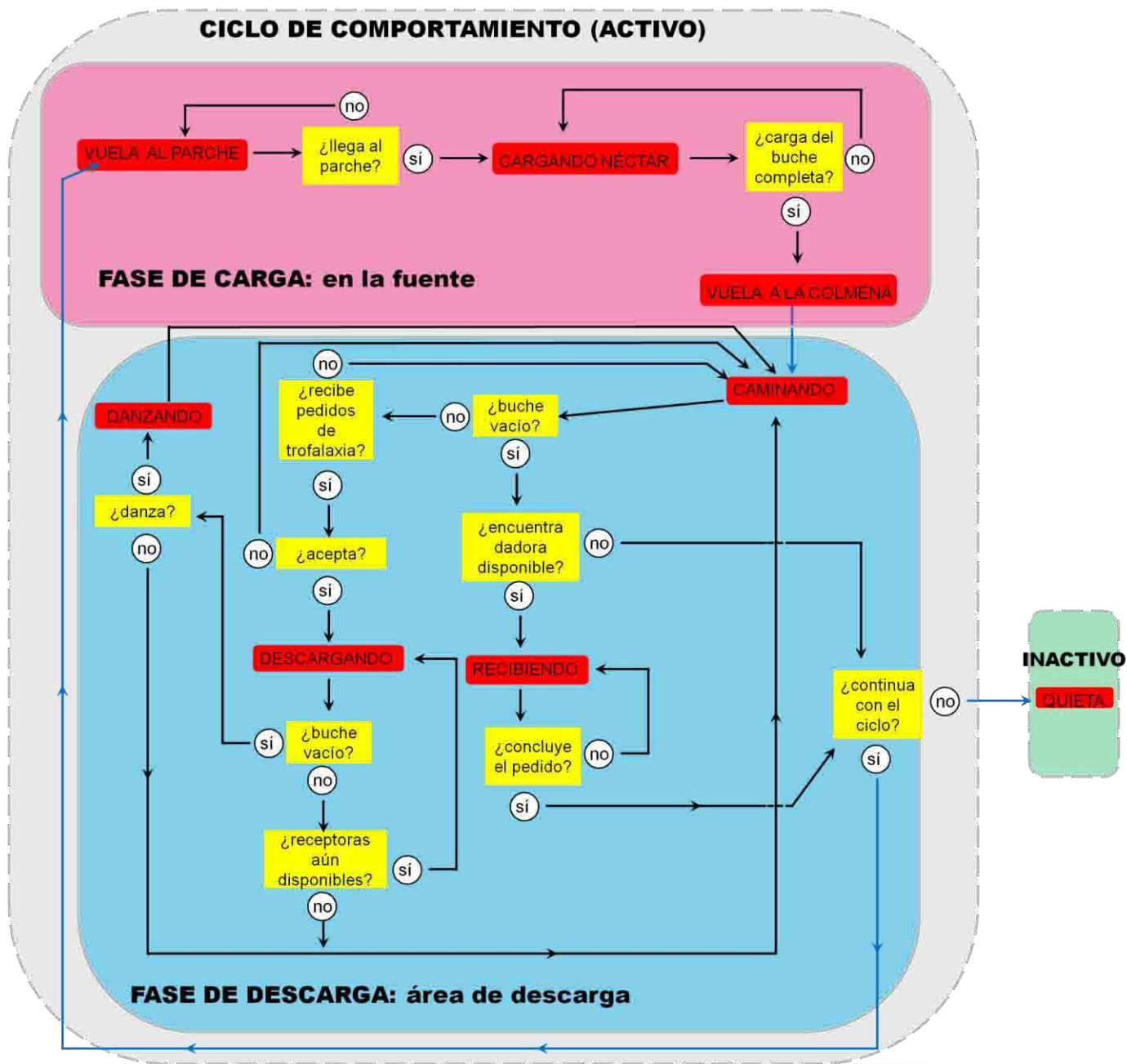


Figura 3.4 Representación de la estructura de control de comportamiento para los diferentes grupos de edad. Los diferentes estados, recuadrados en rojo, se encuentran vinculados en una secuencia específica que organiza el comportamiento de los individuos. Las decisiones que toman los individuos se explicitan en los recuadros amarillos. La información y algunas de las reglas que utilizan para efectuar transiciones entre estados se encuentran en las secciones 3.2.3 y 3.2.4. Las flechas celestes representan transiciones entre fases en un ciclo de actividad, que tienen lugar en diferentes sitios, o bien entre estados de actividad o inactividad. (a) Ciclo de actividad de las recolectoras. El ciclo de carga se verifica en la fuente de alimento (en rosa oscuro), mientras que el de descarga tiene lugar en el área de descarga en la colmena (en celeste). La evaluación de la continuidad del ciclo ocurre al finalizar su fase de descarga. La ecuación que establece la probabilidad de abandono de la actividad integra experiencias durante la fase de carga y de descarga (ec. 3.4). En caso de abandonar el ciclo de actividad, los individuos entran en el circuito de inactividad en estado QUIETA (3.4b). La estructura de control comportamiento de las recolectoras se completa con la Fig 3.4(b), donde se describe cómo el individuo puede reintegrarse en el ciclo de actividad.

Recolectora

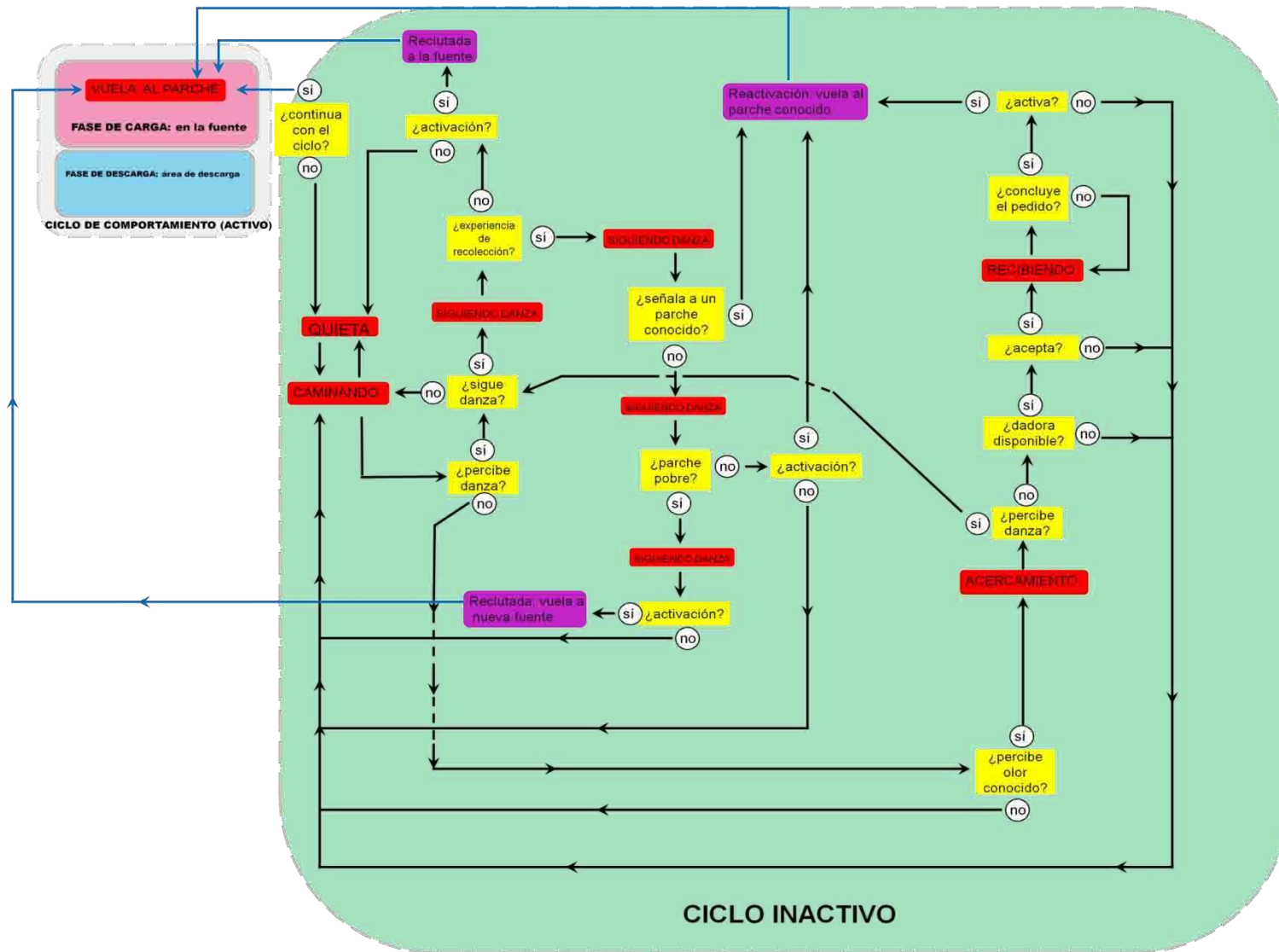


Figura 3.4(b) Fase de inactividad de las recolectoras. El punto de ingreso a la fase de inactividad tiene lugar al concluir una fase de descarga (“¿continúa con el ciclo?”). Según la experiencia previa de los individuos se pueden poner en juego diferentes mecanismos para la iniciación o la reanudación de la actividad recolectora. Los individuos con experiencias cuentan con más vías de activación que los individuos jóvenes recién incorporados al grupo. Los individuos experimentados pueden ser reincorporados al ciclo de actividad por diferentes vías (recuadros violeta): pueden volver a los sitios conocidos (*reactivación*) o ser reclutados a nuevos sitios (*reclutadas*). Por *parche pobre* se refiere a la productividad de un parche floral en su última experiencia de recolección. Las experiencias olfativas previas pueden orientar a los individuos hacia fuentes de información social, facilitando su ingreso en un ciclo de actividad iniciando en la fase de carga.

Procesadora

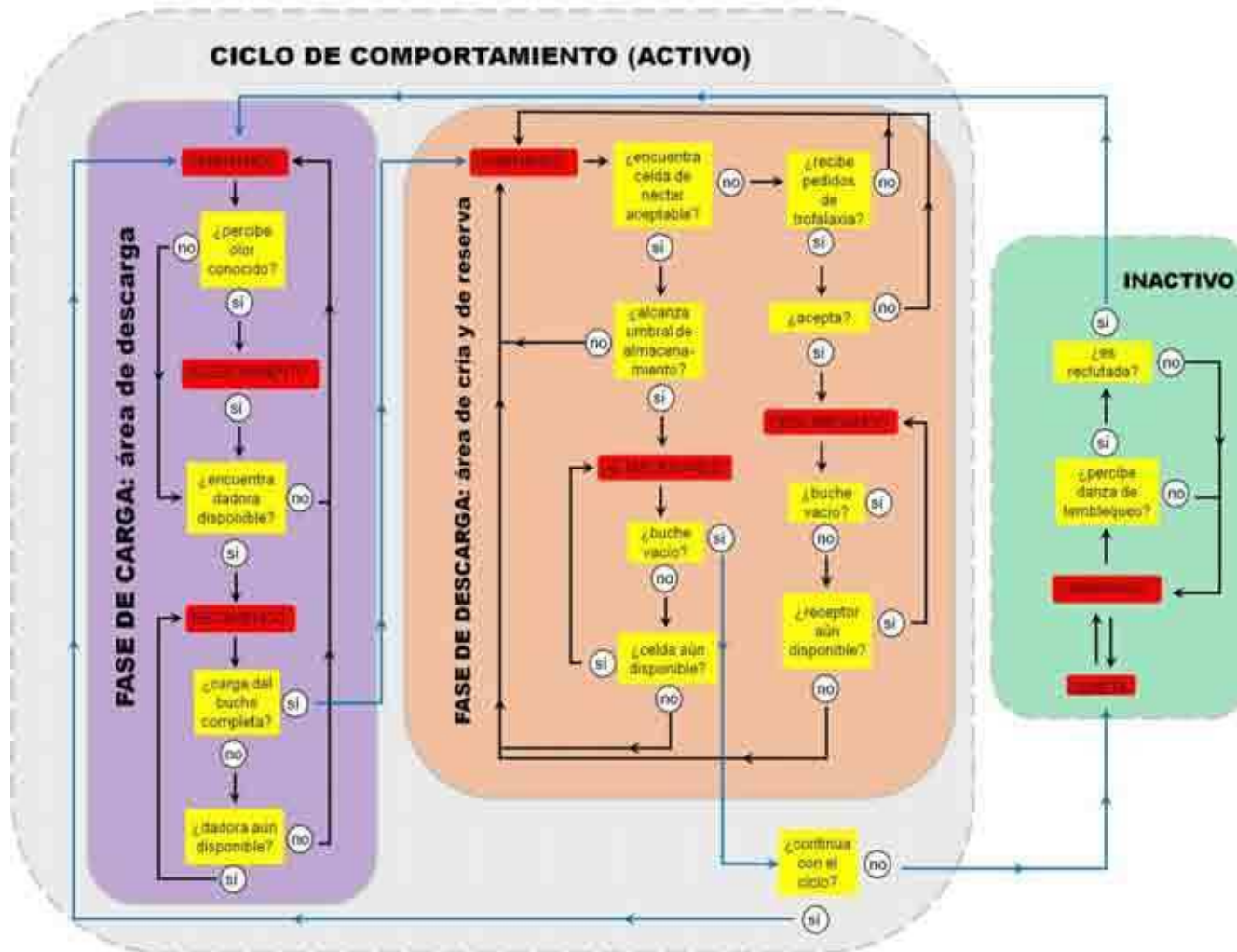


Figura 3.4c Estructura de control de comportamiento para las procesadoras de néctar. Se representan tanto el ciclo de actividad y el estadio de inactividad. El punto de salida del ciclo de actividad se encuentra al final del ciclo de descarga. El individuo efectúa la fase de carga en el área de descargas mediante la recepción de néctar de recolectoras, mientras que la fase de descarga tiene lugar entre el área de cría y la de almacenamiento de recursos. El punto de ingreso es el ciclo de carga en el estado CAMINANDO. Dada la información empírica disponible, los individuos salen del estado de inactividad por una señal: la danza de temblequeo realizada por las recolectoras.

Nodriza

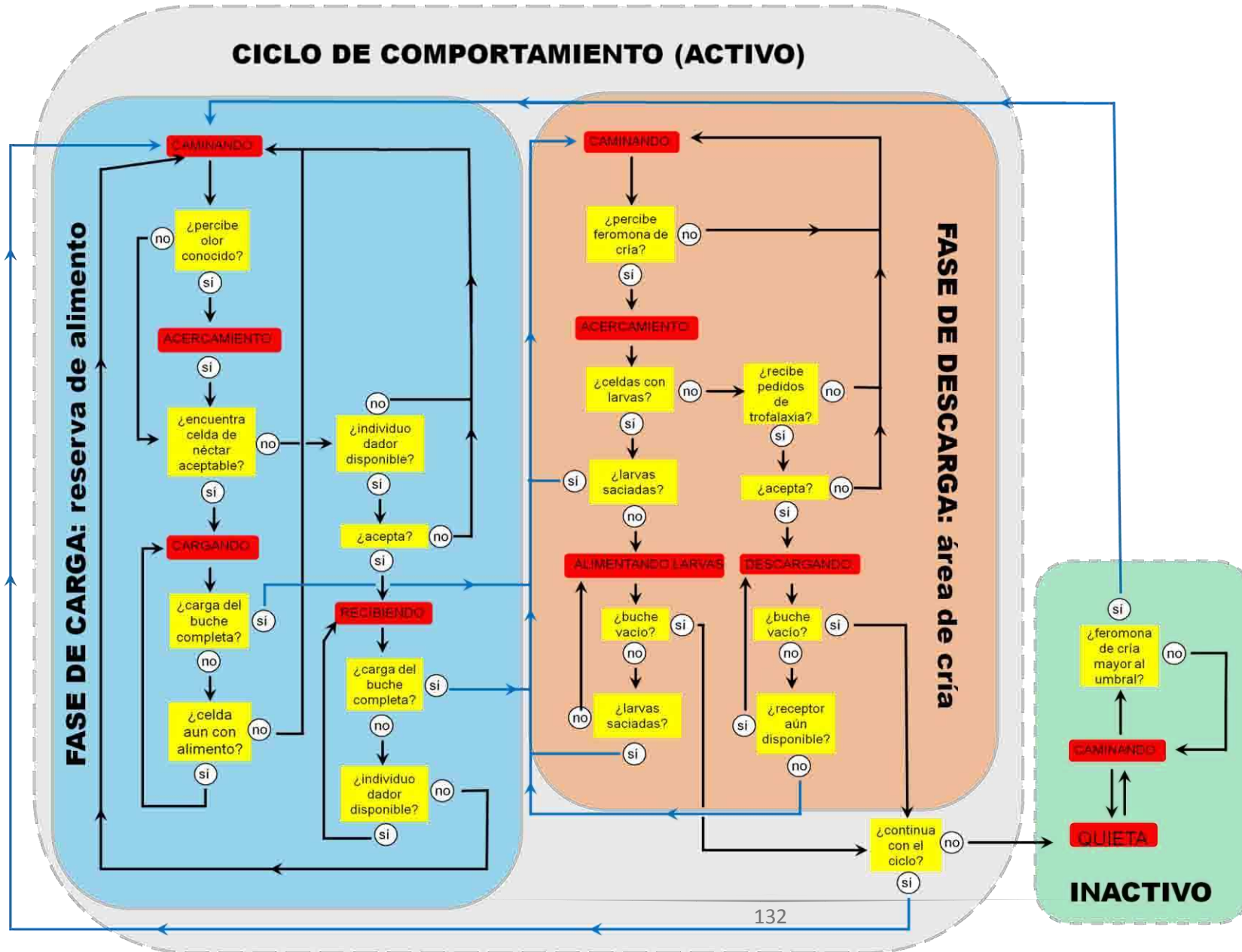


Figura 3.4 (d) Estructura de control de comportamiento para las nodrizas. Se representan el ciclo de actividad y el estado de inactividad. Durante el ciclo de actividad, el individuo oscila entre el área de reservas de alimento, donde realiza su fase de carga, y el área de cría, donde efectúa la descarga de néctar. El punto de salida del estado de inactividad es la presencia de una concentración crítica de feromona de cría para insertarse en el ciclo de carga en un estadio locomotor: CAMINANDO. El punto de salida del ciclo de actividad, como en los otros casos, se encuentra al concluir la fase de descarga.

3.2.3 Submodelo para la interacción trofaláctica

Probabilidad de un evento trofaláctico

En el modelo, la trofalaxia es la interacción entre un individuo dador, en fase de descarga, y uno o más individuos denominados *beggers* (Núñez, 1970; Farina, 1996), en fase de carga. El individuo dador puede responder a los “pedidos” de las *beggers*, que buscan activamente dadores de néctar, y al iniciarse el contacto trofaláctico, la *begger* se vuelve *receptora* de néctar. Concretamente, la probabilidad P_{trof} de que un dador inicie un contacto trofaláctico con una potencial receptora se define por:

$$P_{trof} = 1 - (1 - p)^n$$

(ec. 3.1)

donde p es la probabilidad de un dador de empezar a ofrecer tras un "evento de pedido", que será la entidad atómica con la que codificaremos *las interacciones de pedido* de individuos *beggers* en un radio crítico r_c . n , entonces, serán el número de estos eventos en cada ciclo de iteración. $(1 - p)^n$ es la probabilidad de que el individuo rechace los n pedidos de contacto que se le hagan. En consecuencia, su complemento, P_{trof} , es la probabilidad de que el individuo acepte descargar néctar al menos frente a un pedido.

Los valores de p y de n dependen del estado de los individuos involucrados y de sus experiencias. En particular, el valor de p controla el acceso al dador potencial y toma diferentes valores según la conjunción de valores de los parámetros de cada nivel;

1) El individuo tiene un valor $p = 0$ si se encuentra en la fase de carga. Durante la fase de descarga algunos estados comportamentales tampoco permitirán que el individuo transfiera alimento a otros agentes adultos: en el caso de las procesadoras, cuando estén almacenando néctar en las celdas; en el de las nodrizas, cuando se encuentren alimentando a las larvas. Por el momento, a pesar de la evidencia disponible

(por ejemplo, Farina, 2000; Balbuena *et al.*, 2012a), el contexto de danza se encontrará separado de los contactos trofalácticos.

2) Por otra parte, si el individuo se encuentra efectivamente descargando néctar a un receptor y aún es posible añadir un nuevo receptor, $p = 1$. Según los datos experimentales, el máximo de receptoras simultáneas puede alcanzar hasta cuatro individuos (Farina, 1996; Wainelboim y Farina, 2001a; De Marco, 2006). Excedido ese número, $p = 0$.

3) En el caso en que el individuo se encuentra en su fase de descarga en el estado *caminando*, el valor de probabilidad p será una función monótonamente creciente del flujo integrado durante la fase de carga (Farina y Núñez, 1993; Wainelboim *et al.*, 2003), la concentración de azúcares y decreciente con respecto a la distancia de la fuente de alimento en el caso de las recolectoras. Para las recolectoras se propone:

$$p(\varphi_i, C, d) = \frac{\varphi_i}{\varphi_i + \varphi_{m,g}} \frac{C}{C + C_{m,g}} \left(1 - \frac{d}{d + d_{m,g}} \right)$$

(ec. 3.2)

Mientras que para los grupos que realizan sus tareas siempre en el interior de la colmena se propone:

$$p(\varphi_i, C) = \frac{\varphi_i}{\varphi_i + \varphi_{m,g}} \frac{C}{C + C_{m,g}}$$

(ec. 3.3)

Donde φ_i es el flujo integrado de néctar experimentado durante la fase de carga. C es la concentración de azúcares expresada en % p/p. El valor de d representa la distancia de la fuente de alimento de la colmena, valor relevante para las recolectoras (Núñez, 1982). Los valores $\varphi_{m,g}$ y $C_{m,g}$ son característicos para cada grupo de edad g , como d_m para las

recolectoras. En esta propuesta los diferentes factores hacen su contribución de manera independiente, un punto de partida sencillo que también funciona como hipótesis nula, al no suponer interacciones entre los distintos componentes del rendimiento de una fuente de alimento en el caso de las recolectoras o más en general, de un ciclo de carga.

A excepción de las recolectoras, los individuos que realizan pedidos de alimento se encuentran, como de ha dicho, en fase de carga y en estado *caminando*, en el que perciben la disponibilidad de dadoras en el entorno. La tasa de eventos de pedido n que realiza cada *begger* a cada dador a su alcance potencial es mayor cuanto menor es la carga de su buche; vale decir, a menor carga, mayor “avidez” por néctar. Se puede definir como una función de la carga del buche:

$$n = \frac{CB_{m\acute{a}x} - CB}{CB_{m\acute{a}x} n_0}$$

(ec. 3.4)

Donde CB es la carga del buche del individuo y $CB_{m\acute{a}x}$ la máxima carga posible, unos $60\mu\text{L}$ (Núñez, 1966); n_0 es un parámetro de escala. Así, a mayor carga del buche, menor estimulación a potenciales dadoras durante el proceso de *begging*.

Un individuo (frecuentemente una procesadora) en fase de carga que busca dadores en el interior del nido puede “interpelar” a un número limitado de individuos en el tiempo. En principio, se fijará ese número en un individuo por segundo. Los individuos muestreados deben encontrarse en el radio de alcance (r_c) del individuo, $v\Delta t/2$, donde v es la velocidad de desplazamiento medio del individuo en la colmena y Δt la duración del ciclo de actualización de la simulación.

Al buscar un dador de néctar, los individuos que tienen memorias olfativas pueden responder a la presencia de un olor aproximándose a su fuente: si se trata de un

potencial dador, “interpelarlo” para recibir néctar. La dinámica de las memorias resultantes de las experiencias en los contactos trofalácticos presenta una serie de dificultades conceptuales que se delinearán en breve.

Duración del contacto, volumen transferido y tasa de transferencia

En un primer modelo, la transferencia de néctar se interrumpe o bien en cuanto la dadora alcanza una carga mínima (que puede ser mayor o igual a la carga nula) o bien en cuanto la receptora alcanza un valor de carga determinado por su experiencia y cuyo valor máximo no puede exceder la capacidad del buche (entre 55 y 60 μ L).

La tasa de transferencia en la descarga refleja la experiencia de las dadoras durante su fase de carga: en particular, expresa *el flujo de néctar integrado en el tiempo* experimentado en la visita a fuentes de alimento (Wainelboim *et al.*, 2003). Para parametrizar la relación entre concentración de azúcares y flujo de alimento azucarado durante la ingesta (equivalente a la fase de carga del modelo) y la tasa de descarga en la trofalaxia en recolectoras se disponen de datos tomados en arenas experimentales (Farina y Núñez, 1991; Wainelboim y Farina, 2000; Wainelboim *et al.*, 2003). En cuanto a la tasa de transferencia de las receptoras de estas dadoras a nuevas receptoras, se seguirán los datos de Goyret y Farina (2005b) en arenas experimentales y los de Grüter y Farina (2007) en colmenas de observación con receptoras de segundo orden, que muestran una relación positiva de los parámetros trofalácticos entre contactos encadenados: según el primer trabajo, se verifica con respecto a la primera trofalaxia de la cadena una reducción en la tasa de transferencia de entre el 35 y el 40%, así como una reducción en el tiempo de interacción; el segundo trabajo, mientras tanto, muestra que el segundo contacto de la cadena dura aproximadamente la mitad del contacto original.

Según sugiere la evidencia experimental, entre las recolectoras activas los contactos de pedido parecen vinculados a la obtención de información relativa a la entrada de néctar a la colmena (De Marco y Farina, 2003), por lo que se encuentran excluidas del tratamiento descripto previamente para *beggars*.

3.2.4. Submodelos para la integración de información en ciclos de carga y descarga.

Los individuos involucrados en ciclos de actividad integran diferentes parámetros durante su ciclo de carga y descarga que resultan en la toma de decisiones: si proseguir con el ciclo de comportamiento o interrumpirlo; en el caso de las recolectoras, si desplegar una danza de contoneo o, llegado el caso, una de temblequeo.

La evidencia experimental sobre el comportamiento recolector muestra que estos individuos integran su experiencia de la productividad en los parches de alimento en términos de concentración de azúcares y flujo integrado de carga de néctar. De manera simétrica, se propone una medida de la experiencia de los individuos durante la fase de descarga: un *flujo integrado de descarga*, cuya integración comienza con el ingreso de los agentes recolectores a la colmena. Esta propuesta es una síntesis posible de los datos experimentales, donde se ve que tanto el tiempo hasta dar con una primera receptora como el número total de receptoras de néctar durante la estadía en la colmena al regreso de un vuelo recolector afectan el comportamiento del individuo recolector (Seeley, 1992; Farina, 2000; De Marco, 2006).

Asimismo, dada la conservación de la información cuantitativa de la trofalaxia entre contactos sucesivos, también se proponen los flujos integrados de carga y descarga de néctar como medida de una dimensión de la experiencia en otros grupos de edad, como las procesadoras y las nodrizas. En el caso de los individuos en la colmena, los

flujos de carga y descarga resultarán de la interacción entre el estado de los individuos y un entorno social que facilita o bien dificulta el acceso, respectivamente, a realizar contactos de transferencia o de recepción de néctar. A partir de estos parámetros se propone la regulación del comportamiento de los individuos como la probabilidad de abandonar el ciclo de actividad, que definiremos en general:

$$p_{abandono} = \left(1 - \frac{\varphi_{ic}^{n_g}}{\Theta_c^{n_g} + \varphi_{ic}^{n_g}}\right) \left(1 - \frac{\varphi_{id}^{n_g}}{\Theta_d^{n_g} + \varphi_{id}^{n_g}}\right)$$

(ec. 3.5)

donde $p_{abandono}$ es la probabilidad de abandonar la actividad de acuerdo a los flujos integrados de carga y descarga en el último ciclo de actividad, donde φ_{ic} es el flujo integrado durante la fase de carga y φ_{id} , el flujo integrado durante la fase de descarga; n_g y Θ_g son constantes con valores específicos para cada grupo y que se pueden ajustar según datos empíricos. Del mismo modo, pero de manera inversa, se puede definir para las recolectoras una probabilidad de danza:

$$p_{danza} = \frac{\varphi_{ic}^{n_d}}{\Theta_d^{n_d} + \varphi_{ic}^{n_d}} \frac{\varphi_{id}^{n_d}}{\Theta_d^{n_d} + \varphi_{id}^{n_d}}$$

(ec. 3.6)

donde n_d y Θ_d son constantes específicas para la danza. La fórmula indica que la probabilidad de danza se mostrará parejamente afectada por el flujo de carga como el de descarga. En cualquier caso, si el individuo no puede cargar, o bien no puede descargar, la probabilidad de danza se vuelve nula y la de abandono, máxima. Esta formulación ha sido utilizada en modelos computacionales de recolección de recursos en abejas melíferas y ajustada con éxito a datos experimentales (Schmickl y Crailsheim, 2004; Schmickl *et al.*, 2012). En cuanto a la duración de la danza, se seguirán datos que

indican que es una función lineal de la concentración de azúcares en la fuente de alimento y del flujo de descarga (Seeley, 1995; Farina, 2000; De Marco, 2006). Sin embargo, esta variable mantiene una relación más compleja con el flujo de néctar experimentado en la fuente de alimento (Núñez, 1970).

En cuanto a la danza de temblequeo, los modelos que han intentado dar cuenta del fenómeno de manera cuantitativa (Edwards y Myerscough, 2011; Schmickl y Crailsheim, 2012) postulan una ecuación similar que podría presentarse según

$$p_{tremble} = \frac{t_c^n}{\theta^n + t_c^n}$$

(ec. 3.7)

donde t_c es el tiempo de búsqueda hasta el primer contacto y n y θ son parámetros ajustables según datos disponibles. Ambos trabajos refieren a los datos empíricos de una sola publicación de Thomas Seeley (1992). Si bien es cierto que la probabilidad depende del tiempo que el individuo busca receptora, también depende de la concentración de néctar experimentada en la fuente de alimento: los datos ajustados por Schmickl *et al.*, (2012), por ejemplo, corresponden a recolectoras provenientes de alimentadores con solución de sacarosa 2,5M, situación atípica en la naturaleza y que lleva al individuo cerca del estado de saturación. El propio trabajo de Seeley (1992) muestra que al reducir a la mitad la concentración de sacarosa en el alimentador externo, los individuos reducen su probabilidad de realizar una danza de temblequeo al volver a la colmena. Dado que su frecuencia se reduce a menor productividad de la fuente de alimento, no es improbable que se trate de un fenómeno más bien raro en experimentos con alimentadores de flujo regulado. Por otra parte, esta danza tiene lugar en diferentes contextos (Biesmeijer, 2003) y a veces por razones externas a la tasa de procesamiento, como el acceso dificultoso a un parche de alimento debido a la presencia de otras abejas recolectoras en el parche floral (Thom, 2003).

Finalmente, resta definir por un lado, cómo los individuos integran estímulos para integrarse en un ciclo de actividad. Si bien se ha calculado la probabilidad de los individuos de ser reclutados tras seguir danzas o el número de contoneos que sigue una recolectora antes de emprender un vuelo de recolección (Seeley, 1994, 1995; Grüter y Farina, 2009a), lo cierto es estos datos varían según la experiencia de los individuos. En efecto, individuos con y sin experiencia recolectora pueden requerir diferentes grados de estimulación sensorial antes de dejar la colmena; incluso la discrepancia entre información social (vector apuntado por una danza) y privada (la localización de la fuente visitada por última vez) pueden cambiar el umbral de activación de los individuos (Grüter *et al.*, 2008; Fig. 3.4b). Del mismo modo, la mera presencia de olores o contactos trofalácticos (Gil y Farina, 2002; Reinhard, 2004b; Balbuena *et al.*, 2012a) puede desencadenar la reanudación de vuelos de recolección. En este sentido, deben incorporarse nuevas modalidades sensoriales en el modelo de procesamiento de los individuos (Grüter y Farina, 2009a) y reglas para su integración, a la vez que una representación en el espacio de la intensidad de los diferentes estímulos según la distancia a la fuente de estimulación (como una danzarina: de Vries y Biesmeijer, 1998; Beekman *et al.*, 2007; o un individuo con olor: Grüter *et al.*, 2013; o, para las nodrizas, la feromona de cría: Schmickl y Crailsheim, 2007).

3.2.5. Hacia un submodelo de procesamiento sensorial, aprendizaje y memoria: complejidades del contexto natural

Se puede asumir que las memorias olfativas desencadenan una respuesta condicionada de acercamiento a la fuente del olor (Mackintosh, 1994); sin embargo, no se puede descuidar o descartar la relevancia de componentes de aprendizaje instrumental en el comportamiento de las abejas melíferas (Reinhard, 2004b). Asimismo, el modelo de

aprendizaje y memoria implementado debe poder incorporar nuevos fenómenos factibles en el entorno de la colmena, similares a la *extinción experimental* y a la *inhibición latente* (Fernández *et al.*, 2009): fenómenos cognitivos inhibitorios de la respuesta olfativa.

En el capítulo 2 se ha presentado un modelo de procesamiento de estímulos y aprendizaje y memoria por eventos discretos. En el caso del modelo del presente capítulo, dado que los eventos de aprendizaje no se encuentran delimitados en el tiempo, es necesario recurrir a modelos de aprendizaje asociativo en tiempo continuo. Si bien se han diseñado varios modelos, muchos de ellos reproducen condiciones controladas en experimentos de laboratorio (algunos ejemplos: Sutton y Barto, 1981; Malaka y Hammer, 1996; Schmajuk, 2010), por lo que encuentra fuertemente restringida su aplicación en contextos naturales.

Las situaciones de aprendizaje en la naturaleza implican complejidades que no son el objeto primario de interés de quienes abordan analíticamente el aprendizaje por medio de paradigmas de laboratorio. Aún así, existen trabajos formales que han abordado la recolección en contextos naturales (Read Montague *et al.*, 1995; Niv *et al.*, 2002), pero se encuentran aplicados a individuos que realizan la recolección de manera solitaria y no serían extensibles al aprendizaje en insectos eusociales.

Uno de los problemas de los que ha de dar cuenta un modelo de aprendizaje olfativo en la colmena de abejas melíferas es la convivencia en un mismo individuo de múltiples contextos de aprendizaje y diferentes ventanas temporales involucradas en los procesos de aprendizaje y memoria (Gerber *et al.*, 1996; Menzel 1999; Reinhard, 2004a). Reinhard y colaboradores (2004b) muestran que los individuos tras recibir un pulso de olor sin refuerzo en el interior de la colmena evocan memorias de navegación

que toman el control del comportamiento y los individuos retornan a la fuente de alimento, donde pueden encontrar refuerzo apetitivo para la clave olfativa. Balbuena y colaboradores (2012a) muestran que recolectoras con experiencia que han tenido contacto con el olor conocido son reactivadas y eligen el olor conocido. Sin embargo, ambos contextos pueden estar separados por varios minutos de viaje: ¿se refuerza la memoria olfativa en el contexto recolector y se debilita la memoria apetitiva en el contexto de la colmena? Dado que se ha documentado la generalización de estas memorias entre contextos (Arenas *et al.*, 2007, 2008), ¿no se estaría afectando la expresión de ambas memorias? Si un individuo sigue un olor que apunta a una dadora de trofalaxia y no consigue reforzar la memoria mediante un contacto trofaláctico, por ejemplo, ¿cuál es la ventana temporal en la que todavía puede reforzar la memoria en lugar de *extinguirla*? ¿Puede un olor floral sin refuerzo afectar las memorias de un individuo, por ejemplo, se encuentra lo que el presente modelo llama un ciclo de descarga?

3.3. Discusión, dificultades y conclusiones

En este capítulo hemos presentado las bases para la construcción de un modelo donde experiencias individuales y sociales en la colmena se combinan e integran. No se trata de una propuesta para la eventual construcción de un modelo total de la recolección de néctar (Bonabeau, 2002), sino que se espera abordar el papel causal de las interacciones de *individuos complicados en un sistema complejo* (Sumpter, 2010). En efecto, la propuesta de modelo introduce varios aspectos novedosos a la vez.

El aspecto central en el marco de este trabajo de Tesis es la interacción entre memorias olfativas y regulación de la recolección. La evidencia experimental ha sido

más que sugestiva sobre el rol de las memorias olfativas en diferentes componentes regulatorios de la recolección colectiva de néctar: desde la incidencia en los parámetros de probabilidad e intensidad de las danzas (Grüter y Farina, 2009b) hasta el reclutamiento (Grüter y Ratnieks, 2011; Balbuena *et al.*, 2012a, 2012b) y la reactivación de individuos con experiencias de recolección (Grüter *et al.*, 2008), pero apenas empiezan a realizarse experimentos sobre los patrones colectivos de recolección complejos en un entorno fluctuante y con diversidad de especies florales disponibles (Díaz *et al.*, 2013). Del mismo modo se encontraba pendiente el abordaje teórico de los mecanismos subyacentes a posibles patrones colectivos de recolección. El modelo de Grüter *et al.*, (2013), si bien implica en sus conclusiones efectos regulatorios a partir de sesgos similares en el comportamiento afines a los del aprendizaje asociativo olfativo, no *puede* (ni pretende) efectivamente hacer predicciones sobre la actividad de la colmena en contextos de recolección complejos: el número de agentes procesadores y recolectores permanece constante en todas las simulaciones.

Al introducir flujos de néctar limitados en las fuentes de alimento se abre una nueva dimensión informativa y comportamental. Los experimentos *clásicos* (Seeley, 1986, 1989, Seeley *et al.*, 1991) y muchos de los que los siguieron utilizan alimentadores donde las abejas recolectoras pueden obtener néctar *ad libitum*, vale decir, a su máxima tasa de ingestión. En este sentido, los individuos parecen trabajar en estado de máxima motivación, por lo que el sistema se encuentra saturado (Farina, 1993). En estos casos se dificulta estudiar potenciales vías modulatorias de la actividad de la colmena como la tasa de transferencia de néctar durante la trofalaxia (Farina y Núñez, 1991; Farina y Wainseboim, 2001a; Pérez y Farina, 2004; Goyret y Farina, 2005b) o incluso potenciales límites físicos a la distribución de néctar en la colmena (Núñez, 1966; Goyret y Farina, 2005b).

En este sentido, la introducción de información cuantitativa que se propaga en la colonia y modifica el estado de los individuos receptores abre una oportunidad para el estudio de la regulación de la actividad de grupos comportamentales en el interior de la colmena. Así, la parametrización del modelo propuesto en este capítulo involucra también la determinación experimental de algunos parámetros faltantes. Edwards y Myerscough (2011) detienen su trabajo teórico sobre el rol de las procesadoras de néctar en la regulación de la recolección al no disponer de ciertos parámetros clave, como la tasa de inactivación de la población de las procesadoras. En este sentido, la dificultad para encontrar celdas de almacenamiento (por ejemplo, debido a que las reservas de alimento están prácticamente completas) podría dilatar el tiempo para encontrar una celda de almacenamiento: en los términos de nuestro modelo, el flujo integrado de descarga se hace muy bajo. Seeley (1989) realizó un experimento comparando una situación con la colmena prácticamente sin reservas de alimento y otra, unos pocos días después, tras un evento de floración, en el que las celdas de almacenamiento se completaron. Si bien nota una dilatación del tiempo que le lleva a los individuos completar el ciclo de procesamiento (pasa de 10 a 28 min) y nota algunos cambios en el comportamiento, no parece observar abandono de la tarea. El trabajo con alimentadores que ofrecían solución azucarada concentrada *ad libitum* puede haber llevado a las procesadoras hasta la saturación, reduciendo su probabilidad de abandono de la tarea. Sin embargo, el diseño no deja de ser atractivo: combinado con el uso de alimentadores de flujo regulado (como ocurre en el estudio del comportamiento de procesadoras de Pérez y Farina, 2004) se podría abordar el papel de la experiencia de descarga en la regulación del comportamiento procesador.

Otros aspectos también merecen atención experimental u observacional. Por ejemplo, el comportamiento de un individuo procesador al buscar un dador de néctar.

Una opción es que el individuo “interpele”, es decir, estimule a individuos al azar a medida que avanza o ya se encuentra en el área de descargas de la colmena. Sin embargo, es probable que el individuo utilice claves para identificar individuos provenientes del exterior. En las hormigas *Pogonomyrmex barbatus*, por ejemplo, los individuos recolectores esperan para salir a recolectar el regreso de aquellos que salieron previamente en la mañana, los cuales hacen viajes de patrullaje (*patrulleras*) en busca de recursos. Green y Gordon (2003) han mostrado que el perfil de compuestos cuticulares difiere entre estos individuos patrulleros y los del interior del nido y que basta introducir bolitas impregnadas con un extracto cuticular de *patrulleras* con determinada frecuencia para activar la recolección. Resultados en nuestro y otros laboratorios sugieren diferencias entre el perfil cuticular de abejas recolectoras en el exterior y en el interior (Kather *et al.*, 2011; Balbuena *et al.*, 2014). Quizás los individuos procesadores logren identificar a las abejas que vuelven del exterior e incluso logran distinguir abejas que regresan de fuentes con diferentes productividades sólo considerando cambios en los perfiles cuticulares. Adicionalmente, las memorias olfativas vinculadas a recursos florales parecen facilitar la tarea de encontrar posibles dadoras (Grüter y Farina, 2009b). En cualquier caso, se ha documentado de individuos que realizan caminatas orientadas hacia un dador de néctar a varios cuerpos de distancia antes de iniciar trofalaxia (Korst y Velthuis, 1982).

Como ya ha observado David Sumpter (2010) el uso de modelos complejos requiere una constante vigilancia de la correspondencia empírica del algoritmo de comportamiento individual implementado en el modelo más allá de la reproducción de los patrones colectivos. En este sentido, el modelo una vez implementado puede ser contrastado con las observaciones individuales para diferentes variables: seguidoras de danza (Farina, 2000; De Marco, 2006; Grüter *et al.*, 2008; Grüter y Farina 2009b,

Balbuena *et al.*, 2012b), extensión social y temporal de las memorias olfativas (Farina *et al.*, 2005; Grüter *et al.*, 2006; Grüter *et al.*, 2009), receptoras de trofalaxia de una recolectora (De Marco, 2006; Grüter y Farina, 2009b), sesgos en la recolección (Arenas *et al.*, 2007, 2008; Balbuena *et al.*, 2012a). Por lo pronto, algunos fenómenos cualitativos consistentes con los datos experimentales en individuos emergen de los supuestos del modelo: individuos con mejores experiencias recolectoras deberían efectuar una mayor tasa de contactos y realizar estadías más breves en la colmena (Farina y Núñez, 1993; Farina, 1996). Sin embargo, se podría hacer la misma predicción para las procesadoras, aunque Pérez y Farina (2004) no encuentran diferencias en el tiempo del ciclo de descargas ante diferentes experiencias de productividad durante la recepción de néctar. Aún así, también es cierto que difiere la identidad de los receptores y las procesadoras que experimentaron mayor tasa de transferencia —según esperamos— también tienen un menor umbral para descargar a celdas de reserva, a diferencia de sus compañeras que descargaron néctar a otras compañeras del nido.

Los experimentos clásicos (Seeley, 1986, 1989; Seeley *et al.*, 1991) también son un punto de partida válido para, por un lado, comparar las predicciones del modelo con el patrón colectivo y los procesos individuales, y por el otro para considerar algunas variaciones donde el olor es un factor relevante: por ejemplo, considerar situaciones con alimentadores que fluctúan en el tiempo y además presentan diferentes olores.

Capítulo IV: Discusión y Conclusiones generales

Esta Tesis se propuso establecer bases conceptuales, tanto biológicas como formales para la construcción de modelos plausibles donde se integran componentes plásticos de las experiencias y el control de procesos sociales en el contexto específico de la biología de las abejas melíferas.

Existen modelos en la bibliografía donde las experiencias de los individuos cumplen un papel clave en la emergencia de la división del trabajo (Theraulaz *et al.*, 1998). En particular, en el trabajo de Theraulaz y colaboradores (1998), uno de los clásicos en el debate sobre los mecanismos sobre la división del trabajo (Beshers y Fewell, 2001), los individuos se sensibilizan frente a los estímulos de la tarea que realizan bajando su umbral de respuesta. Eventualmente, dada una estimulación suficientemente intensa, se produce una especialización entre los individuos de la colonia en diferentes tareas. El paralelo con la coexistencia de individuos con diferentes memorias olfativas vinculadas a distintos recursos florales es inmediato.

Algunos trabajos también teóricos en esta línea (los denominados *modelos de división del trabajo por umbrales móviles*: Beshers y Fewell, 2001) amplían el escenario de la regulación de la actividad al introducir estímulos excitatorios e inhibitorios y efectos cognitivos, como el olvido, y aspectos demográficos, estudiando efectos del tamaño poblacional (O'Donnell y Bulova, 2007). Si bien estos trabajos proveen orientaciones generales útiles a la hora de interpretar la evidencia experimental y son interlocutores teóricos interesantes, su generalidad frecuentemente se encuentra con las limitaciones de la biología de cada especie. De hecho, propuestas teóricas y de

trabajo orientadas concretamente a la comprensión de la organización del trabajo en abejas melíferas basadas en evidencia comportamental y fisiológica de la especie utilizan elementos provenientes de diferentes modelos-mecanismo para la división del trabajo (Johnson, 2010).

Por otra parte, podemos encontrar evidencia de especialización producto de la experiencia en hormigas (Ravary *et al.*, 2007) involucradas en la recolección como labor y también allí se encuentran datos sugestivos de una potencial especialización en la recolección de ciertos recursos (hormigas cosechadores de semillas, *Pogonomyrmex barbatus*: Greene *et al.*, 2013). Sin embargo, su integración en el contexto particular de los rasgos de organización, comportamiento y fisiología (e historia de vida evolutiva) orienta y da sentido a estos fenómenos de especialización. Como bien dice Deborah Gordon:

“Una colonia de hormigas puede ser comparado con una red neuronal, pero ¿cómo resuelven colonias y cerebros, utilizando interacciones entre componentes que responden solo a estímulos locales, resolver cada uno su conjunto propio y distintivo de problemas?”

(Gordon, 2007; traducción propia).

En este sentido, el trabajo presentado en esta Tesis formaliza e implementa modelos para abordar primero la distribución, adquisición y persistencia en la colmena de información olfativa vinculada con la recolección de alimento floral por medio de mecanismos sociales de transferencia de materia e información. En segundo lugar, estos modelos son extensibles para así sentar fundamentos y herramientas para abordar por medio de modelos computacionales el papel de las experiencias olfativas en la recolección colectiva de néctar.

El presente trabajo quita el foco de atención del grupo de las recolectoras y las señales informativas como las danzas de reclutamiento y es, hasta donde sabemos, el primero en abordar problemas vinculados con la recolección de néctar incluyendo el aprendizaje olfativo y la trofalaxia como mecanismos de propagación de información en una población estructurada en grupos de edad. El abordaje de estos problemas extiende el horizonte social y temporal de los fenómenos potencialmente relevantes en la regulación de la recolección de néctar.

Se formularon un primer par de modelos sencillos, parametrizados con datos experimentales, para comenzar a analizar este problema. Los modelos desarrollados para esta Tesis y sus resultados (Capítulo 2) muestran inconfundiblemente la relevancia de las experiencias tempranas para la persistencia de información olfativa en los grupos de edad mayores, como las recolectoras y las procesadoras de néctar, en un doble sentido: en primer lugar, las experiencias tempranas ayudan a extender la duración de la respuesta olfativa en estos grupos, y en segundo lugar, mantienen por más tiempo una mayor proporción de individuos con respuestas olfativas. Estos resultados son consistentes con la evidencia experimental que señala que memorias prolongadas introducen sesgos en el comportamiento varios días después de concluida la exposición a un olor reforzado (Arenas *et al.*, 2008; Grüter *et al.*, 2009; Balbuena *et al.*, 2012b). Más allá de la duración de las memorias, el otro componente de la persistencia social, la fuerza de la memoria (variable S) hace énfasis en el alcance poblacional de la información. Es decir, la disponibilidad de individuos, y el número de éstos con memorias que potencialmente podría responder, por ejemplo, a recolectoras que vuelven con alimento aromatizado conocido y, como seguidoras de danza o procesadoras de néctar, facilitar su distribución y recolección.

Los modelos presentados muestran asimismo que los parámetros demográficos vinculados con la transición de los individuos de un grupo de edad a otro inciden en la importancia relativa de las experiencias previas: mayores tasas de transición aumentan su peso relativo en la fuerza de la memoria de grupos mayores. Del mismo modo, el movimiento más rápido entre grupos reduce la duración de las memorias. En el rango biológico de valores de tasa de recambio (o inversamente, el tiempo de permanencia de un individuo en cada grupo), la reducción de la duración de las memorias resultaría por un lado en una reducción en la ventana temporal de individuos con respuestas olfativas, pero a la vez garantiza durante este menor lapso una respuesta más sostenida de la respuesta poblacional. Este resultado tiene importantes implicaciones para la investigación de la recolección de néctar y también un aspecto práctico, vinculado con el uso de colmenas para servicios de polinización (Díaz, 2013).

Por último, es de destacar que los resultados de esta tesis muestran que tasas de recambio poblacional altas reducen el valor total de la fuerza de la memoria S en el sistema, al expulsar individuos con memorias e incorporar individuos sin experiencias. Debe tenerse en cuenta que el modelo presentado excluye a los individuos de pocos días de edad, que se dedican a la limpieza de celdas, dado que bajo los parámetros cognitivos empleados en este modelo y registrados en la evidencia experimental, los mismos no realizarían una contribución sustancial a la persistencia de la información en las recolectoras, uno de los grupos de mayor interés para el control de la recolección. Aún así, podrían realizar una contribución sustancial a grupos más jóvenes, como las nodrizas. Por otra parte, datos recientes muestran que las experiencias olfativas apetitivas preimaginales se conservan después de la emergencia del adulto (Ramírez, 2014). De esta manera, ni siquiera el grupo más joven de adultos recibiría individuos sin memorias. En un futuro podría expandirse el modelo de modo tal de incluir a estos

grupos más jóvenes, dado que los efectos de estas memorias serían de interés en una fase avanzada del desarrollo de un modelo de regulación de la recolección, procesamiento y distribución de néctar.

La construcción de este primer modelos sencillo de distribución de información en la colmena (Capítulo 2, Modelo 2) —que se puede denominar *modelo nulo*, dado que las experiencias olfativas no tienen efecto en el comportamiento de los agentes— permite en primer lugar la construcción de extensiones para abordar problemas de interés vinculados con las experiencias olfativas y su relevancia en el contexto de la regulación de la recolección en el corto y el largo término. En segundo lugar, una vez implementadas estas extensiones, se puede usar como punto de comparación para abordar otras preguntas: ¿cómo la información olfativa modifica la dinámica de distribución de alimento e información de las memorias? ¿Y cómo incide en la recolección? En estos escenarios ampliados, ¿qué otros parámetros son relevantes en la distribución, adquisición y persistencia de información vinculada con recursos florales que ingresan en la colmena?

Para el abordaje de estas y otras preguntas se ha delineado en el Capítulo 3 una propuesta de modelo basado en agentes que incluye los conceptos fundamentales del modelo de distribución de alimento en la colmena presentado en el Capítulo 2 (modelo 2). Es decir, el aprendizaje olfativo en un contexto social, un modelo de comportamiento y una estructura de edades que resulta de un modelo de historia de vida para reproducir el patrón de polietismo etario. A la vez, la propuesta asimismo incluye buena parte de la evidencia disponible sobre transiciones y mecanismos regulatorios de la actividad y distribución de individuos entre diferentes labores vinculadas con la recolección de néctar. A diferencia de otros trabajos, que se concentran particularmente

en señales conspicuas como la danza de contoneo, se ha considerado en esta revisión el papel de otros mecanismos regulatorios, como la trofalaxia, en tanto transmite información cuantitativa sobre los recursos recolectados en el exterior. Por otra parte, dado su alcance en la colmena, la incorporación de este mecanismo ayuda a formular con mayor naturalidad modelos de comportamiento y regulación en grupos de edad jóvenes.

Se propone un modelo jerárquico diferenciado en niveles. Uno de los más importantes se refiere al ciclo de comportamiento, con dos fases complementarias, una fase de carga de néctar y otra de descarga de néctar, cada uno en un sitio distinto. Los ciclos de los diferentes grupos comportamentales encadenan una red de contactos trofalácticos entre individuos con estados complementarios: uno en fase de descarga (dador) y otro en fase de carga (receptor). Cada fase articula una serie de estados comportamentales asimilables a estados observacionales; en cada estado el agente puede procesar información de diferente naturaleza. Sin embargo, es la fase el marco temporal y contextual que engloba a todos estos estados y en el que se integran las diferentes experiencias para las decisiones: ¿continúa el ciclo de actividad o bien pasa a un estado de inactividad? También podría especularse que puede constituir la ventana temporal o contexto en el que los individuos integran sus experiencias para dar forma a sus memorias olfativas.

La construcción de un modelo jerárquico de comportamiento y la incorporación de la trofalaxia como canal de información cuantitativa y regulatorio del comportamiento permiten la propuesta de una Estructura de Control de Comportamiento (Biesmeijer y de Vries, 2001) para los grupos de las procesadoras y de las nodrizas. En paralelo con la implementación computacional, esta propuesta ofrece

hipótesis para su abordaje experimental. En efecto, la parametrización verosímil de una propuesta como la presentada en el Capítulo 3 requiere además la determinación experimental de los valores de algunos parámetros característicos de la actividad de la colmena.

Un desafío particular de esta propuesta se vincula con la determinación de un modelo de aprendizaje adecuado para la actividad en la colmena en *Apis mellifera*, que, como se expresa en el Capítulo 3 plantea cuestiones aún pendientes de un abordaje experimental. Afín a esta línea, se han formulado marcos conceptuales para un abordaje integrativo de estos procesos con el objetivo de establecer contextos biológicamente relevantes para los procesos de aprendizaje y memoria (Timberlake, 1994, 1997).

Finalmente se destaca el valor de esta Tesis que se plantea delimitar bases conceptuales para un diálogo entre el estudio experimental y la integración teórica de mecanismos sociales y cognitivos que subyacen a la recolección colectiva de néctar en *Apis mellifera*.

Bibliografía

A-

Amdam, G. V.; Omholt, S. W. (2003) The hive bee to forager transition in honeybee colonies: The double repressor hypothesis. *J. Theor. Biol.*, 223(4):451-464. doi:10.1016/S0022-5193(03)00121-8

Amdam, G. V.; Ihle, K. E.; Page, R. E., Jr. (2009) Regulation of Honeybee Worker (*Apis mellifera*) life histories by vitellogenin. En Pfaff, D. W.; Arnold, A. P.; Etgen, A. M.; Fahrback, S. E.; Rubin, R. T. (eds) *Hormones, brain and behavior* (2nd ed). pp 1003-1025. Academic Press

Anderson, C.; McShea, D. W. (2001) Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biological Reviews*, 76:211-237

Anderson, C.; Ratnieks, F. L. W. (1999a) Task Partitioning in Insect Societies. I. Effect of Colony Size on Queueing Delay and Colony Ergonomic Efficiency. *American Naturalist*, 154(5):521-535. doi: 10.1086/303255

Anderson, C.; Ratnieks, F. L. W. (1999b) Worker allocation in insect societies: coordination of nectar foragers and nectar receivers in the honey bee. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 46: 73-81.

Arenas, A.; Farina, W. M. (2008) Age and rearing environment interact in the retention of early olfactory memories in honeybees. *J. Comp. Physiol. A* 194:629-640.

Arenas, A.; Fernández, V. M.; Farina, W. M. (2007) Floral odor learning within the hive affects honeybees' foraging decisions. *Naturwissens.*, 94:218-222.

Arenas A, Fernández VM, Farina WM (2008) Floral scents experienced within the colony affect long-term foraging preferences in honeybees. *Apidologie* 39(6): 714-722.

Arenas, A.; Fernández, V. M.; Farina, W. M. (2009a) Associative learning during early adulthood enhances later memory retention in honeybees. *PLoS ONE* 4:e8046.

Arenas, A.; Giurfa, M.; Farina, W. M.; Sandoz, J. C. (2009b). Early olfactory experience modifies neural activity in the antennal lobe of a social insect at the adult stage. *Eur. J. Neurosci.*, 30:1498-1508.

Arenas, A.; Giurfa, M.; Sandoz, J. C.; Hourcade, B.; Devaud, J. M.; Farina, W. M. (2012). Early olfactory experience induces structural changes in the primary olfactory center of an insect brain. *Eur. J. Neurosci.*, 35:682-690. doi:10.1111/j.1460-9568.2012.07999.x.

Axelrod, R. (1997) *The complexity of cooperation: Agent-based models of competition and collaboration*. Princeton, NJ: Princeton University Press

B-

Balbuena, M. S.; Molinas, J.; Farina, W. M. (2012a) Honeybee recruitment to scented food sources: correlations between in-hive social interactions and foraging decisions. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 66(3):77–83.

Balbuena, M. S.; Arenas, A.; Farina, W. M. (2012b) Floral scents learned inside the honeybee hive have a long-lasting effect on recruitment. *Anim. Behav.*, 84(1):77–83

Balbuena, M. S.; González, A.; Farina, W. M. (2014) *Apis mellifera* cuticular chemistry in a foraging context. Joint meeting of the International Society for Chemical Ecology and the Chemical Signals in Vertebrates group, Champaign, IL, EEUU.

Balsam PD (1985). The function of the context in learning and performances. En: Balsam PD, Tomie A (Eds.), *Context and Learning*. Hillsdale, L Erlbaum, New Jersey, pp. 1-22.

Beekman M (2005) How long will honey bees (*Apis mellifera* L.) be stimulated to revisit past-profitable forage sites? *J Comp Physiol A*, 191:1115-1120

Beekman, M; Gilchrist, A. L.; Duncan, M.; Sumpter, D. J. T. (2007) What makes a honeybee scout? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61(7):985-995. doi: 10.1007/s00265-006-0331-9

Beggs, K.T.; Glendining, K.A.; Marechal, N.M.; Vergoz, V.; Nakamura, I.; Slessor, K.N.; Mercer, A.R. (2007) Queen pheromone modulates brain dopamine function in worker honey bees. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 104:2460-2464.

Beshers, S. N.; Fewell, J. H. (2001) Models of division of labor in social insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 46:413–440. doi: 10.1146/annurev.ento.46.1.413

Bhagavan, S.; Smith, B. H. (1997). Olfactory conditioning in the honey bee, *Apis mellifera*: Effects of odor intensity. *Physiol. Behav.* 61: 107-117.

Biesmeijer, J. C. (2003) The occurrence and context of tremble dancing in free-foraging honey bees (*Apis mellifera*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 53(6):411–416.

Biesmeijer, J. C.; de Vries, H. (2001) Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49(2-3): 89-99

Biesmeijer, J. C., Seeley, T. D. (2005). The use of waggle dance information by honey bees throughout their foraging careers. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59:133-142.

Bonabeau, E. (2002) Agent-based modeling: Methods and techniques for simulating human systems. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 99:7280–7287. doi:10.1073/pnas.082080899

Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (1998) *Principles of Animal Communication*. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.

Buczowski G, VanWeelden M (2010) Foraging arena size and structural complexity affect the dynamics of food distribution in ant colonies. *Environ Entomol* 39:1936-1942

C-

Camazine, S.; Sneyd, J. (1991) A model of collective nectar source selection by honey bees: Self-organization through simple rules. *J. Theor. Biol.*, 149(4):547-571. doi:doi:10.1016/S0022-5193(05)80098-0

Camazine, S.; Deneubourg, J.-L.; Franks, N. R. ; Sneyd, J.; Theraulaz, G.; Bonabeau, E. (2001) *Self-organization in biological systems*. Princeton, NJ: Princeton University Press

Carew, T. J. (2000) *Behavioral Neurobiology: the cellular organization of natural behavior*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Castiglione, F. (2006) Agent Based Modeling. *Scholarpedia*, 1(10):1562. doi:10.4249/scholarpedia.1562

Couzin, I. D.; Krause, J.; Franks, N. R.; Levin, S. A. (2005) Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433:513–516.

Cox, M. D.; Myerscough, M. R. (2003) A flexible model of foraging by a honey bee colony: the effects of individual behaviour on foraging success. *J. Theor. Biol.*, 223(2):179-197. doi:10.1016/s0022-5193(03)00085-7

Crailsheim K (1998) Trophallactic interactions in the adult honeybee (*Apis mellifera* L.), *Apidologie* 29:97-112

D-

Dall, S. R. X.; Giraldeau, L. A.; Olsson, O.; McNamara, J. M.; Stephens, D. W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20:187-193.

De Marco, R. J. (2006) How bees tune their dancing according to their colony's nectar influx: re-examining the role of the food-receivers' 'eagerness'. *J. Exp. Biol.*, 209:421-432.

De Marco, R.; Farina, W. M. (2001). Changes in food source profitability affect the trophallactic behavior of forager honeybees (*Apis mellifera*). *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 50:441-449.

De Marco R & Farina W. M. (2003). Trophallaxis in forager honeybees (*Apis mellifera*): resource uncertainty enhances begging contacts? *J. Comp. Physiol. A.* 189: 125-134.

de Vries, H.; Biesmeijer, J. C. (1998) Modelling collective foraging by means of individual behaviour rules in honey bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 44:109-124.

de Vries, H.; Biesmeijer, C. J. (2002) Self-organization in collective honeybee foraging: emergence of symmetry breaking, cross inhibition and equal harvest rate distribution. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51:557-569

DeGrandi-Hoffman, Hagler (2000). The flow of incoming nectar through a honey bee (*Apis mellifera* L.) colony as revealed by a protein marker. *Insectes Soc* 47: 302-306

Deneubourg, J. L.; Fresneau, D.; Goss, S.; Lachaud, J. P.; Pasteels, J. M. (1987). A simple model to simulate the organisation of individual foraging in *Neoponera apicalis*. En: *Chemistry and Biology of Social Insects*, Eds.: J. Eder & H. Rembold. Verlag Peperny, Munich, 527-528.

Detrain, C.; Deneubourg, J. L. (2006) Self-organization in a superorganism: do ants behave like molecules? *Physics of life Reviews*, 3:162-187

Díaz, P. C. (2013) *Ecología cognitiva de la abeja Apis mellifera en cultivos que requieren polinización entomófila: estudios básicos y aplicados*. Tesis doctoral. Buenos Aires. 2013

Díaz, P. C.; Arenas, A.; Fernández, V. M.; Susic Martin, C.; Basilio, A. M.; Walter M. Farina (2013) Honeybee cognitive ecology in a fluctuating agricultural setting of apple and pear trees. *Behavioral Ecology*, 24(5):1058–1067. doi:10.1093/beheco/art026

Dornhaus, A.; Collins, E. J.; Dechaume-Moncharmont, F.-X.; Houston, A.; Franks, N. R.; McNamara, J. (2006) 'Paying for information: partial loads in central place foragers' *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61:151-161

Dudai Y (2002) *Memory from A to Z. Keywords, concepts and beyond*. Oxford University Press, Oxford

Dyer, F. C. (2002) The biology of the dance language. *Annu. Rev. Entomol.*, 47:917-949.

E-

Edwards, J.; Myerscough, M. (2011). Intelligent decisions from the hive mind: Foragers and nectar receivers of *Apis mellifera* collaborate to optimise active forager numbers. *J Theor. Biol.*, 271(1), 64-77

Ehrentreich, N. (2008) *Agent-Based Modeling: the Santa Fe Institute Artificial Stock Market Model Revisited*. Berlin: Springer-Verlag

Eisenhardt D. (2012) Extinction learning in honey bees. En: *Honeybee neurobiology and behaviour* (ed. Galizia, C.G. et al.), pp. 423–438. New York: Springer

F-

Fahrbach S.E.; Robinson G.E. (1996) Juvenile hormone, behavioral maturation, and brain structure in the honey bee. *Dev. Neurosci.*, 18:102–114. doi: 10.1159/000111474

Farina, W. (1993) Tesis doctoral: Canales de comunicación asociados con la productividad de las fuentes de néctar en la abeja *Apis mellifera* L. UBA. Buenos Aires

Farina, W. M. (1996). Food-exchange by foragers in the hive - a means of communication among honey bees? *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 38:59-64

Farina, W. M. (2000) The interplay between dancing and trophallactic behavior in the honey bee *Apis mellifera*. *J. Comp. Physiol. A*, 186:239-245.

Farina, W. M.; Núñez, J. A. (1991) Trophallaxis in the honeybee, *Apis mellifera* (L.) as related to the profitability of food sources. *Anim. Behav.*, 42:389-394.

Farina, W. M.; Núñez, J. A. (1993) Trophallaxis in honey bees: transfer delay and daily modulation. *Anim. Behav.*, 45:1227-1231.

Farina, W. M.; Wainseboim, A. (2001a). Changes in the thoracic temperature of honey bees while receiving nectar from foragers collecting at different reward rates. *J. Exp. Biol.*, 204:1653-1658.

Farina W. M. & Wainseboim A. (2001b). Thermographic recordings show that honeybees may receive nectar from foragers even during short trophallactic contacts. *Insectes Sociaux* 48: 360-362.

Farina, W.M.; Grüter, C. (2009) Trophallaxis – a mechanism of information transfer. En: *Food Exploitation by Social Insects: An Ecological, Behavioral, and Theoretical Approach*. Eds: Jarau, S.; Hrcir, M. Boca Ratón: CRC Press

Farina, W. M.; Grüter, C.; Díaz, P. (2005) Social learning of floral odours inside the honeybee hive. *Proc. R London B.* 273:1923-1928.

Farina, W. M.; Grüter, C.; Acosta, L. E.; Mc Cabe, S. (2007) Honeybees learn floral odors while receiving nectar from foragers within the hive. *Naturwissenschaften*, 94:55-60.

Farina, W.M.; Grüter, C.; Arenas, A. (2012) Olfactory information transfer during recruitment in honeybees. En: Eisenhardt, D., Galizia, C.G.; Giurfa, M. (eds.) *Honeybee neurobiology and behavior - a tribute for Randolph Menzel*. Springer Verlag

Fernández, P. C.; Gil M.; Farina, W. M. (2003) Reward rate and forager activation in honeybees: recruiting mechanisms and temporal distribution of arrivals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 54:80–87.

Fernández, V. M.; Arenas, A.; Farina, W. M. (2009). Volatile exposure within the honeybee hive and its effect on olfactory discrimination. *J. Comp. Physiol. A* 195:759-768.

Free, J. B. (1957) The transmission of food between worker honeybees. *Br. J. Anim. Behav.*, 5:41-47

G-

Galassi M, Davies J, Theiler J, Gough, B, Jungman G, Alken P, Booth M, Rossi F (2010) GNU Scientific Library Reference Manual. <http://www.gnu.org/software/gsl/>

Garson, J. (1997|2015) "Connectionism", *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2015 Edition), Edward N. Zalta (ed.), URL = <<http://plato.stanford.edu/archives/spr2015/entries/connectionism/>>.

Gerber B, Geberzahn N, Hellstern F, Klein J, Kowalksy O, Wüstenberg D, Menzel, R (1996). Honeybees transfer olfactory memories established during flower visits to a proboscis extension paradigm in the laboratory. *Anim Behav* 52: 1079-1085

Gil, M.; Farina, W. M. (2002) Foraging reactivation in the honeybee *Apis mellifera* L.: factors affecting the return to known nectar sources. *Naturwissenschaften*, 89:322-325

Gil, M.; De Marco, R. J. (2005). Olfactory learning by means of trophallaxis in *Apis mellifera*. *J. Exp. Biol.*, 208:671–680.

Giurfa, M. (2007) Behavioral and neural analysis of associative learning in the honeybee: A taste from the magic well. *J. Comp. Physiol. A*, 193(8):801-824

- Gordon, D. M. (1996) The organization of work in social insect colonies. *Nature*, 380:121-124.
- Gordon, D. M. (2007) Control without hierarchy. *Nature*, 446(8):143
- Goyret J. & Farina W.M. (2005a). Non-random nectar unloading interactions between foragers and their receivers in the honeybee hive. *Naturwissenschaften* 92: 440–443.
- Goyret, J.; Farina, W.M. (2005b). Trophallactic chains in honeybees: a quantitative approach of the nectar circulation amongst workers. *Apidologie*, 36:595-600.
- Greene, M.J.; Pinter-Wollman, N.; Gordon, D.M. (2013) Interactions with combined chemical cues inform harvester ant foragers' decisions to leave the nest in search of food. *PLoS ONE*, 8(1):e52219. doi: 10.1371/journal.pone.0052219
- Grimm, V.; Railsback, S. F. (2005) *Individual-based modeling and ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press
- Grüter C.; Farina W. M. (2007) Nectar distribution and its relation to food quality in honeybee (*Apis mellifera*) colonies. *Insectes Sociaux*, 54:87-94.
- Grüter, C.; Farina, W. M. (2009a) The honeybee waggle dance: can we follow the steps? *Trends Ecol. Evol.*, 24(5): 242–247. doi: 10.1016/j.tree.2008.12.007
- Grüter, C.; Farina, W. M. (2009b) Past experiences affect interaction patterns among foragers and hive-mates in honeybees. *Ethology*, 115:790-797
- Grüter, C. & Ratnieks, F.L.W. (2011) Honeybee foragers increase the use of waggle dance information when using private information becomes unrewarding. *Animal Behaviour*, 81:949-954
- Grüter, C.; Acosta, L. E.; Farina, W. M. (2006) Propagation of olfactory information within the honeybee hive. *Behav. Ecol. and Sociobiol.*,60:707-715.
- Grüter, C.; Balbuena, M.S.; Farina, W.M. (2008) Informational conflicts created by the waggle dance. *Proc. R. Soc. L. B*, 275:1321-1327
- Grüter, C.; Balbuena, M. S.; Farina, W. M. (2009) Retention of long-term memories in different age groups of honeybee (*Apis mellifera*) workers. *Insectes Soc.*, 56(4):385-387
- Grüter, C.; Schürch, R.; Farina, W. M. (2013) Task-partitioning in insect societies: non-random direct material transfers affect both colony efficiency and information flow. *J. Theor. Biol.*, , 327:23–33. doi: 10.1016/j.jtbi.2013.02.013
- Guerrieri, F.; Schubert, M.; Sandoz, J.-C.; Giurfa, M. (2005) Perceptual and neuronal olfactory similarity in honeybees. *PLoS Biol.* 3(4)

H-

- Hart, A.G.; Ratnieks, F.L.W. (2001) Why do honey-bee (*Apis mellifera*) foragers transfer nectar to several receivers? Information improvement through multiple sampling in a biological system. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49:244-250

Haykin, S. O. (2008) *Neural Networks and Learning Machines*. Prentice Hall. 3rd Edition). ISBN-13: 978-0131471399

Hölldobler, B.; Wilson, E. O. (1990) *The Ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press

Hölldobler, B.; Wilson, E. O. (2014). *El superorganismo. Belleza y elegancia de las asombrosas sociedades de insectos*. Buenos Aires: Ed Capital Intelectual - Katz.

Huang, Z.-Y.; Robinson, G. E. (1996) Regulation of honey bee division of labor by colony age demography. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 39(3):147-158. doi: 10.1007/s002650050276

J-

Jablonka, E. (2002) Information: its interpretation, its inheritance, and its sharing. *Philosophy of Science*, 69:578-605.

Johnson, B.R. (2002) Reallocation of labor in honeybee colonies during heat stress: the relative roles of task switching and the activation of reserve labor. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51:188-196

Johnson, B. R. (2005) Limited flexibility in the temporal caste system of the honey bee. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 58:219-355

Johnson, B.R. (2008) Within-nest temporal polyethism in the honey bee. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 62:255-261

Johnson, B. R. (2009) A self-organizing model for task allocation via frequent task quitting and random walks in the honey bee. *Am. Nat.*, 174:537-547

Johnson, B. R. (2010) Division of labor in honey bees: form, function, and proximate mechanisms. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 305-316

K-

Kandel, E. R.; Schwartz, J. H.; Jessell, T. M. (1992) *Principles of neural science*. New York, Amsterdam, London, Tokyo: Elsevier.

Kather, R.; Drijfhout, F. P.; Martin, S. J. (2011) Task Group Differences in Cuticular Lipids in the honey bee *Apis mellifera*. *J. Chem. Ecol.*, 37(2):205-212. doi: 10.1007/s10886-011-9909-4

Khoury, D., Myerscough, M., Barron, A. (2011). A Quantitative Model of Honey Bee Colony Population Dynamics. *PloS One*, 6(4):1-6.

Kitcher, P. (1993), Function and Design. *Midwest Studies In Philosophy*, 18:379-397. doi: 10.1111/j.1475-4975.1993.tb00274.x

Korst, P. J. A. M.; Velthuis H. H. W. (1982) The nature of trophallaxis in honeybees. *Insectes Soc.*, 29, 209-221.

L-

- Lefkovich, L. P. (1965) The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21:1-18.
- Leslie, P. H. (1945) "The use of matrices in certain population mathematics". *Biometrika*, 33(3):183-212.
- Lindauer M (1952). Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 34: 299-345
- Lindauer, M. (1953) Division of labor in the honeybee colony. *Bee World*, 34:63-73
- Lindauer, M. (1954) Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 36:391-432.
- Lloyd, J. E. (1983) Bioluminescence and communication in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 28:131-160
- Lubow, R. E.; Moore, A. U. (1959) Latent Inhibition: The effect of nonreinforced pre-exposure to the conditional stimulus. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 52:416-419

M-

- Mackintosh, N. J. (1994) *Animal learning and cognition*. Academic Press, London, UK.
- Malaka, R.; Hammer, M. (1996). Real-time models of classical conditioning. En: *Proceedings of the International Conference on Neural Networks (ICNN'96)*, Washington, 2:768-773. Piscataway, NJ: IEEE-Press.
- Martínez, A., Farina, W. M. (2008) Honeybees modify gustatory responsiveness after receiving nectar from foragers within the hive. *Behav Ecol Sociobiol* 62:529-535.
- McCabe S. I., Farina W. M. (2009) Odor information transfer in the stingless bee *Melipona quadrifasciata*: effect of in-hive experiences on classical conditioning of proboscis extension. *J. Comp. Physiol. A*, 195:113-122
- McCabe S. I., Farina W. M. (2010) Olfactory learning in the stingless bee *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *J. Comp. Physiol. A*, 196:481-490
- Maynard-Smith, J. (2000) The concept of information in biology. *Philosophy of Science*, 67:177-194.
- Meinhardt, H. (1982) *Models of biological pattern formation*. Academic Press
- Menzel, R. (1993) Associative learning in honey bees. *Apidologie* 24:157-168
- Menzel, R. (1999) Memory dynamics in the honeybee. *J. Comp. Physiol. A*, 185:323-340
- Michener, C.D. (1974) *The Social Behavior of Bees: A Comparative Study*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Mitchell, M. (2006) Complex systems: Network thinking. *Artif. Intell.* 170:1194-1212

N-

Naug D, Smith BH, 2007. Experimentally induced change in infectious period affects transmission dynamics in a social group. *Proc R Soc B*. 274:61-65.

Niv, Y.; Joel, D.; Meilijson, I.; Ruppin, E (2002) Evolution of reinforcement learning in foraging bees: a simple explanation for risk averse behavior. *Neurocomputing*, 44:951-956

Nixon H. L.; Ribbands C. R. (1952) Food transmission within the honeybee community. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 140:43-50

Núñez, J. A. (1966) Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. *Z. vegl. Physiol.*, 53:142-164

Núñez, J. A. (1970) The relationship between sugar flow and foraging and recruiting behaviour of honey bees (*Apis mellifera L.*). *Anim. Behav.*,18:527-538.

Núñez, J. A. (1982). Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *J. Apic. Res.*, 21: 139–150.

O-

O'Donnell, S.O y Bulova S. J.,(2007) Worker connectivity: a simulation model of variation in worker communication and its effects on task performance. *Insect. Soc.* 54 (2007) 211–218

Oster, G. F.; Wilson, E. O. (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton, NJ: Princeton University Press

P-

Pankiw, T. (2004) Brood pheromone regulates foraging activity of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J. Econ. Entomol.*, 97(3): 748-751

Pankiw, T.; Nelson, M.; Page, R. E.; Fondrk, M. K.; (2004) The communal crop: modulation of sucrose response thresholds of pre-foraging honey bees with incoming nectar quality. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 55: 286-292

Park W (1925). The storing and ripening of honey by honeybees. *J Econ Entomol* 18: 405-410.

Pavlov, I. P. (1927) *Lectures on conditioned reflexes*. New York: International publishers.

Pérez N & Farina W. M. (2004). Nectar-receiver behavior in relation to the reward rate experienced by foraging honeybees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55:574-582.

Plath, J. A.; Felsenberg, J.; Eisenhardt, D. (2012) Reinstatement in honeybees is context-dependent. *Learn. Mem.*, 19: 543-549. doi: 10.1101/lm.026831.112

Prigogine, I.; Nicolis, G. (1977). *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems*. Wiley.

Provecho Y, Josens R (2009). Olfactory memory established during trophallaxis affects food search behaviour in ants. *J. Exp. Biol.*, 212: 3221–3227

R-

Railsback, S. F.; Grimm, V. (2012) *Agent-based and individual based modeling: A practical introduction*. Princeton, NJ: Princeton University Press

Ramírez, G. P. (2014) Aprendizaje olfativo pre-imaginal en la abeja *Apis mellifera*: sus efectos luego de la metamorfosis. Tesis de doctorado.

Ramírez, G.; Martínez, A., Fernández, V.; Corti Bielsa, G.; Farina, W. M. (2010). The influence of honeybee gustatory responsiveness on in-hive social interactions. *PLoS ONE* 5(10): e13498

Ravary F, Lecoutey E, Kaminski G, Châline N, Jaisson P (2007) Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Curr Biol* 17(15):1308-12

Read Montague, P; Dayan, P; Person, C.; Sejnowski, T. J. (1995) Bee foraging in uncertain environments using predictive Hebbian learning. *Nature* 377:725-728

Reinhard, J.; Srinivasan, M. V. (2009). The role of scents in honey bee foraging and recruitment. En: Jarau; Hrnčir, M (eds.) *Food Exploitation by Social Insects: Ecological, Behavioral, and Theoretical Approaches* pp. 155-17 Boca Raton: CRC Press

Reinhard, J.; Srinivasan, M. V.; Zhang, S. (2004a) Olfaction: Scent-triggered navigation in honeybees. *Nature*, 427:411. doi:10.1038/427411a

Reinhard, J.; Srinivasan, M. V.; Guez, D.; Zhang, S. W. (2004b) Floral scents induce recall of navigational and visual memories in honeybees. *J. Exp. Biol.*, 207:4371–4381.

Rescorla, R. A.; Wagner, A. R. (1972) A theory of Pavlovian conditioning. Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black & W. F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: Current research and theory*. New York: Appleton-Century-Crofts, 1972.

Rescorla, R. A., Durlach, P. J., Grau, J. W. (1985). Context learning in pavlovian conditioning. En: *Context and Learning* (P. D. Balsam u A. Tomie, eds.), pp. 23-56. Hillsdale, NJ: Laurence Erlbaum.

Ribbands, C. R. (1952) Division of labour in the honeybee community. *Proc. R. Soc. L. B.*, 140:32-43.

Robinson G (1992). Regulation of division of labor in insect societies. *A Rev Entomol* 37: 637-665

Robinson, G. E.; Page, R. E. Jr.; Strambi, C.; Strambi, A. (1992) Colony integration in honey bees: Mechanisms of Behavioral Reversion. *Ethology*, 90(4):336-348. doi: 10.1111/j.1439-0310.1992.tb00844.x

Roces, F. (2002) Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. *Biol. Bull.*, 202(3):306-313

Rösch, G. A. (1925) Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 1. Teil: Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 2: 571-631.

S-

Sagili, D.; Pankiw, T. (2009) Effectos of brood pheromone modulated brood rearing behaviors on honey bee (*Apis mellifera* L.) colony growth. *J. Insect Behav.* 22:339-349

Sandoz, J. C.; Laloi, D.; Odoux, J. F.; Pham-Delègue, M. H. (2000). Olfactory information transfer in the honeybee: Compared efficiency of classical conditioning and early exposure. *Anim. Behav.*, 59:1025–1034

Schmajuk, N. A. (Ed) (2010) *Computational Models of Conditioning*. New York, NY: Cambridge University Press

Schmickl, T.; Crailsheim, K. (2007) HoPoMo: A model of honeybee intracolony population dynamics and resource management. *Ecol. Model.*, 204(1-2): 219:245. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.01.001

Schmickl, T.; Crailsheim, K. (2008) An individual-based model of task selection in honeybees. *Lecture Notes in Computer Science Volume 5040*:383-392

Schmickl, T.; Thenius, R; Crailsheim, K (2012) Swarm-intelligent foraging in honeybees: benefits and costs of task-partitioning and environmental fluctuations. *Neural Comput. & Applic.*, 21(2):251-268

Seeley, T.D. (1982) Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11:287-293.

Seeley, T.D. (1983) Division of labor between scouts and recruits in honeybee foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12:253-259

Seeley, T.D. (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 bees: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24:181-199.

Seeley, T.D. (1992) The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31:375-383.

Seeley, T.D. (1994) Honey bee foragers as sensory units of their colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 34:51-62.

Seeley, T. D. (1995) *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Seeley, T. D. (1998) Thoughts on information and integration in honey bee colonies. *Apidologie*, 29:67-80

Seeley, T. D.; Kolmes, S. A. (1991) Age Polyethism for Hive Duties in Honey Bees — Illusion or Reality?. *Ethology*, 87:284–297. doi: 10.1111/j.1439-0310.1991.tb00253.x

Seeley TD, Tovey CA (1994) Why search time to find a food-storer bee accurately indicates the relative rates of nectar collection and nectar processing in honey bee colonies. *Anim Behav* 47:311–316

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.

Sherman, G.; Visscher, P. K. (2002) Honey bee colonies achieve fitness through dancing. *Nature*, 419:920-922.

Siegel, A. J.; Fondrk, M. K.; Amdam, G. V.; Page, R. E., Jr (2013) In-hive patterns of temporal polyethism in strains of honey bees (*Apis mellifera*) with distinct genetic backgrounds. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 67(10):1623-1632

Skinner, B. F. (1938). *The behavior of organisms*. New York: Appleton

Sumpter, D. J. T. (2006) The principles of collective animal behaviour. *Phil. Trans. R. Soc. L. B*, 361:5–22.

Sumpter, D. J. T. (2010) *Collective animal behavior*. Princeton, NJ: Princeton University Press

Sumpter, D. J. T.; Pratt, S. C. (2003) A modelling framework for understanding social insect foraging. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 53(3): 131-144

Sun, R. (2006) *Cognition and multi-agent interaction*. New York: Cambridge University Press

Sutton, R.S.; Barto, A.G. (1981). Toward a modern theory of adaptive networks: Expectation and prediction. *Psychol. Rev.*, 88:135-140.

T-

Takeda, K.(1961) Classical conditioned response in the honeybee. *J. Insect Physiol.* 6:168–179.

Tezze, A.; Farina, W. M. (1999). Trophallaxis in the honeybee, *Apis mellifera* (L.): the interaction between viscosity and sucrose concentration of the transferred solution. *Anim. Behav.*, 57:1319-1326.

Theraulaz, G.; Bonabeau, E.; Deneubourg, J.-L. (1998) Response threshold reinforcements and division of labour in insect societies. *Proc. R. Soc. L. B*, 265(1393):327–332. 10.1098/rspb.1998.0299

Timberlake, W. (1994) Behavior systems, associant, and Pavlovian conditioning. *Psychonom. Bull. & Rev.*, 1(4):495-420

Timberlake, W. (1997) An animal-centered, causal-system approach to the understanding and control of behavior. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 53:107-129

Thom, C. (2003) The tremble dance of honey bees can be caused by hive-external foraging experience. *J. Exp. Biol.*, 206:2111-2116

Thom, C.; Gilley D. C.; Hooper, J.; Esch, H. E. (2007). The scent of the waggle dance. *PLoS Biol.*, 5:e228.

V-

Varjú, D.; Núñez, J. (1991) What do foraging honeybees optimize? *J. Comp. Physiol. A*, 169:729–736

Vergoz, V.; Roussel, E.; Sandoz, J.C.; Giurfa, M. (2007) Aversive learning in honeybees revealed by the olfactory conditioning of the sting extension reflex. *PLoS ONE* 2(3):e288.

Vogel, S. (1983) Ecophysiology of zoophilic pollination. En: Lange, O. L., Nobel, P.S.; Osmond, C. B., Ziegler, H, (eds) *Physiological plant ecology III, (Encyclopedia of plant physiology)*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, pp 559-624

von Frisch, K. (1967) *The dance language and orientation of bees*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

von Frisch, K. (1968) The role dances in recruiting bees to familiar sites. *Anim. Behav*, 16:531-533

W-

Wainelboim, A.; Farina, W. M. (2000). Trophallaxis in the honeybee, *Apis mellifera* (L.): the interaction between flow rate and sucrose concentration of the transferred solution. *Anim. Behav.*, 59:1177-1185.

Wainelboim, A. J.; Roces, F.; Farina, W. M. (2003) Assessment of food source profitability in honeybees (*Apis mellifera*): how does disturbance of foraging activity affect trophallactic behaviour? *J. Comp. Physiol. A*, 189:39-45.

Wenner, A. M.; Wells, P. H.; Johnson, D. L. (1969). Honey bee recruitment to food sources: olfaction or language? *Science*, 164:84-86.

Wilson, E. O. (1971) *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press.

Wilson E.O. (1976) Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1:141-154

Winston, M. L. (1987) *Biology of the honey bee*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Anexo

Condiciones para estado estacionario en cada grupo de edad

Dada una población N donde los individuos llevan diferentes tiempos en el grupo, z (siendo z un entero positivo). En un ciclo dado t (siendo t es un número racional positivo), hay $n(z,t)$ individuos en cada grupo con tiempo z en el grupo. El tamaño de la población en el momento t es $N(t) = \sum_{z=1}^{\infty} n(z,t)$. La probabilidad de que los individuos dejen el grupo es una función creciente monótona del tiempo en el grupo, $p(z)$. Por otro lado, se incorporan nuevos individuos a la población a tasa $N_0 r_N$, donde r_N es la tasa de incorporación por individuo de nuevos individuos al grupo con valor $z = 1$ del grupo N y N_0 es el número inicial de individuos del grupo N . Se describe entonces la evolución de la población N entre dos ciclos t y $t+1$ según

$$N(t+1) - N(t) = N_0 r_N - \sum_{z=1}^{\infty} p(z) n(z,t)$$

$N(t+1)$ y $N(t)$ son, respectivamente, el número de individuos en la población en el ciclo $t+1$ y en el ciclo t . Para obtener el estado estacionario de la población (aproximadamente, dado que las poblaciones en las simulaciones de los diferentes modelos son finitas y las transiciones, probabilísticas), se requiere que $N(t+1) = N(t)$ y por lo tanto

$$N_0 r_N = \sum_{z=1}^{\infty} p(z) n(z,t)$$

donde los valores N_0 y r_N son constantes. En las simulaciones de los modelos, r_N en el grupo de las nodrizas es la “tasa de nacimientos” y su valor es constante. Si la salida

$\sum_{z=1}^{\infty} p(z)n(z,t)$ permanece constante, la población debería ser estacionaria. $p(z)$ es

constante para cada valor de z . El término de salida, entonces, será constante si $n(z)$ es estacionario para todos los valores de z . La constancia del término de salida requiere una distribución constante de los individuos entre los diferentes subgrupos que reúnen individuos con el mismo tiempo z en el grupo N . La evolución temporal de cada $n(z)$ puede ser descrita según

para $z=1$

$$n(z,t+1) - n(z,t) = N_0 r_N - n(z,t)$$

y para $z \neq 1$

$$n(z,t+1) - n(z,t) = [1 - p(z-1)]n(z,t) - n(z,t)$$

El primer término a la derecha describe la proporción del grupo n_{z-1} en el ciclo t que permanece en el grupo N , $[1-p(z)]n(z-1)$. Los individuos con tiempo z en el grupo podrían abandonarlo con probabilidad $p(z)$, o permanecer en él con probabilidad $1-p(z)$, uniéndose al subgrupo $n(z+1)$ en $t+1$, explicando así el segundo término a la derecha de la igualdad.

En estado estacionario, $n(z,t+1) = n(z,t)$; así, obtenemos para $z=1$:

$$\tilde{n}(1) = N_0 r_N$$

y para $z \neq 1$

$$\tilde{n}(z) = [1 - p(z-1)]\tilde{n}(z-1)$$

De manera recurrente, para cualquier valor de tiempo en el grupo, teg :

$$\tilde{n}(z) = [1 - p(z-1)][1 - p(z-2)][1 - p(z-3)] \dots N_0 r_N$$

Es decir

$$\tilde{n}(z) = N_0 r_N \prod_{i=1}^{z-1} (1 - p(i))$$

Para distribuir los individuos según su tiempo en el grupo z en los subgrupos correspondientes, se requiere la obtener la fracción de la población en cada uno de estos subgrupos, $x(z)$. Para obtener estos valores, se normalizan todos los valores de n_{teg} :

$$\tilde{x}(z) = \frac{\tilde{n}(z)}{\tilde{N}}$$

es decir

$$\tilde{x}(z) = \frac{n(z)}{\sum_{z>1}^{\infty} [1 - p(z-1)]\tilde{n}(z-1) + \tilde{N}_0 r_N}$$

En particular, para $x(z=1)$ se obtiene

$$\tilde{x}(1) = \frac{N_0 r_N}{\sum_{z>1}^{\infty} [1 - p(z-1)]\tilde{n}(z-1) + N_0 r_N}$$

Donde $x(1)$ es, en el estado estacionario, la fracción de individuos requeridos para reemplazar la fracción de la población que abandona el grupo y por ende, es numéricamente igual a la tasa relativa de incorporación de individuos por unidad de tiempo.

Anexo Digital

El ejemplar impreso de la presente tesis se entrega con un CD que contiene los programas en los que se implementan los diferentes modelos cuyos resultados se detallaron en el Capítulo 2. Asimismo, contiene un programa para el procesamiento de los datos del modelo 2 presentado en dicho capítulo.