Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis de Posgrado

La trofalaxia en el marco de la recolección de néctar en la abeja doméstica Apis mellífera : la dinámica de la transferencia en función de la experiencia del individuo recolector

Wainselboim, Alejandro Javier

2003

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

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. 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:
Wainselboim, Alejandro Javier. (2003). La trofalaxia en el marco de la recolección de néctar en la abeja doméstica Apis mellífera : la dinámica de la transferencia en función de la experiencia del individuo recolector. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3564_Wainselboim.pdf

Cita tipo Chicago:
Wainselboim, Alejandro Javier. "La trofalaxia en el marco de la recolección de néctar en la abeja doméstica Apis mellífera : la dinámica de la transferencia en función de la experiencia del individuo recolector". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2003. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3564_Wainselboim.pdf

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

La trofalaxia en el marco de la recolección de néctar en la abeja doméstica *Apis mellifera*: la dinámica de la transferencia en función de la experiencia del individuo recolector

Autor: Lic. Alejandro Javier Wainselboim

Director: Dr. Walter Marcelo Farina

Departamento de Fisiología y Biología Molecular y Celular
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Biológicas

"La trofalaxia en el marco de la recolección de néctar en la abeja doméstica *Apis mellifera*: la dinámica de la transferencia en función de la experiencia del individuo recolector"

Tesis Doctoral del Lic. Alejandro Javier Wainselboim
Dirigida por el Dr. Walter Marcelo Farina

Resumen

Se estudió el comportamiento de intercambio de alimento (trofalaxia) en pares de abejas domésticas *Apis mellifera* en función de diversos parámetros de la fuente de alimento visitada por el individuo dador de solución. Se observó que dentro del comportamiento estudiado, la velocidad a la que se transfiere la solución recolectada (tasa de transferencia) es modulada en función de parámetros relacionados con las características de la fuente tales como el flujo ofrecido, el tiempo de visita a la fuente y la experiencia vivida previamente por la recolectora de alimento en la fuente. En términos generales, la tasa de transferencia parece ser una salida comportamental de tipo motivacional, modulada por la experiencia vivida por el animal en la fuente de alimento. Entre los factores capaces de modular este comportamiento se encuentran aquellos que determinan en gran medida la productividad de la fuente visitada: flujo de solución y tiempo de recolección en la fuente. Estos factores parecen ser integrados en un parámetro de "productividad media" de la fuente, que básicamente describe la cantidad de solución recolectada por el animal en determinado intervalo de tiempo, es decir un "flujo medio". Esta integración de diversos parámetros de productividad en un valor único (integrador), coincide con trabajos previos de otros grupos de investigación. El posible valor funcional de la modulación de la tasa de transferencia es analizado dentro del contexto del comportamiento social de transferencia de información de las abejas. Brevemente, la evaluación de la tasa de transferencia del individuo recolector por parte de las receptoras-procesadoras de néctar, como así también el eventual reclutamiento de abejas receptoras-recolectoras podría ayudar a optimizar el ciclo de descarga, recepción y procesamiento del néctar proveniente de las fuentes más ricas del entorno en ese momento visitadas por las forrajeras de la colmena, contribuyendo así a la supervivencia de la colmena en su conjunto.

Palabras claves: *Apis mellifera*; trofalaxia, tasa de transferencia, modulación, fuente de alimento, productividad.

"Trophallaxis during nectar collection in the honeybee *Apis mellifera*: transfer dynamics as a function of the experience of the forager"

Doctoral Thesis of Alejandro Javier Wainselboim
Directed by Dr. Walter Marcelo Farina

Abstract

Food exchange behavior (trophallaxis) was studied in pairs of honeybees *Apis mellifera* as a function of several parameters of the food source visited by the food giving individual. Within the studied behavior, the speed at which the solution is unloaded (unloading rate) is modulated as a function of parameters related to the characteristics of the food source such as offered flow rate, visit time at the source and the experience previously lived by the forager at the source. In general terms, unloading rate seems to be a motivational output behavior, modulated by the experience the forager has gone through at the source. Within the factors capable of modulating this behavior are those that determine to a considerable extent the productivity of the visited source: flow of solution and visit time at the source. These factors seem to be integrated into a single parameter of "mean productivity" of the source, that basically describes the amount of solution collected in a certain period of time, i.e. a "mean flow rate". This integration of several parameters of productivity into a single (integrative) one, agrees with previous works of other research groups. The possible functional value of the modulation of unloading rate is analyzed within the context of social behavior of information transmission in honeybees. Briefly, the modulation of thoracic temperature of the receptors as related to the unloading rate of the forager that has been observed in other works, could help optimize the cycle of nectar unloading, reception and processing that comes from the most productive sources currently visited by the hive's foragers, contributing in this way to the survival of the colony as a whole.

Keywords: *Apis mellifera*; trophallaxis, transfer rate, modulation, food source, productivity.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1. La adquisición y procesamiento de información durante la recolección de alimento

1.1. Aspectos generales.....6

1.2. Aspectos ecológicos de las decisiones de forrajeo.....8

1.3. Modelos mecanísticos de las decisiones de forrajeo.....9

2. Los insectos sociales como modelo de estudio

2.1. Características centrales.....11

2.2. Información de productividad y decisiones de forrajeo en Abejas melíferas (Apis mellifera).....13

2.3. Otros tipos de información y decisiones de forrajeo.....17

2.4. La danza de reclutamiento.....18

2.4.1. La danza como indicador de información espacial.....19

2.4.2. La danza como indicador de productividad.....20

2.5. La trofalaxia en el contexto recolector.....22

2.5.1. La velocidad de descarga durante la trofalaxia.....24

2.5.2. Objetivos de la Tesis.....25

CAPÍTULO 2: MODULACIÓN DE LA TASA DE TRANSFERENCIA BAJO CONDICIONES DE CARGA DE BUCHE A REPLECIÓN

Introducción.....27

Materiales y Métodos.....27

Resultados.....28

Discusión.....29

Tabla 1.....31

Figura 1.....32

Figura 2.....33

CAPÍTULO 3: SENSIBILIDAD A CAMBIOS DE FLUJO DENTRO DE UNA VISITA DE RECOLECCIÓN

Introducción.....34

Materiales y Métodos.....34

Resultados.....36

Discusión.....37

Tabla 1.....40

Tabla 2.....41

Figura 1.....42

Figura 2.....43

CAPÍTULO 4: LA MEDICIÓN DE TIEMPO DURANTE LA VISITA DE FORRAJEO

Introducción.....44

Materiales y Métodos.....44

Resultados.....46

Discusión.....48

Tabla 1.....52

Tabla 2.....53

Figura 1.....54

Figura 2.....55

CAPÍTULO 5: LA EXPERIENCIA DE FORRAJEO PREVIA COMO MODULADOR DE LA EVALUACIÓN DE PRODUCTIVIDAD

Introducción.....56

Materiales y Métodos.....56

Resultados.....59

Discusión.....61

Tabla 1.....65

Figura 1.....66

Figura 2.....67

CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....68

CAPÍTULO 7: BIBLIOGRAFÍA.....73

CAPÍTULO 1
INTRODUCCIÓN

1. La adquisición y procesamiento de información durante la recolección de alimento

1.1. Aspectos Generales

Para el conjunto de los animales, la recolección de alimento (forrajeo) es seguramente una, sino la principal tarea requerida para asegurar la supervivencia del individuo. Para llevar a cabo esta tarea el organismo debe poseer capacidades sensoriales que le permitan detectar estímulos en el medio ambiente que estén asociados con una fuente de alimento adecuada, mientras que su sistema nervioso debe tener la capacidad de procesar apropiadamente esta entrada sensorial para convertirla en información útil al organismo, de manera tal de ser capaz de llevar a cabo un comportamiento de búsqueda y adquisición de alimento exitoso (Fig. 1). Es decir que el proceso de adquisición y

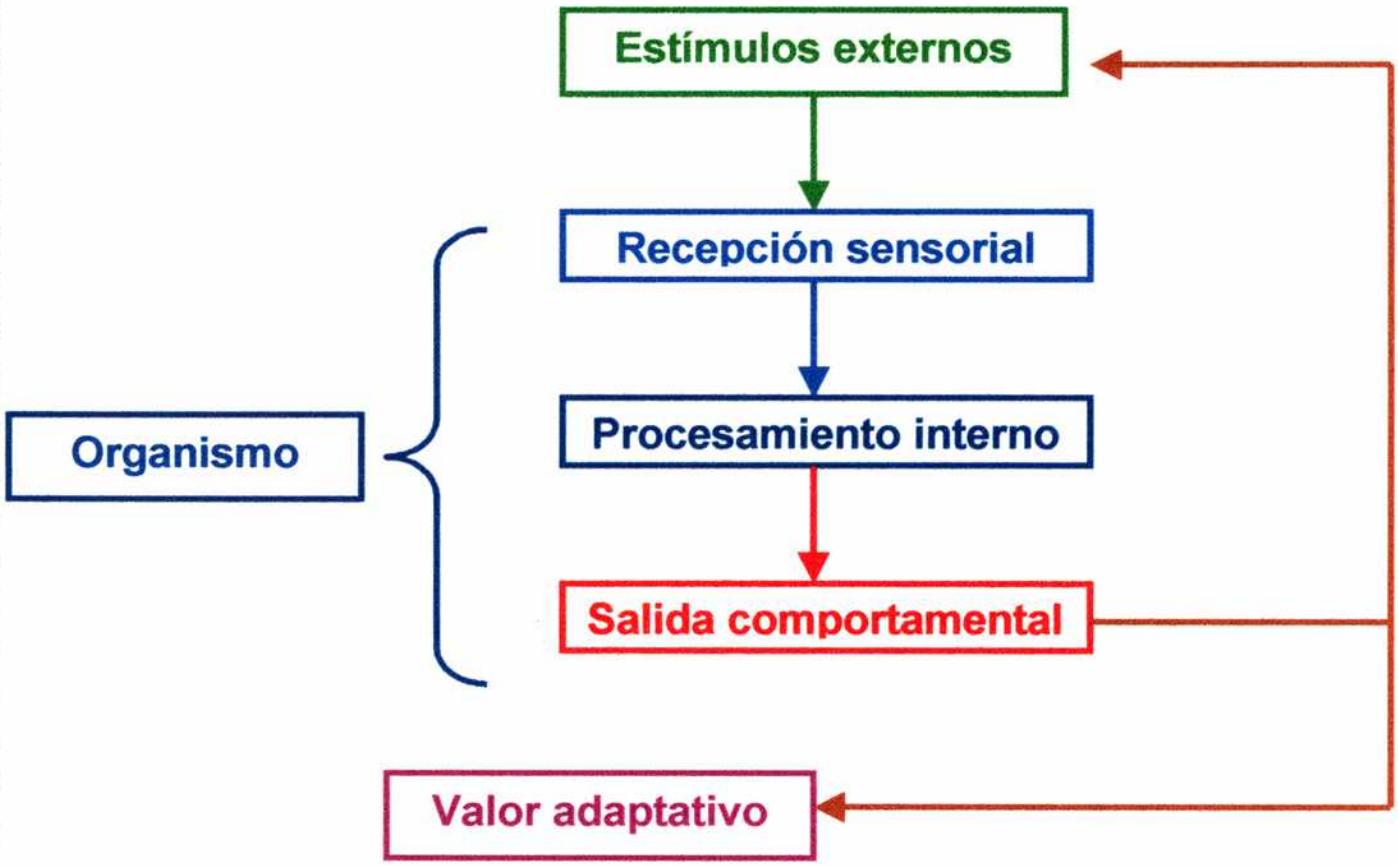

Figura 1. Esquema de los pasos y procesos involucrados durante la interacción de un organismo con el medio ambiente.

procesamiento de información durante la recolección de alimento es de fundamental importancia para la supervivencia de cualquier organismo animal.

Sin embargo, no toda la información disponible en el medio ambiente es necesariamente utilizada por los organismos para llevar a cabo esta tarea. Todo organismo se encuentra limitado tanto en el nivel de sus capacidades sensoriales (Barlow 1972; van Hateren 1992), como en la capacidad de procesamiento de la información recabada en el medio ambiente (ver Dukas 1998 para una revisión). Dada la enorme cantidad de información disponible en el medio ambiente, una de las funciones iniciales del sistema nervioso periférico es justamente filtrar aquellos estímulos que no son relevantes para el animal y así disminuir la cantidad de información que deberá procesar el sistema nervioso central. Multitud de organismos tanto vertebrados como invertebrados, han resuelto en gran medida este punto por medio de lo que se denomina "filtros pareados" (Wehner 1987). Este término designa a casos en donde la *geometría* de la capa más externa de receptores se encuentra ajustada ("pareada") a un arreglo tridimensional particular de la estimulación externa, disminuyendo así notablemente la cantidad de cálculos computacionales posteriores que deberán realizar secciones más centrales del sistema nervioso.

Por otra parte, el procesamiento de la información recabada (y previamente filtrada) del medio ambiente, involucra diversos pasos relacionados entre sí que se encuentran a su vez limitados por el tamaño y complejidad del sistema nervioso involucrado. Por ejemplo, la interacción de un animal con el medio ambiente requiere de la existencia de una memoria de corto término o "memoria de trabajo" que posibilite formar una representación neural interna temporaria del patrón de información recibida (Gardner 1993; Deadwyler y Hampson 1995; Frester y Spurston 1995). La capacidad de esta memoria influye sobre las decisiones llevadas a cabo por el individuo durante la recolección de alimento. Por ejemplo, cuando una abeja recolecta néctar en un arreglo de varias fuentes de alimento que ya le son conocidas, almacena en la memoria de largo término un valor de referencia de la recompensa ofrecida por cada fuente, que a su vez guía la secuencia y frecuencia con que visita cada una de dichas fuentes (Greggers y Menzel 1993). Sin embargo, si el animal encuentra un valor de recompensa inesperadamente alto, la memoria de largo término es anulada por el nuevo valor que ha quedado almacenado en la memoria de trabajo, cambiando de esta manera las decisiones de forrajeo posteriores por un período de entre 5 y 10 segundos. Este intervalo de tiempo

se encuentra determinado en gran medida por la limitada capacidad de almacenamiento que posee la memoria de trabajo de la abeja (Greggers y Menzel 1993; Menzel et al. 1993). Las limitaciones de las capacidades de procesamiento de información también pueden verse en fenómenos de "interferencia", en donde el aprendizaje o utilización de determinada información interfiere con la utilización posterior de otro tipo de información (Spear y Riccio 1994). Este fenómeno se ha observado en multitud de organismos, desde humanos (Anderson 1995; Wickens 1984) hasta insectos (Stanton 1983; Laverty 1994).

1.2. Aspectos ecológicos de las decisiones de forrajeo

Como fue mencionado anteriormente, las decisiones llevadas a cabo por un animal deben llevar en última instancia a asegurar la supervivencia del individuo y consecuentemente de la propia especie. Es decir que deberían, en principio, ser "adaptativas". Partiendo de esta base como hipótesis de trabajo, se han llevado a cabo diversidad de estudios comportamentales en multitud de especies, tanto bajo condiciones naturales como controladas. Un número importante de estos estudios se ha enfocado en investigar las decisiones de forrajeo y los procesos subyacentes a ellas durante la recolección de alimento, centrándose principalmente en los aspectos energéticos involucrados en esta tarea, y de qué manera el proceso evolutivo podría haber configurado el comportamiento de búsqueda y adquisición de alimento del animal, de manera tal en que el animal adquiera la mayor cantidad de energía con el menor gasto posible. Uno de los marcos teóricos globales más importantes en esta área ha sido la Teoría de Forrajeo Óptimo, enunciada en sus principios fundamentales a mediados de la década del sesenta en los trabajos de Emlen (1966) y Macarthur y Pianka (1966). Básicamente esta teoría se basa en los siguientes principios fundamentales: 1) la contribución de un individuo a la siguiente generación ("fitness"), es decir la proporción de genes de un individuo que pasan a la siguiente generación, depende de su comportamiento de forrajeo; 2) el comportamiento de forrajeo tiene un importante componente heredable. Este comportamiento de forrajeo puede ser tanto de tipo innato como adquirido (aprendido); 3) la relación entre "fitness" y comportamiento de forrajeo es conocida. En las diferentes variantes de modelos de comportamiento generados a partir de estas ideas centrales, se suelen asumir también diversos aspectos sobre la información disponible para el animal durante el proceso de forrajeo, es decir sobre sus capacidades de adquisición y procesamiento de información. Por ejemplo, para el caso en que el

alimento se encuentre distribuido en parches, el Teorema del Valor Crítico (Charnov 1976), predice que el tiempo de permanencia en el parche aumentará conforme lo haga el tiempo de viaje entre parches, es decir cuando los parches se encuentren más alejados entre sí. Sin embargo, este modelo asume que los forrajeros reconocen cada tipo de parche instantáneamente y que el tiempo de viaje entre parches es conocido *a priori* por el animal. Esto no es necesariamente cierto. De esta manera, el modelado de un determinado comportamiento se debilita notoriamente si no se cuenta con información sobre la fisiología sensorial y capacidad de procesamiento de información del animal bajo estudio. El conocimiento del mundo perceptual del animal es relevante también en el caso de la ecología del comportamiento (Bateson y Kacelnik 1998). Por ello, en las dos últimas décadas, distintos grupos de investigación han comenzado a estudiar la sensibilidad de los organismos a las diferencias de productividad presentadas entre opciones de forrajeo ("Risk sensitivity"). Es decir, los trabajos de este tipo intentan evaluar si el animal bajo estudio es sensible a la variabilidad en la productividad de una fuente de alimento (Caraco et al. 1980; Caraco 1981; Real 1981; Waddington et al. 1981; para una revisión ver Kacelnik y Bateson 1996), con las consecuentes implicancias que ello podría aparejar en el comportamiento de forrajeo del animal investigado. Básicamente los trabajos de este tipo se enfocan a estudiar el comportamiento del animal cuando se le presentan simultáneamente una opción de alimento constante y una opción variable. Si el animal elige de manera preferencial alguna de las dos, demuestra ser sensible a la variabilidad ("riesgo") presente en una de las opciones presentadas, siendo proclive o adverso al riesgo si elige o rechaza (respectivamente) la opción variable. Los resultados obtenidos hasta el momento han sido muy variables, dependiendo de las especies utilizadas, las condiciones fisiológicas del animal utilizado y las condiciones experimentales presentadas. Sin embargo, estos estudios han llevado a su vez a intentar explicar desde el enfoque de la fisiología sensorial y del sistema nervioso, las posibles bases mecanísticas de la sensibilidad al riesgo (Reboreda y Kacelnik 1991; Montague et al. 1995; Bateson y Kacelnik 1995, 1998).

1.3. Modelos mecanísticas de las decisiones de forrajeo

Bateson y Kacelnik (1998) han intentado explicar los casos de proclividad al riesgo cuando la variabilidad se encuentra en el **tiempo** necesario para obtener el alimento basándose en los mecanismos del aprendizaje asociativo entre un estímulo condicionado y uno incondicionado. Desde esta perspectiva clásica (Rescorla y Wagner 1972),

Mackintosh 1983), un estímulo que *a priori* no genera ninguna respuesta espontánea por parte del animal, es decir un estímulo neutro, puede ser asociado a un estímulo que genera una respuesta refleja (innata), de manera tal de terminar generando por sí mismo la respuesta innata. Para que esta asociación pueda formarse, el estímulo originalmente neutro, también denominado estímulo "condicionado" (CS), debe ser presentado de manera previa al estímulo "incondicionado" (US) que originalmente genera la respuesta innata. Diversos datos indican que en general la fuerza de la asociación decae hiperbólicamente a medida que aumenta el intervalo de tiempo entre ambos estímulos (Gibbon et al 1977). Tomando esto en cuenta, Bateson y Kacelnik (1998) muestran que la fuerza de la asociación formada entre un CS_1 y un US presentado a un tiempo fijo t_1 será *menor* a la formada entre un CS_2 y el US presentado a tiempos variables pero con media igual a t_1, justamente por la forma no lineal del decaimiento de la asociación con el tiempo.

Por su parte, Reboreda y Kacelnik (1991) han desarrollado un modelo de sensibilidad al riesgo que se basa en la *Propiedad Escalar* o Ley de Weber-Fechner (Gibbon 1977; Gibbon et al 1984, 1988). Este fenómeno puede ser descripto como la relación que existe entre la precisión de la estimación hecha por un individuo de un parámetro determinado y el valor de dicho parámetro. Cuanto mayor sea este valor, menor será la precisión con la que pueda ser estimado, es decir mayor será la varianza de la estimación. De acuerdo al modelo propuesto, en un individuo se forma una representación interna (memoria) de un parámetro de valor fijo, como puede ser una determinada cantidad de alimento o un intervalo de tiempo, que puede representarse como una distribución normal de media igual al valor real del parámetro y varianza proporcional a la media. Sin embargo en el caso de una opción variable, ya sea en monto o tiempo de espera, la memoria estará formada por la suma de las memorias de cada uno de los componentes (Figura 2). Consecuentemente, la representación total estará sesgada, puesto que la varianza de los distintos valores individuales será diferente. Si el individuo elige entre las dos opciones (fija y variable) utilizando sus representaciones internas (adquiridas por experiencia previa), en más del 50% de los casos la memoria de la opción variable será menor a la de la opción fija, por lo que si el parámetro recordado es cantidad de alimento el animal tenderá a elegir la opción fija, ya que sería más probable obtener una mayor recompensa, mientras que si es demora en conseguir el alimento, tenderá a elegir la opción variable, que representa un menor tiempo de espera probable. Este

resultado se corresponde con lo observado en la mayoría de los trabajos de comportamiento sobre sensibilidad al riesgo: los individuos tienden a ser proclives al riesgo cuando lo que varía es la *demora* en obtener alimento, mientras que suelen ser adversos a la opción variable cuando se varía la *cantidad* de alimento (Bateson y Kacelnik 1995).

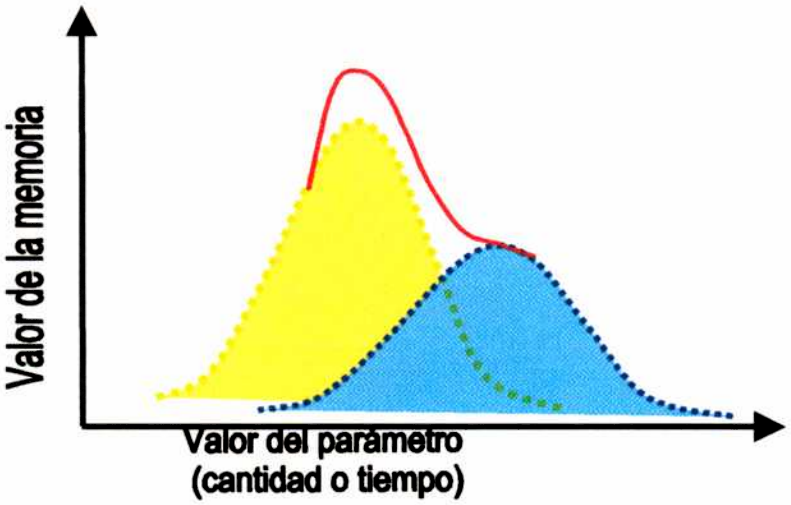

Figura 2. Memorias formadas en un individuo a partir de una opción variable conformada por dos valores distintos (amarillo y azul) del mismo parámetro. La memoria total de esta opción (línea roja) será la suma de las memorias individuales de cada uno de los componentes.

2. Los insectos sociales como modelo de estudio

2.1. Características Centrales

Una diversidad de trabajos que analizan el proceso de toma de decisiones ("decision-making process") durante el proceso de forrajeo, es decir cuáles son las "reglas" que gobiernan la toma de decisiones durante el comportamiento de forrajeo, y cuál es la información del medio que utilizan los animales forrajeros para tomar estas decisiones, se ha enfocado en los insectos sociales, ya que presentan diversas características que los hacen particularmente interesantes para el estudio de este tema: 1) en primer lugar, los insectos sociales son recolectores de lugar central (Orians y Pearsons 1979). Esto significa que cada individuo recolector, también denominado forrajero, no

consume el alimento encontrado en el medio, sino que lo transporta a un sitio prefijado (la colonia, colmena o nido) en donde es procesado, almacenado y utilizado por otros miembros del grupo. Esta característica los hace ideales para estudios de aprovisionamiento. 2) en segundo lugar, los insectos sociales poseen multitud de mecanismos a través de los cuales intercambian información sobre la disponibilidad de recursos existentes en el medio ambiente. Esto significa que el nido funciona no sólo como un centro de almacenaje del alimento, sino también como un centro de información (Ward y Zahavi 1973). Los canales de comunicación utilizados entre los individuos hacen posible estudiar cuál es la información que el individuo forrajero considera relevante y que consecuentemente transmite a otros miembros de la colonia; 3) los insectos sociales reclutan individuos de la misma colonia a fuentes de alimento que son evaluadas como suficientemente productivas por el animal "reclutador" (von Frisch 1967; Wilson 1971; Hölldobler y Wilson 1990). Por lo tanto, a través del estudio de una salida comportamental social (los niveles de reclutamiento a una fuente), es posible analizar la evaluación que ha hecho el animal reclutador de la productividad de dicha fuente, y qué factores influyen dicha evaluación, es decir mecanismos perceptuales *individuales* (Fernández y Farina 2002). Dentro de este grupo de animales, la mayor cantidad de estudios ha sido llevada a cabo en hormigas y abejas melíferas.

Por ejemplo, en el caso de hormigas, se ha visto que en las especies "cortadoras", que utilizan diversas especies de plantas como substrato para criar hongos, varios factores son capaces de influir las decisiones de forrajeo tomadas por los individuos. Así, tanto el valor nutricional de la hoja (Rockwood 1976), como las características físicas de la misma (Cherret 1972; Waller 1982), así como también el contenido de agua (Bowers y Porter 1981) y la presencia de ciertos compuestos químicos en la planta (Cherret 1972; Howard 1987, 1988) influyen las decisiones tomadas por las hormigas exploradoras. Aún más, se ha visto que la información sobre la calidad de una fuente que es comunicada al nido por un individuo **explorador** es capaz de influir las decisiones de forrajeo de las **forrajeras** *posteriormente* reclutadas, de manera independiente al nivel de productividad encontrada por estos nuevos individuos en la fuente (Roces 1990, 1993; Roces y Núñez 1993). En las hormigas nectívoras del género *Camponotus*, en donde el néctar recolectado es la principal entrada energética de la colonia, diversos parámetros que afectan las condiciones del néctar de la fuente, tales como la concentración de azúcar o la viscosidad de la solución ingerida, son evaluados por los individuos forrajeros para

determinar tanto la tasa de ingestión de la solución como el tiempo de permanencia en la fuente y el volumen ingerido (Josens 1998). A su vez, en las hormigas nectívoras *Lassius niger*, el volumen de solución ingerido afecta el comportamiento de reclutamiento de las hormigas forrajeras (Mailleaux et al. 2000). Las decisiones de forrajeo hechas por el individuo recolector de alimento son influidas a su vez por los requerimientos nutricionales del nido (Josens y Roces 2000), demostrando que estas decisiones están moduladas por el estado motivacional (interno) del animal. Entendiendo a la motivación de acuerdo al concepto de McFarland (1971), es decir que cambios en el estado interno del animal motivan distintas intensidades de respuestas para una misma intensidad de estímulo.

2.2. Información de productividad y decisiones de forrajeo en abejas melíferas (Apis mellifera)

Las abejas melíferas (*Apis mellifera*) han sido otro grupo extensamente estudiado en lo que hace a su comportamiento de recolección de alimento y reclutamiento. En un contexto natural las forrajeras de esta especie no obtienen néctar de una sola fuente, sino que recolectan el alimento dentro de un parche floral que puede variar considerablemente en sus dimensiones de acuerdo a la especie floral considerada y las condiciones ambientales que determinan el desarrollo de la planta. Bajo estas condiciones, cada forrajera debe visitar un cierto número de flores antes de poder retornar a la colmena para descargar lo recolectado. El número de flores visitadas dependerá en gran medida de la cantidad de solución encontrada dentro de cada una, pero a su vez la secuencia de visitas a las flores del parche será un importante determinante del valor de recompensa hallado dentro de cada flor. Por lo tanto, el estudio de este aspecto es de fundamental importancia para comprender el proceso de toma de decisiones a lo largo de un viaje recolector.

Estudios llevados a cabo con este objetivo (Greggers y Menzel 1993), han observado que las abejas son capaces de desplegar dos tipos de comportamientos de recolección distintos, dependiendo de las condiciones de productividad halladas en las fuentes:

1) cuando una fuente de alimento dentro de un parche presenta flujos mayores a aproximadamente 1 μl/min, la abeja visita exclusivamente dicha fuente, en lo que ha dado en denominarse "constancia floral".

2) Si todas las alternativas dentro de un parche presentan recompensas menores a 1 µl/min, la abeja visitará todas las opciones, en una secuencia que se ve afectada por diversos factores, tanto de la fuente como propios de la abeja. De esta manera, la probabilidad de retornar a una misma opción inmediatamente después de haberla visitado depende del valor de recompensa hallado (Greggers y Menzel 1993, Giurfa 1996), pero a su vez, se ve influida por el nivel medio de recompensa habitualmente hallado por el animal en dicha fuente (Greggers y Menzel 1993).

Esta última observación apoya la idea que los animales desarrollan a lo largo de sucesivas visitas una expectativa o un valor "esperado" de recompensa que es específico de cada fuente dentro del grupo visitado. Por lo tanto, básicamente el proceso de recolección en un parche floral puede ser entendido como una secuencia de eventos de aprendizaje, en donde la forrajera asocia los estímulos condicionados de cada flor (color, forma, olor, posición relativa, etc.) con un determinado valor de recompensa (Greggers y Menzel 1993; Menzel et al 1993), siendo que la "expectativa" asociada a cada opción se modifica con cada nueva visita a las fuentes siguiendo una "regla de corrección de errores" del tipo planteado por Rescorla y Wagner (1972). Esto a su vez influirá las decisiones de la

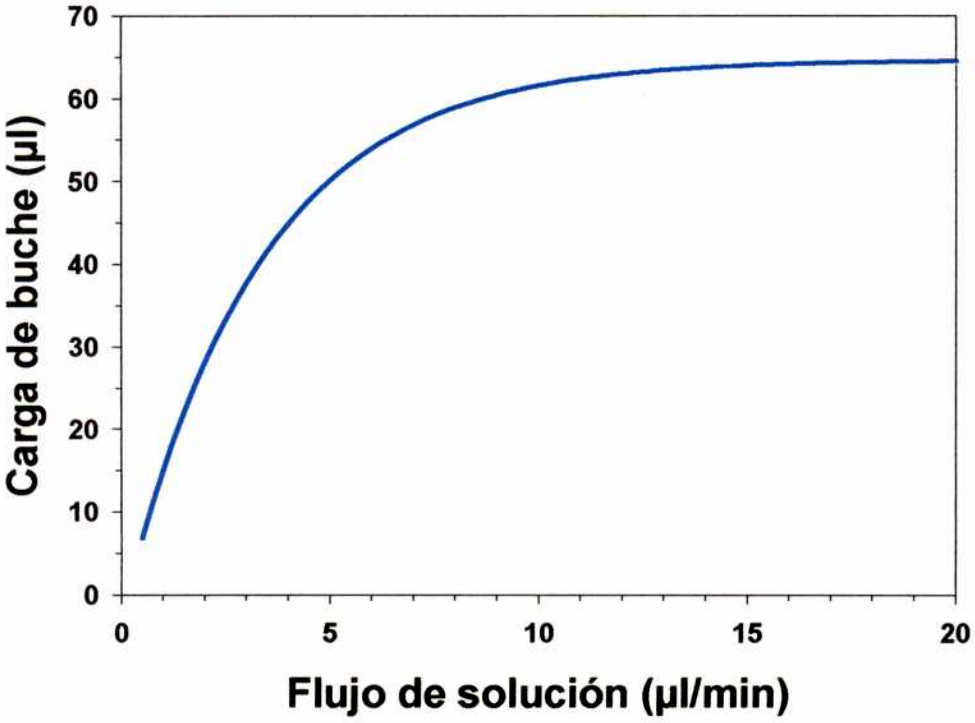

Figura 3. Cantidad de solución cargada (carga de buche) por forrajeras de *Apis mellifera* en función del flujo de la fuente de alimento (basado en Núnez 1966).

forrajera sobre la secuencia de visitas que llevará a cabo a partir de ese momento.

A su vez, un aspecto fundamental del comportamiento recolector de las abejas melíferas es el de cuánto tiempo permanecen los animales en la fuente de alimento y qué cantidad de solución acumulan antes de volver a la colmena. *A priori*, podría pensarse que una forrajera liba néctar hasta acumular la máxima carga posible (ca. 65 µl). Sin embargo, estudios llevados a cabo por Núñez (1966, 1970, 1982) muestran que esto no se observa excepto bajos condiciones especiales en la fuente de alimento. De hecho, cuando la productividad de la fuente es medida en términos de flujo de una solución 50% peso en peso de sacarosa, existe una relación positiva y desacelerada entre la cantidad de solución acumulada y el flujo de la fuente para un amplio intervalo de valores que abarca desde 0.5 a 10 µl/min (Fig. 3). Para flujos mayores a aproximadamente 10 µl/min el animal carga el buche siempre a repleción. A su vez el tiempo de permanencia en la fuente libando la solución, disminuye conforme aumenta el flujo. Es decir que para flujos crecientes, el animal carga mayores cantidades de solución, permaneciendo tiempos cada vez menores en el alimentador. ¿Cuál sería el valor funcional de un sistema de carga gradual del buche de acuerdo al flujo ofrecido? ¿En qué momento decide el animal cesar la recolección y volver a la colmena? ¿Qué factores determinan esta decisión?

Núñez (1970, 1971a) planteó la hipótesis que este comportamiento de carga parcial

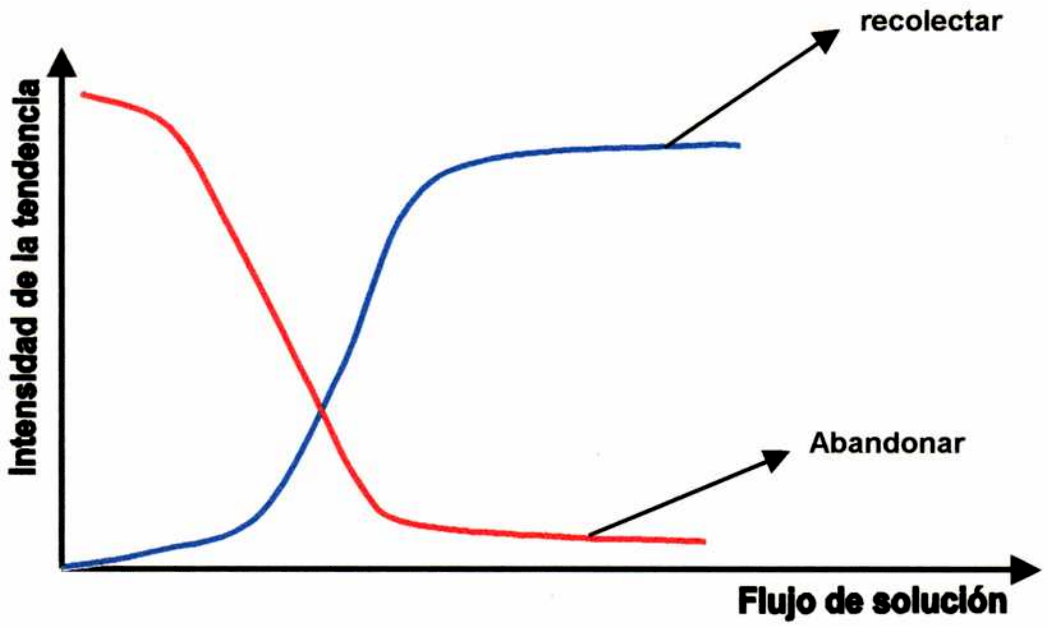

Figura 4. Hipotéticas tendencias internas de las forrajeras de *Apis mellifera* durante la recolección de néctar (adaptado de Núñez 1970).

de solución sería el producto de dos tendencias internas opuestas en la forrajera: recolectar en la fuente (Fig. 4 línea azul), e intercambiar información en la colmena sobre posibles fuentes alternativas Fig. 4, línea roja). Las dos tendencias se inhibirían lateralmente.

La carga parcial del buche ha sido también explicado en base exclusivamente a aspectos energéticos de la recolección de alimento (Schmid-Hempel et al. 1985; Kacelnik et al. 1986; Schmid-Hempel 1993). De acuerdo a estos estudios, al no llenar por completo el buche las forrajeras optimizarían la relación

$$\frac{\textit{ganancia energética-costos energéticos}}{\textit{costos energéticos}}$$

Sin embargo, uno de los supuestos fundamentales de esta perspectiva, la dependencia directa de la tasa metabólica de las forrajeras durante la recolección de alimento con la carga de buche alcanzada, no se cumple. Diversos estudios llevados a cabo en los últimos años (Balderrama et al. 1992; Moffatt y Núñez 1997; Moffatt 2000) muestran que el consumo energético de las abejas a lo largo del proceso de recolección de néctar no depende exclusivamente del peso transportado, sino también del nivel de recompensa ofrecido en la fuente. De esta manera, para un nivel de carga de solución determinado, se encontrará una tasa metabólica mayor en la forrajera que explote el mayor flujo de solución. Por lo tanto, la hipótesis energética sobre el llenado parcial del buche pierde sustento. Los resultados de tasa metabólica parecen ser coherentes con la existencia de un componente motivacional durante la recolección, que aumenta conforme lo hace el nivel de recompensa ofrecida por la fuente de alimento.

Finalmente, para el proceso de recolección de alimento es importante no sólo cuánto tiempo permanece la forrajera en la fuente, sino también cuanto tiempo permanece en la colmena, puesto que el tiempo de permanencia en la colmena es en principio, desde un punto de vista de la eficiencia recolectora, improductivo. Sería dable pensar, por tanto, que las recolectoras de alimento minimizan este tiempo, retornando así cuanto antes a la fuente explotada. Sin embargo, este parámetro se ve también afectado por las condiciones de productividad propias de la fuente visitada por la recolectora. El tiempo de permanencia en la colmena disminuye conforme aumenta el flujo de solución ofrecido

por la fuente (Núñez 1966, Grosclaude y Núñez 1998). Aún más, si el flujo de solución en la fuente es menor a aproximadamente. 0.5 µl/min, la forrajera dejará de visitar la fuente luego de unos pocos viajes de recolección, a menos que el alimento se acumule en la fuente durante la ausencia de la forrajera (Grosclaude y Núñez 1998), en cuyo caso, el tiempo de permanencia en la colmena comienza a presentar un patrón fluctuante, en donde a una ausencia de larga duración de la fuente le sigue una de corta duración. Estos resultados han sido interpretados como producto de la existencia de dos tendencias internas opuestas en la forrajera, en un esquema similar al planteado para el sistema regulador del tiempo de permanencia en la fuente de alimento, descripto anteriormente. Así, una vez en la colmena, el comportamiento de la forrajera sería una consecuencia de la tendencia a permanecer en la misma (con el hipotético objetivo de intercambiar información sobre la productividad de fuentes alternativas), y la tendencia a volver a la fuente a recolectar. La preponderancia de cada uno de estos dos hipotéticos sistemas dependería del flujo de la fuente, dominando a bajos flujos el sistema regulador de la pausa. Bajo estas condiciones, la cantidad de solución acumulada en la fuente es un factor clave en la determinación del posterior tiempo de permanencia en la colmena. De esta manera, si la forrajera encuentra una cantidad de solución de al menos 3 µl (aproximadamente) acumulados, el tiempo posterior de ausencia de la fuente disminuye considerablemente. Sin embargo, dada una cantidad determinada de solución acumulada, el tiempo de ausencia de la fuente también se ve afectado por el flujo medio propio de la fuente. Es decir de la *expectativa* que posee el animal sobre la recompensa de la fuente visitada, en concordancia con lo hallado por Greggers y Menzel (1993).

Por otra parte, Waddington y Gottlieb (1990) han visto que la capacidad que poseen las abejas recolectoras para discriminar entre flores de diferentes productividades, depende tanto de la **diferencia** absoluta entre las productividades ofrecidas, como de la **magnitud** de las productividades involucradas. Así, cuanto mayor sea la productividad de las flores involucradas, menor será la capacidad discriminativa de las abejas, aún cuando se mantenga constante la diferencia absoluta de productividades entre opciones. Este resultado es una consecuencia natural de la anteriormente descripta ley de Weber-Fechner.

2.3. Otros tipos de información y decisiones de forrajeo

Las decisiones de forrajeo llevadas a cabo por las recolectoras de néctar se ven influidas por las capacidades discriminativas de otras modalidades sensoriales también. Hill et al. (2001) han encontrado que el comportamiento de forrajeo sigue un patrón relacionado con la energética de la recolección cuando las opciones florales son visualmente poco discriminables para el animal. Es decir cuando la abeja percibe a las opciones como visualmente similares. Sin embargo este comportamiento cambia radicalmente cuando las opciones florales están perceptualmente separadas, mostrando en dicho caso las forrajeras una constancia de visita a la primera opción que se haya encontrada recompensada (constancia floral), independientemente de cualquier posible factor energético involucrado. Mostrando como las capacidades perceptuales y de procesamiento de información del individuo afectan su comportamiento, en este caso dentro de un contexto de recolección de alimento.

Recientemente se ha comenzado ha estudiar la existencia de bases genéticas en las capacidades sensoriales y cognitivas involucradas en el comportamiento recolector. Estudios llevados a cabo seleccionando características de un comportamiento social, como es la cantidad de polen almacenado (Page et al. 1995), han mostrado que existe un importante componente hereditario en la evaluación hecha por las abejas de la calidad de una fuente de alimento, ya sea de polen (Waddington et al 1998), como de néctar (Page et al. 1998), como así también en las capacidades de aprendizaje de las forrajeras (Ferguson et al 2001; Scheiner et al. 2001). Estas diferencias genéticas generan a su vez diferencias en el comportamiento recolector de las forrajeras (Pankiw y Page 1999, 2000, 2001).

2.4. La danza de reclutamiento

Mucho de los estudios llevados a cabo en abejas melíferas en un contexto recolector se han enfocado en el análisis del comportamiento denominado "danza de reclutamiento" (Fig. 5, von Frisch 1967; Seeley 1995 para una revisión). Este comportamiento es desplegado por las abejas forrajeras cuando retornan a la colmena de fuentes de alimento altamente productivas (Seeley y Visscher 1988; Seeley y Towne 1992; Seeley 1995). Consiste en una serie de movimientos estereotipados que pueden dividirse básicamente en dos fases: a) fase de contoneo (Fig. 6: segmentos ***a-b*** ó ***c-d***), durante la cual la abeja avanza en línea recta entre 1 y 2 cm aproximadamente al tiempo que mueve el extremo del abdomen de izquierda a derecha a una frecuencia de alrededor de 13/15 Hz (Esch 1956*a,b*; von Frisch y Jander 1957) en lo que se denomina contoneo; y

b) fase de retorno (Fig. 6: segmentos ***b-a*** y ***d-e***), durante la cual el animal lleva a cabo una vuelta para retornar a la posición original y recomenzar la fase de contoneo nuevamente. El movimiento de la abeja luego de dos fases de retornos sucesivas semeja una figura en ocho, de ahí la denominación de la danza. Este comportamiento puede estar interrumpido ocasionalmente por descargas de alimento por parte de la forrajera a una o más de sus compañeras de colmena.

2.4.1. La danza como indicador de información espacial

Varios parámetros de la danza correlacionan altamente con la ubicación de la fuente de alimento. Por ejemplo el ángulo formado entre el eje vertical de la colmena y la fase de contoneo se corresponde con el ángulo formado por el azimut, la colmena y la fuente

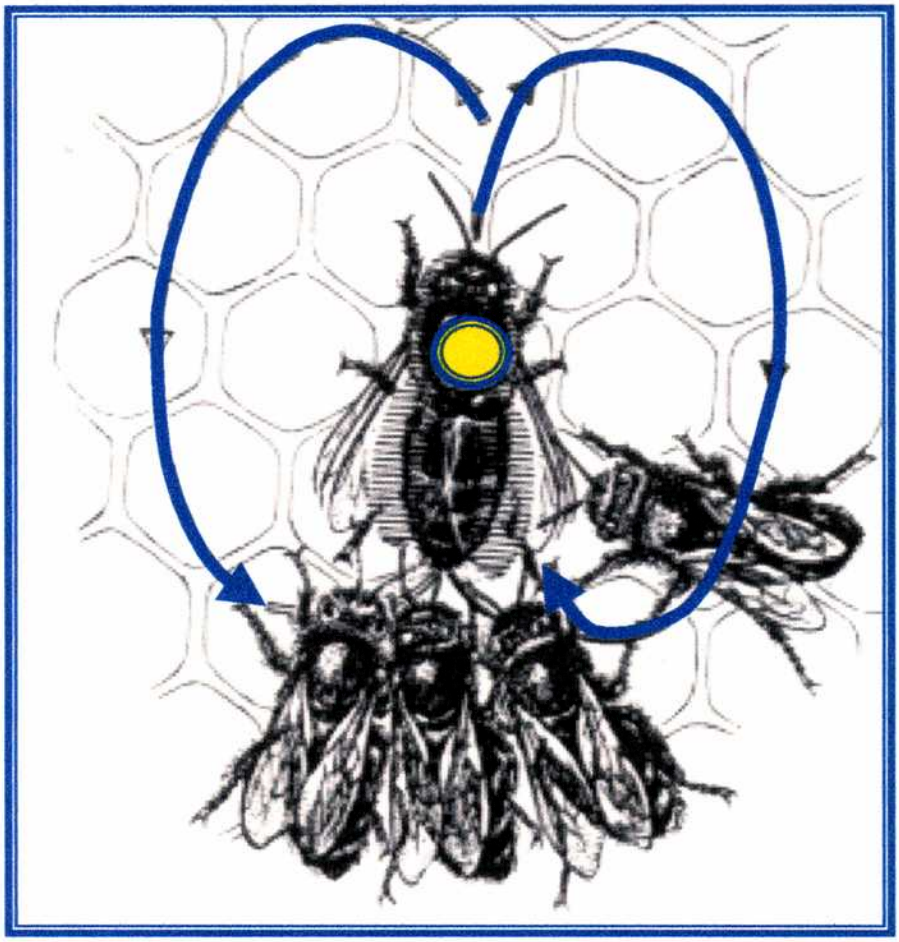

Figura 5. Danza en "ocho" o danza de reclutamiento. La abeja forrajera (círculo amarillo) realiza dos trayectorias semicirculares sucesivas (líneas azules) unidas por una trayectoria recta durante la cual mueve el extremo del abdomen de izquierda a derecha y emite vibraciones de alta frecuencia con las alas.

de alimento explotada por la abeja danzarina (von Frisch 1923), mientras que la cantidad de fases de contoneo por unidad de tiempo ("tempo" de danza) correlaciona

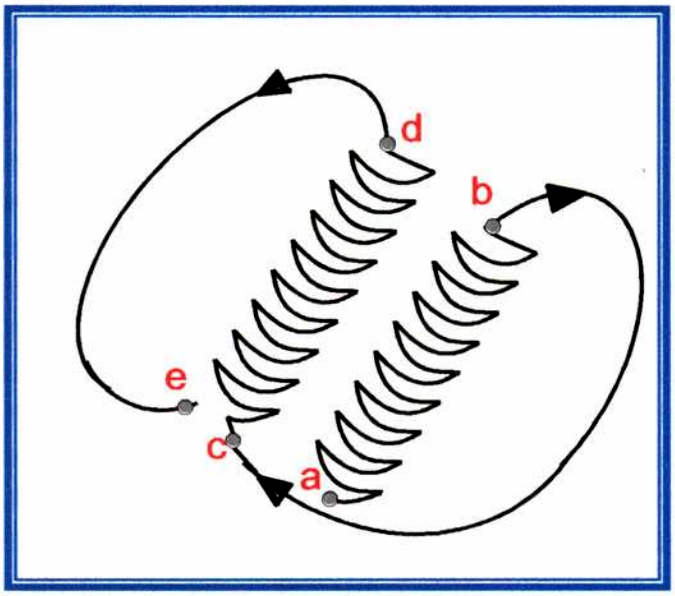

Figura 6. Esquema de la trayectoria recorrida por el extremo del abdomen de una abeja durante la danza de reclutamiento en "ocho". Partiendo del punto *a* el animal realiza una fase de contoneo hasta *b*, para luego realizar la fase de retorno hasta *c*. Una nueva fase de contoneo se repite desde *c* hasta *d* y luego un nuevo retorno hasta *e*.

negativamente con la distancia de la fuente a la colmena. Así, la abeja llevará a cabo una mayor cantidad de ellas cuanto más cerca esté la fuente de alimento.

2.4.2. La danza como indicador de productividad

La danza de reclutamiento también se ve modificada por las características de productividad de la fuente de alimento explotada. Para una fuente que se encuentre a una distancia fija, distintos aspectos de la danza se modifican conforme lo hace la productividad (Lindauer 1948; Esch 1963; von Frisch 1967; Seeley y Towne 1992; Waddington 1982, Waddington y Kirchner 1992; Waddington et al 1998, Cogorno 1998). Por ejemplo, la duración de la danza aumenta conforme lo hace la productividad de la fuente explotada por la abeja recolectora de solución, ya sea medida en términos de

concentración de azúcar (Seeley y Towne 1992), o en términos del flujo de solución entregado (Núñez 1970; Farina 1996). A su vez el número de contoneos llevados a cabo por unidad de tiempo, es decir la frecuencia o "*tempo*" también aumenta con incrementos de la productividad (Cogorno 1998, Seeley et al. 2000). Aún más, se ha visto que las variaciones encontradas en este último parámetro parecen modificarse en función del flujo de *azúcar* entregado por la fuente, es decir la cantidad ya no de solución, sino de azúcar que ofrece la fuente por unidad de tiempo. Una variable que combina tanto la concentración como el flujo de la solución encontrada en la fuente, y que expresa en definitiva el rendimiento energético de la misma.

Waddington y Kirchner (1992), por su parte, han utilizado a la danza de reclutamiento (específicamente la cantidad de fases de contoneo por unidad de tiempo) para cuantificar la relación existente entre la productividad absoluta de una fuente de alimento (en términos de concentración de azúcar) y la evaluación *subjetiva* hecha por el individuo recolector sobre dicha productividad ("productividad relativa"). De esta manera se ha podido establecer que la correspondencia entre productividad absoluta y relativa es positiva pero desacelerada. Es decir que un aumento de productividad absoluta de una magnitud determinada es evaluada en menor grado cuanto mayor sea el valor absoluto de las productividades involucradas (Fig. 4). Esta relación es consistente con la denominada Ley de Weber-Fechner, que fuera mencionada anteriormente en el modelo de Reboreda y Kacelnik (1991) para explicar la sensibilidad al riesgo, y que describe la relación entre la magnitud de un estímulo y su percepción por parte del individuo (Carterette y Friedman 1974). Esta relación perceptual se ha encontrado en diversidad de especies tanto vertebradas como invertebradas y para distintas modalidades sensoriales. Aún más, la correspondencia entre el valor de la productividad absoluta de la fuente de alimento y el valor subjetivo interno del animal no es constante, dado que puede ser modificada por la experiencia previa de la recolectora (Raveret-Richter y Waddington 1993). Shafir (1994), por su parte, ha encontrado que las abejas parecen evaluar la productividad de una fuente de manera "comparativa", y no absoluta, es decir independiente de otras alternativas conocidas. Por lo tanto la correspondencia entre la información objetiva externa (productividad absoluta) y la evaluación subjetiva del individuo es, además de no lineal (Fig. 7), relativa y no absoluta. Es decir que, al igual que en el caso de las hormigas, en *Apis mellifera* el comportamiento de forrajeo se encuentra modulado por el estado interno del animal (motivación).

2.5. La trofalaxia en el contexto recolector

La organización de las colonias de insectos sociales se lleva a cabo principalmente

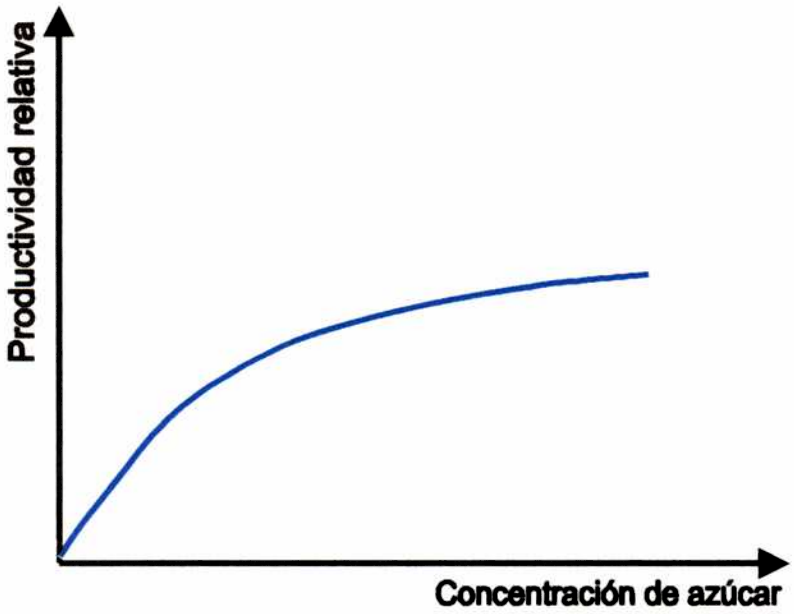

Figura 7. Relación entre la productividad absoluta de una fuente de néctar (concentración de azúcar), y la evaluación subjetiva hecha por el individuo recolector (productividad relativa) en *Apis mellifera* (tomado de Waddington y Kirchner 1992).

por medio de una división de trabajos y de tareas. En el caso de las abejas melíferas, la división de trabajo se basa principalmente en la edad de la obrera, ayudando a organizar el funcionamiento de la colonia pues cada individuo desempeña sólo una tarea en cada momento de su vida (Oster y Wilson 1978; Robinson 1992; Seeley 1995), en lo que se denomina "polietismo etario". La división de tareas, a su vez, se utiliza para describir aquellos trabajos que se encuentran subdivididos en tareas individuales ordenadas secuencialmente y en los que existe una transferencia de material entre los diferentes individuos involucrados en la secuencia (Jeanne 1986; Anderson y Ratnieks 1999; ver Ratnieks y Anderson 1999*a* para una revisión). Los casos más estudiados en insectos sociales involucran trabajos tales como la recolección de alimento y de materiales para la construcción del nido. En el caso particular de la recolección de alimento, dado que la abeja es un recolector de lugar central, una vez recolectado el alimento en la fuente la

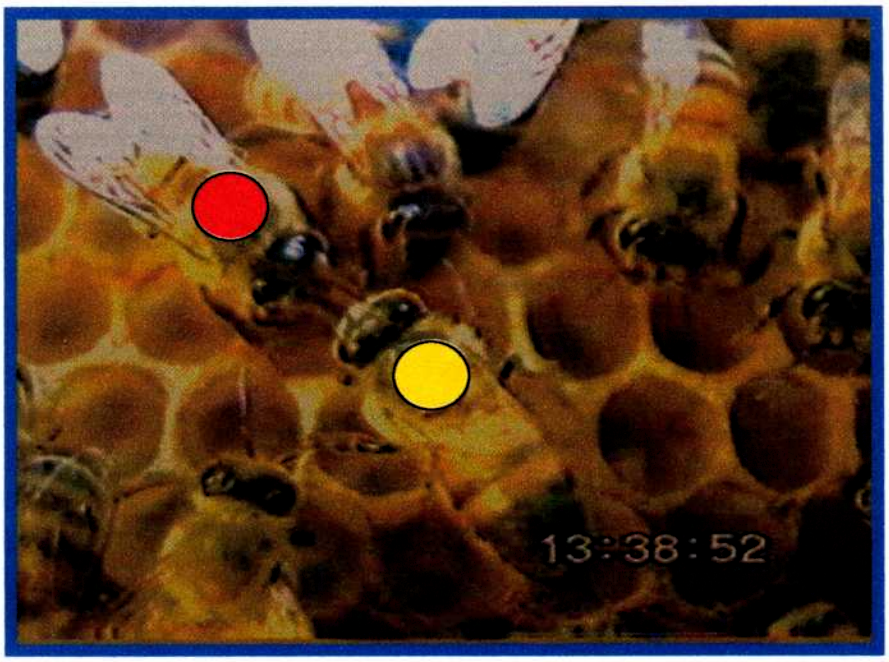

Figura 8. Contacto trofaláctico en el interior de una colmena. La abeja forrajera (marca amarilla) regurgita el néctar, mientras la abeja receptora (marca roja) introduce su proboscis entre las mandíbulas de la dadora, ingiriendo el líquido ofrecido.

abeja retorna a la colmena en donde descarga el néctar recolectado en forma de transferencias de alimento boca a boca denominadas "trofalaxia" (Korst y Velthuis 1982). Cada evento trofaláctico se inicia cuando la dadora abre sus mandíbulas, exponiendo la gota regurgitada desde el buche, mientras que una o más receptoras extienden la proboscis ingiriendo la solución ofrecida (Fig. 8). Estas receptoras posteriormente procesan y almacenan el néctar recibido (von Frisch 1967; Seeley 1995), en lo que constituye un claro ejemplo de división de tareas. Este proceso de transferencia de néctar se realiza en no más de dos o tres eventos trofalácticos por estadía de la forrajera en la colmena, frecuentemente tan sólo uno de gran duración (De Marco y Farina 2001), sin embargo existe una gran cantidad de contactos cortos (menores a 2 s de duración) en los que prácticamente no se produce transferencia efectiva de líquido (Farina y Wainselboim 2001*a*) pero que estarían involucrados en procesos de transferencia de información quimiosensorial (Ratnieks y Anderson 1999*b*; De Marco y Farina 2001). Tanto el número

como la frecuencia de estos contactos cortos en los que otras abejas extienden su proboscis dentro de las mandíbulas de la forrajera ("entregas") aumentan junto con el nivel de recompensa (productividad) encontrado por la forrajera en la fuente de alimento (Farina 1996, De Marco y Farina 2001), mientras que los casos de "pedidos" de alimento por parte de la forrajera, es decir cuando la forrajera extiende su proboscis entre las mandíbulas de una compañera de colmena, disminuyen en número y frecuencia con incrementos de productividad de la fuente (Farina 1996, De Marco y Farina 2001).

2.5.1. La velocidad de descarga durante la trofalaxia

En lo que respecto a los contactos con transferencia efectiva de alimento, se ha visto que el nivel de productividad de la fuente modula la *velocidad* de la descarga de alimento tanto dentro de la colmena (Farina 1996) como en condiciones experimentales más controladas (Farina y Núñez 1991, Tezze y Farina 1999, Wainselboim y Farina 2000). Así, por ejemplo, para una concentración de azúcar determinada, las recolectoras de alimento aumentan la velocidad de descarga de la solución cuanto mayor sea el volumen de líquido que hayan cargado en el buche. La velocidad de transferencia aumenta también cuando las forrajeras cargan volúmenes constantes de creciente concentración (Farina y Núñez 1991). Algo similar sucede cuando la productividad de la fuente se mide en términos de flujo de solución, es decir de la cantidad de líquido entregado por la fuente por unidad de tiempo. Bajo estas condiciones, de mayor similitud con las encontradas en forma natural por las abejas, se ha hallado que las forrajeras aumentan la tasa de transferencia conforme aumenta el flujo de solución de la fuente de alimento, independientemente de la concentración de azúcar de la solución empleada (Wainselboim 1997, Wainselboim y Farina 2000). De manera interesante, la relación entre una determinada condición de productividad en la fuente y la correspondiente tasa de transferencia obtenida para esa condición no es constante de año en año, apoyando la idea que la modulación de esta variable sería también producto de una evaluación subjetiva de la productividad de la fuente, de manera similar a lo visto en el caso de la danza de reclutamiento (Raveret-Richter y Waddington 1993).

La velocidad de descarga está también limitada por características físicas de la solución, tal como la viscosidad. Al eliminarse la viscosidad como variable, la tasa de descarga depende directamente de la concentración del néctar ingerido, es decir de su

productividad (Tezze y Farina 1999). Si se pudiera seguir el proceso de carga y descarga del buche a lo largo de un ciclo recolector completo (Fig. 9), se vería entonces que existe una correspondencia entre la velocidad de carga de la solución en la fuente (flujo) y la velocidad de descarga en la colonia (tasa de transferencia), de manera tal que si:

Flujo fuente 1> Flujo fuente 2

entonces

Tasa de transferencia 1> Tasa de transferencia 2

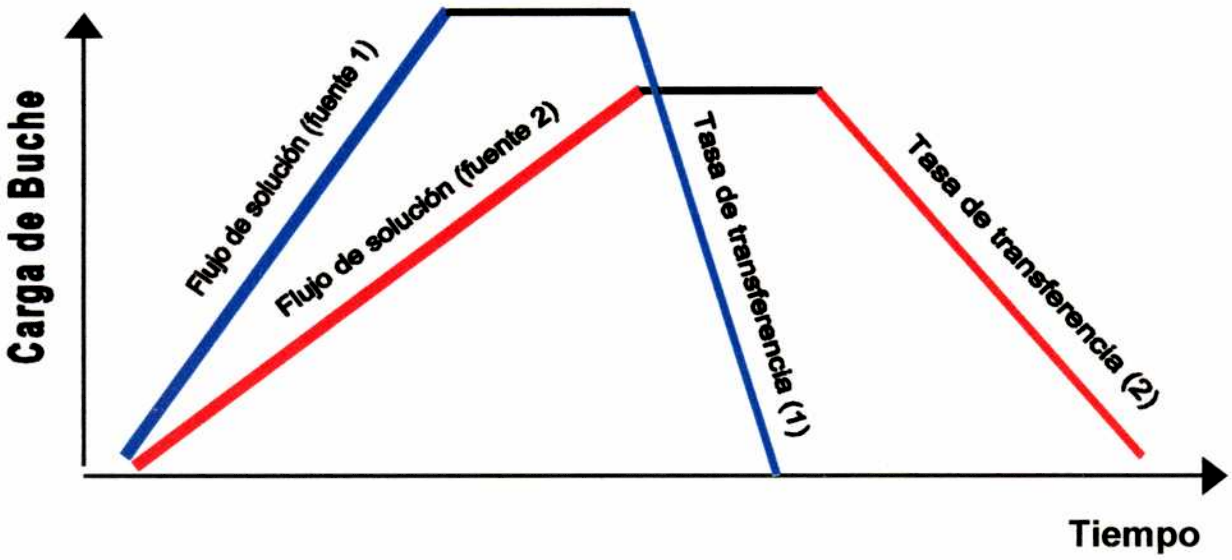

Figura 9. Carga de buche en función del tiempo a lo largo de un ciclo recolector, para dos flujos de solución en la fuente de alimento. Nótese la relación entre el flujo en la fuente de alimento y la tasa de transferencia durante la trofalaxia.

2.5.2. Objetivos de la Tesis

Los resultados anteriores de trofalaxia en abejas, muestran que al igual que en el caso de la danza de reclutamiento, la velocidad de descarga es un parámetro comportamental que se modula sobre la base de la evaluación de la productividad de la fuente de alimento que haya efectuado la forrajera. Por lo tanto, es posible utilizar esta

salida comportamental como un indicador de cuál es la información de la fuente que reviste importancia a la hora de efectuar dicha evaluación por parte de la recolectora.

Nos planteamos entonces en el presente trabajo como objetivo general analizar el proceso de evaluación de información en una fuente de alimento utilizando a una interacción social frecuentemente observada en las colonias de abejas, y cuya dinámica se modula con aspectos relativos a la fuente de alimento recientemente explotada. De allí que utilicemos la velocidad de transferencia como indicador de dicho proceso. Específicamente nos interesa analizar la importancia para la recolectora de la información relacionada con el *flujo de solución* que entrega la fuente. Estudios previos en abejas han mostrado que el comportamiento de forrajeo se ve modificado por el flujo que entrega la fuente. Así, para flujos de entre 1 y 8-10 μl/min hay una relación positiva y desacelerada entre el flujo de la fuente y la cantidad de solución que ingieren las recolectoras (Núñez 1966). Recién a partir de un flujo de 8-10 μl/min las forrajeras cargan el buche hasta el máximo de su capacidad (ca. 65 μl), existiendo entonces una relación directa e inversa entre el flujo presentado en la fuente y el tiempo de ingestión de la abeja (Núñez 1966). Por lo tanto, dadas estas características, trabajaremos en el segundo rango descripto, con el objetivo de eliminar la carga de buche como variable que pudiera influir el comportamiento de descarga (Farina y Núñez 1991), reduciendo así al mínimo el número de variables del sistema bajo estudio. Nos proponemos asimismo tratar de desacoplar la relación existente entre el flujo de solución y el tiempo de ingestión, con el objetivo de analizar si para la recolectora existe un valor informacional en cada una de estas variables por separado. Por último, dado que el proceso de evaluación de información en una fuente puede verse influido por la experiencia previa del animal, nos proponemos analizar cómo influye este parámetro la modulación de la tasa de descarga durante la trofalaxia.

CAPÍTULO 2

MODULACIÓN DE LA TASA DE TRANSFERENCIA BAJO CONDICIONES DE CARGA DE BUCHE A REPLECIÓN

1. Introducción

El comportamiento de las abejas forrajeras en la fuente de alimento depende de la productividad ofrecida por esta fuente (von Frisch 1967). En el caso de las fuentes de néctar, esta productividad está dada principalmente por la concentración de azúcares y la tasa de producción (flujo) de la solución ofrecida. Estos dos parámetros modulan la cantidad de solución ingerida por las forrajeras en la visita de recolección (Núñez 1966). Para flujos dentro del rango de 1 a 8/10 µl/min de una solución 50% peso en peso (p/p), se encuentra una dependencia positiva entre este parámetro y la carga de buche al finalizar la visita de recolección (Núñez 1966), mientras que para flujos entre 8/10 y 65 µl/min los animales llenan el buche a repleción independientemente del flujo ofrecido. En cuanto al comportamiento de descarga, la velocidad a la que la solución ingerida en la fuente es posteriormente transferida a otras abejas de la colmena mediante contactos trofalácticos (tasa de transferencia) depende también del flujo de solución previamente explotado por la abeja dadora en la fuente de alimento (Farina 1996, Wainselboim y Farina 2000). Esta modulación de la tasa de transferencia trofaláctica se ha observado para un rango de flujos de entre 1 y 10 µl/min, dentro del cual también se encuentra una modulación positiva de la carga de buche. Sin embargo, dado que el comportamiento de carga del buche en la fuente de alimento muestra variaciones significativas dependiendo del intervalo de flujos ofrecidos por la fuente se plantea la pregunta de si lo mismo sucede con el comportamiento de *descarga*. El presente capítulo tiene entonces por objetivo analizar si la modulación de la tasa de transferencia trofaláctica depende de manera directa de la cantidad de solución ingerida por la recolectora o si está basada exclusivamente en parámetros propios de la fuente.

2. Materiales y métodos

Un grupo de abejas forrajeras (*Apis mellifera ligustica*) fue adiestrado a ingerir solución azucarada de un alimentador artificial de flujo regulable (Núñez 1971*b*) situado a aproximadamente 30 m de la colmena, y que ofrecía solución a 16.5, 32.5 o 65 µl/min. En este rango de flujos utilizados, las abejas llenan sus buches a repleción, pero varía el tiempo de ingestión necesario para hacerlo (Núñez 1966). Otro grupo de la misma

colmena fue entrenado a alimentarse de un alimentador *ad libitum* situado a 20 m del primero y que contenía la misma solución. El alimentador de flujo regulable se encendía al llegar una forrajera, midiéndose el tiempo que permanecía ingiriendo la solución (Tiempo de visita), calculándose la cantidad de solución ingerida (Carga de buche) como el producto del flujo de solución ofrecido por la fuente multiplicado por el Tiempo de visita (Núñez 1966). Al finalizar la visita de recolección la abeja era capturada. A continuación se capturaba una forrajera del alimentador *ad libitum* en el momento de su arribo y antes que comenzara a ingerir solución, encontrándose de esta manera con el buche vacío. Ambas abejas eran entonces llevadas al laboratorio donde eran pesadas mediante una balanza de alta precisión (Peso inicial), y luego colocadas en una arena experimental consistente en una caja de acrílico transparente de 1 x 3 x 5 cm. Las abejas eran separadas luego del primer contacto trofaláctico o luego de diez minutos de espera si no se producía trofalaxia, siendo en ambos casos pesadas nuevamente (Peso final) y luego eliminadas. Las variables registradas fueron las siguientes: (i) Respuesta trofaláctica, consistente en el número de trofalaxias registradas sobre el número total de pares de abejas analizadas; (ii) el Volumen intercambiado de solución, calculado como el valor medio de la diferencia de peso de ambas abejas antes y después del contacto dividido por la densidad de la solución azucarada; (iii) Tiempo de trofalaxia, i.e. duración del contacto trofaláctico; (iv) Tasa de transferencia, consistente en la pendiente de la regresión lineal de tipo II (Sokal y Rohf 1995) entre el Volumen intercambiado (y) *versus* el Tiempo de trofalaxia (x). Las variables descriptas fueron registradas para cada uno de los tres flujos presentados en la fuente. Los experimentos se llevaron a cabo durante los meses de Abril y Mayo de 1998 en el Campo Experimental de la Universidad de Buenos Aires (34° 32' S, 58° 26' O).

3. Resultados

En la fuente de alimento, el Tiempo de Visita a la fuente disminuyó conforme aumentaba el flujo de solución ofrecido (ANOVA de un factor: $F_{2,24}$=492.22; P<0.0001, Fig. 1A), aunque las abejas alcanzaron similares cargas de buche para los tres flujos (Fig. 1B). Estos resultados concuerdan con los encontrados por Núñez (1966), es decir que para flujos de 8/10 a 65 µl/min los animales visitan la fuente el tiempo suficiente para llenar el buche a repleción.

En la arena experimental no se encontró variación en el nivel de Respuesta Trofaláctica con los distintos flujos (Prueba de Heterogeneidad: NS, Tabla 1), ni en el Tiempo de Trofalaxia (ANOVA de un factor: NS, Tabla 1). Por otro lado, el Volumen intercambiado mostró un incremento significativo para el flujo más alto utilizado (ANOVA de un factor: $P<0.05$, Tabla 1). En cuanto a la Tasa de transferencia, aumentó significativamente al aumentar el flujo de solución ofrecido en la fuente (ANCOVA: $F_{2,24}=14.26$, $P<0.001$, Fig. 2), indicando de esta manera que las forrajeras respondieron positivamente al cambio de condiciones presentado en la fuente.

4. Discusión

Ha sido mostrado que el comportamiento trofaláctico varía en función de las condiciones explotadas por la abeja dadora de solución en la fuente de alimento. La velocidad con la que la solución es transferida muestra una fuerte dependencia positiva con la carga de buche de la abeja dadora, la concentración de azúcar de la solución (Farina y Núñez 1991), y el flujo de la fuente (Farina 1996, Wainselboim y Farina 2000). Adicionalmente, tanto el número de contactos de entrega como el número de receptoras por contacto aumentan junto con la carga de buche y la concentración de azúcar (Farina y Núñez 1995). Esta modulación del comportamiento trofaláctico ha llevado a la hipótesis que información cuantitativa sobre las características de la fuente de alimento podían ser transmitidas por medio de los eventos de descarga, contribuyendo de esta manera a la eficiencia recolectora de la colmena en su conjunto, al explotarse preferentemente las fuentes más redituables. Fuentes más productivas determinarían mayores cargas de buche en el sitio de forrajeo (Núñez 1966, Varjú y Núñez 1991) y una vez en la colmena serían representadas por tasas de transferencia más altas.

En este estudio, las abejas llenaron sus buches a repleción con los tres flujos utilizados. Dado que las abejas no podían regular la tasa de ingestión de la solución debieron quedarse el tiempo necesario para llenar el buche. La modulación significativa de la tasa de transferencia junto con el aumento de la productividad de la fuente muestra que, independientemente del estado de cargado del buche, la percepción de las condiciones de productividad en la fuente de alimento es suficiente para lograr una posterior modulación del comportamiento trofaláctico en la colmena. En nuestro experimento, el tiempo transcurrido entre la carga de solución en la fuente de alimento y la posterior descarga en la arena experimental fue de aproximadamente cinco minutos, lo

que muestra que la representación de las condiciones de productividad en la fuente de alimento ocurre varios minutos después de la experiencia de forrajeo en la fuente. Las abejas forrajeras parecen poder modular la tasa de transferencia sólo hasta un máximo valor de aproximadamente 1.8 µl/min, probablemente debido a restricciones morfológicas. Este rango ha sido encontrado para flujos de solución en la fuente de entre 1 y 8 µl/min (Wainselboim y Farina 2000) así como también en el presente estudio (rango de flujos: 16.5 a 65 µl/min) y fuentes *ad libitum* (Farina y Núñez 1991), lo que implica que un rango extremadamente amplio de productividades debe ser representado dentro de un rango relativamente pequeño de tasas de transferencia. En el presente experimento, dado que la concentración de sacarosa fue mantenida constante, el aumento en la productividad de la fuente puede haber sido percibido por el animal recolector ya sea a través de los decrecientes tiempos de permanencia en la fuente de alimento o a través de los crecientes flujos de solución presentados. Con el objeto de estudiar estas posibilidades se realizaron subsecuentes experimentos (capítulos 3 y 4).

Tabla 1. Parámetros comportamentales medidos en la arena experimental para los tres flujos de solución empleados. Todos los valores excepto la Respuesta Trofaláctica están expresados como medias ± ES.

Serie	[a]Respuesta trofaláctica (%)	[b]Tiempo de trofalaxia (s)	[c]Volumen intercambiado (µl)
16.5 (*N*=12)	83.3	13.4 ±3.21	10.7±2.55
32.5 (*N*=16)	62.5	8.4±1.37	7.9±1.59
65 (*N*=14)	78.6	15.1±2.37	20.1±4.33

N = número de réplicas.

[a] Prueba de Heterogeneidad: $G_2 = 0.89$, NS.

[b] ANOVA de un factor: $F_{2, 24}=1.83$, NS.

[c] ANOVA de un factor: $F_{2, 24}=4.47$, $P<0.05$.

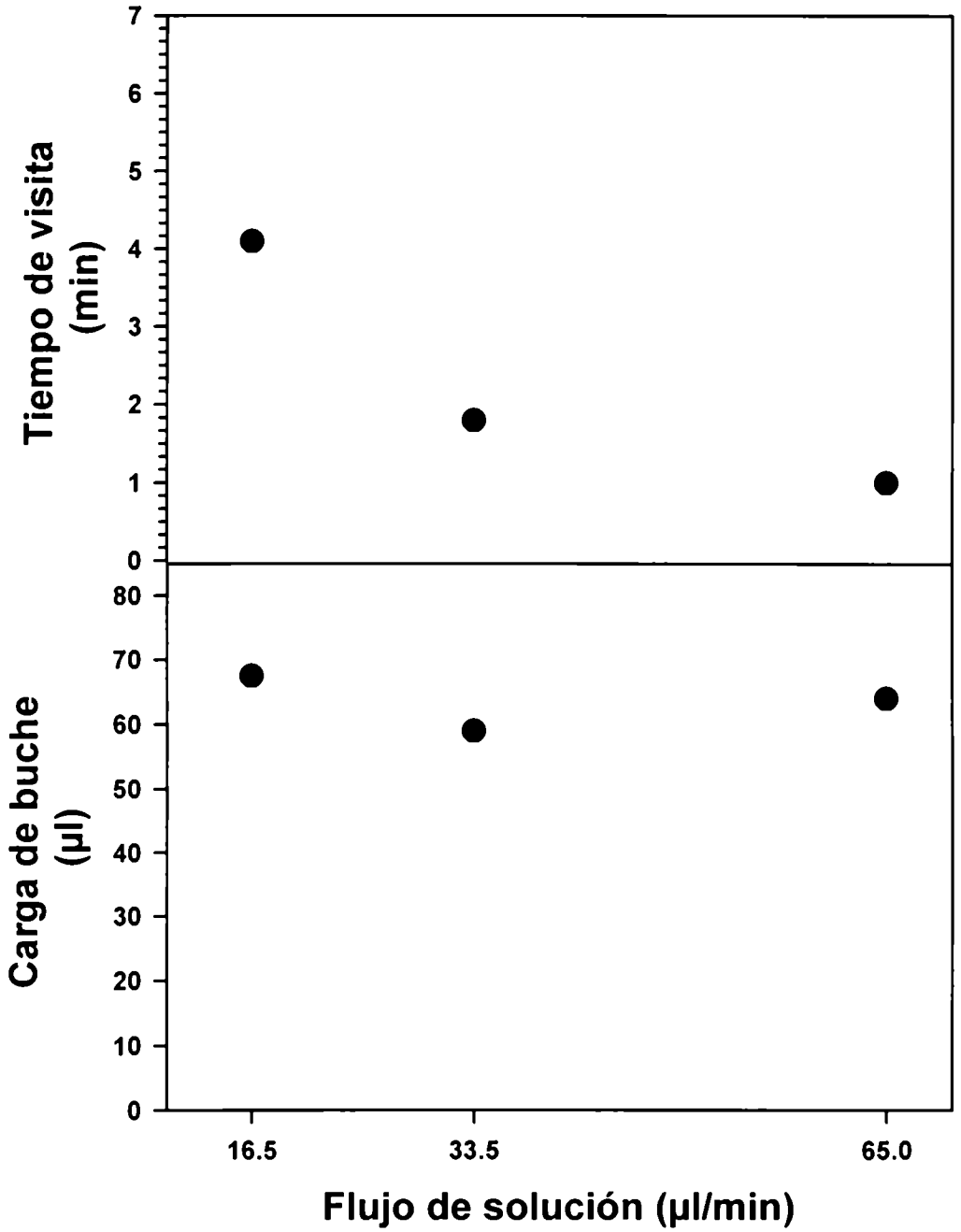

Figura 1. **A**) Tiempo de visita (media ±ES) para las distintas series experimentales. Número de abejas utilizadas al igual que en la Tabla 2. **B**) Carga de buche media para las abejas de (A).

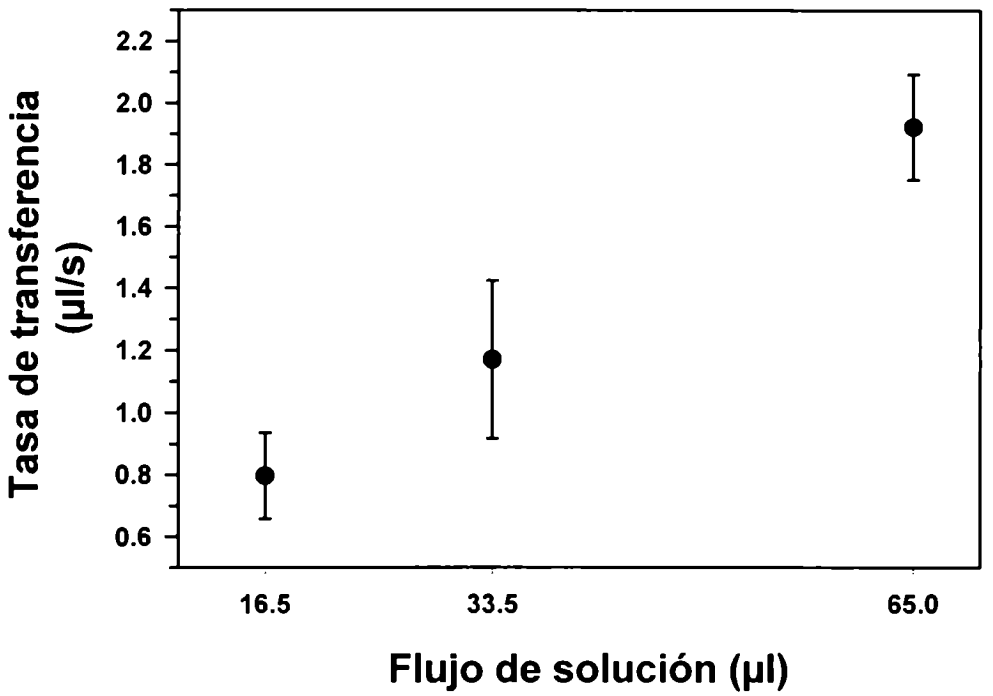

Figura 2. Tasa de transferencia trofaláctica (pendiente b±ES) durante contactos boca a boca en función del flujo de solución entregado por la fuente. Las ecuaciones de regresión fueron las siguientes: Y=0.053+0.796X, r^2=0.76, P<0.005, N=10 (16.5 µl/min); Y=-1.94+1.170X, r^2=0.67, P<0.01, N=9 (32.5 µl/min); Y=-9.58+1.923X, r^2=0.93, P<0.0005, N=11 (65 µl/min).

CAPÍTULO 3
SENSIBILIDAD A CAMBIOS DE FLUJO DENTRO DE UNA VISITA DE RECOLECCIÓN

1. Introducción

Dados los resultados obtenidos bajo condiciones de llenado de buche a repleción, se plantea la cuestión de cuál es la variable medida en la fuente de alimento por la forrajera para evaluar la productividad del sitio visitado. En principio esta evaluación podría darse a través de la medición del tiempo de permanencia en la fuente, ya que existe una correlación negativa entre esta variable y el flujo de solución de la fuente en el rango de entre 1 y 65 µl/min (Núñez 1966). La otra posibilidad es que el individuo recolector evalúe directamente el flujo entregado por la fuente: Estudios previos han sugerido que las forrajeras son capaces de percibir el flujo de sacarosa entregado por la fuente. Este parámetro parecería determinar el tiempo de ingestión de las recolectoras en la fuente (Varjú y Núñez 1991). La capacidad de percibir el flujo de sacarosa también requeriría en principio de algún tipo de medición de intervalos de tiempo, ya que requeriría medir la cantidad de sacarosa que atraviesa una porción del sistema de ingestión durante un período de tiempo determinado.

Dado que la tasa de transferencia trofaláctica medido en la arena experimental ha mostrado ser un buen indicador de las condiciones experimentadas previamente en la fuente por el individuo dador de solución, se diseñaron una serie de experimentos con el objetivo de estudiar si las abejas son capaces de percibir el flujo de solución y/o sacarosa *per se* bajo condiciones de tiempo de visitas constantes.

2. Materiales y métodos

Los experimentos se llevaron a cabo durante Agosto y Septiembre de 1999 en el campo experimental de la Universidad de Würzburg, Alemania. El procedimiento general fue idéntico al descripto en el capítulo 2.

2.1. Series experimentales

2.1.1. Serie Base (*A10, A20, A60*)

Las abejas dadoras fueron alimentadas durante cinco visitas a 10, 20 o 60 µl/min (Tabla 1), es decir dentro del rango en el cual las abejas llenan su buche a repleción (Núñez 1966). De esta manera, los tiempos de visita a la fuente estarían rondando aproximadamente los 6 3 y 1 minutos respectivamente para cargar el máximo de 60/65 µl (Tabla 1).

2.1.2. Serie *60+10*

Las futuras dadoras fueron alimentadas a un flujo de 20 µl/min en las primeras cuatro visitas, mientras que en la quinta visita se le presentaron 60 µl/min en los 30 s iniciales de ingestión y luego 10 µl/min en lo que restaba de la visita (aproximadamente dos minutos y medio, Tabla 1). De esta manera, el tiempo de permanencia en la fuente fue el mismo en las cinco visitas y comparable a su vez al de la serie *A20* (aproximadamente 3 minutos) y la carga de buche fue siempre máxima. Aún cuando las forrajeras podían recolectar la misma cantidad de solución que en la serie base, experimentaron dos flujos distintos en la fuente (alto al comienzo, bajo después) *durante* la quinta visita a la fuente.

2.1.3. Serie *10+60*

Las dadoras fueron entrenadas a un flujo de 20 µl/min en las primeras cuatro visitas al igual que en la serie *60+10*. En la quinta visita se les ofreció un flujo de 10 µl/min en los primeros dos minutos y medio de ingestión y luego 60 µl/min en el resto de la visita (aproximadamente 30 s, Tabla 1). De esta manera, el tiempo de permanencia en la fuente fue el mismo para las series *A20*, *60+10* y *10+60* (aproximadamente 3 minutos) y la carga de buche fue siempre máxima. En esta serie, aunque las forrajeras recolectaron la misma cantidad de solución que en la serie *A20* y *60+10*, experimentaron dos flujos diferentes (bajo al principio, alto al final) *dentro* de la quinta visita.

2.2.Análisis estadístico

Analizamos los datos por medio de ANOVA de un factor, prueba de Heterogeneidad, ANCOVA y prueba de comparación múltiple de pendientes (Zar 1996).

3. Resultados

En la fuente de alimento el tiempo de permanencia durante la quinta visita estuvo relacionado con las condiciones presentadas por el alimentador en esa visita (ANOVA de un factor: $F_{4,88}$=355.95, P<0.0005, Fig. 1A). Mientras que en la serie Base decreció significativamente al aumentar el flujo ofrecido (Newman-Keuls: P<0.0005, Fig. 1A, círculos negros), en las series *60+10* y *10+60* no mostró diferencias entre sí o con la serie *A20* tal como se esperaba dado los flujos de solución que se presentaron en ambas series (Newman-Keuls comparaciones *a posteriori*: NS, Fig. 1A, series *60+10* y *10+60*: círculos blancos, serie *A20*: círculo negro).

En cuanto a la carga de buche, todas la recolectoras alcanzaron similares cargas de buche al final de la quinta visita (Fig.1B). De esta manera, los resultados son similares a los obtenidos por Núñez (1966) y aquellos del capítulo 2, es decir que los animales permanecen el tiempo suficiente para llenar el buche cuando se les ofrece flujos de entre 10 y 60 µl/min.

En la arena experimental, la respuesta trofaláctica presentó valores similares en todos los casos excepto en la serie *10+60*, donde aumentó significativamente (Prueba de Heterogeneidad: P<0.05, Tabla 2). El tiempo de trofalaxia y el Volumen intercambiado de solución no mostraron diferencias significativas entre los distintos experimentos (ANOVA de un factor: NS, Tabla 2).

La tasa de transferencia obtenida luego de la quinta visita estuvo relacionada con las condiciones encontradas en esa última visita a la fuente. Como se esperaba a partir de los resultados obtenidos en el capítulo 2, en la serie Base la tasa de transferencia se incrementó significativamente con el flujo más alto ofrecido (ANCOVA: $F_{2,24}$=3.82, P<0.05, Fig. 2, círculos negros). En la serie *60+10* la tasa de transferencia disminuyó significativamente comparada con la serie *A20*, en la que las forrajeras experimentaron 20 µl/min en las cinco visitas (Prueba de comparación múltiple de pendientes: $q_{30,4}$= 4.04, P<0.01, Fig. 2, serie *60+10*: círculo blanco, serie *A20*: símbolo negro), aún cuando ambos grupos permanecieron tiempos similares en el alimentador. La tasa obtenida en esta serie fue significativamente distinta incluso de *A10* (Prueba de comparación múltiple de pendientes: $q_{30,4}$= 2.37, P<0.05, Fig. 2, serie *60+10*: círculo blanco, serie *A10*: símbolo negro), aún cuando durante la mayor parte de la quinta visita las forrajeras de *60+10*

libaron 10 µl/min al igual que en *A10*. En la serie *10+60* la tasa de transferencia difirió estadísticamente tanto de la serie *A60* como de la *60+10* (Prueba de comparación múltiple de pendientes: $q_{48,5}$=2.27, P<0.05, $q_{48,5}$=2.48, P<0.05), pero no de la serie *A20* (Prueba de comparación múltiple de pendientes: $q_{48,5}$= 0.25, NS).

4. Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que cuando el tiempo de visita a la fuente de alimento permanece constante las abejas dadoras responden (medido a través de la tasa de transferencia) a los cambios en el flujo de solución introducidos *dentro* de una misma visita de recolección: Esto indica en primer lugar, que los animales son capaces de percibir el cambio de flujo introducido. Sin embargo, la respuesta comportamental difiere dependiendo de la dirección del cambio introducido, i.e. si se les presenta un aumento o una disminución del flujo.

Los animales a los que se les presentó una disminución del 600% en el flujo de solución durante la quinta visita respondieron bajando la tasa de transferencia durante el subsiguiente contacto trofaláctico (serie *60+10*). La tasa de transferencia obtenida fue significativamente menor que la alcanzada en la serie A20, aún cuando ambos grupos permanecieron la misma cantidad de tiempo en la fuente de alimento (aproximadamente 3 minutos). El valor de la velocidad de descarga es también menor al correspondiente a un flujo de 10 µl/min, a pesar de que en la mayor parte de la visita (83%) el flujo presentado a la forrajera fue precisamente de 10 µl/min. Parecería ser que la disminución de 60 a 10 µl/min durante esta visita resulta en un contraste sucesivo negativo en la forrajera, que luego se vería reflejado en una disminución del valor de tasa de transferencia durante el subsecuente contacto trofaláctico.

Por otro lado cuando a las forrajeras se les presentó un *aumento* del 600% en el flujo de la quinta visita (serie *10+60*), la tasa de transferencia no difirió de la obtenida en la serie A20, la cual tenía un tiempo de permanencia en la fuente similar. De esta manera, las forrajeras parecen no haber percibido el aumento de flujo entregado al final de la visita. Los resultados de estas dos series sugieren que los decrementos en productividad de la fuente son perceptualmente más importantes que los incrementos. Raveret-Richter y Waddington (1993), utilizando el comportamiento de danza de forrajeras en la colmena como un indicador de la productividad de la fuente explotada, encontraron que la

percepción de productividad de las forrajeras no estaba exclusivamente basado en la productividad absoluta de la fuente visitada, sino que estaba modulada por la reciente experiencia de forrajeo de la recolectora durante las visitas previas a la considerada. Así, para un valor de productividad determinado (en términos de concentración de sacarosa) en la fuente de alimento, se observaban danzas más "vivaces" cuando las forrajeras habían explotado previamente flujos más bajos en la fuente de alimento que cuando habían encontrado concentraciones más altas. Sus resultados también mostraban que los decrementos en productividad (descenso en la concentración de sacarosa) eran perceptualmente más importantes que los incrementos (aumento en la concentración de sacarosa). Los resultados del presente capítulo, utilizando a la tasa de transferencia trofaláctica como indicador de la percepción de la productividad de la fuente por parte de las forrajeras, también parecen apoyar esta diferencia perceptual aún para cambios de productividad presentados *dentro de la misma visita.*

Bajo nuestro diseño experimental el nivel de productividad está definido principalmente por la cantidad de energía entregada por la fuente por unidad de tiempo en forma de sacarosa. Resultados previos sugieren que las abejas son capaces de evaluar la cantidad de sacarosa entregada por la fuente por unidad de tiempo. Núñez (1966) por ejemplo, describió que las cargas de buche de las abejas recolectoras eran influidas tanto por el flujo como por la concentración de sacarosa de la solución empleada. Para un mismo flujo las abejas alcanzaban mayores cargas cuando se incrementaba la concentración. Sin embargo, cuando las condiciones en la fuente eran descriptas en términos de flujo de sacarosa, la carga de buche ajustaba a una sola curva, independientemente del flujo de solución o concentración utilizada, por lo que este parámetro parecería controlar el tiempo que las forrajeras invierten en la fuente (Varjú y Núñez 1991). De manera similar, Greggers et al. (1993), trabajando con un arreglo de cuatro alimentadores simultáneos, encontraron que la frecuencia relativa de elección de un alimentador en particular dependía tanto de la concentración de sacarosa como del flujo de la solución entregada. Alimentadores con mayores flujos o concentraciones de sacarosa tenían mayores probabilidades de ser visitados. Sin embargo las probabilidades eran similares cuando presentaban el mismo *flujo de sacarosa*, independientemente de la concentración o flujo de la solución entregada o el tiempo empleado en la fuente. Estos resultados sugieren la posible existencia de un sistema capaz de medir la cantidad de sacarosa que atraviesa el sistema de ingestión durante un lapso de tiempo determinado.

La tasa de transferencia durante los encuentros trofalácticos está muy relacionada con las condiciones encontradas previamente en la fuente de alimento por la abeja dadora de solución (Farina y Núñez 1991, 1993, 1995, Tezze y Farina 1999; Wainselboim y Farina 2000, capítulos 2 y 3 del presente trabajo). En este contexto la tasa de transferencia parece ser un sensible indicador de la respuesta de la abeja a la experiencia de forrajeo previa, la que a su vez es altamente dependiente de la productividad de la fuente de alimento. Los resultados de este capítulo parecen apoyar la posibilidad de que el animal recolector evalúe directamente el flujo de solución y/o sacarosa para modular posteriormente la tasa de transferencia, sin embargo, aunque los resultados de este capítulo no parecen apoyar la posibilidad de que las forrajeras midan el tiempo de permanencia en la fuente, esta posibilidad no puede descartarse bajo las condiciones de explotación de fuentes naturales. Las flores producen néctar a flujos mucho más bajos que los empleados en este trabajo, y por lo tanto los tiempos de permanencia en las inflorescencias son mucho mayores a los aquí registrados. Istomina-Tsvetkova (1960) describió que el tiempo promedio que una forrajera permanecía en una inflorescencia era de 52 minutos. Es de suponer que bajo esas condiciones el tiempo de vista a la fuente cobre una mayor relevancia para la forrajera a la hora de evaluar la productividad de la fuente explotada. El siguiente capítulo evalúa la relevancia del tiempo de visita a la fuente independientemente del flujo ofrecido.

Tabla 1. Condiciones en el alimentador para la Serie Base y las series *60+10* y *10+60*. Todos los tiempos de ingestión estaban bajo el control de las forrajeras excepto aquellos marcados con un asterisco (primera parte de la quinta visita en las series *60+10* y *10+60*), las cuales se encontraban bajo control experimental.

	1ª a 4ª visita		**5ª visita**		
Serie	**Flujo de solución**	**Tiempo de visita (estimado)**	**Primera parte**	**Segunda parte**	**Tiempo de visita (estimado)**
A10	10 µl/min	6 min	10 µl/min	10 µl/min	6 min
A20	20 µl/min	3 min	20 µl/min	20 µl/min	3 min
A60	60 µl/min	1 min	60 µl/min	60 µl/min	1 min
60+10	20 µl/min	3 min	60 µl/min *(30 s)	10 µl/min (ca. 2.5 min)	3 min
10+60	20 µl/min	3 min	10 µl/min *(2.5 min)	60 µl/min (ca. 30 s)	3 min

Tabla 2. Respuesta trofaláctica; Tiempo de trofalaxia y Volumen intercambiado de solución para las distintas series estudiadas. Todos los valores excepto Respuesta trofaláctica están expresados como media ± ES.

Serie	[a]Respuesta trofaláctica (%)	[b]Tiempo de trofalaxia (s)	[c]Volumen intercambiado (µl)
A10 **(*N*=25)**	64	16.4±1.98	18.1±2.72
A20 **(*N*=14)**	64.3	18.3±4.27	18.6±5.46
A60 **(*N*=15)**	53.3	14.1±3.31	16.5±5.49
60+10 **(*N*=16)**	56.3	15.2±1.50	17.7±1.92
10+60 **(*N*=24)**	91.6	18.8±3.89	22.5±2.90

N = número de réplicas.

[a] Prueba de Heterogeneidad: G_4=9.79, P<0.05.

[b] ANOVA de un factor: $F_{4,58}$=0.469, NS.

[c] ANOVA de un factor: $F_{4,58}$=0.359, NS.

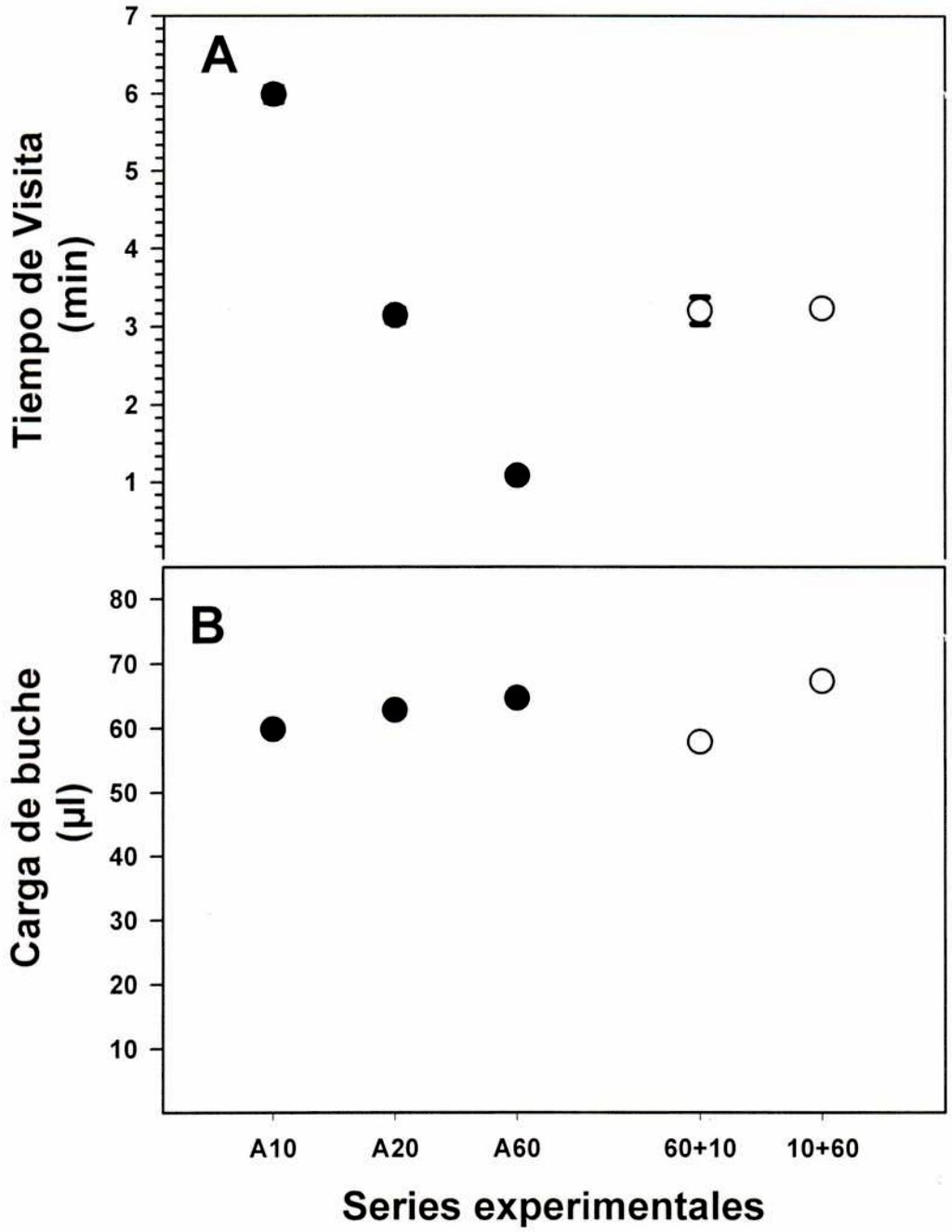

Figura 1. A) Tiempo de visita (media ±ES) para las distintas series experimentales. Número de abejas utilizadas al igual que en la Tabla 2. **B**) Carga de buche media para las abejas de (A).

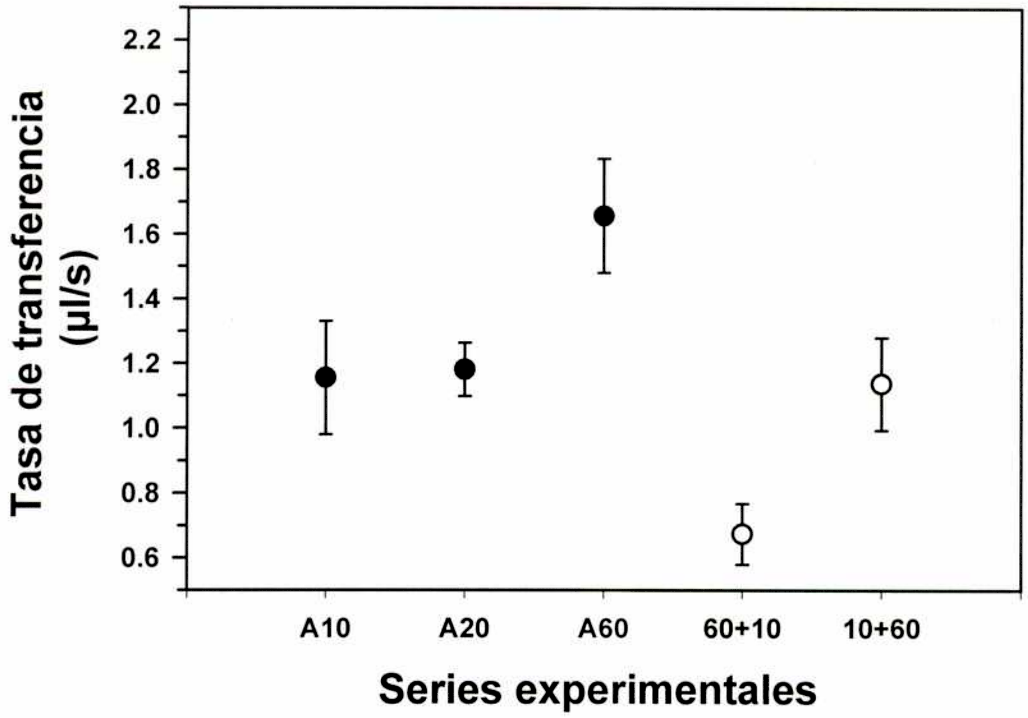

Figura 2. Tasa de transferencia trofaláctica para las distintas series estudiadas. Las ecuaciones de regresión fueron: Y=-1.774+1.156X, r^2=0.72, P<0.0005, N=14 (*A10*); Y=-4.37+1.181X, r^2=0.92, P<0.0005, N=8 (*A20*); Y=-6.87+1.657X, r^2=0.93, P<0.0005, N=8 (*A60*); Y=10.46+0.674X, r^2=0.86, P<0.0005, N=8 (*60+10*); Y=0.45+1.137X, r^2=0.71, P<0.0005, N=20 (*10+60*).

CAPÍTULO 4
LA MEDICIÓN DE TIEMPO DURANTE LA VISITA DE FORRAJEO

1. Introducción

Los resultados del capítulo anterior muestran que las abejas son capaces de percibir los cambios de flujo presentados mientras se encuentran libando la solución azucarada. Este cambio de condiciones en la fuente se ve luego reflejada en la tasa de transferencia obtenida en la arena experimental, de manera tal que pareciera que la modulación de esta variable es independiente del tiempo empleado por la forrajera en la fuente de alimento. Sin embargo estos resultados se obtuvieron bajo condiciones en las cuales el flujo de solución, aunque pudiera cambiar a lo largo de la visita, no se veía interrumpido en ningún momento. Este no suele ser el caso encontrado en las fuentes naturales, ya que durante un viaje de recolección a una inflorescencia los períodos de libado de solución en cada flor se ven interrumpidos por períodos de no libado durante los cuales la forrajera explora el parche floral hasta encontrar solución en una nueva flor. De esta manera, existe un tiempo total acumulado durante toda la permanencia en la inflorescencia durante el cual el animal gastó energía sin obtener ninguna recompensa simultánea por parte de la fuente visitada. Este tiempo "muerto" es plausible de influir sobre la evaluación hecha por la forrajera de la productividad de esa fuente. Con esta idea en mente, se diseñaron una serie de experimentos en los cuales se mantuvieron constantes tanto el flujo de solución entregado por el alimentador como el tiempo de permanencia total en el mismo, mientras se introdujeron pausas en la entrega de solución por parte de la fuente. Estas pausas fueron introducidas en diferentes momentos de la visita con el objetivo adicional de estudiar la posible existencia de momentos más sensibles para el animal dentro del período de recolección en su evaluación de la productividad.

2. Materiales y métodos

Los experimentos se llevaron a cabo durante Agosto y Septiembre de 1999 en el campo experimental de la Universidad de Würzburg, Alemania. El procedimiento general empleado para el adiestramiento de los animales a la fuente de alimento, así como para la toma de datos de trofalaxia pueden verse en el capítulo 2 con mayor detalle.

2.1. Series Experimentales

2.1.1 Serie Base (*A20, A60*)

Al igual que en el capítulo anterior, los animales fueron entrenados durante cinco visitas consecutivas a un flujo de 20 o de 60 µl/min (Tabla 1).

2.1.2. Series *Demora*, *Interrupción* y *Retención*

Con el objetivo de separar metodológicamente el tiempo de visita a la fuente del flujo de solución ofrecido, se diseñaron tres series experimentales distintas (*Demora, Interrupción* y *Retención*, Tabla 1, últimas tres filas). En todas ellas, los animales fueron adiestrados durante cuatro visitas consecutivas a un flujo de 20 µl/min, mientras que en la quinta visita se les presentó un flujo de 60 µl/min. Para mantener un tiempo de visita que fuera equivalente al de 20 µl/min (aproximadamente 3 minutos), se introdujo en la última visita un período de 2 minutos durante los cuales el alimentador no ofrecía solución de sacarosa. Esta pausa fue introducida ya fuera antes que la abeja comenzara la ingestión de solución (*Demora*), durante la ingestión (*Interrupción*), o una vez finalizada la misma cuando la forrajera intentaba volver a la colmena (*Retención*). De esta manera, mientras que el tiempo de visita a la fuente permaneció constante, el tiempo en que el animal *ingirió* solución durante la última visita fue siempre de alrededor de 1 minuto, dado que se presentó un flujo de 60 µl/min. La introducción de la pausa en diferentes momentos de la visita fue ideada con el objetivo de analizar si esto ejerce un efecto diferencial en la evaluación de la productividad de la fuente hecha por el animal durante la visita.

2.2. Análisis Estadístico

El análisis estadístico de los datos se dividió en tres partes distintas, de acuerdo a la forma en que se idearon las comparaciones entre series experimentales.

2.2.1. Efecto de la productividad de la fuente

Las series *A20* y *A60* fueron comparadas entre sí mediante prueba de *t*, con respecto al Tiempo de visita a la fuente, el Tiempo de trofalaxia, y el Volumen intercambiado de solución en la arena. Mientras que se utilizó una prueba de comparación de pendientes para las regresiones de Tasa de transferencia (Zar 1996).

2.2.2. Efecto del tiempo de visita y el momento de la Pausa

Con el objetivo de comparar el efecto del Tiempo de visita y la introducción de las pausas, las series Demora, Interrupción y Retención fueron comparadas con la serie *A20* por medio de una prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones Dunn en el caso de Tiempo de visita, y por medio de ANOVA de un factor en el caso de tiempo de trofalaxia y Volumen intercambiado. Las tasas de transferencia se compararon mediante una prueba de comparación múltiple de pendientes de Dunnet, ya que se consideró a la serie *A20* como control de las restantes tres.

El razonamiento hecho en la planificación de las comparaciones fue que las cuatro series tenían el mismo Tiempo de visita a la fuente (ca. 3 min), pero mientras que en *A20* el flujo ofrecido era de 20 µl/min, las restantes tres ofrecían 60 µl/min. Si el tiempo total invertido en la fuente influenciara el comportamiento trofaláctico de manera independiente del flujo real ofrecido, todas las series comparadas deberían mostrar resultados similares.

2.2.3. Efecto del flujo real de solución ofrecido

Si el comportamiento trofaláctico se viera influenciado preferentemente por el flujo de solución real ofrecido por la fuente, de manera independiente del tiempo invertido en la visita, las series *Demora*, *Interrupción* y *Retención* deberían mostrar resultados similares a los encontrados en la serie A60, ya que en las cuatro series se presentaría el mismo flujo de 60 µl/min, aunque el Tiempo de visita en esta última (ca. 1 min) sería menor a la de las otras tres (ca. 3 min). Por lo tanto, se tomó a *A60* como control de las otras tres, y el análisis estadístico empleado fue idéntico al del punto anterior.

3. Resultados

3.1. Efecto de la productividad de la fuente

Como era de esperar de acuerdo a resultados anteriores, el Tiempo de visita a la fuente dependió del flujo de solución presentado cuando no se incluyeron pausas en la visita (transformación logarítmica, t_{27}=26.66, P<0.00001, Fig. 1A, círculos negros), cargando los animales en ambos casos el buche a repleción (Fig. 1A, círculos negros).

En cuanto al comportamiento registrado en la arena experimental, no se encontraron diferencias en el nivel de Respuesta trofaláctica (prueba de Heterogeneidad, NS, Tabla 2), el Tiempo de trofalaxia (prueba de *t*, Ns, Tabla 2) o el volumen intercambiado de solución (prueba de *t*, Ns, Tabla 2) entre los dos tratamientos. El análisis de la Tasa de transferencia mostró sí un aumento significativo en la serie *A60* comparada con *A20* (prueba de comparación de pendientes, t_{12}=2.59, P<0.05, Fig. 2, círculos negros).

3.2. Efecto del tiempo de visita y el momento de la Pausa

El Tiempo de visita en las series *Demora*, *Interrupción* y *Retención* no difirió estadísticamente del valor obtenido en *A20* (H= 0.475, N= 60, P=0.924, NS, Kruskal-Wallis, Fig 1A). Mostrando todas las series cargas de buche a repleción (Fig. 1B). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el Tiempo de trofalaxia o el Volumen intercambiado en la arena experimental (ANOVA de un factor, Tabla 2).

Por el contrario, al analizar la tasa de transferencia, se encontró un aumento significativo en la serie *Demora* con respecto a la *A20* (Prueba de comparación múltiple de pendientes de Dunnet: $q_{36,4}$=3.78, P<0.01, Fig. 2). Este incremento no se encontró en las series *Interrupción* o *Retención* ($q_{36,4}$=0.62, NS; $q_{36,4}$=0.02, NS, respectivamente).

3.3. Efecto del flujo real de solución ofrecido

Cuando las tres series experimentales con pausas se compararon con *A60*, se encontraron diferencias significativas en el Tiempo de visita a la fuente (Kruskal-Wallis: H= 34.90, N= 61, P<0.0001, Fig 1A). Los contrastes múltiples de Dunn revelaron que las tres series eran estadísticamente distintas de *A60* (*Demora*: Q=15.51, P<0.001; *Interrupción*: Q=11.42, P<0.001; *Retención*: Q=11.24, P<0.001), aunque en los cuatro casos se alcanzaron Cargas de buche similares (Fig. 1B).

En cuanto al comportamiento trofaláctico en la arena experimental, no se encontraron diferencias en el nivel de Respuesta trofaláctica (Prueba de Heterogeneidad: NS, tabla 2). Al ocurrir trofalaxia, no aparecieron diferencias en el Tiempo de trofalaxia (ANOVA de un factor: NS, Tabla 2) o el Volumen intercambiado de solución (ANOVA de un factor: NS, Tabla 2).

Por su parte tampoco la Tasa de transferencia de la serie *Demora* mostró diferencias con respecto al resultado de *A60* (comparación múltiple de pendientes de Dunnett: $q_{36,4}$=0.72, NS, Fig. 2). Por el contrario, la serie *Interrupción* y *Retención* sí lo hicieron ($q_{36,4}$=2.21, P<0.05 y $q_{36,4}$=2.36, P<0.05, respectivamente).

4. Discusión

4.1. Evaluación de la productividad de la fuente: ¿Cuándo comienza?

Los resultados del presente capítulo parecen mostrar que el tiempo de permanencia en la fuente de alimento sí afecta la evaluación de la productividad hecha por la forrajera. Sin embargo este resultado se observa únicamente una vez comenzado el proceso de ingestión de solución. De esta manera, si el proceso de ingestión es interrumpido o el animal es retenido en la fuente una vez finalizada la ingestión de solución, el tiempo de pausa modifica la velocidad de transferencia obtenida en el subsecuente contacto trofaláctico. Este no es el caso cuando las forrajeras deben esperar en la fuente de alimento a que comience la entrega de solución por parte del alimentador sin haber ingerido previamente. Este resultado concuerda con el modelo propuesto por Varjú y Núñez (1991) que describe la relación entre el flujo de solución en la fuente de alimento y la carga de buche de la forrajera al final de la visita de recolección. En este modelo el animal integra el flujo medio de la fuente durante un cierto período de tiempo que nos sería menor a 60 s, y la carga de buche final queda determinada en el animal basándose en este parámetro. Este valor de referencia de carga es comparado constantemente con el valor de carga efectivamente alcanzada a cada momento. El animal se quedaría en la fuente mientras la carga de buche sea menor al valor de referencia. Este hipotético sistema se basa en la evaluación llevada a cabo por la forrajera de la productividad media de la fuente, y se activaría sólo cuando la abeja comienza a ingerir la solución, pero no antes. Nuestros resultados también parecerían indicar que las forrajeras evalúan la productividad de la fuente sólo después de haber iniciado la ingestión de la solución ofrecida.

4.2. Evaluación de la productividad de la fuente: ¿Qué es en realidad evaluado?

Nuestros resultados son compatibles con la idea que las forrajeras evalúan la productividad de la fuente sólo luego de iniciada la ingestión de solución. Pero de hecho, ¿en qué se basa la evaluación? Los valores de tasa de transferencia similares hallados en los grupos A20, Interrupción y Retención, parecerían indicar que la evaluación misma

parece involucrar la estimación de un flujo promedio a lo largo del tiempo de permanencia en la fuente, probablemente mediante la integración de la cantidad de solución recolectada a lo largo de período de tiempo considerado. Datos de Fülop y Menzel (2000) parecen apoyar esta idea, ya que los autores encontraron que cuando a las abejas se le presenta un arreglo de cuatro alimentadores que varían en el tiempo de entrega de solución, las forrajeras distribuyen sus visitas de acuerdo a la recompensa media de cada uno de ellos.

Bajo condiciones naturales las abejas recolectan néctar de nectarios florales en donde encuentran un cierto volumen de solución acumulada que es rápidamente ingerido. La forrajera abandona entonces la flor para libar en una nueva flor del parche repitiendo de esta manera el proceso hasta el final de la visita de forrajeo. Bajo estas condiciones, el parámetro de productividad más relevante para el animal es el volumen de solución que ha recolectado en todo el parche en determinado intervalo de tiempo, i.e. un "flujo" de solución promedio. Para poder calcular este parámetro, el animal debe medir tanto el volumen de solución acumulado, como el tiempo de permanencia en la fuente. El primer parámetro podría en principio ser monitoreado por medio de los receptores de estiramiento que se encuentran en las paredes abdominales (Rau 1970). Por su parte, la habilidad de las abejas para medir intervalos de tiempo ha sido ya propuesta dentro del contexto de la descarga de alimento en la colmena (Seeley 1986, 1989; Seeley et al. 1991; Seeley and Tovey 1994; Farina 2000). Las forrajeras que vuelven de un viaje de recolección parecen evaluar el estado nutricional de la colmena midiendo la duración de las descargas de alimento. Dado que este parámetro se correlaciona positivamente con la probabilidad de danza, parece modificar los umbrales de danza (Lindauer 1948; Farina 2000). Por su parte, Seeley y colaboradores (Seeley 1986, 1989; Seeley et al. 1991; Seeley and Tovey 1994) han observado que las forrajeras son capaces de evaluar el estado nutricional de la colmena midiendo el tiempo necesario para hallar a una abeja que les descargue el alimento. Aún más, Esch y Burns (1996) propusieron una hipótesis de "flujo óptico" para explicar cómo miden las abejas las distancias de vuelo a una fuente de alimento. En el marco de esta hipótesis, para poder estimar la distancia volada, las abejas miden la velocidad de vuelo por medio del flujo óptico, es decir la velocidad del pasaje de las imágenes sobre la retina, y adicionalmente miden el *tiempo* de vuelo: la multiplicación de una variable por la otra daría por resultado la distancia volada.

Por su parte, trabajos previos han sugerido que las forrajeras son capaces de sensar directamente el *flujo de azúcar* de una fuente, i.e. la tasa a la cual entrega azúcar, independientemente del contenido acuoso de la solución ingerida. Núñez (1966) halló que las cargas de buche de las forrajeras se veían influenciadas no sólo por el flujo de solución de la fuente, sino también por la concentración de la solución ofrecida. Sin embargo, cuando el alimento era descripto en términos de flujo de azúcar, los valores de carga de buche ajustaban a una función única (Varjú y Núñez 1991). A su vez, Greggers et al. (1993), trabajando con cuatro alimentadores simultáneos hallaron que la frecuencia relativa de elección de un alimentador en particular dependía tanto del flujo de solución como de la concentración de la solución ofrecida. Los alimentadores eran visitados con mayor frecuencia al tener mayores flujos de solución o concentraciones de azúcar. Sin embargo las probabilidades eran similares cuando los alimentadores presentaban el mismo flujo de azúcar, independientemente del flujo de solución o concentración empleada. Cogorno et al. (1998) han observado también que el número de contoneos llevados a cabo por las forrajeras luego de retornar de un alimentador artificial se ajusta mediante una función de tipo sigmoidea al flujo de azúcar de la fuente visitada. Esta serie de trabajos parecen indicar que las recolectoras de alimento miden el rendimiento energético de la fuente. Desde un punto de vista ecológico, esta estrategia es la más sensata, dado que el propósito de la actividad de forrajeo es recolectar energía para la supervivencia de la colmena de la manera más eficiente posible.

4.3. Otras posibles explicaciones de los resultados

Las abejas forrajeras desarrollan una expectativa sobre el valor de la recompensa que se hallará en un alimentador luego de sucesivas visitas a la misma (Greggers y Menzel 1993). Esta expectativa se almacena en forma de una memoria de largo término, denominada también en este caso "memoria específica del alimentador". El comportamiento de forrajeo luego de la última visita a un alimentador depende de la diferencia entre la recompensa esperada y la efectivamente encontrada en la última visita. En las series *Interrupción y Retención*, las forrajeras encontraron en la quinta visita a la fuente una recompensa que aumentó en términos de flujo absoluto de la fuente, tres veces. Podría haberse esperado, por lo tanto, que esta diferencia entre la memoria específica sobre la recompensa del alimentador y la recompensa efectivamente encontrada en la última visita, hubiera dado como consecuencia un valor de tasa de transferencia más alto durante la subsecuente trofalaxia, de manera similar a lo observado

en la serie *Demora*. Sin embargo los resultados obtenidos no mostraron esto. La tasa de transferencia presentó valores similares a los de la serie *A20*. Esto podría ser una consecuencia de la estimación por parte de la forrajera de una productividad promedio a lo largo de toda la visita, incluidos los tiempos de interrupción o retención, o podría también ser una consecuencia de un descenso motivacional en las forrajeras como producto de la aparición de una perturbación inesperada durante el proceso de ingestión. Ambas posibilidades son similares en que el comportamiento medido (tasa de transferencia) es el resultado del estado motivacional (interno) del animal generado por su experiencia de forrajeo hasta ese momento. Sin embargo, los posibles mecanismos internos por los cuales este nivel motivacional es generado son bastante distintos. En el primer caso, el proceso involucra estimar un flujo promedio a lo largo de la visita, probablemente integrando la cantidad de solución acumulada en determinado período de tiempo. En la alternativa, la aparición de un tiempo de interrupción o de retención inesperados genera una perturbación interna que influye negativamente sobre el valor de la recompensa asociada con la fuente, pero sin implicar algún tipo de cálculo de flujo promedio como en el caso anterior. A pesar de que nuestros resultados no permiten distinguir entre ambas posibilidades, es de hacer notar que los valores de tasa de transferencia obtenidos en las series *Interrupción* y *Retención* (1.25±0.06 and 1.18±0.10 μl/min, respectivamente) fueron muy similares a los de la serie *A20* (1.28±0.13 μl/min). Los resultados del capítulo anterior muestran que las abejas a las que se les presentó un descenso inesperado en el flujo de solución dentro de una visita, transfirieron posteriormente la solución a la tasa más baja posible (aproximadamente 0.6 μl/s). Este resultado es coherente con lo que se ha denominado "contraste negativo sucesivo" (Flaherty 1982), en el cual se genera un estado de "frustración" en el animal como consecuencia de hallar una recompensa menor a la esperada, y que ha sido previamente descripto en abejas dentro del contexto recolector (Couvillon y Bitterman 1984). Por lo tanto, si interrumpir o retener al animal generara un estado de "frustración", esperaríamos en principio un resultado similar al del capítulo anterior, vale decir valores de tasa de transferencia muy bajos. Dado que este no es el caso, nos inclinamos a pensar que las forrajeras evalúan un flujo promedio a lo largo de la visita.

Tabla 1. Condiciones en el alimentador para las series *A20*, *A60* y *Demora*, *Interrupción* y *Retención*. Todos los tiempos de ingestión estaban bajo el control de las forrajeras excepto aquél marcado con un asterisco (comienzo de la quinta visita en la serie *Interrupción*), el cual se encontraban bajo control experimental.

Serie	1ª a 4ª visita (sin pausas)		5ª visita			
	Flujo de solución	Tiempo de visita (estimado)	Comienzo	Mitad	Final	Tiempo de visita (estimado)
A20	20 µl/min	3 min	20 µl/min	20 µl/min	20 µl/min	3 min
A60	60 µl/min	1 min	60 µl/min	60 µl/min	60 µl/min	1 min
Demora	20 µl/min	3 min	Pausa (2 min)		60 µl/min (ca. 1 min)	3 min
Interrupción	20 µl/min	3 min	60 µl/min * (30 s)	Pausa (2 min)	60 µl/min (ca. 30 s)	3 min
Retención	20 µl/min	3 min	60 µl/min (ca. 1 min)	Pausa (2 min)		3 min

Tabla 2 Respuesta trofaláctica; Tiempo de trofalaxia y volumen intercambiado para las distintas series analizadas. Se comparó la serie *A20* con la *A60*. Además cada serie Base (*A20* o *A60*) fue comparada contra las series *Demora*, *Interrupción* y *Retención*. Todos los valores excepto Respuesta trofaláctica están expresados como media ± ES. Los superíndices indican las series que fueron comparadas conjuntamente en cada variable registrada.

Serie	Respuesta trofaláctica (%)	Tiempo de trofalaxia (s)	Volumen intercambiado (µl)
A20 **(*N*=14)**	64.3^{ad}	18.3 ± 4.27^{be}	18.6 ± 5.46^{cf}
A60 **(*N*=15)**	53.3^{ag}	14.1 ± 3.31^{bh}	16.5 ± 5.49^{ci}
Demora **(*N*=22)**	77.3^{dg}	17.9 ± 1.87^{ch}	23.6 ± 3.40^{fi}
Interrupción **(*N*=11)**	90.9^{dg}	17.2 ± 2.43^{ch}	20.9 ± 3.04^{fi}
Retención **(*N*=13)**	69.2^{dg}	20.5 ± 2.94^{ch}	25.3 ± 3.46^{fi}

N = número de réplicas

[a] Prueba de Heterogeneidad: G_2=0.36, NS

[b] Prueba de t: t_{15}=0.76, NS

[c] Prueba de t: t_{15}=0.79, NS

[d] Prueba de Heterogeneidad: G_3=2.89, NS

[e] ANOVA de un factor: $F_{3,41}$=0.244, NS

[f] ANOVA de un factor: $F_{3,41}$=0.495, NS

[g] Prueba de Heterogeneidad: G_3=5.13, NS

[h] ANOVA de un factor: $F_{3,40}$=0.874, NS

[i] ANOVA de un factor: $F_{3,40}$=0.805, NS

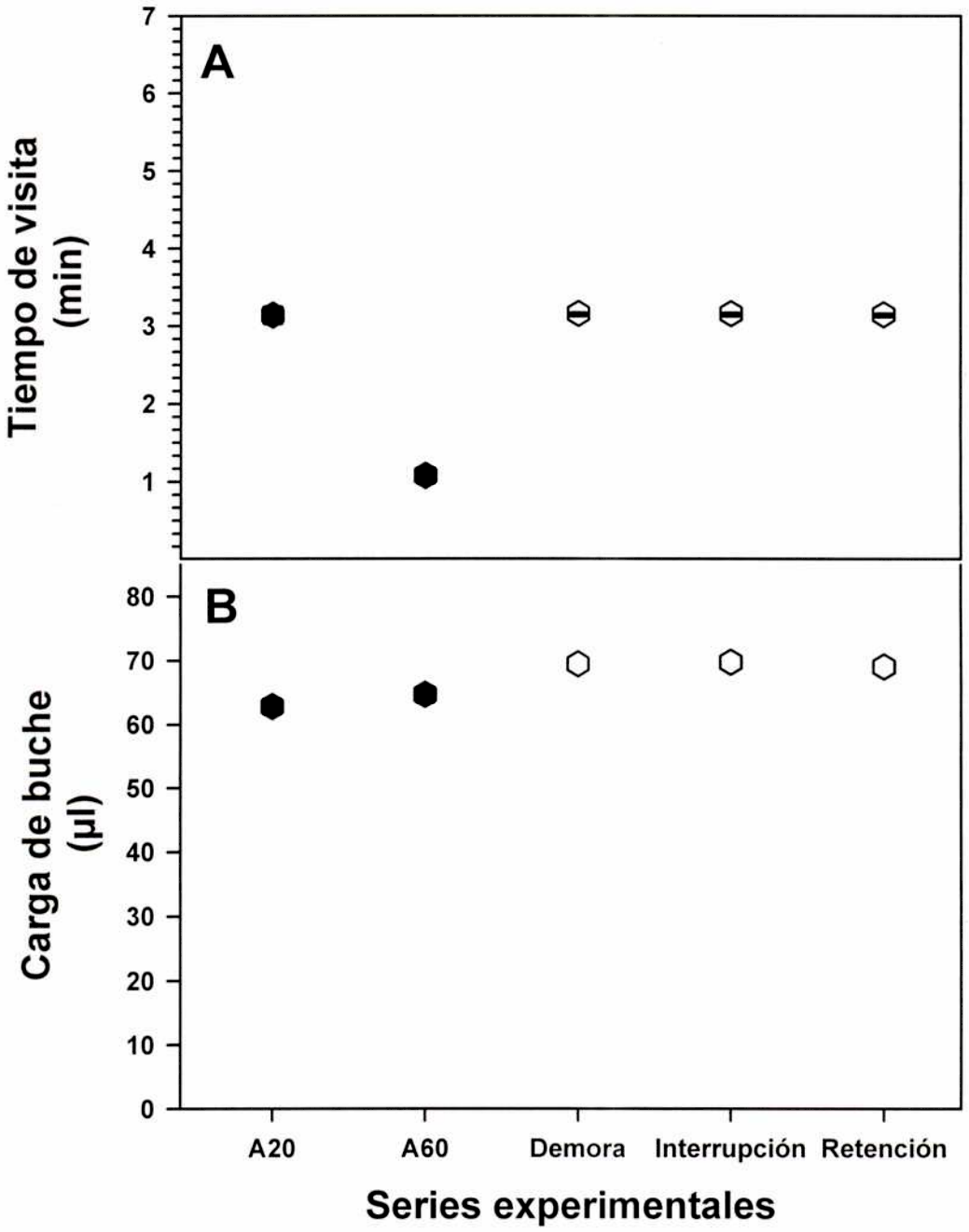

Figura 1. A) Tiempo de visita (media ±ES) para las distintas series experimentales. Número de abejas utilizadas al igual que en la Tabla 2. **B**) Carga de buche media para las abejas de (A).

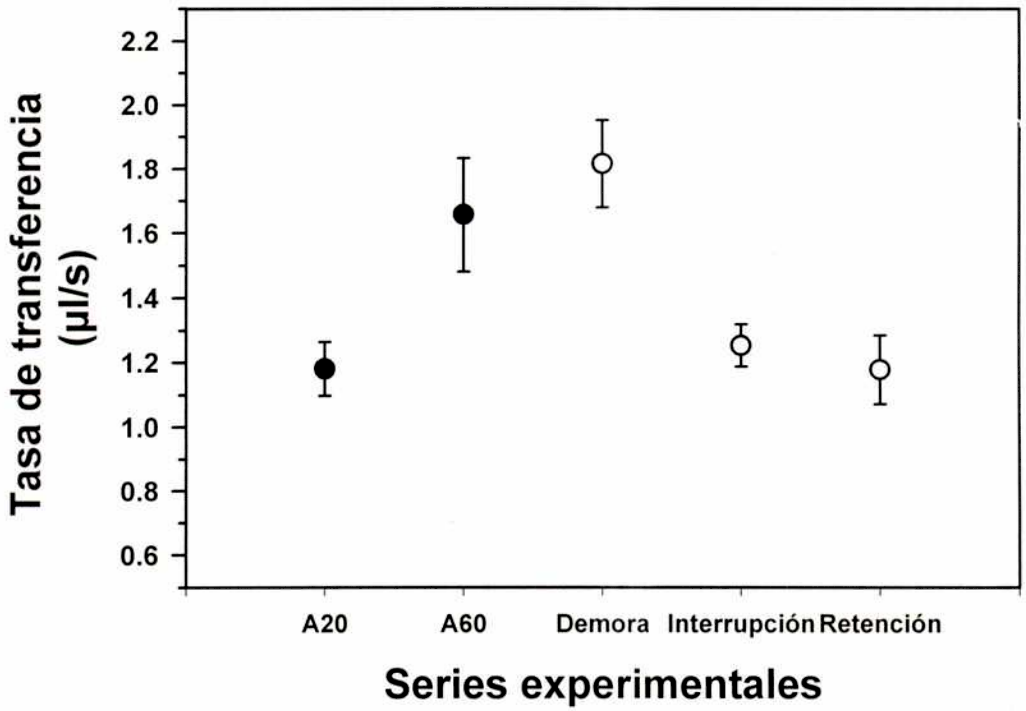

Figura 2. Tasa de transferencia trofaláctica para las distintas series estudiadas. Las ecuaciones de regresión fueron: Y=-4.37+1.181X, r^2=0.92, P<0.0005, N=8 (*A20*); Y=-6.87+1.657X, r^2=0.93, P<0.0005, N=8 (*A60*); Y=-19.21+1.816X, r^2=0.91, P<0.0005, N=17 (*Demora*); Y=-0.64+1.254X, r^2=0.98, P<0.0005, N=10 (*Interrupción*); Y=-4.52+1.179X, r^2=0.94, P<0.0005, N=9 (*Retención*).

CAPÍTULO 5
LA EXPERIENCIA DE FORRAJEO PREVIA COMO MODULADOR DE LA EVALUACIÓN DE PRODUCTIVIDAD

1. Introducción

Los experimentos de los capítulos anteriores muestran que la tasa de transferencia durante la trofalaxia es modulada en función de parámetros propios de la fuente de alimento, independientemente de la carga de buche que alcance el animal recolector. Por otra parte, al estudiar cuáles son los parámetros de la fuente que mide el animal para evaluar la productividad de la fuente de alimento, se ve que tanto el flujo como el tiempo total de permanencia en la fuente son evaluados para integrar lo que parece ser una productividad a lo largo de toda la visita. Esta productividad parece estar dada por el "flujo promedio" de la visita, calculado simplemente como el producto de dividir el volumen de solución cargado por el tiempo de permanencia en la fuente. Sin embargo, diversos estudios han mostrado que la evaluación de la productividad de una fuente es modificable por la experiencia de forrajeo previa del animal recolector. Por ejemplo, Raveret-Richter y Waddington (1993), observaron que las forrajeras desplegaban danzas más "vivaces" al volver de una fuente de una productividad determinada cuando las forrajeras habían explotado previamente concentraciones más bajas en la fuente de alimento que cuando habían encontrado concentraciones más altas. Por lo tanto la percepción de productividad de la fuente por parte de las forrajeras no estaba exclusivamente basado en la productividad *absoluta* de la fuente visitada, sino que estaba modulada por la reciente experiencia de forrajeo de la recolectora durante las visitas previas a la considerada. Es lícito preguntarse, entonces, si esta influencia de la experiencia de forrajeo previa del animal influye también la modulación de la tasa de transferencia durante los contactos trofalácticos. Con el objetivo de analizar este punto es que se diseñaron los siguientes experimentos.

2. Materiales y métodos

Los experimentos se llevaron a cabo durante los meses de Febrero a Abril de 2000 en el Campo Experimental de Ciudad Universitaria (34° 32' Sur, 58° 26' Oeste). El procedimiento general de adiestramiento de las abejas al alimentador puede seguirse en el capítulo 2.

2.1. Series Experimentales

2.1.1. Efecto del flujo de solución: condiciones estables (series A5, A15 y A60)

Antes de analizar si la experiencia de forrajeo previa influye la estimación de la productividad de la fuente medida a través de la tasa de transferencia trofaláctica, establecimos primero como serie control, la relación existente entre esta variable y el flujo de solución de la fuente. Los animales fueron entrenados durante cinco visitas consecutivas a un flujo de 5, 15 o 60 µl/min. Estas tres series habrían de servir de controles de las subsiguientes.

2.1.2. Cambios de flujo entre visitas(series 5/15 y 60/15)

En estas dos series se analizó si la tasa de transferencia medida luego de la quinta visita a la fuente estaba basada exclusivamente en la productividad encontrada durante dicha visita, o si se vería modificada por las condiciones de productividad encontradas en las cuatro visitas previas, que representaban la experiencia de forrajeo previa del animal recolector.

2.1.2.1. Serie *5/15*

Esta serie fue diseñada con la idea de analizar si para una productividad de 15 µl/min los animales que habían experimentado previamente una productividad menor en la fuente transferían la solución a la misma tasa que aquellos que habían experimentado 15 µl/min durante las cinco visitas sucesivas. Por lo tanto las abejas fueron entrenadas durante cuatro visitas sucesivas a un flujo de 5 µl/min mientras que en la quinta visita se les presentó 15 µl/min.

2.1.2.2. Serie *60/15*

En este caso se deseaba analizar si para una productividad de 15 µl/min los animales que habían experimentado previamente un flujo más alto en la fuente transferían la solución a la misma tasa que aquellos que habían encontrado 15 µl/min en las cinco

visitas. Por ello, las abejas fueron entrenadas a un flujo de 60 µl/min durante las primeras cuatro vistas, mientras que en la quinta se les ofreció 15 µl/min.

Estas dos series fueron comparadas contra A15 como control, ya que en esta serie las forrajeras habían encontrado 15 µl/min durante las cinco visitas sucesivas, sin presentárseles ningún cambio.

2.1.3. Efecto del entrenamiento con pausa sobre la evaluación de la productividad: Hipótesis Motivacional e Hipótesis de Productividad

2.1.3.1. Serie *15/60p60*

Con el objetivo de obtener un tratamiento similar al de la serie *Interrupción* del capítulo anterior, las forrajeras fueron entrenadas durante cuatro visitas a 15 µl/min, mientras que en la quinta visita se les ofreció 60 µl/min en los treinta segundos iniciales y luego el alimentador se apagó durante 3 minutos mientras que la abeja permanecía dentro del recinto del alimentador. Luego de estos tres minutos el alimentador se volvía a encender hasta que la forrajera terminara de ingerir solución e intentara volver a la colmena. De esta manera las forrajeras encontraron una interrupción inesperada del flujo en la quinta visita, mientras que permanecieron la misma cantidad de tiempo en las cinco visitas (ca. 4 minutos).

2.1.3.2. Serie *60p60*

Las abejas forrajeras fueron entrenadas durante las cinco visitas sucesivas a las condiciones que en la serie anterior se presentaban sólo en la quinta visita. Es decir a 60 µl/min con una pausa de 3 min en el medio de la visita. De esta manera, para la quinta visita la interrupción en el flujo de solución no era inesperada para las recolectoras, pues había sido presentada en las cuatro vistas previas también.

El razonamiento detrás de estas dos series fue el siguiente: si las forrajeras integran la productividad media de la fuente alo largo de toda la vista, el valor de tasa de transferencia obtenido en los grupos entrenados con o sin la interrupción en el flujo no debería cambiar (hipótesis de productividad). Sin embargo, si las forrajeras sufren un descenso motivacional causado por la aparición inesperada de una pausa en el medio de

la visita de recolección (hipótesis motivacional), era dable esperar que el valor de velocidad de descarga debería ser distinto en ambas series, ya que la interrupción en la quinta visita ya no sería inesperada en la serie *60p60*.

2.2. Análisis estadístico

El análisis estadístico de los datos se dividió en tres partes distintas, de acuerdo a la forma en que se idearon las comparaciones entre series experimentales.

2.2.1. Efecto del flujo de solución: series *A5*, *A15* y *A60*

El Tiempo de visita a la fuente, la duración del contacto trofaláctico y el volumen de solución intercambiado se analizaron mediante Anova de un factor, mientras que la Respuesta trofaláctica se comparó mediante prueba de heterogeneidad. La Tasa de transferencia se comparó mediante prueba de comparación de pendientes (Zar 1996).

2.2.2. Cambios de flujo entre visitas (series *5/15* y *60/15*)

Al igual que en el caso anterior, el Tiempo de visita a la fuente, la duración del contacto trofaláctico y el volumen de solución intercambiado se analizaron mediante Anova de un factor, mientras que la Respuesta trofaláctica se comparó mediante prueba de heterogeneidad, y la Tasa de transferencia se comparó mediante prueba de comparación de pendientes (Zar 1996).

2.2.3. Efecto del entrenamiento con pausa sobre la evaluación de la productividad: Hipótesis Motivacional e Hipótesis de Productividad

El Tiempo de visita a la fuente y la duración del contacto trofaláctico se analizaron mediante prueba de Mann-Whitney, mientras que una prueba de *t* fue utilizada para el volumen de solución intercambiado. En el caso de la respuesta trofaláctica se analizó mediante prueba de heterogeneidad, mientras que las tasas de transferencias se compararon con una prueba de comparación de pendientes (Zar 1996).

3. Resultados

3.1. Condiciones estables: series A5, A15, A60

Al igual que en los experimentos de los capítulos anteriores, el Tiempo de visita a la fuente dependió del flujo presentado en la misma (ANOVA de un factor: $F_{2,62}$=1518.75, P<0.00001, Fig 1A, círculos negros). En cuanto a la Carga de buche, las forrajeras en todas las series excepto A5 llenaron su buche a repleción (Fig. 1B, círculos negros).

La respuesta trofaláctica mostró variaciones entre las tres series experimentales (prueba de Heterogeneidad: P<0.05, Tabla 1), ya que se observó un bajo porcentaje de transferencias en la serie *A5*, y altos porcentajes en las series *A15* y *A60*. Al ocurrir trofalaxia no se observaron diferencias significativas entre los distintos experimentos realizados en lo concerniente al Tiempo de trofalaxia (ANOVA de un factor: NS, Tabla 1) o al Volumen intercambiado (ANOVA de un factor: NS, Tabla 1), aunque sí es posible observar una tendencia a que los valores de estos parámetros aumenten al incrementarse el flujo de solución en la fuente.

Al analizar las tasas de transferencia se encontró un incremento significativo para la serie A60 contra A5 (prueba de comparación de pendientes: t_{16}=1.86, P<0.05, Fig. 2), y una tendencia similar al compararla con A15 (prueba de comparación de pendientes: t_{17}=1.60, P=0.065, Fig. 2). De esta manera, el aumento del flujo ingerido por la forrajera en la fuente, provoca un concomitante incremento en la velocidad de descarga de la solución durante el contacto trofaláctico.

3.2. Cambios de flujo entre visitas (series 5/15 y 60/15)

Dado que en los tres grupos analizados el flujo encontrado en la quinta visita fue de 15 µl/min, no se hallaron diferencias en el Tiempo de permanencia en la fuente (Anova de un factor: $F_{2,46}$=0.52, NS, Fig. 1A, serie A15 y círculos blancos). La carga de buche fue máxima en las tres series (Fig. 1B, serie A15 y círculos blancos).

En cuanto al comportamiento en la arena, no se hallaron diferencias en el nivel de respuesta trofaláctica (prueba de heterogeneidad: NS, Tabla 1), o en los valores del tiempo de contacto y el volumen intercambiado de solución (Anova de un factor: NS, Tabla 1). En lo que respecta a la tasa de transferencia, aunque no se hallaron diferencias estadísticamente significativas, el valor de tasa de transferencia de la serie *5/15* mostró una clara tendencia a aumentar al compararla con el valor obtenido en *A15* (prueba de

comparación de pendientes: t_{16}=1.54, P=0.071, Fig. 2). Esta tendencia no se observó al comparar *60/15* con *A15* (t_{15}=0.51, P=0.308).

3.3. Efecto del entrenamiento con pausa sobre la evaluación de la productividad (series 15/60p60 y 60p60)

Dado que las condiciones presentadas en la quinta visita fueron idénticas en ambas series, no se hallaron diferencias en los tiempos de visita a la fuente (prueba de Mann-Whitney: Z=1.35, N_1=11, N_2=12, Fig. 1A, círculos grises). De igual manera. Las cargas de buche en ambas series fueron equivalentes (Fig. 1B, círculos grises).

En la arena experimental, la respuesta trofaláctica fue similar en ambos grupos (prueba de heterogeneidad: NS, Tabla 1), como lo fueron también el Tiempo de trofalaxia (Prueba de Mann-Whitney: NS, Tabla 1) y el volumen intercambiado (prueba de t: NS, Tabla 1). Tampoco se hallaron diferencias en los valores de tasa de transferencia obtenidos (prueba de comparación de pendientes: t_{13}=0.929, P=0.185).

4. Discusión

4.1. Cambios de flujo entre visitas (series 5/15 y 60/15)

Las abejas de la serie *5/15* transfirieron la solución a una velocidad significativamente más alta que aquellas que experimentaron 15 µl/min durante las cinco visitas, mostrando así un efecto del inesperado incremento de productividad. Vale la pena mencionar que no se encontraron diferencias en las tasas de transferencia de las series *A5* y *A15* entre sí (Fig. 2). Las diferencias surgieron cuando hubo un inesperado incremento del flujo en la quinta visita, mostrando así que la experiencia previa puede efectivamente alterar la respuesta trofaláctica a una productividad determinada.

Por otra parte, la tasa de transferencia de la serie *60/15* fue equivalente a la encontrada en la serie *A15*. Es decir que la velocidad de transferencia pareció depender de la productividad presentada sólo en la quinta visita sin influencia de la experiencia previa a un flujo cuatro veces mayor. Los animales no respondieron con un contraste sucesivo negativo, contrariamente a lo que podría haberse esperado a partir de resultados previos. Tal como fue mencionado en el capítulo 3, Raveret-Richter y Waddington (1993) encontraron que la percepción de una productividad determinada por parte de abejas forrajeras variaba de acuerdo con su experiencia de forrajeo previa. Las danzas de

reclutamiento de estos animales eran más "vivaces" cuando para una concentración de sacarosa determinada habían experimentado concentraciones más bajas previamente. Este resultado es similar a lo ocurrido en la serie *5/15*, al variar la productividad en términos de flujo de solución en lugar de concentración. Sin embargo, los resultados de este grupo también mostraban que los *descensos* de productividad entre dos visitas afectaban en mayor grado el comportamiento de danza que los *incrementos* entre visitas sucesivas. Los resultados del presente capítulo no muestran este efecto mayor de los decrementos entre visitas, de hecho sólo se observó un efecto comportamental cuando se presentó un *aumento* entre visitas. Sin embargo, los resultados del capítulo 3 muestran que las abejas que recibieron un descenso del 600% en el flujo presentado **dentro** de una misma visita disminuyen luego la tasa de transferencia a un valor que se encuentra por debajo del esperado para la condición de productividad media presentada a lo largo de toda la visita. La diferencia de respuestas encontradas entre las dos condiciones expuestas, cambios dentro de una misma visita, o cambios entre visitas sucesivas, puede deberse a diversos factores. Por empezar, las abejas utilizadas en las dos condiciones pertenecen a razas distintas, *Apis mellifera carnica* en el primer caso y *Apis mellifera ligustica* en el segundo. Dado que es bien conocida la influencia de factores genéticos sobre la evaluación que llevan a cabo las forrajeras de la calidad de un recurso (Page et al. 1998; Pankiw y Page 1999, 2000, 2001) no podemos descartar el peso que este factor pueda haber tenido sobre los resultados obtenidos en ambos casos. Por otra parte, más allá de las diferencias de razas utilizadas, es bien conocido cómo el comportamiento de las forrajeras varía en función de las condiciones nutricionales de la colmena (Cartar y Dill 1990; Seeley 1986). Es posible pensar que el peso relativo que tenga para la recolectora de alimento un descenso o un ascenso de productividad en una fuente ya conocida dependerá de diversos factores entre los que probablemente cobren mayor peso los requerimientos nutricionales de la colmena en ese momento junto con la oferta natural de néctar del entorno. Dado que desconocemos los requerimientos nutricionales precisos de cada una de las colmenas que utilizamos en los dos estudios, además de la oferta natural de néctar disponible ambos años en los dos sitios en los que fueron llevados a cabo los experimentos, no nos es posible descartar el hecho de que estos factores hayan podido influir de manera distinta sobre los resultados obtenidos en cada uno de los dos estudios aquí comparados.

4.2. Efecto de la interrupción en el flujo de solución: Hipótesis de productividad y motivacional

En cuanto a la serie *15/60p60* los animales transfirieron la solución a la misma velocidad que los de la serie *A15*, aún cuando se les presentó un flujo cuatro veces mayor con respecto a ésta. Dado que la tasa de transferencia observada podía en principio ser el producto tanto de la integración por parte de las forrajeras de una productividad total a lo largo de toda la visita, incluyendo el tiempo de pausa en el medio, como de un descenso motivacional debido a la introducción de la pausa inesperada que de alguna manera alterara el programa de recolección del animal, nuestro objetivo en la serie *60p60* fue separar ambas posibilidades al entrenar a las forrajeras a las mismas condiciones presentadas en la quinta visita, es decir un flujo de 60 µl/min con una interrupción en el medio de la visita sin entrega de solución. Si las forrajeras integraran una productividad media a lo largo de toda la visita la tasa de transferencia no debería variar en los grupos entrenados o no a la pausa. Por otro lado, si las forrajeras sufrieran un descenso del nivel motivacional que se viera reflejado en la tasa de transferencia como producto de la aparición de una interrupción inesperada en la entrega de solución, los animales entrenados a la pausa deberían ser capaces de modificar su tasa de transferencia comparados con aquellos que no lo fueron. Los resultados obtenidos en la serie *60p60* parecen indicar que no es la introducción sorpresiva de una pausa en la visita lo que se ve reflejado en la tasa de transferencia, dado que la tasa de transferencia obtenida en este grupo fue similar a la encontrada en la serie *15/60p60*. El haber presentado a los animales durante cinco visitas una interrupción en la entrega de solución no modificó su respuesta con respecto a la situación de pausa inesperada, por lo que no puede pensarse que la tasa de transferencia obtenida fuera producto de un descenso motivacional producto de la introducción sorpresiva de la pausa. Es posible pensar entonces que las forrajeras podrían estar evaluando una productividad media a lo largo de la totalidad de la visita. Estas dos series experimentales junto con *A15* ofrecían la misma productividad media, equivalente en términos de flujo a 15 µl/min a lo largo de toda la visita. Los resultados anteriormente descriptos de Fülop y Menzel (2000) apoyan la hipótesis de que las abejas integran la productividad de una fuente de alimento a lo largo de cierto período de tiempo. Esta idea se encuentra además de acuerdo con las condiciones encontradas bajo circunstancias naturales por las abejas recolectoras de néctar, ya que éste se encuentra normalmente acumulado en los nectarios florales en pequeños volúmenes que son rápidamente ingeridos por el animal al visitar la flor, para abandonar luego ésta por una nueva flor que

ofrezca la solución azucarada y repitiendo de esta manera el ciclo hasta la finalización de la visita de recolección. Por lo tanto, las forrajeras no suelen encontrar condiciones naturales en las cuales el flujo de producción de néctar de cada flor individual sea importante para evaluar la productividad de la inflorescencia visitada. En cambio, es la productividad de toda esta inflorescencia medida como el volumen de solución acumulada durante un cierto período de tiempo lo que sería más importante para el animal.

Tabla 1. Respuesta trofaláctica; Tiempo de trofalaxia y Volumen intercambiado para los distintos experimentos. Todos los valores excepto Respuesta trofaláctica están expresados como media ± ES.

Serie	Respuesta trofaláctica (%)[a]	Tiempo de trofalaxia (s)[b]	Volumen intercambiado (µl)[c]
A5 (N=35)	31.4 [a]	16.4±2.27 [b]	15.6±2.91 [c]
A15 (N=16)	62.5 [ad]	19.6±2.54 [be]	18.6±3.47 [cf]
A60 (N=14)	71.4 [a]	24.8±2.86 [b]	27.4±5.32 [c]
5/15 (N=19)	52.6[d]	15.5±2.67[e]	19.8±4.76[f]
60/15 (N=14)	71.4[d]	17.8±2.28[e]	15.2±2.55[f]
15/60p60 (N=11)	90.9 [g]	24.6±3.00 [h]	25.1±4.30 [i]
60p60 (N=12)	83.3 [g]	17.4±3.10 [h]	19.2±3.38 [i]

N = número de réplicas.

[a] Prueba de Heterogeneidad: G_2=8.47, P<0.05.

[b] ANOVA de un factor: $F_{2, 27}$=1.54, NS.

[c] ANOVA de un factor: $F_{2,27}$=2.47, NS.

[d] Prueba de Heterogeneidad: G_2=1.23, NS.

[e] ANOVA de un factor: $F_{2, 26}$=0.71, NS.

[f] ANOVA de un factor: $F_{2,26}$=0.40, NS.

[g] Prueba de Heterogeneidad: G_2=0.29, NS.

[h] Prueba U de Mann-Whitney: U=19.00, N_1=9, N_2=8. NS.

[i] Prueba de t test: t_{16}=1.39, NS.

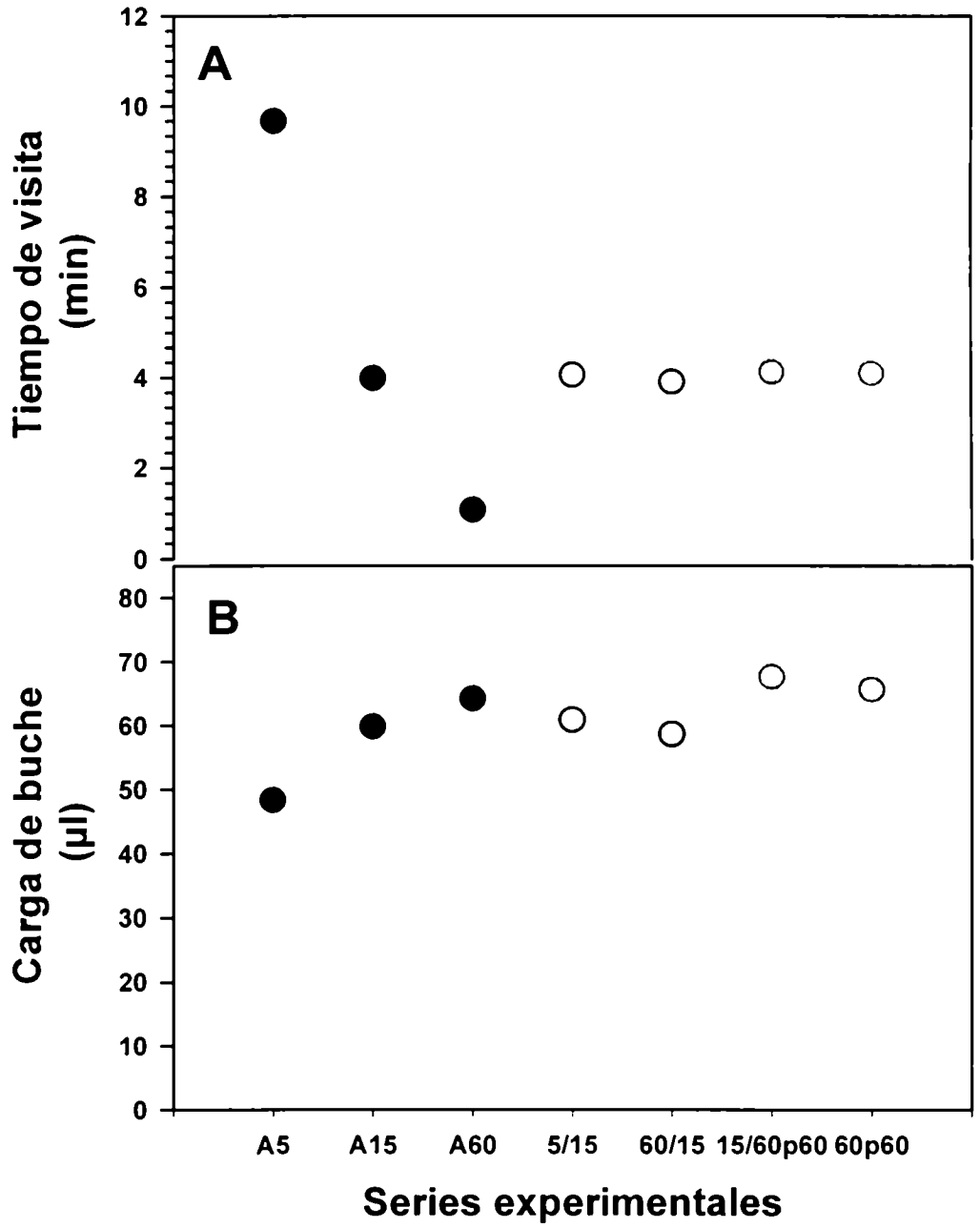

Figura 1. **A**) Tiempo de visita (media ±ES) para las distintas series experimentales. Número de abejas utilizadas al igual que en la Tabla 2. **B**) Carga de buche media para las abejas de (A).

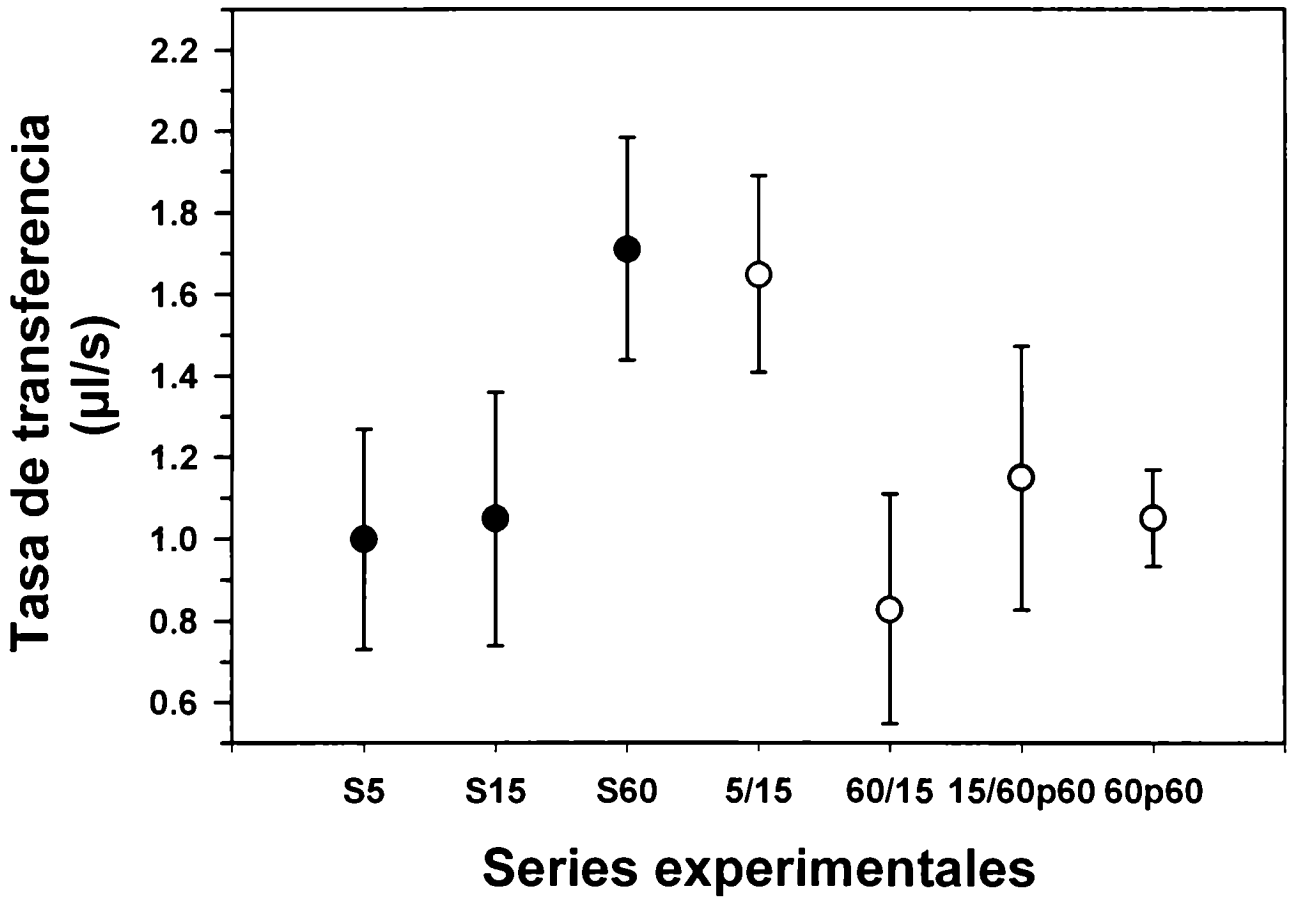

Figura 2. Tasa de transferencia trofaláctica para las distintas series estudiadas. Las ecuaciones de regresión fueron: Y=-0.754+0.999X, r^2=0.606, P<0.005, N=11 (*A5*); Y=-1.91+1.049X, r^2=0.589, P<0.01, N=10 (*A15*); Y=-15.029+1.710X, r^2=0.849, P<0.0005, N=9 (*A60*); Y=-5.748+1.649X, r^2=0.855, P<0.0002, N=10 (*5/15*); Y=0.448+0.828X, r^2=0.553, P<0.05, N=9 (*60/15*); Y=-3.255+1.151X, r^2=0.645, P<0.01, N=9 (*15/60p60*); Y=0.951+1.051X, r^2=0.929, P<0.0005, N=8 (*60p60*).

CAPÍTULO 6
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

La Figura 1 resume los resultados obtenidos a lo largo de los sucesivos capítulos con respecto al comportamiento de modulación de la velocidad de transferencia. Los resultados obtenidos a lo largo de los diferentes capítulos de esta tesis permiten ver como la tasa de transferencia durante la trofalaxia es una salida comportamental que depende en definitiva de la experiencia recolectora que la forrajera haya vivido en la fuente. Esta experiencia a su vez, es producto de diversos factores, habiéndose manipulado en este trabajo básicamente tres: (i) el flujo ofrecido; (ii) el tiempo de visita; (iii) la experiencia previa del animal en la fuente de alimento. Estas fueron las variables específicamente manipuladas dado que se intentó responder a las siguientes preguntas:

¿La modulación de la tasa de transferencia es independiente de la carga de buche del animal recolector?

Los resultados del capítulo 2 muestran que en efecto, la velocidad de transferencia del líquido recolectado durante los contactos trofalácticos no depende del grado de distensión del buche alcanzado durante la visita de recolección, hipótesis que se había formulado originalmente al trabajar en un intervalo de flujos distinto al aquí utilizado y dentro del cual se encuentra una correlación positiva entre flujo en la fuente y carga de buche alcanzada en la visita. Es entonces evidente que son las propias características de la fuente las que inducen la modulación de la tasa de transferencia. Se plantea entonces la siguiente pregunta:

¿Cuáles son las variables de la fuente que evalúa el animal recolector para modular la tasa de transferencia?

Dos de las posibles opciones en principio eran:

a) evalúa el flujo ofrecido por la fuente
b) evalúa el tiempo de visita a la fuente

Los resultados de los capítulos 3 y 4 muestran que ambos parámetros influyen sobre la tasa de transferencia. El capítulo 3 muestra que las recolectoras son capaces de percibir cambios de flujo *dentro* de una misma visita, dado que en estas condiciones la tasa de transferencia se ve modificada. Sin embargo, el tiempo de permanencia en la fuente también modifica el valor de esta variable de manera independiente del flujo real presentado al animal. Los resultados obtenidos parecen indicar que las forrajeras evalúan un flujo promedio a lo largo de la visita en base a la integración de la cantidad de solución cargada durante un determinado intervalo de tiempo. Esta evaluación comenzaría una vez que comienza el proceso de ingestión de solución. Los resultados de este trabajo no permiten decir cuál sería el intervalo de tiempo mínimo para poder efectuar esta integración. Sin embargo, Varjú y Núñez (1991), basándose en datos de Schmid-Hempel et al. (1985) observan que no podría ser menor a 1 min. Es interesante observar que los datos del capítulo 3 muestran que los animales a los que se les presenta un flujo de 60 μl/min en los 30 segundos finales de la visita no responden a este cambio con un incremento de la tasa de transferencia. Este resultado podría ser interpretado como un sesgo por parte de los animales a evaluar los cambios positivos en menor grado en comparación con los negativos (Raveret-Richter y Waddington 1993). Sin embargo, también podría interpretarse en base al tiempo necesario que necesitaría el animal para efectuar una adecuada evaluación de la productividad de la fuente. De esta manera, si la recolectora precisa de al menos 1 minuto para efectuar dicha evaluación, el cambio de flujo presentado durante los 30 segundos finales de la visita no podría haber sido siquiera percibido por las forrajeras. Puede pensarse que este limitación perceptual impide a la abeja poder detectar aumentos de productividad en una fuente que podría ser altamente beneficiosos para la colmena. Sin embargo, es necesario considerar que bajo condiciones naturales las abejas permanecen libando por tiempos considerablemente prolongados, en un promedio de 52 min, de acuerdo a lo informado por Istomina-Tsvetkova (1960). Por lo tanto, un tiempo mínimo de integración de 1 minuto parece ser más que adecuado para las condiciones naturales de trabajo de las recolectoras.

Al igual que en el caso de la danza de reclutamiento, puede observarse que la correspondencia entre productividad absoluta de la fuente y la evaluación interna del animal no es constante. En nuestro caso vemos que la experiencia de forrajeo previa del animal en la misma fuente modifica su respuesta ante un determinado nivel de productividad en la fuente. Así, cuando al animal se le presenta un aumento de flujo

inesperado, la tasa de transferencia se incrementa por encima del valor asociado a la última productividad presentada. Las forrajeras desarrollan a lo largo de sucesivas visitas una "expectativa" de la recompensa media esperable en una fuente de alimento (Greggers y Menzel 1993), es posible pensar que la diferencia entre este valor medio esperado y el nuevo valor de recompensa hallado genera un cambio, posiblemente transitorio, en el nivel motivacional del animal que se ve posteriormente reflejado en la tasa de transferencia. De manera interesante este resultado se observó sólo para un aumento de flujo y no para un descenso de productividad. Esto fue inesperado, puesto que los resultados de Raveret-Richter y Waddington (1993) sugerían que los descensos de productividad afectaban de manera más pronunciada que los incrementos la evaluación subjetiva de una fuente llevada a cabo por una forrajera. Por otra parte, estudios llevados a cabo por Couvillon y Bitterman (1984) han mostrado que un descenso de productividad inesperado entre visitas sucesivas induce cambios en el comportamiento recolector del animal que pueden ser explicados por un efecto de "frustración" generado por la diferencia entre el valor de recompensa esperado y el valor (menor) efectivamente hallado. Aunque un resultado similar se encontró en nuestro caso cuando a los animales se les presentó un descenso de flujo *dentro* de una misma visita, el no haberlo encontrado para cambios *entre* visitas puede haberse debido a varios factores distintos. En primer lugar, factores que no se relacionan directamente con las condiciones de productividad de la fuente pero que puedan modificar el estado interno del animal, pueden alterar la evaluación llevada a cabo por la forrajera estudiada. A su vez, es conocida la influencia de factores genéticos sobre la evaluación de productividad que llevan a cabo las abejas, y cómo influye esto su comportamiento de forrajeo.

Queda por contestar la pregunta de cuál sería el valor funcional de la modulación encontrada en la tasa de transferencia. La respuesta a este interrogante quedará planteado para futuros trabajos, pero trabajos previos han mostrado que las abejas que reciben el néctar por medio de contactos trofalácticos en la colmena, aumentan su temperatura torácica de manera activa a lo largo de la descarga (Farina y Wainselboim 2001*b*). La velocidad de aumento de la temperatura del tórax de las receptoras de solución se correlaciona fuertemente con la velocidad de descarga del líquido durante la trofalaxia. Es factible imaginar que un aumento de temperatura del tórax del animal receptor que se dé a mayor velocidad podría contribuir a acelerar el ciclo de procesamiento del néctar en la colmena, dado que el nivel de actividad de un individuo heterotermo depende de su

temperatura (Heinrich 1993 para una revisión). Una vez que recibe el néctar de la forrajera, el individuo receptor puede transferir el líquido recibido a otra compañera, actuando esta vez ella como dadora de la solución previamente recibida, o puede directamente descargarlo en una celda de almacenamiento para ser procesada en miel. Se ha podido observar que cuando en la colmena las receptoras reciben la solución de forrajeras que provienen de flujos de solución elevados aumentan la probabilidad de descargar el alimento recibido directamente en las celdas de almacenaje, sin pasárselo a otra compañera (Pírez 2001; Farina et al. 2002). Esto reduce el reparto de tareas relativas al procesamiento y almacenamiento del néctar dentro de la colmena durante la explotación de fuentes energéticamente muy productivas. A su vez, cuando las receptoras transfieren el líquido recibido de la forrajera a otra compañera en un contacto trofaláctico en el que actúan ahora como dadoras, existe una correlación entre la velocidad de transferencia del líquido en la primera y la segunda trofalaxia (Farina et al. 2002). De esta manera, si la receptora recibió la solución de la forrajera a una tasa alta, posteriormente descargará la solución a una alta velocidad también. Por lo tanto, mediante una variable específica como es la tasa de transferencia, pueden formarse vínculos comunicacionales tanto directos como indirectos entre miembros de la colmena que llevan a cabo tareas relacionadas como son la recolección y almacenamiento de néctar, mediante los cuales puede regularse dentro de la colmena el nivel de la actividad de procesamiento del líquido recolectado.

De manera adicional, se ha visto que un porcentaje no desdeñable de individuos que reciben el néctar de manera directa de la forrajera, son también individuos recolectores de solución, por lo que es factible pensar que la información de productividad potencialmente codificada en la velocidad de transferencia durante dichas descargas sea capaz de modular en alguna medida el comportamiento recolectar de las forrajeras-receptoras. Estos contactos, cuando menos, son capaces de inducir a las forrajeras receptoras a reasumir la actividad de recolección (Gil 2001; Gil y Farina 2002). Así, evidencias cada vez más amplias apoyan la idea que el comportamiento trofaláctico actúa como medio capaz de modular y coordinar las actividades de cada individuo involucrado en el ciclo de recolección y almacenamiento del néctar, mejorando de esta manera las posibilidades de supervivencia de la colmena en su conjunto.

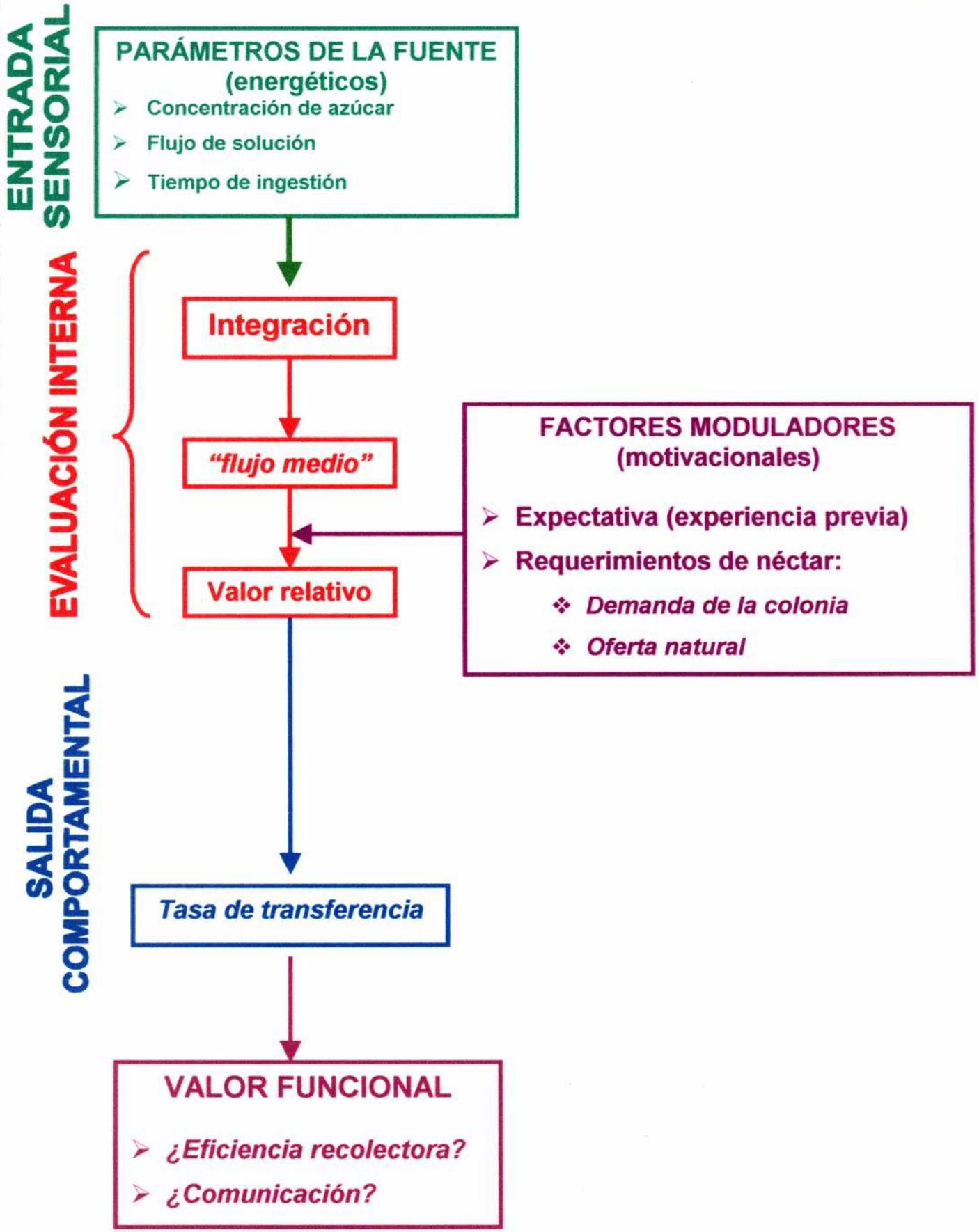

Figura 1. Esquema representando los pasos involucrados en la salida comportamental de la tasa de transferencia.

A. J. WAINSELBOIM

Dr. W.M. FARINA

CAPÍTULO 7
BIBLIOGRAFÍA

1. Anderson J. R. (1995) *Learning and memory*. Wiley, New York.

2. Anderson C. y Ratnieks F. L. W. (1999) Task partitioning in foraging: general principles, examples, efficiency and information reliability of queueing delays. En: *Information processing in social insects* (eds. C. Detrain, J. L. Deneubourg, y J. M. Pasteels). Birkhäuser, Berlin.

3. Balderrama N. M., Almeida de B. L. O. y Núñez J. A. (1992) Metabolic rate during foraging in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology B* **162**: 440-447.

4. Barlow H. B. (1972) Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology? *Perception* **1**: 371-394.

5. Bateson M. y Kacelnik A. (1995) Preferences for fixed and variable food sources: Variability in amount and delay. *J. Exp. Anal. Behav.* **63**: 313-329.

6. Bateson M y Kacelnik A. (1998) Risk-sensitive foraging: decision making in variable environments. En: *Cognitive Ecology, The evolutionary ecology of information processing and decision making.* (Ed. Reuven Dukas), The University of Chicago Press, Chicago, Londres.

7. Bowers M. A. y Porter S. D. (1981) Effect of foraging distance on water content of substrates harvested by *Atta columbica* (Guerin). *Ecology* **62**: 273-275.

8. Caraco T., Martindale S. y Whittham T. S. (1980) An empirical demonstration of risk-sensitive-foraging preferences. *Animal Behaviour* **28**: 820-830.

9. Caraco T. (1981) Energy budgets, risk and foraging preferences in Dark-eyed Juncos (*Junco hymelais*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **8**: 213-217.

10. Cartar R. V y Dill L. M. (1990) Why are bumble bees risk sensitive foragers? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **26**: 121-127.

11. Carterette E. C. y Friedman M. P. (1974) *Handbook of Perception* (vol 2) Academic Press, New York.

12. Charnov E. L. (1976) Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* **9**: 193-136.

13. Cherret J. M. (1972) Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* **41**: 647-660.

14. Cogorno G. (1998) Canales de comunicación durante la recolección de néctar en la abeja *Apis mellifera* L.: efecto del flujo de azúcar sobre la danza de reclutamiento. *Tesis de Licenciatura*, FCEyN, Universidad de Buenos Aires.

15. Cogorno G. D., Fernández P. C. y Farina W. M. (1998) Honeybees' dancing behaviour is modulated according to the sugar flow rate of the exploited nectar source. En: Elsner N. y Wehner R. (eds) *New Neuroetology on the Move*. 26th Goettingen Neurobiology Conference. Thieme, Stuttgart, pp. 96.

16. Couvillon P. A. y Bitterman M. E. (1984) The overlearing-extinction effect and successive negative contrst in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology* **98**(1): 100-109.

17. Deadwyler S. A. y Hampson R. E. (1995) Ensemble activity and behavior: What's the code? *Nature* **270**: 1316-1318.

18. De Marco R. y Farina W. M. (2001) Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **50**: 441-449.

19. Dukas R. (1998) Constraints on information processing and their effects on behavior. En: *Cognitive Ecology, The evolutionary ecology of information processing and decision making.* (Ed. Reuven Dukas), The University of Chicago Press, Chicago, Londres.

20. Emlen J. M. (1966) The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* **100**: 611-617.

21. Esch H. (1956a) Analyse der Schwänzelphase im Tanz der Bienen. *Naturwissenschaften* **43**: 207.

22. Esch H. (1956b) Die Elemente der Entfernungsnitteilung im Tanz der Bienen. *Experientia* (Basel) **12**: 439-441.

23. Esch H. (1963) Über die Auswirkung der Futterplatzqualität auf der Schallerzeugung im Werbetanz der Honigbiene (*Apis mellifica*). *Zoologischer Anzeiger* **26** (suppl.): 302-309.

24. Esch H. E. y Burns J. E. (1996) Distance estimation by foraging honeybees. *Journal of Experimental Biology* **199**:155-162.

25. Farina W. M. (1996) Food-exchange by foragers in the hive - a means of communication among honey bees? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**: 59-64.

26. Farina W. M. (2000) The interplay between dancing and trophallactic behavior in the honey bee *Apis mellifera. Journal of Comparative Physiology A* **186**: 239–245.

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

28. Farina W. M. y Núñez J. A. (1993) Trophallaxis in honey bees: transfer delay and daily modulation. *Animal Behaviour* **45**: 1227-1231.

29. Farina W. M. y Núñez J. A. (1995) Trophallaxis in *Apis mellifera*: effects of sugar concentration and crop load on food distribution. *Journal of Apicultural Research* **34** (2): 99-102.

30. Farina W. M. y Wainselboim A. J. (2001*a*) Thermographic recordings show that honeybees may receive nectar from foragers even during short trophallactic contacts. *Insectes Sociaux* **48**: 01–03.

31. Farina W. M. y Wainselboim A. J. (2001*b*) Changes in the thoracic temperature of honeybees while receiving nectar from foragers collecting at different reward rates. *The Journal of Experimental Biology* **204**: 1653–1658.

32. Farina W. M., Goyret J. y Pírez N. (2002) Trophallaxis during nectar foraging in honey bee colonies: evidences of communication linkages through oral contacts. Anais do V Encontro sobre Abelhas, 4 al 7 de Septiembre, Ribeirâo Preto, San Pablo, Brasil, pp. 176-179.

33. Ferguson H. J., Cobey S. y Smith B. H. (2001) Sensitivity to a change in reward is heritable in the honeybee, *Apis mellifera*. *Animal Behaviour* **61**: 527-534.

34. Fernández P C. y Farina W. M. (2002) Individual recruitment in honeybees, Apis mellifera L. The effect of food source profitability on the rate of bees arriving at the feeding place. *Acta Ethologica* **4**: 103-108.

35. Flaherty C. F. (1982) Incentive contrast: A review of behavioral changes following shifts in reward. *Animal Learning and Behaviour* **10**: 409-440.

36. Frester D. y Spurston N. (1995) Cracking the neuronal code. *Science* **270**: 756-757.

37. Frisch K. von (1923) Über die "Sprache" der Bienen, eine tierphsychologische Untersuchung. *Zool. Jb. (Physiol)* **40**: 1-186.

38. Frisch K. von y Jander R. (1957) Über der Schwenzeltanz der Bienen. *Z.vergl. Physiol.* **40**: 239-263.

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

40. Fülop A. y Menzel R. (2000) Risk-indifferent foraging behaviour in honeybees. *Animal Behaviour* **60**: 657-666.

41. Gardner A. (1993) *The neurobiology of neural networks*. (ed. A. Gardner), MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

42. Gibbon J. (1977) Scalar expectancy theory and Weber's Law in animal timing. *Psychological Review* **84**: 279-335.

43. Gibbon J., Church R. M. y Meck W. H. (1984) Scalar timing in memory. En: *Timing and Time Perception*. (Eds. J. Gibbon and L Allan), New York Academy of Sciences, New York.

44. Gibbon J, Church R M., Fairhurst S. y Kacelnik A. (1988) Scalar Expectancy Theory and choice between delayed rewards. *Psychological Review* **95**: 102-114.

45. Gil M. (2001) *La recolección de alimento en la abeja Apis mellifera L.: estudio de las interacciones sociales relacionadas con el reinicio de la actividad de forrajeo*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

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

47. Giurfa M (1996) Movement patterns of honeybee foragers: motivation and decision rules dependent on the rate of reward. *Behaviour* **133**: 579-596.

48. Greggers U.; Kuettner A.; Mauelshagen, J.; Menzel R. (1993) Optimization of honeybees with balanced US-qualities. En: Elsner N, Heisenberg M (editores)

Gene–brain-behaviour. 21st Göttingen Neurobiology Conference. Thieme, Stuttgart, página 841.

49. Greggers U. y Menzel R. (1993) Memory dynamics and foraging strategies of honeybees. *Behaviural Ecology and Sociobiology* **32**: 17-29.

50. Grosclaude F. E. y Núñez J. A. (1998) Foraging pauses and their meaning as an economic strategy in the honeybee *Apis mellifera* L. *Journal of Comparative Physiology A* **183**: 61-68.

51. Heinrich B. (1993) *The Hot-blooded Insects*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

52. Hill P. S. M., Hollis J. y Wells H. (2001) Foraging decisions in nectarivores: unexpected interactions between flower constancy and energetic rewards. *Animal Behaviour* **62**: 729-737.

53. Hateren J. H. van (1992) Real and optimal neural images in early vision. *Nature* **360**: 68-70.

54. Hölldobler B. y Wilson E. O. (1990) *The ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

55. Howard J. J. (1987) Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology* **68**: 503-515.

56. Howard J. J. (1988) Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* **69**: 250-260.

57. Istomina-Tsvetkova K. P. (1960) Contribution to the study of trophic relations in adult worker bees. *XVII International Beekeeping Congress*, Bologna-Roma, páginas 361-365.

58. Jeanne R. L. 1986. The evolution of the organization of work in social insects. Monitore Zoologico Italiano, n.s., 20:199–133.

59. Josens R. B. (1998) Nectar feeding by the ant *Camponotus mus*: intake rate and crop filling as a function of sucrose concentration. *Journal of Insect Physiology* **44**: 579-585.

60. Josens R. B. y Roces F. (2000) Foraging in the ant Camponotus mus: nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. *Journal of Insect Physiology* **46**: 1103-1110.

61. Kacelnik A, Houston A. I. y Schmid-Hempel P. (1986) Central-place foraging in honeybees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**: 19-24.

62. Kacelnik A. y Bateson M. (1996) Risky theories: The effects of variance on foraging decisions. *Amer. Zool.* **36**: 402-434.

63. Korst P. J.A. M. y Velthuis H. H. (1982) The nature of trophallaxis in honeybees. *Insectes Sociaux* **2**: 209-221.

64. Laverty T. M. (1994) Costs to foraging bumblebees of switching plant species. *Canadian Journal of Zoology* **72**: 43-47.

65. Lindauer M. (1948) Über die Einwirkung von Duft- und Geschmacksstoffen sowie anderen faktoren auf die Tänze der Bienen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **31**: 348-412.

66. Macarthur R. H. y Pianka E. R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* **100**: 603-609.

67. Mackintosh N. J. (1983) *Conditioning and associative learning*. Clarendon Press, Oxford.

68. McFarland D. J. (1971) *Feedback mechanisms in animal behaviour*. Academic Press, London, New York.

69. Mailleaux A. C., Deneubourg J. L y Detrain C. (2000) How do ants assess food volume? *Animal Behaviour* **59**: 1061-1069.

70. Menzel R.; Greggers U. y Hammer M. (1993) Functional organization of appetitive learning and memory in a generalist pollinator, the honey bee. En: *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives* (eds. D. Papaj y A. C. Lewis). Chapman & Hall, New York.

71. Moffatt L. (2000) Changes in the metabolic rate of the foraging honeybee: effect of the carried weight or of the reward rate? *Journal of Comparative Physiology A* **186**: 299-306.

72. Moffatt L. y Núñez J. A. (1997) Oxygen consumption in the foraging honeybee depends on the reward rate at the food source. *Journal of Comparative Physiology B* **167**: 36-42.

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

74. Núñez J. A. (1966) Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sam melbienen. *Z. vergl. Physiol.* **53**: 142-164.

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

76. Núñez J. A. (1971*a*) Beobachtungen an sozialbezogenen Verhaltenswisen von Sammelbienen. *Zeitschrift von Tierpsychologie* **28**: 1-18.

77. Núñez J. A. (1971*b*) Simulador para estudios de aprendizaje en la abeja Apis mellifera L. *Acta Científica Venezolana* **22**: 101-106.

78. Núñez J. A. (1982) Honeybee foraging strategies at a food sourcein relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *Journal of Apicultural Research* **21** (3): 139-150.

79. Orians G. H. y Pearson N. E. (1979) On the theory of central place foraging. En: *Analysis of Ecological Systems* (Eds D. J. Horn, G R. Stairs, R. D. Mitchell). Ohio State University Press, Columbus, Ohio.

80. Oster G. F. y Wilson E. O. (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, New .Jersey.

81. Page R. E., Waddington K. D., Hunt G. J. y Fondrk M. K. (1995) Genetics determinants of honeybee foraging behaviour. *Animal Behaviour* **50**: 1617-1625.

82. Page R. E., Erber J. y Fondrk M. K. (1998) The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behaviour of honeybees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A* **182**: 489-500.

83. Pankiw T. y Page R. E. (1999) The effect of genotype, age, sex, and caste on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honeybees (Apis mellifera L.). *Journal of Comparative Physiology A* **185**: 207-213.

84. Pankiw T. y Page R. E. (2000) Response thresholds to sucrose predict foraging division of labor in honeybees. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **47**: 265-267.

85. Pankiw T. y Page R. E. (2001) Genotype and colony environment affect honeybee (*Apis mellifera* L.) development and foraging behavior. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **51**: 87-94.

86. Pirez N. (2001) *Actividades asociadas a la recolección de néctar en colmenas de abejas Apis mellifera L.: efecto de la tasa de recompensa individual sobre la recepción y procesamiento del alimento.* Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

87. Ratnieks F. L. W. y Anderson C. (1999*a*) Task partitioning in insect societies. *Insectes Sociaux* **46**: 95–108.

88. Ratnieks F. L. W. y Anderson C. (1999*b*) Task Partitioning in Insect Societies II. Use of Queueing Delay Information in Recruitment. *The American Naturalist* **154** (5): 536-548.

89. Rau G. (1970) Zur Steuerung der Honigmagenfüllung sammelnder Bienen an einer künstlicher Futterquelle. *Z vergl Physiologie* **66**:1-21.

90. Raveret-Richter M. y Waddington K. D. (1993) Past foraging experience influences honey bee dancing behaviour. *Animal Behaviour* **46**: 123-128.

91. Real L. A. (1981) Uncertainty and plant-pollinator interactions: the foraging behaviour of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology* **62**: 20-26.

92. Reboreda J. C. y Kacelnik A. (1991) Risk sensitivity in starlings: Variability in food amount and food delay. *Behav. Ecol.* **2**: 301-308.

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

94. Robinson G. E. (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology* **37**: 637–665.

95. Roces F. (1990) Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. *Oecologia* **83**: 261-262.

96. Roces F. (1993) Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants (*Acromyrmex lundi*) depend on their motivational state. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **33**: 183-189.

97. Roces F y Núñez J. A. (1993) Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour* **45**: 135-143.

98. Rockwood L. L. (1976) Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* **57**: 48-61.

99. Shafir S. (1994) Intransitivity of preferences in honey bees: support for "comparative" evaluation of foraging options. *Animal Behaviour* **48**: 55-67.

100. Scheiner R.; Page R. E. Jr. y Erber J. (2001) The effects of genotype, foraging role and sucrose responsiveness on the tactile learning performance of honey bees (Apis mellifera L.). *Neurobiology of Learning and Memory* **76**: 138-150.

101. Schmid-Hempel P., Kacelnik A. y Houston A. I. (1985) Honeybees maximize efficiency by not filling their crop. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 61-66.

102. Schmid-Hempel P. (1993) On optimality, physiology and honeybees- a reply to Varjú and Núñez. *Journal of Comparative Physiology A* **172**: 251-256.

103. Seeley T. D. (1986) Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**: 343-354.

104. Seeley T. D. (1989) Social foraging in honey bee: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24**: 181-199.

105. Seeley T. D. (1995) *The wisdom of the hive.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

106.Seeley T. D. y Visscher P. K. (1988) Assessing the benefits of cooperation in honeybee foraging: search costs, forage quality, and competitive ability. *Behavioral Ecology and Sociobioogy.* **22**: 229–237.

107.Seeley T. D. y Towne W. F. (1992) Tactics of dance choice in honeybees: do foragers compare dances? *Behavioral Ecology and Sociobiol*ogy **30**: 59–69.

108.Seeley T. D. y Tovey A. (1994) Why search time to find a food-storer bee accurately indicates the relative rates of nectar collecting and nectar processing in honey bee colonies. *Animal Behaviour* **47**: 311-316.

109.Seeley T. D., Camazine S. y Sneyd J. (1991) Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **28**: 277-290.

110.Seeley T. D., Mikheyev A. S. y Pagano G. J. (2000) Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar source profitability. *Journal of Comparative Physiology A* **186**: 813-819.

111.Sokal R. y Rohlf F. (1995) *Biometry.* 3ª edición. Freeman, New York.

112.Spear E. N. y Riccio D. C. (1994) *Memory: phenomena and principles.* Allyn y Bacon, Boston, Massachusetts.

113.Stanton M. L. (1983) Short term learning and the searching accuracy of egg-laying butterflies. *Animal Behaviour* **31**: 33-40.

114.Tezze A. y Farina W. M. (1999) Trophallaxis in the bee *Apis mellifera ligustica* as a function of the food source's sucrose concentration and viscosity. *Animal Behaviour* **57**: 1319–1326.

115.Varjú D. y Núñez J. A. (1991) What do foraging honeybees optimize? *Journal of Comparative Physiology A* **169**: 729-736.

116.Waddington K. D. (1982) Honeybee foraging profitability and round dance correlates. *J. Comp. Physiol.* **148**: 279-301.

117.Waddington K. D., Allen T y Heinrich B. (1981) Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Animal Behaviour* **29**: 779-784.

118.Waddington K. D. y Gottlieb N. (1990) actual vs perceived profitability: a study of floral choice of honey bees. *Journal of Insect Behavior* **3**: 429-441.

119.Waddington K. D. y Kirchner W. H. (1992) Acoustical and behavioral correlates of profitability of food source in honey bee round dances. *Ethology* **92**: 1–6

120.Waddington K. D., Nelson C. M. y Page R. E. (1998) Effects of pollen quality and genotype on the dance of foraging honeybees. *Animal Behaviour* **56**: 35-39.

121.Wainselboim A. (1997) La trofalaxia en la abeja *Apis mellifera ligustica* en función del flujo de solución y de sacarosa de las fuentes de alimento. *Tesis de licenciatura*. FCEyN, Universidad de Buenos Aires.

122.Wainselboim A. y Farina W. M. (2000) Trophallaxis in the honeybee *Apis mellifera* (L.): the interaction between flow of solution and sucrose concentration of the exploited food sources. *Animal Behaviour* **59**: 1177-1185.

123.Waller D. A. (1982) Leaf-cutting ants and live oak: the role of leaf toughness in seasonal and intraspecific choice. *Ent. Exp. Appl.* **32**: 146-150.

124.Ward P. y Zahavi A. (1973) The importance of certain assemblages of birds as "information centres" for food-finding. *Ibis* **115**: 517-534.

125. Wehner R. (1987) 'Matched filters'-neural models of the external world. *Journal of Comparative Psysiology A*: **161**: 511-531.

126. Wickens C. D. (1984) *Engineering Psychology and Human Performance*. Bell y Howell, Columbus, Ohio.

127. Wilson E. O. (1971) *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

128. Zar J. H. (1996) *Biostatistical Analysis*. 3ª edición, Prentice Hall, London, New Jersey.

Agradecimientos

- Al Sr. Héctor Verna por la fundamental ayuda brindada con las colmenas del campo experimental de nuestra facultad.

- A la Dra. Beatriz González por las imprescindibles explicaciones con respecto al análisis estadístico a emplearse con los distintos experimentos.

- Al Dr. Bert Hölldobler por la oportunidad brindada de viajar a su laboratorio en la Universidad de Würzburg (Alemania).

- Al Dr. Flavio Roces, por la ayuda durante el trabajo en Alemania.

- Al CONICET por la beca otorgada que me posibilitó poder realizar este trabajo.

- A la Fundación Antorchas por el subsidio otorgado para poder finalizar el trabajo de doctorado.

- A la Universidad de Buenos Aires por el lugar de trabajo.

- A todo el grupo de *"Insectos Sociales"* por el aguante de todos estos años.

- A mis amigos por hacer este tiempo más llevadero.

- A mi familia por, entre otras cosas, el apoyo brindado.