

IMPORTANCIA DE LAS DISTINTAS FASES DEL PROCESO DE RECLUTAMIENTO EN HORMIGAS PARA LA EXPLOTACIÓN DE SUS RECURSOS ALIMENTICIOS

M. A. Ferradas*, F. J. Acosta** & J. M. Serrano*

Recibido: julio 1985

RÉSUMÉ

Importance des différentes étapes du procédé de recrutement chez les fourmis pour l'exploitation de leurs ressources alimentaires

On réalise une étude des systèmes de fourragement sur plusieurs espèces de fourmis, d'après les comptages successifs du nombre d'individus employés dans ce travail dans différentes colonies. L'accroissement du nombre d'individus utilisés pendant les premières étapes du procédé de fourragement démontre une grande uniformité, aussi bien chez les différentes espèces que dans plusieurs conditions expérimentales, se ressemblant à un accroissement de type logistique. Les étapes finales du procédé de fourragement, que suppose la fin de l'exploitation d'une source de nourriture localisée (aussi bien devant la persistance de celle-ci comme de sa disparition, spontanée ou provoquée), démontre une plus grande variété, bien qu'elles semblent signaler l'existence de mécanismes de contrôle précis chez les sociétés. Nous considérons ce point très intéressant pour pouvoir comprendre de façon exacte l'efficacité des systèmes de fourragement.

Mots clés: Fourmis, Recrutement, Ressources alimentaires.

RESUMEN

Se realiza un estudio de los sistemas de pecoreo en diversas especies de hormigas, a partir de recuentos sucesivos del número de individuos empleados en dicha labor por distintas colonias. El aumento del número de individuos empleado en las primeras fases del proceso de pecoreo muestra una gran uniformidad, tanto para distintas especies como para distintas condiciones experimentales, aproximándose a una función logística. Las fases finales del proceso de pecoreo, que suponen el cese de la explotación de una fuente de alimento localizada (tanto ante la persistencia de ésta como ante su extinción, espontánea o provocada), muestran una mayor variabilidad, aunque parecen señalar la existencia de finos mecanismos de control por parte de las sociedades, aspecto que se considera de gran interés para comprender, de forma completa, la eficacia de los sistemas de pecoreo.

Palabras clave: Hormigas. Reclutamiento. Recursos alimenticios.

INTRODUCCIÓN

Desde el sistema más sencillo (tandem - *running*) al más evolucionado (formación de *trunk-trails*), el reclutamiento supone para las comunidades de hormigas un claro incremento en la eficacia de explotación de los recursos alimentarios (OSTER & WILSON, 1978; BARONI URBANI, 1979; CAMMAERTS, 1980).

Las características del comportamiento indi-

vidual, así como los mecanismos de comunicación intracoloniales que acompañan a los procesos de reclutamiento, han sido temas muy frecuentemente abordados, y existe sobre ellos una extensa bibliografía.

Consideraciones poblacionales del fenómeno de reclutamiento, frente a los análisis individuales, acaparan la atención de un número de autores cada vez mayor (BARONI URBANI, 1979; HERBERS, 1981; PASTEELS *et al.*, 1982;

* Cátedra de Entomología. Facultad de Biología. Universidad Complutense. 28040 Madrid.

** Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad Complutense. 28040 Madrid.

DENEUBOURG *et. al.*, 1983; VERHAEGHE & DENEUBOURG, 1983; VERHAEGHE *et al.*, 1984). El presente estudio contempla el reclutamiento como un proceso colectivo, desde que una sociedad inicia la actividad de pecoreo (recogida de alimento) sobre una fuente de alimento descubierta, hasta que dicha fuente deja de ser explotada. Su carácter, eminentemente descriptivo, se justifica como una primera aproximación al supuesto de que todas las fases del reclutamiento son importantes para entender su eficacia adaptativa.

SUPUESTOS TEÓRICOS PREVIOS

Si se parte de una sociedad que tiene desarrollado un sistema de reclutamiento, la secuencia previsible de acontecimientos que podría esperarse en dicho proceso sería:

- 1) «Fase de crecimiento» o «fase ascendente», ASC (fig. 1). Una vez descubierta la fuente de alimento, la información fluye hacia el nido (proceso de reclutamiento) dando como respuesta, en tiempos sucesivos, un incremento del número de individuos involucrados en la explotación de dicha fuente. Este proceso tiene una expresión logística (BARONI URBANI, 1979; VERHAEGHE & DENEUBOURG, 1983; VERHAEGHE *et. al.*, 1984; etc.), con una tasa de incorporación dependiente del número máximo de individuos reclutables. Este último dependerá, entre otras cosas, del tamaño de la colonia.
- 2) Una vez alcanzado el valor máximo, pueden registrarse oscilaciones del número de individuos en torno a dicho valor en los distintos tramos del proceso: ruta hacia el cebo, área del cebo, ruta desde el cebo hacia el hormiguero e interior de éste. La explotación continuada de la fuente de alimento requerirá que un cierto número de individuos mantenga dicha actividad. Esta fase, a la que *a priori* se le atribuye una cierta estabilidad, es denominada «fase estable», EST (fig. 1). Con objeto de simplificar el modelo teórico inicial, se representará como una recta.
- 3) A partir de aquí pueden darse tres situaciones:
 - a) Que la fuente de alimento no llegue a agotarse.
 - b) Que la fuente de alimento se agote de forma natural por la explotación llevada a cabo por la colonia.
 - c) Que la fuente de alimento sea retirada artificialmente.

En el primer caso (a), es de suponer que llegue un momento en el que, por mucho que pueda durar la fase EST, el número de individuos empleados en la explotación disminuya, bien por el descenso de los requerimientos alimentarios de la colonia, o por efecto del ciclo circadiano de la sociedad, o por el «cansancio» de los individuos involucrados en la explotación. A esta fase, que implica una progresiva desconexión nidofuente de alimento y que supone una relajación del sistema puesto en funcionamiento durante las fases ASC y EST, se la denominará «fase de relajación», REL (fig. 1).

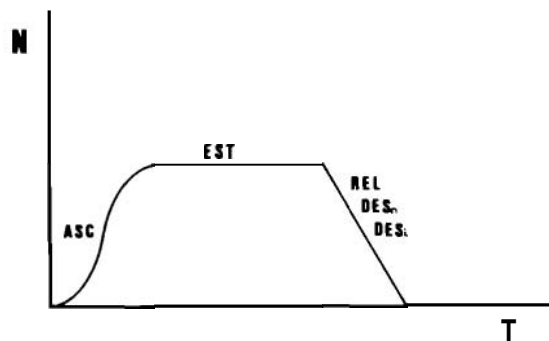


FIGURA 1. Modelo propuesto: ASC, fase ascendente; EST, fase estable; REL, fase de relajación; DES., fase de desconexión nidofuente de alimento, natural; DES., fase de desconexión nidofuente de alimento, inducida. Pese a representarse con una única recta, estas tres últimas fases son excluyentes entre sí.

Modele proposé: ASC, étape ascendante; EST, étape stable; REL, étape de relâchement; DES., étape de déliement nid/source de nourriture, naturelle; DES., étape de déliement nid/ source de nourriture, induite. Bien qu'elles soient représentées par une seule ligne droite, ces trois dernières étapes s'excluent entre elles-mêmes.

Si la fuente de alimento es agotada por la propia colonia, es previsible que ésta recupere la «inversión», desconectándose los individuos empleados en la explotación de dicha fuente.

Si en la desconexión antes citada existen mecanismos sociales que maximicen su eficacia (reduciendo el tiempo de respuesta de desconexión — a la ausencia de cebo) y si éstos tienen relación con la disminución de la cantidad de cebo, es previsible encontrar diferencias apreciables, cuando el cebo es retirado o cuando es acabado por ellas mismas. Ambos casos (b y c) suponen una disminución del número de individuos, pero de naturaleza distinta a la descrita en la fase de REL. A éstos se les denominará «fase de recuperación» o «fase de desconexión nidofuente de alimento» (fig. 1), distinguiéndose entre «fase de desconexión natural,

DES, (situación b) y «fase de desconexión inducida», DES, (situación c). Dichas fases de REL, DES, y DES., de evidente valor adaptativo, resultan paradójicamente olvidadas en los análisis de estos procesos.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó sobre siete especies: *Messor barbarus* (L. 1767), *M. capitatus* (Latr. 1798), *M. structor* (Latr. 1798), *Tapinoma erraticum* (Latr. 1798), *T. nigerrimum* (Nyl. 1886), *Pheidole pallidula* (Nyl. 1848) y *Tetramorium hispanicum* Em. 1909. Se llevó a cabo un total de 23 experiencias, 6 en laboratorio y el 17 en el campo, repartidas de la siguiente forma:

- Con las especies *Tapinoma erraticum*, *T. nigerrimum* y *Pheidole pallidula* se trabajó en el laboratorio, empleando una colonia de cada especie y realizando dos experiencias sobre cada colonia entre marzo y abril de 1983.
- Con las especies *Messor barbarus*, *M. capitatus*, *M. structor* y *Tetramorium hispanicum* se trabajó en condiciones naturales, empleando un total de 10 colonias (1 de *T. hispanicum*, 1 de *M. structor*, 3 de *M. barbarus* y 5 de *M. capitatus*), realizándose un total de 17 experiencias (1 con *T. hispanicum*, 1 con *M. structor*, 4 con *M. barbarus* y 11 con *M. capitatus*) durante agosto y septiembre de 1983.

En cada caso, la experiencia consistía en colocar un cebo a distancia variable de la entrada del nido y efectuar recuentos sucesivos del número de individuos sobre un área circundante al cebo. Los recuentos comenzaban a partir del momento en que dicho cebo era descubierto por algún individuo de la colonia, realizándose a intervalos discretos de 2 ó 4 minutos. Todas las experiencias se llevaron a cabo cuando las colonias presentaban actividad en el exterior del hormiguero.

Dada la variedad de especies estudiadas, se emplearon diversos tipos de cebo (carne, arroz, azúcar, mezcla de semillas), si bien éste se preparó siempre del mismo modo, troceándolo de forma que quedara reducido a fragmentos fácilmente transportables por un solo individuo, eludiéndose así los transportes colectivos y minimizando la permanencia de los individuos en el área de recuento.

El área de recuento no era idéntica en los 23 casos estudiados; particular que no afecta al presente estudio, ya que no se pretende comparar valores absolutos.

Atendiendo a la presencia/ausencia de cebo, pueden agruparse las 23 experiencias en 3 clases:

- 1) Con cebo presente durante todo el periodo de observación; realizadas en las especies *M. structor*, *M. capitatus*, *P. pallidula*, *T. erraticum* y *T. nigerrimum*.
- 2) Cuando el cebo es agotado por la colonia durante el periodo de observación, para las especies *M. barbarus* y *M. capitatus*.
- 3) Cuando el cebo se retiraba artificialmente durante el periodo de observación, en el caso de *T. hispanicum*, *M. barbarus* y *M. capitatus*.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el conjunto de las experiencias realizadas se observaron dos tipos diferentes de comportamientos. Por un lado, los casos que podían considerarse atípicos, los cuales se alejan claramente del modelo propuesto, no siendo reconocidas las fases teóricas antes definidas (fig. 2). Por otro, el resto de las experiencias, que resultaron, *grosso modo*, ajustables a dicho modelo, si bien con matices propios en cada una de ellas (figs. 3, 4 y 5).

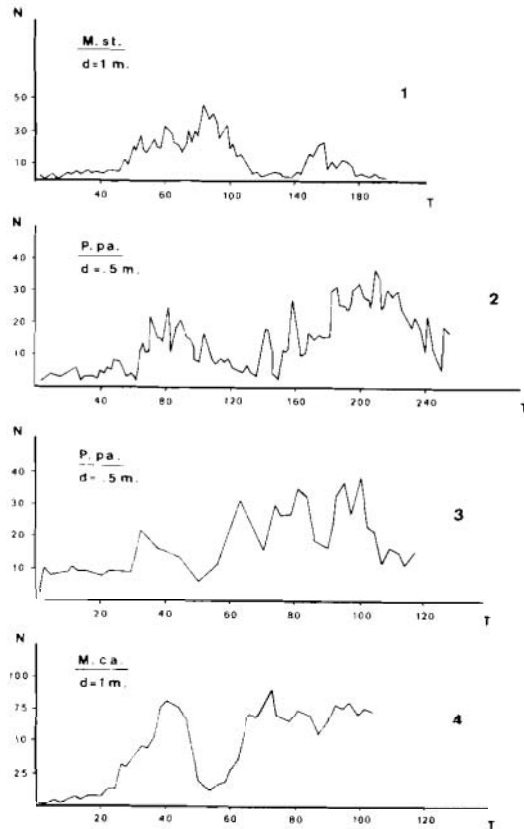


FIGURA 2. En abscisas, el tiempo en minutos; en ordenadas, el número de individuos. Casos atípicos en *Messor structor*, *Pheidole pallidula* y *M. capitatus*. En los cuatro casos el cebo persiste durante toda la experiencia. d = distancia nido-cebo.

En abscisses, le temps en minutes; en ordonnées, nombre d'individus. Cas non-communs chez *Messor structor*, *Pheidole pallidula* et *M. capitatus*. Dans les quatre cas, l'appât persiste pendant toute l'expérience. d = distance nid-appât.

La existencia de casos atípicos (fig. 2) puede deberse, entre otras causas, a las condiciones de laboratorio bajo las que se realizaron las experiencias, a ser especies con mecanismos de

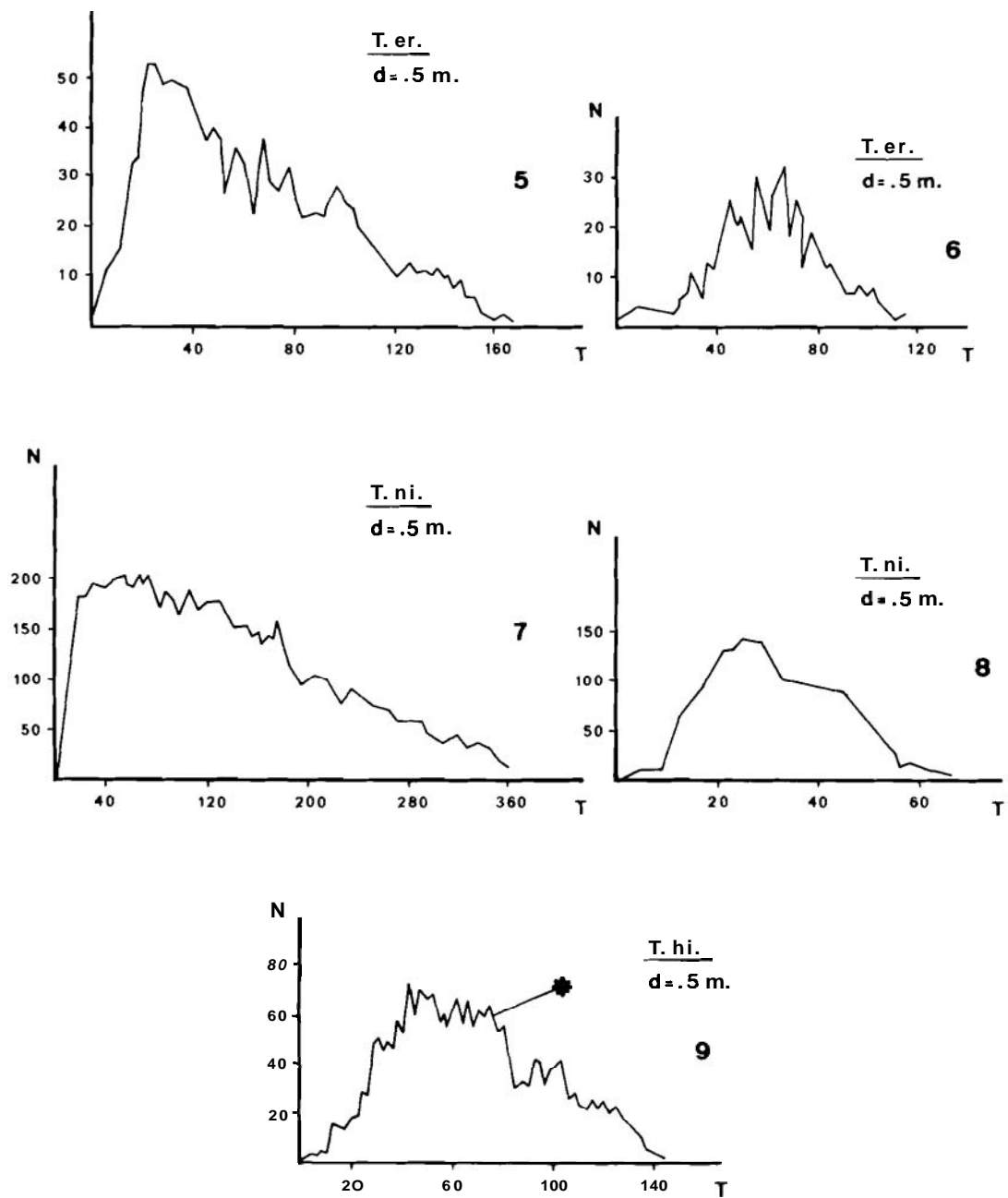


FIGURA 3. Como en la figura 2. En los casos 5, 6, 7 y 8, el cebo perdura durante toda la experiencia. En el caso 9, el cebo es retirado en el instante marcado por el asterisco (min 82). *Tapinoma erraticum*, *T. nigerrimum*, *Tetramorium hispanicum*; d = distancia nido-cebo.

Comme dans la figure 2. Dans les cas 5, 6, 7 et 8, l'appât persiste pendant toute l'expérience. Dans le cas 9, l'appât est retiré au moment indiqué par l'astérisque (min. 82). *Tapinoma erraticum*, *T. nigerrimum*, *Tetramorium hispanicum*; d = distance nid-appât.

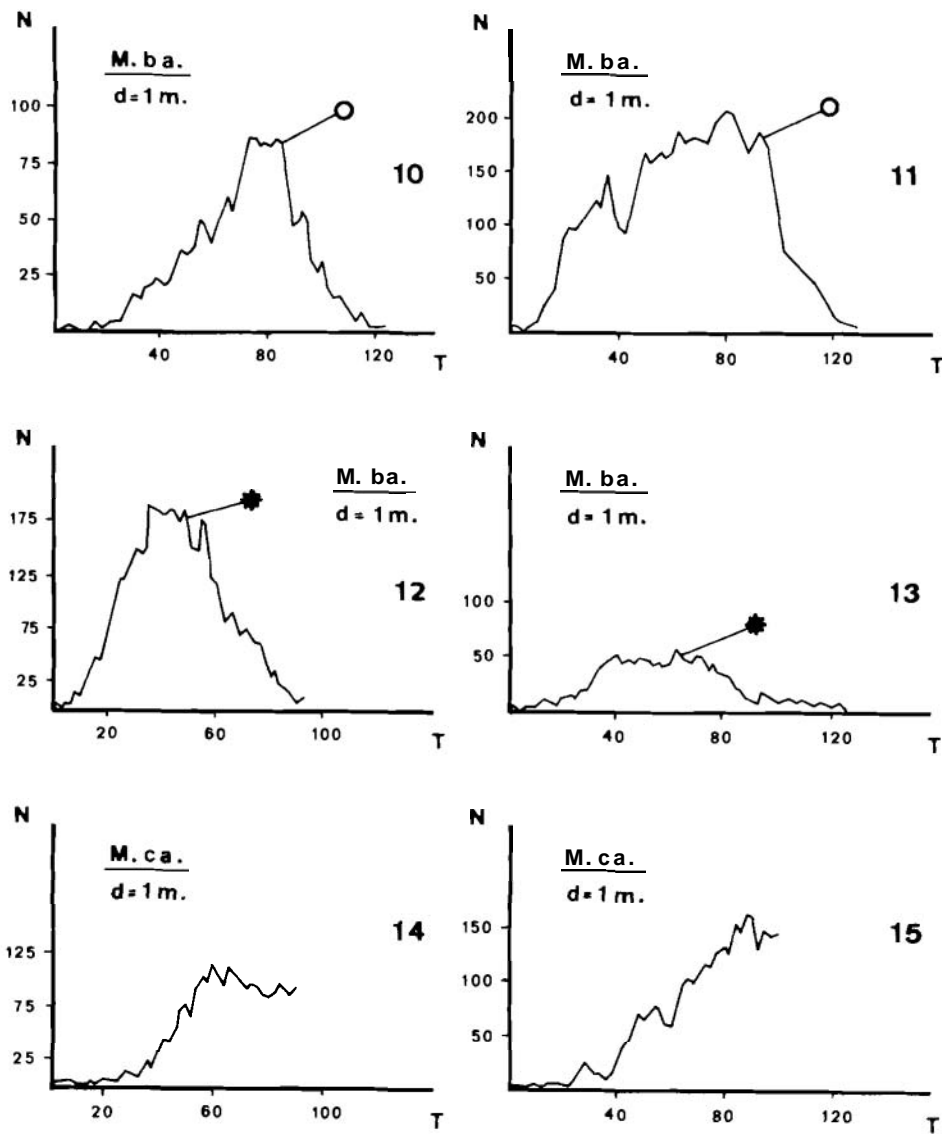


FIGURA 4. Como en la figura 2. En los casos 10 y 11, el cebo es agotado por la colonia en el instante señalado con un círculo. En los casos 12 y 13, el cebo es retirado artificialmente en el instante señalado con un asterisco. En los casos 14 y 15, el cebo perdura durante toda la experiencia. *Messor barbarus*, *M. capiratus*; d = distancia nido-cebo.

Comme dans la figure 2. Dans les cas 10 et 11, l'appât est achevé par la colonie au moment indiqué avec un cercle. Dans les cas 12 et 13, l'appât est retiré artificiellement au moment indiqué par un astérisque. Dans les cas 14 et 15, l'appât persiste pendant toute l'expérience. *Messor barbarus*, *M. capiratus*; d = distance nid-appât.

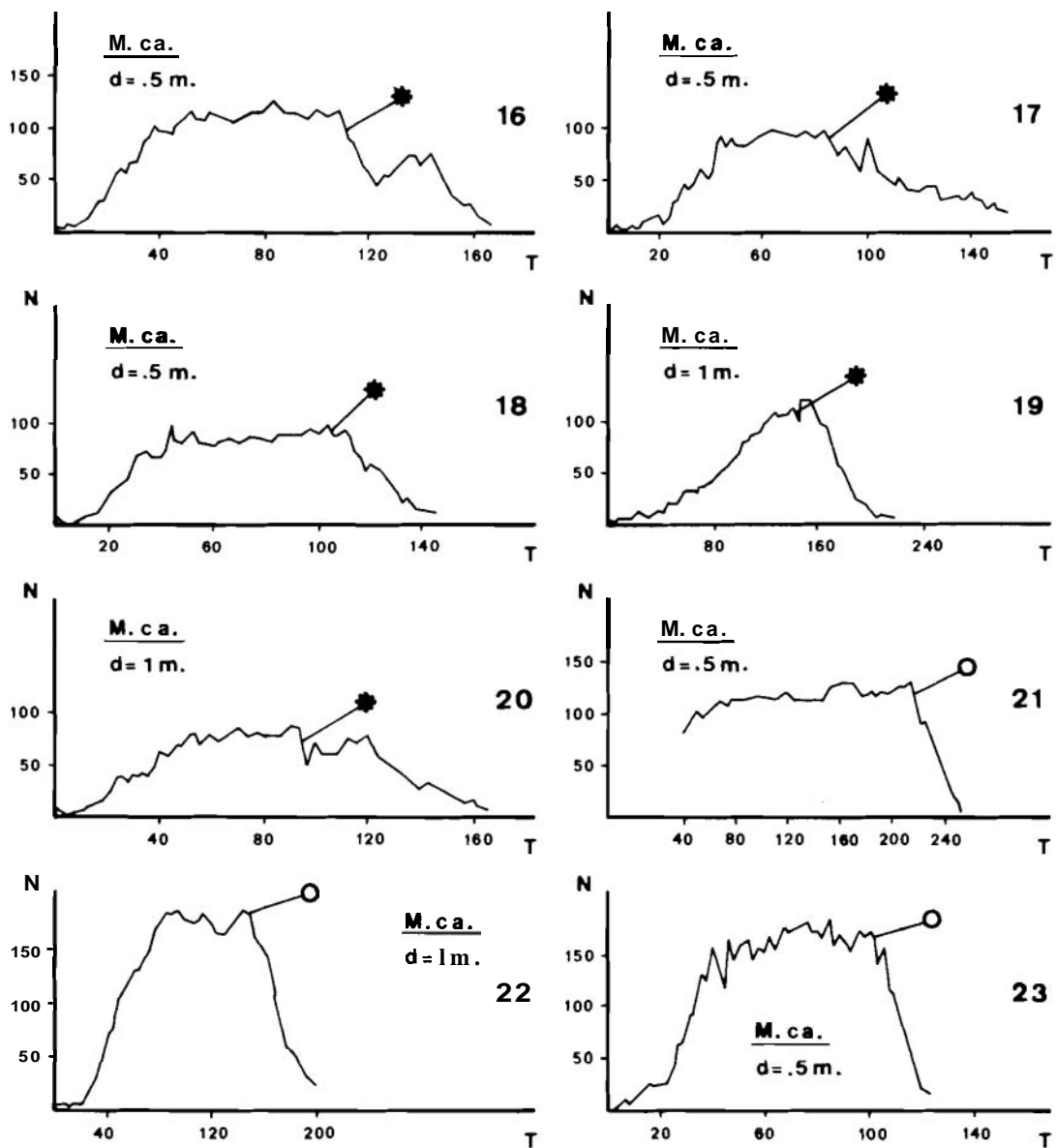


FIGURA 5. Como en la figura 2. Con un asterisco se señala el momento en que el cebo es retirado artificialmente (casos 16, 17, 18, 19 y 20), y con un círculo cuando es agotado por la colonia (casos 21, 22 y 23). *Messor capitatus*; d = distancia nido-cebo.

Comrne dans la figure 2. Avec un astérisque on indique le moment où l'on retire l'appât artificiellement (cas 16, 17, 18, 19 et 20) et avec un cercle lorsqu'il est achevé par la colonia (cas 21, 22 et 23). *Messor capirarus*; d = distance nid-appât.

pecoreo distintos del modelo aquí propuesto, o a causas puramente accidentales (bien por el ambiente, bien por efecto de incidencias experimentales).

En los casos en que las curvas de reclutamiento se aproximan a la teórica esperada, se observa un rápido crecimiento inicial del número de individuos en el cebo, poco tiempo después de haber sido localizado éste. La respuesta parece más explosiva en *Tapinoma* (fig. 3) que en *Messor* (figs. 4 y 5), aproximándose, en cualquier caso, a un crecimiento de tipo logístico. Esta uniformidad de la fase ASC supone una respuesta numérico-estructural bien definida por parte de la sociedad, ante la motivación que supone una fuente de alimento. La situación anterior hace pensar en la eficacia de este tipo de respuesta, independientemente de los mecanismos intrínsecos del sistema que conducen a dicha respuesta, que son, sin duda, diferentes en las distintas especies (BLUM, 1974: COURRET & PASSERA, 1979, CAMMAERTS, 1980: LYNCH *et al.*, 1980: PASTEELS *et al.*, 1982).

A partir de un valor máximo del número de individuos sobre el área de recuento, las gráficas registran una serie de oscilaciones sobre dicho valor. Estas oscilaciones observadas en la fase EST son, en general, de menor amplitud en *Messor* y *Tetramorium* (figs. 3, 4 y 5) que en *Tapinoma* (fig. 3) y, en el género *Messor*, menores en la *M. capitatus* que en *M. barbarus*. Asimismo, la duración de esta fase es diferente en *Messor* (más larga) que en *Tapinoma* (más corta), lo que podría responder a distintas estrategias de pecoreo puestas en juego por las especies. Así, en las especies del género *Messor* (régimen alimentario fundamentalmente granívoro) el alargamiento de la fase EST (figs. 4 y 5), en presencia de cebo, se acoplaría al ciclo circadiano de éstas (ACOSTA *et al.*, en prensa a). En las especies del género *Tapinoma*, la distribución más aleatoria de los recursos explotados por estas especies (régimen más polífago) podría explicar la mayor intensidad y menor duración de su reclutamiento, una fase ASC de mayor pendiente, y una fase EST poco duradera (fig. 3) (PASTEELS *et al.*, 1982: VERHAEGHE & DENEUBOURG, 1983; VERHAEGHE *et al.*, 1984: CHAMPAGNE *et al.*, 1984).

Respecto a la fase final, los tres tipos de experiencias realizadas (persistencia de cebo, extinción de éste por la colonia y retirada artificial del mismo) muestran diferentes tipos de desconexión.

En el primero de los casos (presencia de cebo) se dan dos situaciones:

— Experiencias en laboratorio. El descenso

del número de individuos en el cebo (fase REL) es más lento, con la pendiente de dicha fase más suave (fig. 3, experiencias 5, 6, 7 y 8. En la experiencia 9, antes de ser retirado el cebo, se detecta una cierta relajación).

— Experiencias en el campo. En ningún caso se observa una disminución del número de individuos en el cebo (fig. 4, experiencias 14 y 15), siendo la fase anterior (EST), en general, de larga duración (véase fig. 5, experiencias 21, 22 y 23).

La fase de relajación (REL) observada podría deberse, además de las razones ya aducidas, a la migración de los individuos que se encuentran pecoreando en el cebo a nuevas fuentes (DENEUBOURG *et al.*, 1983: VERHAEGHE *et al.*, 1984). Pero dicha fase de relajación, detectada en *Tapinoma* y *Tetramorium*, cuenta con la objeción posible de referirse únicamente a datos de laboratorio.

En el segundo caso (extinción del cebo por la colonia), el descenso del número de individuos (fase DES,) se realiza de una forma drástica (figs. 4 y 5). La prontitud de la recuperación de los individuos invertidos en la explotación de una fuente de alimento por parte de la sociedad resulta indudablemente tan importante como la intensidad del reclutamiento: si esta recuperación no se produce de forma rápida, parte de la colonia será expuesta inútilmente a los riesgos que conlleva la actividad en el exterior (ACOSTA *et al.*, en prensa b).

Por lo que respecta al tercer tipo de experiencia (retirada artificial del cebo), se aprecia un descenso inicial del número de individuos (fase DES,) seguido de una recuperación poco duradera, volviendo a disminuir de una forma más o menos continuada con el tiempo (figs. 3, 4 y 5). El primer descenso del número de individuos podría atribuirse a la perturbación ocasionada al retirar el cebo. Posteriormente, la recuperación parcial de esta caída podría estar relacionada con procesos de inercia (memoria individual), que interfiriesen con los mecanismos de recuperación que la sociedad parece poseer a la vista de los datos de la fase DES,. En cualquier caso, la duración de la fase DES, tiende a ser mayor que la fase DES. producida en el segundo tipo de experiencias. Esta respuesta es observada tanto en el campo como en el laboratorio.

En lo que hace referencia a la distancia cebonido, las diferentes especies y colonias aquí estudiadas muestran una indiferencia a esta variable en el proceso de pecoreo.

CONCLUSIONES

La existencia de un reclutamiento en grupo, es decir, el hecho de que un individuo involucre a un grupo de individuos de su propia colonia en la recolección de alimento, ha sido comprobada en los casos estudiados aquí. De ellos, existen dos expresiones numéricas para recuentos periódicos de la población en el área del cebo: unos típicos, que permiten distinguir con claridad tres fases (fig. 1), y otros atípicos, en los que esta consideración no es posible.

Los casos atípicos quedan excluidos del objetivo de este estudio y sólo son mencionadas algunas causas que los explican. Los casos típicos, con fase ascendente, estable y descendente, son discutidos en detalle.

Las primeras fases en estos últimos responden a una expresión logística en la que intervienen las tasas de reclutamiento (número de individuos reclutables por cada individuo reclutador) y el tamaño de la población reclutable.

De las dos primeras fases (ASC y EST), la que presenta mayores diferencias es la denominada fase estable, con mayores oscilaciones y menor duración en los experimentos realizados en laboratorio y que incluyen las especies de régimen omnívoro. Para los restantes (experiencias de campo sobre especies granívoras) esta fase resulta muy dilatada, lo que origina una explotación exhaustiva del recurso.

Para la fase descendente pueden diferenciarse también las experiencias de laboratorio de las de campo. Únicamente en las primeras aparece (para períodos de estudio inferiores a 6 horas) una fase descendente —de relajación— en presencia de cebo.

La desconexión nido-cebo se realiza de diferente forma según este último sea acabado por la colonia o retirado artificialmente. En el primer caso, la desconexión se produce más abruptamente que en el segundo. En este último, aparece además otro efecto que retarda la desconexión nido-cebo, y es la existencia de «rebotes» tras un inmediato descenso del número de individuos. Estas consideraciones permiten suponer la existencia de algún mecanismo de control (en el que no se excluían procesos de comunicación) que respondiesen a la cantidad de recurso en el área del cebo.

BIBLIOGRAFÍA

ACOSTA, F. J., FERRADAS, M. A. & ZORRILLA, J. M.

- (en prensa a). La competencia intraespecífica como causa de estabilidad en las rutas preferenciales de *Messor capitatus* (Latr. 1798). *Studia Oecologica*, 83.
- ACOSTA, F. J., OÑATE, M. & FERRADAS, M. A. (en prensa b). El nesgo como principio conservador del reparto funcional en sociedades de *Camponotus cruentatus* (Latr. 1802). I: Polimorfismo y edad. *Graellsia*.
- BARONI URBANI, C. 1979. L'écologie des fourmis: problèmes et perspectives. C. R. *UIEIS St. Française; Lausanne*, 7-8 sept.: 1-15.
- BLUM, M. S. 1974. Myrmicine trail pheromones: specificity, source and significance. J.N.Y. *Entomol. Soc.*, 82: 141-147.
- CAMMAERTS, M. C. 1980. Systemes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis* (Hym., Form.). *Insec. Soc.*, 27: 328-342.
- COURET, H. & PASSERA, L. 1979. Marquage des pistes alimentaires chez trois espèces de *Dolichoderinae* (Hym.:Form.): *Tapinoma erraticum* (Latr.), *Tapinoma nigerrimum* (Nyl.) et *Iridomyrmex humilis* (Mayr.). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13 Ser., 1: 39-48.
- CHAMPAGNE, P., DENEUBOURG, J. L., VERHAEGHE, J. C. & PASTEELS, J. M. 1984. Techniques d'étude des sequences comportementales appliquées a l'analyse du recrutement alimentaire chez les fourmis. *Actes Coll. Insec. Soc.*, 1: 31-37.
- DENEUBOURG, J. L., PASTEELS, J. M. & VERHAEGHE, J. C. 1983. Probabilistic Behaviour in Ants: A Strategy of Errors? *J. Theor. Biol.*, 105: 259-271.
- HERBERS, J. M. 1981. Reliability Theory and foraging by ants. *J. Theor. Biol.*, 89:175-189.
- LYNCH, J. F., BALINSKY, C. & VAIL, S. G. 1980. Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanoderi* and *Aphaenogaster rudis* (Hym.: Form.). *Ecol. Entomol.*, 5: 353-371.
- OSTER, G. F. & WILSON, E. O. 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, N. Y.
- PASTEELS, J. M., VERHAEGHE, J. C. & DENEUBOURG, J. L. 1982. The adaptative value of probabilistic behavior during food recruitment in ants: Experimental and Theoretical approaches. In: *The Biology of Social Insects: 297-301 International Union for the Study of Social Insects*. Westview Press, Boulder.
- VERHAEGHE, J. C. & DENEUBOURG, J. L. 1983. Experimental Study and Modelling of food recruitment in the ant *Tetramorium impurum* (Hym. Form.). *Insec. Soc.*, 30: 347-360.
- VERHAEGHE, J. C., DENEUBOURG, J. L., PASTEELS, J. M. & CHAMPAGNE, P. 1984. De l'analyse des mécanismes individuels aux modeles de comportement global chez les fourmis. *Actes Coll. Insec. Soc.*, 1: 113-119.