



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DEL RITMO CIRCADIANO DE FOTOSENSIBILIDAD
EN HORMIGAS DEL GÉNERO *Camponotus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

GERMÁN OCTAVIO LÓPEZ RIQUELME

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARÍA LUISA FANJUL PEÑA





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Estudio del ritmo circadiano de fotosensibilidad en hormigas del género *Camponotus*

realizado por Germán Octavio López Riquelme

Con número de cuenta 3935368-9 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis

Propietario Dra. María Luisa Fanjul Peña

Propietario Dr. Oscar Castañón Cervantes

Propietario Biol. Julio Alejandro Prieto Sagredo

Suplente M. en C. Rosa Gabriela Castaño Meneses

Suplente M. en C. Elsa Guadalupe Escamilla Chimal

M. L. Fanjul Peña

Oscar Castañón Cervantes

Julio A. Prieto Sagredo

Rosa Gabriela Castaño Meneses

Elsa Guadalupe Escamilla Chimal

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

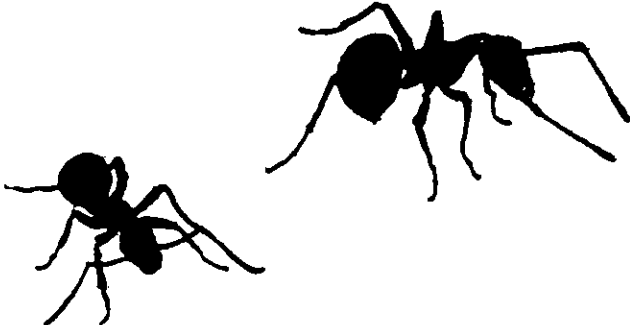
Consejo Departamental de Biología

Edna María Suárez Díaz


Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA



**ESTUDIO DEL RITMO CIRCADIANO
DE FOTOSENSIBILIDAD EN HORMIGAS
DEL GÉNERO *Camponotus***



GERMÁN OCTAVIO LÓPEZ RIQUELME



Este trabajo fue realizado en el Laboratorio de Neurofisiología Comparada del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, bajo la dirección de la Dra. María Luisa Fanjul. Durante su realización, se contó con el apoyo parcial de Proyecto PAPIIT IN-209397, y con la beca de Fundación UNAM para Germán Octavio López Riquelme.

"Estudia la especie de tu elección de todas las maneras que puedas, estipula este enfoque organísmico global. Intenta comprender, o cuando menos intenta imaginar, de qué manera su comportamiento y su fisiología la adaptan al mundo real. Después selecciona un comportamiento que pueda ser separado y analizado como si se tratara de un pedazo de anatomía. Habiendo identificado un fenómeno al que puedas llamar tuyo, prosigue la investigación en la dirección más prometedora. Y no dudes en plantearte nuevas preguntas a lo largo del camino"

Hölldobler & Wilson.
Journey to the ants.

*A mi madre, María Teresa.
A mi padre, Agustín.
No por haberme enseñado el camino,
sino por haberme enseñado a caminar.*

*A mis hermanos Varinia y Alberto.
Nuestras vidas han sido trenzadas,
y esta trenza jamás podrá ser desatada.
Los amo como si tuvieramos en común
el 100% de nuestros genes.*

*A Hilda.
Tanto espacio,
tanto tiempo,
tanta gente...
Qué maravilloso es
que existamos los dos
aquí y ahora... y juntos.*

Agradecimientos

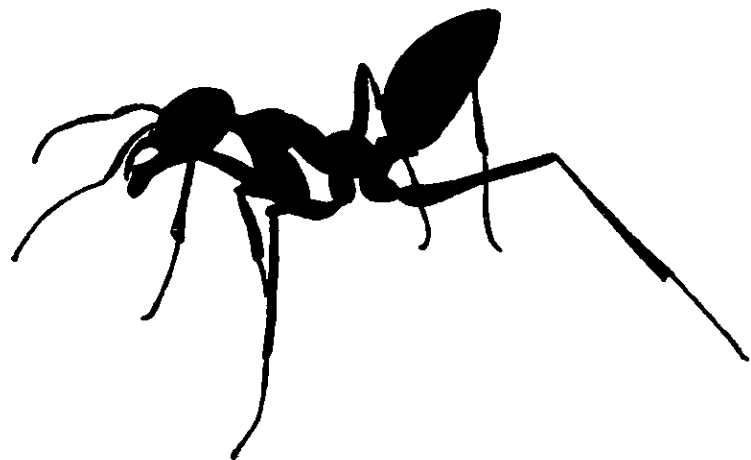
La realización de este trabajo ha sido posible gracias al apoyo de los integrantes del Laboratorio de Neurofisiología Comparada de la Facultad de Ciencias. Principalmente quiero agradecer a la Dra. María Luisa Fanjul quien se vio contagiada por mi interés en el comportamiento de las hormigas y cuyo entusiasmo fue tal que aceptó dirigir mi trabajo y su nave hacia nuevos horizontes de exploración. Fue gracias a ella que esta exploración encontró rumbo, pues debido a su dedicada asesoría, mi interés afectivo por las hormigas se convirtió en investigación científica. Esto sólo puede ser la manifestación de una profunda conmoción causada por presenciar los fenómenos y procesos de la vida. Su entusiasmo por comprender las diversas formas de vida sólo puede resumirse en una palabra: biofilia, amor por la vida.

Quiero agradecer, además, a Julio Prieto (sinodal) por sus comentarios, sugerencias y su apoyo técnico, así como su paciencia al explicarme el manejo del equipo, todo esto ha sido invaluable, no sólo en la realización de este trabajo, sino en mi formación como investigador.

Agradezco también a Oscar Castañón (sinodal), por su trato siempre cordial y educado, y por sus muy valiosos comentarios con respecto a la versión final de esta tesis. Gracias a su ayuda me fue posible organizar el texto de manera que cada idea condujera a la otra y que cada sección justificara a la siguiente, con lo que la importancia de cada una resultó, finalmente, más evidente. La forma final de este trabajo ha sido lograda gracias a sus sugerencias. A Elsa Escamilla (sinodal), quien no soporta las hormigas, agradezco sus correcciones en la revisión de esta tesis (seguramente siempre habrá hormigas en el laboratorio); a Manuel Miranda y a Gisela les agradezco el haberme asistido cuando fue necesario; a Gabriela Castaño (sinodal), con quien comparto el gusto por las hormigas, le agradezco su ayuda, la cual ha sido fundamental en la realización de mi trabajo.

A la Facultad de Ciencias y a los profesores, quienes han participado en mi formación y que han fortalecido, consciente o inconscientemente, mi visión del mundo y que también me han hecho corregirla en aspectos en los que no he estado del todo acertado.

Finalmente quiero agradecer y hacer un reconocimiento especial a los árboles de los que se obtiene la pasta para hacer el papel en el que está impresa esta tesis. Sin ellos, a la cultura humana le hubiera sido más difícil hacerse tan compleja y sofisticada, y su desarrollo seguramente hubiera sido distinto.



ÍNDICE

•AGRADECIMIENTOS.....	9
•ÍNDICE.....	11
• RESUMEN.....	13
1-INTRODUCCIÓN.....	15
1.1-RITMOS BIOLÓGICOS.....	15
1.2-RELOJES BIOLÓGICOS.....	16
1.2.1.Osciladores.....	17
1.2.2.Ritmos, genes y sistema nervioso: el reloj es endógeno.....	19
1.3-HORMIGAS: LOS NIVELES DE ORGANIZACIÓN.....	19
1.4-BIOLOGÍA GENERAL DE FORMICIDAE.....	23
1.4.1.Principales características de la forma de vida de las hormigas.....	23
a) Ubicación taxonómica y características de la especie blanco (<i>Camponotus atriceps</i>).....	23
b) Organización social de las hormigas.....	25
c) Selección por parentesco.....	27
d) El superorganismo.....	28
e) Comunicación en insectos sociales.....	31
i) Comunicación química.....	32
ii) Hormigas y sus glándulas. Especialistas de la química orgánica.....	33
iii) El código mirmeciano.....	33
iv) Olores pasaporte.....	33
1.4.2.Morfología funcional I. Lo que vemos fácilmente: el exterior.....	33
a) Plan corporal.....	33
i) Cabeza.....	34
1.4.3.Morfología funcional II. Lo que no vemos fácilmente: el interior.....	35
a) Organos cefálicos.....	35
b) Organos de los sentidos.....	36
i) Organos sensoriales antenales.....	36
ii) Organos del equilibrio.....	36
iii) La hormiga escucha.....	36
c) Sistema nervioso.....	37
i) El cerebro.....	38
ii) Características importantes del cerebro hormiga.....	42
d) Sistema visual.....	45
i) El ojo de la hormiga.....	45
ii) Partes del ojo compuesto.....	46
iii) Arreglo de las estructuras del ojo compuesto.....	47
iv) Formación de imágenes.....	49
v) Electroretinograma.....	51
1.5-SENTIDO DEL TIEMPO Y RITMOS EN HORMIGAS.....	51
1.5.1.Ritmos de individuos- ritmos de población.....	52
a) Forrajeo.....	52
b) Actividad-reposo.....	54
c) Ciclos reproductivos.....	59
d) Sentido del tiempo y conducta.....	59
i) Polietismo de edad o temporal.....	60
ii) El reloj interno.....	61
e) El sueño de la hormiga.....	63
2-PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	65
3-HIPÓTESIS.....	66
4-OBJETIVOS.....	67
4.1- GENERALES.....	67
4.2- ESPECÍFICOS.....	67
5-MATERIALES Y MÉTODO.....	67
5.1- ANIMALES.....	67
5.2- REGISTRO ELECTRORETINOGRÁFICO.....	67
5.2.1.Electrodos e instrumentación.....	68
5.3- DISEÑO EXPERIMENTAL.....	68
5.3.1.Análisis de resultados.....	69
6-RESULTADOS.....	70
7-DISCUSIÓN.....	76
• Un ritmo endógeno en cada individuo.....	77
• Diferencias entre reinas vírgenes y obreras mayor.....	78

· <i>Variación intraindividual del ritmo</i>	78
· <i>Variación interindividual del ritmo</i>	79
· <i>Los beneficios de un ritmo estable</i>	81
· <i>Sincronización social</i>	82
· <i>Resumen</i>	83
· <i>Perspectivas</i>	83
8·BIBLIOGRAFÍA	87

• RESUMEN

Las sociedades de hormigas constituyen excelentes modelos de investigación biológica debido a su organización social. Uno de los principales problemas para los investigadores es establecer los mecanismos mediante los cuales los individuos colaboran en el complejo comportamiento del superorganismo que es la colonia. Según algunos estudios, los patrones temporales de la colonia emergen de la interacción entre individuos arrítmicos. Paradójicamente, se ha demostrado que, en algunas especies, cada hormiga presenta oscilaciones circadianas de actividad que pueden ser sincronizadas con ciclos diarios de luz-oscuridad y de temperatura. Sin embargo, hasta ahora no se ha reportado la presencia de un ritmo de sensibilidad visual, el cual podría estar relacionado con la ritmicidad individual, con las vías de sincronización individuo-sociedad-individuo y con el sentido del tiempo individual implicado en la orientación visual por compás solar en las actividades diarias de forrajeo en solitario. El objetivo de este trabajo fue investigar, por medio del método de registro electroretinográfico (ERG), la ritmicidad de sensibilidad ocular a la luz en reinas vírgenes (RV) y en obreras mayor (OM) de la hormiga *Camponotus atriceps* (= *abdominalis*) en condiciones de oscilación espontánea, y las probables diferencias del ritmo entre ambas castas.

Los resultados muestran que tanto las OM como las RV manifestaron un evidente ritmo circadiano de sensibilidad visual, además de otras periodicidades (infra o ultradianas). El período medio para OM fue de 23.52 h; en tanto que para RV fue de 23.31 h. La prueba de Bartlett mostró heterogeneidad de varianzas ($B=10.447$; $0.001 < p < 0.005$). Aunque no hubo diferencias significativas en los períodos de ambas castas ($t=0.1589$; $p > 0.5$), los resultados mostraron diferencias (en variabilidad principalmente) en los parámetros del ritmo de sensibilidad a la luz entre las dos castas: a) RV: $A = 3.7 \mu V$; $\alpha/\rho = 0.96$; $DE\tau_{RV}$ (desviación estándar de τ interindividual para RV) = 0.7332; b) OM: $A = 20.5 \mu V$; $\alpha/\rho = 1.39$; $DE\tau_{OM} = 2.56$.

Según los resultados del presente estudio, se concluye que: 1) Las hormigas de la especie *C. atriceps*, tanto OM como RV, presentaron un claro ritmo circadiano de fotosensibilidad. La ritmicidad individual en hormigas podría ser una característica especie-específica. 2) La manifestación de otras ritmicidades (infra o ultradianas) sugiere la existencia de un reloj biológico formado por un sistema multioscilar. 3) Las diferencias en la variabilidad de los parámetros del ritmo circadiano de fotosensibilidad entre OM y RV probablemente se deban a la mayor participación de las OM en actos sociales. 4) La variación intraindividual del período del ritmo circadiano, así como las variaciones interindividuales sugieren la existencia de diferentes subpoblaciones funcionales y es posible que estén relacionadas con la dependencia de las obreras a la densidad de población. 5) Se propone que, a) estas subpoblaciones se acoplen cuando la densidad de cada subpoblación reclutada supere un umbral y/o b) se sincronicen cuando se presente alguna señal social que imponga período a los individuos. Tanto la variación intraindividual como la interindividual, podrían constituir la fuente de la plasticidad temporal y conductual de la colonia de hormigas, de manera que la respuesta a los cambios ambientales pueda ser rápida y con una alta eficiencia.

1-INTRODUCCIÓN

1.1- RITMOS BIOLÓGICOS

La naturaleza es movimiento, cambio, proceso; es decir, la naturaleza es un continuo cambio de estados; entendiendo por estado las propiedades energéticas y materiales que presenta en un momento dado. Para entender y medir el tiempo es necesario relacionar procesos y adoptar uno como marco de referencia para compararlo con otro. Es así que medimos los cambios que suceden en el objeto de estudio respecto de los del marco de referencia o tiempo.

Los seres vivos en tanto que procesos, cambian continuamente. Haldane (1967) distinguió entre procesos moleculares, fisiológicos, ontogénicos, históricos y evolutivos, para clasificar los acontecimientos de interés para los biólogos. De la misma manera, esos procesos corresponden a diferentes escalas de tiempo y están compuestos a su vez por numerosos procesos más rápidos que él mismo. Muchos de ellos son reiterativos o repetitivos y son llamados cíclicos porque los seres vivos y sus componentes, en lapsos más o menos iguales, presentan estados similares. Estos procesos repetitivos son llamados ritmos biológicos, y en general son estudiados en la escala de tiempo ontogénico, es decir, el intervalo de tiempo biológico comprendido entre la vida y la muerte de un organismo.

Un ritmo es una fluctuación regular en algo; en él, hay un patrón repetitivo claramente discernible. Los ritmos biológicos están relacionados con los inevitables y repetitivos cambios ambientales, lo cual proporciona al organismo beneficios en su respuesta a los ciclos de estímulos provenientes del ambiente, ya que las respuestas de los organismos a estímulos ambientales varían críticamente según la fase del ritmo en la que se encuentren.

Sin embargo, no cualquier patrón repetitivo en un organismo vivo es un ritmo biológico endógeno, ya que puede reflejar meramente una respuesta a una señal que proviene del ambiente hacia la unidad biológica en la cual se observa el ritmo. En este caso se trata de un ritmo exógeno, es decir, de la oscilación de un sistema dada por la influencia de perturbaciones periódicas externas, y cuyas oscilaciones, en la entidad biológica, se extinguen si la señal de entrada se vuelve constante. Por el contrario, una de las características definitorias de un ritmo biológico es que persiste, por lo menos durante un tiempo, aun en condiciones constantes, esto indica que los mecanismos generadores del ritmo son inherentes a los organismos, siendo, sin embargo, capaces de acoplarse o sincronizarse con los cambios externos.

Debido al movimiento de rotación y de traslación de la Tierra, los seres vivos que habitan las regiones más superficiales del planeta están expuestos a fluctuaciones periódicas en diversas modalidades de la energía ambiental. Los ritmos biológicos están relacionados con estos cambios, ejerciendo una acción adaptativa de índole anticipatoria que optimiza la relación temporal entre el nivel de la actividad fisiológica y las condiciones energéticas ambientales (Aréchiga, 1976).

Los ritmos se extienden sobre muchas unidades logarítmicas de frecuencia, desde un ciclo por milisegundo a un ciclo por varios años. Además, pueden ser observados en células aisladas, en redes de tejidos y órganos, en organismos completos o sólo en poblaciones (Aschoff, 1981).

Debido a lo anterior, los patrones fisiológicos y conductuales pueden deberse bien a los cambios geofísicos o bien a relojes biológicos internos de los seres vivos. Reconociendo que los ritmos biológicos observados en los seres vivos son considerados internos o endógenos, es necesario tomar en cuenta que el oscilador (u osciladores), es decir, el *reloj biológico* interno, afecta diferentes órganos y sistemas del organismo, así que es necesario, no sólo estudiar el contexto ambiental en el que el ritmo es desplegado, sino que además, para completar el estudio, es necesario considerar el efecto del oscilador en diferentes sistemas.

1.2. RELOJES BIOLÓGICOS

En todas las escalas de tiempo biológico que definió Haldane (1967), existen ritmos. Esos ritmos son variaciones periódicas de procesos fisiológicos de los organismos. Subyacen a esos cambios biológicos rítmicos, mecanismos osciladores generadores de tal ritmicidad, por lo tanto, los ritmos son endógenos y existen aun independientemente de las variaciones repetitivas del ambiente.

La idea de un oscilador endógeno generador de ritmos, surge del hecho de la persistencia de tales ritmos aun bajo condiciones constantes, siendo ésta, una propiedad fundamental de los ritmos biológicos. Coleman (citado en Binkley, 1990) ha definido un reloj biológico como "un sistema fisiológico innato capaz de medir el paso del tiempo en un organismo viviente". Claro está que, así como no existe figura sin campo sino que cada cosa crea su propio espacio, es decir, remodela el campo y a su vez es remodelada por él, no se considera que exista algo así como un intervalo fijo de tiempo independientemente del sistema al que se refiere. Por lo tanto, precisamente como no existe figura sin campo, tampoco existen únicamente los relojes biológicos aislados del ambiente o del organismo del cual forman parte, sino que están íntimamente relacionados, puesto que, aunque los ritmos persistan en condiciones ambientales uniformes, esto no implica que el ambiente no influya sobre ellos ni que no haya intervenido en su desarrollo evolutivo, ya que las variaciones ambientales periódicas constituyen señales que sincronizan los ritmos.

Los relojes son considerados como osciladores fisiológicos que comprenden procesos metabólicos que rigen la ritmicidad. Los ritmos endógenos son considerados análogos a osciladores de sistemas activos que se automantienen (Aschoff, 1981). Por lo tanto, el estudio de la ritmicidad en los seres vivos no implica necesariamente el estudio directo de los osciladores o relojes biológicos, sino también sus efectos fisiológicos rítmicos, lo cual es una aproximación a los relojes, ya que puede proveer información acerca de la localización del oscilador biológico marcapaso o reloj que rige la ritmicidad circádica; del acoplamiento entre dicho oscilador y los efectores, así como del acoplamiento entre oscilador y el ambiente.

Con algunas excepciones aun discutibles, todos los seres vivos expresan ritmos relacionados con el movimiento de rotación de la Tierra y sus consecuencias en el cambio de las radiaciones electromagnéticas provenientes del sol. De este modo, todas las variables fisiológicas fluctúan a lo largo del ciclo de 24 horas. Los ritmos con períodos (o longitud del ciclo $\tau = 1/F$, donde F es la frecuencia) endógenos que presentan un valor en un intervalo entre 20 y 28 horas son conocidos como ritmos circadianos (de las palabras latinas *circa*, que significa cerca; y de *dies*, que es día), es decir, eventos repetitivos aproximadamente cada 24 horas, y que al ser sometidos a señales ambientales de tiempo, pueden sincronizarse y presentar entonces, un período de 24 horas. Los ritmos con períodos menores de 20 horas son llamados ultradianos, y aquellos con períodos mayores a 28 horas son infradianos.

Los ritmos circadianos continúan su oscilación aun en condiciones constantes, tanto de iluminación (luz constante: LL, del inglés light; u oscuridad constante, DD, del inglés dark) como de temperatura. A esto se le llama oscilación espontánea. El período del ritmo en oscilación espontánea depende de la especie, del individuo y de su estado fisiológico, de las condiciones ambientales, y de su historia, sin embargo, es muy estable aun bajo condiciones variables (Pittendrigh, 1981). Algunos ritmos pueden desaparecer, quizá debido a un desacoplamiento del ritmo o a la desincronización de varios osciladores (Aschoff, 1981).

Los ritmos circadianos pueden ser sincronizados con procesos periódicos externos cuya frecuencia sea cercana a la del oscilador responsable de la ritmicidad circadiana. Las señales ambientales que pueden sincronizar un ritmo, es decir, aquellas que pueden ser utilizadas como referencia temporal, son las que muestran regularidad. Estas señales se conocen como Zeitgebers (alemán para

sincronizadores de tiempo) o sincronizadores. El principal sincronizador circadiano, debido a sus características de regularidad, es el ciclo de luz-oscuridad (LD). Cuando un oscilador circadiano es sincronizado por un ciclo LD con período T , el período del oscilador (τ) cambia de τ a $\tau^* = T$ (Pittendrigh, 1981). No obstante, existen sincronizadores no fóticos, como la temperatura y las interacciones sociales (que pueden involucrar contacto físico, sonido, sustancias químicas, etc.) que, aunque con menor potencia, actúan sobre los organismos y participan en la regulación de ciertos ritmos biológicos.

Se han propuesto dos mecanismos acerca de la influencia del sincronizador sobre el oscilador: 1) el sincronizador ejerce una influencia continua, y 2) el oscilador ejerce una influencia discreta o momentánea. Según los estudios, ambas propuestas han sido soportadas por evidencias experimentales (Pittendrigh, 1981).

Los ritmos biológicos pueden ser caracterizados por cinco parámetros: 1) el período (τ), que es el tiempo en el que se completa un sólo ciclo; 2) la fase, que es un valor instantáneo de una variable rítmica en un tiempo fijo; 3) la frecuencia, que se refiere al número de veces que un ritmo se repite en un tiempo dado y es expresado como el recíproco del período; 4) la media de un ritmo, la cual se define como el nivel promedio, medido en las unidades apropiadas, sobre un período de al menos un ciclo, y 5) la amplitud, que se define como la distancia de la cresta a la media.

1.2.1. Osciladores

Según Binkley (1990), el reloj u oscilador debe cumplir con algunas características:

1.- El reloj biológico es endógeno a los organismos. Esto deriva de las observaciones de persistencia de un ritmo (el efecto del reloj) bajo condiciones ambientales constantes.

2.- Un reloj biológico es casi independiente de la temperatura o compensa los cambios de temperatura. Al aumentar la temperatura, también lo hace la velocidad molecular promedio, incrementándose el número de colisiones y por lo tanto el de interacciones moleculares; el resultado es el aumento en la velocidad de las reacciones. Ya que los mecanismos generadores de la oscilación del reloj biológico son de índole fisiológica, es necesario mantenerlos independientes del efecto de la temperatura o compensar los cambios provocados por incrementos o decrementos en ella.

3.- Según Binkley, se considera al reloj biológico como un cronómetro que es consultado continuamente. De esta manera, un organismo puede ubicarse temporalmente al consultarlo. Sin embargo, aunque el oscilador o reloj biológico tenga una localización más o menos definida, no es una parte distinta del organismo, sino que es aun el organismo y, por lo tanto, el devenir de él es el propio tiempo, y la oscilación es un mecanismo fisiológico que compara procesos internos y externos, de manera que los procesos internos de oscilación emulan alguna oscilación externa. Además, el propio reloj debe modificarse a lo largo de la ontogenia del organismo puesto que no es un mero cronómetro que siempre comenzará un nuevo ciclo desde el mismo punto que el ciclo anterior. Esto significa que los relojes biológicos no comienzan de cero cada ciclo, sino que su relativo inicio o recomienzo está en el principio de su ontogenia, y que durante el desarrollo el reloj cambia o se le "acaba la cuerda". Por ejemplo, Du Nouy (citado en Halpern, 1992) estudió el tiempo que tarda la cicatrización en humanos de diferentes edades, encontrando que la velocidad de cicatrización disminuye conforme aumenta la edad. Según sus resultados, Du Nouy considera que el tiempo transcurre diferente para cada individuo. Esto concuerda con lo mencionado anteriormente de que el tiempo es inherente a los sistemas y sus campos y no es una entidad absoluta y aislada de ellos.

4.- Todo reloj biológico es susceptible de sincronizarse con los eventos ambientales. Según la consideración hecha en el punto 3, esta es la principal función o papel del reloj, ya que, el reloj, así como el ritmo generado por él, es necesario para la conservación de la homeostasis ya que, un organismo responde diferencialmente a los estímulos ambientales según la fase del ritmo en la que se encuentra. Así, el reloj biológico prepara a los organismos para responder ante los eventos ambientales. El reloj, de esta manera, tiene una función anticipatoria. Este ritmo estará sincronizado o en fase con las fluctuaciones cíclicas del ambiente. Además, los parámetros fisiológicos, así como las respuestas al ambiente, cambian según la cantidad de pulsaciones u oscilaciones propias en el organismo, es decir según su edad.

Los subsistemas de los organismos que presentan ritmicidad, son vías de salida de el reloj biológico, el cual, es de suponerse que tenga un sustrato físico, si no localizado discretamente, sí formando parte del organismo. Para investigadores como Pittendrigh y Aschoff, el reloj biológico se refiere a estructuras orgánicas que funcionarían como marcapasos capaces de imponer período y fase a los procesos orgánicos, mientras que para otros como Halberg y Reinberg, las propiedades que definen al reloj biológico son el resultado de la interacción de múltiples procesos fisiológicos oscilatorios, donde la participación de estructuras específicas se limita al ajuste de fase entre los diversos procesos. Así, el concepto de reloj biológico, engloba dos tipos de osciladores:

1.- Aquellos identificables como entidades físicas discretas y diferenciables del resto del organismo.

2.- Aquellos que se presentan como una propiedad emergente a partir de la interacción de elementos interconectados en asas de retroalimentación negativa.

Aquí, será considerado lo emergente no en el sentido filosófico de ignorancia transitoria (ver Álvarez Leefmans, 1998). Desde este punto de vista, el que una propiedad sea considerada como emergente depende del nivel de conocimiento científico que se tenga de la naturaleza de las partes que constituyen un sistema. Gordon (1991), en sus comentarios sobre el trabajo de Cole de 1990, sostiene un punto de vista similar al filosófico cuando dice: "...el patrón [...] podría ser emergente si no pudiera ser explicado en términos de interacciones entre hormigas de la colonia". Por el contrario, aquí se considerará emergente no como una llamada de atención acerca de la comprensibilidad o incomprensibilidad de las propiedades de algunos sistemas, sino, como dice Casti (citado en Álvarez Leefmans, 1998), la propiedad que resulta de las interacciones complicadas entre los componentes de un sistema. Así, como dice Bunge (1988), todo sistema posee propiedades emergentes, es decir, propiedades que no poseen sus componentes. Esta aclaración es fundamental ya que las sociedades son sistemas muy complejos, donde la interacción entre componentes "simples" produce complejos comportamientos del sistema completo. Sin embargo, cada componente de un sistema complejo, puede ser, a su vez, un sistema complejo cuyas propiedades emergen de sus componentes.

Según Friesen (1984) deben estar presentes en cualquier expresión rítmica: 1) algún conductor exitatorio el cual debe activar el sistema; 2) un sistema oscilador debe incluir un proceso restaurativo que regrese el sistema oscilante hacia un estado estable; 3) debe haber algún proceso que, como la inercia en los sistemas físicos, conduzca al sobrepaso del valor del estado estable. Para muchos osciladores biológicos, el proceso que provee ese sobrepaso es el retraso.

Dos elementos esenciales de un oscilador son: 1) una asa de retroalimentación inhibitoria, la cual incluye una o más variables oscilantes, y 2) una fuente de retraso en esa asa de retroalimentación la cual incluye una variable oscilante para sobrepasar un valor de estado estable. Cualquier variable oscilante debe tener dos señales de entrada, una exitatoria que aumenta su valor y una inhibitoria, la cual la reduce.

1.2.2. Ritmos, genes y sistema nervioso: el reloj es endógeno

El sistema nervioso no sólo está influido por la ritmicidad circadiana, sino que además interviene en su regulación, y en muchos casos se han identificado estructuras nerviosas centrales las cuales son responsables de la expresión autónoma del ritmo circadiano (Reichert, 1992). Se ha demostrado que en el sistema nervioso central de algunos vertebrados, existe un marcapaso circadiano principal; específicamente, el núcleo supraquiasmático (NSQ). Martin Ralph logró cambiar los ritmos de actividad circadiana de un hámster normal a base de trasplantar tejido del NSQ desde un hámster mutante con un ritmo inusualmente corto (citado en Coveney & Highfield, 1993). La información sensorial puede acoplar la actividad endógena del ritmo a los ciclos diarios naturales.

Se han identificado varias mutaciones que afectan los ritmos biológicos en diferentes organismos. Los estudios más importantes al respecto son los realizados con mutaciones del gen *period* (*per*) en *Drosophila*. Cuando se elimina totalmente este gen, los únicos defectos observados en el organismo aparecen sólo en sus ritmos, lo cual sugiere que el gen *per* esté solamente relacionado con los ritmos biológicos. Los ritmos que afecta la mutación del gen *per* son los ritmos diarios de actividad locomotora y eclosión de los adultos tras la metamorfosis, así como a los ritmos ultradianos. Los mutantes son completamente arrítmicos. Un alelo denominado de "día largo" produce una ampliación del período del ciclo, alargándose hasta las 28 horas; dos alelos de "día corto" reducen el período hasta 19 horas en un caso y hasta 16 en otro.

El producto del gen *per* es una proteína nuclear que no se parece a factor de transcripción alguno. La síntesis y acumulación, tanto del ARNm como de la proteína sigue un ritmo circadiano. Cuando la proteína está presente en el núcleo, la transcripción se desactiva; si está ausente la transcripción se activa. Así, la proteína sirve de elemento de retroalimentación para su propia expresión. Aunque el gen *per* se expresa ampliamente en el sistema nervioso y en otros tejidos de la mosca, su papel en el establecimiento de los ritmos circadianos parece estar restringido a un grupo de neuronas situadas muy cerca de los lóbulos ópticos. La oscilación de la transcripción, controlada por *per*, puede a su vez controlar la secreción de otra molécula que actúe como señal eferente del reloj biológico (Kandel et al., 1997).

I.3. HORMIGAS: LOS NIVELES DE ORGANIZACIÓN

Es posible dedicarse a la investigación biológica comenzando con marcas de salida y metas distintas. Algunos investigadores conciben problemas que pueden ser resueltos explorando la naturaleza, y escogiendo de ella un sistema modelo con ciertas ventajas y que mejor servirá como muestra de tal o cual fenómeno. Otros investigadores ven a cada especie como poseedora de problemas y respuestas propias de ella desarrollados a lo largo de la evolución, y escogen, para estudiar, una especie que les gusta, que les interesa intelectual y emocionalmente. Ninguno de los dos métodos es mejor que otro, corresponden a intereses distintos, y ninguno aporta más o mejor conocimiento que otro, esto depende del investigador.

Los *mirmecólogos* (del griego *myrmex*, hormiga; *logos*, entendimiento a través del estudio), generalmente, no son sólo entomólogos que han seleccionado por casualidad al grupo de las hormigas para especializarse en ellas. Los mirmecólogos no estudian a un insecto más de entre las 751,000 especies que existen, sino que su interés estriba en entender el misterio de la compleja organización del hormiguero, interés que muy probablemente ha surgido de la observación a muy temprana edad de algún populoso nido debajo de una roca o de un tronco podrido.

La causa de la fascinación del hombre por las hormigas radica en su peculiar estilo de vida que nos hace reflexionar acerca de los paralelos que en la naturaleza existen, pues muchos de los aspectos de la vida de las hormigas nos recuerdan a nosotros mismos. Estos minúsculos y pululantes insectos nos apasionan y desde hace mucho tiempo han sido objeto de comparaciones entre sus sociedades y la nuestra. Hay muchos animales que motivan a muchas personas a estudiarlos por interés, por gusto, por pasión; de entre esos animales están las hormigas. Los mirmecólogos no estudian a las hormigas como otros insectos más, su pasión difiere de la de los entomólogos; los miremcólogos desean, ansían entender la misteriosa organización de las hormigas, su obsesión nace de haber presenciado la compleja actividad de un nido, su estructura, la seguridad de sus miembros al ejecutar tareas de grupo durante el forrajeo, la defensa o la construcción. Quizá sea la persistencia de algún rasgo infantil que nos hace desear ser parte de ese pequeño y maravilloso mundo hormiguesco.

Sin embargo, además del interés afectivo personal, existen muchas razones por las cuales estudiar la vida social de las hormigas en cualquiera de sus niveles, desde fenómenos internos en cada individuo, hasta los complejos comportamientos como las incursiones esclavistas de la *Polyergus rufescens*, la cual captura pupas de otra especie para que cuando nazcan los adultos actúen como obreras "esclavas", fenómeno llamado dulosis.

Con aproximadamente más de 100 millones de años de existencia, las hormigas se han diversificado dentro de un esquema social que, aunque presenta variaciones entre las subfamilias, esencialmente su forma de vida se ha conservado. En el hormiguero podemos estudiar el individuo como parte de un todo mayor, y al sistema completo del que forma parte, es decir, los niveles de organización.

Si consideramos de entrada el número de hormigas que existe en cualquier momento dado y que es de diez mil billones (Hölldobler & Wilson, 1995), reconoceremos, inmediatamente, en las hormigas, un grupo importante debido a su abundancia e impacto sobre la biosfera. Ellas participan en el aspecto y funcionamiento de la biósfera. Su estudio nos permite asomarnos a los secretos de la vida social como un fenómeno natural, además puede arrojar luces en la comprensión del funcionamiento de sistemas biológicos complejos.

La importancia de las hormigas para la biosfera radica en que: son muy numerosas; ejercen una fuerte acción sobre la vida y evolución de muchas especies; son de las principales especies controladoras de las poblaciones de insectos en todo el mundo (por ejemplo, una colonia de *Eciton burchelli* es capaz de recolectar cotidianamente 100,000 presas animales); realizan la importante labor de reciclamiento de materia orgánica al llevar a sus presas dentro de sus nidos; participan como dispersores de semillas de muchas plantas; que teniendo aun un mayor efecto como removedores de suelo que las lombrices de tierra. Sin embargo, las hormigas, a pesar de ser, quizá, de los animales más obvios, a veces pasa inadvertido, incluso en los cursos y textos de ecología (y otras áreas), donde a penas se mencionan por alguna u otra de sus curiosidades conductuales como por ejemplo su asociación simbiótica con acacias de algunas especies o el mutualismo entre hormigas del género *Atta* y el hongo que cultivan y del cual se alimentan (por ejemplo ver Krebs, 1985; y Begon et al., 1988).

Eso no es todo. Debido a su edad sobre la Tierra, las hormigas representan un problema (por supuesto para nosotros) evolutivo acerca de su capacidad de desarrollo social y para sobrevivir a desastres geológicos. Su compleja organización social, en la que la colonia es un superorganismo, posibilita un estudio comparativo con los organismos pluricelulares de las capacidades y mecanismos de regulación, división de labores, especialización morfofuncional de los individuos; en resumen, el estudio del desarrollo social o sociogénesis, fenómeno análogo a la morfogénesis en los organismos.

El estudio de las hormigas, que es fundamentalmente el estudio de los niveles de organización y, por supuesto, de los niveles de selección, nos aproxima a la forma en que se autoorganizan los sistemas complejos de los que emergen propiedades de la colonia como un todo y de las cuales carecen sus

componentes aislados, aunque las características individuales de estos participan en la causación del comportamiento global. Esto último, podría ser parte de los resultados más inesperados del estudio mirmecológico, ya que la interacción de incluso miles de sistemas nerviosos plásticos en una colonia de hormigas, puede enseñarnos, no sólo el funcionamiento de un sistema complejo o de un organismo social, sino que además puede arrojar luces sobre el funcionamiento de sistemas complejos como el cerebro humano.

En Hölldobler & Wilson (1990) se presenta una lista sobre los principales tópicos que puede responder el estudio de las hormigas:

- Selección por parentesco y selección en el nivel colonial.
- Competencia en cada uno de los tres niveles: entre individuos de la misma colonia, entre colonias de la misma especie, y entre especies.
- Los efectos de la competencia sobre la estructura de la comunidad.
- La formación de la organización y el desarrollo de sociedades por selección natural.
- La formación de castas por selección natural para crear una "demografía adaptativa", en la cual las distribuciones de edad y tamaño de los miembros de la colonia contribuyen a la aptitud genética de la colonia como un todo.
- La naturaleza de procesos fisiológicos y conductuales reguladores en la organización social.
- Jerarquía y procesos de control.

Además, cada una de las hormigas que componen la sociedad, posee un complejo repertorio conductual plástico, sorprendentes capacidades de memoria y aprendizaje, además de un complejo y fino sentido del tiempo usado durante las expediciones de forrajeo para orientarse y así regresar al nido. En las hormigas, estas capacidades pueden estudiarse en varios niveles, desde el individuo, interacciones de varios individuos hasta la colonia completa. La característica más importante que hace de las hormigas animales especiales para la investigación, es primeramente su organización social y división de labores; después, sus adaptaciones conductuales relacionadas con desarrolladas funciones de aprendizaje y memoria (plasticidad neural), y por supuesto su sofisticado y complejo sistema de comunicación (Gronenberg, 1996).

La plasticidad neural y conductual ya ha sido probada en estudios tanto conductuales (Gronenberg & Peeters, 1993) como histológicos, en los que se demuestra que el sistema nervioso sufre modificaciones morfológicas relacionadas con la edad y con la experiencia (Gronenberg et al., 1996).

Las capacidades de sentido del tiempo y variación periódica de actividad, reproducción, densidad de población, etc., son también muy importantes. Por ejemplo, el polietismo temporal parece estar influido por factores ambientales, pero es posible que exista un reloj interno que modifique la responsividad de las hormigas a diferentes estímulos sociales, lo cual puede resultar en la variación de labores a lo largo de la vida de los individuos. La regulación de los patrones de actividad parece estar relacionada y sincronizada con la interacción de varios individuos considerados arrítmicos o con un patrón de actividad caótico (Cole, 1991a; 1991b; 1992; Miramontes, 1995). Las sociedades de hormigas proporcionan información acerca del surgimiento del patrón colonial de actividad a partir de individuos considerados arrítmicos, sin embargo, como North demostró en 1993, los individuos aislados presentan ritmos circadianos de actividad que pueden ser sincronizados con los cambios de temperatura o por fotoperíodo diarios. Por otro lado, es posible que, al menos en algunos individuos de ciertas especies como en *Cataglyphis bicolor* (Wehner, 1976; 1989), exista un reloj interno (que manifieste un ritmo) en cada individuo, que garantice la sobrevivencia y el éxito al forrajear lejos del nido en terrenos carentes de señales, donde la única forma de orientarse es por medio de compás solar, mecanismo en el cual, por medio de un sentido circadiano de tiempo (probablemente asociado a un reloj biológico interno), se compensa el "movimiento del sol" durante el día. Sin embargo, esta compensación de los movimientos

del sol en algunas hormigas como en *Cataglyphis*; y en *Formica*, (Jander, 1957, citado en Hölldobler & Wilson, 1990) no constituye una evidencia de un ritmo circadiano. Así, parece que podemos retomar la cuestión acerca de la localización del oscilador, que se mencionó anteriormente: ¿son rítmicos cada uno de los componentes de la sociedad? ¿La ritmicidad de la colonia es la suma de las oscilaciones de todos los individuos? ¿de la interacción entre propiedades oscilatorias individuales particulares y diferentes entre sí (incluso propiedades oscilatorias inexistentes) emerge un patrón rítmico? En las sociedades de hormigas, esto podría ser una característica especie-específica, con uno, otro o ambos tipos de propiedades.

Además, si los ritmos de actividad motora están determinados por la interacción entre individuos, y si este patrón determina los picos de actividad, es necesario saber si otros ritmos circadianos son generados por la acción de grupo o si son ritmos inherentes a cada organismo pero regulables por la acción de grupo (zeitgeber sociales). Por ejemplo, las especies con mayor sensibilidad a la luz y con grandes ojos, en general son nocturnas. Cada hormiga presenta tales características, y aunque la manifestación de la actividad este disparada por la interacción entre individuos, deben existir ritmos circadianos en cada individuo relacionados con sus hábitos conductuales en la naturaleza. Es decir, debe haber una predisposición rítmica individual que se exprese bajo los efectos de interacción social. Es posible que sea ventajoso que el patrón de actividad se exprese por interacción, ya que la sociedad debe funcionar como un todo en base a tales interacciones, y si esos hábitos temporales de conducta son disparados por contacto, la colonia siempre se comportará de manera sincronizada y coordinada. Si bien es cierto que la densidad de individuos interaccionantes sincroniza y coordina la acción de la colonia, esto no significa que cada individuo sea completamente arrítmico y se comporte como un autómata computacional, ya que se ha comprobado que su comportamiento así como su probabilidad de activación cambian con el tiempo y con la experiencia (Cole, 1992). Además, si existen ritmos circadianos en cada individuo, deben ser susceptibles de acoplarse a los patrones emergentes de actividad de la colonia completa.

El estudio de ritmos biológicos en insectos sociales proporciona un nivel de complejidad conveniente para el estudio de la dinámica de la interacción entre los individuos; además, permite estudiar el fenómeno a partir de la hipótesis de que los patrones temporales en el nivel colonial no necesariamente son los mismos que los patrones individuales (Cole, 1991b). Todas estas complejas propiedades dependen de cada hormiga, y tienen como sustrato físico el cerebro hormiga, el cual cuenta con aproximadamente medio millón de neuronas (Hölldobler & Wilson, 1995). Es en este diminuto órgano donde el comportamiento individual complejo es generado y controlado.

Hombres y hormigas hemos caminado juntos sobre la superficie de la Tierra durante poco tiempo, apenas unos 200,000 años. Ambos somos los animales más sociales de la naturaleza. No hay coincidencias ni casualidades; los animales dominantes (en el sentido de su impacto sobre la biosfera, ecológica y evolutivamente) de la Tierra, hormigas y hombres, son seres sociales, por lo tanto, no sólo del estudio de la sociedad humana podremos entendernos, sino también hurgando en la naturaleza del desarrollo de la sociedad como un fenómeno natural ampliamente distribuido entre los seres vivos. Estableciendo los principios sociales generales de todas las sociedades, podremos ubicar a la nuestra en un esquema ecológico y evolutivo, donde las leyes del funcionamiento social que descubramos las usaremos para contrarrestarlas cuando no nos convengan. Aun así, las similitudes que pensadores del pasado reconocieron entre ambas sociedades, son superficiales. Ellas son como robots programados para sacrificarse por la colonia, son partes de un organismo mayor. Nosotros no somos partes reemplazables de un sistema mayor; nosotros somos, cada uno, un individuo con aspiraciones y sueños propios en medio de la importancia entre el individuo y la sociedad. Sin embargo, aun así, podemos aprender mucho de las hormigas y de su sabiduría social de más de cien millones de años.

I.4·BIOLOGÍA GENERAL DE FORMICIDAE.

1.4.1. Principales características de la forma de vida de las hormigas

a) Ubicación taxonómica y características de la especie blanco (*Camponotus atriceps*)

Las hormigas, animales clasificados dentro de la clase Insecta (hexápodos), los cuales son los animales más abundantes, son el taxón más abundante del mundo (Wilson, 1963) y con mayor diversidad (a nivel de familia). La sistemática del grupo es la siguiente (Gauld y Bolton, 1988):

Clase: Insecta o Hexapoda.- Artrópodos con tres regiones corporales distinguibles: cabeza, tórax y abdomen; el tórax constituido por tres segmentos apreciables protórax, mesotórax y metatórax; cada uno de ellos con un par de patas.

Subclase: Pterygota.- Insectos que en los dos últimos segmentos del tórax -mesotórax y metatórax- pueden presentar alas.

Orden: Hymenoptera.- Insectos que presentan dos pares de alas membranosas, las mesotorácicas mas grandes que las metatorácicas; antenas formadas por diez o más artejos, presencia en las hembras de un ovipositor que en algunos puede estar modificado como aguijón y este a su vez , en algunos grupos, perdido y transformado en un orificio de veneno; es distintiva la marcada constricción o cintura que presentan en la unión del tórax con el abdomen.

Suborden: Apocrita (himenópteros con cintura tipo avispa)

Infraorden: Aculeata (himenópteros con cintura tipo avispa y con aguijón)

Sperfamilia: Formicoidea (hormigas)

Familia: Formicidae: Hormigas. Las hormigas están clasificadas taxonómicamente en 12 subfamilias incluidas dentro de la familia Formicidae; 11 vivientes y un grupo de extintos:

Subfamilia Sphecomyrminae.

Subfamilia Nothomyrmeciinae

Subfamilia Myrmeciinae

Subfamilia Ponerinae

Subfamilia Dorylinae

Subfamilia Ecitoninae

Subfamilia Leptanillinae

Subfamilia Pseudomyrmecinae

Subfamilia Myrmicinae

Subfamilia Aneuretinae

Subfamilia Dolichoderinae

Subfamilia Formicinae

A la subfamilia Formicinae pertenecen las hormigas *Camponotus atriceps* utilizadas en el presente estudio. Las hormigas de esta subfamilia han perdido el aguijón, el cual está reemplazado por un aparato que eyecta una mezcla de sustancias, incluyendo ácido fórmico y otros ácidos en altas concentraciones, incluso a distancias de centímetros cuando repelen a los enemigos. La abertura de esta estructura es circular y está en la punta del gaster y es llamada *acidóporo*. Esta familia está bien adaptada a la alimentación de néctar. *Lasius*, *Acanthomyops* y *Formica* son los géneros más importantes tanto en el Viejo Mundo como en el Nuevo Mundo. Los primeros dos géneros, viven cuidando rebaños de homópteros de los cuales "ordeñan" sus excreciones azucaradas. A esta subfamilia pertenecen las hormigas "esclavistas" que capturan pupas de otras hormigas que, cuando nacen las obreras adultas,

actúan como miembros de la especie esclavista. *Polyergus* es uno de los géneros más especializados en la forma de vida esclavista (dulosis). Muchas especies del género *Formica*, como *F. rufa*, *F. fusca*, etc., viven en colonias muy numerosas y en asociaciones de colonias llamadas federaciones, las cuales pueden llegar a tener muchos millones de hormigas y miles de reinas reproductoras. Estas hormigas tienen un papel muy importante como "amigas" del hombre y de los bosques al ejercer un fuerte control de insectos defoliadores.

Otras especies muy especializadas son las hormigas odre, las cuales almacenan miel en el buche de compañeras de nido jóvenes, las cuales se llenan tanto del líquido que no hacen otra cosa que servir de almacenes vivientes de la fuente energética alimenticia. Por último, a esta subfamilia pertenece el enorme y cosmopolita género *Camponotus* con más de 1,000 especies. Las hormigas carpinteras pertenecen a este género, y son capaces de horadar los árboles vivos para hacer sus nidos en ellos. Una especialización a esta forma de vida es el subgénero *Colobopsis*, en el cual las obreras porteras presentan una modificación de la cabeza de tal forma que con ella tapan la entrada o salida de los nidos en la madera. Hormigas del género *Camponotus* son usadas como alimento por chimpancés y nativos de África debido a su sabor ácido, mostrando los chimpancés un desarrollado y diversificado gusto. También a esta subfamilia pertenecen las hormigas tejedoras del género *Oecophylla*, las cuales hacen sus nidos uniendo, con la seda de las larvas, las hojas de los árboles donde viven.

- Género *Camponotus*. Es uno de los géneros más grandes de hormigas, con amplia distribución y gran tolerancia ecológica. Se les conoce como hormigas carpinteras porque anidan preferencialmente en madera, aunque muchas especies también lo hacen en el suelo, bajo piedras o en ramas huecas de árboles. Otras especies tejen sus nidos con la seda que producen sus larvas. Son polimórficas; las obreras mayores almacenan sustancias dulces en sus cuerpos. Tienen asociaciones con áfidos, cuyas secreciones azucaradas consumen. Su actividad es principalmente nocturna y a temperaturas bajas (Castaño, 1997).

- *Camponotus atriceps* (= *abdominalis*) Fr. Smith, 1908. Especie neotropical cuya área de distribución se extiende desde México hasta el norte de Argentina. Se compone aproximadamente de 25 subespecies y variedades.

Características de *Camponotus* para obreras (Jaffe, 1993): Son hormigas con 12 segmentos antenales. Tienen ojos que no ocupan más de la mitad de cada lado cefálico. El perfil superior del mesosoma es continuo y parejamente convexo; el propodeo no está hundido más abajo del promesonoto y carece de una sutura entre el mesonoto y el propodeo o ésta tiene poco desarrollo. Las obreras son polimórficas con sutura metanotal usualmente presente; ojos no prominentes y esferoidales. La cabeza de las obreras mayores casi nunca está truncada; las mandíbulas presentan todo el borde mastiador denticulado.

Características de *Camponotus atriceps* (= *abdominalis*): Obrera mayor con un tamaño no superior a los 18 mm de largo. Pronoto sin dientes laterales. Sutura mesoepinotal poco marcada o indistinta (perfil del tórax continuo). Epinoto sin espinas ni tubérculos. Cabeza del soldado ordinariamente con los costados divergentes hacia atrás, o, por lo menos, convexos. Cuerpo sin pelos erectos o con pelos largos; de color más o menos claro (rojo, blanco, amarillo). Epinoto no aplanado. Cuerpo más o menos delgado. Escapos antenales con pelos erectos. Obrera mayor (soldado) con la cara basal del epinoto no más larga que la declive. Escapos espesos y relativamente cortos, alcanzan o sobrepasan un poco el margen occipital de la cabeza. Cabeza lustrosa, su margen occipital completamente liso (Kusnezov, 1951).

b) Organización social de las hormigas

Una "típica" colonia de hormigas está constituida por una madre ponedora, llamada *reina*, y de su progenie de hembras estériles, llamadas *obreras*. A este sistema, se le ha llamado sistema de castas, donde la reina constituye su propia casta (reproductora) cuyo papel es la oviposición. La otra casta, de obreras, se dedica a proveer a la colonia de alimento; cuidado y alimentación a las larvas; construcción, reparación y ampliación del nido y defensa de la colonia contra el ataque de depredadores o de otras hormigas.

La hembra pone dos tipos de huevos: 1) fecundados, de los que se desarrollarán hembras y dependiendo de las condiciones ambientales y de la calidad y cantidad de alimentación serán obreras sin alas o reinas vírgenes o hembras potencialmente reproductoras, las cuales presentarán alas; 2) en algunas épocas (que coinciden con el desarrollo de reinas) pone huevos no fecundados los cuales se desarrollarán en machos alados. Sólo los reproductores, machos y hembras, presentan alas y estos únicamente aparecen en la época durante la cual emprenden el vuelo donde se aparearán: el *vuelo nupcial*. La hembra recibe el esperma del macho y lo almacena en un receptáculo seminal donde será mantenido durante toda la vida de la reina. La hembra controla el paso de espermatozoides hacia los huevos, teniendo la opción de poner un huevo fecundado o no. Posteriormente al vuelo nupcial y a la fecundación, la hembra se arranca las alas, se entierra o busca un refugio, donde pone huevos y comienza a engendrar una nueva colonia. Los machos mueren después del vuelo nupcial, los que tuvieron suerte se aparearon, los que no, sólo nacieron para terminar como bocado para arañas u otros insectos.

Las hormigas viven en un sistema que los estudiosos han denominado como *eusocial*, donde la sobrevivencia de la colonia depende de la eficiencia del éxito comunicativo, y de relación entre las partes (individuos) que la conforman. Es decir, que tal sobrevivencia depende del conocimiento que los individuos tienen de los respectivos estados fisiológicos de sus compañeros, influidos por los estímulos procedentes del ambiente, donde el medio de comunicación elemental es el quimiotáctil.

La definición de eusocialidad implica tres características fundamentales que tienen las sociedades de insectos catalogadas como tales:

- 1) solapamiento de generaciones de adultos;
- 2) cooperación en el cuidado de la cría;

3) división del trabajo reproductor, existiendo una o varias formas reproductoras que se dedican a la oviposición, con presencia de individuos, generalmente, estériles (algunas obreras pueden poner huevecillos que se desarrollarán en machos) que trabajan en tareas que benefician a los reproductores, tales como la alimentación, el cuidado de la cría, la defensa, etc. Estos criterios de eusociabilidad son cumplidos totalmente por pocos insectos, de los cuales todos pertenecen al orden Hymenoptera (excepto las termitas que pertenecen al orden Isoptera), y están representados por algunas avispas sociales; pocos representantes de abejas, y por todas las hormigas (Sudd & Franks, 1987).

La casta reproductora, llamada reina, generalmente nunca sale del nido. Ella sólo se dedica a poner huevos. Vive enclaustrada en la parte menos accesible y más segura del nido. Sus hijas, las obreras, salen del nido en expediciones de búsqueda de alimento, el cual llevan al nido donde lo reparten entre las crías, la reina y el resto de las obreras. Las larvas son alimentadas por algunas semanas hasta que inician la metamorfosis pudiendo encerrarse en un capullo que las larvas construyen con secreciones de sus glándulas de seda (futuras glándulas torácicas). Cuando ha terminado la pupación, es retirado el capullo y el adulto emerge. Mientras el adulto madura su quitina y termina completamente su crecimiento, es atendido y limpiado frecuentemente por sus hermanas. Durante sus primeros días de vida no se le permitirá salir, así que sus tareas las desarrollará exclusivamente dentro del hormiguero.

En ciertas épocas del año, las colonias de hormigas producen individuos hembras fértiles, así como machos, ambos alados. Generalmente en la época de lluvias, los machos y hembras alados salen volando y se aparean con los de otras colonias. Después del apareamiento, las hembras caen al suelo y se arrancan las alas y buscan un refugio, bajo las rocas o troncos, o escarbando en la tierra. Cuando están seguras, comienzan lo que será la actividad del resto de sus vidas: la oviposición. Los músculos alares son degradados y son la única fuente de energía y proteínas que utilizará para lograr a su primera generación de hijas, la cual debido a la escasa alimentación es pequeña, tímida y débil, y son llamadas *naníticas*. Posteriormente, las nuevas hormigas que nazcan serán lo suficientemente fuertes como para salir al exterior y llevar alimento, el cual, si es líquido, transportarán en su buche y lo regurgitarán directamente en la boca de sus hermanas y de su madre, así como en las larvas, en una acción denominada *trofalaxia* y que es el principal comportamiento reforzador de los lazos familiares.

Se han reconocido los aspectos principales que hacen de las hormigas un grupo dominante (Wheeler, 1960):

- 1.- Su alto grado de variabilidad reflejado en la gran cantidad de especies (unas 9,500; en Hölldobler & Wilson, 1995) y variedades.
- 2.- Su amplia distribución geográfica.
- 3.- Su notable longevidad, lo cual estabiliza la colonia y las relaciones interindividuales se consolidan con el tiempo haciendo que el conjunto se comporte como un todo en el que sus partes están un poco dispersas. Se sabe que las obreras han llegado a vivir de 4 a 7 años; y las reinas, de 13 a 15 años, con datos de una colonia de laboratorio donde la reina vivió más de 23 años (Hölldobler & Wilson, 1995).
- 4.- Han abandonado ciertas formas especializadas de vida, lo cual se traduce en una flexibilidad biológica y social que permite que sus rangos adaptativos sean amplios al igual que sus nichos.
- 5.- Tienen una amplia diversidad de relaciones con plantas y con otros animales.
- 6.- La construcción del nido de las hormigas no está restringido a ciertas formas y materiales. Dentro de cada especie existe una gran variedad de formas y posibilidades. Es seguro que cada grupo tenga algunas condiciones generales y algún modelo general básico de nido, es decir, que dentro de los grupos pueda existir algún patrón muy general de construcción del nido, pero la plasticidad en este sentido es muy grande, e incluso, como se ha demostrado en animales de laboratorio sólo requieren un mínimo de partículas de sustrato para llevar una vida más o menos normal. Esto ahorra la suficiente energía como para dedicarla a otros aspectos más favorecedores.
- 7.- En realidad, las hormigas tienen pocos depredadores que sean una amenaza seria. Las hormigas atrapadas por arañas y otros depredadores afectan mínimamente la sobrevivencia de la colonia. Unos pocos mamíferos, aves, reptiles e insectos parásitos pueden contarse como enemigos de cuidado. Los enemigos más serios de una colonia de hormigas son otras hormigas. Sucede lo mismo para los hombres, el enemigo más peligroso para un hombre, es otro hombre.
- 8.- La sociedad hormiga es una familia, puesto que las obreras son hijas de la reina. Esto explica por que se ha favorecido la división de la reproducción y del trabajo. Las individuos comparten genes, y su esfuerzo es recompensado con el aumento de la posibilidad de que algunos de sus genes compartidos se perpetúen.
- 9.- De esta manera, la colonia de hormigas se comporta como un individuo difuso (el superorganismo), y sus partes refuerzan y promueven la sobrevivencia y la perpetuidad de sus genes vía sus hermanas fértiles producidas por la madre o reina.

El éxito social radica en las características que presentan las colonias de hormigas. En principio, hay una división del trabajo; así, mientras uno o varios individuos se encargan de la producción de más individuos, los otros se encargan de cuidar a las crías, de conseguir alimento, de proteger contra enemigos y de construir el hogar. Así, las obreras, al salir a conseguir alimento, pueden perderse, ser

víctimas de depredadores o de alguna infortunada pisada, sin embargo esto no disminuye la fortaleza de la colonia porque la fuerza reproductora está bien a salvo dentro del nido y las obreras perdidas serán repuestas en poco tiempo. Mientras sobreviva la reina con algunas obreras, la colonia tiene muchas probabilidades de sobrevivir y de volver a fortalecerse. Además, las generaciones se traslapan, significando esto que dos o más generaciones cohabitan en el mismo nido, esto permite el crecimiento poblacional que provee de fuerza a la colonia.

c) Selección por parentesco

Las obreras no escapan y fundan sus propias colonias, ellas han entregado sus vidas a su colonia materna y, en general, ni siquiera son capaces de reproducirse. Entonces, ¿por qué les conviene entregar sus vidas al cuidado de sus hermanas y de su madre en vez de criar a sus propios descendientes? El secreto está en el parentesco y en el mecanismo haplodiploide de determinación del sexo.

Como se mencionó anteriormente, las reinas ponen dos tipos de huevos, unos fecundados que producirán hembras, ya sea reinas u obreras (esto depende de la cantidad y calidad de la alimentación que reciba la larva); y otros no fecundados, que producirán machos. Debido a esto, a las obreras les conviene más favorecer que sus hermanas aladas se reproduzcan y dejen descendencia que hacerlo ellas mismas. Esto es debido a la relación de parentesco que hay entre los diferentes individuos de la colonia. Las hembras (reinas y obreras) se desarrollan de huevos diploides con un juego de cromosomas de la madre y uno del padre. Los machos se desarrollan de huevos no fecundados o haploides, con sólo un juego de genes provenientes de la madre. Todos los espermatozoides que produce el macho haploide tienen idéntica carga genética. Por lo tanto, todas las hembras hijas de la misma madre y del mismo padre, tendrán copias idénticas de genes en la mitad de su genotipo diploide los cuales recibieron de su padre. Esto significa que una alta proporción de genes de las hormigas hermanas serán idénticos por ascendencia común. En promedio, todas las hermanas tendrán en común la mitad de los genes de la madre y todos los genes de su padre. Puesto que la mitad de su componente genético viene de cada padre, la fracción promedio de genes que las hermanas tendrán en común está dada por: $(1 \times 1/2) + (1/2 \times 1/2) = 3/4$. Esto es el fundamento de la teoría de la selección por parentesco propuesta por Hamilton en 1964 la cual explica por qué las hormigas sacrifican su individualidad y su propia reproducción para convertirse en partes de un sistema mayor.

Así, las madres hormigas comparten sólo 1/2 de sus genes con sus hijas, y 1/2 de sus genes con sus hijos. Por lo tanto, las hormigas hermanas están más cercanamente relacionadas entre ellas (con un promedio de 3/4 de relación) que las madres con su propia descendencia. De esta manera, genes que programan a las hormigas hembra para criar hermanas en el nido materno, en vez de hijos en sus propios nidos, es posible que abundan en los genotipos de esas hermanas. Esto explica también por qué las obreras en las sociedades de himenópteros son hembras. Por lo tanto, la aptitud de las hormigas obreras depende mayormente de la fecundidad de sus hermanas que de la suya propia. Además, recordemos que en algunas especies, las obreras pueden poner huevecillos no fecundados que producen machos, y esto incrementa más la probabilidad de pasar sus genes.

Es así, que a las obreras les conviene criar hermanas, pues ellas comparten un 75% de sus propios genes. Por lo tanto, es comprensible que la selección natural haya favorecido programas conductuales de sacrificio individual en *pro* de la reina y de la colonia. Así, bien vale la inversión en trabajo como construcción del nido, cuidado de la cría; riesgo de muerte en la búsqueda de alimento o en la defensa del nido. El comportamiento de las hormigas está programado para mantener bien a salvo la fuerza reproductora de la colonia.

d) *El superorganismo*

Tanto el acceso a fuentes de energía como la capacidad de transformarla en trabajo están determinados por la estructura y la integración, así como por el desarrollo de una sociedad. Por ejemplo, cuando una colonia de hormigas comienza su historia de vida, requiere de mucha energía para consolidarse como una entidad y sobrevivir a la tendencia hacia el desorden. Esa energía será transformada en la integración y diferenciación del sistema colonial haciéndolo cada vez más desequilibrado y diferenciado respecto de su ambiente y, a la vez, de él mismo en subsistemas sociales.

Ahora bien, sólo a través de las relaciones interindividuales estrechas, coordinadas y cooperativas, una sociedad puede lograr acceder a las fuentes de energía que requiere. Las relaciones interindividuales estrechas son la base de la sociedad hormiga. La sobrevivencia de la colonia depende de la eficiencia del acto comunicativo, y de la relación entre las partes que la conforman. Es decir, depende del conocimiento que los individuos tienen de los respectivos estados fisiológicos y motivacionales de sus hermanas.

En las galerías y cámaras, generalmente en tinieblas, el mecanismo de comunicación más eficiente es el quimiotáctil, en el cual, un cocktail de feromonas secretado por un individuo (el cual se encuentra en un determinado estado fisiológico y motivacional) mezclado con señales táctiles, entra en contacto directo con los receptores de los órganos sensoriales de otro, sintonizando ambos estados fisiológicos y resultando en un estado conductual relacionado o común. El éxito de las hormigas, se debe en gran parte a la forma en que ellas coordinan su comportamiento a través de una eficiente comunicación. Las hormigas se comunican mayormente con sustancias que pasan de uno a otro individuo, los cuales las prueban y huelen. Las hormigas usan entre 10 y 20 señales químicas (Hölldobler & Wilson, 1990) diferentes para alertar a sus hermanas acerca del peligro; para llevarlas de un lugar a otro; para identificar la casta de sus compañeros; otras feromonas procedentes de la reina inhiben la puesta de huevos en sus hijas, así como el desarrollo de sus propias larvas en reinas rivales. Esta sutil y funcional señalización química mantiene a la colonia bien organizada y eficiente.

La división del trabajo entre las reinas y las obreras y entre diferentes subcastas de obreras puede ser extremadamente compleja. En muchos aspectos, es más apropiado tratar a la colonia como una unidad funcional, un superorganismo en vez de como a un grupo de individuos (Hölldobler, 1994). Es la colonia, no los individuos, la que compete con otras entidades semejantes por los recursos y el espacio territorial.

El superorganismo no sólo es un sistema diferenciado del ambiente, sino que, también tiene propiedades análogas a las de los organismos pluricelulares ya que está diferenciado funcionalmente dentro de su propia estructura. Una colonia de hormigas es un superorganismo con cientos o miles o millones de ojos, de antenas, de bocas, pero con sólo unos pocos órganos reproductivos: las reinas. El alimento es dispersado entre la colonia hasta que más o menos todos los individuos tengan la misma cantidad de alimento, en lo que puede considerarse un estómago social colectivo. Los múltiples y ambulantes órganos de los sentidos transforman la energía del ambiente en señales informativas que son integradas y valoradas para una posterior acción. Uno o pocos individuos son el centro perpetuador o reproductor del sistema; en muchos casos, otros son los encargados de la seguridad; otros más se dedican a la construcción y cuidado de la cría o a las expediciones de forrajeo. Wheeler (citado en Hölldobler & Wilson, 1990) reconoció las características importantes que permiten considerar a la colonia como un organismo:

- 1.- Se comporta como una unidad.
- 2.- Muestra algunas características en comportamiento, tamaño y estructura entre los individuos que son peculiares a cada especie.

3.- La colonia pasa por un ciclo de crecimiento y reproducción que es claramente adaptativo.

4.- La colonia está diferenciada en un "germoplasma" (machos y reinas) y un "soma" (obreras).

La existencia de similitudes entre los organismos y las sociedades ha sido reconocida desde hace tiempo (por ejemplo, Herbert Spencer, contemporáneo de Darwin) y, por supuesto, se debe ser cuidadoso de no llevar la analogía demasiado lejos en muchos casos. En un organismo, los lazos de unión están dados por los mecanismos químicos y nerviosos mediante los cuales interactúan. En los sistemas sociales, el mecanismo de interrelación es la comunicación interindividual, y el medio de comunicación o el medio por el cual es transportada la información, puede ser también químico o mediante despliegues conductuales.

La especialización gradual de actividades, tanto en las células como en los individuos, es decir, de las partes del sistema, es otra característica importante común tanto de los organismos biológicos como de las sociedades. Los sistemas complejos son conducidos a la construcción de una complejidad jerárquica debido a la proliferación de diferentes tareas y a la especialización de los distintos componentes en dichas tareas; la consecuente evolución de mutualismos surge, entonces, en todos los niveles. Esto es lo que se quiere decir con el comportamiento unitario de la colonia, que los individuos actúan coordinadamente, no que hacen lo mismo. Es de estas tareas diferentes que surgen patrones sincrónicos de comportamiento. Es por esto que de la interacción jerárquica y especializada de elementos simples emerge un comportamiento colectivo altamente estructurado (Crutchfield, 1994).

En las primeras etapas del desarrollo de un organismo multicelular, las células son al principio totipotenciales y multifuncionales, pero luego, gradualmente, algunas funciones de cada uno de los tipos de células se van perdiendo y la célula se especializa en una sola función o en unas cuantas funciones biológicas. En una sociedad en desarrollo, los individuos se encuentran en una situación similar, conforme una sociedad se desarrolla sufre procesos de diferenciación entre sus miembros, los cuales se especializan en diferentes actividades. Todas las actividades de los miembros diferenciados y especializados, se coordinan mediante las vías y sistemas de comunicación. La división del trabajo es esencial en las sociedades, es la única forma de cooperar y funcionar como unidad, en vez de la acción descoordinada de miembros no especializados que sólo se estorbarían durante la realización de una actividad común.

Además, la colonia mantiene una proporción constante de diferentes subcastas de obreras y de categorías de edad, y así puede mostrar una demografía adaptativa, en la que las proporciones relativas de los diferentes subgrupos de una sociedad (clases demográficas) ayudan a determinar el comportamiento del grupo al que pertenecen. Las proporciones de las clases demográficas influyen, también, en el vigor del grupo y en el de cada individuo en particular. La distribución de edades o subgrupos tiende a un equilibrio dinámico poblacional "normal" para cada especie, en donde las fluctuaciones periódicas pueden tener cierto carácter predecible. (Wilson, 1980).

La distribución demográfica de un subsistema social particular será seleccionada según las contingencias que imponga el ambiente a la sociedad completa, y dependiendo del caso, esta última puede tener éxito o extinguirse. Así, la demografía adaptativa puede desarrollarse según las variaciones en el crecimiento o por el tiempo que un individuo emplea en una labor determinada o por la alteración en la longevidad de cada clase demográfica (Wilson, 1980). Por lo tanto no es una exageración comparar a la colonia con un organismo multicelular, siendo, en la sociedad, el proceso clave en su ontogenia la sociogénesis, la cual consiste en los pasos mediante los cuales los individuos sufren cambios en casta y comportamiento (y por lo tanto en su fisiología) para construir la sociedad hormiga. Sin embargo, la diferencia entre organismos multicelulares y organismos sociales es clara. Todas las células de un organismo son genéticamente idénticas, y entre los individuos de una colonia de hormigas existe una considerable heterogeneidad genética.

La idea de sociogénesis significa que el desarrollo de los individuos depende del estado de la colonia completa; por ejemplo, la proporción de soldados y obreras. En *Pheidole*, se conoce más o menos cómo sucede la regulación de dicha proporción. Las larvas de obreras mudan cuando tienen cerca de 0.6 mm de largo, y la determinación hacia soldado toma lugar cuando la larva ha crecido de 0.9 a 1.2 milímetros. Las larvas de obrera generalmente comienzan la metamorfosis a los 1.3 mm, mientras que las larvas de las soldado continúan creciendo en este punto. Un análogo de la hormona juvenil, el metopreno, retrasa la metamorfosis y produce soldados grandes. La presencia de un excesivo número de soldados reduce la producción de nuevos soldados, como un resultado de la acción inhibitoria de una feromona.

Cuando la colonia está creciendo y forrajeando, las obreras consiguen suficiente alimento y las larvas son bien alimentadas; como una consecuencia de esto, sus niveles de hormona juvenil son elevados, predisponiendo a la larva hacia la determinación de una soldado. Conforme la proporción de soldados crece, debe aumentar la cantidad de alguna hormona inhibidora a la cual la larva está expuesta. La feromona inhibidora tiene el efecto de hacer a la larva menos sensible a la hormona juvenil; y así, aunque presenten un elevado nivel de esta hormona no es lo suficiente como para desencadenar el desarrollo hacia soldado, y la larva se transforma en una obrera. En términos evolutivos, este sistema de producción de castas, pudo haberse desarrollado mediante mutaciones que afectasen la producción de hormona juvenil, la producción de la hormona inhibidora de los soldados, o la sensibilidad a cualquiera de las dos sustancias (ver Hölldobler & Wilson, 1990).

Las obreras no evalúan los pros y contras de esta vida consagrada al cuidado de sus hermanas y de su madre; su comportamiento está programado. Criando un gran número de hermanas en vez de pelear por procrear solas, ellas aseguran el éxito de la colonia asegurando el suyo propio.

La complejidad del nido emerge de la realización coordinada y sincrónica de tareas simples realizadas por una gran cantidad de individuos con complejos sistemas nerviosos y amplios repertorios conductuales; ambos más o menos plásticos. La colecta de alimento y la atención de huevos, larvas y de los capullos de hermanas aun no eclosionadas, son tareas vitales en la ocupación de la colonia. Sin embargo, el único producto que cuenta para la continuidad a largo plazo son los machos y las futuras reinas, ambos alados, que la colonia cría; ya que la fundación de nuevas colonias depende de ellos.

Las propiedades emergentes del comportamiento social permanecen estrictamente ordenadas por mecanismos de comunicación y regulación operantes en el nivel del organismo. Aunque se ha mencionado que existen distintas castas en una sociedad de hormigas, ellas no actúan como grupos independientes vinculados por cadenas de comandos, sino que, por el contrario y a pesar de que existe una jerarquía, cada insecto individual es capaz de comunicarse con cualquier otro. La jerarquía a la que se hace referencia no es un tipo de mando o jefe, sino grupos de individuos con mayor o menor impacto (Hölldobler & Wilson, 1990). Así, el nivel más alto de de la colonia de hormigas es la totalidad de sus miembros. Es a través de estos niveles que se lleva a cabo la retroalimentación: de los niveles más bajos (los individuos) hacia los niveles más altos y *viceversa*.

El comportamiento de la sociedad surge a partir de los siguientes procesos (ver Münch, 1991; y Turner, 1991), los cuales dependen de las interacciones entre los individuos, es decir, de la comunicación:

1.- Los microprocesos, que son los que están implicados en la tendencia de los individuos a interactuar; son:

- 1) Procesos de motivación.
- 2) Procesos de interacción
- 3) Procesos de estructuración.

2.- Los macroprocesos, en los que se encuentran asociados, diferenciados e integrados un gran número de individuos, son

- 1) Procesos de asociación.
- 2) Procesos de diferenciación.
- 3) Procesos de integración.

e) Comunicación en insectos sociales

Todos los seres vivos estamos expuestos a muchas de las modalidades de energía que existen en la naturaleza. Nuestros órganos sensoriales nos hacen reactivos directamente, a sólo una pequetísima fracción de esos estímulos, el resto seguro nos afecta pero no tenemos la capacidad de reaccionar directamente. De entre los muchos tipos de energías, existen las que generan otros seres vivos. La diferencia de la recepción de tales energías entre unos y otros seres vivos, consiste en la capacidad que grupos de individuos tienen para establecer relaciones empáticas y que los haga actuar de manera cooperativa. Los animales de la misma especie tendrán la capacidad de responder empáticamente y adaptativamente a los actos que producen, y dependiendo del grado de dependencia de las relaciones interindividuales será el grado de desarrollo de sistemas de comunicación.

Así, todos los animales intercambian información en mayor o menor grado, con sistemas de intercambio más o menos desarrollados y complejos, pasando desde la relación interindividual con fines meramente reproductivos hasta la dependencia total durante la vida de los animales. Sólo a través de interacciones comunicativas en mayor o menor grado especializadas, los individuos de una sociedad pueden funcionar sincrónicamente como una entidad global. La sincronización entre individuos sólo puede ocurrir si existe algún tipo de interacción: táctil, química, electromagnética.

Las hormigas son animales sociales, y esto significa que su sobrevivencia depende de la relación que tienen los individuos entre ellos durante toda su vida. Esa relación es de índole cooperativa trascendiendo la actividad sexual. Una sociedad está definida en términos comunicativos recíprocos entre los individuos, donde la cooperación más allá de la actividad sexual es el criterio definitivo esencial. El lazo de unión de una sociedad es sólo y exclusivamente la comunicación, por lo tanto sus fronteras pueden definirse en términos de disminución de la comunicación (Wilson, 1980). Altman (en Wilson, 1980), define a la sociedad como "...un conjunto de individuos específicamente idénticos y socialmente intercomunicantes que están cercados por fronteras de mucha menor comunicación".

Wilson (1980) distingue claramente entre población (en términos biológicos) y sociedad: la población está cercada por una zona de brusca reducción en el flujo genético, mientras que la sociedad está cercada por una zona de brusca reducción en la comunicación.

La sociedad es un sistema cuya composición son los animales intercomunicantes de la misma especie; su ambiente o medio son las cosas distintas de los componentes del sistema que influyen o son influidos por estos. La estructura del sistema es el repertorio conductual social de los miembros del sistema (Bunge, 1988). Para Bunge una sociedad debe ser autosuficiente aunque la compongan diversos subsistemas.

La comunicación biológica es definida por Wilson (1980) como la acción por parte del organismo (o célula) que altera el modelo probabilístico de comportamiento en otro organismo (o célula), de una forma adaptativa para uno o ambos participantes, donde adaptativo se refiere a la programación genética por la selección natural. La definición de Wilson queda más completa con los conceptos de Bunge (1988) sobre comunicación y señales:

1) Una señal animal es un proceso físico ejecutado o controlado por un animal, que es perceptible para otros animales y que es capaz de modificar su conducta;

2) el mensaje que una señal animal porta es una representación codificada de sucesos del SNC del animal que envía la señal;

3) el significado de un mensaje para un receptor es el cambio que provoca en su SNC la señal que porta el mensaje;

4) un animal *comprende* un mensaje si y sólo si los sucesos que en su SNC provoca la señal que porta el mensaje son semejantes a los del animal que emitió la señal;

5) dos animales se comunican uno con otro si y sólo si comprenden los mensajes de las señales que intercambian.

i) Comunicación química

Los sistemas de comunicación de los insectos sociales parecen estar basados en las señales químicas. Las señales visuales no juegan un papel muy importante en la vida de la colonia, así que no se ha demostrado que señales visuales intervengan en la comunicación de las hormigas. Las ondas sonoras atmosféricas no están implicadas en sistemas de comunicación importantes además de ser débilmente percibidas por estos insectos. Las vibraciones transportadas por el sustrato son usadas en forma limitada como señales de alarma. El tacto es universalmente empleado por los insectos sociales pero no es un sistema capaz de transmitir grandes cargas de información. Por el contrario, las señales químicas han sido implicadas en casi todas las categorías de comunicación (Wilson, 1971).

Se han reconocido las categorías funcionales de respuestas en hormigas (Hölldobler & Wilson, 1990):

- 1.- Alarma.
- 2.- Atracción.
- 3.- Reclutamiento (a una nueva fuente de alimento o un nuevo nido).
- 4.- Asistencia.
- 5.- Trofalaxia (intercambio de líquido oral y anal).
- 6.- Intercambio de partículas alimenticias sólidas.
- 7.- Efectos de grupo: facilitando o inhibiendo una actividad dada.
- 8.- Reconocimiento, de compañeros de nido o de castas particulares, incluyendo discriminación de individuos dañados o muertos.
- 9.- Determinación de la casta, por inhibición o por estimulación.
- 10.- Control de reproductivos en competencia.
- 11.- Señales de rango territorial y marcas de nido.
- 12.- Comunicación sexual, incluyendo reconocimiento especie-específico, reconocimiento sexual, sincronización de la actividad sexual.

Un semioquímico es cualquier sustancia usada en la comunicación, ya sea entre especies (como en una simbiosis) o entre miembros de la misma especie. Una feromona es un semioquímico, usualmente una secreción glandular, usada en una especie; un individuo libera el material como una señal y el otro responde después de probarla u olerla. Una alomona es una sustancia comparable usada entre especies, donde el emisor es beneficiado pero no el receptor. Por el contrario, una kairomona es un químico emitido por un organismo que elicitaba una respuesta adaptativamente favorable para el receptor pero no para el emisor (Hölldobler & Wilson, 1990).

Los semioquímicos pueden clasificarse como olfativos u orales según el sitio de recepción. Las acciones de los semioquímicos pueden ser distinguidas como efectos liberadores, o como *efectos cebadores*, en los cuales los sistemas reproductor y endócrino son alterados fisiológicamente.

ii) Hormigas y sus glándulas. Especialistas de la química orgánica.

En las hormigas existen una gran variedad de glándulas exócrinas, algunas de ellas sólo se presentan en grupos específicos como especializaciones, sin embargo seis glándulas clave están ampliamente distribuidas entre las hormigas y tienen diversas funciones entre los grupos, y generalmente están implicadas en mecanismos de comunicación. Esas glándulas son: *glándula de Dufour* (alarma, reclutamiento y atracción sexual), *glándula de veneno* (alarma y reclutamiento), *glándula pigidial* (alarma, reclutamiento, atracción sexual, trilla olorosa), *glándula esternal* (reclutamiento), *glándula mandibular* (alarma y defensa), y la *glándula metapleurale* (antisépticos) (Hölldobler & Wilson, 1990).

iii) El código mirmeciano

Hay dos grupos importantes de feromonas en las sociedades de hormigas. El primero es el olor de la colonia, el cual reside en la cutícula de los miembros adultos de la sociedad, y es usado en la discriminación de los compañeros del nido (quienes son aceptados), de aquellos extraños que son atacados. El segundo grupo incluye las feromonas producidas por las glándulas exócrinas antes mencionadas. Cada una de esas feromonas elicit respuestas conductuales específicas en los miembros de la misma especie.

La hormiga está obligada a producir sustancias especiales a algún costo, ya que el significado de su señal debe ser claro e inequívoco, por lo tanto la modulación de la señal es difícil ya que la señal química es propagada por difusión y lo que percibe el receptor no puede ser controlado por el emisor. La velocidad de propagación depende de las propiedades físicas de la feromona, particularmente su volatilidad y su constante de difusión. La dependencia de procesos de difusión y turbulencia en la propagación de las feromonas, significa que no es posible adicionar más información, por ejemplo por pulsos de emisión, puesto que el ruido que interviene es demasiado grande.

iv) Olores pasaporte

Todos los miembros de una colonia tienen olores "pasaporte" con lo cual son reconocidos como miembros y no como extraños. Todo lo extraño es atacado y asesinado. El olor pasaporte se adquiere viviendo en la colonia, de la dieta de la colonia y de la transmisión de alimento. Sin embargo, es probable que intervenga un componente innato en el olor pasaporte, y que sea complementado con el aprendizaje de ese olor.

1.4.2. Morfología funcional I. Lo que vemos fácilmente: el exterior

a) Plan corporal

Todas las hormigas que contemplamos en las salidas de los hormigueros son (con seguridad) individuos hembras estériles cuyos órganos reproductores están reducidos. Se les llama obreras (término antropomorfo) y pertenecen a una de las castas que constituyen la colonia. El cuerpo de las hormigas (al igual que el de todos los insectos) está limitado con el ambiente por una capa dura de un material

llamado quitina, la cual proporciona forma, turgencia, y movilidad, a la vez que protección mecánica y química (hasta cierto punto) (ver figura 1).

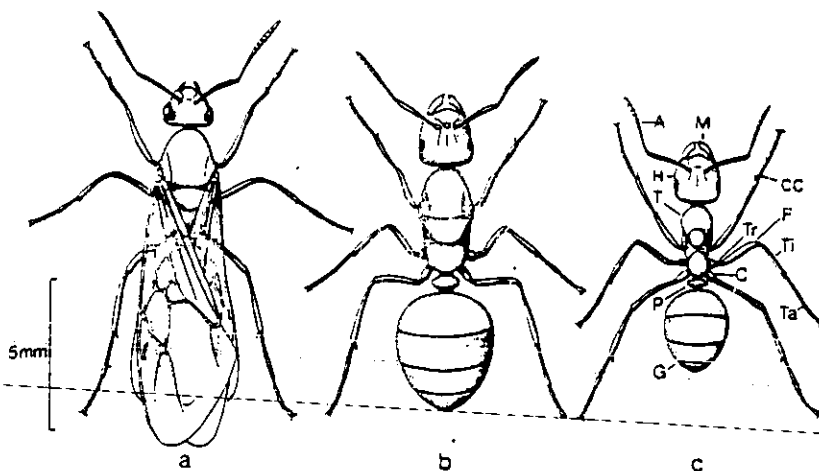


Figura 1. Castas de la hormiga *Formica polyctena*: a) macho; b) reina después de haberse extirpado las alas; c) obrera. A. antena; C. coxa; CC, peine limpiador; F. femur; G, gaster; H, cabeza; M, mandíbula; P, peciolo; T, tórax; Ti, tibia; Tr, trocánter. (Tomado de Dumpert, 1981).

De fácil distinción, es la división del cuerpo de las hormigas (típica de los insectos), constando de tres partes apreciables, siendo la anterior (hacia donde se dirige el insecto), la cabeza, la cual se une por medio de un cuello al tórax al cual están unidas un par de patas a cada constituyente del tórax: el protórax (parte delantera del tórax), el mesotórax (parte media) y el metatórax (último segmento torácico), es decir, seis patas tienen las hormigas (y todos los insectos); la parte posterior se llama gaster. Este último generalmente es llamado abdomen, nombre no totalmente correcto pues el abdomen está constituido por varios segmentos, el primero de ellos está unido al último segmento torácico formando una estructura llamada propodeo; el segundo forma la visible unión entre tórax y gaster llamada peciolo; el tercer segmento abdominal constituye el primero del gaster, constituido por cinco segmentos más.

i) Cabeza

La cabeza entre las hormigas varía enormemente con la especie. La cabeza, que es muy móvil, no es una parte estructuralmente de una sola pieza; sus partes muestran una gran diversidad de caracteres adaptativos (Wheeler, 1960).

Las mandíbulas de las hormigas, muy evidentes, bien desarrolladas y con gran maniobrabilidad, son uno de los órganos más importantes de las hormigas en su relación con el ambiente. Su función es análoga a la de las manos de los primates. Con las mandíbulas, las hormigas son capaces de modificar el ambiente adecuándolo para su sobrevivencia. En todas las hormigas, las mandíbulas son importantes en tareas tan delicadas como el transporte de huevos y larvas, y en tareas donde se requiere de la fuerza como la búsqueda de alimento, en el corte de la presa, de semillas o de hojas, en la excavación del nido, en la defensa contra depredadores o contra el ataque a otras especies de hormigas. En cada una de estas

formas de vida, las mandíbulas se han especializado más o menos y es con ellas con lo que las hormigas se relacionan con -y actúan sobre- el mundo. La forma de las mandíbulas es tan importante como el movimiento y el control muscular. Están accionadas por enormes músculos mandibulares aductores que capacitan a la hormiga a ejecutar movimientos tanto rápidos y poderosos como precisos y delicados, ya que los músculos aductores están compuestos de diferentes tipos de fibras musculares (lentas y rápidas) y están controlados por muchas (por lo menos seis) neuronas motoras (Gronenberg, 1996).

La cabeza porta la mayoría de los órganos de los sentidos más importantes para la hormiga y su relación con el ambiente y con otras hormigas. Las antenas, los ojos, y las partes bucales son las estructuras más conspicuas en la cabeza, la cual aloja al cerebro -órgano integrador de la información y sustrato físico de la conducta- así como otras estructuras (glándulas, y partes del tubo digestivo).

Las antenas tienen una de las funciones primordiales y características de la vida de las hormigas, son la base sensorial del olfato y del tacto. La percepción resultante es una combinación de ambas sensaciones. Las antenas proveen información acerca del ambiente y son el órgano de la comunicación entre hormigas.

Otras de las estructuras evidentes de la cabeza de las hormigas, son los ojos laterales (que lo son en muchas especies, pero no en todas pues algunas carecen de ojos y en otras están muy reducidos). Las hormigas presentan dos tipos de ojos, dos ojos laterales (a la cabeza) o compuestos y tres ojos simples que, cuando se encuentran, están sobre la cabeza, en el centro y se les llama *ocelos*. Las larvas no presentan ojos, sin embargo reaccionan ante cambios de luz (Jaffe, 1993). Todos los himenópteros presentan grandes ojos compuestos, pero esto no es una regla entre las hormigas, en las cuales se han reducido debido a la vida subterránea que muchas llevan. Esto no quiere decir que la fotorrecepción no sea importante, sino se ha reducido la importancia de la formación de imágenes para la ubicación del insecto. Por el contrario, el sentido quimiorreceptor está muy desarrollado y compensa la reducida visión, aunque haya especies con enormes ojos y una buena visión. Según recientes estudios, también existen fotorreceptores en otras partes del cuerpo de muchos artrópodos y en las hormigas. La cantidad de esos fotorreceptores está relacionada con la sensibilidad y con los hábitos de forrajeo (Felisberti y Ventura, 1996).

1.4.3. Morfología funcional II. Lo que no vemos fácilmente: el interior

a) Órganos cefálicos

En la cabeza se encuentra la mayoría de los órganos de los sentidos más importantes para la hormiga y su relación con el ambiente y con otras hormigas. Las antenas, los ojos, y las partes bucales son las estructuras más conspicuas en la cabeza. Esta última, aloja al cerebro (órgano integrador y sustrato físico de la conducta), así como otras estructuras.

Dentro de la cabeza, y ocupando gran espacio, se encuentran algunas glándulas importantes en la alimentación de las hormigas. La más anterior, o glándula mandibular; más o menos a la misma altura, por arriba de la faringe se encuentra la glándula maxilar; también dorsalmente pero posteriormente a la glándula maxilar, está la glándula postfaringea. Ventralmente se abre por la boca la glándula labial, la cual se extiende hasta el tórax. Posterior a la abertura de la glándula labial, existe una "bolsita" o cavidad llamada saco infrabucal. Por supuesto, la boca se abre hacia la parte más anterior de la cabeza en una apertura bucal que se continua por una faringe y después por el esófago.

b) Órganos de los sentidos

Las hormigas tienen una gran diversidad de órganos sensoriales que son importantes tanto para su relación con el ambiente como para su vida social, ya que las señales sociales pueden ser, químicas, mecánicas, o una combinación de ellas.

i) Órganos sensoriales antenales

Las antenas de las hormigas consisten de una sección inicial extendida llamada escapo seguida de 12 pequeños segmentos, los cuales forman juntos el funículo. El primer segmento del funículo se llama pedicelo, y contiene el "Órgano de Johnston" que es un órgano mecanorreceptor que informa sobre los movimientos de las antenas bajo la influencia de la gravedad o del aire. En *Camponotus vagus*, el órgano de Johnston tiene más de 500 células sensoriales.

Con métodos electrofisiológicos, Dumpert (1981) demostró que, para *Lasius fuliginosus*, sobre las antenas existen receptores olfativos y que al menos 30 células sensoriales responden de una manera particular a grupos específicos de sustancias químicas (cetonas, ácidos grasos, alcoholes, etc.); otras reaccionan a cambios en la tensión de la cutícula, y la sensilla cahaética a la inflexión mecánica de las sedas sirviendo como órganos del tacto; otras más, probablemente actúan como un detector de bióxido de carbono, mientras que existen las implicadas en respuestas a la temperatura. También, sobre las antenas hay receptores gustativos y receptores de luz.

ii) Órganos del equilibrio

A pesar de que las hormigas no tienen estatocistos, son capaces de orientarse ellas mismas en relación a la gravedad. Esta orientación es muy importante en la oscuridad del nido; incluso la misma estructura del nido muestra orientación gravitacional.

En muchas articulaciones del cuerpo de la hormiga, principalmente en las uniones de las coxas con el tórax y en las de las coxas con el trocánter; en la unión del propodeo con el peciolo; en la unión del peciolo con el gaster; en la articulación del cuello; en la bola de la antena que se inserta en la foseta antenal; y en la unión del escapo con el funículo, existen áreas de sedas las cuales son responsables de la propiocepción posicional de la hormiga. Cuando la hormiga cambia de posición, las articulaciones se mueven haciendo que se flexionen más o menos sedas de las áreas de sedas, y esta información le indica a la hormiga su posición.

iii) La hormiga escucha

Según la propuesta de Markl (citado en Dumpert, 1981), los órganos sensoriales que operan en las cercanías de la fuente emisora de vibraciones son órganos vibracionales, los cuales reaccionan a oscilaciones aperiódicas de sólidos o líquidos; y todos los órganos sensoriales que reaccionen a ondas sonoras lejanas son órganos auditivos que reaccionan a patrones periódicos de cambios de presión de ondas sonoras atmosféricas.

Es importante la existencia de órganos auditivos y vibracionales en hormigas, ya que muchas especies son capaces de producir sonidos en una parte de su cuerpo llamada aparato estridulador, mientras que otras hacen sonidos y vibraciones del sustrato mediante golpecitos del gaster con el sustrato.

La respuesta conductual a la estridulación de compañeros de nido no está clara. Sin embargo, las hormigas cortahojas estridulan cuando no son capaces de moverse libremente. Las obreras no responden a las ondas transmitidas por el aire, sino a las vibraciones transmitidas por el suelo, y cuando reciben la señal de una compañera de nido, comienzan a cavar en el punto donde la intensidad de la estridulación es mayor. Por otra parte, cuando las obreras de las hormigas *Atta cephalotes* cortan una hoja muy atractiva, estridulan atrayendo a otras compañeras de nido que se unen a la misma tarea (Roces, 1993; Roces & Hölldobler, 1996). Los receptores de las vibraciones transmitidas por el suelo están en la tibia justo abajo de la articulación. Ese órgano es el órgano subgenual. Consiste en un arreglo de unidades suspendidas entre la tráquea y la hipodermis. El órgano tiene de 10 a 20 células sensoriales. Sobre un lado, el órgano crece pegado a la pared de la tibia, en el otro están las fibras transmisoras de las células sensoriales. En *Camponotus*, la sensibilidad se encuentra entre 1.5 y 3 kHz, mientras que las cortahojas responden entre 0.05 y 4 kHz.

c) Sistema nervioso

El sistema nervioso consta de un cerebro localizado en la cabeza, y de un cordón nervioso ventral que presenta ganglios en cada segmento del cuerpo. El cerebro (ganglio supraesofágico) está formado por la fusión de tres ganglios, llamados: 1) protocerebro, que inerva a los ojos y ocelos; 2) deutocerebro que inerva a las antenas; y 3) el tritocerebro. El ganglio supraesofágico se conecta con un ganglio subesofágico por medio de un anillo periesofágico constituido por fibras nerviosas. El ganglio subesofágico está formado por un ganglio mandibular, un ganglio maxilar y un ganglio labial (figura 2).

Las hormigas *Formica* tienen 4 ganglios abdominales y tres torácicos. El cordón nervioso ventral de la larva está más evidentemente segmentado que el del adulto. El corpora cardíaca está unido con sólo un nervio de cada lado posterior del cerebro y con el corpora allata adyacente a él. El ganglio hipocerebral está reducido pero aun está presente. El corpora allata está agrandado en obreras viejas y reinas de abejas. La glándula protorácica de la abeja larval es una glándula agrandada y pareada inervada desde el ganglio protorácico. Los nervios mediales están ausentes en la abeja y los espiráculos están inervados por nervios segmentales. El ovario está inervado de el penúltimo (4°) ganglio abdominal de una rama del nervio segmental el cual corre a lo largo del oviducto en cada lado. El control nervioso de la salida de la espermateca en la reina no ha sido investigado. El intestino medio continúa la peristalsis aun cuando está aislado (Bullock & Horridge, 1965).

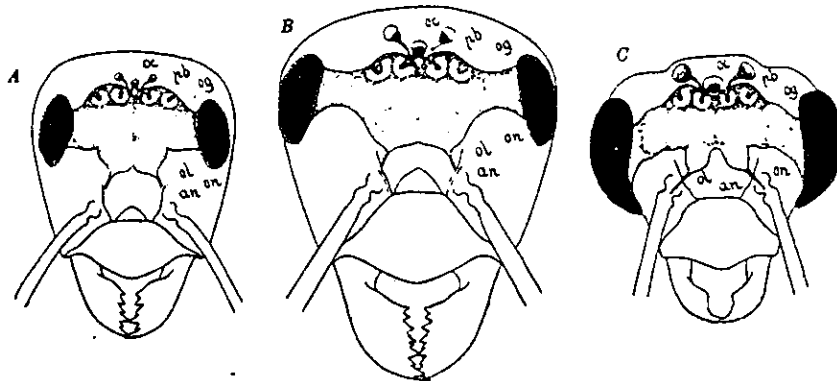


Figura 2. Cabezas de obrera (A), reina (B), y macho (C) de *Formica fusca*, dibujados a la misma escala. oc, ocelo medial; pb, corpora pedunculata; og, ganglio óptico; on, nervio óptico; ol, lóbulo olfatorio; an, nervio antenal. (Tomado de Wheeler, 1960).

i) El cerebro

El cerebro recibe directamente excitación de los órganos de los sentidos de la cabeza y de interneuronas ascendentes del cordón ventral. Además, el cerebro es la sede de los patrones organizados de conducta a largo plazo y su modificación por respuestas aprendidas. Las actividades pueden ser aparentemente espontáneas o elicítadas por patrones específicos de estímulos sensoriales. Para todos los artrópodos, la anatomía gruesa tiene un patrón común (Bullock, 1965). Las partes del cerebro son:

a) Protocerebro. Es la región principal y más anterior con varias áreas distintivas de neuropilo y de los siguientes nervios: Nervios ocelares pareados, que contienen los axones de los fotorreceptores en los dos ocelos laterales; nervio ocelar medial, que contiene los axones de los fotorreceptores en el ocelo medio; nervus corporis cardiaci I y II, son dos nervios que unen al protocerebro con el corpora cardíaca (Burrows, 1996). Recibe, además, los nervios de los ojos y de órganos frontales, y contiene cinco tipos de masas de neuropilo más o menos bien definidas (figura 3).

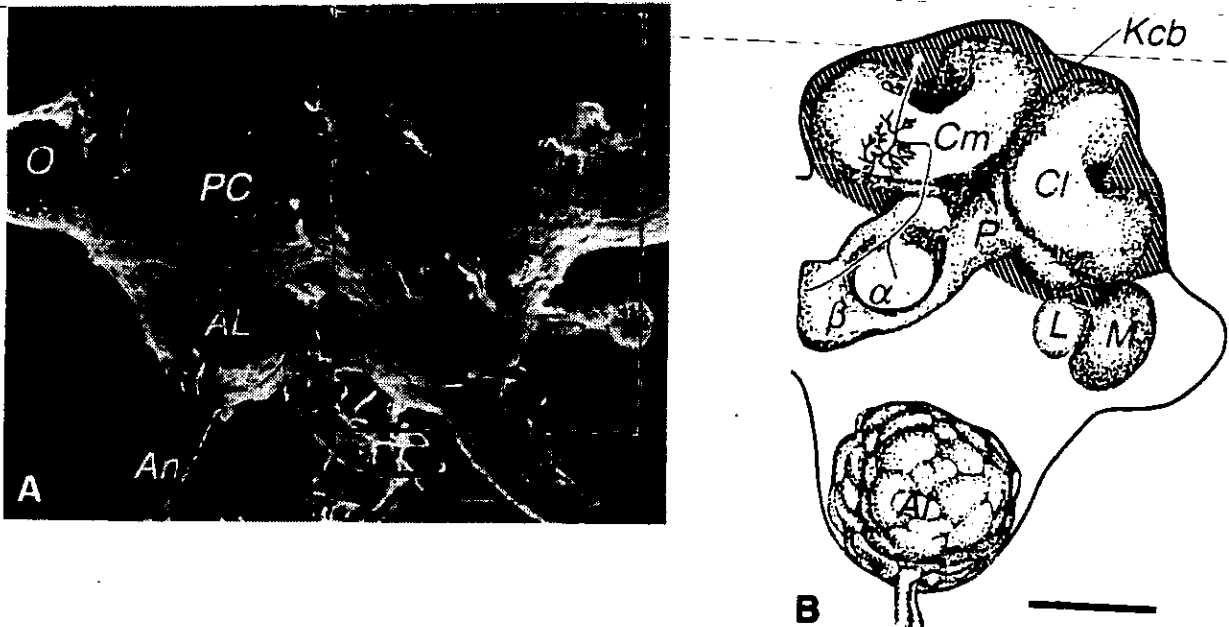


Figura 3. Cerebro y cuerpos fungiformes de *Camponotus floridanus*. (A) Micrografía electrónica de barrido del cerebro en vista dorsal con respecto a la cápsula cefálica. El área encerrada en el recuadro indica la región representada en la parte (B). O, nervio óptico; PC, protocerebro; AL, lóbulo antenal; An, nervios antenales. (B) Dibujo esquemático de la mitad izquierda del cerebro mostrando el lóbulo óptico; la medula del lóbulo óptico (M); y el lobula (L), así como los cuerpos fungiformes compuestos por los cálices lateral (Cl) y medial (Cm), el pedúnculo (P); y los lóbulos α y β . La trayectoria de una célula Kenyon está representada en el cuerpo fungiforme, y el área sombreada indica los somas de las células Kenyon (Kcb) alrededor de los cálices. (Tomado de Gronenberg, et.al., 1996).

i) Ganglio óptico. En cada lado hay tres neuropilos ópticos que forman el camino del flujo entrante de excitación de los ojos. Procesa las señales visuales de los ojos compuestos en una serie de capas de neuropilo: lamina, medulla, medulla acesoria y lobula, en las cuales las neuronas se encuentran

en un arreglo retinotópico columnar. Los lóbulos ópticos están muy cercanos al protocerebro. De esta región los tractos pasan al lado opuesto, al corpora pedunculata, y al tubérculo óptico, el cual es un glomérulo pequeño cerca del lóbulo antenal. Muchas de las fibras de la médula interna se dividen en un paquete pequeño y uno grande: el último (el tracto superior posterior) corre cerca del cáliz (en los corpora pedunculata). El tracto superior anterior está formado por fibras de cuerpos celulares en el protocerebro anterior, con axones pasando fuera de la médula y con otras masas en los cálices. El tracto anterior posterior (superoposterior) de las ramas de la médula óptica externa están cerca de la línea media de las partes profundas del protocerebro. La comisura óptica superior, se arquea a través del protocerebro entre el ganglio óptico interno de los dos lados. Los tractos del ganglio óptico, incluyendo la lámina, corren al cordón ventral.

ii) **Cuerpo central.** Es una masa medial de neuropilo inmediatamente sobre el esófago; está arriba y atrás de las raíces internas del corpora pedunculata. Es un punto de encuentro de axones de diversas partes del cerebro, sugiriendo una función asociativa. En los insectos es una fuente de señales de salida premotoras desde el cerebro al cordón ventral. En los himenópteros sociales, el cuerpo central tiende a ser reducido mientras que el corpora pedunculata es grande y con cálices dobles bien desarrollados. El cuerpo central está implicado en el procesamiento visual porque está unido a los ojos compuestos y a los ocelos (Burrows, 1996).

iii) **Puente protocerebral.** Es una masa de neuropilo medial que atraviesa el frente del cerebro. Los axones hacen conexiones con partes ampliamente separadas del cerebro pero no con el corpora pedunculata. El puente protocerebral es una barra fibrilar alargada que atraviesa las raíces del corpora pedunculata en los dos lados; hay fibras que conectan el puente y el cuerpo central. Fibras de asociación del protocerebro forman una masa fibrilar la cual rodea el corpora pedunculata y los cuerpos centrales. Una característica importante de muchas de las neuronas del protocerebro es su complejo y profuso patrón de ramificación con procesos de forma constante (en diferentes individuos) extendiéndose hacia regiones separadas unas de otras.

iv) **Corpora pedunculata o cuerpos fungiformes.** Son áreas conspicuas y pareadas de denso neuropilo asociado con grupos

de pequeñas neuronas unipolares con manchas oscuras y relativamente grandes núcleos: las células globulares o células Kenyon. Están involucradas en el procesamiento de señales olfatorias y están implicadas en el aprendizaje olfativo. El nombre de cuerpos fungiformes se debe a su apariencia, donde un pedúnculo central con un lóbulo ventral y anterior está coronado por un disco o cáliz de neuropilo, sobre el cual está una densa acumulación de células globulares. Es posible que exista una relación entre el complejo y el desarrollo del pedunculata.

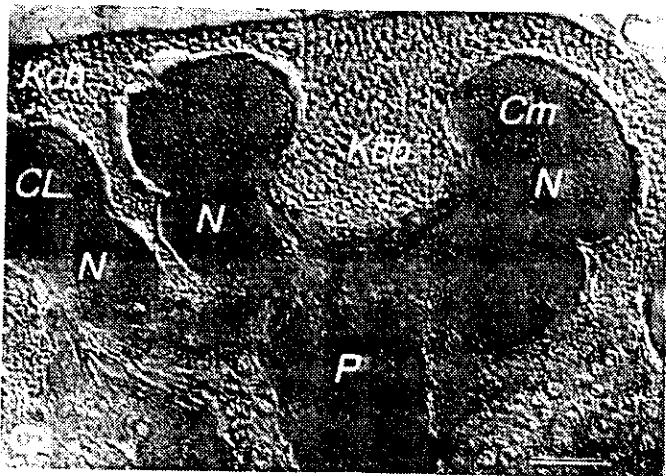


Figura 4. Sección vertical a través del cáliz medial de una obrera madura mostrando el neuropilo envuelto por capas de somas de células Kenyon. (Tomado de Gronenberg et al., 1996).

Abejas y hormigas presentan los más grandes órganos fungiformes en relación con el tamaño total del cerebro (figura 4).

En las hormigas, los cuerpos fungiformes son las estructuras más prominentes del cerebro hormiga, constituyendo casi el 40% del volumen total cerebral (Gronenberg et al., 1996). Bernstein & Bernstein (1969) demostraron que hay una correlación entre la eficiencia de forrajeo y el tamaño de la cabeza y algunas estructuras del sistema nervioso como los cuerpos fungiformes.

Cada cuerpo fungiforme consiste de dos estructuras en forma de copas (un par en cada lado del protocerebro), el cáliz medial y el cáliz lateral. De cada uno, un corto pedúnculo (cada pedúnculo consiste de un barril con tres columnas mayores de fibras) se extiende hacia abajo y hacia adelante; los dos pedúnculos de un par pronto se unen e inmediatamente después se dividen para formar dos lóbulos alargados (el primero es llamado el lóbulo α , y el segundo lóbulo β), uno hacia arriba y otro hacia adelante a la superficie dorsal del cerebro y el otro hacia la línea media. Anteriormente y hacia abajo, da lugar a un lóbulo- α (alfa), y posteriormente a un lóbulo- β (beta) (figura 5).

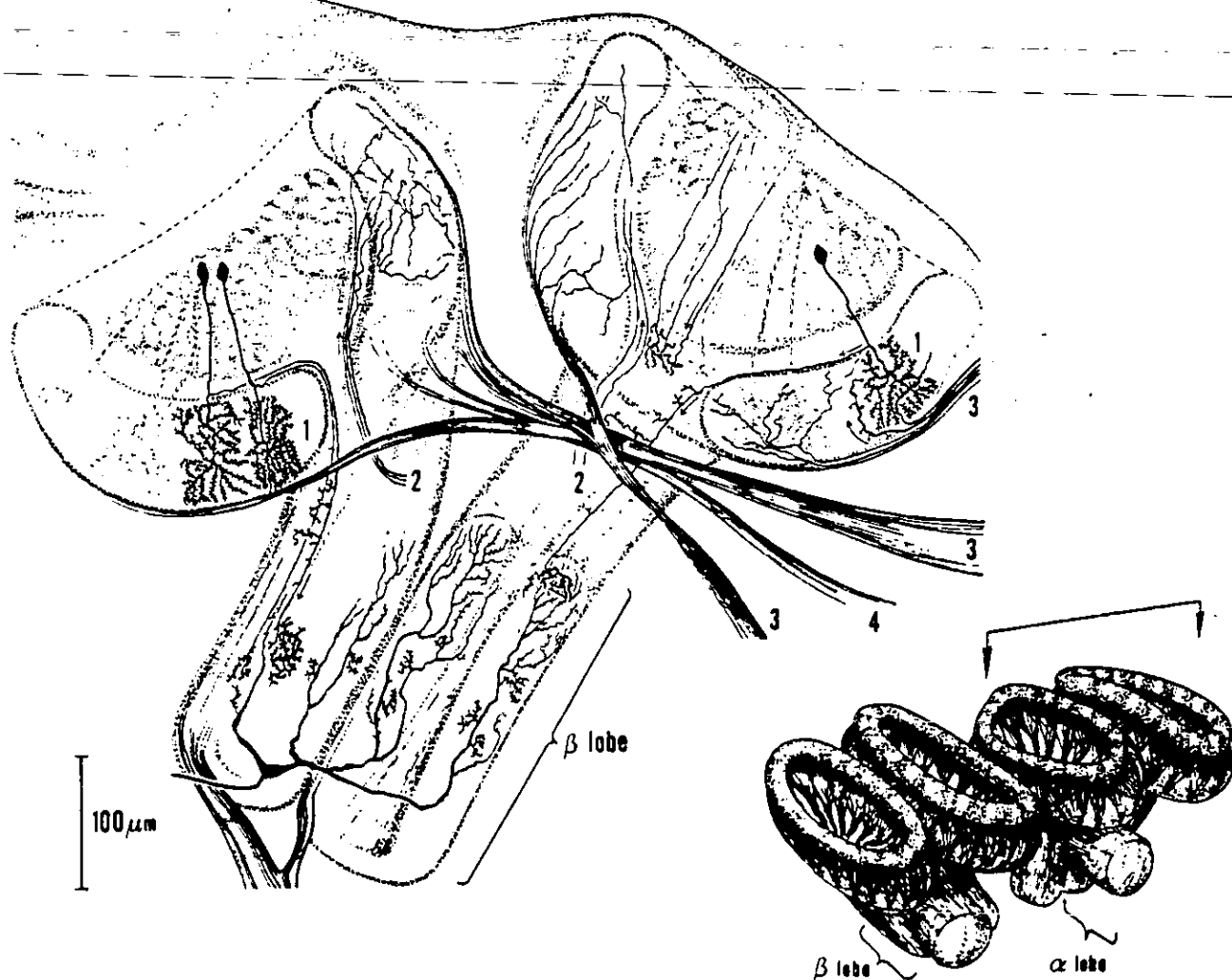


Figura 5. Sección coronal de la mitad interna y externa izquierdas de los cuerpos fungiformes de la abeja. En la parte inferior se muestra la vista en perspectiva de la estructura entera ilustrando el plano de la sección. 1, ejemplo de la topografía en los cálices de las células Kenyon y sus proyecciones axonales hacia el tallo peduncular del lóbulo β ; 2, tractos medio y externo anteno-glomerular; 3, tractos glomerulares ópticos, superior, medio e inferior desde la medulla; 4, tracto glomerular óptico interno desde el lóbulo. (Tomado de Coss et al., 1980).

Los cálices en forma de copa y los pedúnculos contienen muchas decenas de miles de pequeñas neuronas intrínsecas: las células Kenyon o células globulares. Una abeja zángano, por ejemplo, puede llegar a tener 1.2 millones de células en sus cuerpos fungiformes, de cuales, 300,000 son células globulares (Burrows, 1996).

En insectos, cada neurona del cáliz tiene una ramificación en los lóbulos α y β . Cada una de esas ramas tiene conexiones con muchas fibras de otra parte; aquellas de los lóbulos- α con eferentes premotores descendientes, las otras dos con neuronas de neuropilos sensoriales. Los axones de las células Kenyon del cáliz mantienen su arreglo espacial constante relativo (en diferentes individuos) a cada una en el cáliz y en los dos lóbulos del pedúnculo. Los lóbulos tienden a ser fasciculados y el cáliz tiene glomérulos. Se ha sugerido que esas neuronas son el sitio de la suma de excitación simultánea de células sensoriales de alto orden y que una representación espacial está implicada por la anatomía. Están particularmente bien desarrolladas en insectos sociales, los cuales usan señales ópticas y antenales para orientarse ellos mismos y regresar a su nido, pudiendo ser la sede de este complejo patrón conductual (ver figura 5).

Los cuerpos fungiformes han sido considerados como los centros de asociación probablemente relacionados con la inteligencia de los insectos sociales. El corpora pedunculata no sólo procesa información óptica, pues también está presente en especies ciegas. Además, el cerebro no sólo es un centro de asociación para estímulos inmediatos. Procesos a largo plazo relacionados con comportamientos persistentes son importantes en este nivel y probablemente las células Kenyon están involucradas (Bullock & Horridge, 1965).

El corpora pedunculata también funciona como el mecanismo de selección para patrones particulares de señales sensoriales de entrada, además de que son centros que coordinan la información sensorial y que a la vez ejercen una influencia motora sobre el cuerpo. Las fibras eferentes de los lóbulos- β excitan centros inferiores para producir muchos movimientos coordinados de muchos músculos (Bullock & Horridge, 1965).

Paralelo al incremento en el área del cáliz, el cual aloja relativamente más cuerpos celulares, las especies con patrones conductuales sociales más complejos tienen un gran volumen de neuropilo en el corpora pedunculata. Esta relación entre tamaño de este órgano y la complejidad del comportamiento se encuentra en las hormigas. Alrededor del corpora pedunculata, y particularmente en su lado posterior, hay pequeñas células ganglionares y células neurogliales. Esta es una de las regiones donde los núcleos neurogliales son más abundantes en el cerebro de los insectos.

Las fibras del corpora pedunculata son de dos tipos: a) las que tienen cuerpos celulares en el cáliz y fibras restringidas a los lóbulos α y β , y b) las que tienen cuerpos celulares en cualquier lado y conectan a los lóbulos con otras áreas.

El axón envía una rama hacia afuera, la cual, a su vez, se ramifica en el cáliz, y otra la cual forma una arborescencia en los lóbulos α y β . Después de dejar el cáliz, las fibras preservan sus posiciones relativas en los tractos descendientes, sugiriendo esto una relación espacial con el ambiente. Las fibras de asociación de los lóbulos óptico y antenal entran en la base del cáliz en su unión con el pedúnculo, y presumiblemente hacen contactos sinápticos con neuronas intrínsecas.

v) **Centros ocelares.** Son áreas de neuropilo que están en la base de los nervios de los ojos simples. En insectos hay típicamente tres ocelos dorsales, los cuales mandan tractos a centros protocerebrales definidos. Los nervios ocelares están compuestos de fibras de segundo orden, algunas de las cuales terminan en la parte anterior del cuerpo central; otras corren atrás del puente protocerebral.

b) **Deutocerebro.** Es la región del final de los nervios sensoriales antenales, los cuales forman muchos pequeños glomérulos con apariencia de racimos de uvas. Cada parte del deutocerebro consiste de un

lóbulo antenal. Hay tres nervios de cada una de las mitades del deutocerebro: 1) el nervio antenal, que contiene los axones de los muchos receptores sensoriales que están sobre la antena y los axones de motoneuronas que inervan los músculos antenales; 2) el nervio dorsal tegumentario, que contiene los axones de neuronas sensoriales de la parte apical de la cápsula cefálica; 3) el nervio tegumentario ventral, que contiene los axones de neuronas sensoriales de la parte lateral de la cápsula cefálica. En el deutocerebro también está el centro motor antenal y una comisura que conecta el deutocerebro en los dos lados. En insectos hay un gran tracto olfatorio globular de fibras desde el lóbulo antenal al corpora pedunculata. El lóbulo antenal es la principal región de procesamiento de señales olfatorias primarias que llegan de la antena por medio de miles de axones en el nervio antenal. Los receptores olfatorios pueden estar especializados para un olor en particular, tal como una feromona sexual, o pueden responder a un restringido grupo de aromas.

El lóbulo dorsal también llamado centro motor y mecanosensorial recibe señales de mecanorreceptores antenales generalmente concentrados en la base de una antena, y contiene las neuronas motoras que mueven los músculos de la antena. Aunque hay muchas neuronas que responden a ambas modalidades de estímulos (mecánicos y químicos), los diferentes tractos que llevan a uno o a otro lugar (al lóbulo antenal o al lóbulo dorsal) sugieren que el procesado de ambas señales se realiza separadamente.

La estructura de un lóbulo antenal es característica debido a las varias regiones esféricas de neuropilo llamadas glomérulos, el número de los cuales varía según la especie. Los glomérulos son regiones de neuropilo sináptico aisladas unos de otros por glía y unidos por interneuronas. Consisten de un corazón central de finas ramas neuronales rodeadas por terminales de las neuronas sensoriales y son sitios de muchas interacciones sinápticas y de convergencia de muchas neuronas aferentes (Burrows, 1996).

c) **Tritocerebro.** Es la parte ventral, caudal o inferior del cerebro el cual da lugar a nervios que van al labro; al sistema estomagástrico que va al canal alimentario y a la comisura postoral. En algunos insectos los cuerpos celulares tritocerebrales están situados sobre los conectivos circunesofágicos en los lados de la boca. Consiste de dos lóbulos simétricos unidos anteriormente por el deutocerebro y posteriormente rematados en conectivos circunesofágicos. Cada lóbulo consiste de una corteza de cuerpos celulares rodeando tractos longitudinales, comisuras y áreas de neuropilo. Tiene conexiones con los cuerpos fungiformes y con los lóbulos ópticos, y provee una unión con el sistema nervioso estomagástrico y el complejo retrocerebral. El tritocerebro contiene neuronas que inervan músculos del labro y músculos de dilatación faríngea, y recibe proyecciones de neuronas sensoriales asociadas con las partes bucales (Burrows, 1996).

ii) Características importantes del cerebro hormiga

El ganglio cerebral y el subesofágico están íntimamente conectados en una masa. Como se mencionó anteriormente, el término "cerebro" está reservado para las regiones dorsales, las cuales están cerca a las paredes dorsales de la cabeza (figura 6). Los espacios frontales están ocupados por glándulas salivales. Sobre la superficie dorsal hay tres pequeñas protuberancias: los lóbulos ocelares. Es muy compacta la región deuto-tritocerebral.

Se ha estudiado el volumen del cerebro y la relación con su función de muchas clases de hormigas (ver figura 6 b y c); Pandazis (citado en Bullock & Horridge, 1965) concluye que los tamaños absolutos de los cerebros son más diversos que los tamaños relativos de varias partes. Los

además es un indicador de las fases de los ciclos geológicos, respondiendo el animal adaptativamente según el acoplamiento o sincronización entre el reloj interno y las variaciones ambientales. De esta manera, la presencia de lóbulos ópticos reducidos puede interpretarse como una reducida capacidad para el procesamiento de datos visuales para la formación de una imagen a partir de estímulos luminosos, pero no significa que los estímulos luminosos así como el fotoperíodo no sean factores fundamentales en el comportamiento de los animales. Así, en hormigas (como en otros animales) se han reportado fotorreceptores extraoculares, estructuralmente incapaces de generar imágenes pero que proveen al animal de información acerca de los cambios lumínicos periódicos.

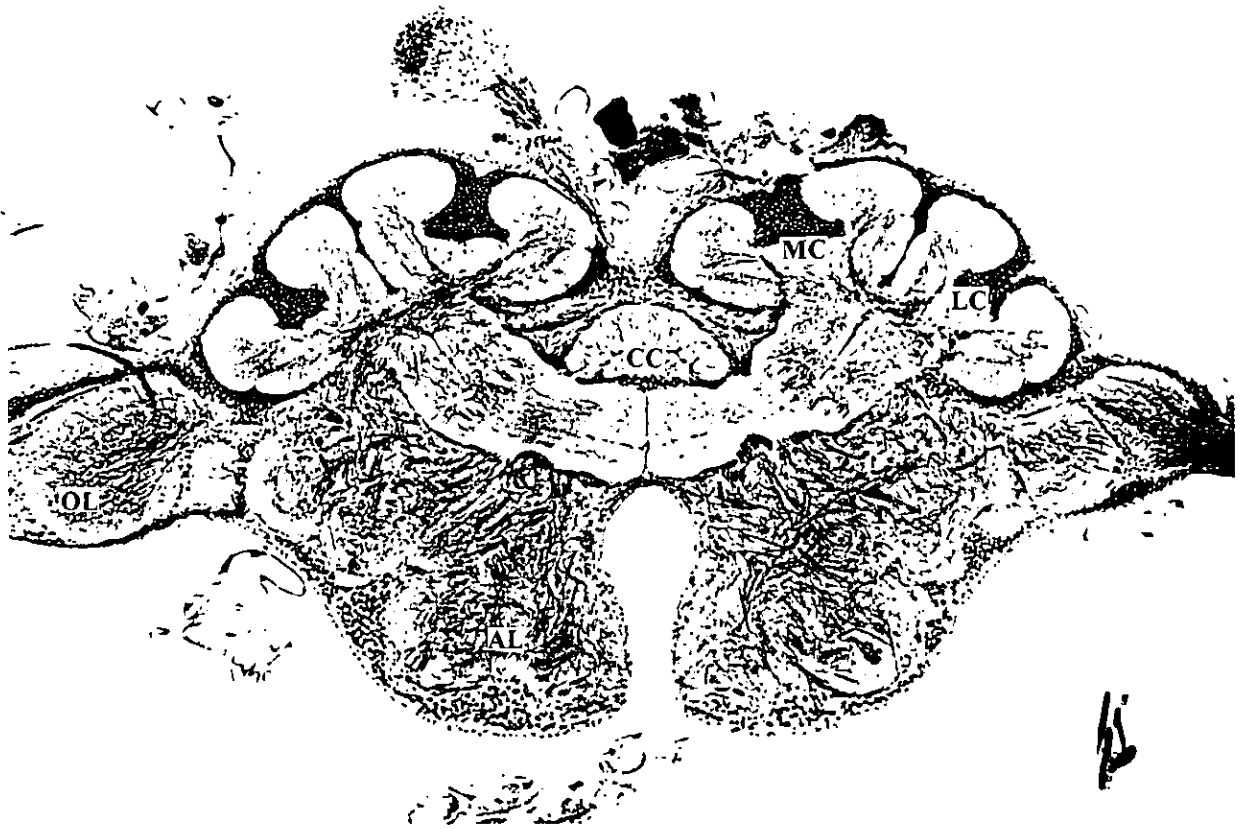


Figura 7. El cerebro hormiga es extraordinariamente complejo para el diminuto órgano que es. En esta sección transversal del cerebro de una hormiga *Camponotus ligniperda* se muestran los elaborados cuerpos fungiformes en la parte superior. Consisten de estructuras pareadas de densas masas de células nerviosas que procesan e integran información multimodal. El cerebro tiene una estructura lo suficientemente fina como para permitir que las hormigas aprendan información simple como olores de la colonia y la localización de varios sitios fuera del nido. AL, lóbulos antenales; CC, cuerpo central; MC y LC, cáliz medial y lateral del corpora pedunculata; OL, lóbulo óptico. (Tomado de Hölldobler & Wilson, 1995).

Felisberti y Ventura (1996) reportan que de las especies de hormigas por ellos estudiadas y que tienen hábitos nocturnos así como aquellas de hábitos diurnos y nocturnos y que además tienen una alta sensibilidad visual (*Atta sexdens* y *Camponotus rufipes*), presentan una cantidad de fotorreceptores cerebrales extraoculares que aquellas que presentan solamente hábitos diurnos y una baja sensibilidad visual (*Camponotus crassus* y *Pseudomyrmex adustus*). Los fotorreceptores cerebrales extraoculares están formados por grupos de células ubicados en la cápsula cefálica y en los lóbulos ópticos, generalmente sin asociación de estructuras formadoras de imágenes. Esto indica que, para el animal, los estímulos lumínicos así como sus variaciones periódicas no sólo son esenciales para la formación de imágenes y el comportamiento relativo a ellas, sino que forman parte de las señales multimodales a las

tamaños de varios centros cerebrales dependen primariamente del grado del influjo sensorial, basado en el tamaño del correspondiente órgano.

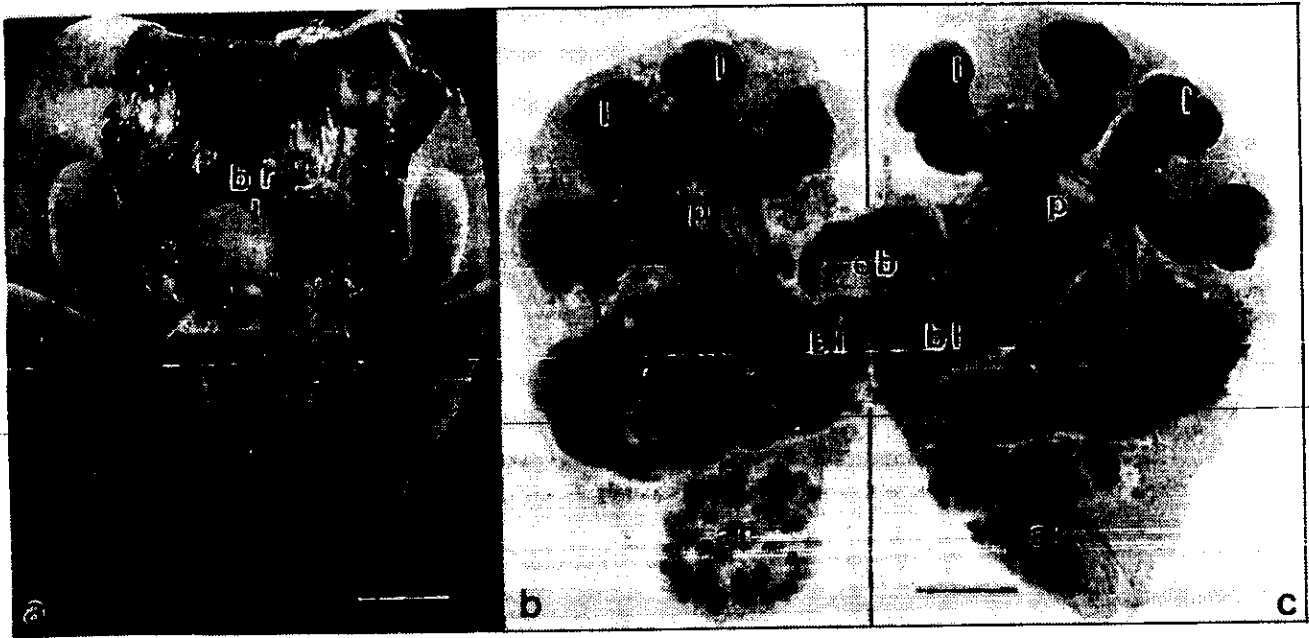


Figura 6. Cabeza y cerebro de *Camponotus*. a) Micrografía electrónica de barrido de la cabeza con la cápsula cefálica parcialmente removida para mostrar la posición del cerebro. b) y c) montaje de fotomicrografías de dos secciones cerebrales de: una nodriza (b) y una forrajera (c) mostrando el lóbulo antenal (an), el cuerpo central (cb), y los cuerpos fungiformes con el lóbulo- β (bl), el pedúnculo (p) y los cálices con su región del labio (l). Barras: 500 μ m en (a), 100 μ m en (c). (Tomado de Gronenberg, 1996).

El tamaño relativo del corpora pedunculata es 35-55% del cerebro (como se mencionó anteriormente, Gronenberg et al. reportan un volumen del corpora pedunculata de casi el 40% del volumen total cerebral) y es más grande en obreras y en las especies más "intelectuales" (figura 7). Los machos tienen los corpora pedunculata relativamente más pequeños, las obreras los mayores, con las reinas en el medio. Las castas de soldados de algunas hormigas, tales como *Pheidole instabilis*, tienen relativamente enormes cabezas pero el cerebro en ellas es pequeño y tienen corpora pedunculata más pequeños que los de las obreras. El cerebro de la abeja obrera es intermedio en tamaño entre el de la reina y el del zángano, pero este último tiene los lóbulos ópticos más grandes. Las diferencias entre los cerebros de las tres castas recaen principalmente en los tamaños relativos de los lóbulos ópticos y del corpora pedunculata, excepto que el lóbulo antenal del zángano está dividido en menos glomérulos que los de las obreras. El zángano tiene un patrón conductual que es, por mucho, dependiente de la distinción entre olores. Los zánganos, tienen sobre la antena cerca de 30,000 sensila placodea, comparada con las 4,000 de las obreras. Junto con los ojos, los órganos olfatorios de los zánganos están relacionados con la detección de la reina en el vuelo de apareamiento.

El cerebro hormiga, a primera vista, parece un cerebro de abeja reducido con centros visuales degenerados, esto es debido a que presentan lóbulos ópticos relativamente pequeños, reflejando la modesta importancia que la visión tiene en el comportamiento hormiga (Gronenberg, 1996). Sin embargo, la fotorrecepción no sólo provee al animal de un marco visual en el cual comportarse, sino que

que está expuesto y que le proveen información acerca de las fases de las variaciones ambientales y a las cuales reacciona adaptativamente.

El cerebro de las hormigas, al igual que el de los demás insectos, es una estructura tripartita, cuyas partes son más o menos identificables. Se considera "cerebro" sólo al ganglio supraesofágico. Los tres ganglios pareados (proto-, deuto y tritocerebro) están íntimamente fusionados, pero aun pueden distinguirse en el cerebro adulto. El protocerebro, el ganglio más grande del sistema nervioso central, está flanqueado a cada lado por un ganglio óptico.

Aunque el tamaño de la cabeza de obreras *major* y *minor* de *Camponotus floridanus* presenta grandes diferencias, los cerebros de las *major* sólo son cerca de un 8% más grandes que los de las *minor*. Mientras que el cerebro de las *minor* ocupa más de la mitad del volumen de la cabeza, en las *major* el cerebro ocupa sólo una pequeña fracción del volumen total de la cabeza. El volumen absoluto es aproximadamente de 0.06 milímetros cúbicos.

El protocerebro está constituido por los lóbulos ópticos, el complejo central, los cuerpos fungiformes y el neuropilo difuso. Los lóbulos ópticos son muy pequeños y el cerebro está conectado a los pequeños ojos por nervios ópticos relativamente delgados. La medula, el segundo más grande ganglio óptico, hace un poco más del 2% del total del volumen cerebral, y el lobula comprende sólo cerca del 0.5%. El primer ganglio óptico, la lamina, es más grande que el lobula pero más pequeña que la medula.

Mientras que los lóbulos ópticos son pequeños, la estructura más prominente del cerebro hormiga, los cuerpos fungiformes (*corpora pedunculata*), son muy grandes y aportan más del 40% del volumen cerebral total (células Kenyon y neuropilo). Cada cuerpo fungiforme está compuesto de dos estructuras en forma de copa, el cáliz medial y el cáliz lateral, cada uno da lugar a un pedúnculo. El pedúnculo se fusiona y forma los perpendiculares lóbulos α y β (ver sección anterior). El neuropilo de los cálices está rodeado por una acumulación de cuerpos celulares, los cuales son las somas de las neuronas que constituyen los cuerpos fungiformes: las células Kenyon. Muchas de las células Kenyon tienen sus dendritas en un cáliz y proyectan axones bifurcantes a través del pedúnculo hacia los lóbulos α y β .

Los lóbulos antenales son otra estructura prominente del cerebro hormiga. Reciben las terminales aferentes sensoriales de receptores olfatorios localizados sobre la correspondiente antena. En *Camponotus floridanus*, los lóbulos antenales están subdivididos en cerca de 200 glomérulos antenales. Estos aportan cerca del 9% del volumen total del cerebro (Gronenberg et al., 1996). Estas regiones del cerebro hormiga están relacionadas con el gran repertorio conductual y su variación con la edad, y con el aprendizaje (ver Vowles, 1954; Bernstein & Bernstein, 1969; Gronenberg et al., 1996).

d) Sistema visual

Las hormigas presentan varios tipos de fotorreceptores. Dos de ellos son evidentes: ojos simples u ocelos; y ojos compuestos constituidos por muchas omatidias. Además, existen otros fotorreceptores extraoculares cuyo número presenta una relación con los hábitos, diurnos o nocturnos, y con el desarrollo de los ojos.

i) El ojo de la hormiga

Las hormigas tienen dos tipos de ojos, dos compuestos y tres ocelos. Las larvas no tienen ojos, sin embargo muestran reacciones a la luz (Dumpert, 1981).

Los ojos compuestos consisten de un gran número de unidades sensoriales individuales. Los ojos compuestos están hechos de subunidades llamadas omatidias. Las hormigas pueden tener varios miles de

omatidias o sólo unas pocas. Externamente las omatidias están marcadas por facetas cuticulares hexagonales. Cada una de esas facetas es una omatidia. Dos son las partes en que puede dividirse una omatidia: el aparato dióptrico que actúa como lente, y el aparato receptor donde la excitación por energía luminosa lleva a la iniciación de impulsos nerviosos.

ii) Partes del ojo compuesto

El aparato dióptrico está compuesto por una córnea externa, el cono cristalino y las células pigmentarias corneales. El aparato receptor está compuesto por las células retinulares. Entre ellas están las células de Semper (células pigmentarias las cuales secretan la córnea) y el cono, las cuales reposan directamente sobre las puntas de las células retinulares en los ojos de aposición. En los ojos de superposición, un largo y delgado tracto se encuentra entre el cono y el rabdoma.

Células retinulares. Generalmente, ocho células retinulares (neuronas receptoras modificadas) están arregladas en cada omatidia como los segmentos de un limón, cuyo tamaño en insectos grandes es de 8 a 12 micras. Una o dos de las células retinulares pueden estar reducidas en tamaño, diferir en pigmentación accesoria u ocupar una posición característica en la retina. En la parte proximal de la retina hay una lámina basal la cual es atravesada por los axones de las células retinulares. Esas células retinulares forman en su cara central un complejo rabdoma, el cual es el elemento receptor de luz. Los axones de la célula retinular corren desde la retina al primer neuropilo óptico, la lámina. En algunos insectos, las células retinulares están divididas en dos grupos, las que tienen núcleos distales y las que lo tienen proximal.

Células pigmentarias. Están localizadas en la periferia del cono cristalino y debajo de la córnea. Rodeando a cada fascículo de células fotorreceptoras (retinula) se encuentran células pigmentarias las cuales aíslan ópticamente cada omatidia. Actúan como un iris para reducir la reflexión interna en el cono. Son de tres tipos:

a) En **ojos de aposición**: dos células pigmentarias primarias llenan el espacio entre el cono cristalino y las traqueolas, las cuales forman una capa reflejante.

b) En **ojos de superposición**: hay de 6 a 12 células pigmentarias accesorias que están entre las células retinulares, llegan desde la región del cono cristalino hasta la lámina basal, y llenan el espacio entre los tractos omatidiales de los ojos de superposición. Siempre están abastecidas por tráqueas.

c) Células pigmentarias basales. Tienen sus núcleos bajo la lámina basal. Su protoplasma pigmentado se extiende entre las células retinulares. La membrana o lámina basal no celular une la parte proximal de la omatidia en el nivel de la base del rabdoma y la tráquea de cada omatidia donde se divide a cada célula retinular.

Rabdomas. Son las estructuras sensibles a la luz. Un rabdoma está compuesto de rabdómeros, uno para cada célula retinular. Los rabdómeros están compuestos de tubos de un diámetro de 0.4-1.2 μm , orientados oblicuamente o en ángulo recto al eje del rabdómero y radialmente. Los tubos llenan el rabdoma y pueden ser vistos como paquetes de microvilli de las células retinulares. Este microvilli contiene los pigmentos que absorben luz: rodopsinas y metarodopsinas. Los rabdómeros pueden ser fusionados o separados y a veces son grupos alrededor de un canal central el cual en ocasiones contiene los cortos procesos periféricos de una célula excéntrica. Los tubos de rabdómeros opuestos, a veces tienen orientación paralela y este arreglo se repite a través del ojo.

Axones de las células retinulares. Son de dos tipos en muchos insectos. El axón de la célula excéntrica corre a través de la lámina y termina en la médula, pero otras células retinulares tienen cortos axones, los cuales junto con otros de su clase, terminan sobre cada axón de segundo orden en la lámina con una extensión de cerca del ancho de la omatidia (Bullock & Horridge, 1965).

iii) Arreglo de las estructuras del ojo compuesto

Las omatidias consisten de una córnea o lente, un cono cristalino y nueve células retinulares. La córnea está compuesta de 20-25 capas, y está curvado de manera que a su vez curva el cono cristalino. El cono cristalino está rodeado por cuatro células pigmentarias que lo encierran. Las células retinulares, las cuales están situadas debajo del sistema de lentes de la omatidia, son radiales y arregladas alrededor de un eje central. Dos de las nueve células retinulares en hormigas son particularmente delgadas y una de ellas es más corta que las otras. Así como entre las abejas, en la hormiga australiana *Myrmecia gulosa*, las células retinulares presentan un giro. La dirección del giro en un lado de la omatidia es en el sentido de las manecillas del reloj y en la otra mitad es en el sentido contrario. La rotación de las células retinulares alrededor del eje central es de aproximadamente 1° por milésima de milímetro. En el lado interno, el cual está volteado hacia el eje central, las células retinulares llevan densas microvellosidades, el microvilli, donde se encuentra el pigmento (figura 8).

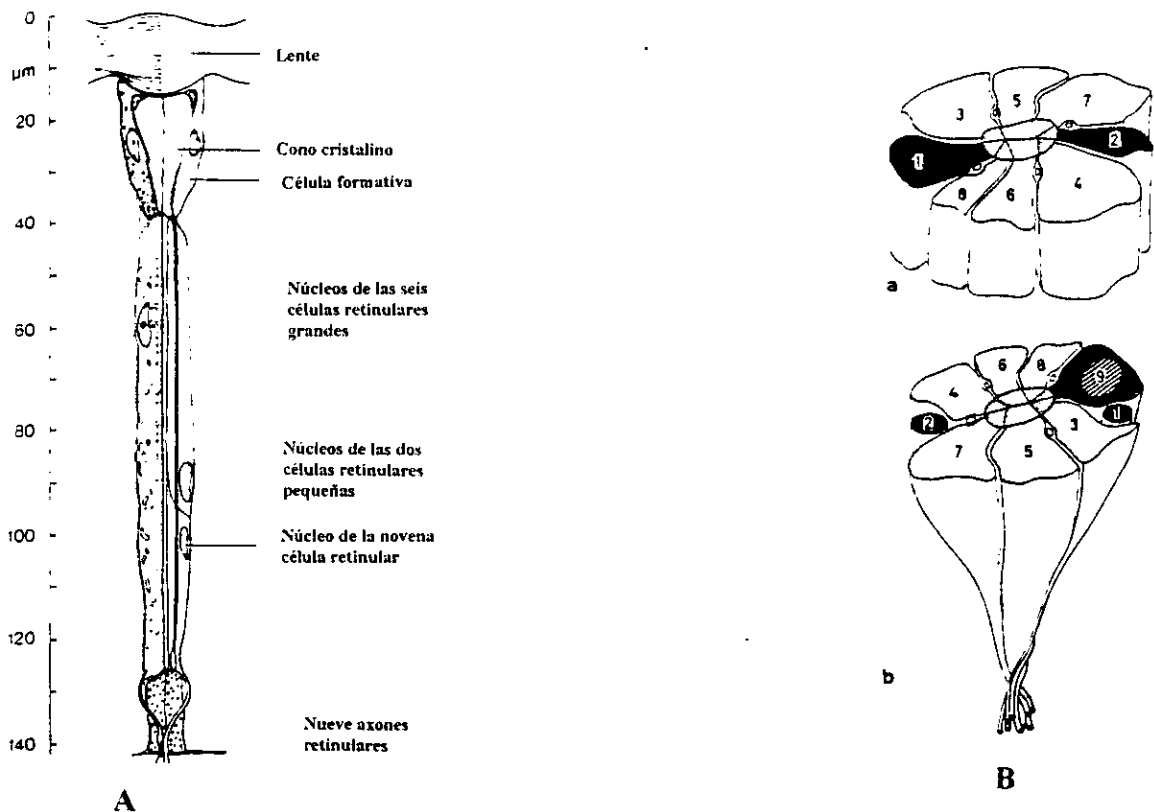


Figura 8. A) A la izquierda de la figura se muestra una sección longitudinal a través de una omatidia de una hormiga obrera *Formica polycтена*. B) A la derecha de la figura se representan las porciones superiores (a) e inferiores (b) de las nueve células ópticas de la abeja. Ocho células son largas (1-8); la 9 es más corta y sólo se presenta en la porción inferior de la omatidia. El agregado completo de las células ópticas tiene un giro en relación a su eje longitudinal. Las células receptoras se enredan en la parte inferior originando fibras nerviosas que se conectan hacia el ganglio óptico. (Tomado de Dumpert, 1981).

El microvilli de las nueve células retinulares está fusionado constituyendo el rabdoma. La aportación de cada célula retinular al rabdoma es llamada rabdómero. Este rabdoma tiene una densidad óptica más alta que la de los cuerpos celulares en derredor. El resultado de esto es que la luz enfocada

en la punta del rabdoma del sistema de lentes es dirigida hacia abajo. De esta forma, la luz es absorbida por las moléculas de pigmento (Dumpert, 1981).

El número de omatidias en las hormigas varía según las especies, habiendo las que carecen de ellos y donde el lóbulo óptico ha degenerado, o las que presentan una faceta en los ojos compuestos. Otras como *Lasius*, tienen 100-200; *Formica rufa* tiene 600 en cada ojo; *Cataglyphys* presenta 600-1,300; y unos pocos géneros arborícolas tienen ojos bien desarrollados con miles de facetas (figura 9).



Figura 9. Micrografía electrónica de barrido de la cabeza de la hormiga sudamericana *Gigiantops destructor* mostrando su principal característica: enormes ojos compuestos con varios miles de omatidias. (Tomado de Hölldobler & Wilson, 1990).

La retina está colocada al fondo de los ojos fuertemente convexos. La luz es enfocada por el cono cristalino hacia el rabdoma el cual es el elemento sensible. Los rabdómeros parecen estar fusionados en pares, así que cada rabdoma consiste de cuatro unidades morfológicamente distintivas. En cada unidad el microvilli es paralelo a los otros y alineado en tal forma que el central pasa radialmente afuera del eje longitudinal del rabdoma. Como un resultado de esto, el microvilli de cada par de rabdómeros es paralelo al microvilli del par opuesto y en ángulo recto al microvilli de los dos pares adyacentes.

La luz entra a cada ojo compuesto transmitida separadamente por cada uno de los lentes omatidiales y conos cristalinos hacia sus respectivos rabdomas. Se piensa que cada unidad transmite información acerca de un punto de luz, su intensidad, su color, su plano de polarización.

Las abejas pueden distinguir dos puntos puestos en un ángulo de 1° aproximadamente. El sistema de lentes de las omatidias de la abeja están dirigidas de tal forma que forman ángulos de 1° a 4° con el lente adyacente. De esta manera, no hay dos omatidias que se encuentren dirigidas en la misma

dirección. Esto cambia para las hormigas, puesto que tienen un menor número de facetas, así que cambia tanto la agudeza visual como las posiciones adyacentes de cada omatidia, sin embargo no hay estudios detallados al respecto.

Las hormigas son sensibles al plano de polarización de la luz. El microvilli del fotorreceptor se encuentra dispuesto radialmente, y en ellos, el pigmento fotorreactivo se encuentra dispuesto de forma paralela al eje del microvilli. De esta manera, también el pigmento de cada par de rabadómeros es paralelo al del par opuesto y está en ángulo recto al de los dos pares adyacentes. Además, las células de la retinula tienen un giro de 180° desde la parte más distal a la más proximal, y esto permite que el pigmento sea capaz de reaccionar a diferentes regiones del cielo (Wehner, 1976).

Las abejas y las hormigas sensibles al patrón de polarización, tienen una representación interna del vector de polarización en el cielo, esa representación es el *mapa celestial de los insectos*. El mapa reside en la capa de fotorreceptores, en una parte especializada de la retina situada en el margen dorsal del ojo, y comprende sólo el 2.2% (en las abejas) y el 6.6% (en la hormiga *Cataglyphis*) del total de fotorreceptores, esta área es denominada el área POL. Esta área está caracterizada por especializaciones que se combinan para lograr una máxima sensibilidad a la polarización en esta parte.

Los analizadores de polarización de los ojos de las hormigas y de las abejas son fotorreceptores UV, los cuales están caracterizados por sus largas fibras visuales, axones que terminan en la médula del lóbulo óptico. Estos fotorreceptores UV son muy sensibles a la polarización (Wehner, 1989). Los fotorreceptores tienen giro, lo cual asegura que los ejes de microvilli apunten en dos diferentes regiones. El insecto explora el cielo rotando sobre su eje corporal vertical. La máxima respuesta sumada sobre los analizadores del área POL sucede cuando el insecto está alineado con el plano de simetría del cielo. Esto es porque el arreglo de los analizadores coincide con el arreglo de los vectores de polarización en el cielo (Whener, 1989).

iv) Formación de imágenes

La teoría de la visión en mosaico dice que cada omatidia ve sólo una pequeña porción del entorno del insecto, de manera que el ambiente percibido está compuesto de numerosos puntos que corresponden al número de omatidias.

Muchos ojos compuestos pueden ser clasificados en dos tipos morfológicos: ojos de aposición y ojos de superposición. Sin embargo, no todos los ojos compuestos de los artrópodos pueden ubicarse convenientemente en alguna de estas dos categorías (Wigglesworth, 1972).

Ojos de aposición. En los ojos de aposición, los rabadomas son largos, recorren la longitud total de la retinula desde la punta del cono cristalino hasta la lámina basal. Los pigmentos accesorios pueden o no ser capaces de moverse, pero cuando la migración del pigmento se presenta, tiende a no ser muy pronunciada. Las células retinulares de cada omatidia están rodeadas por células pigmentarias y el rabadoma adjunto al cono cristalino. Esta clase de ojo es característica de animales que son activos durante el día bajo condiciones de luz brillante, por ejemplo voladores diurnos. Los ojos de aposición, siempre tienen omatidias aisladas ópticamente, las cuales son una clase definida de unidad estructural receptora. Cada omatidia es sensible a un delgado rayo de luz incidente a lo largo del eje omatidial, donde las células sensoriales y sus rabadomas tocan la base del cono.

La luz paralela incidente sobre la córnea es llevada al foco en un punto cerca de dos tercios del camino hacia abajo del cono cristalino. Como la luz penetra más allá del punto focal, los rayos comienzan a diverger. Ya que la parte apical del cono cristalino está rodeada por citoplasma de las células pigmentarias primarias con un índice de refracción un poco menor, los rayos laterales de este cono de luz se pierden. Los rayos centrales prosiguen hacia el rabadoma, el cual tiene un índice de

refracción más alto que el citoplasma circundante y funciona como una guía de ondas. El resultado es que cada omatidia colecta luz a través de un delgado ángulo, y está energía que alcanza el ápice del cono cristalino es confinada al rabdoma y a una delgada cubierta de citoplasma alrededor de él.

El ángulo a través del cual la luz es colectada no es mucho mayor que la inclinación entre omatidias adyacentes. El tamaño óptimo para las facetas córneas tiene implicaciones importantes. Grandes y largas facetas colectarán más luz, pero el precio pagado es una pérdida en la agudeza visual para el ojo como un todo. La fineza de grano de la imagen retiniana puede ser incrementada al disminuir el tamaño de las facetas individuales y así, incrementar el número de retinulas, pero sólo hasta cierto punto. Conforme el tamaño de las facetas va disminuyendo, la difracción limita el incremento de la agudeza visual. La función del pigmento accesorio es absorber rayos oblicuos que no son refractados hacia el rabdoma.

Ojos de superposición. Los ojos de superposición difieren de los de aposición en que tienen relativamente cortos y gruesos rabdomas confinados a la parte basal de la retinula lejos del cono cristalino y tienen células muy ligeramente pigmentadas rodeando cada grupo de células retinulares. El espacio entre la parte distal del rabdoma y la parte proximal del cono cristalino es ocupada por el tracto cristalino, que es una estructura retráctil formada ya sea como una extensión del cono o por la parte distal no rabdomera de las células retinulares.

El pigmento accesorio muestra migración muy pronunciada. En el estado de adaptación a la luz, el pigmento es distribuido a lo largo del tracto cristalino. Cuando el animal está adaptado a la oscuridad, el pigmento se retira distalmente a una masa compacta entre el cono cristalino (en algunos insectos) o se separa en dos masas, una porción migra distalmente y algo se retrae a la región de la lámina basal (en algunos crustáceos). Esta clase de omatidia es característicamente encontrada en animales activos en la noche o bajo condiciones de iluminación difusa o débil.

El corrimiento del pigmento de alrededor del tracto cristalino es una adaptación que incrementa la sensibilidad absoluta del ojo. Los ojos de superposición, son característicos de insectos nocturnos voladores. En los ojos por superposición donde las células sensoriales y sus rabdomas están separadas del cono por un tracto cristalino, la superficie córneal entera funciona para enfocar la luz en el nivel de los rabdomas. Una imagen puede ser el resultado de la superposición de rayos que han pasado a través de muchas facetas.

En los ojos por superposición, el tracto cristalino funciona como una guía de ondas. Durante la adaptación a la luz, cuando el pigmento accesorio está en la posición proximal, los gránulos de pigmento rodean el tracto cristalino e incrementan el índice de refracción. Esto hace al rabdoma una guía de ondas menos eficiente y consecuentemente, la energía es perdida hacia los gránulos de pigmento en derredor. El pigmento accesorio sirve como una pupila longitudinal, disminuyendo la sensibilidad de los fotorreceptores en el estado adaptado a la luz. En el estado adaptado a la oscuridad, la visión de patrones en ojos con tracto cristalino, podría depender de la eficiencia de las estructuras dióptricas al enfocar la luz sobre el sistema guía de ondas, así como de la ausencia de pérdida de el tracto cristalino al rabdoma.

En resumen, en los ojos de aposición y en los ojos de superposición adaptados a la luz, el rabdoma recibe sólo los rayos de luz que entran en paralelo al largo eje de una omatidia individual. Los rayos oblicuos son absorbidos por el pigmento, aislando ópticamente cada omatidia de otra. La imagen formada de esta manera es una imagen de aposición. En los ojos de superposición adaptados a la oscuridad, el movimiento distal del pigmento tiene el efecto de eliminar el aislamiento óptico entre omatidias adyacentes. Esto resulta en que los rayos que alcanzan al rabdoma de una omatidia dada han atravesado varias omatidas. La imagen así formada es una imagen de superposición.

v) Electrorretinograma

La electroretinografía es una medida objetiva de la actividad bioeléctrica en la retina. Cuando la retina es estimulada con luz, se inician eventos fotoquímicos y neurales que se transmiten hacia el cerebro. Las corrientes eléctricas que se generan en las células de la retina y que fluyen a través, alrededor y afuera del ojo, forman un campo eléctrico. El ERG resulta fundamentalmente de la actividad total de las células visuales y las neuronas de la retina.

Las células receptoras son altamente sensibles a modalidades específicas de energía, mientras que son relativamente insensibles a otras modalidades. Estas células transducen el estímulo en eventos fisiológicos de naturaleza bioeléctrica, generalmente en forma de una despolarización. El proceso de transducción muestra una gran sensibilidad en rangos pequeños de intensidad del estímulo, produciendo señales de receptor con una energía varios órdenes de magnitud superior a la del estímulo. Por el contrario la sensibilidad disminuye al aumentar la intensidad del estímulo.

La propiedad receptora radica en moléculas receptoras localizadas en la membrana de las células receptoras. Estas moléculas llevan a cabo la recepción y transducción cuando son activadas por un estímulo apropiado que conduce a cambios en la permeabilidad iónica de la membrana celular, resultando en un flujo de corriente de receptor, produciéndose, así, un potencial receptor de tipo graduado, que puede iniciar o modular potenciales de acción discretos (todo o nada) en los nervios sensoriales. La intensidad, en los nervios sensoriales estará codificada en forma de frecuencias de impulsos tipo todo o nada (Eckert, 1884).

El ERG, es la medición de la diferencia de potencial entre cualesquiera dos puntos del campo eléctrico tridimensional. El registro resultante, no sólo depende de la función de la retina, sino de otros parámetros como el estímulo, la técnica de registro y de propiedades de otras estructuras del ojo. El ERG se mide mediante la utilización de un electrodo activo y uno de referencia. Los efectos de la adaptación a la oscuridad, a la temperatura, y el ritmo diario, pueden ser mecanismos fotoquímicos o eventos de membrana.

Los registros son la suma de muchas omatidias y es difícil saber las contribuciones de cada omatidia. Los potenciales pueden no ser una medición de unidad, ya que las células retinulares no son una población homogénea (Bullock, 1965). Por ejemplo, Labhart (1986) reporta, para *Cataglyphis bicolor*, dos tipos de receptores con sensibilidad a diferente longitud de onda: un tipo de receptor sensible a 350 nm (el cual a su vez es sensible a los cambios del vector de polarización), y otro a 510 nm. Además, las proporciones de ambos receptores varían según la región del ojo de que se trate.

El registro electroretinográfico ha sido utilizado en hormigas por Labhart (1986) para caracterizar los fotorreceptores en diferentes regiones del ojo compuesto de la hormiga *Cataglyphis bicolor*. Otros investigadores han utilizado el ERG para estudiar ritmos de fotosensibilidad en invertebrados como el acócil, por ejemplo Fanjul-Moles et al., 1987; Fanjul-Moles & Prieto-Sagredo 1996; Fuentes Pardo & Inclán-Rubio, 1981; Fuentes Pardo & Moreno-Sáenz, 1986; Fuentes Pardo et al., 1985; Fuentes Pardo et al., 1992.

I.5. SENTIDO DEL TIEMPO Y RITMOS EN HORMIGAS

En las hormigas existe un importante sentido del tiempo, el cual muestra variaciones importantes entre las castas así como entre las especies y debe ser estudiado cuidadosamente para cada caso (Wilson, 1971). Unas pocas especies de hormigas son capaces de aprender a realizar tareas en horas particulares del día. En estas habilidades, están implicadas características notables del cerebro hormiga, tales como

plasticidad cerebral que permite un aprendizaje a corto y a largo plazo, y una desarrollada ubicación espaciotemporal. El patrón temporal del comportamiento es una de las características fundamentales de cualquier estudio conductual. Para entender los mecanismos o el significado adaptativo de una acción, es esencial entender no sólo la acción en sí misma, sino su contexto. El contexto incluye otros individuos a quienes la acción es dirigida así como su patrón temporal (Cole, 1991b).

Así pues, es importante establecer el componente temporal que proporcionan los individuos así como la consecuencia de las interacciones entre los componentes de los diferentes individuos en los patrones conductuales que manifiesta la colonia como un todo; a su vez, es de igual importancia determinar si el comportamiento de la colonia puede producir efectos en las características temporales de los individuos. En otras palabras, ¿de dónde surgen los patrones conductuales de la sociedad completa, de la suma de los patrones individuales, o de las interacciones entre las características individuales? Por lo tanto, y según lo anterior, para responder a estas preguntas, es necesario, no sólo enfocarse en el nivel colonial, sino también en el nivel individual, ya que existen evidencias de que los individuos presentan propiedades temporales uniformes que son esenciales para su sobrevivencia y la de la colonia.

1.5.1. Ritmos de actividad. Ritmos de individuos - ritmos de población

La vida de los organismos transcurre siempre en alguna fase de algún ritmo, ya sea diario, estacional o anual. Las hormigas, como los otros seres vivos, presentan diferentes patrones conductuales o fisiológicos repetitivos, entre ellos se encuentran ritmos diarios de actividad, los cuales varían en la hora según la especie y el hábitat.

La mayoría de los estudios sobre ritmos en hormigas se ha realizado en grupos de hormigas o en colonias completas (por ejemplo, Cole, 1991a; McCluskey, 1958; McCluskey, 1963; McCluskey, 1965a; McCluskey, 1965b; McCluskey, 1967; McCluskey, & Carter, 1969; Roces, 1995; Roces & Núñez, 1989; Roces & Núñez, 1996). Cuando se han estudiado ritmos en hormigas individuales, estos no se han podido encontrar, de manera que se ha establecido que, al menos en una especie estudiada (*Leptothorax allardycei*), los individuos son arrítmicos (por ejemplo Cole, 1991a,b).

Sin embargo, North (1987 y 1993) encontró ritmicidad circadiana en hormigas individuales de la especie *Formica rufa*. Aunque podría suponerse que los patrones temporales de los individuos dependen de la sociedad completa, los resultados de North no deberían sorprendernos si consideramos que características temporales circadianas uniformes deben subyacer a las capacidades de orientación por compás solar, por ejemplo la hormiga del desierto *Cataglyphis* (Whener, 1976, 1989) o las hormigas de bosque *Formica* (Jander, 1957, citado en Hölldobler & Wilson, 1990). Lo mismo debería esperarse para otras hormigas que se orientan por medio de señales celestes (*Tetramorium*, *Tapinoma*, *Lasius* y *Camponotus*; ver respectivamente, Schifferer en von Frisch, 1950 [citado en Hölldobler & Wilson, 1990]; Carthy, 1951a,b; Jander, 1957; Jacobs-Jessen, 1959, [los dos últimos citados en Hölldobler & Wilson, 1990]) las cuales sufren cambios de posición en el transcurso del día.

a) Forrajeo

Skaife (1964) habla de horarios de alimentación en colonias de hormigas argentinas *Iridomyrmex humilis* en laboratorio, alimentadas *ad libitum*, y cuantifica la variación a lo largo del día en el número de forrajeras que encuentra en los tubos bebederos que les dispuso. En su estudio, los datos muestran una mayor asistencia a los bebederos durante las horas de la tarde comenzando la asistencia desde las 13 horas y con el pico máximo a las 19 horas (ver figura 10).

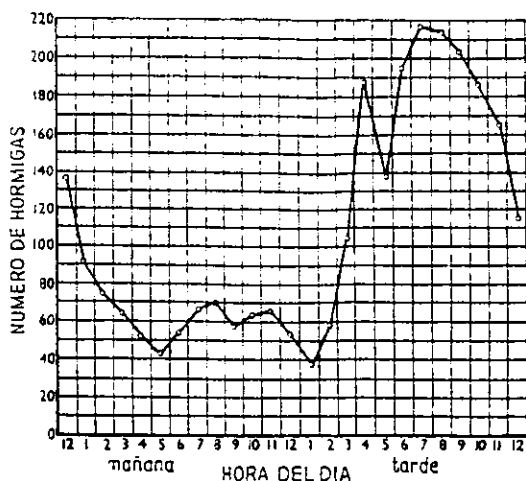


Figura 10. Los horarios de alimentación de Skaife. En la gráfica se muestra el número de obreras que se alimentan durante el día. El pico máximo se encuentra entre las 7 y las 8 p.m. El registro es para la especie *Iridomyrmex humilis*. (Tomado de Skaife, 1964).

puestos en laboratorio a temperatura constante y con cambios alternantes de luz y oscuridad, las colonias mantuvieron su horario natural. Las hormigas pueden sincronizarse con ciclos fuera de fase con los naturales (Rossengren, 1977; en Hölldobler & Wilson, 1990), al igual que con ciclos de frío-calor (North, 1993). En este caso, las obreras individuales presentaron periodicidad en su actividad, sincronizada con cambios artificiales de temperatura (figura 11), contrario a lo que reporta Cole (1991a) para *Leptothorax*, donde las obreras individuales no presentan patrones periódicos. El mismo North, en 1987, sincronizó ritmos locomotores de hormigas *Formica rufa* individuales con ciclos de luz y oscuridad.

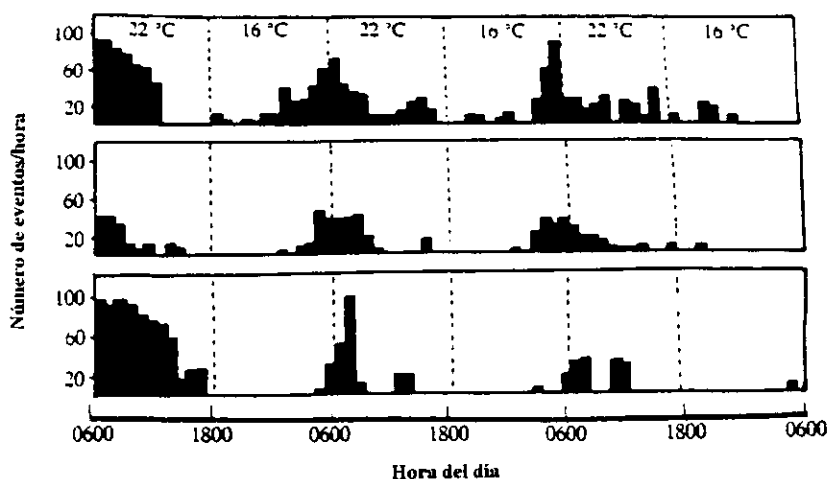


Figura 11. Registro de tres hormigas obreras para 3 días sucesivos en oscuridad constante a la vez que se les expone a un ciclo de temperatura como se muestra. (Tomado de North, 1993).

Tales ritmos de actividad pueden beneficiar a las especies de un mismo hábitat en la repartición de un recurso: al salir a forrajear varias especies en sucesión de horarios evitan la confrontación en la competencia por el alimento. Según Wilson (1971), en el suroeste de Australia, a media tarde, los arbustos están repletos de hormigas de especies de géneros típicamente australianos, es decir, adaptados las altas temperaturas de esa hora del día. Al anochecer, primero una especie, luego otra comienzan a retirarse a sus nidos, mientras que las especies nocturnas -de grandes ojos como *Colobostruma*, *Iridomyrmex* y *Camponotus*- hacen su aparición en una regular sucesión. En 1979, McCluskey y Soong (citado en Hölldobler & Wilson, 1990) describieron ritmos diarios en cuatro especies de hormigas de California. *Pogonomyrmex californicus* y *P. rugosus* comienzan a forrajear al inicio del medio día y permanecen activas durante la tarde. Cuando fragmentos de colonia fueron

Si bien en los trabajos de Cole (1991a,b; 1992), las obreras individuales de *Leptothorax* no presentan patrones de actividad, en primera instancia no se ha explorado, en ellas, otro tipo de ritmicidad (podrían presentar alguna otra ritmicidad no necesariamente locomotora), ni, en segundo lugar, que siendo el caso de que hayan sido arrítmicas, todas las hormigas aisladas de todas las especies sean completamente arrítmicas sólo por el hecho de formar parte del superorganismo. La ritmicidad individual en las hormigas podría estar relacionada con el tamaño de los individuos, los hábitos, etc.

Rossengren y Fortelius (citado en Hölldobler & Wilson, 1990) observaron una tendencia de las obreras de *Formica fusca* y de *F. exsecta* a incrementar su actividad antes del período artificial de oscuridad. McCluskey y Brown (1972) observaron que obreras de *Paraponera clavata* salen regularmente en el anochecer y forrajean hasta el amanecer. Al transferirlas al laboratorio, desplegaron picos de actividad al anochecer y al amanecer. Pero cuando fueron puestas en un cuarto oscuro con luz y oscuridad alternantes y a temperatura constante, se volvieron diurnas y no crepusculares ni nocturnas. Muchas especies de hormigas son capaces de cambiar la hora pico de forrajeo, tanto hacia atrás como hacia adelante, así como ajustarse a los cambios del ambiente. Así, *Atta cephalotes*, por ejemplo, puede pasar de ser una forrajera predominantemente diurna a nocturna en un período de pocos días. De esta manera, muchas especies de hormigas tienen una gran plasticidad adaptativa para cambiar de horario de forrajeo dependiendo de la estación, o de las condiciones ambientales (Hölldobler & Wilson, 1990).

b) Actividad-reposo

Los ritmos de actividad han sido estudiados en grupos de hormigas. Esto es importante pues, si bien una hormiga puede ser considerada una entidad física independiente, no puede ser considerada un organismo independiente.

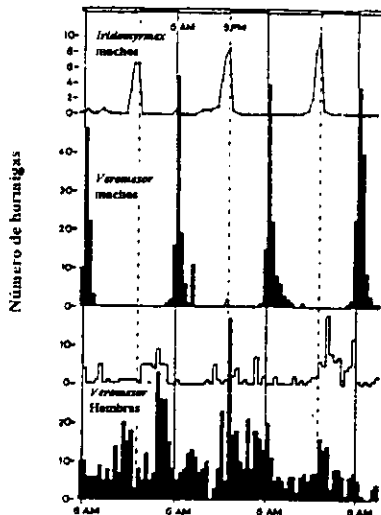


Figura 12. Se muestran los patrones de actividad bajo un ciclo de luz-oscuridad (barras blancas y negras superiores). En la parte superior se muestra el registro para machos de *Iridomyrmex*, y en los dos inferiores para machos y hembras de *Veromessor*. En estos dos últimos, el pico máximo ocurre aproximadamente a las 6 a.m., hora a la que en la naturaleza ocurre el vuelo nupcial. Para *Iridomyrmex*, la explicación del ritmo es difícil, según McCluskey, ya que estas hormigas no realizan vuelo nupcial. (Tomado de McCluskey, 1958).

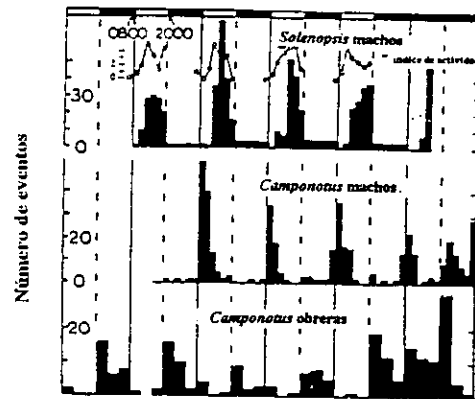


Figura 13. Ritmos de actividad en temperatura constante. En la parte superior se muestra el registro para *Solenopsis* (la hormiga del fuego) donde se aprecia que su actividad se restringe a la parte luminosa del ciclo. En la parte media de gráfica se muestra el registro para machos *Camponotus*. En esta gráfica se observa que el pico de actividad se presenta al inicio del período de luz. El pico de las obreras se presenta durante la noche, contrario a lo que sucede con los machos. (Tomado de McCluskey, 1965a).

La vida de cualquier hormiga sólo adquiere significado biológico, en términos de aptitud, en el contexto social. Una hormiga aislada y perdida lejos de su nido materno, podría subsistir por algún tiempo (muy reducido, pues la sociedad incrementa la expectativa de vida de cada individuo, ver Miramontes & De Souza, 1996), pero terminará muriendo sin la posibilidad de participar en la transmisión de su genotipo a generaciones siguientes.

Así pues, es fundamental el estudio de la organización de los patrones temporales en la colonia completa o en grupos de hormigas. McCluskey (1958) encontró que los ritmos de actividad de los machos de *Veromessor andrei* y de *Iridomyrmex humilis* son endógenos, y que el pico máximo se presenta justo a la hora del vuelo nupcial (figura 12).

En 1965a, McCluskey encontró que las obreras de *Camponotus sp* tienen la actividad pico en la noche, y los machos en el inicio del período de iluminación, relacionado esto último con la hora del vuelo nupcial (figura 13).

En 1967, McCluskey demostró que las reinas aladas vírgenes de *Veromessor andrei* en condiciones de laboratorio, presentan, antes del vuelo, ritmos circadianos de actividad, correspondiendo otra vez el pico de actividad con la hora del vuelo nupcial en la naturaleza. Tal ritmo fue desplegado en condiciones LD 12:12 (ciclos de luz oscuridad alternantes cada 12 horas). El pico de actividad se presentó a la misma hora que el de los machos justo al final del período de oscuridad, y durante la primera hora de iluminación (figura 14).

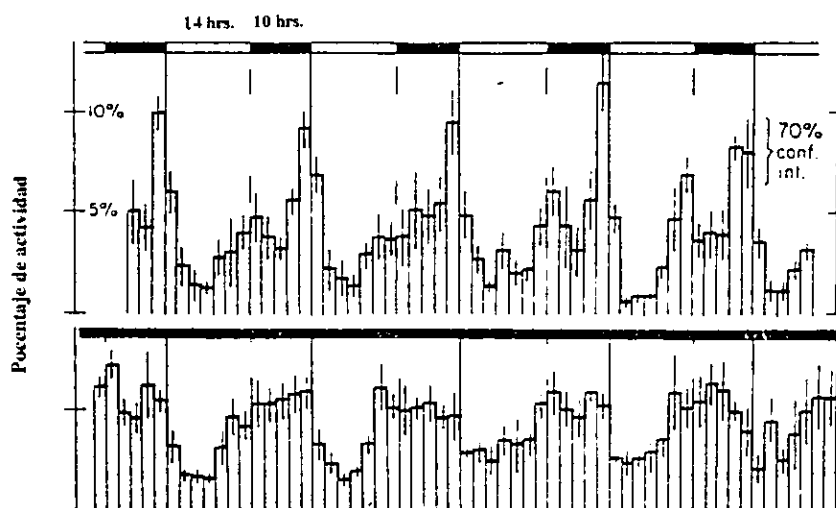


Figura 14. Gráfica donde se presentan los registros de todas las hembras estudiadas por McCluskey en 1967 sometidas a un ciclo de luz-oscuridad. El registro de la actividad se hace automáticamente cuando las hormigas interrumpen un rayo de luz rojo entre un lado y una fotocelda en el otro cuando pasan a través de un tunel de plástico. El pico de actividad ocurre antes del encendido de la luz y a la misma hora que el de los machos (no se muestra aquí). En la parte inferior se muestra que el ritmo persiste aun cuando las condiciones se mantienen constantes.

Posteriormente, en 1969, McCluskey & Carter, comprobaron, que el ritmo de actividad en reinas persiste después del vuelo nupcial sin apareamiento y de la pérdida de alas, pero se pierde después del apareamiento (figura 15). Hölldobler (en Wilson, 1971) ha detectado evidentes picos circadianos en las actividades prenupciales de obreras de *Camponotus herculeanus* y de *C. ligniperda*.

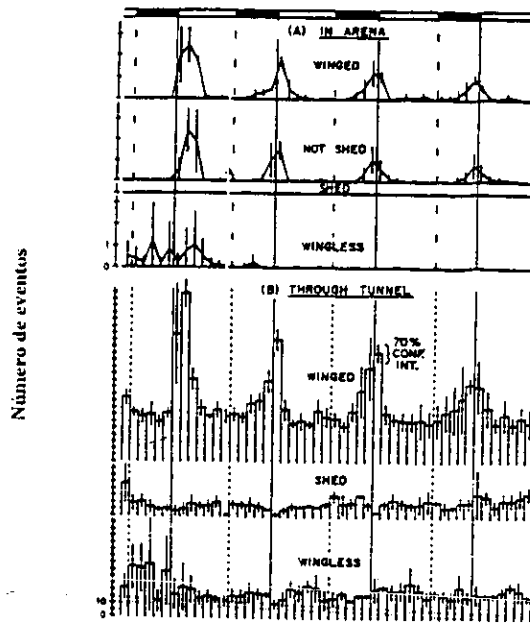


Figura 15. Registro de McCluskey del ritmo de actividad en hormigas reina. Se muestra que la actividad de las reinas *Veromessor* es rítmica cuando presentan alas (wingwed), cuando se les han extirpado artificialmente (de-winged), si volaron del nido y fueron capturadas (flown). Pero cuando las hormigas reina se aparearon (shed) y cuando fueron capturadas después del vuelo nupcial ya con las alas extirpadas por ellas mismas (wingles), no presentaron rítmicidad. (Tomado de McCluskey & Carter, 1969).

Roces (1995) encontró que las obreras de *Camponotus mus*, a lo largo de un gradiente de temperatura y bajo un ciclo LD 12:12, seleccionan, para la nidada, dos diferentes temperaturas diariamente: 30.8°C a la mitad del período de iluminación (fase circadiana=90°, $\tau = 23.52$ h), y 27.5°C 8 horas después, durante el período de oscuridad (fase circadiana=210°, $\tau = 23.6$ h). Este ritmo se mantuvo aun cuando las hormigas fueron sometidas a condiciones constantes. (figura 16, explicación en la página siguiente).

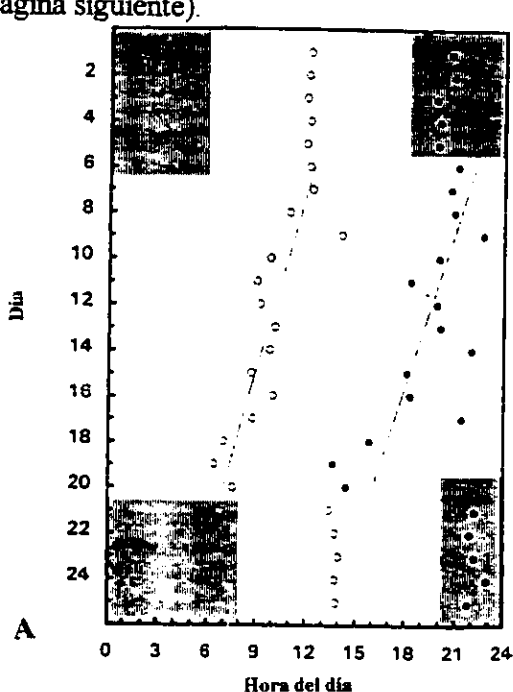


Figura 16

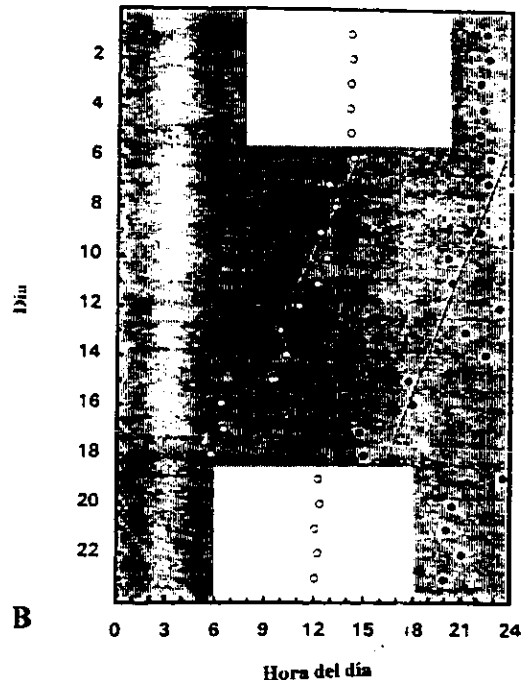


Figura 16. (Página anterior) A) Registro de la actividad espontánea de translocación de nidada por obreras a lo largo de un gradiente térmico estable bajo un ciclo LD 12:12 h, y bajo luz constante. Los círculos abiertos indican eventos de translocación a la zona de 38.8°C, y los círculos llenos eventos de translocación a la zona de 27.5°C. En la parte superior se indica el ciclo luz-oscuridad con las regiones claras y oscuras respectivamente. Hasta el día sexto se mantuvo a las hormigas bajo los efectos de un fotoperíodo apreciándose la sincronización. A partir del sexto día se somete a las hormigas a condiciones de iluminación constante. En esta parte, del día sexto hasta el día 21, se aprecia la oscilación espontánea del ritmo de translocación de nidada. Ambos eventos ocurren diariamente separados por un intervalo de tiempo de 8 horas. En la parte inferior de la gráfica, a partir del día 21, se reinstala el ciclo LD, con lo que el ritmo se resincroniza pero con un retraso de 2 horas. B) Registro de la actividad de translocación. En este caso, a partir del sexto día se mantuvo a las hormigas en oscuridad constante. (Tomado de Roces, 1995).

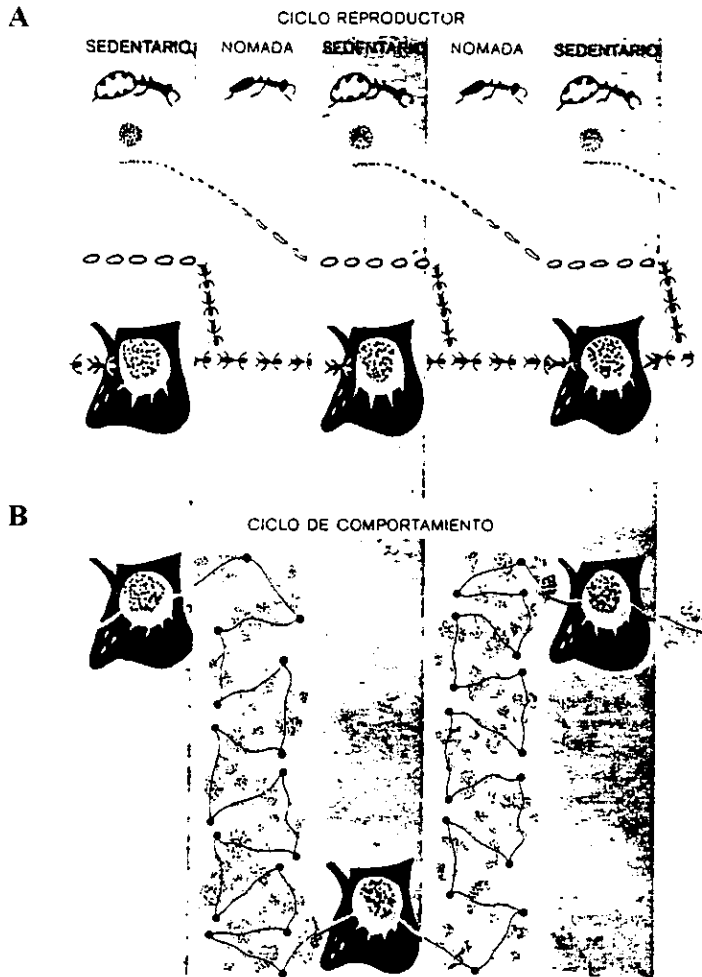


Figura 17. La alternancia de las fases nomádica y sedentaria de las hormigas *Eciton burchelli* consiste en ciclos distintos de reproducción y comportamiento sincronizados. A) La reina, durante la fase sedentaria, deposita una gran cantidad de huevos en un corto período tiempo; tres semanas después, emergen las larvas. Al mismo tiempo, las pupas de puestas anteriores se desarrollan en adultos y comienza la fase nómada. Durante esta fase, las larvas completan su desarrollo y, las hormigas ocupan sus lugares de anidamiento (en B) después de completar las incursiones en grupo cada día. (Tomado de Hölldobler & Wilson, 1990).

Otro ritmo de actividad colonial es el ciclo mensual migatorio-sedentario de las colonias de hormigas legionarias *Eciton burchelli* (figura 17). El ritmo es totalmente endógeno, se presenta en la colonia completa y no está regido por ritmo astronómico o climatológico alguno. Se presenta mes tras mes, tanto en estaciones secas como en las lluviosas a lo largo de todo el año. Estas hormigas se encuentran en selvas húmedas de las tierras bajas desde el sur de México hasta Brasil y son depredadoras de todo tipo de animalillos pequeños, recolectando diariamente hasta 100,000 presas. Alrededor de 700,000 hormigas pueden formar parte de la colonia. Debido a su voracidad, las presas quedan rápidamente diezmadas en los alrededores de cada colonia.

Las hormigas legionarias *Eciton* presentan una alternancia de fases pasando de la sedentaria a la nómada, completándose el ciclo cada mes. Este ritmo no está ligado a la escasez de presas en las vecindades, aunque si no migrase, la colonia sufriría por escasez en el suministro alimenticio. Durante la fase sedentaria, la colonia permanece en un *vivaque* (campamento) donde todas los individuos forman un refugio con sus propios cuerpos protegiendo a la reina y a las formas inmaduras en su interior. Después de este tiempo, la colonia entra en una fase nómada que

dura también de dos a tres semanas, en la que se mueve hacia un nuevo punto de vivaque al final de cada día. El ciclo de comportamiento sedentario-nómada está correlacionado con el ciclo reproductor, donde la descendencia es criada en tandas periódicas.

Cuando la reina entra en la fase sedentaria, sus ovarios comienzan a desarrollarse rápidamente, viéndose su abdomen abultado a la semana, ya contiene de 55,000 a 66,000 huevos. A mediados del período sedentario, durante varios días deposita 100,000 a 300,000 huevos. A finales de la tercera y última semana de la fase sedentaria, emergen las larvas; al mismo tiempo, de las pupas de puestas previas emergen las nuevas obreras. El nivel general de actividad aumenta, y la colonia entra en la nómada, la cual continúa todo el tiempo en que la descendencia de más reciente puesta permanece en estado larvario. Durante la fase nómada, las larvas se desarrollan y entran en pupación y la migración cesa, comenzando una nueva fase sedentaria. En experimentos realizados con colonias de *Eciton*, Schneirla (citado en Wilson, 1980) encontró que el desencadenante de la reacción nómada es el estado de desarrollo de la descendencia: larvas y nuevas obreras. Así, el ciclo de actividad está controlado por el ciclo reproductor, pero aún no se sabe con certeza qué controla el ciclo reproductor.

Chauvin (1967) menciona que el aislamiento en abejas provoca una agitación considerable. Según él, el efecto de los otros individuos actúa como un "tranquilizante". Asimismo, dice que, en *Leptothorax*, las hormigas aisladas se agitan mucho; por el contrario, cuando las hormigas están en presencia de otros individuos, y sobre todo en presencia de la reina, disminuye enormemente la actividad.

Las obreras aisladas de *Leptothorax allardycei* se vuelven activas después de un intervalo que es característico para cada individuo. El efecto de una interacción, el cual depende del momento en que tome lugar tal interacción, entre dos obreras es siempre la disminución del intervalo esperado hasta el inicio de la actividad. La interacción causa un cambio de fase en la oscilación normal de actividad (Cole, 1991). Esto coincide con la observación de Chauvin de la interacción entre obreras, donde la activación de cada obrera es "aleatoria" y espontánea. La actividad de una sola obrera no muestra clara evidencia de periodicidad, se vuelven activas espontáneamente; por el contrario, cuando grandes números de obreras interactúan, emergen picos periódicos de actividad. Cole concluye que las diferencias entre los niveles de actividad espontánea entre diferentes hormigas se debe a la edad, ya que, dice, la probabilidad p de volverse activa declina en un promedio de -0.02 por día. Sin embargo, la colonia completa presenta patrones periódicos de actividad, es decir está sincronizada. Este autor propone que esto se debe a que el promedio de edad de los individuos componentes de la colonia es determinante para tal sincronización (Cole, 1992). Las colonias de *L. allardycei* exhiben oscilaciones de actividad con un período de cerca de 0.5 horas (Cole, 1990). Cuando una obrera tiene contacto físico con otra, se enfatizan sus patrones de actividad. Como las hormigas están situadas en grandes grupos, la variación en el intervalo entre picos de actividad declina. Cole arguye que los patrones de actividad de las colonias o de grupos de hormigas son una propiedad emergente del sistema y lo considera un epifenómeno. No obstante, debemos tomar en consideración que Cole no menciona las condiciones de laboratorio (fotoperíodo, temperatura) en las que lleva a cabo sus experimentos.

Según Miramontes (1995), esto sugiere la existencia de una fase de transición en la cual las sociedades de hormigas pueden ir de un estado caótico desordenado hacia un estado periódico ordenado simplemente como una función de la densidad de individuos y por lo tanto de la frecuencia de las interacciones. En su estudio con modelos computacionales, Miramontes resume las características de los sistemas autoorganizativos, siendo: 1) elementos individuales que pueden pasar de uno a otro entre dos o más estados con una relación característica de tiempo; 2) una evolución dinámica hacia un estado crítico es posible donde este estado puede volverse una transición de fase, caracterizada por fluctuaciones espaciotemporales que son autosimilares o invariantes de la escala (estructura fractal). Así, las colonias de *Leptothorax* pueden autoorganizarse hacia un atractor, representado por una densidad

constante del nido donde el atractor está en la región de transición del caos al orden (como el caso de las legionarias, en donde el nacimiento implica un aumento tanto en la excitación mutua como en la densidad de población). La autoorganización hacia una densidad óptima debe mejorar la eficiencia de transmisión de información y la velocidad y plasticidad en la cual la colonia como un todo, responde y se adapta a los cambios de un ambiente fluctuante. Ahora bien, no debemos pensar por esto que una alta densidad de población es benéfica, ya que de esto resulta el estiramiento y ruptura de las líneas de comunicación, y por lo tanto, reducción o pérdida en la coordinación. Sin embargo, aunque los modelos computacionales (Miramontes, 1995) han sido predictivos de los patrones de actividad naturales, es necesario recordar que dichos modelos sólo imitan los resultados del comportamiento y no los procesos que los causan, aunque no por esto dejen de ser herramientas útiles de investigación.

c) Ciclos reproductivos

Cada año muchas especies de hormigas producen machos y hembras alados, los cuales, en una estación adecuada, e incluso a la hora adecuada de un día, realizan vuelos de apareamiento llamados vuelos nupciales. En general, el vuelo nupcial de muchas especies de hormigas ocurre cuando llueve; así, un ritmo especie-específico para el vuelo nupcial evitará contacto con especies cercanas y por lo tanto la hibridación (Hölldobler & Wilson, 1990).

Muchas especies congéneres con posibilidades de hibridación, se separan temporalmente y en forma sincronizada en sus vuelos nupciales según la estación del año y la hora del día. Así, el vuelo nupcial de las diversas especies del *Neivamyrmex* de Norteamérica se realiza en diferentes períodos más o menos sobrelapados a lo largo del año desde abril a diciembre, y haya sobrelapamiento mensual o estacional del vuelo, la hibridación se puede evitar al realizar el vuelo a distintas horas del día. Tal estrategia es utilizada por hormigas del género *Myrmica* de Michigan: *Myrmica emeryana* vuela entre las 0600 y 0800 horas, *M. americana* entre las 1230 y 1630 horas, y *M. fracticornis* entre 1800 y 1930 horas (Kannowski, 1959, citado en Hölldobler & Wilson, 1990). La sincronización vuelo nupcial de las especies no sólo evita la hibridación, sino incrementa el número de participantes en el apareamiento y, por lo tanto, el de individuos, reforzando la exogamia.

En muchas especies los ciclos reproductivos y la aparición de sexuos siguen un programa estacional y temporal definido, sin embargo, según los datos acumulados hasta ahora, es el ambiente el principal factor determinante de la aparición de sexuos alados en ciertas épocas del año. La aparición de sexuos presenta una compleja regulación aparentemente determinada por las condiciones ambientales (ver Wilson, 1971; Passera, 1984), no obstante, Goetsch (1958) afirma que colonias de laboratorio (no dice la especie) mantenidas a temperatura constante, producen sexuos aproximadamente al mismo tiempo que las colonias libres.

En el ciclo anual del desarrollo de la nidada en colonias maduras de *Myrmica ruginodis*, la reina continúa poniendo huevos intermitentemente a través de la primavera y del verano. Muchas de las larvas que eclosionan a principios de la estación son capaces de completar el desarrollo hacia el final del verano y convertirse en obreras en aproximadamente tres meses. Sin embargo, otras continúan como larvas a través del invierno y pueden convertirse ya sea en obreras o reinas hasta la siguiente primavera, casi un año después de la eclosión.

d) Sentido del tiempo y conducta

La identificación de los componentes moleculares, esenciales para la ritmicidad conductual, del reloj biológico en *Drosophila*, ha permitido disectar los patrones circadianos de conducta. En otras

especies (*Xenopus*, *Neurospora*, *Gonyaulax*, *Cyanobacteria*, *Arabidopsis*, y en el ratón; Rosato et al., 1997) se han identificado los genes del reloj. Este sustrato genético hace de las propiedades temporales de los seres vivos susceptibles de selección natural. Por lo tanto, la presencia de estas propiedades temporales así como sus características (como su estabilidad o su respuesta ante diversas señales ambientales) debe estar relacionada con la forma de vida de las especies y con las presiones de selección que actúen sobre su organización temporal y la relación de esta con los factores ambientales y sociales.

i) Polietismo de edad o temporal

Desde hace mucho es conocido que las obreras jóvenes tienden a permanecer en el nido, mientras que las obreras viejas pasan más tiempo fuera de él. Muchos obreros adultos de varias clases de insectos sociales cambian papeles conforme se hacen viejos, progresando desde cuidadores de crías hasta forrajeros. Este cambio conductual a lo largo de la vida de los individuos de aspecto indistinto, se denomina *polietismo temporal*, y los cambios conductuales están acompañados de patrones de cambios en la actividad de glándulas exócrinas (Hölldobler & Wilson, 1990). A lo largo de la ontogenia (considerada desde la eclosión de la obrera adulta del capullo pupal hasta la muerte por senescencia) y en el período de envejecimiento, las obreras sufren cambios fisiológicos internos y su respuesta a los estímulos externos varía.

En *Formica polyctena*, durante los 40 a 50 días que siguen a la eclosión pupal, las obreras no se ocupan más que de labores en el interior del nido: cuidado de la nidada, cuidado de la reina, cuidado de obreras adultas, limpieza de las cámaras del nido, transporte de cadáveres, etc. Al final de los 40 a 50 días, a veces más, las obreras salen del nido y se consagran al "servicio exterior": guardia del nido, trabajos de construcción, aprovisionamiento (Passera, 1984).

La transición del servicio interno al servicio externo ocurre sólo después de una fase transicional de corta o larga duración. Durante este tiempo, los animales gradualmente se mueven más y más lejos de las cámaras en las cuales las reinas y la nidada se encuentran. Pero sucede que si alguna hormiga de uno o dos días después de eclosionar de la pupa se aventura hacia el exterior, inmediatamente sus hermanas de más edad la regresan cargándola hacia dentro del nido. Las primeras incursiones de las obreras jóvenes al exterior son de corta duración, regresando al nido rápidamente y manteniéndose en la entrada donde saludan a las obreras que regresan del exterior.

Relacionado con la transición de las obreras del servicio interior al exterior, está una marcada diferencia en el nivel de desarrollo de los ovarios (DumPERT, 1981). Al comparar la condición de los ovarios entre obreras de servicio externo y de servicio interno, queda manifiesto que los de las obreras de servicio externo están sustancialmente más degenerados que los de las de servicio interno. Es posible que la degeneración ovárica afecte la transición de las obreras de internas a externas, aunque aun no se ha probado. Sin embargo, hay obreras que nunca abandonan el servicio interno de la colonia. Si se aislan obreras recién salidas de la pupación, los ovarios no se desarrollan; pasa lo mismo si se disminuye al aporte proteínico.

De esta manera, el estado de desarrollo de los ovarios y de otros órganos (como la glándula labial) depende de factores externo tales como la dieta y la presencia de obreras de servicio externo, aunque no podemos descartar la presencia de algún mecanismo temporal que cambia al envejecer la hormiga; se cree que exista un reloj fisiológico o bioquímico que ejerce este control (Hölldobler & Wilson, 1990). Esto es muy importante, y está relacionado con lo mencionado anteriormente (ver Osciladores) acerca de que los relojes biológicos, aunque llamados cíclicos, no reinician sus oscilaciones en los mismos puntos temporales que los ciclos anteriores. Podemos, entonces apreciar las oscilaciones, no como un ciclo que forma un círculo cerrado, sino como una espiral que avanza con el tiempo. Por

ejemplo, los cambios mediados socialmente en el desarrollo de las abejas parecen estar regulados genéticamente. El gen *period* parece estar involucrado, pues hay una correlación entre la variación genética en el desarrollo conductual y la ontogenia y periodicidad de los ritmos circadianos conductuales en las abejas (Robinson et al., 1997).

ii) El reloj interno

No obstante que para entender la organización temporal de un sistema tan complejo como una colonia de hormigas es fundamental el estudio de los patrones colectivos, para comprender el impacto de la sociedad sobre los individuos es necesario determinar los cambios que en los patrones individuales tienen los patrones colectivos. Por supuesto, antes es necesario determinar los tipos de patrones individuales que presentan cada uno de los miembros de la sociedad y su susceptibilidad de ser alterados por la colectividad. Así, en algunas especies, las actividades individuales son fundamentales, como en el forrajeo de las hormigas del desierto *Cataglyphis* (Whener, 1976; 1989), y probablemente aquellas que forrajean de manera más o menos individual y que se orientan por medio de señales celestes, como *Camponotus*.

Exeptuando los trabajos de North (1987 y 1993), no hay reportes sobre la existencia de un ritmo circadiano individual en hormigas. North, encontró ritmicidad locomotora endógena, mantenida en condiciones constantes, por algunos individuos, con lo cual, North concluyó que el ritmo es una función de un oscilador circadiano. Esta ritmicidad fue susceptible de ser sincronizada por ciclos de luz-oscuridad, y por ciclos diarios de temperatura.

Las evidencias provenientes de los estudios de North y aquellos sobre orientación en hormigas (por ejemplo Whener, 1972, 1989) sugieren la existencia de ritmos individuales en vez de la arritmia encontrada en el comportamiento de *Leptothorax* (Cole, 1991a, 1991b, 1992). Si esto se confirma, probablemente las características temporales, en las hormigas, sean especie-específicas, o que, incluso, varíen dentro de la colonia. Estos ejemplos, y los provenientes de las abejas, soportan la idea de que en los insectos sociales debe existir algún tipo de ritmicidad individual, al menos en algunas especies o en las castas de algunas especies, que permita compensar los movimientos de las señales celestes por medio de alguna oscilación circadiana interna.

Cuando las exploradoras de una colmena de abejas que va a hacer un nuevo enjambre, encuentran un refugio adecuado, o si son exploradoras y han hallado una rica fuente de alimento, comunican su hallazgo a la colmena con danzas. Si la fuente de alimento o el nuevo refugio es más lejano a los 50 ó 100 metros, las abejas exploradoras realizan la *danza del coleteo* que indica la posición de lo que hay que buscar. Colocada verticalmente en el panal, la danza del coleteo comienza una corta carrera en línea recta. La dirección de la carrera tiene un ángulo de cierta amplitud respecto a la vertical (eje arriba-abajo gravitacional). Adentro reina la oscuridad, así que sus hermanas (obreras) no la ven, el contacto es físico y químico. Las exploradoras ejecutan la danza en ocho. La ubicación de la fuente de alimento respecto de la colmena la proporciona el ángulo (ϕ) que forma la carrera recta con la vertical de la gravedad, esto significa: ese mismo ángulo (ϕ) respecto del que forma el eje sol-colmena, con el eje colmena-fuente de alimento. Este último dato lo saben porque ella ha dibujado coreográficamente un mapa pequeño que simboliza dicho ángulo: el eje vertical en el panal corresponde al eje colmena-sol, y el eje colmena-fuente de alimento lo hace ella cruzando el eje vertical con su carrera recta de la danza en ocho. El ángulo formado por la intersección de ambos ejes corresponde al ángulo "real" que forman los puntos de interés y de orientación: la fuente de alimento, la colmena y la posición del sol.

Pero como a la abeja le toma tiempo ir a una fuente de alimento, y regresar a la colmena, e incluso le toma tiempo realizar la danza que comunica la posición de la fuente de alimento, y como ella

está dentro de la colmena, no percibe directamente la luz del sol ni los cambios de posición de este último en el transcurso de los anteriores eventos. Sin embargo, y esto es sorprendente, la danza de la abeja varía continuamente el ángulo en el que ejecuta la carrera recta, de acuerdo a como varía el ángulo objetivo-posición del sol según este último se mueve (von Frisch, 1994). Así, las abejas conocen la ubicación de la fuente de alimento respecto de la posición del sol, y además conocen la variación de la posición del sol en el transcurso del día, así que esa relación sol-fuente de alimento cambia continuamente, pero las abejas estiman ese cambio, con lo cual saben siempre las continuas nuevas posiciones respecto al sol de la fuente de alimento.

En 1914, el biólogo Rudolf Burn (citado en Carthy, 1969) observaba unas hormigas *Lasius niger* que volvían a su hormiguero, colocó una caja sobre una de ellas y la mantuvo atrapada durante dos horas y media. Cuando la dejó libre, la hormiga se dirigió hacia una dirección distinta de la que había estado siguiendo antes (figura 18).

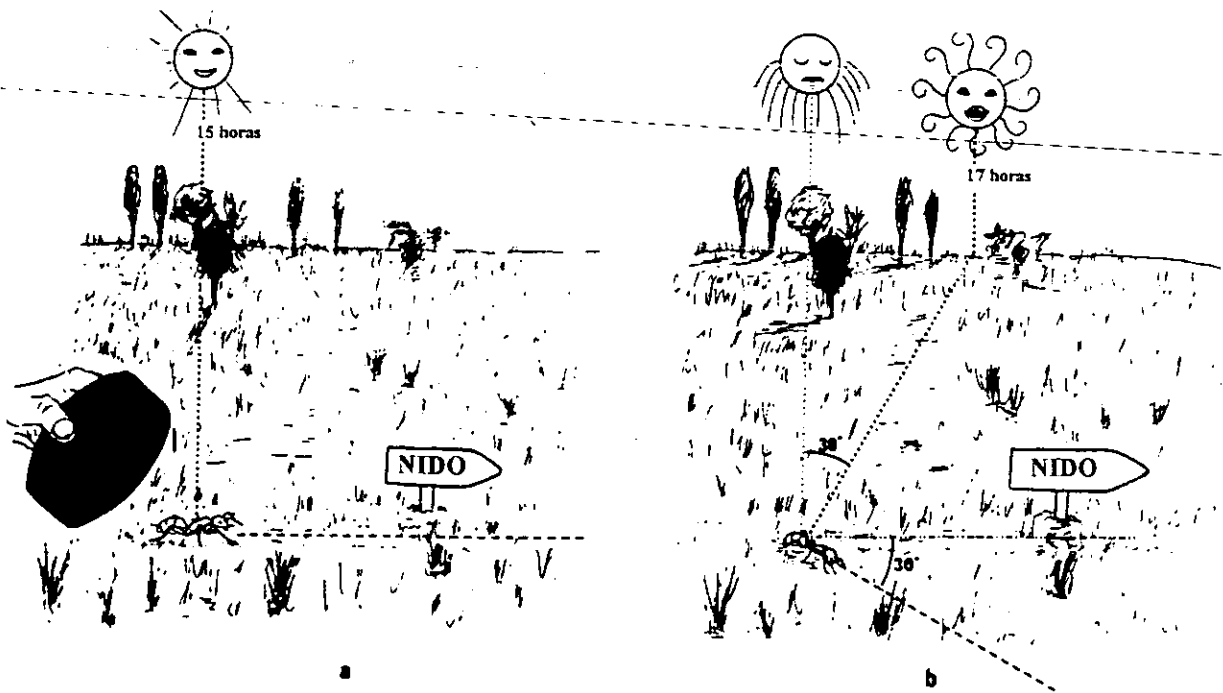


Figura 18. La experiencia de Burn. Mientras una hormiga *Lasius niger*, a las 15 horas, volvía al hormiguero (hacia la derecha en la ilustración), se le encerró con una cajita oscura durante 2 horas. Al liberarla después de este lapso, la hormiga siguió un curso que formó un ángulo de 30° con el sol, igual al ángulo que el sol formaba 2 horas antes con el curso hacia el nido. (Tomado de Passera, 1984).

La nueva dirección difería a la anterior en un ángulo de unos 30 grados. Tomó cuidado de registrar el movimiento aparente del sol, y notó que su posición en el cielo se había desplazado los mismos 30 grados durante las dos horas y media del confinamiento de la *Lasius*. Burn concluyó que las hormigas utilizaban el sol como guía para orientarse. Podemos darnos cuenta que este método de orientación sólo sirve para recorridos de corta duración, ya que aparentemente y según los resultados de Burn, las hormigas no compensan el movimiento del sol a lo largo del día, pudiendo por lo tanto confundirse más que ayudarse de la posición del sol como punto de referencia. Por su parte, Jander en 1957 (citado en Dumpert, 1981 y en Hölldobler & Wilson, 1990), realizó pruebas similares a las de Burn, con obreras de *Formica rufa* y de *Lasius niger*, y encontró que las obreras de ambas especies

pueden compensar el movimiento solar tal y como lo hacen las abejas, ajustando apropiadamente los ángulos en relación al sol.

La hormiga del desierto *Cataglyphis*, también es capaz de orientarse por compensación de tiempo a través de la visión de luz polarizada (Wehner, 1976; 1989). Para realizar su ejecución de navegación, las hormigas emplean una parte especializada de la retina en la cual los analizadores de la polarización están arreglados en una forma que imita la distribución de las direcciones del patrón de polarización (*vector-e*) en el cielo. Barriendo este filtro de polarización en réplica a través del cielo, la hormiga traslada la compleja información espacial proporcionada por el patrón *vector-e* celestial hacia modulaciones temporales simples de eferencias sumadas de los receptores.

La hormiga tiene una representación interna del patrón del vector de polarización del cielo: un mapa celestial hormiga. Con esto, el insecto asume que cualquier dirección particular del vector-*e* ocurre en una posición azimutal fija con respecto al meridiano solar. El azimut es el ángulo alrededor del horizonte que, empezando en el norte (0°), continúa a través del este (90°) hasta alcanzar una línea perpendicular que baja desde el objeto hacia el horizonte. De esta manera, el este se encuentra en el azimut 90°, el sur en el 180°, el oeste en el 270° y el norte en el 360° (o en el 0°). El mapa es una versión simplificada y estereotipada de los patrones reales. En el cielo real, las posiciones azimutales de todas las direcciones del vector-*e* varían con la elevación del sol y el punto observado, pero en el modelo celeste interno de los insectos el cielo no varía. Este mapa reside en la capa de fotorreceptores altamente sensibles a la luz UV; es una parte especializada de la retina situada en la parte superior del margen dorsal del ojo, que comprende el 6.6% de todos los fotorreceptores oculares, esta parte es conocida como el área POL. El área POL puede ser vista como un filtro sensorial de imitación que corresponde en sus propiedades espaciales al patrón de polarización celestial. Esta réplica no es completa, ya que el vector de polarización cambia con la altura del sol, mientras que el receptor interno permanece fijo. Sin embargo, las hormigas tienen un sentido del tiempo interno que compensa los movimientos del sol (15° cada hora), lo cual les permite orientarse con el patrón de polarización aunque haya cambiado. Esto indica que las hormigas tienen también un sentido interno del tiempo que avanza en sincronía con el movimiento del sol durante el día y durante las estaciones del año. Los resultados de Burn de 1914 no indican que las *Lasius* no compensen el movimiento solar, sino que como también demostró Jander, las obreras recién salidas del capullo deben aprender el movimiento del sol.

Por lo tanto, las hormigas, al igual que otros animales, tienen la capacidad de compensar los movimientos del sol debido a un sistema interno de medición del tiempo que está en fase con los movimientos del sol, lo cual aprovechan para orientarse. Esta capacidad requiere de una considerable complejidad del sistema nervioso central (Aschoff, 1981). Sin embargo, como se mencionó antes, este sofisticado sentido del tiempo (la compensación de los movimientos del sol), no es una evidencia directa de la existencia de ritmos circadianos en hormigas individuales. No obstante, es probable que este sentido del tiempo involucre diversos centros nerviosos y, quizá, un oscilador individual interno. Así pues, aunque las hormigas son partes de una entidad mayor que es la sociedad, cada una debe presentar algún tipo características temporales individuales (probablemente especie-específicas y variables con la edad y casta) que les permita encontrar el camino de regreso al hormiguero cuando forrajean en solitario. Estas características temporales probablemente sean reguladas por el estado de la sociedad.

e) El sueño de la hormiga

En cualquier momento dado, sólo una fracción de las obreras en una típica colonia de hormigas, está comprometida con la actividad de forrajeo. Dentro del nido la mayoría de las obreras están inactivas, atendiéndose a ellas mismas o sólo caminando "por ahí". Por ejemplo, *Leptothorax acervorum*

es inactiva el 78% del tiempo. Además, en algunas especies de hormigas existen grupos de obreras que se dedican a nada y cuya función puede ser el almacén de recursos alimenticios en forma de grasas corporales. Cuando las hormigas se la pasan dentro del nido en actitudes ociosas, puede estar interviniendo una baja en la temperatura que aletarga a la colonia completa, o bien, esta última puede haber entrado en la fase de menor actividad de algún ritmo. Ya vimos que los picos de actividad tienen un carácter circadiano, así que a ciertas horas del día la colonia disminuye su nivel de actividad.

El ciclo sueño-vigilia generalmente se relaciona más con vertebrados, y en especial mamíferos y aves, que con invertebrados, sin embargo, algunas especies de hormigas exhiben un comportamiento parecido al dormir. La definición del sueño incluye criterios tanto conductuales como electrofisiológicos. Los conductuales incluyen: 1) quiescencia conductual; 2) una postura especie-específica estereotipada; 3) elevados umbrales de excitación, y 4) un estado de reversibilidad con estimulación moderadamente intensa. Los criterios electrofisiológicos incluyen: 1) sueño de ondas lentas, con ondas lentas de alto voltaje y 2) sueño paradójico con ondas rápidas de bajo voltaje, atonía muscular y movimientos oculares rápidos (en vertebrados mamíferos), entre otras características.

Muchos insectos (abejas, avispas, moscas, caballitos del diablo, mariposas, polillas) presentan, en ocasiones, algunos criterios conductuales del sueño, mientras que otros, como los umbrales de excitación, no han sido evaluados sistemáticamente en muchos insectos. Por otro lado, debido al tamaño del cerebro de los insectos, el registro electrofisiológico cerebral es muy complicado y los correlatos electrofisiológicos de la conducta de sueño son desconocidos. Sin embargo, registros extracelulares de optomotoneuronas presentan una disminución nocturna al patrón de movimiento (Hartse, 1990). En las hormigas, obreras de la nocturna *Camponotus perthiana* han sido observadas tiradas sobre sus costados en una posición pupal durante el día. Esas hormigas fueron "despertadas" con pinzas. Por unos segundos, esas hormigas acabadas de despertar, se movieron perezosamente antes de comenzar a ejecutar los movimientos típicos de una hormiga (Hölldobler & Wilson, 1990) (figura 19). Así pues, la importancia del sueño se extiende fuera del phylum de los vertebrados (Hartse, 1990). Sin embargo, queda aun por determinar la relación entre este comportamiento tipo sueño y alguna ritmicidad circadiana.

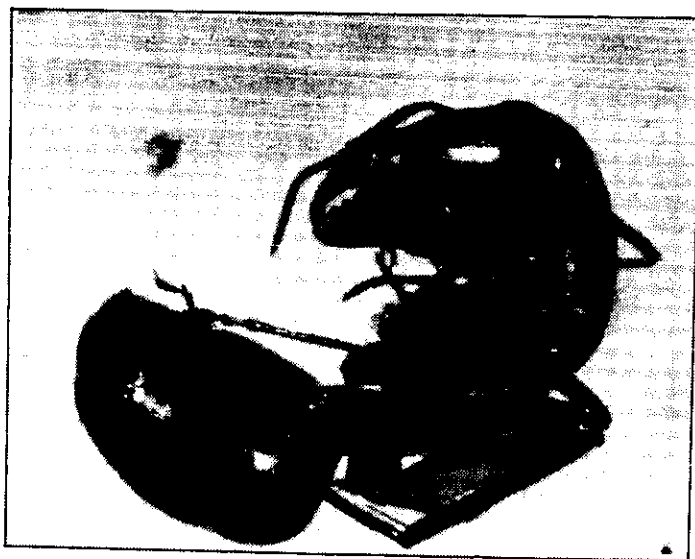


Figura 19. Obrera mayor de *Camponotus perthiana* en la posición de sueño. (Tomado de Hölldobler & Wilson, 1990). Un comportamiento similar ha sido observado por el autor en hormigas del género *Formica*.

2· PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Las sociedades de hormigas, como modelos de investigación biológica, permiten, debido a su organización social, el estudio de los diferentes niveles que conforman un sistema complejo, así como las características de cada una de las partes de éste, las interacciones entre esas partes, interacciones entre sistemas de la misma especie, así como de diferentes especies, y también las relaciones ecológicas con otros seres vivos. Cada hormiga de una colonia posee un complejo repertorio conductual que, según la especie, es más o menos plástico. Estas características individuales no son adiciones a la forma de vida social, sino que ambas representan el estado real de la evolución integral de los individuos como partes de un todo mayor que es la colonia, la cual está adaptada a las características del ambiente.

Uno de los principales problemas para los mirmecólogos es establecer los mecanismos mediante los cuales los individuos colaboran en el complejo comportamiento del superorganismo que es la colonia. Según algunos estudios realizados con la hormiga *Leptothorax* (Cole, 1991, 1991, 1992; y Miramontes 1995), la regulación de los patrones de actividad, así como la sobrevivencia de los individuos (Miramontes & DeSouza, 1996), está relacionada con el número de individuos arrítmicos que interactúan en el grupo. Así, cada individuo presenta patrones caóticos de actividad, y conforme aumenta el número de individuos, los patrones caóticos se sincronizan debido al contacto físico, generando con ello patrones de actividad rítmicos, ordenados y predecibles. Según estos autores, los ritmos de actividad son propiedades emergentes de la interacción de numerosos autómatas arrítmicos.

Roces (1995) demostró que las hormigas *Camponotus mus* eligen diferentes temperaturas para la nidada en determinadas horas del día como un efecto de un reloj circadiano sincronizado por ciclos de luz y oscuridad. Sin embargo, no se ha aclarado si este ritmo de translocación es una propiedad de grupo o de cada individuo.

Por otra parte, está demostrado que cada hormiga (del grupo de las *Formica rufa*) presenta oscilaciones circadianas de actividad que pueden ser sincronizadas con ciclos circadianos de luz-oscuridad y de temperatura (North, 1987; 1993). Parece pues, que tanto la luz como la temperatura juegan un papel muy importante en la sincronización de los ritmos de actividad tanto individuales como grupales. Esta ritmicidad puede jugar un papel fundamental en el sentido del tiempo que subyace al comportamiento de orientación respecto del sol (Jander en 1957, citado en Dumpert, 1981 y en Hölldobler & Wilson, 1990; Whener, 1976; 1989). Tal sentido del tiempo, compensa los movimientos del sol y le permite a cada individuo encontrar el nido o la fuente de alimento aun cuando la posición del sol haya cambiado al transcurrir el día.

Así, se ha probado que las hormigas tienen ritmos circadianos de actividad, tanto cuando están en grupos (McCluskey, 1958, 1963, 1965 a y b, 1967; McCluskey & Carter, 1969) como cuando están aisladas (North, 1987; 1993). Estos últimos resultados no coinciden con los resultados de Cole (1991a,b), donde la sincronización es una función del número de individuos arrítmicos interactuantes en la colonia, y aunque es necesario tomar en cuenta que en los estudios mencionados anteriormente se usaron diferentes especies, es probable que el efecto de grupo sea una de las principales causas de la periodicidad rítmica de la actividad.

Para aproximarse más al fenómeno de sincronización en una sociedad de insectos, es sería importante investigar si otros ritmos están determinados por la acción de grupo o si son inherentes a cada organismo y susceptibles de regulación grupal. Los ritmos circadianos locomotores sincronizables por temperatura o por fotoperíodo, coinciden con otras características de los organismos, por ejemplo, las especies de hábitos nocturnos, con picos de actividad durante la noche, presentan grandes ojos y mayor sensibilidad a la luz, así como fotorreceptores extrarretinianos en mayor número que las especies diurnas. Por lo tanto, es posible que cada individuo de una colonia de hormigas presente ritmos

circadianos ya sea locomotores o de otro tipo, los cuales podrían ser susceptibles de sincronización por alguna señal ambiental y a su vez susceptibles de regulación mediante la interacción social. Como se mencionó anteriormente, los ritmos circadianos individuales deben ser capaces de acoplarse a los patrones emergentes de la colonia completa ya que del comportamiento coordinado del superorganismo depende la sobrevivencia de la colonia y por supuesto la de los individuos.

Sin embargo, hasta ahora no se ha reportado la presencia de un ritmo de sensibilidad visual, el cual podría estar relacionado con la ritmicidad individual, con las vías de sincronización individuo-sociedad-individuo y con el sentido de tiempo individual implicado en la orientación visual por compás solar en las actividades diarias de forrajeo en solitario.

Así, a pesar de no haber sido investigado, es posible que existía un ritmo de fotosensibilidad, ritmo que podría ser una propiedad de cada uno de los individuos, efecto de un reloj biológico que podría subyacer a las capacidades de sentido del tiempo mostradas por algunas especies de hormigas. Comprobar la existencia de un ritmo circadiano de fotosensibilidad es importante, pues con esto, en estudios posteriores, podremos saber si un ritmo sensorial individual endógeno puede ser sincronizado no sólo a señales cíclicas luminosas provenientes del ambiente, sino si también puede ser susceptible de sincronizarse o ser afectado por la interacción social, sea contacto físico o químico o una combinación de ambos, es decir, se podrá saber si la interacción social puede actuar como un *Zeitgeber* y así, sincronizar un ritmo sensorial.

Para determinar si existe un ritmo endógeno de sensibilidad visual, se escogieron hormigas de la especie *Camponotus atriceps* pertenecientes a dos castas sociales: reinas vírgenes y obreras mayor, y se sometieron al registro ERG. Debido a que la coordinación y el ensamblaje de tareas entre diferentes castas (de edad o morfológicas) de individuos sucede generalmente en mayor grado entre obreras que entre obreras y sexuales, es probable que las características temporales y conductuales entre obreras y reinas difieran.

3. HIPÓTESIS

Si, según los resultados de North (1987 y 1993), existen ritmos individuales de actividad a los que probablemente subyace un reloj biológico, y la orientación por compás solar, presentada por diversos grupos taxonómicos (*Formica*, *Lasius*, *Camponotus*; en Hölldobler & Wilson, 1990; *Cataglyphis*, Whener, 1976, 1989) requiere de un sentido del tiempo, es probable que en cada hormiga de la especie *Camponotus atriceps* exista un ritmo circadiano endógeno de sensibilidad a la luz.

Hipótesis general (HG): Si existe un ritmo circadiano endógeno, este debe de:

- 1.- Mantenerse en condiciones constantes (oscuridad y temperatura constantes).
- 2.- Ser susceptible de ser sincronizado por señales ambientales, principalmente la luz.
- 3.- Debe compensar los cambios de temperatura.

Hipótesis de trabajo (HT): El presente trabajo está enfocado en la característica 1 de los ritmos circadianos antes descrita, es decir, en la manifestación de una ritmicidad circadiana en condiciones constantes. Así, HT: Si existe un ritmo circadiano de sensibilidad a la luz, este debe mantenerse en condiciones constantes de oscuridad. De existir tal ritmo será la manifestación de un sistema oscilador interno.

circadianos ya sea locomotores o de otro tipo, los cuales podrían ser susceptibles de sincronización por alguna señal ambiental y a su vez susceptibles de regulación mediante la interacción social. Como se mencionó anteriormente, los ritmos circadianos individuales deben ser capaces de acoplarse a los patrones emergentes de la colonia completa ya que del comportamiento coordinado del superorganismo depende la sobrevivencia de la colonia y por supuesto la de los individuos.

Sin embargo, hasta ahora no se ha reportado la presencia de un ritmo de sensibilidad visual, el cual podría estar relacionado con la ritmicidad individual, con las vías de sincronización individuo-sociedad-individuo y con el sentido de tiempo individual implicado en la orientación visual por compás solar en las actividades diarias de forrajeo en solitario.

Así, a pesar de no haber sido investigado, es posible que existía un ritmo de fotosensibilidad, ritmo que podría ser una propiedad de cada uno de los individuos, efecto de un reloj biológico que podría subyacer a las capacidades de sentido del tiempo mostradas por algunas especies de hormigas. Comprobar la existencia de un ritmo circadiano de fotosensibilidad es importante, pues con esto, en estudios posteriores, podremos saber si un ritmo sensorial individual endógeno puede ser sincronizado no sólo a señales cíclicas luminosas provenientes del ambiente, sino si también puede ser susceptible de sincronizarse o ser afectado por la interacción social, sea contacto físico o químico o una combinación de ambos, es decir, se podrá saber si la interacción social puede actuar como un *Zeitgeber* y así, sincronizar un ritmo sensorial.

Para determinar si existe un ritmo endógeno de sensibilidad visual, se escogieron hormigas de la especie *Camponotus atriceps* pertenecientes a dos castas sociales: reinas vírgenes y obreras mayor, y se sometieron al registro ERG. Debido a que la coordinación y el ensamblaje de tareas entre diferentes castas (de edad o morfológicas) de individuos sucede generalmente en mayor grado entre obreras que entre obreras y sexados, es probable que las características temporales y conductuales entre obreras y reinas difieran.

3- HIPÓTESIS

Si, según los resultados de North (1987 y 1993), existen ritmos individuales de actividad a los que probablemente subyace un reloj biológico, y la orientación por compás solar, presentada por diversos grupos taxonómicos (*Formica*, *Lasius*, *Camponotus*; en Hölldobler & Wilson, 1990; *Cataglyphis*, Whener, 1976, 1989) requiere de un sentido del tiempo, es probable que en cada hormiga de la especie *Camponotus atriceps* exista un ritmo circadiano endógeno de sensibilidad a la luz.

· Hipótesis general (HG): Si existe un ritmo circadiano endógeno, este debe de:

- 1.- Mantenerse en condiciones constantes (oscuridad y temperatura constantes).
- 2.- Ser susceptible de ser sincronizado por señales ambientales, principalmente la luz.
- 3.- Debe compensar los cambios de temperatura.

· Hipótesis de trabajo (HT): El presente trabajo está enfocado en la característica 1 de los ritmos circadianos antes descrita, es decir, en la manifestación de una ritmicidad circadiana en condiciones constantes. Así, HT: Si existe un ritmo circadiano de sensibilidad a la luz, este debe mantenerse en condiciones constantes de oscuridad. De existir tal ritmo será la manifestación de un sistema oscilador interno.

4· OBJETIVOS

4.1· GENERAL

Investigar la existencia de un ritmo endógeno de sensibilidad a la luz a partir del registro de la actividad eléctrica del ojo compuesto ante un estímulo luminoso en condiciones de oscilación espontánea, en dos castas de hormigas de la especie *Camponotus atriceps*.

4.2· ESPECÍFICOS

- a) obtener la respuesta eléctrica del ojo (ERG) bajo condiciones crónicas de oscuridad y temperatura.
- b) Analizar los registros del ERG en busca de una oscilación en la respuesta ocular.
- c) Determinar los parámetros de la oscilación encontrada (período, relación α/ρ , amplitud)
- d) Determinar las diferencias del ritmo entre dos castas de hormigas (reinas vírgenes y obreras mayor).

5· MATERIALES Y MÉTODO

5.1· ANIMALES

Hormigas reinas vírgenes aladas, así como obreras de una colonia silvestre de hormigas *Camponotus atriceps* (= *abdominalis*) Fr. Smith 1908, de una gran colonia de la Ciudad de México fueron colectadas conforme se sometían a monitoreo de la actividad sensorial ocular. Esto se hizo con la finalidad de estudiar el ritmo fotosensorial que presentan las hormigas en oscilación espontánea del ritmo. Los animales fueron capturados en grupos de 6 a 10 hormigas durante la noche, a partir de las 18 horas, momento en que empieza la actividad de forrajeo a principios de verano. Se capturaron únicamente soldados y reinas aladas prevuelo. Una vez capturados los animales fueron colocados de inmediato en frascos de vidrio limpios. En cada frasco se colectaron un máximo de seis individuos. Esto, con la finalidad de evitar, que por el estrés de la manipulación, las hormigas liberasen ácido fórmico en exceso, el cual puede ser letal para ellas. Las hormigas colectadas en frascos fueron mantenidas en condiciones naturales de iluminación hasta el momento del montaje experimental en el laboratorio aproximadamente 12 horas más tarde.

5.2· REGISTRO ELECTORRETINOGRÁFICO

Para llevar a cabo los objetivos, se registró la respuesta de la actividad eléctrica del ojo compuesto (ERG) de dos diferentes castas de la hormiga *C. atriceps* a destellos de luz, bajo condiciones crónicas de oscuridad y temperatura.

5.2.1 *Electrodos e instrumentación*

El registro de la sensibilidad visual se realizó mediante experimentos de *electrorretinograma* (ERG). Se utilizaron electrodos metálicos de acero de 5-10 micras de diámetro (en la punta), y

aproximadamente 1.7 cm de longitud, cubiertos con un aislante hasta muy cerca de la punta, la cual estuvo en contacto con los líquidos corporales. El electrodo en su parte final (opuesta a la parte que se inserta en el animal) está conectado a un alambre que a su vez conecta con el cable que lleva la señal al amplificador. Se utilizó un amplificador marca Grass modelo 7P122E, el cual manda la señal al polígrafo marca Grass modelo 79E, conectado a su vez a un sistema de estímulo y registro automático. El sistema fue calibrado a 1mV por centímetro.

La señal se digitalizó y se capturó en una computadora PC 286 mediante el uso de un programa diseñado en el Laboratorio de Neurofisiología Comparada y una tarjeta de interfase Datalink.

Se utilizó un estimulador marca Grass modelo P522 con una lámpara de luz blanca con los siguientes parámetros de estímulo:

- Duración del estímulo: **10 milisegundos**
- Intensidad del estímulo: **1800 lux**
- Longitud de onda: **luz blanca**
- Frecuencia entre estímulos: **Cada 3 minutos.**

5.3. DISEÑO EXPERIMENTAL

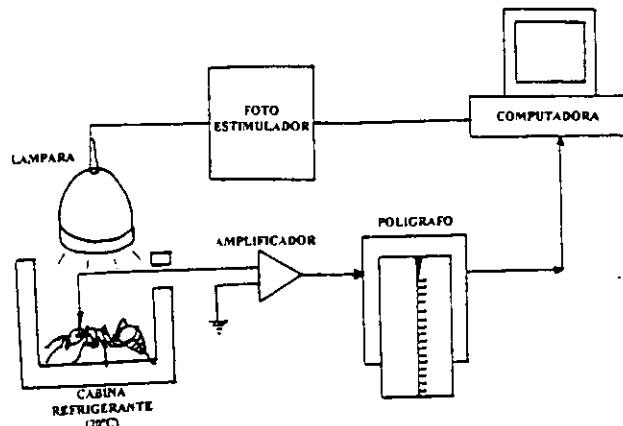
Caracterización del ritmo ERG en condiciones constantes de temperatura y oscuridad. Cada hormiga fue anestesiada por enfriamiento (en un refrigerador por 8-10 minutos) para su manipulación. La hormiga fue fijada en una de las mitades de cajas petri de 6 cm de diámetro, con cera de Campeche adosándola firmemente por el tórax a la base de la caja petri. Se tuvo cuidado de no obstruir todo el cuerpo para no asfixiar al animal. La cabeza así como las antenas fueron aseguradas para evitar movimientos y contactos fortuitos con el electrodo intraocular. Las patas fueron cubiertas con la cera para evitar movimientos y contactos con el electrodo abdominal de referencia. Un trozo de papel secante fue colocado debajo del gaster a modo de "tapete" para absorber el ácido fórmico eyectado por la hormiga y así evitarle algún daño.

El electrodo se insertó más o menos en la parte central del ojo, a mano y en ocasiones con ayuda de un micromanipulador diseñado para tal objetivo. El electrodo activo se colocó dentro del ojo del insecto, atravesando la córnea, y el electrodo de referencia se colocó en algún lugar alejado eléctricamente del potencial de la córnea. Labhart (1986) colocó el electrodo de referencia en la cápsula cefálica, sin embargo, como en el presente trabajo se realizaron registros crónicos de un mínimo de duración de 4 días, y como se exploró el ritmo fotosensorial, fue preferible evitar cualquier daño neurológico asociado a la inserción del electrodo en el duro cráneo de las *Camponotus atriceps*; así que el electrodo de referencia fue colocado en el abdomen atravesando la membrana intersegmental entre el primer y segundo segmentos del gaster para ponerlo en contacto con los líquidos corporales. La manipulación y la fijación de los electrodos se realizaron bajo microscopio estereoscópico. El electrodo de referencia fue insertado en la membrana intersegmental del primero al segundo segmento del gaster. El registro de la señal eléctrica evocada a un destello luminoso generado por el fotoestimulador, se llevó a cabo mediante un preamplificador conectado a un polígrafo que recogía la señal en papel. Simultáneamente la señal eléctrica era recogida por una PC.

La preparación se mantuvo dentro de una cabina refrigerante a temperatura y oscuridad constantes y aislada eléctricamente. La temperatura a la que se mantuvo la cabina fue 20°C. La tapa de la cabina presenta una ventana de vidrio la cual permite el paso de luz de la lámpara de estimulación, la cual se controló por un programa de cómputo. El programa de computadora dispara un

destello luminoso de la lámpara de estimulación cada 3 minutos; la respuesta se registró y se grabó en un disco de la computadora.

En los casos en los que el primer intento de montaje resultó exitoso, las hormigas de respaldo fueron liberadas en su nido. Cada registro se realizó con hormigas recién capturadas. La preparación permaneció en registro durante un mínimo de 3-5 días, habiendo casos en los que las hormigas resistieron más, prolongándose el registro hasta 15 días. Los animales se registraron en condiciones constantes de luz y temperatura así como en aislamiento de interacciones sociales.



5.3.1. Análisis de resultados

Los datos obtenidos (series de tiempo) se analizaron mediante la construcción de gráficas individuales en las que se relaciona el tiempo externo con la amplitud del ERG (medidas del voltaje vs tiempo). Se calculó el período, la relación actividad/reposo (α/ρ) y la amplitud del ritmo. El valor del período en oscilación libre en condiciones de oscuridad constante DD (τ_{DD}) se obtuvo por medio del periodograma de chi cuadrada empleando el programa TAU (Minimitter, 1.04), considerando rítmicos los picos por encima del intervalo de confianza de $p < 0.01$. Los ritmos con períodos entre 20 y 28 horas fueron considerados circadianos; aquellos con períodos más cortos a 20 horas ultradianos, y los que presentaron períodos mayores a 28 horas fueron considerados infradianos (Aschoff, 1981). En seis de las diez hormigas se encontraron dos períodos altamente significativos en el periodograma. Se considera como Período 1 (τ_1) al pico mayor y como Período 2 (τ_2) al pico menor.

Se calculó la amplitud relativa ($AR = \Sigma A_{max} / \Sigma A_{min}$) de la respuesta del ojo para cada hormiga; la amplitud ($A = \Sigma A_{max} - \Sigma A_{min}$) y la relación alfa/rho (α/ρ). Esta última indica la relación entre el tiempo en el que el animal presenta la mayor amplitud de respuesta o de actividad (alfa) y el tiempo en que presenta la menor amplitud de respuesta (rho), conocidos respectivamente como período de actividad y período de reposo. El período de actividad, alfa, comienza a medirse cuando la curva alcanza el 50% de su incremento, es decir, son los valores de la curva por encima de la distancia horizontal que recorre la media. El período de reposo, rho, son los valores de la curva por debajo de la media. Si es mayor el período de actividad (alfa), entonces el índice alfa/rho será mayor.

El inicio de α (alfa) indica la hora a la que la onda alcanza el 50% de decremento. Rho se considera el punto en el que la oscilación disminuye el 50% de su amplitud. La duración de cada período se hizo tomando como punto de referencia o fase a alfa, lo que permite apreciar la evolución del período a lo largo del registro. La hora de respuesta máxima indica la hora de mayor sensibilidad (acrofase). La diferencia estadística entre el ritmo de reinas y obreras se estableció por medio de las pruebas de Bartlett y t' -de Student (para heterogeneidad de varianzas).

6. RESULTADOS

Los resultados que se presentan en esta sección provienen de registros crónicos de hormigas silvestres de dos castas: reinas aladas y obreras mayor o soldados. En este estudio se presentan registros de amplitud ERG vs tiempo externo obtenidos de un total de 10 hormigas *Camponotus atriceps*. De las 10 hormigas registradas, cuatro fueron obreras mayor y seis fueron reinas vírgenes. Ambas castas de hormigas fueron capturadas de su nido en la Ciudad de México.

Todas las hormigas a las que se les practicó el registro electroretinográfico, presentaron variación rítmica en condiciones constantes DD (oscilación libre) ante el estímulo luminoso de intensidad constante. De las 10 hormigas registradas, seis de ellas presentaron dos picos altamente significativos en el periodograma. De estas seis, dos de ellas corresponden a hormigas obreras mayor, y cuatro a reinas. Las 10 hormigas presentaron un período mayor a 20 horas, y las que presentaron dos períodos altamente significativos, o bien estuvo entre las 16 y 18 horas, o entre las 26 y 29 horas de duración (τ_N promedio: 23.4 h). Las tablas 1 y 2, muestran los principales parámetros medidos a partir de las gráficas en los que se pueden apreciar estas características. En la columna denominada "Hormiga", se anota una clave distintiva para cada insecto (esta clave está relacionada con el registro, indicando el canal y la fecha).

En las tablas 1 y 2, también se muestra la amplitud relativa de la respuesta del ojo para cada hormiga, la amplitud y la relación α/ρ . Esta última indica la relación entre el tiempo en el que el animal presenta la mayor amplitud de respuesta (alfa) y el tiempo en que presenta la menor amplitud de respuesta (rho). El período de actividad, alfa, comienza a medirse cuando la curva alcanza el 50% de su incremento, es decir, son los valores de la curva por encima de la media. El período de reposo, rho, son los valores de la curva por debajo de la media. Si es mayor el período de actividad (alfa), entonces el índice alfa/rho será mayor. En las tablas 1 y 2, puede apreciarse que 5 de las 10 hormigas registradas presentan un índice alfa/rho superior a 0.8 y próximo a 1, lo que indica que el período de actividad fue ligeramente menor que el de reposo en estos individuos (hormigas C30311, C30403, C30508, C20514, y C30709). En otros individuos (C21104, C40512, C20603), α fue ligeramente superior a ρ . Dos extremos pueden apreciarse al observar las tablas 1 y 2. La hormiga obrera C21005 y la hormiga reina C30711, presentan, respectivamente, el mayor y el menor índice alfa/rho.

Tabla 1

Parámetros del ERG de hormigas obreras <i>Camponotus atriceps</i>							
Hormiga	Periodo 1 (hrs.)	Periodo 2 (hrs.)	Amplitud mV	Amplitud relativa	alfa/rho	DE Periodo	
C30311	20.2 (20:12)	****	0.00149	1.0279	0.9516	0.954	
C30403	24.1 (24:06)	****	0.0016	1.0316	0.8582	5.36	
C21005	23.4 (23:24)	27.9 (27:54)	0.0378	1.52	2.716	5.819	
C21104	26.4 (26:24)	17.7 (17:42)	0.0413	2.319	1.0431	4.929	

Tabla 2

Parámetros del ERG de hormigas reina aladas <i>Camponotus atriceps</i>							
Hormiga	Periodo 1 (hrs.)	Periodo 2 (hrs.)	Amplitud mV	Amplitud relativa	alfa/rho	DE Periodo	
C30508	23.5 (23:30)	28.8 (28:48)	0.0037	1.0713	0.8232	6.424	
C40512	16.5 (16:32)	23.5 (23:30)	0.0029	1.0498	1.33	3.7	
C20514	23.3 (23:18)	18.1 (18:06)	0.0013	1.023	0.9136	6.645	
C20603	24.5 (24:30)	19	0.0025	1.0473	1.4466	2.579	
C30709	22.4 (22:24)	****	0.0065	1.1164	0.919	2.894	
C30711	22.7 (22:42)	****	0.0053	1.0848	0.33	3.32	

Cada registro ERG crónico practicado a cada hormiga tuvo una particular duración, dependiendo en cada caso de características particulares para soportar el tratamiento. Así, hubo hormigas que soportaron fácilmente hasta 15 días de registro, como la hormiga C20514, la cual fue liberada con vida y en buenas condiciones al finalizar el registro. Sin embargo, otras hormigas no soportaron de igual manera el registro crónico, muriendo a los escasos 3 días de registro (como la hormiga C30311). En algunos casos aparecieron transitorios (ciclos con fases variables), después de los cuales el ritmo osciló libremente manifestando su periodicidad endógena (ver hormiga C21005).

Las tablas 1 y 2, también muestran la desviación estándar (DE) de los períodos de cada oscilación del ritmo de cada hormiga, es decir, la desviación estándar de la evolución del período en el ritmo de cada hormiga. La duración del período de cada ciclo se muestra, para algunas hormigas, en las tablas 3-7.

La **figura 20** muestra, a la izquierda, un registro típico de una hormiga obrera mayor (hormiga C21005). Esta figura relaciona los cambios de voltaje del ojo como respuesta a los destellos de luz con el tiempo (los días de registro). En estas gráficas podemos apreciar la variación en la amplitud de la respuesta ocular a través del día.

En las tablas de características para cada hormiga (**tablas 3-7**) están anotados los principales parámetros de la oscilación. En esta figura puede apreciarse que el período de actividad es mayor al de reposo (índice $\alpha/\rho = 2.716$, ver tabla 1). La misma figura 20 muestra, a la derecha, el periodograma para la hormiga C21005 con el pico de mayor significancia a las 23.4 horas.

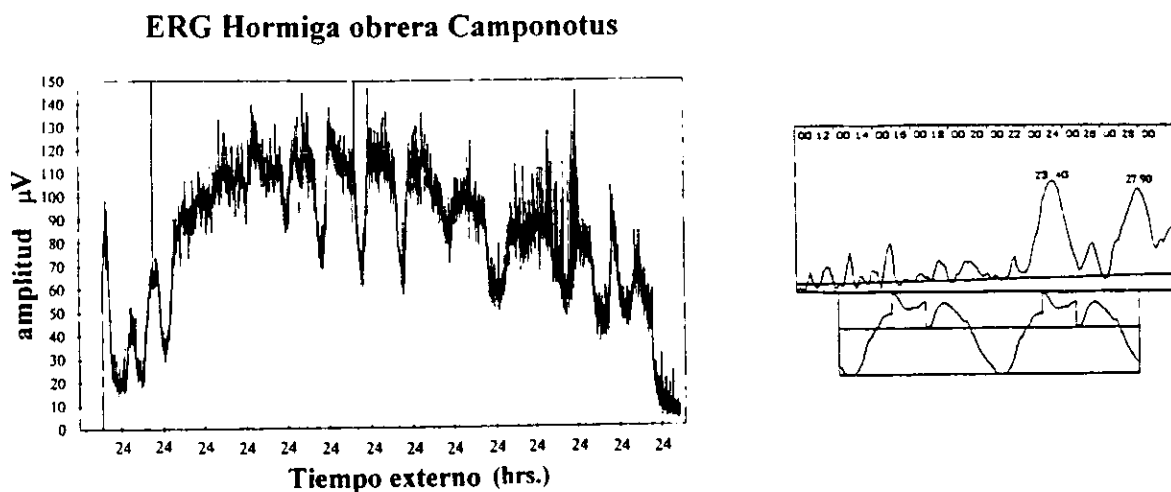


Figura 20. Registro típico del ERG de una obrera mayor (soldado C21005) a la izquierda. A la derecha el periodograma para el registro.

Este es uno de los registros de mayor duración: 14 días de registro. Esta es una de las dos hormigas obreras que presentaron dos períodos significativos en el periodograma. El primer período es $\tau_1 = 23.4$ horas, el segundo período es $\tau_2 = 27.9$ horas (ver periodograma y curva promedio a la derecha de la figura 20).

En la **figura 20** puede apreciarse este doble componente que se fusiona a partir del día 6° de registro. Posteriormente, a partir del 11° día de registro, parece que los dos componentes se separan. La **tabla 3** corresponde a las principales características del ERG de la hormiga C21005.

Tabla 3

Características del ERG de hormiga obrera <i>C. atriceps</i> C21005		
Inicio de alfa (hrs:mins:segs)	Amplitud de cada pico mV	Duración de cada periodo (hrs:mins:segs)
9:52:12	0.0102	18:51:36 (18.86 hrs)
4:16:48	0.0119	20:34:12 (20.57 hrs)
0:00:00	0.0356	24:09 (24.15 hrs)
0:00:00	0.0494	22:08:24 (22.14 hrs)
23:08:24	0.0578	23:08:24 (23.14 hrs)
22:16:48	0.0496	24:00:00
22:16:48	0.035	27:25:48 (27.43 hrs)
1:42:36	0.0455	31:43:12 (31.72 hrs)
9:25:48	0.0345	38:34:12 (38.57 hrs)
0:00:00	0.0494	24:00:00
0:00:00	****	****

La figura 21 muestra un registro de larga duración del ritmo ERG de otra obrera: C21104. Este registro tuvo una duración de 13 días. Hacia la parte final de este registro se aprecia la disminución de la amplitud ($A_{max} - A_{min}$). En la parte derecha de la figura 21 se presenta el periodograma para esta hormiga. En él se aprecian los dos componentes principales del ERG: 1) Un componente principal con un valor $\tau_1 = 26.4$ horas; 2) un segundo componente que corresponde al período $\tau_2 = 17.7$ horas. Más hacia la izquierda se observa otro componente rítmico entre las 13 y las 14 hrs. La tabla 4 muestra las características del ERG de la hormiga C21104.

ERG Hormiga obrera *Camponotus*

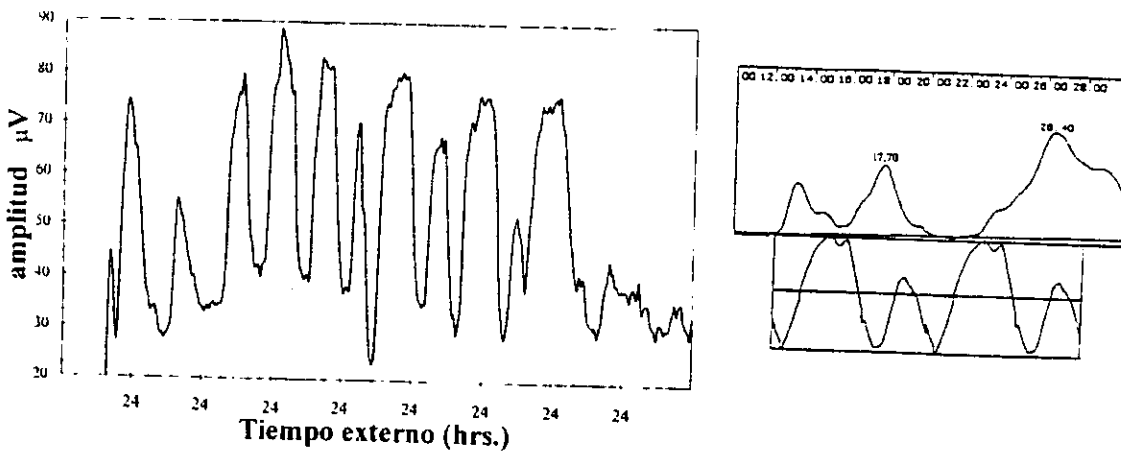


Figura 21. Registro ERG para la hormiga C21104. A la derecha el periodograma

Tabla 4

Características del ERG de hormiga obrera <i>C. atriceps</i> C21104		
Inicio de alfa (hrs:mins:segs)	Amplitud de cada pico mV	Duración de cada periodo (hrs:mins:segs)
19:12:00	0.05	18:07:48 (18.13 hrs)
13:51:36	0.0256	18:07:48 (18.13 hrs)
8:31:48	0.0384	14:24 (14.4 hrs)
22:55:48	0.05	14:55:48 (14.93 hrs)
14:24:00	0.0472	14:24 (14.4 hrs)
4:15:36	0.0508	9:03:36 (9.06 hrs)
13:19:48	0.0484	17:03:36 (17.09 hrs)
6:24:00	0.038	11:12 (11.2 hrs)
18:07:48	0.0467	16:31:48 (16.53 hrs)
10:07:48	0.045	6:55:48 (6.93 hrs)
17:36:00	0.015	25:03:36 (25.06 hrs)
18:07:48	****	****

La **figura 22** corresponde al registro del ritmo ERG de la hormiga reina alada C40512. En el periodograma para esta hormiga, que se muestra en la parte derecha de la misma figura 22, se observa que el pico más significativo corresponde a un período de $\tau_1 = 16.5$ horas, mientras que el segundo pico (hacia la derecha) es el de $\tau_2 = 23.5$ horas.

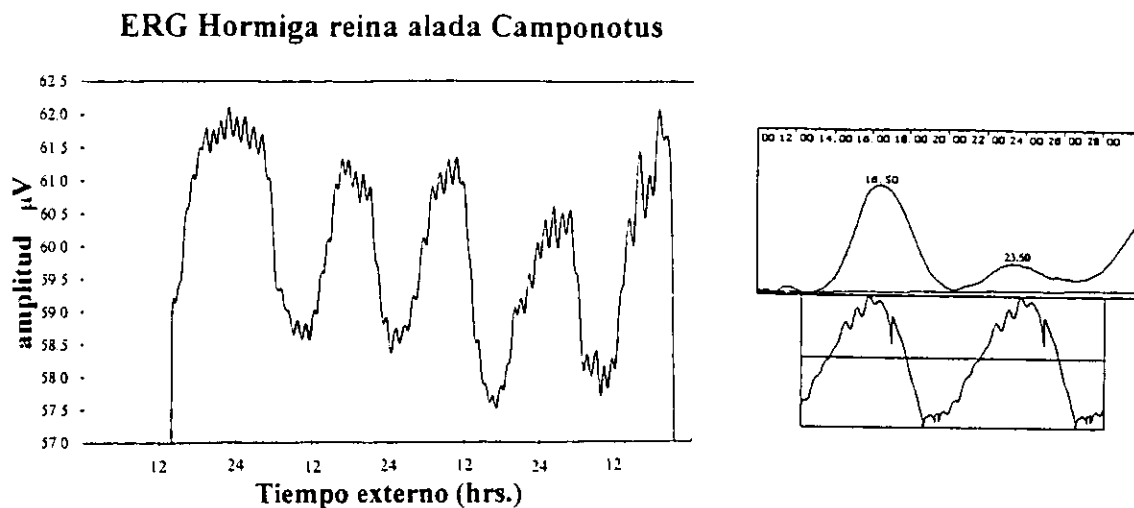


Figura 22. Registro ERG para la hormiga C40512. A la derecha el periodograma

La **tabla 5** muestra las principales características del ERG de la hormiga C40512.

Tabla 5

Características del ERG de hormiga reina C. atriceps C40512

Inicio de alfa (hrs:mins:secs)	Amplitud de cada pico mV	Duración de cada periodo (hrs:mins:secs)
15:39:00	0.0031	22:25:48 (22.43 hrs)
14:04:48	0.0026	14:36 (14.60 hrs)
4:41:24	0.0035	14:36 (14.60 hrs)
19:18:00	0.0024	17:43:48 (17.73 hrs)
13:02:24	****	****

El registro para la hormiga reina alada C20514 (ver **figura 23**) es el de mayor duración para la muestra de reinas (el registro se prolongó hasta los 15 días). Puede apreciarse la relación actividad-reposo en el registro que es casi de 1:1 (índice $\alpha/\rho = 0.9136$, ver tabla 2).

El periodograma, a la derecha en la **figura 23**, muestra dos picos significativos para los períodos, los cuales son: $\tau_1 = 23.3$ horas y $\tau_2 = 18.1$ horas. Un τ_3 , no mostrado en la tabla 2 ni en el periodograma de la **figura 23** fue encontrado y presenta un valor de $\tau_3 = 36$ hrs. En la **tabla 6** se muestra la evolución de τ durante el registro.

ERG Hormiga reina alada Camponotus

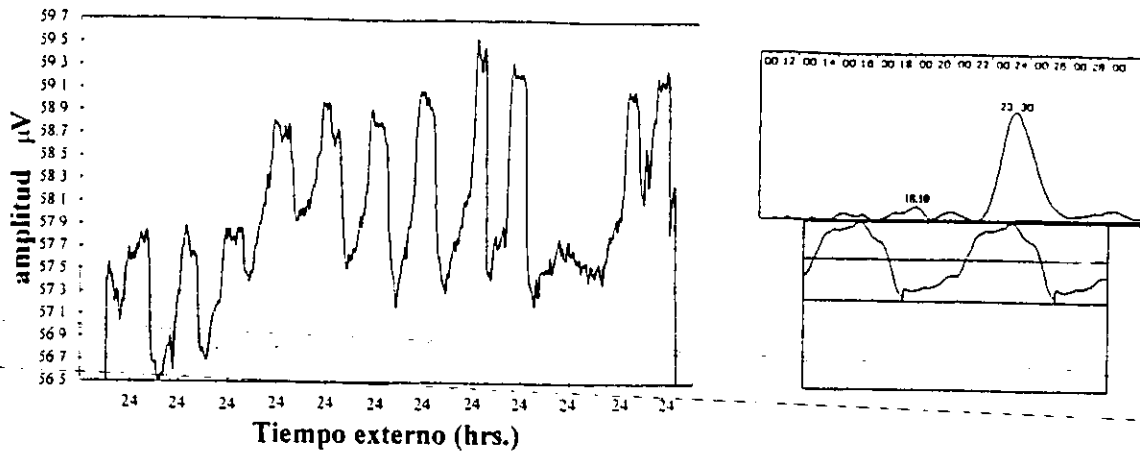


Figura 23. Registro ERG para la hormiga C20514. A la derecha el periodograma

Tabla 6

Características del ERG de hormiga reina <i>C. atriceps</i> C20514		
Inicio de alfa (hrs:mins:segs)	Amplitud de cada pico mV	Duración de cada periodo (hrs:mins:segs)
21:40:12	0.0013	25:33 (25.55 hrs)
23:13:12	0.0012	18:34:48 (18.58 hrs)
17:48:00	0.0004	24:46:48 (24.78 hrs)
18:34:48	0.0009	25:33 (25.55 hrs)
20:07:48	0.0015	24:46:12 (24.77 hrs)
20:54:00	0.0017	23:13:48 (23.23 hrs)
20:07:48	0.0018	27:52:12 (27.87 hrs)
24:00:00	0.0021	18:34:48 (18.58 hrs)
18:34:48	0.0021	18:34:48 (18.58 hrs)
13:09:36	0.0004	38:42:36 (38.71 hrs)
3:52:12	0.001	13:09:36 (13.16 hrs)
17:01:48	****	****

Por último, la figura 24 muestra el ritmo ERG de la hormiga C30711. El periodograma correspondiente a esta hormiga se muestra a la derecha en la misma figura 24, en donde el pico más significativo indica un valor de $\tau = 22.70$ horas.

En la tabla 7 se presentan la evolución de las características del ritmo de la hormiga C30711. La amplitud se mantuvo relativamente constante con un promedio de 0.0053 mV (ver tabla 2).

Tabla 7

Características del ERG de hormiga reina <i>C. atriceps</i> C30711		
Inicio de alfa (hrs:mins:segs)	Amplitud de cada pico mV	Duración de cada periodo (hrs:mins:segs)
21:00:00	0.0059	19:24 (19.4 hrs)
18:00:00	0.0042	16:04:48 (16.08 hrs)
15:00:00	0.0052	22:43:12 (22.72 hrs)
16:25:00	0.0059	****

ERG Hormiga reina alada Camponotus

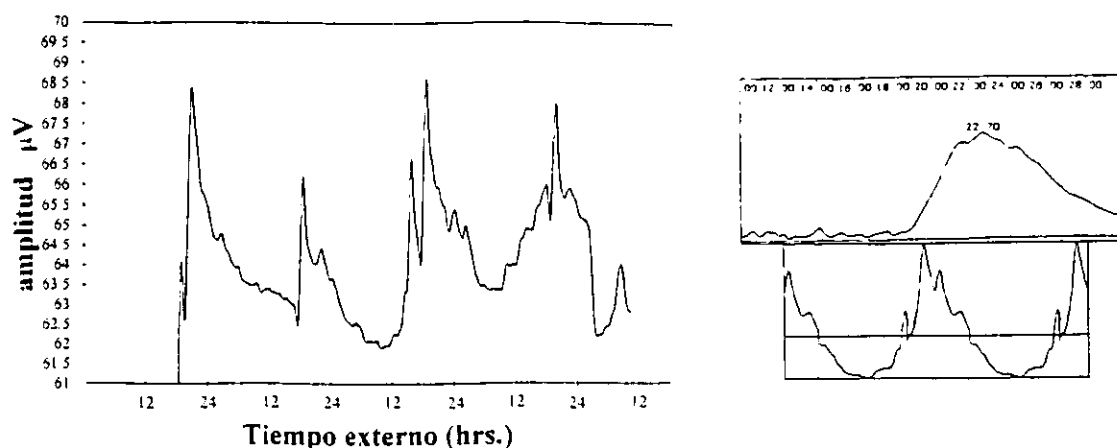


Figura 24. Registro ERG para la hormiga C30711. A la derecha el periodograma

De los datos mostrados, puede resumirse que, en el presente trabajo se encontró que las hormigas *Camponotus atriceps* despliegan una ritmicidad circadiana y una ultradiana (o infradiana) endógenas de sensibilidad a la luz. Las oscilaciones registradas por la técnica del ERG así lo confirman. La ritmicidad circadiana fotosensorial ocular no ha sido reportada antes de este trabajo. Las 10 hormigas sometidas a registro ERG desplegaron ritmicidad circadiana. Los valores circadianos de τ se encuentran entre las 20.2 y las 27.9 horas. Además, de las 10 hormigas registradas, 6 presentaron otro componente rítmico en el registro ERG, que bien puede ser ultradiano (< 20 hrs.) o circadiano mayor a 24 horas (< 27.9 hrs.), y en un caso, infradiano ($\tau_{C30508} = 28.8$). En las hormigas que presentaron un solo componente rítmico, este fue circadiano (hormigas obreras: C30311 con $\tau = 20.2$ horas, C20403 con $\tau = 24.1$ horas, y hormigas reina C30709 con $\tau = 22.4$ horas y C30711 con $\tau = 22.7$ horas).

La figura 25 muestra los valores de τ y $DE\tau$ (desviación estándar del período) para reinas (parte izquierda de la gráfica), y para obreras (parte derecha).

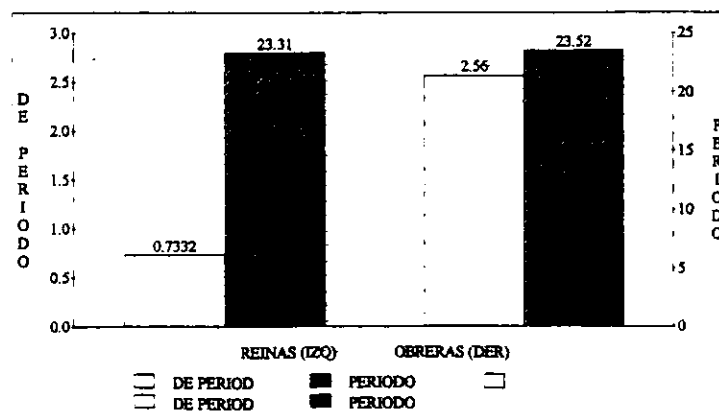


Figura 25. Comparación entre valor de τ promedio (en horas) y la desviación estándar (DE) de τ entre reinas y obreras.

opera por una relación de retroalimentación que permite que cada nivel de organización sea semiindependiente pero en interacción (Michel & Moore, 1995). De este acoplamiento emergen patrones a partir de la coordinación de cada componente separado y con su propia historia.

· *Un ritmo endógeno en cada individuo*

En este trabajo se buscó la presencia de un patrón consistente en cada componente de un sistema mayor. Según los trabajos de Cole (1990, 1991, 1992), los patrones que presenta la colonia completa de *Leptothorax allardycei* emergen sólo cuando la densidad de población supera cierto umbral, y, por el contrario, para cada individuo no existieron patrones detectables. En los modelos computacionales desarrollados por Miramontes (1995), cada individuo es considerado un autómata arrítmico, y los patrones temporales de actividad surgen de la interacción por contacto físico entre cada entidad. Sin embargo, la arritmicidad individual no es necesariamente el caso en todas las sociedades. North (1987; 1993) encontró que individuos aislados de hormigas *Formica polyctena* despliegan ritmos circadianos motores individuales sincronizables por luz y temperatura.

Como se mencionó en los resultados, se encontró, por medio del periodograma, que las hormigas *Camponotus atriceps* despliegan una ritmicidad circadiana endógena de sensibilidad a la luz en oscilación espontánea (ver tablas 1 y 2 y figuras 20 a 24). Algunas hormigas presentan otras periodicidades (ultradiana o infradiana). La existencia de varios componentes (dos períodos) en el ritmo puede deberse a que el reloj esté formado por un sistema multioscilarior susceptible de acoplarse o de ser sincronizado bajo la acción de diferentes señales ambientales (diversos zeitgebers: fotoperíodo, temperatura -como North en 1987 y en 1993 demostró que, los ritmos individuales de actividad, pueden ser sincronizados-, e interacción social). Esto es muy posible, ya que, como señala Page (en Aschoff, 1981), los sistemas circadianos de invertebrados están constituidos por más de un oscilador. Estos osciladores múltiples y no redundantes (funcional y anatómicamente) son una característica importante del sistema circadiano de los invertebrados. Algunos de los ejemplos, proporcionados por Page, de múltiples osciladores son: en *Aplysia*, junto a los osciladores oculares, parece que existe otro marcapasos localizado en el ganglio abdominal; en el acocil, existen dos osciladores diferentes, uno ocular, y otro en el ganglio cerebroide; en las cucarachas y en los grillos, parece que existe otro oscilador fuera de los lóbulos ópticos. Este autor también afirma que en cada invertebrado en el que se ha realizado la búsqueda de un reloj biológico, se ha encontrado, también, evidencia de la existencia de múltiples (y no redundantes) marcapasos.

La pregunta que surge, dice Page, y que concierne principalmente a la línea a la que se dirigen los estudios sobre la organización temporal en las sociedades de hormigas, es: ¿esos osciladores son secundarios y esclavos controlados jerárquicamente por un oscilador primario? o ¿son componentes de un sistema marcapasos compuesto de una red distribuida de osciladores mutuamente acoplados? Estas preguntas podrán ser respondidas en estudios realizados con organismos o bien, el estudio de la organización temporal en las sociedades de insectos lleve un paso más allá las analogías entre organismos multicelulares y sociedades, aportando datos clave para responderlas. Según los estudios realizados, en algunos de esos invertebrados que presentan al menos dos osciladores, se ha visto que, por ejemplo en la cucaracha, ambos osciladores no son diferentes (tienen períodos de 23.95 y 24.5 horas). Sin embargo, en el escarabajo *Blaps gigas*, los dos osciladores encontrados son independientes. Cada oscilador se encuentra en uno de los ojos, en el lóbulo óptico.

En este trabajo se han encontrado en la mitad de las hormigas estudiadas, dos picos evidentes en el periodograma, sugiriendo la existencia de más de un oscilador. Sin embargo, el registro se realizó sólo en un ojo, así que la ritmicidad manifiesta proviene de la respuesta eléctrica de sólo un sistema retiniano.

Así, o bien ambos osciladores tienen acceso a ambos ojos, o cada ojo presenta dos osciladores, o existe otro oscilador en otras áreas cerebrales, o, si la presencia de los dos periodos no se debe a la existencia de más de un oscilador, el oscilador único es responsable de los dos componentes detectados por el periodograma (esto último es menos probable debido a que los periodos no son armónicos). Según los estudios realizados por Martin et al. (1978) y Martin & Martin (1987), es probable que los cuerpos fungiformes estén involucrados en el sentido del tiempo de las abejas, pues, al transplantar tejido cerebral (los cuerpos fungiformes) desde abejas donadoras entrenadas para alimentarse en horarios determinados, se ha transferido una señal de tiempo aprendida, la cual se vuelve determinante en el patrón temporal de actividad de las abejas recipientes en los 3 a 4 días siguientes a la operación. Aunque estos resultados no implican la localización de algún oscilador, la enorme redundancia de los elementos intrínsecos en el pedúnculo así como en los lóbulos α y β hacen de los cuerpos fungiformes, según Huber (citado en Martin et al., 1978), una maquinaria ideal de medición de tiempo o de procesamiento de información temporal. De esta manera, quizá todas las tareas aprendidas estén vinculadas a la dimensión temporal. Así, según Martin et al. (1978), la información transplantada es un complejo de dos componentes: 1) una señal de tiempo que coordina el patrón de actividad de las abejas recipientes, y 2) un aumento inespecífico en la actividad total de los animales operados. Así, probablemente el otro componente oscilatorio provenga de estas áreas superiores implicadas, en las abejas, en el sentido del tiempo, sin embargo, esta cuestión requiere de más estudios.

• *Diferencias entre reinas vírgenes y obreras mayor*

En la figura 26 se presenta una comparación entre la relación actividad-reposo y la amplitud. Aunque aparentemente las reinas ($A = 3.7 \mu V$; $\alpha/\rho = 0.96$) presentan valores menores a los de las obreras ($A = 20.5 \mu V$; $\alpha/\rho = 1.39$), no hay diferencias significativas entre RV y OM (para amplitud: $t=1.523, 0.2 < p < 0.5$; para α/ρ : $t=0.9154, 0.20 < p < 0.50$), no obstante, las OM muestran mayor variabilidad (para amplitud: $B=30.7757, p < 0.001$; para α/ρ : $B=8.3906, 0.005 > p > 0.001$). Los dos datos extremos mayores de las OM para amplitud, muestran diferencias significativas en relación con las RV ($t=21.7894, p < 0.001$), pero los dos datos extremos menores de las OM no muestran diferencias significativas en relación a las RV ($t=-1.2361, 0.20 < p < 0.50$). Según estos datos, las obreras presentan, en general, mayor variabilidad en la relación actividad/reposo y en la amplitud, en comparación con las reinas en relación a los mismos parámetros. Probablemente esto se relacione con el forrajeo y con la mayor participación de las obreras en comportamientos sociales (así como con la posibilidad de la presencia de diferentes subpoblaciones temporales de obreras dentro de la colonia; ver más adelante), ya que las reinas permanecen mayormente dentro del nido limitándose a participar en intercambios alimenticios.

• *Variación intraindividual del ritmo*

Aunque los ritmos, en general, implican una anticipación a los cambios ambientales de manera que la reacción fisiológica se optimiza, vemos que, aunque el periodograma detecta claramente un período, cada oscilación varía en un mismo individuo. La variación en los periodos de cada oscilación es importante, ya que, se considera que el período de los osciladores es muy estable, aun en un amplio rango de variables ambientales (Pittendrigh, 1981). Esto podría estar relacionado con la dependencia y sensibilidad de las hormigas a la densidad de población y con las propuestas de Cole (1991a,b) quien ha sugerido que cada individuo se vuelve activo espontáneamente, y que la variación en el intervalo entre picos de movimiento declina conforme aumenta el número de hormigas en contacto, y que el intervalo

de actividad entre picos sucesivos de movimiento, en individuos aislados, es impredecible, esto significa que cada individuo de una colonia es arrítmico, por lo menos para actividad locomotora. De la misma manera, es posible que la variación que presenta cada individuo en la evolución de τ , por ejemplo $DE\tau_{C21005} = 5.819$ ($DE\tau_{C21005}$ es la desviación estándar de los períodos de los ciclos del ritmo de la hormiga C21005; ver tablas 1 y 2), en su ERG se deba al aislamiento social (recordemos que el registro se realiza en aislamiento total) y que el oscilador que subyace a la "ritmicidad" manifiesta necesite del contacto social para mantener un patrón rítmico más uniforme. Es probable que por esto, North (1993) no encontró un ritmo de actividad locomotora en oscilación libre ya que, como él mismo menciona, los ritmos de actividad individual son incoherentes ya que el valor del período tiene una variación interindividual alta. Esto revela la importancia que la sociedad tiene sobre la mayoría de las características de cada individuo. Así, cada individuo no es una entidad aislada, sino una pieza de un todo mayor, por lo que la acción que cada hormiga realiza no depende de lo que ella necesita, sino de las necesidades de los otros miembros de la colonia (N. Franks & S. Bryant, citados en Hölldobler & Wilson, 1990). De esta manera, la ritmicidad individual puede volverse menos variable si existen las señales adecuadas o por lo menos el contacto social adecuado. Según lo anterior, una hormiga en condiciones constantes desplegará una oscilación libre más uniforme cuando se encuentre en contacto social. Recordemos que no podemos considerar a una hormiga como un individuo libre sino como una especializada parte de un sistema mayor. Cole (1991a) compara la actividad de cada individuo con la acción de una sola subunidad excitable o un solo miembro de una población de osciladores imprecisos. Cuando una sola hormiga se considera en aislamiento, la expresión es impredecible.

• Variación interindividual del ritmo

De igual manera entre las hormigas existe variabilidad en el período del ritmo ERG en oscilación libre para todas las hormigas registradas ($DE\tau_n = 1.498$, esto es, la desviación estándar del período para las 10 hormigas). Sin embargo, como muestra la **figura 25**, esta variabilidad es proporcionada por las obreras ($DE\tau_{obreras} = 2.56$), ya que las reinas muestran una menor variabilidad de τ entre ellas ($DE\tau_{reinas} = 0.7332$). Una vez más, la interacción social proporcionaría la señal adecuada al oscilador para que este último desplegara un patrón constante a nivel grupal. En este caso, también estaría implicada la dependencia y la sensibilidad de las hormigas a la densidad de población. Por lo tanto, es posible que, o bien los individuos se influyan mutuamente de manera que sus ritmos se van enfazando, o bien, la sociedad imponga período a los individuos vía alguna señal. Así pues, parece que los miembros de la sociedad presentan, ellos mismos y entre ellos, diversas propiedades rítmicas que les capacitan para responder ante los cambios ambientales y sociales. En el trabajo de Cole de 1991(a), la desviación estándar del intervalo entre sucesivos picos de actividad declina conforme aumenta el número de hormigas interactuantes. Así, es posible que el número de hormigas interactuantes también tenga efectos sobre el ritmo de fotosensibilidad (descrito en este trabajo por primera vez), de manera que la desviación estándar de los períodos entre individuos, y en un mismo individuo, disminuya. Esto es, que la oscilación de un individuo, así como las oscilaciones entre individuos, pueden hacerse más uniformes conforme el número de individuos interactuantes se incrementa. Esto es muy probable, ya que los modelos y las observaciones sugieren que las colonias deben ser capaces de reaccionar automática e instantáneamente a los incrementos de población (Franks & Deneubourg, 1997). La mayor variabilidad entre obreras (ver **figura 25**), quizá esté relacionada con la posibilidad de que existan diferentes subpoblaciones con características rítmicas diferentes entre sí (ver más adelante), y además, también, con la dependencia de las obreras a la densidad de población.

No sería sorprendente el hecho de que existiese gran variación interindividual si consideramos el hecho de que, aunque nuestro comportamiento esté dominado por el ritmo circadiano de sueño-vigilia de aproximadamente 24 horas, nosotros presentamos diferentes ritmos (a los que subyacen diferentes osciladores) que pueden desincronizarse. Por ejemplo, en un individuo aislado de señales de tiempo, el ciclo de actividad-reposo y el ritmo de excreción urinaria de calcio comienzan a oscilar espontáneamente con un período de 32.6 horas, mientras que los ritmos de temperatura, potasio urinario y excreción de agua continúan oscilando con un período de 24.7 horas (Moore-Ede et.al., 1982 pag 129). De la misma manera, en algunas sociedades pueden existir diferentes subpoblaciones funcionales con características rítmicas diferentes entre sí que probablemente se enfasen cuando la densidad de cada subpoblación supera un umbral o cuando se presenta alguna señal adecuada.

Así, la ritmicidad en una colonia completa puede surgir a partir de la densidad de población (completa o de las subpoblaciones) reclutada (sincronizada o acoplada) a través del contacto social, la cual influirá a otros individuos, sean rítmicos (cuyos ritmos constituirían una tendencia rítmica que actúe como centro de gravedad atrayendo a la colonia hacia un rango estrecho de periodicidades) o arrítmicos. Esta variación, presente en un mismo individuo (probablemente debida a un sistema multioscilar), y la variación interindividual, podrían constituir la fuente de la plasticidad temporal y conductual de la colonia de hormigas, de manera que la respuesta a los cambios ambientales puede ser rápida y con una alta eficiencia. En relación a esto último, Cole (1991a) dice que sería apropiado considerar una colonia de hormigas como una población de osciladores débilmente acoplados. Si la acción de un oscilador puede estimular la acción de otro, entonces, los dos osciladores estarán acoplados. Según Cole (1991a), el mecanismo de acoplamiento de los osciladores de la colonia se lleva a cabo por medio de los contactos físicos, es decir, un efecto de los movimientos. Si existiese el acoplamiento entre los osciladores responsables de la ritmicidad fotosensorial circadiana (descrita en este trabajo), sería necesario determinar el papel que juegan las señales táctiles y las químicas en los mecanismos de acoplamiento o, dado el caso, de sincronización.

De esta manera, cuando las condiciones son favorables, una subpoblación con determinadas características rítmicas puede ejercer una influencia mayor sobre la población y dominar sobre otras subpoblaciones con otras características rítmicas. Sin embargo, aunque estas subpoblaciones sean parcialmente independientes, deben ser interactuantes entre ellas para lograr la coordinación y los patrones de comportamiento de la sociedad completa, es decir, deben ser capaces de ponerse en fase. Recordemos que de las propiedades de los sistemas componentes depende el funcionamiento del sistema completo con nivel de organización superior. Es así que, de estas propiedades de los componentes y de su vinculación retroalimentativa (determinadas a su vez por el contexto social), surge el orden y los patrones consistentes que presentan las sociedades. Aunque es poco probable que los individuos de la población completa de una sociedad hormiga presenten exactamente las mismas características en sus ritmos individuales (o en algunos casos no presenten o no se haya detectado la ritmicidad individual como en el caso de *Leptothorax allardycei*), estas diferencias en las características y su posible asociación con múltiples osciladores individuales no descartan la posibilidad de que puedan ser puestas en fase cuando la señal es la apropiada. De esta sincronización es posible que emerja la ritmicidad característica de una subpoblación o de la colonia completa: el *reloj social*.

En el presente trabajo se ha demostrado la existencia de un ritmo circadiano de fotosensibilidad endógeno. Sin embargo, es necesario saber si tal ritmo es susceptible de regulación por la interacción social. Las señales involucradas en tal regulación podrían ser de naturaleza química y táctil. De esta manera, podría estudiarse el efecto de la interacción social, tanto de naturaleza química como táctil, en oscilaciones fisiológicas. Específicamente, podría buscarse alguna señal sincronizadora del ritmo ERG quizá de naturaleza química (feromonas de tiempo o de sincronización: se propone el término

cronomonas para estas señales químicas). Si existiese tal señal, no debería sorprendernos dada la forma de vida de las hormigas y su dependencia total en el sistema químico de comunicación en el mantenimiento de su organización. Existen evidencias de que otros animales pueden sincronizar oscilaciones fisiológicas, como los ciclos menstruales, a través de señales químicas percibidas por el sistema olfatorio. Por ejemplo, en los humanos, Preti y cols. y Cutler y cols. (en Ziegler & Bercovitch, 1990), encontraron que las secreciones axilares femeninas colectadas a través del ciclo menstrual en un grupo de mujeres tuvieron un efecto sincronizante en otro grupo de mujeres con ciclos menstruales desincronizados previos al experimento. Esto es, el número de días entre el inicio del ciclo menstrual en los recipientes y donadores se redujo significativamente. Así, existen muchos casos en los que las influencias sociales están correlacionadas con cambios endócrinos. Tales influencias sociales están mediadas por señales químicas percibidas por sistemas olfatorios. Por otro lado, en las hormigas, incluso acciones tipo reflejo, son controlados y regulados por el contexto social, así como por otros factores como la motivación interna de cada individuo. En este caso se encuentra el rápido cierre de las mandíbulas de las hormigas cazadoras *Odontomachus*, que se accionan al ser estimulados unos pelos localizados en las mandíbulas. Sin embargo, las neuronas que controlan a los músculos que accionan las mandíbulas reciben señales provenientes del cerebro y de órganos sensoriales, con lo que el estado motivacional del animal, el contexto y otros aspectos, predisponen a la hormiga para realizar o no el veloz y mortal cierre. Debido a lo anterior, las hermanas no son agredidas aunque el nido sea perturbado. Así, el reflejo del cierre mandibular, en estas llamadas hormigas mandíbulas de trampa, no es un reflejo inevitable, sino que está regulado por información interna y externa (Ehmer & Gronenberg, 1997a; Ehmer & Gronenberg, 1997b; Gronenberg, 1995a; 1995b; Gronenberg & Tautz, 1994; Gronenberg et al., 1993; Gronenberg et al., 1997).

Por lo tanto, y según lo anterior, es posible que un gran número de funciones biológicas de las hormigas estén subordinadas al contexto social, es decir, al estado que presenta la colonia en un momento dado. Así, la variación rítmica de los individuos es una característica que permite la sincronización de la sociedad como un todo. De esta manera, el ritmo de fotosensibilidad, al igual que los ritmos de actividad individuales que estudió Cole, presentan una enorme variabilidad interindividual (y a la vez en un mismo individuo a lo largo del tiempo), la cual se haría uniforme en función del contacto social, resultando un patrón consistente al nivel social.

• *Los beneficios de un ritmo estable*

Sin embargo, no podemos excluir de manera absoluta la existencia de un ritmo estable, y un oscilador asociado, en las hormigas individuales (o en términos más generales en sociocomponentes), aunque probablemente esta ritmicidad individual estable sea una característica especie-específica; no obstante, las propiedades emergentes siempre estarían presentes. Por ejemplo, es necesario para la orientación por medio del compás solar, que exista un reloj interno con una periodicidad constante poco variable, ya que, para compensar los movimientos del sol, al utilizarlo como punto de referencia, es necesario un marcapasos circadiano que avance en estrecha correspondencia y coherencia con los movimientos solares. Sin embargo, la presencia de un oscilador interno no bastaría para realizar esta compensación de los cambios de posición del sol; se requeriría, además, de otros centros nerviosos estrechamente relacionados con el oscilador u osciladores para llevar a cabo tal corrección temporal de la conducta. Por ejemplo, para realizar su ejecución navegatoria, las hormigas *Cataglyphis* del desierto del Sahara emplean una parte especializada de la retina en la cual los analizadores de la polarización están arreglados en una forma que imita la distribución de las direcciones del e-vector en el cielo (ver más arriba El reloj interno). La representación interna del patrón del vector de polarización del cielo (un

mapa celestial hormiga; Whener, 1976; 1989) no es completa, ya que el vector de polarización cambia con la altura del sol, mientras que el receptor interno permanece fijo. Sin embargo, como se mencionó antes, las hormigas tienen un sentido interno del tiempo que compensa los movimientos del sol. Este sentido del tiempo puede estar relacionado con una ritmicidad circadiana y, por supuesto, con un oscilador interno. Quizá el, o los osciladores responsables del ritmo circadiano de fotosensibilidad, descrito en el presente trabajo, estén involucrados en tal capacidad, aunque, como se ha mencionado antes, probablemente participen otras estructuras y propiedades nerviosas. Aunque se ha relacionado el reloj biológico de los insectos con los lóbulos ópticos (por ejemplo, Brady, 1974; y Saunders, 1976 citado en Martin et al., 1978), se ha propuesto (Huber, citado en Martin et al., 1978) a los cuerpos fungiformes (*corpora pedunculata*) como una maquinaria ideal de medición del tiempo en el sistema nervioso de los insectos. Más recientemente, se ha demostrado que el trasplante de los cuerpos fungiformes de un donador tiene un efecto en el patrón de actividad de los recipientes, por lo que se ha concluido que es posible la transferencia de información temporal vía el trasplante de tejido nervioso (Martin et al., 1978; y Martin & Martin, 1987).

Según lo anterior, la existencia de relojes individuales ha sido demostrada, sin embargo, es posible que sean regulados por el estado que presenta la sociedad, por lo que cada individuo, rítmico (como el caso de *Camponotus atriceps* de este estudio, o *Formica polyctena* del trabajo de North) o arrítmico (como las *Leptothorax* estudiadas por Cole) formaría parte de un sistema oscilador mayor: la sociedad completa o el reloj social. Para lograr la coordinación es necesario que existan sistemas de comunicación retroalimentativos que mantengan en estrecha relación los estados fisiológicos y motivacionales de los individuos y de la sociedad a través de aquellos, sin que los individuos conozcan el patrón global que contribuyen a crear. De esta manera, es posible que los diferentes componentes del reloj social (diferentes individuos o grupos de individuos), y las ritmicidades que estos despliegan, sean diferencialmente susceptibles a diversas señales procedentes del ambiente, incluyendo el ambiente social, o que la diversidad rítmica de la sociedad, permita la flexibilidad de respuesta a los cambios ambientales.

• *Sincronización social*

El fotoperíodo parece ser uno de los factores ambientales más importantes que pueden sincronizar los ritmos circadianos, pues, el efecto más evidente de la rotación terrestre es la variación de la energía electromagnética incidente sobre la superficie terrestre. Por lo tanto, es posible, también, que el fotoperíodo incida indirectamente sobre un ritmo, sincronizándolo, a través de interacciones sociales. Esto es, que, posiblemente, las hormigas sometidas a un fotoperíodo de 24 horas (LD 12:12) puedan sincronizar a otras hormigas en condiciones constantes (DD) a través de interacciones químicas o táctiles. De esta manera, al igual que las hormigas dentro del nido deben ser altamente sensibles a los cambios de temperatura para sincronizar sus ritmos de actividad (North, 1993), también es posible que las hormigas sean sensibles a los estados fisiológicos diferentes de hormigas sincronizadas por un fotoperíodo o cualquier otra señal. Por ejemplo, las obreras de *Camponotus mus* despliegan un ritmo circadiano, cuando están bajo un fotoperíodo LD 12:12, de selección térmica en el que las obreras prefieren una temperatura de 30.8°C a la mitad del período de luz, y durante el período de oscuridad prefieren una temperatura de 27.5°C. Así, a lo largo del día, ellas se mueven de una a otra temperatura en horarios regulares (con un período $\tau = 23.5$ horas en oscilación libre), llevando a la cría con ellas y empujadas por un reloj biológico interno (altamente susceptible de ser sincronizado por un fotoperíodo) que controla este complejo comportamiento de mudar a la cría de una a otra temperatura (Roces, 1995; Roces & Núñez, 1989; 1996). Para que las hormigas realicen esta translocación circadiana de la cría a sitios con diferentes temperaturas, es necesario que esté sincronizada con un fotoperíodo. Pero si las

hormigas dentro del nido no están expuestas a la luz, es posible que la temperatura juegue un papel como un *zeitgeber* secundario o bien que las interacciones sociales también participen en la sincronización del ritmo.

En resumen, es posible que 1) cada individuo presente varios osciladores diferencialmente susceptibles a distintos tipos de señales ambientales y sociales y que las señales adecuadas los recluten en subpoblaciones con patrones rítmicos particulares; 2) que un oscilador principal controle por diversas vías, los distintos comportamientos rítmicos que despliega la sociedad y las subpoblaciones de ésta, o que, durante el desarrollo el oscilador se imponga sobre determinados circuitos del SNC en mayor grado y, así, pueda ser desplegada una ritmicidad sincrónica entre los diferentes individuos pero en diversas tareas: forrajeo, translocación de la cría, etc., y 3) que la sociedad completa esté formada por subpoblaciones cuyos individuos presenten características rítmicas similares capaces de ponerse mutuamente en fase (acoplándose o sincronizándose) con mayor facilidad que con individuos de otras subpoblaciones. Es decir, que los individuos de una subpoblación tengan un oscilador que domine su comportamiento y que influya con mayor intensidad sobre los otros osciladores y sobre los efectores. Esta presencia de varios osciladores en cada uno de los individuos les permitiría ponerse en fase si las condiciones ambientales y sociales son las apropiadas. Todas estas características rítmicas variables entre los diferentes individuos dependen del estado de la sociedad, de sistemas de comunicación y de la densidad de población.

• *Resumen*

- 1) Las hormigas de la especie *C. atriceps*, tanto obreras mayor como reinas vírgenes, presentaron un claro ritmo circadiano de fotosensibilidad. La ritmicidad individual en hormigas podría ser una característica especie-específica.
- 2) La manifestación de otras ritmicidades (infra o ultradianas) indica la existencia de un reloj biológico formado por un sistema multioscilariorio.
- 3) Las diferencias en variabilidad en los parámetros del ritmo circadiano de fotosensibilidad entre OM y RV probablemente se deban a la mayor participación de las obreras mayor en actos sociales.
- 4) La variación intraindividual del período del ritmo circadiano, así como las variaciones interindividuales sugieren la existencia de diferentes subpoblaciones funcionales y es posible que estén relacionadas con la dependencia de las obreras a la densidad de población.
- 5) Se propone que, a) estas subpoblaciones se acoplen cuando la densidad de cada subpoblación reclutada supere un umbral o b) se sincronicen cuando se presente alguna señal social que imponga período a los individuos.
- 6) Tanto la variación intraindividual como la interindividual, podrían constituir la fuente de la plasticidad temporal y conductual de la colonia de hormigas, de manera que la respuesta a los cambios ambientales pueda ser rápida y con una alta eficiencia.

• *Perspectivas*

Así pues, queda como perspectiva determinar primero, si el ritmo de fotosensibilidad descrito en este trabajo es susceptible de ser sincronizado por un fotoperíodo y, segundo, determinar si la interacción social puede actuar, también, como una señal de acoplamiento o sincronizadora de un ritmo sensorial, es decir, como un *zeitgeber social* que participe en la sincronización de los ritmos sociales. Como parte de esto, sería necesario buscar las cronomonas u otras señales sociales involucradas en la sincronización. Con base en lo anterior, deberá determinarse cuál es la relación entre ambos tipos de

señales. Por otra parte, sería importante determinar la relación entre la ritmicidad circadiana individual, descrita en este trabajo con las capacidades temporales de compensación de los movimientos solares usadas en la orientación por compás solar, así como su desarrollo ontogénico y los centros nerviosos involucrados así como su relación con el oscilador, ya que, como demostró Jander en 1957 (citado en Dumpert, 1981 y en Hölldobler & Wilson, 1990), las hormigas deben aprender tales cambios en la posición del sol. Así, es posible que, durante la ontogenia, deba establecerse una relación entre el o los osciladores circadianos y otros centros nerviosos, o, simplemente, "activarse" tal relación. De cualquier manera, este proceso implicaría cambios en el sistema nervioso. Por otra parte, también sería importante relacionar el ritmo circadiano de fotosensibilidad con los ritmos individuales de actividad descritos por North (1987; 1993), y establecer si son el efecto de un oscilador común; también, sería importante determinar si en el ritmo de translocación de la nidada, descrito por Roces (1995) y por Roces & Nuñez (1989 y 1996), está involucrado un oscilador interno en cada hormiga, o si es un ritmo social, o una relación de ambos.

Además, queda por determinar el desarrollo del ritmo en las reinas, en etapas posteriores al vuelo nupcial, a la fecundación y a la extirpación de las alas, y aclarar si la ritmicidad ERG en las reinas también termina después de la fecundación como lo hace el ritmo de actividad (ver McCluskey, 1967 y McCluskey & Carter, 1969), y por supuesto dilucidar las vías por las que, ya sea la extirpación de las alas o la fecundación, alteran el SNC y, por lo tanto, el comportamiento. Esto si es que las aferencias sensoriales de las alas tienen alguna incidencia sobre el SNC y sobre el comportamiento.

Por esta razón, en el presente estudio, se hace hincapié en la característica alada pues, aunque McCluskey (ver McCluskey 1958, 1963, 1965a, 1965b, 1967; McCluskey & Carter, 1969) no encontró diferencias entre el ritmo de actividad de hormigas aladas y dealadas artificialmente, esto no descarta la posibilidad de que el ritmo ERG pueda ser alterado por la ruptura de las alas, ya que Gronenberg y Peeters (1993) encontraron que estructuras, llamadas yemas, homólogas a las alas en hormigas del género *Diacamma*, al ser mutiladas tienen efectos determinantes sobre el comportamiento individual así como el papel reproductivo. Así pues, como las aferencias de las yemas son homólogas a las de las alas y como envían terminaciones hacia el SNC (a los ganglios torácicos y al cerebro), la mutilación de las alas y de las yemas podría cambiar la señal sensorial de entrada al SNC ya que causaría la degeneración de los axones sensoriales puesto que los cuerpos celulares se encuentran dentro de las yemas. Esta alteración sensorial hacia el SNC podría modificar la química cerebral resultando en un cambio conductual. Sin embargo, queda por investigar y determinar el efecto de las aferencias sensoriales alares sobre el comportamiento y fisiología (como el ritmo circadiano ERG) de reinas vírgenes. Es necesario considerar el efecto de la extirpación de las alas, pues como se ha mencionado antes, Gronenberg y Peeters (1993) pudieron demostrar que la extirpación de las yemas en *Diacamma*, estructuras homólogas a las alas, modifica dramáticamente el comportamiento y el papel del individuo (de agresivo y dominante con yemas a sumiso cuando se le han extirpado). Además, se ha visto que las reinas (que no han sido inseminadas) de algunas especies que son aisladas de la presencia de otras reinas, se arrancan ellas mismas las alas y se comportan más o menos a la manera de las reinas inseminadas aunque no estén inseminadas (en Hölldobler & Wilson, 1990). Sin embargo, no se sabe que tan importantes son las señales sensoriales de las alas sobre el SNC y sobre el comportamiento; además, tal importancia podría ser especie-específica (Gronenberg, comunicación personal).

Así, la ritmicidad en un sistema social es un fenómeno complejo y plástico el cual está influido por factores ambientales y sociales; además, las señales provenientes del ambiente pueden estar sincronizando los cambios en los períodos de reposo y actividad (al período), pero la dirección (aumento o decremento de la actividad) queda determinada por el contexto ambiental y social juntos, y la acción de estos tendrá un mayor o menor efecto dependiendo de en qué fase del ritmo y del fotoperíodo se

presenten. Los parámetros del ritmo endógeno fotosensorial descrito aquí para reinas vírgenes y para obreras servirán de base para realizar estudios posteriores y arrojar luces sobre las interrogantes acerca de la influencia de la sociedad sobre los individuos y *viceversa*.

En animales altamente sociales, como las hormigas y los hombres, probablemente las señales sociales (los zeitgebers sociales) sean, en algunos casos, más importantes que las señales ambientales y que la sincronización dependa del contexto social, y quizá, en otros casos, sea necesario que ocurran juntas para sincronizar al animal. Recordemos de los estudios de Cole y Miramontes (mencionados anteriormente) que emergen patrones periódicos de actividad sólo cuando el número de hormigas supera cierto umbral, pero cuando el número de hormigas está por debajo de este umbral, no existe patrón alguno claramente discernible. Así, la capacidad de los miembros de una sociedad para sincronizarse resulta en la emergencia de la vida social, en la que la coordinación de actividades es indispensable para la sobrevivencia de la sociedad completa y, por supuesto, de cada individuo. De esta manera, aunque los individuos presenten o no un ritmo endógeno, cada uno debe ser susceptible de acoplarse o de ser sincronizado por el patrón que impone la sociedad. Por lo tanto, estos organismos tendrán ritmos con mucha plasticidad en su capacidad de cambiar de fase y en su capacidad para sincronizarse tanto a señales ambientales como a señales sociales. Probablemente existan varios osciladores en competencia los cuales se impongan a los otros cuando una señal ambiental adecuada es percibida o diferentes grados de impacto de las vías receptoras sobre los osciladores. Además, es muy probable que entre los individuos existan diferencias en período (con individuos que presenten periodicidad circadiana, otros con ritmicidad ultradiana y otros más con infradiana), en otros parámetros de la oscilación, así como en sensibilidad a señales ambientales y sociales. Como se mencionó antes, estas diferencias rítmicas entre individuos podrían ser la fuente de la plasticidad de la colonia de hormigas, con lo que se extendería el rango de respuesta a los estímulos ambientales.

8·BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez-Leefmans, F.J. 1998. *La emergencia de la consciencia*. En: de la Fuente, R. & F.J. Álvarez-Leefmans, F.J.. 1998. *Biología de la mente*. FCE. 51-72 pp.
- Aréchiga, H. 1976. La problemática de los ritmos circádicos. *Bol. Estud. Med. Biol. Mex.* 29:1-17.
- Aréchiga, H. 1983. Mecanismos de integración de los ritmos biológicos. *Ciencia*. 34:141-152.
- Aréchiga, H. 1996. Neuronal mechanisms of biological rhythms. En Cuaderno del II Curso Latinoamericano de Cronobiología.
- Aschoff, J. 1981. *Handbook of behavioral neurobiology*; volume 4, Biological rhythms. Plenum, New York.
- Begon, M. et al. 1988. *Ecología*. Omega. 886 pp.
- Bernstein, S. & R.A. Bernstein. 1969. Relationships between foraging efficiency and the size of the head and component brain and sensory structures in the red wood ant. *Brain Research*, 16:85-104.
- Binkley, S. 1990. *The clockwork sparrow*. Prentice-Hall. 261 pp.
- Brady, J. 1974. The physiology of insect circadian rhythms. *Advanc. Insect. Physiol.* 10:1-115.
- Bullock, T.H., & G.A. Horridge. 1965. *Structure and function in the nervous system of invertebrates*, Vol. I y II. Freeman. 1246 pp.
- Bunge, M. 1988. *El problema mente-cerebro*. Tecnos. 261 pp.
- Burrows, M. 1996. *The neurobiology of an insect brain*. Oxford. 682 pp.
- Carthy, J.D. 1951a. The orientation of two allied species of British ant, I: Visual direction finding in *Acanthomyops (Lasius) niger*. *Behaviour*. 3(4):275-303.
- Carthy, J.D. 1951b. The orientation of two allied species of British ant, II: Odour trail laying and following in *Acanthomyops (Lasius) niger*. *Behaviour*. 3(4):304-318.
- Carthy, J.D. 1969. *La conducta de los animales*. Salvat. 176 pp.
- Castño-Meneses, G. 1997. Características ecológicas de las hormigas en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría. UNAM. México, D.F. 97 pp.
- Chauvin, R. 1967. *El mundo de los insectos*. McGraw-Hill. 256 pp.
- Cole, B.J. 1991a. Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity by worker interaction. *American Naturalist* 137:244-259.
- Cole, B.J. 1991b. Short-term activity cycles in ants: A phase-response curve and phase resetting in worker activity. *Journal of Insect Behavior*. Vol. 4, No. 2:129-137.
- Cole, B.J. 1992. Short-term activity cycles in ants: age-related changes in tempo and colony synchrony. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31:181-187.
- Coss, R.G., Brandon, J.G. & A.Globus. 1980. Changes in morphology of dendritic spines on honeybee calycal interneurons associated with cumulative nursing and foraging experiences. *Brain Research*, 192:49-59.
- Covey, P. & R. Highfield. 1993. *La flecha del tiempo*. Vol. II. RBA. 237 pp.
- Crutchfield, J.P. 1994. Is anything ever new? Considering emergence. En: Cowan, G.A, Pines, D. & Meltzer, D. (Editores). 1994. *Complexity. Metaphors, models, and reality*. Addison-Wesley. 515-537 pp.
- Dumpert, K. 1981. *The social biology of ants*. Pitman. 298 pp.
- Eckert, R. 1994. Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones. Interamericana-McGraw-Hill. 683 pp.
- Ehmer, B. & W. Gronenberg. 1997. Proprioceptors and fast antennal reflexes in the ant *Odontomachus* (Formicidae, Ponerinae). *Cell. Tissue. Res.* 290:153-165.
- Ehmer, B. & W. Gronenberg. 1997. Antennal muscles and fast movements in ants *J. Comp. Physiol. B.* 167:287-296.

- Fanjul-Moles, M.L., Moreno-Sáenz, E., Villalobos-Hiriart, N. & Fuentes -Pardo, B. 1987. ERG circadian rhythm in the course of ontogeny in crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.* 88A(2):213-219.
- Fanjul-Moles, M.L. & Prieto-Sagredo, J. 1996. Effect of the temperature upon ultradian and circadian ERG amplitude rhythms during ontogeny of crayfish *Procambarus clarkii*. *Bol. Estud. Med. Biol.*, 44:12-19.
- Fuentes Pardo, B. & Inclán-Rubio, V. 1981. Correlation between motor and electroretinographic circadian rhythms in the crayfish *Procambarus bouvieri* (Ortman). *Comp. Biochem. Physiol.* 68A:477-485.
- Fuentes Pardo, B. & Moreno-Sáenz, E. 1986. Effect of polarized light on the ERG circadian rhythm in crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.* 83A:307-311.
- Fuentes Pardo, B., Verdugo-Díaz, L. & V. Inclán-Rubio. 1985. Effect of external level of calcium on ERG circadian rhythm in isolated eyestalk of crayfish. *Comp. Biochem. Physiol.* 82A:385-389.
- Fuentes Pardo, B., Fanjul-Moles, M.L. & E. Moreno-Sáenz. 1992. Synchronization by light of the ERG circadian rhythm during ontogeny in the crayfish. *J. Interdisc. Cycle Res.* 23:81-91.
- Felisberti, F. & D.F. Ventura. 1996. Cerebral extraocular photoreceptors in ants. *Tissue & Cell* 28(1):25-30.
- Franks, N.R. & J.L. Deneubourg. 1997. Self-organizing nest construction in ants: individual worker behaviour and the nest's dynamics. *Anim. Behav.* 54: 779-796.
- Friesen, W.O. & G.D. Block. 1984. What is a biological oscillator? *Am. J. Physiol.* 246: R847-851.
- Frisch, K. von. 1994. *La vida de las abejas*. RBA. 217 pp.
- Gauld, I. & B. Bolton. 1988. *The hymenoptera*. Oxford. 332 pp.
- Goetsch, W. 1957. *La vida social de las hormigas*. Labor. 218 pp.
- Gordon, D.M. 1991. Notes and comment on article by B. Cole. *The American Naturalist*. 137(2): 260-261.
- Gronenberg, W. 1995a. The fast mandible strike in the trap-jaw ant *Odontomachus*. I. Temporal properties and morphological characteristics. *J. Comp. Physiol. A.* 176: 391-398.
- Gronenberg, W. 1995b. The fast mandible strike in the trap-jaw ant *Odontomachus*. II. Motor control *J. Comp. Physiol. A.* 176: 399-408.
- Gronenberg, W. 1996. Neuroethology of ants. *Naturwissenschaften* 83:15-27
- Gronenberg, W. & C. Peeters. 1993. Central projections of the sensory hairs on the gemma of the ant *Diacamma*: substrate for behavioural modulation? *Cell Tissue Res.* 273:401-415.
- Gronenberg, W. & J. Tautz. 1994 The sensory basis for the trap-jaw mechanism in the ant *Odontomachus bauri*. *J. Comp. Physiol. A.* 174: 49-60.
- Gronenberg, W., J. Tautz. & B. Hölldobler. 1993 Fast trap-jaw and giant neurons in the ant *Odontomachus*. *Science* 262:561-563.
- Gronenberg, W., Heeren, S. & B. Hölldobler. 1996. Age-dependent and task-related morphological changes in the brain and the mushroom bodies of the ant *Camponotus floridanus*. *The Journal of Experimental Biology* 199:2011-2019.
- Gronenberg, W., Paul, J. Just, S & B. Hölldobler. 1997. Mandible muscle fibers: fast or powerful? *Cell. Tissue. Res* 289:347-361.
- Haldane, J.B.S. 1967. *El tiempo en la biología*. UNAM. 27 pp.
- Halpern, P. 1992. *El tiempo imperfecto*. McGraw Hill. Capítulo 5, pp 128-129.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I, II. *J. Theor. Biol.* 7:1-52.
- Hölldobler, B. 1994. Conflict and cooperation in ant societies. *Naturwissenschaften*, 81:489-497.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. *The ants*. Belknap Harvard press. 732 pp.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1995. *Journey to the ants*. Belknap Harvard press. 228.

- Jaffe, K. 1993. *El mundo de las hormigas*. Equinoccio. 183 pp.
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H. & T.M. Jessel. 1997. *Neurociencia y conducta*. Prentice Hall. 812 pp.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología*. Harla. 753 pp.
- Kusnezov, N. 1951. El género *Camponotus* en la Argentina. *Acta. Zool. Lilloana*. 12:183-252.
- Labhart, T. 1986. The electrophysiology of photoreceptors in different eye regions of the desert ant, *Cataglyphis bicolor*. *J. Comp. Physiol A*. 158:1-7
- Martin, H. & U. Martin. 1987. Transfer of a time-signal isochronous with local time in translocation experiments to the geographical longitude. *J. Comp. Physiol A*. 160:3-9.
- Martin, U., Martin, H. & M. Lindauer. 1978. Transplantation of a time-signal in honeybees. *J. Comp. Physiol A*. 124:193-201.
- McCluskey, E.S. 1958. Daily rhythms in male harvester and argentine ants. *Science* 128:536-537.
- McCluskey, E.S. 1963. Rhythms and clocks in harvester and argentine ants. *Physiological Zoology* 36:273-292.
- McCluskey, E.S. 1965(a). Circadian rhythms in male ants of five diverse species. *Science*. 150:1037-1039.
- McCluskey, E.S. 1965(b). Circadian activity rhythms in female harvester ants. *Am. Soc. Zool.* 5:704 (abstract).
- McCluskey, E.S. 1967. Circadian rhythms in female ants, and loss after mating flight. *Comp. Biochem. Physiol.* 23:665-677.
- McCluskey, E.S. & W.L. Brown. 1972. Rhythms and other biology of the giant ant *Paraponera*. *Psyche*. 79(4):335-347.
- McCluskey, E.S. & C.E. Carter. 1969. Loss of rhythmic activity in female ants caused by mating. *Comp. Biochem. Physiol.* 31:217-226.
- Michel, G.F. & C.L. Moore. 1995. *Developmental psychobiology*. MIT. 510 pp.
- Miramontes, O. 1995. Order-disorder transitions in the behavior of ants societies. *Complexity* 1(3):56-60.
- Miramontes, O. & O. DeSouza. 1996. The nonlinear dynamics of survival and social facilitation in termites. *J. Theor. Biol.* 181:373-380.
- Moore-Ede, M.C., Sulzman, F.M. & C.A. Fuller. 1982. *The clocks that time us*. Physiology of the circadian timing system. Harvard. 448 pp.
- Münch, R. 1991. Teoría parsoniana actual: en busca de una nueva síntesis. En: Giddens, A. & J. Turner. 1991. *La teoría social hoy*. CONACULTA/Alianza Editorial. 155-204 pp.
- North, R.D. 1987. Circadian rhythm of locomotor activity in wood ants by temperature. *Anim. Behav.*, 45:393-397.
- North, R.D. 1993. Entrainment of the circadian rhythm of locomotor activity in individual workers of the wood ant *Formica rufa*. *Physiol. Entomol.* 12:445-454.
- Passera, L. 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat. 360 pp.
- Pittendrigh, S.C. 1981. Circadian systems: general perspective. En: Aschoff, J. 1981. *Handbook of behavioral neurobiology*; volume 4, Biological rhythms. Plenum, New York, 57-80 pp.
- Reichert, H. 1992. *Introduction to neurobiology*. Oxford. 255 pp.
- Robinson, G.E., Fahrenbach, S.E. & M.L. Winston. 1997. Insect societies and the molecular biology of social behavior. *BioEssays*. 19(2):1099-1108.
- Roces, F. 1993. Stridulation in leaf-cutting ants. *Naturwissenschaften*. 80:521-524.
- Roces, F. 1995. Variable thermal sensitivity as output of a circadian clock controlling the bimodal rhythm of temperature choice in the ant *Camponotus mus*. *J. Comp Physiol A*. 177:637-643.

- Roces, F. & B. Hölldobler. 1996. Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants: mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39:293-299.
- Roces F. & J.A. Núñez. 1989. Brood translocation and circadian variation of temperature preference in the ant *Camponotus mus*. *Oecologia.* 81:33-37
- Roces F. & J.A. Núñez. 1996. A circadian rhythm of thermal preference in the ant *Camponotus mus*: masking and entrainment by temperature cycles. *Physiological Entomology*, 21:138-142.
- Rosato E., Piccin, A. & C.P. Kyriacou. 1997. Circadian rhythms: from behaviour to molecules. *BioEssays.* 19(12):1075-1082.
- Skaife, S.H. 1964. *Las hormigas*. Aguilar. 221 pp.
- Sudd, J.H. & N.R. Franks. 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie & Son. 206 pp.
- Treherne, J.E. 1974. *Insect neurobiology*. N-H Publishing Company. 450 pp.
- Turner, J.F. 1991. *Teorizar analítico*. En: Giddens, A. & J. Turner. 1991. *La teoría social hoy*. CONACULTA/Alianza Editorial. 205-253 pp.
- Vowles, D.M. 1954. Olfactory learning and brain lesions in the wood ant (*Formica rufa*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 58(1):105-111.
- Ward, R.R. 1972. *The living clocks*. Collins. 319 pp.
- Wehner, R. 1976. Polarized-light navigation by insects. *Sci. Am.* Jul;235(1):106-115.
- Wehner, R. 1989. Neurobiology of polarization vision. *Trends in Neuroscience*, Vol. 12(9):353-359.
- Wheeler, W.M. 1960. *The ants. Their structure, development and behavior*. Columbia University. 663 pp.
- Wigglesworth, V.B. 1972. *The principles of insect physiology*. Chapman & Hall. 827 pp.
- Wilson, E.O. 1963. The social biology of ants. *Annu. Rev. Entom.* 8:345-368.
- Wilson, E.O. 1971. *The insect societies*. Belknap press. 549 pp.
- Wilson, E.O. 1980. *Sociobiología. La nueva síntesis*. Omega. 701 pp.
- Zar, J.H. 1984. *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall. 718 pp.
- Ziegler, T.E. & F.B. Bercovitch (Editores). 1990. *Socioendocrinology of primate reproduction. Monographs in primatology*, Vol 13. Wiley-Liss. 217 pp.