

COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO Y SISTEMA DE RECLUTAMIENTO EN LA HORMIGA *Camponotus rufipes* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Klaus Jaffé y Cecilia Sánchez
Departamento de Biología de Organismos,
Universidad Simón Bolívar,
Apartado 80659, Caracas 1080, Venezuela.

RESUMEN

Estudios de comportamiento en el laboratorio revelaron lo siguiente: *C. rufipes* es un agente potencial de control de plagas en agrosistemas tropicales. Aparentemente sólo se alimenta de secreciones azucaradas y de artrópodos. Tiene una actividad de forrajeo durante las 24 h del día, con un máximo durante las primeras horas de la noche. Las obreras mayores y soldados son castas que almacenan alimento para la colonia además de participar en la defensa del nido. Solamente las obreras pequeñas y medianas inician los procesos de reclutamiento, además de ser las responsables principales de la exploración y colecta de alimento. El reclutamiento se logra a través de un rastro de olor, con secreciones del saco rectal, que sirve de clave de orientación durante el reclutamiento. Señales táctiles y secreciones del saco rectal en el nido atraen hormigas al rastro, provocando el reclutamiento. No se observó que la hormiga reclutadora sea seguida por las compañeras del nido, siendo el rastro guía suficiente para llevarlas al alimento. La glándula de veneno, aunque tiene una secreción atractiva para las obreras, aparentemente no es usada en el reclutamiento. Se discuten dos vías evolutivas alternativas que explicarían el desarrollo del reclutamiento químico en el género *Camponotus*.

FEEDING BEHAVIOUR AND RECRUITMENT SYSTEM IN THE ANT *Camponotus rufipes* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

ABSTRACT

Laboratory behavioural studies have revealed the following characteristics of *C. rufipes*: This ant is a potential biological agent for pest control in tropical agrosystems. The species seems to feed only on sugared solutions and on arthropods, and its foraging activity may occur at any time, but there is generally a maximum activity peak during the first hours of the night. The major workers and soldiers are «repletes», i.e. they store food for the colony in their crops, but their function is also colony defense. Only the minor and media workers initiate recruitment, and they are also the main castes responsible for exploration and food retrieval. Recruitment is achieved by the deposition of an odour trail, secreted from the rectal sac. This trail orientates the ants during the recruitment process. Tactile stimuli and rectal sac secretions inside the nest attract ants to the trail, thus inducing recruitment. No «guiding» of nestmates by the recruiting ant was observed during recruitment. The trail pheromene seems sufficient to guide the ants to the food source. The poison gland secretion, although attractive to the ants, is apparently not used in recruitment. Two parallel evolutionary routes which describe the development of chemical recruitment in the genus *Camponotus* are presented.

Recibido: 29/6/82
Aceptado: 29/11/83

INTRODUCCION

La utilización de hormigas en el manejo de plagas ha sido intentado con éxito en varias ocasiones.¹¹ Sin embargo, el poco uso que se le ha dado a estos insectos en el control de plagas, se basa principalmente en la falta de conocimiento que se tiene sobre la biología y el comportamiento de los mismos. A pesar de que *Camponotus rufipes* (Fabricius) es una de las especies de formicinas más comunes en el trópico, poco se conoce de sus hábitos. Es por ello que parece adecuado estudiar su comportamiento social con miras a evaluar su potencial como agente de control biológico, a la vez que el conocimiento sobre su comportamiento social permitirá dilucidar las vías evolutivas del comportamiento en la subfamilia Formicinae.

El género *Camponotus* cuenta con alrededor de 600 especies en todo el mundo. Todas ellas parecen ser cazadoras de artrópodos, aunque en grados diferentes. Así por ejemplo, la especie africana *C. vividus* (Smith, 1858) es un 20 % carnívora y el resto de los alimentos son provenientes de vegetales.¹³ Para *C. solon* (Forel), también una especie africana, Léviéux¹² reporta relaciones porcentuales inversas al caso anterior.

Al igual que las preferencias en alimentación, los ciclos de actividad varían de especie en especie. Así, *C. vividus* forrajea primariamente durante el día, con horas de actividad máxima al comienzo del día y al final de la tarde.¹³ *C. solon* por el contrario es nocturna, con un máximo de actividad de forrajeo en las primeras horas de la noche.¹²

Se conocen diferentes sistemas de reclutamiento hacia fuentes de alimento para las hormigas del género *Camponotus*. Así, *C. sericeus* (Forel) utiliza el sistema de reclutamiento por parejas o «tandem running», que consiste en una sistema de comunicación en el cual la hormiga exploradora, al encontrar el alimento, regresa al nido. Una vez en el nido, alerta a una compañera con señales táctiles por medio de sus antenas. La compañera alertada, sigue a la exploradora de regreso al alimento, golpeteándola continuamente con las antenas en el abdomen y de esta forma estimula a la exploradora a que siga su ruta hacia el alimento.⁹ *C. paria* tiene un sistema de reclutamiento muy parecido al de *C. sericeus*, pero en esta última especie, la hormiga exploradora secreta una feromona de camino de su saco rectal al regreso del alimento que utiliza posteriormente para orientarse de nuevo al alimento.⁶ *C. pennsylvanicus* De Geer aparentemente tiene el sistema de reclutamiento más avanzado descrito para este género.⁷ Las exploradoras de esta especie, no sólo secretan una feromona de orientación sobre el camino de regreso al nido, sino que además secretan una feromona proveniente de la glándula de veneno⁵ que atrae a las compañeras al camino de orientación, aparentemente sin utilizar señales táctiles. *C. socius*,⁷ *C. compressus*⁶ y *C. bebeeii* Wheeler 1918⁹ aparentemente tienen sistemas intermedios entre *C. sericeus* y *C. pennsylvanicus*.¹⁰

Como muestran los trabajos citados sobre reclutamiento en *Camponotus* este género presenta una variedad de sistemas de comunicación, lo que unido al gran número de especies que comprende, lo hace un grupo ideal para el estudio evolutivo del reclutamiento en hormigas.

MATERIALES Y METODOS

Las colonias

Se trabajó con 10 colonias de *Camponotus rufipes* (Fabricius). Las colonias fueron recolectadas en el campo de la Universidad Simón Bolívar en Sartenejas, Venezuela con ayuda de una aspiradora portátil, teniendo cuidado de aspirar a las larvas y pupas además del mayor número posible de obreras. No se verificó la presencia de reinas en los nidos capturados para evitar una excesiva perturbación de las colonias. Sin embargo, las colonias con las que se trabajó en el laboratorio fueron aclimatizadas por un mínimo de dos semanas en los nidos artificiales, mostrando gran actividad y producción de nuevos individuos, por lo que se supone tenían reinas activas.

Las colonias tenían entre 400 y 1000 individuos y eran mantenidas en recipientes rectangulares de «plexiglass» (60 × 50 × 30 cm), a una temperatura de 24° ± 4° C con iluminación natural. Las cajas estaban cubiertas con aceites de silicona en las paredes internas para evitar que las hormigas escaparan. Cada colonia tenía dentro del recipiente de plexiglass de 2 a 6 moldes de yeso (12 × 12 × 4 cm) huecos por dentro, con tapas de vidrio a modo de nidos. Se les mantenía permanentemente con bebedores de agua (frasco invertido con agua sobre un papel de filtro en una capsula de Petri) en el recipiente. Se colocó un segundo recipiente de plexiglass o «arena», idéntico al anterior, al lado de éste, conectado por un puente construido con dos trípodes como base, uno en cada recipiente, y una o dos tiras de cartón según el experimento, como puente conector entre los trípodes. El alimento, grillos muertos y/o miel, se colocaba en la arena.

Ciclo de actividad

Para medir el ciclo de actividad de estas hormigas, se realizaron contajes horarios del número de hormigas que se encontraban en la arena, durante 24 h. Se les suministraba alimento *ad libitum* con 12 h de anterioridad a las mediciones y se mantenía durante todo el experimento.

Preferencias alimentarias

Para la determinación de las preferencias alimentarias, se dispusieron simultáneamente y al azar en una cuadrícula colocada en la arena, 5 o 6 alimentos diferentes. Se contaron el número de hormigas presentes en cada cuadrícula de 4 cm de lado, después de 30 minutos de haber colocado los alimentos. Así mismo se midió la cantidad de alimento recogido, midiendo la diferencia de peso de cada alimento, antes y después de presentarlo por 24 h a la colonia. Se colocó cantidad suficiente de cada alimento, evitando de esta manera la recolección total de los mismos por parte de las hormigas. Se corrigieron las pérdidas de peso de cada alimento por pérdidas debidas a deshidratación del alimento, calculado en base a controles simultáneos a los experimentales, en los cuales se media la diferencia de peso después de 24 h, de los alimentos expuestos a la atmósfera del laboratorio. Previo a cada experimento, las colonias fueron sometidas a un ayuno de 5 días.

Las castas

Para la clasificación de las castas de obreras se tomó el siguiente criterio:

Obreras mayores: Longitud ventral de la cabeza (LC): entre 2,0 y 2,2 mm
Longitud total de la hormiga (LH): entre 6,4 y 7,6 mm
Obreras medias: LC: entre 2,3 y 3,0 mm LH: 7,7 y 9,9 mm
Obreras mayores: LC: entre 3,1 y 3,8 mm LH: 10,0 y 12,0 mm
Soldados: LC: entre 3,9 y 4,5 mm LH: 12,1 y 13,6 mm

Durante los experimentos, la pertenencia a una casta determinada se estimaba para cada hormiga por simple observación del experimentador. Ensayos posteriores, en los cuales se determinaba la casta por observación y luego se medían LH y LC con un vernier daban una probabilidad de confundir obreras menores con obreras medias de un 12 % mientras que la probabilidad de confusión para las otras castas era de menos del 5 %.

Para el estudio de la relación entre la distribución de funciones y las castas en el reclutamiento, se midió el número de obreras de cada casta en cuatro situaciones diferentes:

Reclutando: hormigas que regresan al nido hasta 15 minutos después de colocado el alimento en la arena, bajando el abdomen sobre el substrato y que al llegar al nido, intervienen en comportamiento de trofalaxia (intercambio de alimento).

Recolectando: hormigas sobre el alimento, después de una hora de haber sido colocado en la arena, con las partes bucales en contacto con el mismo.

Exploradoras: hormigas caminando en una arena sin alimento.

En el nido: hormigas dentro del nido de yeso en horas de mínima actividad.

Almacenamiento de alimento

Para la determinación de la capacidad de almacenamiento de las hormigas, se sometió a ayuno de 5 días a las colonias, se pesaron obreras mayores y obreras menores previamente marcadas con pintura de uñas. Posteriormente se reintroducían a la colonia y se le ofrecía a ésta alimento *ad libitum*. Después de 24 h se volvían a pesar las obreras marcadas anteriormente. Por diferencia de peso de las hormigas marcadas, se estimaba la cantidad de alimento ingerido.

Reclutamiento

Para el estudio del sistema de reclutamiento se utilizó la siguiente metodología: Para las observaciones preliminares, se producía el reclutamiento colocando alimento en un sitio distante al nido en la arena, y se marcaba con pintura de uñas y un pincel fino a las primeras 5 hormigas que regresaban del alimento al nido. Los extractos de partes corporales o de glándulas específicas se preparaban disecando in vivo la unidad a estudiar y homogeneizando grupos de 10 unidades en 0,1 ml de agua destilada o acetona. Acido fórmico P.A. (Fisher Sci. Co.) diluido al 30 % en Agua destilada o acetona también fue utilizado.

Bioensayo I: Se colocaba un alimento en la arena de la colonia y se contaba el número de hormigas que iban y el número que venían del alimento durante un minuto cada dos minu-

tos, por un tiempo total de 30 minutos. El tiempo de ayuno y el tipo de alimento variaba según el experimento.

Bioensayo II: Los extractos se aplicaban sobre un papel blanco dentro de la arena con ayuda de una pipeta pasteur, cuya punta había sido reducida en diámetro con calor, de tal forma de producir un haz fino de líquido que permitía construir rastros artificiales de menos de 1 mm de ancho. Estos rastros artificiales eran construidos en forma de circunferencias que se subdividían en secciones de 5 cm de largo. Se medía el porcentaje de hormiga que seguían el rastro por más de una sección.

Bioensayo III: Tres de los mismos extractos del bioensayo II se colocaron en forma de una gota (0,1 ml) sobre tres papeles de filtro simultáneamente y se contaron, después de tres minutos de haber sido colocados los papeles en la arena, el número de hormigas sobre cada papel.

RESULTADOS

Observaciones Generales

Al recolectar los nidos de *C. rufipes*, se observó en diferentes oportunidades la presencia de individuos alados (machos y reinas vírgenes). Sin embargo, pocas veces se observaron alados de ambos sexos en una misma colonia. En las dos oportunidades en que se observó la presencia de alados de ambos sexos, uno de ellos predominaba en una relación mayor de 10 a 1. La presencia de alados se observó principalmente en la época de octubre-noviembre. Los nidos capturados se encontraban tanto entre la maleza como en las ramas de pino, y consistían de estructuras semi-esféricas construidas en base a hojas secas y un pegamento de origen desconocido.

Ciclo de actividad de forrajeo

En la Figura 1 se observa que *C. rufipes* es activa durante las 24 horas del día, con un máximo de actividad en las primeras horas de la noche. Los resultados expuestos son medias de 19 experimentos con 8 colonias diferentes. Para cada colonia, en cada observación, se calculó la actividad como porcentaje con respecto al máximo número de hormigas observadas durante el periodo de 24 horas. De esta forma se normalizaron los resultados, evitando diferencias entre colonias debidas a diferencias en el número total de hormigas de las mismas.

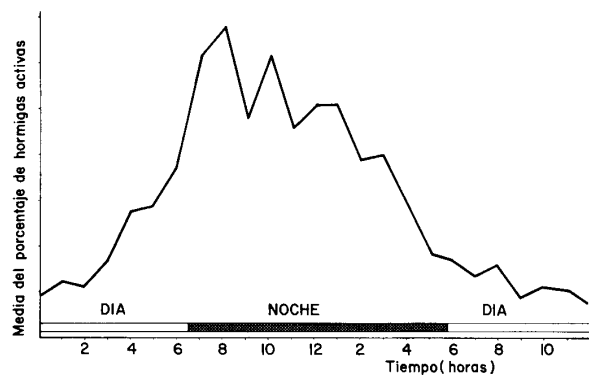


Figura 1. Ciclo de la actividad de forrajeo en la hormiga *Camponotus rufipes*.

Hábitos alimentarios

Al colocar los distintos alimentos sobre la cuadrícula, se producía reclutamiento, agregándose las hormigas alrededor de ciertos tipos de alimentos (Tabla I), que eran principalmente miel y en menor grado insectos. Estos mismos alimentos, en el mismo orden, son los más recolectados por las hormigas. No se observó ninguna actividad recolectora ni de reclutamiento hacia hormigas muertas (*Atta laevigata*), harina de maíz, semillas de *Melinis minutiflora*, *Cyperus* sp. (Ciperaceae) y de una especie de Melastomataceae, resina de *Pinus caribaea*, hojas y extracto de hojas del mismo pino, e insectos secos. Un análisis de varianza, comparando datos de reclutamiento hacia estos alimentos con el reclutamiento hacia una cuadrícula vacía no daba diferencias significativas ($F = 0,15$, $p > 0,10$). Las hormigas también reclutaban hacia una fuente de azúcar en ausencia de miel, en mayor grado que hacia insectos frescos ($p < 0,05$, test de Student). Para todos los ensayos se realizaron un mínimo de 9 replicas.

De las experiencias en las que se medía la variación de peso de las hormigas antes y después de alimentarse con el alimento preferido, se observó una diferencia significativa ($p < 0,05$, test de Student) en el peso para las obreras mayores pero no para las obreras menores ($p > 0,1$). La media de los pesos de las obreras mayores era 0,510 g con $s = 0,034$ antes y 0,547 g, $s = 0,053$ después de alimentarse. Para las obreras menores los pesos eran 0,174, $s = 0,032$ antes y 0,175 g, $s = 0,022$ después de alimentarse, donde s representa la desviación estandar. Esto es, las obreras mayores pierden proporcionalmente mucho más peso durante un periodo de ayuno de 5 días que las obreras menores, ya que si calculamos la ganancia de peso debido a la alimentación, en porcentaje, obtenemos un 7,3 % para las obreras mayores y un 0,6 % para las obreras menores. Para esta experiencia se utilizó un mínimo de 15 réplicas.

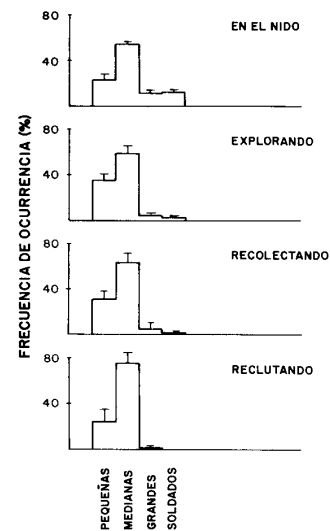


Figura 2. Distribución de la frecuencia de ocurrencia de las diferentes castas de *Camponotus rufipes* participando en actividades diferentes.

El sistema de reclutamiento:

Durante la realización del Bioensayo I, se observó que cuando la primera hormiga (reclutadora) encuentra el alimento, lo palpa con sus antenas y piezas bucales, posiblemente tomando algo de él, durante unos pocos minutos (1 a 8) y a veces durante menos de 1 minuto. Después de este tiempo, la hormiga regresa al nido, aparentemente marcando antes los alrededores del alimento, bajando con frecuencia el abdomen presionándolo sobre el suelo mientras camina «excitada» alrededor del mismo. En el camino hacia el nido, repite el comportamiento de bajar repetidas veces el abdomen a lo largo del camino. Al encontrarse con las compañeras en el camino, es vista antenando con éstas y mostrando comportamiento de trofalaxis (intercambio de alimento) pudiéndose observar la transferencia de una gota de líquido entre las piezas bucales de las dos hormigas. Las hormigas con las que la reclutadora hizo contacto se dirigen al alimento por el mismo camino por el que regresó la reclutadora. A veces la reclutadora después de contactar a varias compañeras regresa al alimento. Al llegar al nido, la reclutadora muestra el mismo comportamiento que el descrito al encontrarse con las compañeras en su camino de regreso al nido. Se observa antenación, trofalaxis y «ex-

citación» en varias hormigas contactadas por la reclutadora. Por «excitación» se entiende un aumento en la velocidad del movimiento de las antenas y del movimiento corporal. No se pudo observar comportamiento tipo «danzas ritualizadas» de la reclutadora en el nido, tal como fue descrito para otras especies de *Camponotus*.¹⁷

La hormiga reclutadora puede luego indistintamente regresar al alimento o quedarse en el nido por varios minutos. Otras hormigas, probablemente solamente las que había contactado la reclutadora, se dirigen al alimento sin que la reclutadora las guiara o acompañara por el mismo camino de ésta. Las hormigas reclutadas, una vez encontrado el alimento, frecuentemente repiten el comportamiento descrito para la reclutadora.

La proporción de hormigas de las diferentes castas que participan en la recolección del alimento, exploración y reclutamiento (Figura 2), es la misma (Test de Kruskal Wallis, $H = 4,43$, $p > 0,10$, 16 mediciones independientes con un total de 1015 hormigas). Sin embargo, si comparamos esta proporción con la proporción de las diferentes castas en muestras aleatorias tomadas dentro de los nidos, vemos diferencias. La relación entre obreras menores y medias es levemente diferente en el nido comparado con la de hormigas participando en el reclutamiento ($H = 6,54$, $0,1 > p < 0,05$). Si comparamos la relación entre el número de soldados más obreras grandes y las obreras medias dentro y fuera del nido obtenemos diferencias grandes ($H = 18,44$, $p < 0,001$). Esto es, las obreras grandes y soldados salen del nido en condiciones normales en menor proporción respecto al total existente en el nido que las obreras medianas y pequeñas (Figura 2). Sin embargo, cuando se molesta al nido soplando encima de él o con vibraciones mecánicas, la mayoría de las obreras que salen del nido son obreras mayores y soldados. En la Figura 2 también se observa que hay una pequeña cantidad de obreras mayores y soldados que participan en la recolección del alimento, pero no en reclutamiento ($H = 8,55$, $p < 0,02$).

Las observaciones anteriores sobre reclutamiento sugieren que existen señales químicas (rastro de olor) involucradas en el reclutamiento. Por ello se realizaron los siguientes experimentos: Se provocaba el reclutamiento colocando miel o grillos en la arena, luego de un ayuno de 1 o 5 días (Bioensayo I). Al medir el número de hormigas que cruzaban el puente a diferentes intervalos de tiempo, se observa que tanto la tasa del número de hormigas que van hacia el alimento como el número total de hormigas reclutadas bajo los diferentes tiempos

TABLA I

NÚMERO DE HORMIGAS RECLUTADAS A DIFERENTES ALIMENTOS SOBRE UNA CUADRÍCULA A LOS 30 MINUTOS DE COLOCADOS LOS ALIMENTOS (n = 9)

Alimento	Media y desviación estandar de:	
	Número de hormigas sobre el alimento	Pérdida de peso (g) del alimento
Miel	21,7 ± 12 _a	4,7 ± 3,1 _{a'}
Insectos	6,8 ± 1,9 _b	1,4 ± 2,0 _{b'}
Semillas de <i>Melinis minutiflora</i>	0,67 ± 1,1 _c	0,004 ± 0,01 _{c'}
Harina de maíz	0,22 ± 0,5 _c	0,027 ± 0,07 _{c'}
<i>Atta laevigata</i>	0,22 ± 0,5 _c	0,081 ± 0,12 _{c'}
Anova:	p < 0,05	p < 0,05

a, b y c, y a', b' y c' representan medias significativamente diferentes entre sí ($\alpha = 0,05$) usando test de Student.

TABLA II

MEDIA Y DESVIACION ESTANDAR DE DIFERENTES PARAMETROS EN EL RECLUTAMIENTO AL ALIMENTO BAJO DIFERENTES CONDICIONES

Alimento	Días de ayuno	N.º de Hormigas reclutadas en 30 min.	N.º de Hormigas reclutadas en 4 min.	% de Hormigas reclutadas en 15 min.	% de Hormigas reclutadas en 4 min.	Pendiente en los 30 min.	N
Miel	1	41 ± 30	3,4 ± 3,7	40 ± 13	8 ± 3	0,10 ± 0,10	8
Miel	5	78 ± 94	8,2 ± 7,5	43 ± 12	12 ± 8	0,15 ± 0,34	8
Grillos	5	42 ± 28	5,4 ± 4,9	46 ± 12	11 ± 5	0,07 ± 0,09	8
Test de Kruskal Wallis	H	0,33	1,97	1,05	1,74	0,09	
	P	0,80	0,30	0,50	0,30	0,95	

de ayuno y con los diferentes alimentos no varían (Tabla II). Esto es, no hay regulación del reclutamiento en función del ayuno o la calidad del alimento, a pesar de que las pruebas de preferencia alimentaria mostraron una mayor aceptación de miel comparado con grillos.

Para determinar el papel de la hormiga exploradora en el reclutamiento, se repitieron las experiencias anteriores, usando el Bioensayo I, provocando reclutamiento después de 5 días de ayuno con miel y grillos colocados simultáneamente en el segundo recipiente. La primera hormiga en llegar al alimento y regresar al nido se le consideraba como la reclutadora. Esta se retiraba del nido con ayuda de pinzas, justo antes de llegar al nido, evitando que hiciera contacto con sus compañeras. Se evitaba al contacto de la reclutadora de regreso al nido con otras obreras explorando cerca de ella, retirando a éstas últimas del nido si se acercaban a menos de dos centímetros a la reclutadora.

Los resultados (Tabla III) muestran una tasa (pendiente) del número de hormigas que se dirigen al alimento después de ser ofrecido que estadísticamente es significativamente menor cuando se retira a la exploradora justo antes de entrar al nido (tasa B, Figura 3), comparada con la tasa de un reclutamiento normal, donde no se interfiere con la exploradora (Tasa A). La tasa B no es significativamente diferente a una situación control (tasa C), en la cual no se colocó alimento alguno en la arena. Estos resultados sugieren que el contacto directo entre reclutadora y obreras es indispensable para producir el reclutamiento. Sin embargo, para estudiar un posible papel de una feromona de reclutamiento se diseñaron los siguientes experimentos:

Se colocaba el puente (ver métodos) entre dos cajas de Plexiglass, pero esta vez con dos tiras de cartón. Se dejaba por 24 h sin aliento a la colonia con el puente y luego se retiraba una de las tiras de cartón. Se colocaba el alimento (miel y grillos) y se dejaba por siete minutos, de tal forma que las hormigas reclutadoras usaran la tira de cartón varias veces al ir y regresar del nido. Después de los siete minutos, se colocaban nuevamente las dos tiras de cartón, pero con sus posiciones relativas cambiadas según una tabla binomial de frecuencias al azar. Al medir el número de hormigas que utilizaban una u

otra tira de cartón (Tabla IV), se pudo observar una utilización significativamente mayor de la tira de cartón que había sido utilizada por las exploradoras previamente, independientemente de la posición relativa de ambas.

Estos resultados sugieren la existencia de un rastro de olor que orienta a las hormigas hacia el alimento y al nido. Para ubicar la fuente de la feromona responsable del rastro, se realizaron experiencias con rastros artificiales con extractos de abdomen en agua (0,04 equivalentes de hormiga por cm) y con ácido fórmico (al 30 %), el constituyente principal de la glándula de veneno (i).

Usando el bioensayo II se obtuvieron los resultados de la Tabla V. Al utilizar los mismos extractos pero aplicando el bioensayo III se obtuvieron resultados similares (Tabla V). Esto es, el ácido fórmico ejerce un efecto atractivo sobre las hormigas, pero en menor grado que el extracto de abdomen. El ácido fórmico no es utilizado por las hormigas en construir sus rastros de olor, ya que después de 5 minutos, no orienta a las hormigas. Por otra parte, el seguimiento del rastro artificial usando extracto de abdomen es diferente al de un rastro natural, construido por las hormigas. La hormiga sobre el rastro artificial camina más lentamente, parándose frecuentemente, aparentemente para examinar el rastro con las antenas, y por lo general no sigue el rastro en toda su extensión. En cuanto al poder atractivo del ácido fórmico, ensayos adicionales con ácido concentrado indican que este no aumenta la atraktividad sino más bien aumenta la velocidad de locomoción de las hormigas que corren en todas las direcciones.

Se repitió el bioensayo II pero con extractos de la glándula de veneno y del saco rectal (0,04 equivalentes de hormiga/cm) usando como controles el abdomen sin glándula de veneno ni saco rectal (resto del abdomen) y acetona pura y ácido fórmico al 30 %, y utilizando como solvente a la acetona (Tabla VI). De los resultados se ve claramente que tanto el saco rectal (tracto intestinal) como la glándula de veneno tienen un efecto de «orientación» sobre las hormigas que dura más de 30 minutos. El resto de las glándulas abdominales, aunque también puedan tener un efecto de «orientación», no lo tienen en el mismo grado que las glándulas mencionadas anteriormente (Tabla VI).

Para poder evaluar la acción de las diferentes glándulas de una forma más natural, se diseñó un experimento, utilizando el bioensayo I, en el que se colocaba una glándula o parte del cuerpo recién seccionada a la entrada del nido, 2 horas después de haber iniciado un reclutamiento hacia la miel. En éste

TABLA III

MEDIAS DE PENDIENTES LINEALES Y DESVIACION ESTANDAR DE CURVAS DE RECLUTAMIENTO BAJO DIFERENTES CONDICIONES

Sin alimento: (N = 11)	C	0,004 ± 0,027	a
Con alimento: (N = 25)	A	0,110 ± 0,212	b
Con alimento retirando a la reclutadora a la entrada del nido: (N = 10)	B	-0,025 ± 0,089	a
Test de Kruskal-Wallis	H P	12,61 < 0,01	

a y b: Indican medias diferentes entre sí según test de Mann Whitney $P \leq 0,05$ ($P > 0,2$ ente las dos a).

TABLA IV

RECLUTAMIENTO DIFERENCIAL DE UN PUENTE DE DOS BRAZOS. MEDIANA DEL NUMERO DE HORMIGAS (N = 13)

	Número de hormigas que van al alimento	Número de hormigas que regresan al nido
Brazo sobre el cual se realizó el reclutamiento	36	18
Brazo Nuevo	12	9
P		
Test de Student	< 0,01	< 0,05

caso se medía el número de hormigas que iban tanto al alimento (Experimental) como a una arena vacía (control) antes y después de la presentación del estímulo (gota del extracto) (Tabla VII).

Los resultados indican claramente que solamente el contenido del saco rectal (o abdomen con saco rectal), producen un aumento del número de hormigas que se dirigen específicamente al alimento al cual las hormigas están reclutando. (Tabla VII).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

C. rufipes es una especie de hábitos nocturnos, con un máximo de actividad fuera del nido a las primeras horas de la noche. Sin embargo, mantiene una actividad basal durante las 24 horas del día. Entre los alimentos ofrecidos en el laboratorio prefiere insectos y soluciones azucaradas, que en condiciones naturales posiblemente consigue de secreciones de homópteros, hemípteros, y de nectarios extraflorales. Esto ha podido ser constatado con colonias en el campo (Jaffe, observación personal). No se consiguieron evidencias de que éstas hormigas utilicen semillas u otro material vegetal en su alimentación, contrario a lo reportado por Levieux^{12, 13} para dos especies africanas de *Camponotus*.

C. rufipes tiene un sistema de distribución del trabajo que es el siguiente: las obreras menores y medias participan de todas las actividades pero en mayor proporción en forrajeo, recolección y reclutamiento hacia el alimento. Mientras que las obreras mayores y los soldados se dedican a la defensa del nido permaneciendo la mayoría del tiempo inactivas. El sistema de intercambio de alimento por trofalaxia, junto con la mayor capacidad de almacenamiento de alimento (probablemente en el buche)³ de las obreras mayores permite la existencia de un sistema de almacenamiento de alimento en la colonia, en el

cuál las obreras mayores sirven de «silos». Un sistema parecido había sido descrito con anterioridad para otras hormigas: *Proformica nasuta*,¹⁶ *Formica polyctena*,^{20, 2} *Myrmecocystus*, *Melophorus*, *Leptomyrme*, *Plagiolepis* y *Camponotus inflatus*,^{14, 18, 20, 2} todas ellas pertenecientes a las Formicinas o Dolichoderinas. Estas castas son denominadas «repletas».²⁰

El sistema de reclutamiento de *C. rufipes* puede describirse como sigue: La hormiga exploradora, al encontrar el alimento, regresa al nido dejando un rastro oloroso con una feromona secretada por el saco rectal, tal como está reportado para todas las formicinas y todas las especies del género *Camponotus* estudiadas hasta ahora.^{8, 70, 15, 2} Dicho rastro sirve únicamente como señal de orientación a las obreras en ruta al alimento. La atracción de las obreras hacia el alimento o hacia el rastro se da probablemente mediante señales táctiles y/o la secreción del saco rectal dentro del nido. Traniello¹⁷ había propuesto para *C. pennsylvanicus* un sistema de reclutamiento en el cual la secreción de la glándula de veneno en especial el ácido fórmico jugaba el papel de atrayente. Traniello basaba sus conclusiones en experiencias de seguimiento de rastros artificiales. Nuestros experimentos muestran que dichos ensayos no son adecuados para estudiar el efecto específico de atracción en el reclutamiento, ya que usando rastros artificiales se observó que la feromona de la glándula de veneno tiene un efecto como rastro. Experimentos simulando condiciones más naturales dieron como resultado que el efecto atractivo de la glándula de veneno aparentemente no es utilizado en el re-

TABLA V

MEDIA Y DESVIACION ESTANDAR DEL NUMERO DE HORMIGAS QUE RESPONDEN AL BIOENSAYO II Y III CON DIFERENTES EXTRACTOS

Solución Aplicada	N.º de hormigas que siguen el rastro (Bioensayo II) entre los minutos:		N.º de hormigas atraídas al extracto (Bioensayo III)
	1 al 5	6 al 10	
Agua	2,8 ± 1,2 a	1,8 ± 1,0 a	9,0 ± 6,6 a
Acido Formico (30%)	7,3 ± 5,1 b	0,6 ± 1,1 a	17,6 ± 10,5 b
Extracto de Abdomen (1 Abd./25 cm)	17,3 ± 7,3 c	6,9 ± 6,8 b	24,0 ± 12,1 c
P	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001**

*: Test de Kruskal-Wallis

** : Test de Friedman

a, b y c: Indican medias diferentes entre sí usando el test de Mann-Whitney para el bioensayo II y el test de Wilcoxon para el bioensayo III. ($\alpha = 0,05$), para comparación entre medias de una misma columna.

TABLA VI

SEGUIMIENTO DE LAS HORMIGAS DE RASTROS CIRCULARES DE EXTRACTOS EN ACETONA APLICADOS 5 Y 30 MINUTOS ANTES DEL BIOENSAYO II

Extracto	Media y desviación estándar del número de:		
	Hormigas que siguen el rastro	Secciones seguidas por las hormigas	N
<i>A los 5 min.</i>			
Recto	67 ± 19 a	35 ± 17 a	10
Glándula de veneno	50 ± 21 ad	21 ± 12 a	8
Acido formico	28 ± 21 bd	10 ± 8 b	9
Resto del Abdomen	26 ± 9 b	8 ± 4 b	8
Acetona pura	8 ± 9 c	2 ± 2 c	9
Test de			
Kruskal Wallis			
H	28,33	28,67	
P	< 0,001	< 0,001	
<i>A los 30 min.</i>			
Recto	30 ± 22 a	10 ± 8 a	10
Glándula de veneno	37 ± 22 a	12 ± 9 a	8
Acido formico	3 ± 6 c	1 ± 2 b	9
Resto del Abdomen	21 ± 12 b	8 ± 5 a	8
Acetona	3 ± 7 c	1 ± 2 b	9
Test de			
Kruskal Wallis			
H	22,19	20,70	
P	< 0,001	< 0,001	

a, b, c y d: Indican medias estadísticamente diferentes ($\alpha = 0,05$) utilizando el Test de Mann-Whitney (comparación entre medias de una misma columna).

clutamiento sino que la misma secreción del saco rectal dentro del nido o a la entrada del mismo tiene una acción de atractante (Tabla V, VII).

C. rufipes no parece poseer un sistema de regulación del número de obreras reclutadas al alimento (Tabla II). Sin embargo, la ausencia de correlación estadísticamente significativa entre el número de hormigas reclutadas y la calidad del alimento o el tiempo de ayuno pueda deberse a la gran variabilidad en el número de hormigas reclutadas que se observa en los diferentes experimentos, pudiendo el reclutamiento estar afectado por variables no conocidas, diferentes a las estudiadas.

El sistema de reclutamiento de *C. rufipes*, tal como fue descrito, puede ser considerado como más desarrollado en cuanto al uso de feromonas de reclutamiento que los sistemas conocidos para *C. socius*, *C. paria*, y *C. sericeus*.^{7, 9, 6} Este sistema de reclutamiento más bien puede ser comparado con el de *C. pennsylvanicus*¹⁷ tomando en consideración las acotaciones hechas con respecto a la glándula responsable del efecto atractivo.

El hecho de que *C. rufipes* sigue rastros artificiales de ácido fórmico, pero que aparentemente no los utiliza en reclutamiento, indicaría un fenómeno interesante. El paso evolutivo de reclutamiento usando señales táctiles para la atracción, no sería el desarrollar comportamientos de respuesta a sustancias que la reclutadora segrega «accidentalmente» sobre el camino, tal como lo propone Wilson,²⁰ sino más bien, en éste caso pareciera que el comportamiento de ser atraído por el ácido fórmico ya existe y lo que haría falta desarrollar sería el comportamiento de las reclutadoras de secretar el ácido sobre el camino. Esto es, se pueden postular las siguientes rutas evolutivas para el reclutamiento químico en *Camponotus*:

Ruta 1:

- La hormiga reclutadora se orienta visualmente al nido y al alimento y guía a las compañeras por «tandem» al alimento.
- La reclutadora utiliza sus secreciones del saco rectal (defecaciones) para orientarse de regreso al alimento mientras guía a las compañeras por «tandem». Ejemplo, *C. sericeus*.⁹
- Las compañeras, al ser alertadas sobre la existencia del alimento, siguen el rastro que dejó la reclutadora al regresar del mismo. Ejemplo, *C. paria*.⁶
- Las compañeras son alertadas sobre la existencia del alimento con señales táctiles y/o con señales químicas provenientes del saco rectal, y siguen un rastro de secreciones del saco rectal. Ejemplo, *C. rufipes*.

Ruta 2:

A partir del paso b) de la ruta 1 tenemos:

- La reclutadora, al regresar al alimento en «tandem», secreta ácido fórmico de su glándula de veneno, lo que ayuda a las seguidoras en su camino detrás de la reclutadora, pudiéndose dar el seguimiento a cierta distancia de la misma, con más de una seguidora por reclutadora, pero siempre con la presencia de la reclutadora. Ejemplo, *C. socius*.⁷
- La reclutadora segrega ácido fórmico al regresar hacia el alimento, además de utilizar las secreciones del saco rectal. Las seguidoras siguen el camino dejado por la reclutadora, a la vez que son atraídas por el rastro marcado, sin necesidad de que la reclutadora los alerte con estímulos táctiles. Ejemplo, *Acantomyops interjectus*.⁴

Existe en *C. rufipes* una feromona abdominal que tiene un efecto de aumentar la actividad de forrajeo fuera del nido.

TABLA VII

NÚMERO DE HORMIGAS (MEDIA Y DESVIACION ESTANDAR) QUE SE DIRIGEN AL ALIMENTO SIGUIENDO UN RASTRO NATURAL (EXPERIMENTAL) O QUE SE DIRIGEN A UNA ARENA VACIA (CONTROL) ANTES Y DESPUES DE PRESENTAR ESTIMULOS EN LA ENTRADA DEL NIDO

Estímulo	A 4 minutos antes hasta Presentación de estímulo	B Minuto 1 al 4 después del est.	C Minuto 5 al 9 después del est.	N	Test de Wilcoxon ($\alpha = 0,10$) P:			
					$\Delta(B-A)$ Controles vs Esperiment.	Avs B	Avs C	
Cabeza	Control	2,4 ± 2,2	3,3 ± 3,4	2,3 ± 1,9	8	NS	NS	NS
	Experiment.	4,8 ± 3,8	6,1 ± 6,0	5,0 ± 5	8		NS	NS
Torax	Control	1,5 ± 1,8	0,9 ± 0,8	0,1 ± 0,4	8	NS	NS	NS
	Experiment.	4,8 ± 2,9	3,9 ± 3,9	2,6 ± 2,2	8		NS	NS
Abdomen	Control	0,2 ± 0,4	0,0 ± 0,0	0,3 ± 0,7	9	< 0,02	NS	NS
	Experiment.	2,6 ± 1,8	6,3 ± 3,1	5,4 ± 3,8	13		< 0,01	< 0,01
50 ml. Acido Formico 30 % en agua	Control	0,6 ± 0,7	0,6 ± 0,7	0,8 ± 0,7	8	NS	NS	NS
	Experiment.	2,3 ± 1,5	3,0 ± 2,4	2,6 ± 1,7	8		NS	NS
GL Veneno	Control	0,4 ± 1,0	0,3 ± 0,6	0,8 ± 1,0	12	NS	NS	NS
	Experiment.	3,3 ± 3,0	4,3 ± 6,2	3,6 ± 4,2	12		NS	NS
Saco rectal	Control	0,7 ± 0,9	0,2 ± 0,4	0,1 ± 0,3	9	< 0,05	NS	NS
	Experiment.	3,3 ± 2,4	65,1 ± 3,8	3,7 ± 3,6	9		< 0,05	< 0,05
Resto del Abdomen	Control	0,3 ± 0,5	1,5 ± 1,1	0,8 ± 0,5	8	NS	< 0,05	NS
	Experiment.	2,9 ± 1,8	3,3 ± 1,4	2,6 ± 2,3	8		NS	NS

Esto lo sugieren los resultados de la Tabla VII. Esta feromona posiblemente pueda ser originada en la glándula de Dufor, bien desarrollada en las *Formicinas* y en *Camponotus*^{1, 10} pero cuya función en las *Formicinas*, en especial en *Camponotus* es desconocida. Podría pensarse que este comportamiento está relacionado con la mudanza de nidos en situaciones de peligro extremos, en los cuales las hormigas abandonan su nido siguiendo rutas específicas. Este comportamiento, reportado para muchas especies,^{2, 30} también fue observado para *C. rufipes* (Jaffé, observaciones no publicadas). Sin embargo, el papel específico de éstas feromonas abdominales no puede deducirse en base a las experiencias realizadas.

Como conclusión final podemos afirmar que gracias a los hábitos alimentarios y al ciclo de actividad de *C. rufipes*, éste es un depredador de artrópodos en su ecosistema y por ello se le puede considerar como potencialmente útil como agente biológico de control de plagas. Sin embargo, es de resaltar que

una limitación podría ser su posible asociación con Homopteros y/o Hemipteros, lo que podría ser un factor perjudicial en sistemas de cultivo comerciales. De hecho, se han observado asociaciones entre *C. rufipes* con Hemipteros (Aleyrodoidea) sobre hojas de gramíneas (Jaffé, observaciones personales).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al fallecido Dr. W. F. Buren del Departamento de Entomología y Nematología de la Universidad de Florida, Gainesville, E.U.A.; quien identificó la especie de hormiga con la que se trabajó. Agradecemos también la ayuda técnica de Alberto Meza y los comentarios críticos de Nelson A. Zabala. Este trabajo fue parcialmente financiado a través del Proyecto SI-1187 del CONICIT, Venezuela.

REFERENCIAS

- Blum, M. S., y Hermann, H. R.: *The analysis of olfactory communication among animals*. J. Theoret. Biol., 5: 443-469, 1978.
- Dumpert, K.: *Das Sozialleben der Ameisen*. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 1978.
- Eisner, T.: *A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: formicidae)*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard, 116 (8): 439-490, 1957.
- Hangartner, W.: *Control of pheromone quantity in odour trails of the ant Acanthomyops interjectus Mayr*. Experientia, 26: 664-665, 1970.
- Hartwick, E. B., Friend, W. G., y Atwood, C. E.: *Trail laying behaviour of the carpenter ant Camponotus pennsylvanicus*. Canadian Entomologist, 109: 129-136, 1977.
- Hingston, R. W. G.: *Instinct and Intelligence*. Mac Millan and Co. N.Y., 1929.
- Hölldobler, B.: *Recruitment behaviour in Camponotus socius (Hym.)*. Z. Verge, Physiol., 75: 123-142, 1971.
- Hölldobler, B.: *Ethological aspects of chemical communication in ants*. Adv. Stud. Behav., 8: 75-115, 1978.
- Hölldobler, B., Möglich, M., y Maschwitz, U.: *Communication by tandem running in the ant Camponotus sericeus*. J. Comp. Physiol., 90: 105-107, 1974.
- Jaffé, K.: *Negentropy and the evolution of chemical recruitment in ants*. J. theor. Biology (en prensa), 1983.
- Leston, D.: *The ant mosaic: tropical tree crops and the limiting of pests and diseases*. Pestic. Abstr., 19: 311-341, 1973.
- Levieux, J.: *Food of tropical ants. I. activity by cycle and diet of Camponotus solon*. Insectes Sociaux, 22 (4): 281-390, 1976.
- Levieux, J., y Louis, D.: *Food of tropical ants. II. Feeding behaviors and diet of Camponotus vividus (Smith). Intrageneric comparisons*. Insectes Sociaux, 22 (4): 391-404, 1975.
- Mc Cook, H. C.: *The honey ants of The Garden of the Gods, and the occidant ants of American Plains*. J. B. Lippincott & Co., Philadelphia. 208 pp., 1882.
- Parry, K., y Morgan, E.: *Pheromones of ants: a review*. Physiol. Entomol., 4: 161-189, 1979.
- Stumper, R.: *Radiobiologische Untersuchungen über den sozialen Nahrungshaushalt der Honigameise Proformica nasuta (Nyl.)*. Naturwissenschaften, 48 (24): 735-736, 1961.
- Traniello, J.: *Recruitment behavior, orientation and organization of foraging in the Carpenter ant C. pennsylvanicus (Hym. Form.)*. Ecology, 39: 695-704, 1977.
- Wheeler, W. M.: *Ants: Their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York, 25: 663 pp., 1910.
- Wilson, E. O.: *Communication by tandem running in the ant genus Cardiocondyla*. Psyche, 66: 29-34, 1959.
- Wilson, E. O.: *The Insect Societies*. Belknap Press, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA, 1971.