

EVOLUCION DE LOS SISTEMAS DE COMUNICACION  
QUIMICA EN HORMIGAS (HYMENOPTERA,  
FORMICIDAE)

KLAUS JAFFÉ

Departamento de Biología de  
Organismos  
Universidad Simón Bolívar  
Apartado 80659  
Caracas 1080, Venezuela

---

*Folia Entomológica Mexicana* No. 61: 189-203 (1984).

## INTRODUCCIÓN

Las hormigas tienen múltiples sistemas de comunicación, la mayoría de ellos basados en señales químicas (Wilson, 1971; Hölldobler, 1978). De los sistemas de comunicación conocidos podemos nombrar la comunicación de alarma, reclutamiento, señalamiento de territorio y el reconocimiento de las compañeras del nido. Para todos estos sistemas de comunicación se han encontrado en diferentes especies feromonas o complejos de feromonas responsables de la comunicación. En algunas especies sin embargo, la comunicación se da a través de señales no químicas tales como señales visuales (Stager, 1931; Hölldobler, 1976), sonoras (Markl, 1967; 1968) o táctiles (Hingston, 1929; Le Masne, 1953; Markin, 1970).

A pesar de que las sociedades de hormigas utilizan diferentes tipos de señales en su comunicación intra-específica, las señales químicas parecen ser las de mayor importancia. Las especies de hormigas con sociedades de mayor complejidad con respecto al número de individuos por colonia, sofisticación del nido y división del trabajo, basan su comunicación casi exclusivamente en señales químicas. Así por ejemplo la hormiga *Atta cephalotes* posee al menos 7 sistemas diferentes de comunicación química (Jaffé, 1982), algunos de ellos con usos múltiples (Jaffé y Howe 1979, por ejemplo). La mayoría de las investigaciones sobre comunicación química se han realizado sobre un reducido grupo de especies de hormigas, generalmente de cierta importancia económica, quedando desconocidos los sistemas de comunicación de especies de subfamilias tales como las Pseudomyrmecinas, Ponerinas y Dolichoderinas. Este trabajo tiene como objetivo el determinar la gamma de patrones de comunicación química de las especies de las diferentes subfamilias de hormigas con la intención de encontrar las diferentes soluciones tomadas por las hormigas y así poder discernir las rutas evolutivas que llevaron a los sistemas de comunicación más sofisticados con miras a poder decifrar las leyes y limitaciones de la evolución de la comunicación química en sociedades de insectos. Se escoge para tal fin la familia de las hormigas por ser esta la familia más numerosa y de mayor biomasa en el mundo de insectos sociales (14,000 especies aproximadamente).

## INTRODUCCIÓN

Las hormigas tienen múltiples sistemas de comunicación, la mayoría de ellos basados en señales químicas (Wilson, 1971; Hölldobler, 1978). De los sistemas de comunicación conocidos podemos nombrar la comunicación de alarma, reclutamiento, señalamiento de territorio y el reconocimiento de las compañeras del nido. Para todos estos sistemas de comunicación se han encontrado en diferentes especies feromonas o complejos de feromonas responsables de la comunicación. En algunas especies sin embargo, la comunicación se da a través de señales no químicas tales como señales visuales (Stager, 1931; Hölldobler, 1976), sonoras (Markl, 1967; 1968) o táctiles (Hingston, 1929; Le Masne, 1953; Markin, 1970).

A pesar de que las sociedades de hormigas utilizan diferentes tipos de señales en su comunicación intra-específica, las señales químicas parecen ser las de mayor importancia. Las especies de hormigas con sociedades de mayor complejidad con respecto al número de individuos por colonia, sofisticación del nido y división del trabajo, basan su comunicación casi exclusivamente en señales químicas. Así por ejemplo la hormiga *Atta cephalotes* posee al menos 7 sistemas diferentes de comunicación química (Jaffé, 1982), algunos de ellos con usos múltiples (Jaffé y Howe 1979, por ejemplo). La mayoría de las investigaciones sobre comunicación química se han realizado sobre un reducido grupo de especies de hormigas, generalmente de cierta importancia económica, quedando desconocidos los sistemas de comunicación de especies de subfamilias tales como las Pseudomyrmecinas, Ponerinas y Dolichoderinas. Este trabajo tiene como objetivo el determinar la gamma de patrones de comunicación química de las especies de las diferentes subfamilias de hormigas con la intención de encontrar las diferentes soluciones tomadas por las hormigas y así poder discernir las rutas evolutivas que llevaron a los sistemas de comunicación más sofisticados con miras a poder decifrar las leyes y limitaciones de la evolución de la comunicación química en sociedades de insectos. Se escoge para tal fin la familia de las hormigas por ser esta la familia más numerosa y de mayor biomasa en el mundo de insectos sociales (14,000 especies aproximadamente).

## MÉTODOS

Se escogieron al menos dos especies representativas de cada subfamilia y se estudiaron cuatro sistemas de comunicación intraespecífico en cada una de ellas. A saber: Alarma, Reclutamiento, Territorialidad y Reconocimiento de las compañeras de nido. La presencia de los sistemas de comunicación fueron detectados por observación simple y bioensayos preliminares y luego fueron estudiados cada uno de ellos con bioensayos específicos en el laboratorio utilizando como mínimo 5 colonias diferentes de cada especie. En caso de dificultades para discernir la cantidad y tipo de información transmitida durante la comunicación en una especie determinada, se procedió a simular con la ayuda de una computadora la sociedad de hormigas en cuestión, para poder diseñar experimentos que dieron como resultado parámetros comparables con los sistemas teóricos de los modelos.

**Sistema de Alarma.** El bioensayo consistía en colocar extractos de glándulas o de partes del cuerpo del insecto, o glándulas o partes del cuerpo extirpadas sobre un papel de filtro. Al papel de filtro se le dibujaban círculos concéntricos a distancias determinadas para facilitar la estimación de la distancia entre la fuente del olor y la hormiga a observar en el bioensayo. Estos papeles de filtro se colocaban en las arenas de los nidos en el laboratorio y se observaba la reacción de las hormigas de la colonia que se encontraban sobre el papel de filtro a diferentes distancias del centro del papel. El tiempo de observación era de unos 10 minutos para cada ensayo.

### Sistemas de reclutamiento

**Bioensayo I:** Para determinar si existía reclutamiento o no, se procedía a dejar en ayunas a la colonia por un mínimo de 48 h. Posteriormente se le presentaban dos fuentes de alimento, una a la cual podían tener acceso y otra a la cual el acceso de las hormigas estaba impedido gracias a aceite de silicona aplicado en los bordes del receptáculo del alimento. Se medía el flujo de hormigas desde el nido hacia cada uno de las dos fuentes de alimento. El bioensayo podía tener los siguientes resultados:

- a) No había cambio en el flujo de hormigas después de colocar el alimento.
- b) Había un incremento en el flujo de hormigas hacia las fuentes después de colocado el alimento, pero el aumento del flujo era igual para las dos fuentes.

- c) Había un aumento de hormigas solamente hacia la fuente a la cual las hormigas tenían acceso.

En la situación a) se concluía que no había reclutamiento de ningún tipo, en la situación c) se concluía que había reclutamiento en el cual las hormigas eran capaces de informar a su colonia al menos de la presencia del alimento (P) y de la ubicación del mismo (O). En caso de la situación b) había dos alternativas, o el olor del alimento ejercía un efecto atractivo sobre ellas, o las hormigas eran capaces de comunicar a sus compañeras la presencia del alimento (P) pero no podían orientarlas a él. Para poder discernir entre las dos posibilidades se procedía a realizar el mismo experimento pero en ausencia de alimento en la segunda fuente. Si se obtenía el mismo resultado se concluía que las hormigas eran capaces de comunicar la presencia de alimento (P). El caso contrario nunca se presentó.

Bioensayo II: Para determinar si existía orientación por medios químicos (O) se procedía a inducir el reclutamiento sobre un laberinto en forma de Y, colocando un alimento en uno de los extremos del laberinto. Después de iniciado el reclutamiento se retiraba el laberinto y se rotaba, colocándolo nuevamente, esta vez sin alimento. Se medía el flujo de hormigas que seguían cada uno de los brazos. Si las hormigas seguían el brazo del laberinto que anteriormente había estado conectado al alimento se concluía que seguían el rastro químico. Si se dirigían al brazo que orientaba al sitio donde anteriormente había estado el alimento, se concluía que utilizaban señales distintas a las químicas para orientarse al alimento.

Bioensayo III: Para determinar la fuente de la feromona de reclutamiento se procedía a extraer en diversos solventes las diferentes partes del cuerpo del insecto. Con estos extractos se marcaba una circunferencia sobre un papel de filtro que se colocaba en la arena de una colonia. Se medía la longitud de la circunferencia que seguían las hormigas en varios ensayos y se comparaba con ensayos en los cuales se marcaba la circunferencia con solvente puro. En el caso de que hubiera mayor seguimiento de la circunferencia en los ensayos con un extracto determinado comparado con el control (solvente puro) se concluía que se estaba en la presencia de una actividad de una feromona de orientación. Se repetía el ensayo usando diferentes tiempos entre la aplicación del extracto y el bioensayo para determinar la duración de la actividad del químico.

Bioensayo IV: Para determinar la fuente de la señal química que indicaba la presencia del alimento, se procedía a inducir reclutamiento a una

fuelle de alimento determinada. Cuando la fuente estaba ya agotada, y el reclutamiento empezaba a decaer, se colocaba una gota del extracto de glándula o parte del cuerpo a la entrada del nido y se medía las variaciones del flujo de hormiga hacia la fuente de alimento agotada. En el control se colocaba una gota del solvente a la entrada del nido.

Bioensayo V: Para determinar si el efecto de reclutamiento de una feromona dada era variable y dependiente de la concentración de la feromona se realizaban los siguientes experimentos:

Se medía el flujo de hormigas a diferentes fuentes de alimento y con diferentes tiempos de ayuno. Si se observaban diferencias en las curvas de reclutamiento bajo las diferentes situaciones se concluía que la colonia era capaz de regular el número de hormigas reclutadas en función de la calidad del alimento o el tiempo de ayuno (R). En caso afirmativo se trataba de obtener reclutamiento de la feromona de caminos a diferentes concentraciones. Si se lograba producir diferentes tipos de reclutamiento con diferentes concentraciones de feromonas se deducía que la regulación del crecimiento se hacía por medios químicos (RQ).

### **Comportamiento territorial**

Bioensayo I: Para determinar la presencia de comportamiento territorial se procedía a realizar etogramas completos de hormigas en cápsulas de Petri que habían sido colocadas en la arena de forrajeo de las colonias por lo menos 48 h. Se colocaban en dicha cápsula de Petri una hormiga perteneciente a la colonia donde estaba la cápsula (residente) y una hormiga de una colonia diferente de la misma especie (intrusa). Si se encontraba un parámetro comportamental que era diferente para los dos tipos de hormigas (alarma, iniciación de ataque, velocidad de movimiento, postura del cuerpo, etc.) se concluía que las hormigas eran capaces de reconocer un territorio extraño y diferenciarlo de su propio territorio.

Bioensayo II: En caso que el Bioensayo I resultaba positivo, se repetía el mismo bioensayo pero colocando el plato de Petri con su papel de filtro fuera de la arena de la colonia. Si se observaban las mismas diferencias anotadas en el bioensayo anterior, se concluía que el reconocimiento del territorio era debido a una marca química. En caso contrario se asumía que la señal de reconocimiento del territorio era no química.

Bioensayo III: Se repetía el bioensayo II pero utilizando platos Petri con papeles de filtro impregnados con extractos de glándulas o parte del cuerpo del insecto. La hormiga residente era considerada aquella que provenía de la colonia de la cual se había hecho el extracto. El extracto con el cual se podía repetir los resultados del bioensayo II, era con-

siderado que contenía la feromona territorial. En caso de dudas se realizaba el bioensayo comparando territorios marcados (naturalmente y con extractos) con territorios nuevos no marcados (o con el solvente solamente).

En los casos en que no se observaba un comportamiento por parte de la hormiga residente que podría servir para aumentar la posibilidad de utilización del territorio por parte de su colonia, se habla de un área marcada. En caso de existir un comportamiento que aumente la eficiencia de explotación del territorio por parte de la hormiga residente comparado con la hormiga intrusa, se habla de un territorio verdadero.

### **Reconocimiento de las compañeras de nido**

Bioensayo I: Para determinar, si la especie en cuestión poseía un sistema de reconocimiento de las compañeras de nido se introducía una hormiga extraña de la misma especie en una colonia. Se observaba el comportamiento desplegado hacia la intrusa. Solamente en el caso de que la hormiga intrusa era tratada de forma idéntica a las hormigas residentes durante varios días, se podía concluir de que las hormigas no reconocían a la intrusa. En caso de observarse cualquier comportamiento que era diferente hacia la intrusa comparado a la residente (ataque, No. hormigas antenando, alarma, etc.), se deducía de que las hormigas eran capaces de detectar alguna diferencia entre la intrusa y una residente. El control consistía en introducir una hormiga de la misma colonia en el nido, de forma idéntica a como se había introducido a la hormiga intrusa.

Bioensayo II: Para determinar el tipo de señal utilizado para el reconocimiento de las compañeras del nido se procedía a introducir simultáneamente a dos hormigas muertas en hielo seco, las cuales habían sido dejadas posteriormente a temperatura ambiente por el tiempo necesario para calentarse nuevamente, a una colonia coespecífica. Una de las hormigas era una residente (de la misma colonia donde se realizaba el bioensayo) y la otra era una intrusa (de una colonia distinta de la misma especie). Si se podían observar comportamientos diferentes desplegados por las hormigas de la colonia hacia los dos tipos de hormigas muertas, se deducía que la señal de reconocimiento no era sonoro, o basado en señales de movimiento etc.

Bioensayo III: Se repetía el Bioensayo II pero esta vez liofilizando a las hormigas muertas. Si no se observaba diferencias en las conductas desplegadas hacia los dos tipos de hormigas liofilizadas, se deducía que la señal de reconocimiento no era táctil ni visual sino química.

Bioensayo IV: Se presentaban partes del cuerpo del insecto en la forma descrita en el Bioensayo II a una colonia. En caso de que solamente con una de las partes del cuerpo se observaban diferencias en el comportamiento desplegado hacia los dos tipos de hormigas se deducía que allí estaba la fuente de la señal de reconocimiento. En el caso de que todas las partes del cuerpo inducían comportamientos diferenciales según el tipo de hormiga donadoras de la parte se procedía al Bioensayo V.

Bioensayo V: Se liofilizaban hormigas y se dejaban en un vial sellado herméticamente, con partes del cuerpo determinadas de hormigas de una colonia específica. Posteriormente se procedía a realizar el Bioensayo tal como fue descrito para el Bioensayo II. En caso de que ahora solamente una de las partes del cuerpo del insecto era capaz de transferir a la hormiga liofilizada la señal de reconocimiento se podía deducir acerca de la fuente de la señal. En caso de que todas las partes del cuerpo del insecto transferían la señal de reconocimiento a la hormiga liofilizada se hablaba de una señal química no específica en el sistema de reconocimiento de la especie.

Bioensayo VI: En caso de conseguir una parte específica del insecto que contenía la señal de reconocimiento, se procedía a repetir los Bioensayos IV o V pero con glándulas disecadas o extractos de las glándulas aplicadas sobre hormigas liofilizadas o sobre modelos de hormigas hechos con anime. De esta forma se podía confirmar de forma específica la fuente de la señal química utilizada para el reconocimiento de las compañeras del nido. Ello también permitía analizar con ayuda de la cromatografía de gases las sustancias presentes en la glándula.

## RESULTADOS

El resumen de los resultados de nuestras experiencias está representado en la Tabla I. De este conjunto de datos se desprende lo siguiente:

- a) Aparentemente existe una relación entre el comportamiento territorial, el sistema de reconocimiento de las compañeras del nido y la fuente de la feromona de alarma. En todos los casos donde la especie utiliza una feromona para marcar químicamente el territorio, el sistema de reconocimiento está ligado a la(s) feromonas de alarma. En los casos donde no existe marcaje químico del territorio, la señal de reconocimiento intraespecífico no es localizable en una glándula o parte del cuerpo específicamente.
- b) Se observa que las especies más complejas socialmente tienen sistemas



CUADRO I

Cuadro resumen de los sistemas de comunicación presentes en las diversas especies estudiadas.

P = indica comunicación de la presencia de alimento a las compañeras del nido, O = indica orientación hacia el alimento, R = indica regulación del reclutamiento por señales no químicas. El sufijo VR indica si la comunicación respectiva se da por señales químicas. X indica la presencia de comportamiento territorial. MQ indica marcaje del territorio con feromonas y ° = indica la existencia de otra señal de reconocimiento de importancia secundaria y de origen desconocido.

ESPECIE	RECLUTAMIENTO	COMPORTAMIENTO TERRITORIAL	FUENTE DE LA SEÑAL DE RECONOCIMIENTO	FEROMONA DE
<b>MYRMICINAE</b>				
<i>Atta cephalotes</i>	PQ, OQ, RQ	X, MQ	G. Mandib.	G. Mandib.
<i>Atta laevigata</i>	PQ, OQ, RQ	X, MQ	G. Mandib.	G. Mandib.
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	PQ, OQ, RQ	X, MQ	G. Mandib.	G. Mandib.
<i>Trachymyrmex urichi</i>	P, OQ, R, RQ	X, —	No específico	G. Mandib.
<i>Cyphomyrmex</i> sp.	P?, —	—		
<i>Myrmecocrypta</i> sp.	P?, —	—		
<i>Solenopsis geminata</i>	PQ, OQ, RQ	X, MQ	Cabeza Abdomen	G. Mandib. G. Veneno
<i>Crematogaster</i> sp.	PQ, OQ, RQ?	X, MQ	Cabeza Abdomen?	G. Dufour? G. Mandib. Abdomen
<b>PSEUDOMYRMECINAE</b>				
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> p	P?, —	X?, —	No específico?	G. Mandibular
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	—	X, —	No específico?	G. Mandibular
<b>DOLICHODERINAE</b>				
<i>Conomyrma biconis</i>	PQ, CQ, O, RQ	X, MQ	Cabeza°	G. Mandib.
<i>Azteca</i> sp.	PQ, OQ, RQ	X, MQ	Cabeza°?	G. Anal G. Mandib.
<b>FORMICINAE</b>				
<i>Camponotus rufipes</i>	PQ, OQ, RQ, R	X, MQ	G. Mandib.	G. Mandib. G. Veneno
<b>PONERINAE</b>				
<i>Ectatomma ruidum</i>	P?, —		No específico?	G. Dufour?
<i>Odontomachus bauri</i>	—	X, —	No específico	G. Mandib. G. Mandib.

- de comunicación basados principalmente en señales químicas (de los sistemas de reclutamiento por ejemplo). Especies con sociedades menos complejas, utilizan frecuentemente señales no químicas en el reclutamiento. (*T. urichi*, *Conomyrma biconis* y *C. rufipes* por ejemplo).
- c) Todas las especies estudiadas producen feromonas de alarma en sus glándulas mandibulares. Algunas de las especies tienen además fuentes alternas de feromonas de alarma.
  - d) Todas las especies estudiadas tienen comunicación de alarma y de reconocimiento de los compañeros de nido. Las especies con sistemas de comunicación en reclutamiento rudimentarios carecen también de sistemas de comunicación de territorialidad.
  - e) Las subfamilias con especies que poseen sistemas de comunicación más desarrollados son las Myrmicinae y las Dolichoderinae. Las subfamilias con especies más primitivas en ese aspecto son las Ponerinae y las Pseudomyrmicinae. Las Formicinae aparecen desde el punto de vista de los sistemas de comunicación como un grupo de desarrollo intermedio.

**Rutas evolutivas hipotéticas:** De los resultados podemos sugerir en una primera aproximación que el sistema de comunicación más fundamental y primitivo es el de la comunicación de alarma. Aparentemente el o los predecesores históricos de las Formicidae poseía una feromona de alarma producida por la glándula mandibular, tal como se conoce también para las avispas (ver Wilson 1971).

El sistema de reconocimiento de los compañeros de nido también aparece como un sistema de comunicación básico pero con variantes entre las diferentes especies. Los sistemas más primitivos se basan aparentemente en olores no específicos, producidos por las hormigas y/o absorbidas del ambiente sobre la cutícula del insecto. Las especies que poseen este tipo de sistema de reconocimiento son especies que defienden un territorio pero que no tienen manera de anunciar a coespecíficos de otras colonias la posesión territorial de un área determinada. Por ello la probabilidad de encuentro entre dos individuos de diferentes colonias es mayor, y la necesidad de reconocer al extraño usando las claves accesibles es mayor. En las especies de mayor complejidad social, el sistema de reconocimiento aparentemente está basado en la feromona de alarma. Pequeñas variaciones en la proporción relativa de los diferentes compuestos que forman las feromonas son suficientes para dar características colonia-específica a la feromona (Jaffé, 1982, Jaffé et al, 1979 por ejemplo). Estas especies anuncian la posesión de su territorio por medio de una feromona territorial, y por ello la probabilidad de un encuentro entre individuos de

dos colonias diferentes es reducido. Es de suponer que solamente en situaciones de combate intraespecífico por recursos de diversos tipos, es importante para un individuo reconocer a sus compañeras de nido y diferenciarlas de hormigas de otras colonias. En esta situación, la feromona de alarma es la que regula el combate, y por lo tanto parece ser la más indicada para dar la señal de reconocimiento. Esto indicaría que la evolución de los sistemas de reconocimiento están estrechamente ligados con la evolución del comportamiento territorial.

Es de hacer notar que la evolución de los sistemas de comunicación en hormigas está ligado al uso en grado mayor de señales químicas en la comunicación. Esto sugiere que debe existir una ventaja selectiva de las señales químicas con respecto a señales de otro tipo. Una de las posibles ventajas que se pueden imaginar es que entre las posibilidades abiertas a estos insectos (señales táctiles, sonoras, visuales y químicas), las señales químicas son las únicas que pueden tener cierta duración en el tiempo, regulable por el tipo de sustancia química a usar y/o por la cantidad y forma en la que se segrega. Ello hace pensar que en todos los sistemas de comunicación en insectos sociales, será más avanzado aquel que utilice en mayor grado señales químicas en detrimento de señales de otro tipo.

En cuanto al comportamiento de reclutamiento se puede postular, en base a las hipótesis anteriores, que los sistemas de reclutamiento más avanzados serán aquellos que utilicen un mayor número de señales químicas. A la vez, basado en un análisis teórico de los sistemas de reclutamiento en hormigas (Jaffé, 1980), se puede asumir que la información a transmitir en la situación de reclutamiento es la siguiente:

- a) Informar la presencia o existencia del alimento (P).
- b) Informar sobre la ubicación del alimento (O).
- c) Informar sobre la calidad o cantidad del alimento, determinando el número de individuos que son requeridos en la fuente (R).

En base a estos tres tipos de información, podemos postular tres rutas evolutivas hipotéticas diferentes para el comportamiento de reclutamiento: Aparición de P, posterior desarrollo de O, luego aparición de R, es decir:  $P \rightarrow P + O \rightarrow P + O + R$ . Las otras rutas son:  $P \rightarrow R + P \rightarrow R + P + O$ , y  $O \rightarrow O + P \rightarrow O + P + R$ . Las rutas que comienzan por los pasos  $R \rightarrow R + O$ ,  $R \rightarrow R + P$  y  $O \rightarrow R + O$  no son teóricamente posibles, ya que es lógicamente imposible informar sobre la calidad del alimento sin informar de que existe. Sin embargo informar sobre una ubicación, sin informar sobre la existencia de un alimento si es teóricamente factible. De esta forma se pueden diseñar las rutas evolutivas de la Figura 1. Basado en estas rutas y tomando en cuenta que glándula es

usada por cada especie para producir la feromona de reclutamiento, se pueden agrupar las especies cuyos sistemas de reclutamiento son conocidos de forma tal de obtener un árbol filogenético de la familia. Esto fue hecho y el resultado se presenta en la Figura 2. Estas relaciones filogenéticas son sorprendentemente similares a los reportados por Blum & Hermann (1978), Taylor (1978), Kugler (1979) y Hölldobler (1978). De aquí se deduce que las rutas hipotéticas postuladas en la Figura 1 son probablemente reflejo de la evolución sufrida por estas especies.

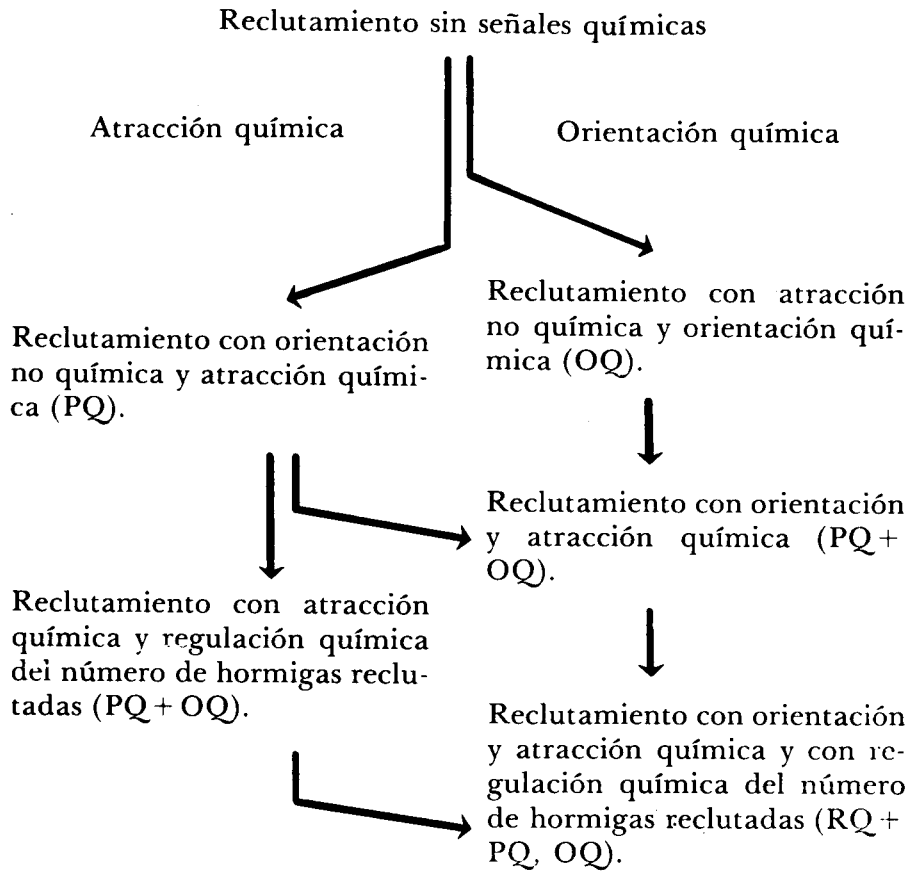


Figura 1. Rutas evolutivas hipotéticas a reclutamiento químico puro a través de diferentes vías. PQ, OQ y RQ indican evolución de señales químicas para la transmisión de información sobre la existencia de alimento (presencia), ubicación del alimento (orientación), e información sobre la calidad o cantidad del alimento (regulación).

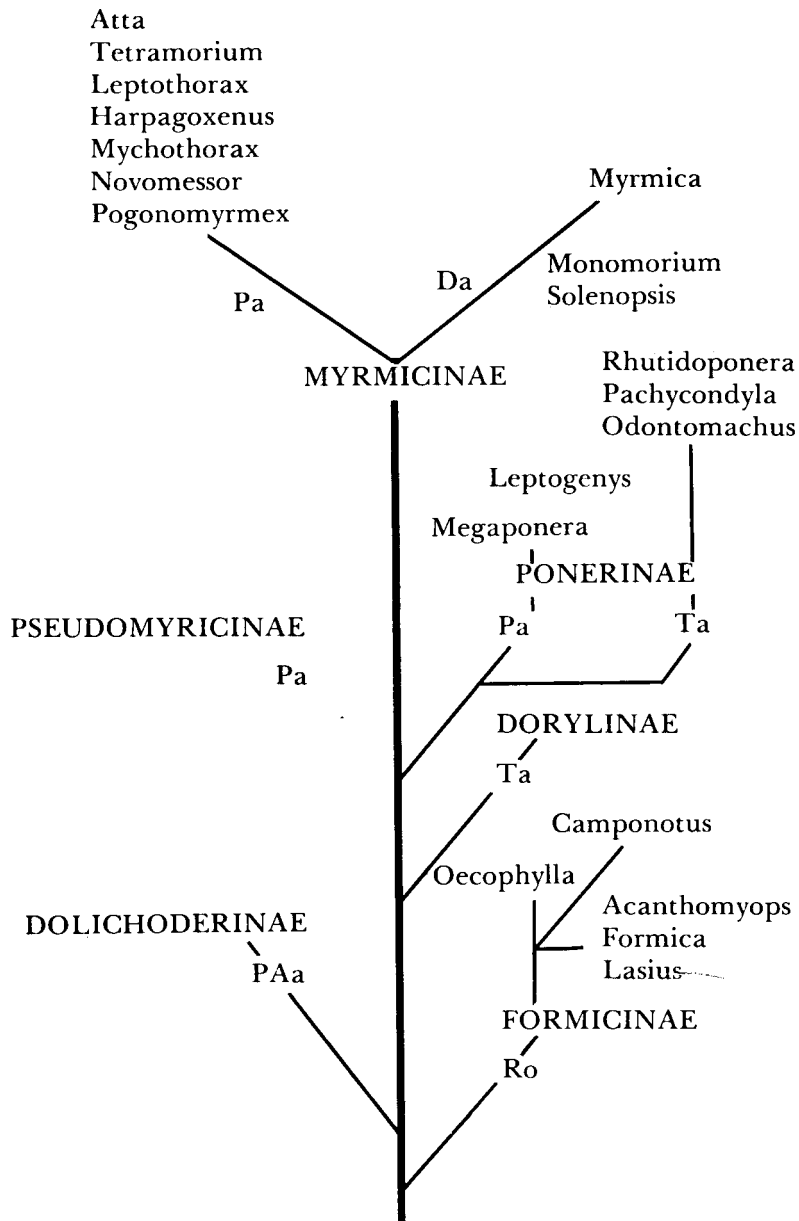


Figura 2. Tendencias filogenéticas en la evolución de la comunicación química en hormigas. R = saco rectal, P = glándula de veneno, D = glándula de Dufour, S = glándula esternal, T = glándula tergal o pygidial, PA = glándula de Pavan; los sufijos "o" y "a" después de las abreviaciones de las glándulas indican si la feromona segregada por la glándula es utilizada para transmitir información para la orientación (O) o información del tipo P y R de forma tal que actúa como atrayente. (Ver texto). Para la elaboración de estas relaciones, se utilizó toda la información existente en la literatura (ver revisión en Hölldobler, 1978 por ejemplo).

## CONCLUSIONES

La evolución de los sistemas de comunicación en hormigas sigue una tendencia negentrópica (aumento de la cantidad de información interna del sistema). Este aumento de información, en el caso de la familia Formicidae está dado principalmente en un aumento del número de señales químicas en la comunicación intraespecífica. Los sistemas de comunicación no son comportamientos aislados unos del otro, por ello se observan interrelaciones en la evolución de los diversos sistemas de comunicación.

Hay que aclarar que este estudio es un intento preliminar de abordar el estudio de la evolución de los comportamientos sociales en las hormigas y se requerirá de investigaciones sobre un número mayor de especies para poder tomar conclusiones definitivas. Las hipótesis y conclusiones aquí tomadas sirven únicamente una finalidad heurística, en permitir diseñar experimentos y motivar la investigación y estudio del sistema social de las diversas especies de hormigas.

## AGRADECIMIENTOS

Participaron en este trabajo las siguientes personas: Dr. Nelson Zabala, Alberto Meza, Monique Marcuse, Cecilia Sánchez, Omar Colmenares, Gloria Villegas, María Eugenia López, Isabel Alvarez, José Gregorio Navarro, Víctor Nacarata, Eneida Pino, Marlirio Márquez y Walquiria Arago.

## RESUMEN

Al estudiar cuatro sistemas de comunicación diferentes (Alarma, Territorialidad, Reconocimiento intraespecífico y Reclutamiento) en especies de hormigas de las subfamilias: Myrmicinae, Pseudomyrmicinae, Dolichoderinae, Formicinae y Ponierinae, y al comparar sus sistemas de comunicación se observa lo siguiente: La evolución de los sistemas de comunicación en las hormigas sigue una tendencia negentrópica (aumento de la cantidad de información interna del sistema). Este aumento de información, en el caso de la familia Formicidae está dado principalmente en un aumento del número de señales químicas en la comunicación intraespecífica. Los sistemas de comunicación aparecen interrelacionados

entre sí siguiendo interdependencias en la evolución de los diversos sistemas de comunicación, especialmente entre la comunicación de alarma, la de territorio y el sistema de reconocimiento de compañeras de nido.

#### SUMMARY

We studied four communication systems (alarm, territoriality, intraspecific recognition and recruitment) in ants of the subfamilies: Myrmicinae, Pseudomyrmicinae, Dolichoderinae, Formicinae y Ponerinae. The comparison of their communication systems shows that the evolution of these systems in ants follow a negentropic trend (increase of the amount of internal information of the systems).

This increase of information, in the case of Formicidae family depends mainly in an increase of the number of chemical signs in the intraspecific communication. The communication systems seem to be related between them, suggesting interdependence in the evolution of the different communication systems, mainly between the alarm and territoriality communication and the recognition of ants belonging to the same nest.

#### BIBLIOGRAFIA

- BLUM, M. S. y HERMANN, H. R. 1978. *Venoms and venom apparatuses of the Formicidae*, Bettini, S. ed., Springer Verlag, Berlin.
- HINGSTON, R. W. G. 1929. *Instinct and Intelligence*, Mac Millan, N. Y.
- HÖLLDOBLER, B. 1976. Tournaments and slavery in a desert ant. *Science*, 192, 912-914.
- HÖLLDOBLER, B. 1978. Ethological aspects of chemical communication in ants, *Adv. Stud. Behav.*, 8, 75-115.
- JAFFÉ, K. 1980. A theoretical analysis of the communication system for chemical mass recruitment in ants, *J. Theor. Biol.*, 84, 589-609.
- JAFFÉ, K. 1982. Chemical communication systems in the ant *Atta cephalotes*; in: *Social insects in the Tropics*, P. Jaisson ed., Univ. Paris-Nord. p. 280.
- JAFFÉ, K. y HOWSE, P. E. 1979. The mass recruitment system of the leaf curving ant *Atta cephalotes*; *Anim. Behav.* 27, 930-939.
- KUGLER, C. H. 1979. Evolution of the sting apparatus in the myrmicine ants; *Evolution* 33, 117-130.
- LE MASNE, G. M. 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis; *Ann. Sc. Nat.*, 15, 1-56.
- MARKIN, G. P. 1970. Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Insectes Soc.*, 17, 127-157.
- MARKL, H. 1967. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattscheiderameisen. I—Die biologische Bedeutung der Stridulation. *Z. Vergl. Physiol.*, 57, 299-330.
- MARKL, H. 1968. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattscheiderameisen. II—Erzeugung und Eigenschaften der Signale. *Z. Vergl. Physiol.*, 60, 103-150.
- SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics*. McGraw-Hill & Kogakusha, Tokyo.

- STAGER, R. 1931. Über das Mitteilungsvermögen der Waldemeise beim Auffinden und Transport eines Beutestückes. *Z. Wiss. Insectenbiol.*, 26, 125-137.
- TAYLOR, R. W. 1978. *Nothomyrmecia macrops*: a living fossile ant rediscovered. *Science*, 201, 979-985.
- WILSON, E. O. 1971 *The insect societies*. Belknap press, Harvard Univ. Mass.