

EVOLUCION DEL COMPORTAMIENTO AGONISTICO Y DE TERRITORIALIDAD EN HORMIGAS

Klaus Jaffe

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

RESUMEN

Se revisaron datos bibliográficos sobre las señales químicas utilizadas por las hormigas en su comportamiento, ordenándose de acuerdo a su complejidad y/o contenido de negentropía. De las tendencias evolutivas observadas se deduce:

a. Una ausencia de correlación entre el sistema de reconocimiento de compañeras de nido y la poliginia.

b. Una correlación entre los sistemas de reconocimiento territorial y de compañeras de nido.

c. Una tendencia hacia la simplificación de las señales de reconocimiento.

d. La existencia de una evolución análoga del comportamiento agonístico.

Se propone la existencia de un sistema de reconocimiento del entorno doméstico, descartándose la hipótesis de sistemas deparados de reconocimiento para el territorio y las compañeras de nido. Se desarrolla una teoría para este nuevo sistema de reconocimiento y se reportan ciertos fenómenos comportamentales, tales como agresiones intraespecíficas rí

tualizadas, que parecen sugerir la influencia de fuerzas a largo plazo, como la selección a nivel de comunidad y/o población.

INTRODUCCION

En etología, el concepto de territorio, aplicado a organismos sociales, es aún motivo de controversia (Wilson, 1971; Barony Urbani, 1979; Jaffé, 1984b). Se han elaborado numerosas definiciones de territorio, sobre todo aplicadas a especies solitarias o sub-sociales, a pesar de ser este un rasgo común en la mayoría de los organismos sociales. De acuerdo a la definición de Hölldobler (1979), considerada como la más aceptada para insectos sociales, un territorio es una porción del rango habitacional (home range de un organismo o colonia), usada en forma "exclusiva" y defendida de la presencia de intrusos intra-específicos. Según esta definición, muy pocas de las especies marcadoras de territorio, calificarían como verdaderamente territoriales ya que no en todos los casos se obtienen evidencias de luchas relacionadas con la marca territorial. Por lo tanto, a pesar de ser teóricamente razonable, ésta definición no parece ser totalmente práctica. La ausencia de uso exclusivo de un territorio, no implica necesariamente una falta de partición del espacio disponible.

Por otro lado, el hecho de que no observe defensa agresiva de un territorio, no excluye la existencia del territorio. Nadie podría negar que los jardines frontales o de fachada de las residencias habitacionales de cualquier poblado o ciudad, son considerados como parte del territorio doméstico del habitante; sin embargo, resulta muy difícil, si no imposible, observar extrusión física agresiva de intrusos indeseados en dichos jardines. En la mayoría de los casos la comunicación verbal y la instrucción social parecen bastar para la defensa del territorio en *Homo sapiens*. En muchos casos, las sociedades de hormigas poseen un sistema de ritualiza

ción equivalente de defensa territorial. El marcaje químico de territorios parece ser suficiente para asegurar la pertenencia del territorio, evitando luchas entre coespecíficos. A pesar de que la mayoría de los etólogos contemporáneos no aceptan este tipo de "defensa activa" como suficiente en la defensa de territorios, el sentido común pareciera sugerir lo contrario. El error entonces, podría radicarse en la definición utilizada para describir territorio. Casi todos los comportamientos, hasta los más sutiles tenderían a producir a largo plazo una distribución espacial no azarosa de las forrageras de diferentes colonias, si el comportamiento depende de la existencia de una marca territorial colonia-específica. Se piensa que esta es la consecuencia de los territorios (Davis, 1978). Por ello pienso que una definición funcional de territorio, tal como la propuesta por Jaffé y Puche (1984), sería de mayor utilidad en el estudio de insectos sociales. Los insectos sociales deben haber desarrollado mecanismos de partición de territorio mucho más sutiles, con un gasto energético y pérdida de obreros mínimos, que aquellos implicados por un sistema de defensa activo de una área de uso exclusivo (ver Baroni-Urbani, 1979). El marcaje de un territorio puede considerarse como un acto de defensa activa, si ofrece alguna ventaja a la colonia que lo marca (Jaffé & Puche, 1982), tal como un aumento en la actividad de las obreras sobre el territorio o una disminución en el comportamiento de alarma comparado con el de un intruso conespecífico.

Si estudiamos la evolución de los diferentes sistemas de territorialidad, es posible que nos adentremos en su significancia. Las sociedades de hormigas (todas eusociales), por su comportamiento social tan diverso, representan un excelente modelo para dicho propósito. El presente trabajo fue diseñado con el fin de analizar las tendencias en la evolución del comportamiento territorial y de los sistemas de reconocimiento de compañeras de nido. En base a tales tendencias, se propone una reevaluación de l concepto de territorio y de reconocimiento de compañeras de nido.

RESULTADOS

La Tabla I resume los datos que hasta la fecha existen sobre comunicación agonística (donde el tipo de señal se conoce) así como también algunos rasgos sociales de importancia para estas especies de hormigas. Cada rasgo ha sido ordenado según su complejidad, i.e., su contenido de negentropía (Jaffé, 1984), expresada como cantidad de información transferida en el caso de sistemas de comunicación, o en valor absoluto en aquellos casos donde es posible (número de individuos por colonia, por ejemplo). En aquellos casos donde no es evidente la relación complejidad comportamiento, sólo se describe el tipo de comportamiento. Este es el caso del sistema de toma de decisiones durante el reclutamiento (Jaffé y col., 1985). La comunicación en el reclutamiento es considerada más compleja, mientras más información es transmitida. Hay tres formas de información posibles: presencia de alimento, ubicación del alimento, calidad del alimento (Jaffé, 1984a). El comportamiento territorial se ha clasificado en tres categorías: Presencia de comportamiento territorial, donde las obreras usan claves visuales para el reconocimiento del territorio; reconocimiento de territorio usando, además de las claves visuales, claves químicas; y marcaje territorial con una feromona específica. Se piensa, que el reconocimiento de las compañeras de nido es más avanzado cuando se usa una señal específica (la feromona de alarma, en todos los casos), y menos avanzada en el caso de usarse señales no específicas, i.e., señales varias (pueden incluirse también las feromonas de alarma). En este último caso, la negentropía está relacionada con la especificidad y no con número de señales. La comunicación de alarma se describe de acuerdo a las fuentes conocidas de feromona, ya que en la literatura no existe indicación de complejidad en la señal, a excepción de la comunicación de alarma en *O. longinoda* (Bradshaw et al., 1975).

Si analizamos los datos en la Tabla I, encontramos que dentro de las Ponerinae, la especie *O.*

bauri, que carece de comunicación de reclutamiento, posee el comportamiento territorial más simple. Esta especie fundamenta su sistema de reconocimiento de compañeras de nido en señales distintas a las feromonas de alarma. Por otro lado, *N. apicalis*, con un sistema de comunicación de reclutamiento incipiente, utiliza información química para la regulación del comportamiento territorial, pero sin embargo posee un sistema de reconocimiento de compañeras de nido que aparentemente no se fundamenta en una señal específica. *E. ruidum*, transmite más información en el reclutamiento, posee un sistema de reconocimiento de compañeras de nido basado en señales a partir de las feromonas de alarma, y su comportamiento territorial es similar al de *N. apicalis*. Por lo tanto, éstas tres especies podrían ordenarse en un gradiente de complejidad creciente.

Si ahora observamos la situación en las Pseudomyrmecinae encontramos que *P. termitarius*, una especie de hábitos terrestres que carece de comunicación de reclutamiento detectable, y que forma colonias relativamente pequeñas entre las especies *Pseudomyrmex*, posee un comportamiento territorial y un sistema de reconocimiento de compañeras de nido equivalentes a los de *Neoponera*. *P. triplarinus*, una especie simbiótica que forma colonias grandes, utiliza una feromona específica para marcar su territorio, y la feromona de alarma, como señal para el sistema de reconocimiento de compañeras de nido.

Un gradiente similar puede observarse entre las Dolichoderinae, Myrmicinae, y especialmente entre las Attini. En éstas últimas, los sistemas de reclutamiento parecen ser equivalentes en complejidad pero el tamaño de la colonia y el grado de polimorfismo pudieran indicar diferencias en la complejidad de las sociedades. De nuevo, las especies primitivas muestran un comportamiento agonístico comparable al de las Ponerinae, mientras que aquellas que forman sociedades más complejas, muestran un comportamiento agonístico comparable al de *P. triplarinus*.

DISCUSION

Olor Gestalt vs. Olor individual

La poliginia no parece afectar el patrón de comportamiento agonístico, como lo muestran los casos de *Crematogaster* y *Azteca*. Este hecho contradice lo sugerido por Crozier & Dix (1979) y Hölldobler & Michener (1980) quienes propusieron el uso de algún tipo de olor Gestalt entre especies poligínicas, con el fin de reconocer a sus compañeras de nido. Para las dos especies citadas, éste no parece ser el caso, ya que sólo utilizan feromonas de alarma como señales de reconocimiento. La composición química de las feromonas es probablemente fija genéticamente, y el reconocimiento de las compañeras de nido requiere del aprendizaje del "odor de la colonia", i.e., el odor de las compañeras de nido. De esta manera, las obreras utilizan algún tipo de reconocimiento de patrones complejos de señales químicas a partir de la feromona de alarma (Smith et al., 1985) para el reconocimiento de las compañeras de nido.

Reconocimiento de compañeras y reconocimiento territorial

De la Tabla I resulta evidente que el comportamiento territorial, la comunicación de alarma y los sistemas de reconocimiento de compañeras de nido, guardan estrecha relación, mientras que la comunicación de reclutamiento no parece relacionarse con las anteriores. Las especies primitivas, exentas de comportamiento de marcaje territorial, poseen sistemas de reconocimiento de compañeras de nido basados en claves múltiples, a pesar de no estar necesariamente exentas de capacidad para el reconocimiento territorial. Las especies socialmente más avanzadas, marcan activamente su territorio con señales químicas y usan feromonas específicas, i.e., feromonas de alarma para el reconocimiento de compañeras de nido. Cada colonia se caracteriza por po-

ser diferentes cantidades de diferentes químicos de una feromona (Jaffé & Marcuse, 1980, por ejemplo). Aquellas especies que no anuncian sus territorios por medio de feromona, son más sensibles en reconocer hormigas extrañas coespecíficas ya que utilizan señales múltiples de odor, i.e., información redundante, como señales para el reconocimiento de compañeras de nido. Una posible explicación para la relación existente entre mecanismos de reconocimiento de compañeras y comportamiento territorial podría ser que, hormigas que no anuncian sus territorios carecen de un mecanismo para la partición eficiente del espacio disponible. De ser así, el hecho de que los contactos inter-colonia intraespecíficos sean más probables, indicaría que la presión selectiva actuaría seleccionando sistemas de reconocimiento sensibles (i.e., señales redundantes de reconocimiento). Por el contrario, aquellas hormigas que sí anuncian su territorio, disminuyen la probabilidad de encuentros intercolonia debidas al azar; éstas requieren de reconocimiento intraespecífico, sólo en caso de ocurrir combates intraespecíficos, donde las feromonas de alarma juegan un papel fundamental en la organización de la lucha. De lo discutido anteriormente, propongo que los sistemas de reconocimiento basados en las feromonas de alarma estarían favorecidos por la evolución, sólo en aquellas especies con comportamiento de marca territorial. Esta hipótesis implicaría, que aquellas colonias formadas por especies socialmente avanzadas, generalmente grandes, necesitarían desarrollar un comportamiento territorial a fin de disminuir la competencia intraespecífica. El comportamiento territorial entonces, forzaría la evolución de un sistema apropiado para reconocimiento de compañeras de nido.

Por otro lado, los sistemas de reconocimiento basados en un número reducido de señales (un complejo de una sola feromona), requiere menos memoria, y por ello optimizarían las capacidades limitadas del sistema nervioso del insecto. Este aspecto es especialmente importante para colonias grandes, donde

los olores individuales son imposibles de memorizar, y resulta más eficiente un sistema anónimo de reconocimiento basado en una señal simple. Las especies primitivas formadoras de colonias pequeñas, no parecen estar sometidas a este tipo de presión selectiva. Los individuos que crecen en la misma colonia son reconocidos por sus compañeras de nido, aún presentando olores diferentes. Esto ha sido demostrado para abejas socialmente primitivas (Barrows et al., 1975; Buckle & Greenberg, 1981) y también parece señalado en experimentos sobre la impronta del olor de la compañera de nido (Jaisson, 1980) y experimentos con colonias mixtas (Le Masne, 1952; Provost, 1979; Le Moli et al., 1982; Errard & Jaisson, 1984; Errard, 1985). La hipótesis que se plantea en este trabajo, propone que aquellas especies formadoras de colonias grandes, deben desarrollar un sistema de reconocimiento de compañeras de nido simple. Entonces estarían forzadas a desarrollar un comportamiento de marcaje territorial a fin de asegurar la cohesividad de su sociedad. En la naturaleza, es probable que ambas presiones selectivas hipotéticas propuestas funcionen juntas y en forma complementaria.

Reconocimiento del entorno doméstico:

Proponemos combinar el concepto de "territorio" con el de "reconocimiento de compañeras de nido" y definimos entonces un reconocimiento del entorno doméstico. Esto es, se incluyen los individuos y el territorio activamente anunciado en un solo concepto. Este sistema de reconocimiento del **entorno doméstico** sufre la presión de la evolución a través de interacciones agonísticas. En este contexto, las tendencias evidenciadas por la Tabla I se explican por sí solas, si se asumen las siguientes hipótesis:

1. Que los individuos ajenos al nido, diferentes de los compañeros de nido, sean reconocidos. Esto es, que la presencia de un olor no familiar se

procese como "inusual", y por lo tanto, extraño. Se ha demostrado que inmediatamente después de su eclosión en adultos, las obreras aprenden o fijan (Jaisson, 1980; Errard, 1985) los olores de sus compañeras de nido, que luego procesan como "familiares". Una situación similar debe ocurrir con el territorio. Los olores familiares deben procesarse cerca o alrededor del nido, mientras que cualquier olor extraño en el **entorno doméstico** debe inducir agresión. Los olores de un **entorno doméstico** extraño inducirán comportamiento de huida o cualquier otro comportamiento críptico. Este es el caso de *Acromyrmex landoti*; cuando las obreras se encuentran sobre un territorio extraño, asumen posturas de ninfa, siendo llevadas lejos de la entrada del nido por las propietarias del territorio, quienes finalmente las arrojarán. La postura críptica sólo se manifiesta, si además de estar en un territorio extraño, se encuentran las obreras de esta colonia (Jaffé & Navarro, 1986). Así, al encontrarse dos obreras, aquella que experimente el entorno extraño estará en desventaja con respecto a la segunda, y tenderá a escapar; mientras que aquella que esté sobre territorio familiar, propiciará encuentros agresivos. *Atta cephalotes* ilustra este punto: Cuando se coloca una obrera, en el terreno de forrajeo de una colonia extraña, ésta inmediatamente muestra un comportamiento de alarma, haciéndose evidente a las obreras propietarias, quienes comienzan a atacarla (Jaffé, 1983).

2. Que en aquellas especies más avanzadas, los diversos olores tienen un significado específico. Es decir, que la comunicación está basada en un mayor número de señales, que utilicen una mayor proporción de memoria genética u ontogénica. De ser así, las hormigas utilizarían más eficientemente la información, y utilizarían señales a base de olores en forma menos recundante. La evolución probablemente tenderá hacia la utilización de la misma señal para distintos fines, siempre que las señales aparezcan concomitantemente. El ahorro de memoria y el uso más eficiente de las limitadas capacidades

neuronales plantean un hecho de gran importancia en el enfoque de la evolución de organismos que no demuestran una tendencia hacia macroencefalismo. Esto implicaría la fusión entre señales para el reconocimiento de compañeras de nido y feromonas de alarma, puesto que la detección de un individuo ajeno se ve siempre acompañada de comunicación de alarma. A su vez, el individuo ajeno, al detectar olores extraños sobre el territorio o sobre las compañeras de nido, también comenzará su comunicación de alarma, por lo que la feromona de alarma pareciera ser la señal más evidente para el reconocimiento de compañeras de nido. Esta hipótesis predice que los parásitos sociales, tendrán que desarrollar una capacidad para evitar la comunicación de alarma o tenderían a eliminar totalmente sus feromonas de alarma. Me fué imposible encontrar alguna referencia en la literatura sobre éste particular, pero pienso que no debe ser difícil de probarlo o desmentirlo experimentalmente.

3. Deben existir diferentes tipos de territorios o de entornos domésticos. Así, una especie podría utilizar un gran número de feromonas distintas para el marcaje de trochas de forrajeo, de la entrada del nido, de la fuente de alimento, etc., para el anuncio agonístico de su propiedad. Además, el reconocimiento individual debe ser más complejo de lo aquí descrito. El uso de feromonas de alarma como señal de reconocimiento de compañeras de nido en encuentros agonísticos, no excluye el uso de otras señales para el reconocimiento de casta, edad etc..

Evolución análoga

Los sistemas de comunicación desarrollados por los representantes más avanzados de las diferentes subfamilias, son sorprendentemente similares, a pesar de que su compleja organización social evolucionó independientemente (Wilson, 1971; Jaffé, 1984a). Esto sugiere, bien la existencia de presiones selecti

vas similares sobre los sistemas de comunicación, y por tanto sobre la organización social, i.e., necesidades similares de transferencia de información (evolución análogo) o, una predisposición filogenética común (posibilidades genotípicas limitadas, por ejemplo) de las Formicidae, para algunos sistemas de comunicación (relaciones homólogas). Esta última alternativa se ve apoyada por los hallazgos resultantes del estudio de los sistemas de toma de decisiones en hormigas (Jaffé et al., 1985), donde se proponen relaciones homólogas, al menos para los Attini. Sin embargo, los dos sistemas de decisión homólogos encontrados, no se correlacionan con los distintos sistemas de reclutamiento, ni con otros sistemas de comunicación utilizados por las especies. Más aún, los estudios realizados sobre reclutamiento en termitas (Luscher & Muller, 1960; Stuart, 1969, 1970) demuestran que tanto hormigas como termitas, utilizan los mismos dispositivos comunicacionales, a pesar de que la evolución de ambos grupos ocurrió en forma independiente. Estudios sobre el reconocimiento de compañeras de nido realizados en abejas socialmente primitivas (Barrows et al., 1975; Buckle & Greenberg, 1981) también demuestran que tanto las abejas primitivas como las hormigas primitivas, tienden a poseer sistemas de reconocimiento de compañeras de nido similares. Los sistemas de reconocimiento en aves territoriales también tienden a estar basados en pocas señales de reconocimiento, contrariamente a lo que ocurre en aves no territoriales, donde las señales de reconocimiento son más complejas (Rohwer, 1975). Hasta en humanos, las señales de reconocimiento intraespecífico están principalmente basadas en pocos rasgos de una sola parte del cuerpo, la cara (Eibl-Eibesfeldt, 1984). Esto favorecería la primera alternativa, i.e., la evolución del comportamiento social posee numerosos rasgos que evolucionaron en forma análoga. Esto es, la mayor parte de los argumentos favorecen la hipótesis de que contamos con un reducido espectro de soluciones para la evolución de la organización social.

Nivel de selección

El sistema de reconocimiento más avanzado en Formicidae parece estar más relacionado con parámetros genéticos que ambientales. Estos sistemas permiten el reconocimiento de parientes, puesto que la composición específica de una feromona está probablemente determinada genéticamente (Jaffé & Marcuse, 1980). Así, el reconocimiento de parientes es más plausible en aquellas especies que no utilizan los olores ambientales adsorbidos sobre la cutícula como señales de reconocimiento de compañeras de nido, sino que usan químicos producidos intrínsecamente para éste propósito. Como lo muestra la Tabla I, la mayoría de las especies con excepción de las muy primitivas, han dado este paso. Por otro lado, la ritualización en los encuentros intra e interespecíficos indica que la selección del comportamiento agonístico actúa a nivel de colonia, población o comunidad.

El reconocimiento de compañeras de nido, basado en señales específicas, genéticamente determinadas, establece un gradiente en el comportamiento agresivo, dependiente de relaciones de parentesco como pudo observarse en abejas (Greenberg, 1979), hormigas (Mintzer & Vinson, 1985; Jaffé, Aragot & Lopez, 1986) y hasta en vertebrados (Halpin, 1980; Quinn & Busak, 1985).

En especies socialmente más primitivas, la situación pareciera ser diferente. Aquí, los individuos utilizan más olores ambientales para el reconocimiento de compañeras de nido y parientes (ver Tabla I). Especies que viven en el mismo ambiente, y por tanto aprenden olores similares a través de experiencias tempranas, preferirán aceptar a un vecino en lugar de aceptar a un familiar genéticamente cercano, tal como ocurre con las primitivas *Ponerinae* & *Myrmecinae*. Las aves parecen estar en este grado de evolución social, puesto que son más dependientes de la mas que en la relación genética

entre individuos (Welty, 1970), al igual que en algunos mamíferos (Barash, 1974).

Estas conclusiones situarían la teoría de selección grupal (Hamilton, 1981) y selección via pariente (Hamilton, 1964) al mismo nivel de importancia para la evolución de las especies. A diferentes estadios de la evolución, una de ellas pudiera tener un papel más activo, pero ambas actúan y una puede provocar las condiciones iniciales para que se desperara la otra, como parece ocurrir en hormigas. Esto es, primero, las presiones selectivas desarrollarían un sistema más eficiente de comportamiento agonístico, que a su vez sienta las bases para la selección via pariente, estableciendo la relación entre reconocimiento de compañeras de nido y relaciones de parentesco.

El tipo de comportamiento agonístico basado en el reconocimiento del **entorno doméstico** no favorecerá a la colonia individual ya que no permite el parasitismo o "espionaje" pero sí protege a la colonia de la misma. El espionaje parece ser un rasgo en la abeja *Apis mellifera* (Lindauer, 1961) pero no ha sido reportado para hormigas o termitas. Este tipo de comportamiento, que beneficia a una población o a toda la especie, tiene que ser seleccionada por fuerzas evolutivas a largo plazo, que actúen sobre poblaciones enteras, especies o grupos de especies. Así, probablemente existe otro nivel de selección en la evolución, i.e., selección de población y/o de comunidad (Lewin, 1985). Esto explicaría la evolución de sistemas de reconocimiento intraspecíficos (Wilson, 1976; Carlin & Johnson, 1984, por ejemplo), e implicaría que las probabilidades de sobrevivencia no sólo dependen del valor adaptativo de la especie, sino también de las características de sus vecinos, independientemente de las relaciones genéticas. En el caso de selección poblacional, el grado de intercambio genético dentro de una población determinará si el énfasis se hace sobre la selección via pariente o sobre la selección de grupo.

REFERENCES

- BARONI-URBANI, C. (1979). Social Insects. H. Hermann ed, Academic press, vol. 1, 91.
- BARASH, D.P. (1974). Science, 185, 794.
- BARROWS, E.M., BELL, W.J. & MICHENER, C.D. (1975). Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 72, 2824.
- BRADSHAW, J.W.S., BAKER, T. & HOWSE, P.E. (1985). Nature, 258, 230.
- BUCKLE, G.R. & GREENBERG, L. (1981). Anim. Behav. 29, 802.
- CARLIN, N.F. & JOHNSTON, A.B. (1984). Naturwissen sch., 71, 156.
- CAMMAERTS, M.C., MORGAN, E.D. & TYLER, R. (1977). Biol. Behav., 2, 263.
- CROZIER, R.H. & DIX, M.W. (1979). Bahav. Ecol. Sociobiol., 4, 217.
- DAVIS, N.B. (1978). In Behavioural Ecology; Krebs & Davis ed., Blackwell Sci. Publications, Oxford, 317-350.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1984). Die Biologie des Menschlichen Verhaltens, Piper, Munchen. 998 pp.
- ERRARD, C. & JAISSON, P. (1984). Folia Entomol. Mex. 61, 135.
- ERRARD, C. (1985). Actes Colloques Insectes Sociaux, vol. 3(in press).
- FRESNEAU, D. (1980). Biol. Ecol. mediterraneenne,7, 205.
- GREENBERG, L. (1979). Science, 206, 1095.
- GOLDSTEIN, M.H. & TOPOFF, H. (1985). Insectes Sociaux, 32, 173.
- HALPIN, Z.T. (1980). Biol. Behav. 5, 233.
- HAMILTON, W.D. (1964). J. theoret. Biol., 7, 1.
- HAMILTON, W.D. (1981). Science, 211, 1390.

- HOLLDOBBLER, B. (1979). Proc. Am. phil. Soc., 123, 211.
- HOLLDOBBLER, B. & MICHENER, C.D. (1980). In evolution of Social Behaviour, Markl. ed., Weinheim, Verlag Chemie GmbH, pp.35-58.
- HOLLDOBBLER, B. & WILSON, E.D. (1977). Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 74, 2072.
- HOLLDOBBLER, R. & TAYLOR, R.W. (1983). Insectes Sociaux, 30, 384.
- JAFFE, K. (1983). Social Insects in the Tropics. Jalsson Ed., Univ. Paris, vol. 2, 165.
- JAFFE, K. (1984a). J. Theor. Biol., 106, 587.
- JAFFE, K. (1984b). Folia Entomol. Mexicana, 61, 189.
- JAFFE, K. & MARCUSE, M. (1983). Insectes Sociaux, 30, 466.
- JAFFE, K. & PUCHE, H. (1984). J. Insect Physiol., 30, 265.
- JAFFE, K. & SANCHEZ, C. (1984a). Insectes Sociaux, 31, 302.
- JAFFE, K. & SANCHEZ, C. (1984a). Acta Cientifica Venezolana 35, 270.
- JAFFE, K. & VILLEGAS, G. (1985). Insectes Sociaux, 32, 257.
- JAFFE, K. & NAVARRO, J.G. (1986). Rev. Bras. Entomol. (in press).
- JAFFE, K. & SANCHEZ, M. (1986). Insectes Sociaux. (in press).
- JAFFE, K., BAZIRE-BENAZET, M. & HOWSE, P.E. (1979). J. Insect Physiol., 25, 833.
- JAFFE, K., VILLÉGAS, G., COLMENARES, O., PUCHE, H., ZABALA, N., ALVARES, M., NAVARRO, J.G. & PINO, E. (1985). Behaviour, 92, 9.
- JAFFE, K.; ARAGORT, W. & LOPEZ, M.E. (1986). Insectes Sociaux (in press).
- JAFFE, K.; ALVAREZ, M.I. & COLMENARES, O. (1986).

- JAISSON, P. (1980). *Biol. Ecol. Mediterranee*, 7, 163.
- LE MASNE, G. (1952). Rapport au Colloque International sur la Structure et la Physiologie des Societes animales. Paris, mars 1950. Coll. Iner. C.N.R.S. XXXIV.
- LE MOLI, MORI A, PARMIGIANI, S. (1982). *Monitore Aool. Ital. (NS)*, 16, 325.
- LEWIN, R. (1985). *Science*, 228, 165.
- LINDAUER, M. (1961). Communication among social bees. Harvard Univ. press, Cambridge, Mass., 143pp.
- LUSCHER, M. & MULLER, B. (1960). *Naturwissensch.*, 42, 503.
- MINTZER, A. & VINSON, S.B. (1985). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17, 75.
- PINO, E. (1984). Tesis de Licenciatura, Univ. Simon Bolivar, Caracas.
- PROVOST, E. (1979). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 288, 429.
- QUINN, T.S. & BUSACK, C.A. (1985). *Anim. Behav*, 33, 51.
- ROHWER, S. (1975). *Evolution*, 29, 593.
- SMITH, A.B., BELCHER, A.M., EPPLE, G.; JURIS, P.C. & LAVINE, B. (1985). *Science*, 228, 175.
- STUART, A.M. (1969). In K. Krishna and F.M. Weesner, eds. *Biology of Termites*, vol. 1, pp-193.
- STUART, A.M. (1970). In Jornston, Moulton & Turk eds., *Advances in chemoreception*. vol. 1. Communication by chemical signals Appleton, N.Y., pp.79.
- VILLEGAS, G. (1984). Tesis de Licentiarura, Univ. Simon Bolivar, Cararas.
- WELTY, J.G. (1970). *The Life of Birds*. Saunders.

- WILSON, E.D. (1971). The Insect Society. Belknap Press, Harward Univ. Mass.
- WILSON, E.O. (1976). Behav. Ecol. Sociobiol., 1, 63.
- WILSON, E.O. & BROWN, W.L. (1984). Insectes Sociaux, 31, 408.
- WINTERBOTTOM, S. (1982). PhD. Thesis, Univ. Southampton, G.B.

TABLA I. Sistemas de comunicación de algunas Formicidae.

Los sistemas de reclutamiento fueron clasificados de acuerdo a los datos en Jaffe (1984) como sigue:

- no se conoce reclutamiento, I: reclutamiento sin señales químicas, II, III, y IV: reclutamiento con una, dos o tres señales químicas que dan información sobre la presencia, localización y/o calidad del alimento. A y D indican si el sistema de toma de decisiones es autocrático o democrático de gún Jaffe et al. (1985).

El comportamiento territorial fue clasificado en función de: existencia de comportamiento territorial (X); existencia de señales químicas utilizadas en el reconocimiento territorial (Q); marcaje químico del territorio (M).

Los sistemas de reconocimiento de compañeras de nido fueron clasificadas de acuerdo a la naturaleza de la señal de reconocimiento como: A, si esta señal es la feromona de alarma y NS, si las hormigas utilizan más de una feromona y/o utilizan olores de origen ambiental como señal de reconocimiento.

El origen glandular de las diferentes feromonas fue indicado como: m: glándula mandibular, s: glándula de la vaina del aguijón, d: glándula de Dufour, g: glándulas gástricas, r: saco rectal.

El tamaño de la colonia fue estimado el número máximo de obreras por colonia y fue expresado en log base 10. El número de castas indica estimaciones de la variabilidad del tamaño de las obreras y fue expresado en log base 2.