Bol. S.E.A., nº **26**, 1999 : 679—692.

APROVISIONAMIENTO ÓPTIMO (¿O NO TAN ÓPTIMO?) EN LAS SOCIEDADES DE HORMIGAS

Xim Cerdá

Unidad de Ecología Evolutiva,
Estación Biológica de Doñana (C.S.I.C.). Apdo. 1056; 41080 Sevilla.
xim@cica.es

Resumen

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, la optimización por parte de los organismos es y ha sido puesta en entredicho en numerosas ocasiones. A fin de predecir el comportamiento de aprovisionamiento de los animales y analizar si dicho comportamiento es óptimo, la teoría del aprovisionamiento óptimo ha desarrollado unos modelos, de los cuales los más conocidos son el modelo de la amplitud de dieta, el teorema del valor marginal y el aprovisionamiento desde un lugar central. Las hormigas, como insectos sociales, constituyen un interesante grupo para examinar la teoría del aprovisionamiento óptimo. En el presente trabajo se realiza una revisión bibliográfica y se discuten, en el marco de la teoría de aprovisionamiento óptimo, las diferentes estrategias de recolección de alimento utilizadas por las hormigas. La revisión está centrada en cuatro grupos de especies (establecidos en función de las preferencias alimenticias): hormigas zoonecrófagas (que se alimentan de cadáveres de insectos), granívoras (se alimentan de semillas), cortadoras de hojas (sobre las hojas cultivan los hongos con que alimentan a las larvas) y hormigas legionarias (la vulgarmente llamada marabunta, importantes depredadoras de artrópodos que actúan de modo cooperativo). Dentro de estos cuatro grupos, las especies se pueden ajustar en diferente grado a las predicciones de los modelos de aprovisionamiento óptimo.

Palabras clave: Hormigas, Estrategias de recolección de alimento, Modo de vida, Optimización.

Optimal (or not so optimal?) foraging in ant societies

Abstract

From both ecological and evolutionary points of view, optimization by organisms has been (and is) controversial. Optimal foraging theory models have been developed in order to predict foraging behaviour of animals and to analyse whether they are optimal. The most well-known models are the model of optimal diet breadth, the marginal value theorem and the central-place foraging model. Ants are a suitable group to test these predictions. In the present review contrasting ant foraging strategies are discussed in relation to the optimal foraging theory framework. According with the main food preferences of ants, discussion has been focused on four groups: scavenger ants (feeding on arthropod corpses), seed-harvester ants (feeding on seeds), leaf-cutter ants (feeding on fungus and gathering fresh leaves to nourish the fungus gardens), and army-ants (which predate on living arthropods employing a very advanced system of cooperative raids). Different species of each group fitted in a different degree the asumptions of optimal foraging models.

Key-words: Ants, Foraging strategies, Life-history, Optimization

1. ¿QUÉ ES LA TEORÍA DEL APROVISIONAMIENTO ÓPTIMO?

La obtención del alimento es uno de los aspectos del comportamiento animal que más interés ha despertado en los biólogos evolutivos. En este proceso de obtención del alimento se incluye la búsqueda y transporte del mismo. A lo largo del texto me iré refiriendo indistintamente a este proceso como aprovisionamiento o recolección del alimento (incluso cuando no se especifique, al hablar de recolección, será siempre del alimento). La **teoría del aprovisionamiento óptimo** (*optimal foraging theory*) intenta predecir, basándose en modelos matemáticos, el comportamiento de los animales cuando se están aprovisionando, y parte de una serie de asunciones (Pyke, 1984): (1) la contribución individual a la siguiente generación (eficacia biológica) depende de este comportamiento recolector, (2) hay una heredabilidad de dicho comportamiento, (3) se conoce la relación entre la eficacia biológica y el comportamiento recolector, (4) la evolución del comportamiento recolector no presenta limitaciones genéticas pero sí limitaciones "funcionales", que realmente están bien determinadas, y (5) se presupone que los animales recolectan "óptimamente".

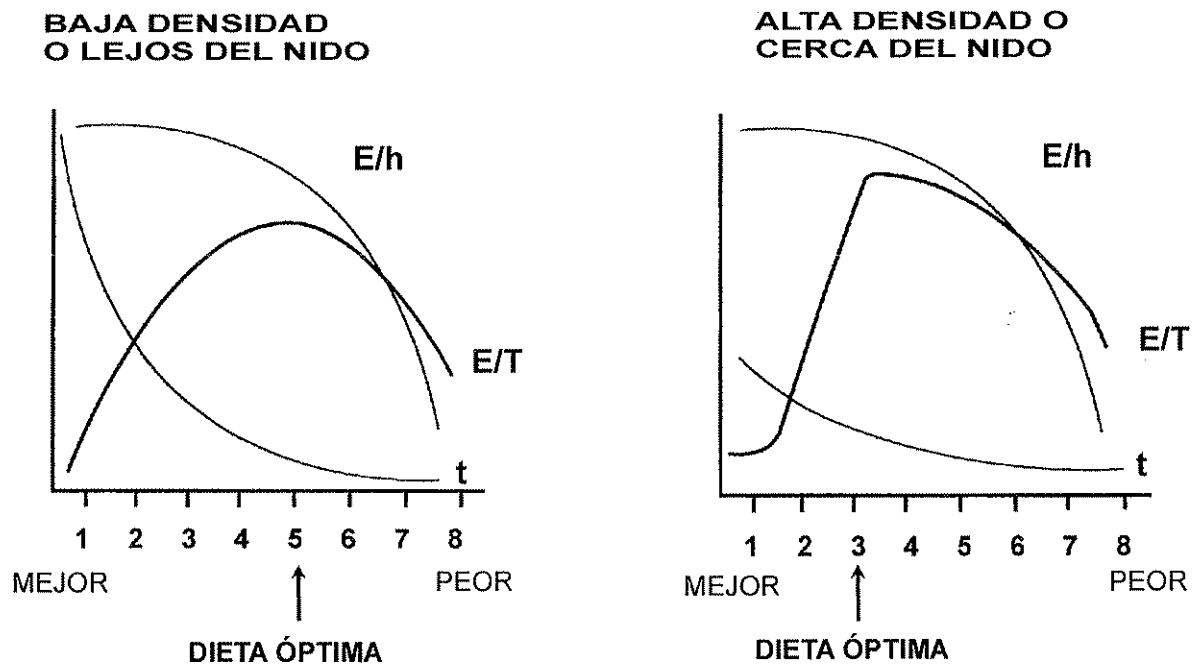


Fig. 1.- Modelo gráfico de la amplitud óptima de dieta. Cuantas más presas se van añadiendo a la dieta (es decir, más generalista es la especie), más disminuye el tiempo de búsqueda (t) hasta encontrar alimento, pero también disminuye el aprovechamiento medio de las presas consumidas (E/h). El aprovechamiento de un tipo de presa se puede estimar como el cociente entre el beneficio obtenido (E: contenido energético neto) y el coste exigido (h: tiempo para que la presa sea consumida, en términos de persecución, captura, manejo y transporte). La curva de la tasa neta de aporte de alimento por unidad de tiempo (E/T=E/t+h) alcanza un pico máximo y luego decrece, ese pico es la amplitud óptima de dieta. a) Cuando las presas se encuentran en baja densidad o lejos del nido (es decir, son difíciles de encontrar), las hormigas son menos selectivas (se conforman con lo que encuentran) que en b) donde las presas están en alta densidad o cerca del nido (y es rentable especializarse en presas mejores). Como se ve, las presas que se encuentran en la parte alta de la escala, las mejores, son aprovechadas en cualquiera de las dos situaciones (redibujado de Krebs, 1978, en Sudd & Franks, 1987).

Begon et al. (1988) lo resumen en que si un animal hace lo correcto al aprovisionarse, explotando el alimento y obteniendo energía de un modo económico, entonces será favorecido por la selección natural, ya que dispondrá de más tiempo y energía para reproducirse con éxito, y podrá dejar más descendientes; y si sus capacidades son heredables se extenderán, en el tiempo evolutivo, a toda la población.

La mayoría de las especies puede consumir un abanico de recursos mucho más amplio del que realmente consume. MacArthur & Pianka (1966) analizaron este aspecto en el marco de la teoría del aprovisionamiento óptimo, mediante el **modelo de amplitud de dieta**, que estudia el número de recursos diferentes que una especie incluye en su dieta. Los animales gastan tiempo y energía en la búsqueda del alimento y su manipulación. En el caso de una presa viva esta manipulación sería la persecución, muerte y consumo o transporte; en el caso de un fruto sería todo el proceso anterior a su ingestión (quitarle la cubierta protectora, etc.). La amplitud de la dieta dependerá del comportamiento del animal al encontrar la presa (aclaración: con presa me referiré a cualquier unidad de alimento, no exclusivamente a un ser vivo que deba ser atacado y muerto). En la figura 1 está representado el modelo gráfico de la amplitud de dieta óptima. Las presas pueden ordenarse de mejor a peor según su aprovechamiento medio. Las especies (en este caso de hormigas) **generalistas** recolectan (buscan, recogen y transportan al nido) una gran proporción de las presas con las que se encuentran, dedicando poco tiempo a la búsqueda, pero obteniendo a menudo presas poco provechosas. En cambio, las **especialistas** no se conforman con lo primero que tropiezan, sino que dedican más tiempo a la búsqueda, y siguen buscando hasta encontrar la presa del tipo que prefieren, y que es realmente provechosa. Como se ve en la figura 1, la dieta será más amplia en un ambiente poco productivo, con baja densidad de presas.

Otro de los problemas que estudia la teoría del aprovisionamiento óptimo es la relación entre el tiempo de desplazamiento (hasta encontrar el alimento), y el tiempo de residencia o alimentación (que el animal permanece en el parche manipulando el alimento y/o alimentándose). Las fuentes de alimento varían su tamaño con el tiempo y conforme van siendo consumidas se vuelven menos rentables. Charnov (1976) desarrolló el **teorema del valor marginal** que considera que el tiempo óptimo de permanencia en un parche de alimento depende de la tasa de obtención de energía del animal en el momento de abandonar el parche (el "valor marginal" del parche). En las figuras 2 y 3 se da una representación gráfica de este modelo. La cuestión es cuándo han de abandonar las hormigas el parche en que se están alimentando. Si lo abandonan al poco de llegar, pasarán mucho tiempo de viaje, desplazándose de un parche a otro, y tendrán poco tiempo para alimentarse. Pero si se quedan demasiado tiempo, aunque viajen poco, pasarán mucho tiempo en parches poco rentables (que se irán volviendo así conforme se consuma el alimento) y también se alimentarán poco. El tiempo óptimo de residencia (o de alimentación) será algo intermedio, y será superior para los parches más provechosos.

En el caso de los insectos sociales, la teoría del aprovisionamiento óptimo presenta un cambio respecto a los

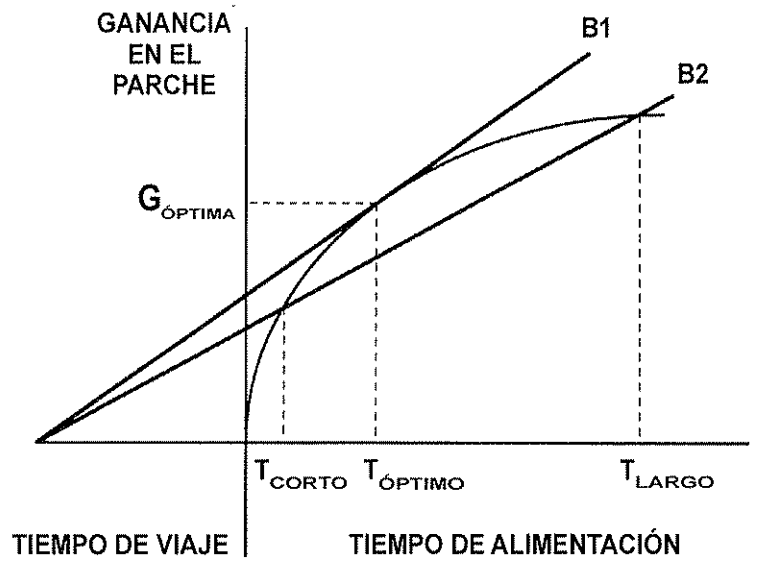


Fig. 2.- Teorema del valor marginal. Esta gráfica es algo inusual porque en abscisas se representan dos variables temporales: el tiempo transcurrido desde que la hormiga sale del nido y llega hasta el parche donde alimentarse, que sería el tiempo de búsqueda o de viaje (y aumenta desde el origen hacia la izquierda del lector), y el tiempo de alimentación o de residencia en el parche (que aumenta desde el origen hacia la derecha del lector). El tiempo óptimo ($T_{óptimo}$) de residencia se puede calcular dibujando la tangente a la curva de la función de beneficio (ganancia en el parche); es el punto en que la línea B1 toca la curva. La pendiente de B1 es ganancia/tiempo (es decir, la tasa de energía obtenida por unidad de tiempo). Tiempos de alimentación más cortos (T_{corto}) o largos (T_{largo}) conllevan una pendiente (B2) menor y, por tanto, menor tasa de energía obtenida (redibujado de Bonser et al., 1998).

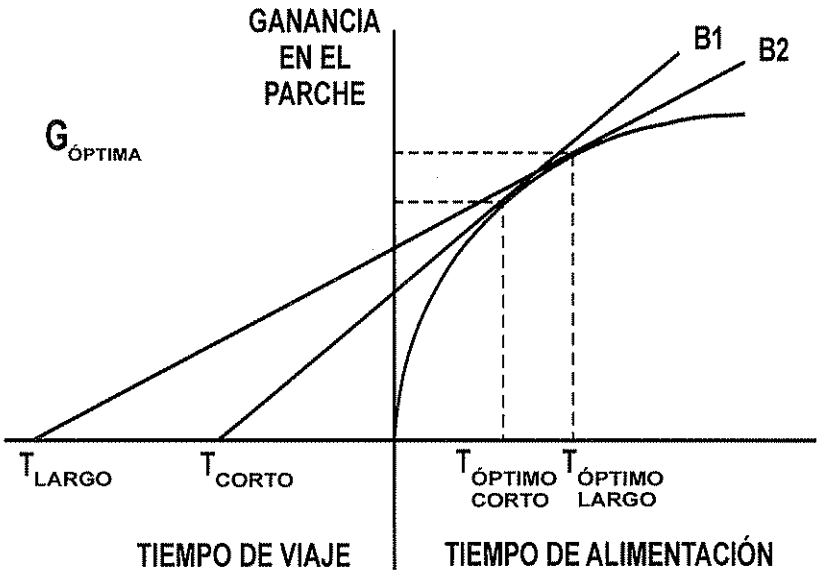


Fig. 3.- Efecto del tiempo de viaje sobre las predicciones del modelo del valor marginal. El tiempo óptimo de alimentación en el parche es (como en la Fig. 2) la tangente a la curva de beneficio, es decir, los puntos donde las líneas B1 y B2 tocan la curva. El tiempo óptimo de alimentación para un tiempo de viaje corto (T_{corto}), es decir, para alcanzar un parche que está más cerca, es menor que para un tiempo de viaje largo (que lleva a un parche más alejado) (redibujado de Bonser et al., 1998).

modelos básicos respecto a las restricciones de los desplazamientos, ya que los individuos siempre vuelven con el alimento a un lugar central del que salieron previamente, el nido o colonia, algo que explica la teoría de **aprovisionamiento desde un lugar central** (*central-place foraging theory*) desarrollada por Orians & Pearson (1979). Esta teoría predice que si el tamaño del alimento es independiente de sus costes de manipulación, las recolectoras óptimas escogerán presas mayores al ir aumentando la distancia al nido. También predice que la variancia del tamaño de las presas decrece al aumentar la distancia de recolección, porque las obreras se vuelven más selectivas cuando están más lejos.

Este modelo tiene cuatro premisas básicas: (1) los organismos se comportan de forma que maximizan la tasa neta de ganancia energética, (2) todos los tipos de presa se distribuyen aleatoriamente y las recolectoras pueden buscar diferentes tipos de alimento simultáneamente, (3) no hay costes adicionales de tiempo al viajar cargando una presa, y (4) los costes energéticos para viajar con presa son mayores que los costes energéticos para viajar sin presa.

La capacidad de las hormigas para dominar el espacio, posible gracias a su organización en sociedades, a menudo se ve limitada por la necesidad de aprovisionarse desde un nido fijo. Uno de los problemas del aprovisionamiento desde un lugar central es que, conforme la colonia crece, las obreras recolectoras deben viajar más y más, aumentando los costes de viaje para obtener cada vez menos energía por unidad de tiempo; con lo que una gran parte de los recursos consumidos se utilizan sólo para proveer a una mayor población de recolectoras y pagar el coste de sus viajes (Sudd & Franks, 1987). Esta es una de las causas posibles de la limitación que tiene cada especie en cuanto al tamaño máximo de las colonias.

Todos los modelos de optimización hasta aquí citados son modelos estáticos, en los que la probabilidad óptima de recolección es constante y no cambia en función del estado del animal o de su experiencia. En los modelos dinámicos, en cambio, el animal que se aprovisiona puede cambiar su decisión cada vez, por lo que la probabilidad de recolección en el primer encuentro es diferente la del segundo encuentro (Stephens & Krebs, 1986). La optimización dinámica acepta que las variables de decisión dependan de factores tales como la experiencia, el estado fisiológico o el tamaño del cuerpo. En el caso de las hormigas, por tratarse de insectos sociales, estos factores podrían ser, además de la experiencia a nivel indivi-

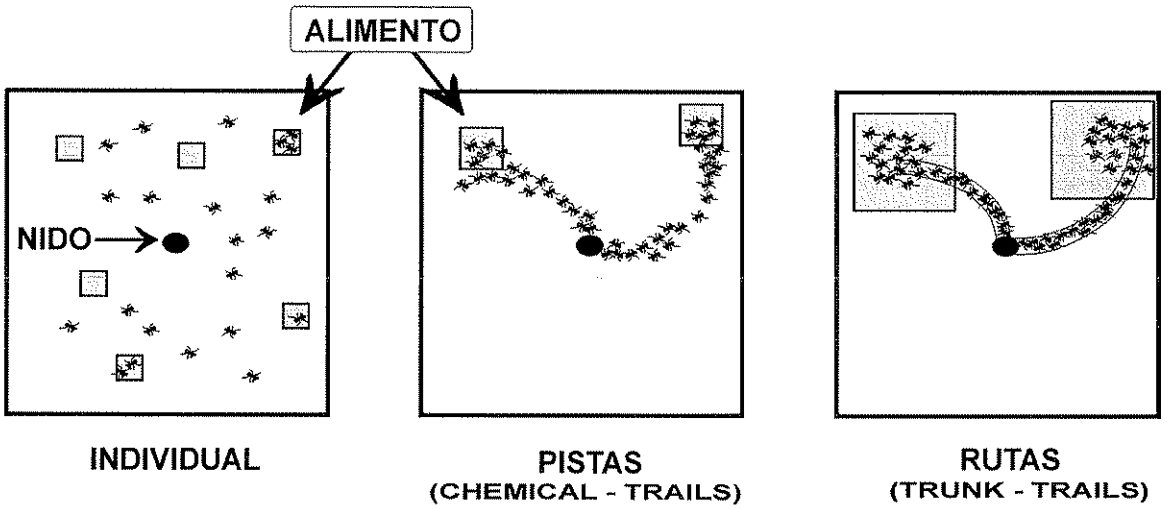


Fig. 4.- Versatilidad de la recolección del alimento por hormigas según la abundancia de los recursos. El gran punto negro representa el nido, los puntos pequeños representan las obreras recolectoras y la zona sombreada el parche con alimento disponible. Las hormigas pueden regular, con una cierta precisión, la inversión en el aprovechamiento de un recurso mediante las diferentes estrategias de recolección, que incluso se pueden dar en una misma especie. Cuando el alimento está disperso (parches con poco beneficio y distribuídos al azar) se da una recolección individual. Si el alimento está concentrado, se organizan pistas químicas (temporales) por las que transitan las recolectoras. Y cuando el alimento es persistente (y concentrado, es decir una fuente estable), se forman rutas permanentes que son limpiadas de piedras y plantas (para permitir un tráfico más rápido) por las hormigas (redibujado de López et al., 1994).

Tabla 1

Denominación de diferentes grupos de hormigas en función del tipo principal de recursos alimenticios que utilizan.

Recurso utilizado	Nombre en español	Nombre en inglés
Cadáveres de insectos	Zoonecrófagas	*Scavengers*
Semillas	Granívoras	*Seed-harvesters*
Hojas y flores (como sustrato de hongos)	Cortadoras de hojas o champiñonistas	*Leaf-cutter ants or Fungus-growing*
Artrópodos y pequeños animales vivos	Hormigas legionarias (=marabunta)	*Army-ants*

dual de la obrera (que es capaz de "aprender" y regresar al lugar donde encontró previamente alimento), el estado de la colonia (la presencia de larvas activa la búsqueda de alimento) o el tamaño de la misma. La optimización dinámica apunta a la posibilidad de que una decisión de hoy puede afectar a la decisión de mañana; por ello busca recorridos o trayectos óptimos, al contrario que los puntos óptimos buscados por los modelos estáticos (Stephens & Krebs, 1986).

2. ¿Cómo se aprovisionan las hormigas? Estrategias de recolección de alimento

En primer lugar hay que tener muy presente que las hormigas no buscan alimento para sí mismas, sino para la colonia, y los mayores requerimientos alimenticios de la sociedad provienen de las larvas. En cuanto al tipo de alimento que explotan las hormigas, en la tabla 1 se exponen algunos (pero, cuidado, no todos) de los recursos que utilizan. Hay especies que consumen alimentos de origen animal, bien como depredadoras (cazan artrópodos o incluso atacan colonias de otros insectos sociales como termitas, abejas o avispas), o como zoonecrófagas (se alimentan de materia animal muerta). También los recursos de origen vegetal son ampliamente aprovechados por diferentes especies de hormigas, tanto las partes reproductivas (semillas), como las vegetativas (hojas o flores como sustrato para el cultivo de hongos). La explotación no se limita únicamente a los recursos sólidos, sino que muchas especies basan su alimentación en el néctar de las flores y la melaza secretada por los pulgones u otros homópteros. Las hormigas utilizan un amplio abanico de estrategias de recolección, para contrarrestar en cierta medida la citada limitación del aprovisionamiento desde un lugar central, y explotar una gran variedad de recursos.

En el cuadro 1 se resumen las principales **estrategias de recolección de alimento** por parte de las hormigas. Hay estrategias individuales y estrategias colectivas. La utilización de unas u otras depende de la capacidad de comunicación química de la especie. Las hormigas más primitivas están limitadas a la recolección individual, y conforme se progresa en la escala evolutiva, la complejidad de los mecanismos comportamentales y de comunicación aumenta; entre los más avanzados está la organización de pistas mediante la deposición de feromonas. Asimismo, dentro de una misma especie se pueden dar diferentes modos de recolección según la abundancia de los recursos. La colonia, según López et al. (1994), es capaz de regular, con bastante precisión, la inversión de energía y de obreras en actividades recolectoras. En la figura 4 se representan los posibles estadios sucesivos, que son controlados por mecanismos desencadenantes y retroalimentados. Conforme el recurso es más abundante, se desarrollan estrategias de recolección más complejas en las que se implican más individuos; estos modos de recolección se basan en un desarrollo "interno", que empieza en la información recogida y transmitida por las exploradoras, y son realizados de manera sucesiva al supe-

CUADRO 1.

Estrategias de recolección de alimento empleadas por las hormigas .

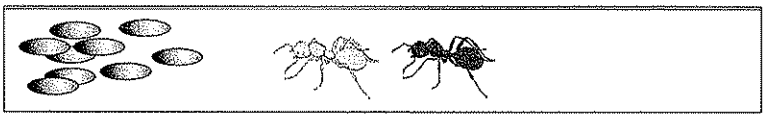
BÚSQUEDA DEL ALIMENTO:

- **Individual**: cada obrera explora el área individualmente, sin que le influyan los trayectos de sus compañeras. Esta búsqueda puede ser mediante recorridos al azar (búsqueda aleatoria) o concentrándose en alguna zona (búsqueda local) donde anteriormente había encontrado alimento.
- **En grupo**: es un sistema muy poco frecuente, desarrollado por algunas hormigas depredadoras (por ejemplo las hormigas legionarias), que buscan y atacan a las presas formando grupos o equipos de obreras.

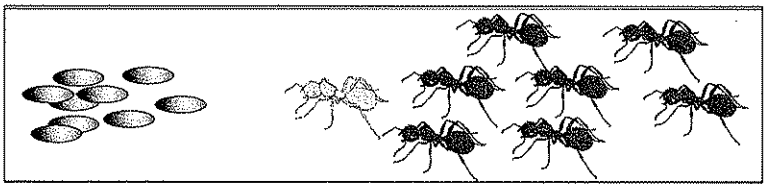
TRANSPORTE DEL ALIMENTO:

- **Individual**: la obrera recolecta tan sólo el alimento que es capaz de transportar en solitario y no informa a nadie de su descubrimiento.

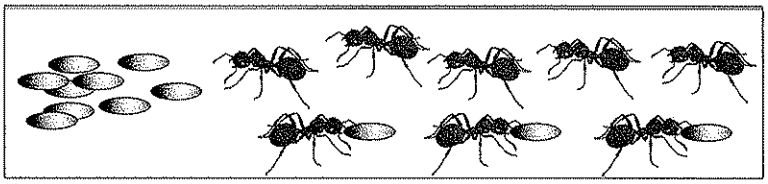
- **Reclutamiento**: cuando la obrera no es capaz de transportar individualmente el alimento puede utilizar distintos sistemas de comunicación para atraer a otras compañeras hasta la fuente de alimento:
  1 **Carrera en tándem** (*tandem-running*): la exploradora regresa a su nido e invita a otra hormiga a volver con ella hasta el alimento las dos van en contacto, o casi, con la reclutadora (en gris) delante de la reclutada.



  2 **Reclutamiento en grupo** (*group-recruitment*): la reclutadora (en gris) vuelve al nido marcando químicamente su recorrido, recluta unas cuantas obreras y regresa hasta el alimento siguiendo su propia marca y liderando el grupo (nunca muy numeroso) de reclutadas.



  3 **Reclutamiento en masa** (*mass-recruitment*): la reclutadora vuelve al nido dejando una pista química; en el nido las reclutadas detectan la pista y la siguen hasta la fuente de alimento, allí recolectan alimento y vuelven al nido reforzando la pista. En función de la duración de la marca química y la fuente de alimento las pistas pueden ser permanentes (que suelen ser limpiadas de vegetación, son verdaderas autopistas de hormigas) o temporales (hasta que se agote el alimento).



Tras la recolección de alimento, en todos los sistemas de reclutamiento, la reclutada se convierte a su vez en reclutadora. Se trata de un proceso autocatalítico o retroalimentado.

rarse ciertos umbrales relacionados con la abundancia y persistencia de los recursos. Es decir, si una colonia explota un área con unas cuantas recolectoras dispersas, para que llegue a desarrollar una ruta (en la que se implicará un elevado número de individuos) es necesario sobrepasar un umbral que viene determinado por la abundancia del recurso en el área (López et al., 1994).

El esquema de la figura 4 ha sido elaborado a partir de observaciones sobre los patrones de recolección de hormigas granívoras del género *Messor* (López et al., 1994), pero esta **plasticidad comportamental** no es exclusiva de las hormigas que se alimentan de semillas, sino que también se puede dar en hormigas depredadoras. Por ejemplo, las obreras de la especie *Ectatomma ruidum* emplean diferentes sistemas de

reclutamiento según el tamaño y el peso de la presa (Schatz et al., 1997): la caza en solitario para presas pequeñas, cuando las presas son mayores las cazan de forma cooperativa (entre varias obreras), y también pueden llegar a formar pistas para el despiece y transporte al nido de presas muy grandes (el número de obreras reclutadas está correlacionado con el peso de la presa).

En general, hay una relación entre la importancia energética del recurso y la estrategia con que es recolectado. Cuando los recursos están distribuídos aleatoriamente, la búsqueda y recolección es individual; es el caso de las hormigas zoonecrófagas que se alimentan de cadáveres de pequeños artrópodos. Si los recursos están distribuidos en pequeños parches discretos, lo más económico es organizar pistas hasta ellos. El valor para la colonia de un parche alimenticio concreto depende (de acuerdo con la teoría del aprovisionamiento óptimo) de su tamaño, de su distancia hasta el nido y de que haya sido descubierto o no por otra colonia (costes de lucha y defensa) (Sudd & Franks, 1987). Cuando aparece un parche con nuevos recursos (por ejemplo semillas, dado que las plantas pueden fructificar a destiempo unas de otras), es explorado de inmediato por las obreras que han hecho excursiones individuales desde el final de las pistas existentes; si resulta rentable, es ocupado rápidamente mediante el reclutamiento químico de nuevas obreras. La velocidad de reclutamiento depende de las características de la fuente de alimento: distancia al nido, densidad y tamaño de las semillas, así como de la ausencia de recolectoras ajenas en el parche (los lugares ya ocupados son mucho menos atractivos).

Los sistemas de pistas tienen ventajas, pero también inconvenientes. Constituyen un mecanismo por el que los patrones de búsqueda de las recolectoras son dirigidos lejos de las colonias vecinas (evitando problemas de competencia por interferencia), y además reducen el tiempo de búsqueda y de viaje al canalizar a las obreras hacia un recurso persistente (Traniello, 1989). En las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, la pista se inicia por la deposición de feromona que dirige a las recolectoras al árbol que la colonia va a atacar; al poco se ha formado una ruta entre el nido y el árbol, libre y despejada de toda obstrucción. De esta forma se incrementa la eficacia en el transporte de las hojas, pero limita a las hormigas en la búsqueda de nuevos árboles que atacar, ya que esta búsqueda se limita al final o a los lados de la ruta (Shepherd, 1982; Rockwood & Hubbell, 1987). Algo parecido sucede con el uso de rutas limpiadas de vegetación por las hormigas granívoras del género *Messor* o *Pogonomyrmex*; la ruta incrementa los beneficios pero canaliza la búsqueda (Fewell, 1988), con lo que la pérdida de plasticidad del sistema de aprovisionamiento puede ser negativa cuando el ambiente es muy variable.

La mayoría de los modelos de aprovisionamiento óptimo predicen que los animales escogerán la estrategia de recolección que maximice alguna medida de ganancia energética. Sin embargo, el número de estrategias disponibles para un animal depende, en parte, de las limitaciones de la capacidad comportamental de dicho animal. Un importante objetivo de la investigación sobre aprovisionamiento es identificar estas **limitaciones específicas**. Un ejemplo lo constituye la hormiga granívora de los desiertos norteamericanos, *Pogonomyrmex occidentalis*. En el estudio sobre esta especie, realizado por Fewell (1990), se ha observado que la fidelidad direccional individual no estaba relacionada con el uso de pistas, la especialización en un tipo de alimento, o la existencia de riesgo de mortalidad. Pero había una fidelidad a nivel individual, de la obrera, que limitaba las decisiones de recolección. Cuando se ofrecían a la colonia semillas de diferente calidad dispuestas en dos direcciones distintas, los individuos no cambiaban su dirección de aprovisionamiento para obtener una mayor recompensa energética. Sin embargo, la colonia como un todo era capaz de compensar las limitaciones individuales, variando la intensidad del reclutamiento hacia los distintos tipos de semillas, que se incrementaba hacia las semillas energéticamente más provechosas. No hay que olvidar que la sociedad de hormigas no actúa como la suma de los comportamientos de las obreras individuales, sino que hay unas **propiedades emergentes de la colonia** como un todo, y estas propiedades son un importante carácter del aprovisionamiento. A este respecto, el grupo de investigación de la Universidad Libre de Bruselas, dirigido por Jacques Pasteels y Jean-Louis Deneubourg, a partir de estudios de laboratorio, ha desarrollado diversos modelos sobre el **comportamiento probabilístico** de las hormigas durante el aprovisionamiento. Por una parte, en algunos de ellos muestran que hay una diferencia en el grado de precisión del reclutamiento, y que la aleatoriedad del comportamiento puede representar una ventaja adaptativa para las hormigas según las condiciones ecológicas (Deneubourg et al., 1983, 1986). Y, por otra parte, observan que hay una modulación en la deposición de feromona de pista según la calidad de la fuente de alimento (las obreras de *Lasius niger* depositaban mucha más feromona de pista al explotar una fuente de alimento más concentrada, azúcar 1M, que cuando lo hacían con otra menos concentrada, 0,05-0,1 M), y esta modulación, según Beckers et al. (1993), explica por sí misma la preferencia sistemática por las fuentes de alimento más ricas.

Sin embargo, los problemas se pueden abordar bajo muy diferentes perspectivas. Frente al comentado enfoque "probabilista" del grupo de Bruselas, que aborda la colonia como un todo que funciona de manera probabilística, se puede oponer el enfoque que podríamos llamar "individualista", en el que se tienen en cuenta las decisiones individuales de las obreras. Es el caso del estudio de Josens et al. (1998) sobre la hormiga nectarívora *Camponotus mus*. Cuando a las obreras se les ofreció, en el laboratorio, una gran gota de sacarosa disuelta a diferentes concentraciones (del 5% al 70%), el tiempo de alimentación aumentó exponencialmente con la concentración del azúcar (tal como era de esperar según la teoría del aprovisionamiento óptimo), y esta relación era descrita cuantitativamente por el incremento de la viscosidad (a más densidad, mayor viscosidad y, por tanto, más dificultad para cargar). El llenado del buche aumentó al aumentar la concentración de azúcar, pero alcanzó su máximo a una concentración del 43% y luego ya disminuyó (es decir, para azúcar muy concentrado el buche se llenaba menos). Las obreras que tomaban sacarosa diluida (5-15%) o muy concentrada (70%) volvían al nido con el buche parcialmente lleno. ¿Por qué las obreras no ingerían las soluciones hasta su tasa máxima de llenado? Los resultados sugieren que la concentración de sacarosa y la viscosidad de la solución ingerida modulan los mecanismos de alimentación tanto como **la decisión de la obrera individual** sobre el tamaño de carga a recolectar antes de abandonar la fuente.

3. Un poco de historia natural: modos de vida

Las hormigas se encuentran en, prácticamente, cualquier hábitat terrestre, desde el norte, en la tundra del Círculo Polar Ártico hasta el extremo sur de Tierra de Fuego, pasando por todos los desiertos. Es uno de los grupos animales más diversificado, con 8800 especies descritas en la actualidad (Wilson,

1990). Esta diversificación lleva pareja una diversificación de los hábitos alimenticios y de los modos de vida. Las teorías y modelos de aprovisionamiento proveen un importante marco organizativo con énfasis en los costes y los beneficios energéticos, que resulta muy valioso para estudiar la economía de recolección de alimento por las hormigas. Pero, como señala muy acertadamente Traniello (1989), los modelos de optimización deben ser aplicados con cautela porque dicha economía no puede ser estudiada aisladamente de otros aspectos ecológicos, energéticos, de organización social o en relación con las limitaciones comportamentales intrínsecas a las hormigas. Por ello puede ser interesante conocer algunas de las características de dichos insectos, para lo que he escogido como ejemplo los cuatro grupos de hormigas de la tabla 1.

3.1 Hormigas "individualistas": zoonecrófagas y depredadoras

En este apartado no me limitaré exclusivamente a las hormigas zoonecrófagas (es decir, las que se alimentan de cadáveres de insectos), sino a todas las que se podrían llamar "hormigas individualistas", individualistas en lo que concierne al aprovisionamiento, ya que realizan la búsqueda y el transporte del alimento de forma estrictamente individual, en solitario. La mayoría de estas hormigas son omnívoras, es decir, no se limitan a un tipo de alimento exclusivamente, ya que las zoonecrófagas también recolectan néctar e igual ocurre con las primitivas ponerinas que practican la caza en solitario.

En el caso del aprovisionamiento individual, las decisiones de las recolectoras incluyen dónde buscar, cuánto tiempo buscar en un sitio determinado, y cuándo volver o no al sitio donde habían estado antes (fidelidad). Algunas especies, como la ponerina *Pachycondyla* (=*Neoponera*) *apicalis* estudiada por Fresneau (1985, 1994), presentan una fuerte **fidelidad**, restringiendo cada obrera su actividad de recolección a un lugar determinado, es decir, se da una repartición sectorial del área de recolección por parte de las diferentes recolectoras. Según Fresneau (1994), el aprovisionamiento de esta especie se basa en una serie de reglas:

1. hasta descubrir la primera presa, las recolectoras novatas tienden a buscar, aproximadamente, desde la zona donde se acabó su exploración anterior;
2. desde el momento en que encuentran y transportan una presa al nido, estas recolectoras adoptan la regla esencial que es: el descubrimiento de una presa supone siempre el regreso, en el siguiente trayecto de aprovisionamiento, al lugar donde la encontró, y desde ese lugar se reemprende una nueva prospección; y
3. tras una exploración infructuosa, las recolectoras siguen aún fieles a la dirección de la última visita (la fidelidad se altera tras una acumulación de fracasos), pero la precisión de la visita disminuye ya tras el primer fracaso, con lo que así se van explorando progresivamente las zonas vecinas. Se puede considerar que la hormiga "recuerda" los parches óptimos, y esta memorización se va reforzando a base de éxitos, pero en el caso de un fracaso, aunque mantiene la fidelidad direccional, ya no revisita el mismo parche. De hecho, conforme una recolectora va acumulando experiencia (medida como el número de días que lleva saliendo de búsqueda), va incrementando su distancia máxima de exploración.

Otro caso interesante es el de la ponerina *Serrastruma lujae*, estudiada por Dejean & Benhamou (1993). Esta especie se alimenta de colémbolos que viven en el mantillo de las selvas tropicales húmedas. Durante la época seca los colémbolos están agregados en los parches húmedos del suelo (parches distribuídos aleatoriamente), y las obreras, que buscan y cazan de manera solitaria, van a cazar a estos parches. Para llegar a ellos se orientan siguiendo eficazmente la dirección del gradiente de humedad. Una vez llegan al parche manifiestan un comportamiento de búsqueda centrado en el área, con una alta sinuosidad y una baja velocidad. Y en cuanto capturan un colémbolo regresan en línea recta hasta el nido. Podría decirse que, aún siendo un proceso de recolección individual, los recorridos de aprovisionamiento de las hormigas ponerinas no son necesariamente aleatorios. Así como, en el primer ejemplo, se daba una exploración progresiva y una fidelidad al parche óptimo, en este caso existe una búsqueda direccional gracias al gradiente de humedad, lo que también permite una optimización del proceso de búsqueda.

Las hormigas del género *Cataglyphis*, típicas de zonas áridas y desérticas, son zoonecrófagas y siguen una estrategia de recolección individual. Estas hormigas tienen una fuerte tendencia a mantener las direcciones de búsqueda individuales durante un tiempo; la fidelidad a un sector direccional aumenta cuando aumenta la densidad de alimento (Wehner, 1987) y también cuando aumenta la distancia entre el parche de alimento y el nido (Schmid-Hempel, 1984), lo que coincide con las previsiones de la teoría de aprovisionamiento óptimo. En *Cataglyphis bicolor* el esfuerzo de búsqueda está concentrado en sectores de aproximadamente 50° y 30 m de radio, y la longitud de los recorridos de búsqueda difiere entre poblaciones de acuerdo con la disponibilidad de alimento (Wehner et al.,1983). El patrón de búsqueda de una colonia contiene componentes aleatorios, como evidencian la distribución exponencial de los tiempos de búsqueda de las recolectoras (la distancia media de búsqueda aumenta en proporción a la raíz cuadrada del tiempo) y la selección de direcciones iniciales de recolección. El patrón de búsqueda a nivel de la colonia se aproxima a un proceso de difusión aleatoria, que puede ser una solución eficaz para cosechar alimento que está distribuido impredeciblemente (Harkness & Maroudas, 1985).

En los trayectos de aprovisionamiento de la especie *Formica schaufussi* también se ha observado una cierta fidelidad al parche en que se encontró alimento. Aún así hay una variabilidad en este comportamiento, con obreras persistentes (que practican una búsqueda local intensiva en el parche donde anteriormente tuvieron éxito) y no persistentes (que a menudo ignoran o se desvían del parche con recompensa). El tipo de alimento encontrado influye mucho en la tendencia a la persistencia; Traniello (1988) observó que las obreras persistentes (o sea, fieles al parche) buscaban significativamente más tiempo en el parche revisitado cuando eran alimentadas con sacarosa que con insectos. Es decir, los patrones de búsqueda parecían ajustados a la predecibilidad del recurso. Los cadáveres de insectos son un recurso impredecible espacialmente, con lo que desde un punto de vista de optimización la persistencia o fidelidad al parche puede dar un resultado similar a la búsqueda aleatoria; en cambio, las fuentes glucídicas suelen ser mucho más estables y persistentes (por ejemplo, el néctar de las flores o la melaza de los pulgones, en ambos casos fuentes relativamente continuas de alimento y fijas en el espacio), con lo que la persistencia (o fidelidad) puede ser rentable. Además, en caso de haberse agotado el alimento, este tipo de recursos (flores o pulgones) suele tener una distribución contagiosa, por lo que habrá una mayor probabilidad de encontrar alimento en las proximidades de la fuente inicial.

3.2 Hormigas granívoras

Las hormigas granívoras se alimentan de semillas. Bajo esta denominación se agrupan aquellas especies que consumen toda la semilla; no hay que confundirlas con las mirmecócoras, que consumen sólo una parte de la semilla (un cuerpo lipídico o de reserva denominado elaiosoma) y respetan el resto, por lo que la semilla aún mantiene su capacidad germinativa y, gracias al transporte por las hormigas, es dispersada eficazmente.

En un estudio de campo con granívoras del desierto norteamericano, Davidson (1978) investigó la selección de presas, ofreciendo experimentalmente semillas de cuatro tamaños distintos en alta y baja densidad. Según las predicciones de la teoría de aprovisionamiento óptimo, a baja densidad de semillas las obreras consumen más tiempo en su búsqueda, por lo que el valor de cada partícula alimenticia, grande o pequeña, era relativamente mayor de lo que sería a altas densidades; por tanto, es de esperar que la amplitud de dieta sea mayor a menor densidad de semillas (véase la Fig. 1). Y eso fue exactamente lo observado: a baja densidad de semillas, las hormigas tomaban significativamente más semillas pequeñas. La teoría también predice un aumento de la selectividad en el alimento al aumentar la distancia entre éste y el lugar central; cuanto más lejos del nido esté la obrera, mayor será la semilla seleccionada. Esta predicción también se cumplió: las colonias recolectaban un rango más estrecho de tipos de semillas al aumentar la distancia de recolección. Este estudio se realizó con las especies *Pogonomyrmex barbatus* y *P. rugosus*. Sin embargo, con otra especie del mismo género, *P. californicus*, Holder-Bailey & Polis (1987) encontraron un resultado que no cumplía las predicciones de la teoría. Al aumentar la distancia desde el nido, las hormigas no se volvían más selectivas. Observaron un efecto de la colonia; las colonias recolectaban selectivamente ciertos tamaños de semillas, pero esta selección no se hacía en función de la distancia.

Una de las causas de que no se cumplan las predicciones de la teoría de aprovisionamiento óptimo podría ser el balance energético: en *Pogonomyrmex occidentalis* los costes energéticos para la recolección son menores del 0,1% de la recompensa calórica de las semillas cosechadas (Fewell, 1988). En *Messor capitatus*, el contenido energético de una semilla de trigo (650 J) es suficiente para que una obrera cargue la semilla durante 6,5 km a una temperatura ambiente de 30°C (Baroni-Urbani & Nielsen, 1990). La cuestión es: **si hay energía de sobra ¿para qué optimizar?** Esto sugiere que la reducción de los costes energéticos no es el principal beneficio en el caso de las hormigas granívoras; se incumple así la premisa 1 (veáse apartado 1) del modelo de aprovisionamiento desde un lugar central. Fewell (1988) sugiere que los costes de tiempo de desplazamiento son más importantes que los costes energéticos directos a la hora de influir sobre las decisiones de aprovisionamiento.

La otra premisa del modelo que suelen violar las hormigas granívoras es que el tiempo de viaje es independiente del tamaño de la carga (premisa 3, en el apartado 1). Esto no es así, las semillas más grandes provocan un incremento del tiempo requerido para volver al nido (Weier & Feener, 1995). La teoría predice que al aumentar la distancia desde el nido, la obrera transportará cargas mayores para compensar el coste energético del transporte. Puesto que, en hormigas granívoras, estos costes no son importantes se puede predecir que en las especies en las que hay un efecto sustancial del tamaño de la carga sobre **la velocidad** (Morehead & Feener, 1998), las obreras no escogerán cargas mayores a distancias mayores, puesto que esto aumentará los costes de tiempo de viaje. Pero si la carga tiene poco impacto sobre la velocidad, entonces sí que escogerán cargas mayores a distancias mayores. En el género *Pogonomyrmex*, las desviaciones de la teoría son parcialmente explicadas por el efecto del tamaño de la carga sobre la velocidad (Morehead & Feener, 1998). Por otra parte, la relación entre el tamaño de la carga y la velocidad de la obrera es función del tamaño de la obrera. Las hormigas grandes podrán transportar a mayor velocidad una carga grande. En hormigas granívoras es muy frecuente que las obreras sean polimórficas. El polimorfismo (o sistema de castas físicas) se define como el crecimiento que tiene lugar sobre un rango suficiente como para producir individuos de diferentes tamaños, y/o de diferentes proporciones corporales (Wilson, 1953). De acuerdo con Oster & Wilson (1978), bajo muchas circunstancias será ventajoso para la colonia poseer una variación interna de tamaños en su casta obrera, por ejemplo para emparejarse con las distribuciones de frecuencia de tamaños de las semillas. Un ***size-matching*** o ajuste entre el tamaño de la recolectora y el de la partícula de alimento, permite a la colonia aprovechar un rango más amplio de tamaños, aumentando su eficacia de recolección, como sucede en la especie *Messor capitatus*, cuyas obreras *major* están especializadas en el transporte de semillas de gran tamaño (Retana & Cerdá, 1994).

3.3 Hormigas cortadoras de hojas

Las hormigas cortadoras de hojas representan un serio problema económico en muchos países de América Central y del Sur por su importantísima acción deshojadora, tanto sobre la vegetación natural como sobre los cultivos y pastos. En Venezuela son llamadas "bachacos" y en México "hormigas arrieras". Aunque es imposible calcular las pérdidas debidas a esta plaga, Hölldobler & Wilson (1990) barajan cifras de miles de millones de dólares. Las cortadoras de hojas dependen del crecimiento de un hongo que cultivan en "jardines" abonados con los trozos de hojas que recolectan las obreras. Las obreras adultas son fundamentalmente nectarívoras, depredadoras y zoonecrófagas, pero las larvas se alimentan exclusivamente de las puntas de las hifas (o *gongylidia*) que son ricas en nutrientes (nutrientes que son incapaces de extraer directamente de las hojas) (Kacelnik, 1993). El sistema de recolección de hojas está claramente compartimentado y es un bonito ejemplo de la división del trabajo (casi siempre ligado a la existencia de un polimorfismo muy marcado). Por ejemplo, en *Atta cephalotes* las hojas son cortadas en la planta por unas obreras (normalmente de gran tamaño). Al acabar de cortarlas las marcan con la punta del abdomen y luego las dejan caer al suelo, donde son recogidas por otras obreras para su transporte al nido (así se pueden formar montones de hojas a los lados de las pistas y alrededor de las entradas de los nidos). Las hojas marcadas con la secreción abdominal son recogidas para el transporte más rápidamente que las que no están marcadas (Bradshaw et al., 1986).

Estas hormigas han sido objeto de numerosos estudios en relación con el aprovisionamiento óptimo. Una de las cuestiones, a la hora de analizar el aprovisionamiento de las cortadoras de hojas (y de otras hormigas que organizan pistas o rutas), es la **transferencia de la información**. El desarrollo temporal de los procesos de reclutamiento es de importancia capital, puesto que en un ambiente competitivo, las colonias intentan monopolizar los recursos descubiertos tan rápidamente como sea posible (Roces & Hölldobler, 1994). En un estudio de laboratorio sobre el aprovisionamiento en *Acromyrmex lundi*, Roces & Núñez (1993) constataron que la selección del tamaño de carga en las obreras dependía de la

Tabla 2
Tamaño de la reina (longitud, en mm) y fecundidad (número de huevos puestos en un período de puesta) de varias especies de hormigas legionarias (Schneirla, 1971).

Especie	Longitud de la reina	N° de huevos por puesta
Dorylus wilverthi	52 mm	1-2 millones
Eciton burchelli	21 mm	225000
Neivamyrmex nigriscens	12,5 mm	50000
Aenictus gracilis	8 mm	30000

información que hubiesen recibido sobre la calidad del alimento. La velocidad de las obreras reclutadas dependía de la información transferida; corrían más cuando habían sido reclutadas para una fuente de azúcar al 10% que para una del 1%. Pero lo más curioso es que esta velocidad era independiente de la concentración del azúcar que transportaban, sólo dependía de la información recibida. Los resultados sugieren que la decisión de transferir información sobre la calidad del alimento encontrado motiva a la obrera a volver pronto al nido (para reclutar) sin llegar a cargar una carga completa. Por ello, las obreras-10% cortaban fragmentos menores (de parafilm en el experimento), volvían más deprisa al nido y reclutaban más (Roces & Núñez, 1993), por lo que estas obreras-10%, contradiciendo las predicciones de la teoría de aprovisionamiento óptimo, tenían una tasa más baja de transporte. Algo parecido a lo anterior sucede también en la especie *Atta cephalotes*, estudiada por Roces & Hölldobler (1994). Las recolectoras no sólo cortan las hojas sino que también dejan pistas químicas para reclutar compañeras, por lo que puede haber un conflicto de motivación entre la decisión de la obrera de informar rápidamente sobre la nueva fuente de alimento descubierta o cortar una carga completa de hoja, lo que retrasará el reclutamiento. Las obreras "hambrientas" (*harvesting-deprived*) cortaban fragmentos más pequeños que las saciadas, y por tanto ahorraban tiempo de corte. Los fragmentos cortados sólo eran menores durante las fases iniciales del proceso de reclutamiento, cuando debe transmitirse la información sobre el descubrimiento. Y las hambrientas mostraban mayores tasas de reclutamiento que las saciadas. Al principio del proceso había un número considerable de obreras que volvía al nido sin carga, sólo marcando la pista, es decir, sólo para informar (Roces & Hölldobler, 1994).

Como respuesta al estudio de Roces & Núñez (1993), Kacelnik (1993) publicó un trabajo titulado: "*Las hormigas cortadoras de hojas irritan a los teóricos del aprovisionamiento óptimo*". Y es cierto que estas hormigas molestan, porque a veces se ajustan a la teoría y otras veces no lo hacen. Por ejemplo, de acuerdo con la teoría, Roces (1990) observó que las obreras de *Acromyrmex lundi* cortaban mayores fragmentos de hoja cuanto más lejos estaban del nido. Pero no ocurrió así con *Atta cephalotes*, que no cambió el patrón de tamaño de la hoja cortada de acuerdo con la distancia (Wetterer, 1990, 1991). Y aún más, en otro estudio sobre la misma especie, *A. cephalotes*, Rockwood & Hubbell (1987) observaron una mayor selectividad del árbol atacado a mayores distancias del nido, tal y como predice la teoría del aprovisionamiento óptimo. Además, también de acuerdo con las predicciones de la teoría, las colonias de esta especie exhibían una mayor diversidad de hojas recolectadas (mayor amplitud de dieta) y una menor constancia de aprovisionamiento cuando la calidad media de los árboles recurso era más baja (Rockwood & Hubbell, 1987). Aunque, como comentan estos mismos autores en su estudio, a veces las *Atta* no atacan especies aparentemente apetecibles, y tampoco atacan individuos próximos de especies que están explotando a distancias grandes. Una explicación de ello puede ser que el aprovisionamiento se hace mediante rutas (*trunk-trails*) limpias de hojarasca, lo que reduce significativamente (entre cuatro y diez veces) su tiempo de viaje hasta los recursos previamente descubiertos (árboles de alta calidad) y que las recolectoras ignoran el conjunto total de recursos disponibles para la colonia; cuando una exploradora encuentra un árbol aceptable, la colonia se concentrará en su recolección más que en buscar recursos adicionales.

Cuando Burd (1996) estimó el coste y el beneficio para las obreras individuales de *Atta colombica*, encontró que el peso de la carga necesario para maximizar la tasa o eficacia energética de la recolección individual era mayor que el peso medio de los fragmentos transportados en condiciones naturales. E igual sucedía al analizar los datos de *Atta cephalotes*. Por ello el autor considera que la tasa individual, o maximización de la eficacia, no parece ser la base estratégica del comportamiento de aprovisionamiento en estas hormigas. Tiempos de vuelta al nido cortos (y con trozos de hoja livianos) pueden ser favorecidos para reducir la pérdida de humedad de los fragmentos, o para reducir el tiempo de exposición al ataque de los parasitoides, o para favorecer la transferencia de información al resto de la colonia. Una posibilidad es que los fragmentos pequeños sean maximizantes, pero al nivel de la colonia más que al nivel individual. El éxito del grupo se maximizará teniendo más miembros del grupo consiguiendo cargas, incluso si éstas son más pequeñas, ya queuna reducción del tiempo que pasan cortando (aunque sean fragmentos más pequeños) permite un acceso de más obreras al lugar, obteniéndose más fragmentos por unidad de tiempo de recolección de la colonia (Burd, 1996). Una vez más, hay que tener en cuenta que el aprovisionamiento de las colonias de hormigas es un proceso complejo, en el que interaccionan aspectos individuales y sociales para determinar el aporte de alimento a la colonia como un todo (Roces & Hölldobler, 1994).

3.4 Hormigas legionarias

Las hormigas legionarias se caracterizan por practicar la depredación en grupo (buscan las presas en grupo) y ser nómadas (tienen un frecuente comportamiento migratorio) (Hölldobler & Wilson, 1990). Habitan en las zonas tropicales de África y América Central y del Sur. La fecundidad de sus reinas es impresionante (depende de la especie, pero una puesta puede ser de más de un millón de huevos, véase la Tabla 2) y sus colonias pueden llegar a contener hasta 22 millones de individuos (Raignier & van Boven, 1955, citado en Hölldobler & Wilson, 1990).

Las hormigas legionarias tienen el más avanzado sistema de aprovisionamiento, con la búsqueda en grupo, y la

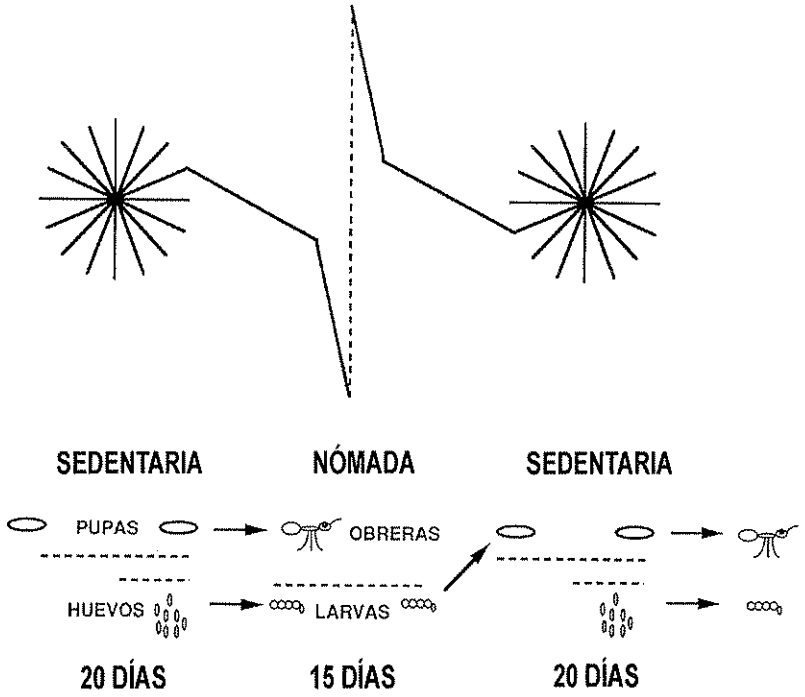


Fig. 5.- Ciclo comportamental de las colonias de la hormiga legionaria *Eciton burchelli* en la isla de Barro Colorado (Panamá). El ciclo dura 35 días y alterna la fase sedentaria y la nómada. El esquema representa las direcciones de recolección de alimento y emigración. En la fase sedentaria, la colonia forma un vivac central del que cada día sale la columna de caza. Las columnas de caza de días sucesivos están separadas 123° en una dirección constante sobre el eje del vivac (como los radios de una rueda de bicicleta), de forma que van explotando progresivamente el territorio circundante. A los veinte días se ha completado el círculo, y la colonia pasa a la fase nómada (redibujado de Franks & Fletcher, 1983).

organización de las obreras en verdaderos equipos para la captura y transporte de presas (Franks, 1986). Al desplazarse en gran número son capaces de capturar presas mayores que las disponibles para las recolectoras solitarias. Se alimentan de grandes artrópodos, colonias de insectos sociales e incluso lombrices. Sus expediciones de caza despojan a grandes áreas de presas disponibles, que luego se van recuperando lentamente; por ello tienen un elaborado y frecuente comportamiento de emigración (Sudd & Franks, 1987). Una de las especies mejor estudiadas (por Franks & Fletcher, 1983) es *Eciton burchelli* en la isla de Barro Colorado (Panamá), que forma las mayores columnas de caza de las hormigas neotropicales, con hasta 200.000 obreras y 20 m de ancho. Esta columna se mueve constantemente buscando como una falange de feroces obreras con afiladas mandíbulas, y es tal la densidad de hormigas que el suelo parece irse cubriendo de un verdadero río marrón que va fluyendo rápidamente. Durante un día de expedición la columna procede en zig-zag, un giro hacia la izquierda es seguido de otro hacia la derecha y viceversa, por lo que su recorrido acaba siendo una imprecisa línea recta. La columna se mueve a una media de 14 m por hora, por lo que la mayoría de los vertebrados se pueden escapar, pero no así los artrópodos, y aún menos las hormigas (que constituyen el 55% de sus presas). Estas colonias tienen, a lo largo de toda su vida, un ciclo endógeno de 35 días en el que alternan períodos nómadas de 15 días y sedentarios de 20 días (Fig. 5). En los períodos sedentarios las colonias forman un vivac central de donde cada día sale la columna de caza, que mide cerca de 90 m. Las columnas de caza de días sucesivos están separadas por 123° en una dirección de rotación constante sobre el eje del vivac, de forma que se va explotando el territorio circundante. A los 20 días se completa el círculo y la colonia pasa a la fase nómada, que dura quince días. En la fase nómada, la colonia caza cada día y suele emigrar, por la noche, a un nuevo vivac siguiendo la pista principal de la columna de caza. Al cabo de quince días establece un nuevo vivac central y tiene lugar otra fase sedentaria (Franks & Fletcher, 1983). Este ciclo es realmente endógeno, sin ninguna relación con ritmos astronómicos o climáticos, y se va dando mes tras mes, tanto en la estación seca como en la de lluvias (Hölldobler & Wilson, 1990). Además, el ciclo está sincronizado a nivel reproductivo (Fig. 5). Durante la fase sedentaria, la reina tiene un enorme abdomen y va poniendo huevos a un ritmo rapidísimo en un corto período de tiempo (Tabla 2); en esta fase los huevos pasan a larvas, y las pupas (provenientes de una puesta anterior) eclosionan en adultos. Durante la fase nómada, el abdomen de la reina disminuye su volumen (ya no tiene huevos), y es en esta fase cuando las larvas completan su desarrollo; entonces es cuando la colonia tiene los mayores requerimientos energéticos, porque es cuando hay muchas larvas, todas de la misma edad, y que exigen constantemente alimento (Franks & Fletcher, 1983).

Las hormigas legionarias constituyen, dentro de la organización de las sociedades de insectos, uno de los estadios más avanzados. Aunque, por la complejidad de su sistema de aprovisionamiento resulta difícil enmarcarlas dentro de los modelos de la teoría del aprovisionamiento óptimo, es evidente que optimizan de manera espectacular los recursos disponibles, evitando además su agotamiento gracias a la alternancia de las fases nómada y sedentaria. Incluso se podría decir que su objetivo, más que una maximización en la explotación de los recursos, es un consumo "sostenible" de los mismos.

4. La temperatura también afecta al aprovisionamiento. Y el riesgo

Al estudiar el aprovisionamiento en hormigas hay que tener en cuenta que son insectos poiquilotermos. Por ello, su actividad de recolección está limitada por la temperatura, el estrés hídrico, y otros factores físicos que pueden afectar al coste energético del aprovisionamiento o al uso del tiempo (Traniello, 1989). Hay un efecto significativo de la temperatura sobre la tasa metabólica, medida como consumo de oxígeno (Lighton & Bartholomew, 1988). En *Formica schaufussi* la elevada tasa de consumo de oxígeno parece ser un importante componente del coste del aprovisionamiento que influye sobre la selección de presas (Traniello et al., 1984). También en esta especie, Traniello (1989) ha analizado el papel de la distancia recorrida

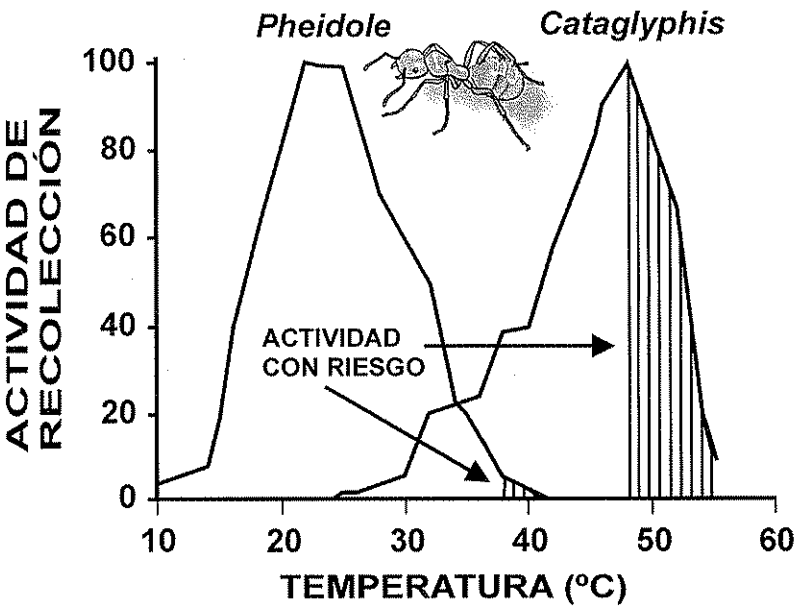


Fig. 6.- Relación entre la actividad de recolección de alimento y la temperatura. La actividad está expresada como el porcentaje tomando el valor máximo como 100%. Se representan los dos casos extremos que se pueden dar en las hormigas de las comunidades mediterráneas: *Pheidole pallidula* (una especie dominante, agresiva y que suele monopolizar los recursos reclutando un gran número de obreras) evita tener actividad a temperaturas de riesgo, mientras que *Cataglyphis cursor* (especie subordinada, nada agresiva y que recolecta individualmente) tiene su máxima actividad a elevadas temperaturas, en la zona de riesgo (modificado de Cerdá et al., 1998).

y la importancia relativa de la temperatura como coste de aprovisionamiento. Con presas de dos tamaños diferentes, a 1 m y 5 m del nido, y a temperatura alta y baja, observó que al aumentar la temperatura disminuía la selectividad de presas a ambas distancias; sin embargo, un aumento del coste del viaje, tanto a baja como a alta temperatura, no afectaba a la selectividad. Por tanto, las magnitudes de los costes de viaje inducidos por la temperatura parecen ser muy diferentes; según Traniello (1989), la temperatura produce la limitación más importante, si de hecho la temperatura representa un coste del aprovisionamiento más que un factor de riesgo térmico.

Pero la temperatura sí que puede representar un factor de riesgo (aunque no por ello deje de ser una limitación para el aprovisionamiento). Hay diversos estudios realizados sobre la influencia del riesgo en las estrategias de aprovisionamiento de las hormigas. En ellos se entiende el riesgo como la posibilidad de muerte de la obrera por depredación. Para que una recolectora tenga éxito no basta con que encuentre alimento, sino que también debe sobrevivir al regreso al nido. Las colonias más exitosas tendrán recolectoras capaces de maximizar el aporte de energía y minimizar las pérdidas por depredación (Nonacs & Dill, 1991). La depredación a la entrada del hormiguero suele llevar al cese total de la actividad. Como afirma Nonacs (1990), el gran éxito de las hormigas como grupo se debe en algún grado a su capacidad para coordinar comportamientos individuales hacia una acción de masa a través de una comunicación eficaz. Esta coordinación es tan evidente como ventajosa durante la recolección de alimento. Es sabido que las hormigas comunican la presencia de alimento en parches distantes, pero también parecen comunicar y utilizar la información tanto de la calidad de alimento como del riesgo de mortalidad para decidir en qué manera explotar los parches. En sus experimentos, Nonacs & Dill (1988) observaron que cuando sólo ciertos parches de alimento tenían asociado el riesgo de depredación, las obreras de *Lasius pallitarsis* se concentraban sobre los que eran seguros. Cuando las colonias tenían acceso a dos parches, donde el de alta calidad llevaba asociado riesgo de muerte, parecían realizar una estima basada en las consecuencias para el crecimiento colonial: las recolectoras valoraban igualmente los parches de riesgo y no-riesgo, cuando la ganancia en el de riesgo superaba la tasa de mortalidad (Nonacs & Dill, 1988). Es decir, que no se puede considerar el aprovisionamiento en términos exclusivamente energéticos, sino que también hay otros factores, como el riesgo por depredación o por estrés térmico, que influyen sobre las decisiones de las obreras.

¿Cuáles son los costes y los beneficios de recolectar alimento a diferentes temperaturas? El problema para los ectotermos es que, por una parte, necesitan ciertos niveles de temperatura para su activación y supervivencia, pero por otra parte las temperaturas críticas pueden también ser peligrosas e incluso letales para ellos. La mortandad causada por las condiciones ambientales durante la recolección de alimento puede representar un importante riesgo para las colonias de hormigas. La actividad de recolección está sujeta a ciertos límites fisiológicos críticos, que pueden estar cerca o lejos de sus respectivas condiciones habituales de recolección. De acuerdo con Cerdá et al. (1998), entre las especies mediterráneas de hormigas hay dos extremos en las estrategias de recolección (y entre ambos extremos hay todo un gradiente de especies intermedias), dependiendo que asuman el riesgo en la recolección de alimento (*risk-proners*) y trabajen cerca de los límites críticos tolerando temperaturas muy elevadas; o que eviten el riesgo de las temperaturas elevadas (*risk-avertsers*) (Fig. 6):

1. Las especies intolerantes al calor tienen actividad diurna a principios de primavera y en otoño (cuando no hace calor); y son crepusculares o nocturnas desde finales de primavera hasta el final del verano. Estas especies adoptan una estrategia de minitermia recolectando alimento a temperaturas alejadas de sus temperaturas críticas (evitan el riesgo de mortalidad por el calor).
2. Las tolerantes al calor están siempre activas durante el día, con su máxima actividad en verano, cuando muy pocas de las otras especies son capaces de recolectar durante el día. Adoptan una estrategia de maxitermia, recolectando a temperaturas próximas a su temperatura crítica (asumen un elevado riesgo de mortalidad por el calor).

Igual que en el caso del riesgo por depredación, el estrés térmico puede ser ignorado o por lo menos tolerado cuando el alimento es bueno, probablemente porque las ganancias en el crecimiento potencial de la colonia compensan la pérdida de algunas recolectoras. La explotación únicamente de recursos

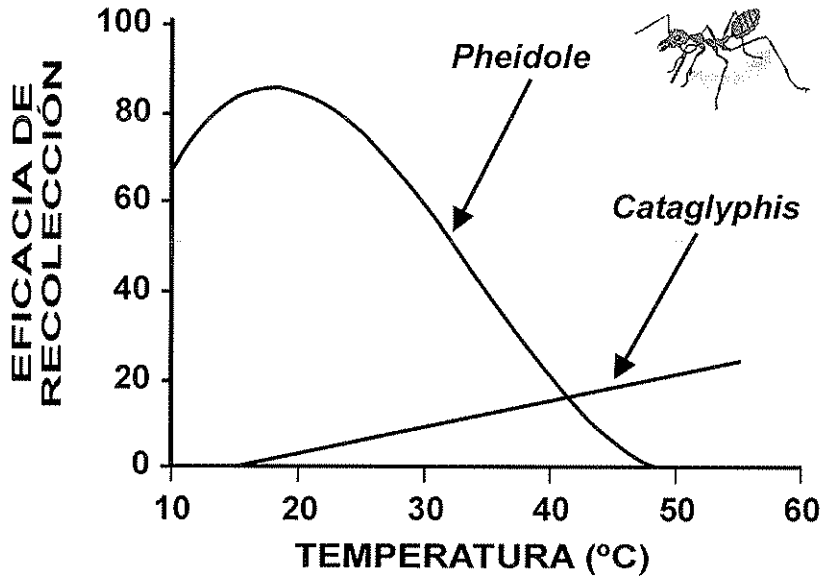


Fig. 7.- Relación entre la eficacia de recolección de alimento y la temperatura. La eficacia de recolección se ha calculado para *Cataglyphis cursor* (especie termo-tolerante) como el porcentaje de obreras que regresan al nido cargando una presa respecto al total de obreras que entran en ese período; y para *Pheidole pallidula* (especie termo-intolerante) como el porcentaje de cebos ocupados respecto al total de cebos disponibles en ese período. La eficacia de las especies que son tolerantes al calor (y ecológicamente subordinadas) aumenta conforme aumenta la temperatura. En el caso de las intolerantes al calor (dominantes ecológicas), la temperatura óptima (a la que tienen su máxima eficacia de recolección) es siempre relativamente baja y, a partir de dicho valor óptimo, la eficacia de la especie disminuye conforme sigue aumentando la temperatura (modificado de Cerdá et al., 1998).

alimenticios sin ningún riesgo asociado puede restringir a las colonias a un imposible conjunto de unidades alimenticias, por lo que las recolectoras de las diferentes especies se mueven en un balance entre maximizar la energía llevada al nido y minimizar el riesgo de mortalidad. En las comunidades mediterráneas, las especies dominantes recolectan muy raramente a temperaturas cercanas a su límites críticos, mientras que las subordinadas lo hacen más frecuentemente (Cerdá et al., 1998). En la figura 7 se representa la relación entre la temperatura y la eficacia de recolección para ambos tipos de especies, y se ve cómo un incremento de la temperatura supone una disminución en la eficacia de la especie dominante (intolerante a la temperatura) pero un incremento en la eficacia de la subordinada (tolerante a la temperatura). ¿Cómo distinguir si la temperatura es un factor de riesgo o un coste para el aprovisionamiento? Una respuesta de compromiso podría ser que la temperatura es ambas cosas y, por el momento, no se dispone de suficiente información para decidir cuál de ellas tiene más peso sobre la recolección de las hormigas.

5. Optimizar o no optimizar, ¿ésa es la cuestión?

La teoría del aprovisionamiento óptimo no está exenta de críticas y polémicas. Así Pierce & Ollason (1987) realizan una severa crítica de la misma, a la que consideran "una pérdida de tiempo", ya que es inapropiada para investigar el producto de la evolución, puesto que no es de esperar que los animales (en su comportamiento o su morfología) sean óptimos. También más recientemente Ward (1992) ha puesto en entredicho el papel de la optimización. Pero como afirman Stephens & Krebs (1986) en su ya clásico libro, la optimización y sus modelos siempre son controvertidos pues algunos autores ven a estos modelos como una poderosa herramienta en biología evolutiva y comportamiento, mientras que para otros son ingenuos, tautológicos o inexactos. Benhamou (1993) recuerda, en un trabajo de revisión, que el principio de optimización se introdujo en Biología para estudiar numerosas componentes fenotípicas de los seres vivos que parecen haber sido modeladas por la selección natural en el curso de la evolución. En particular, los comportamientos de los animales han sido objeto, desde hace mucho tiempo, de una aproximación funcional que los analiza dentro de una perspectiva evolutiva recurriendo explícitamente al principio de optimización. Los modelos desarrollados en el marco de la aproximación funcional no buscan, sin embargo, de ninguna manera examinar los fundamentos de la teoría de la evolución y del principio de optimización por la selección natural. Tampoco pretenden que los seres vivos sean óptimos desde cualquier punto de vista (lo que significaría que la adaptación ha llegado a su término). Sólo se sitúan, desde una perspectiva evolutiva, para examinar la pertinencia de las variables que se suponen sometidas al proceso de optimización y de las limitaciones por las que la optimización de estas variables se supone limitada. En este marco, el rechazo de un modelo de optimización no pone en duda el papel de la selección natural sino únicamente la elección hecha de las variables y las limitaciones. De una manera general, hay que señalar que un modelo permite comprender mejor un fenómeno biológico complejo en la medida en que procede a simplificar la realidad. Es lógico que todo modelo sea estadísticamente rechazado al ser confrontado a un número suficientemente grande de datos experimentales. Se trata de saber si el modelo examinado permite explicar el fenómeno estudiado o si existen otros modelos más apropiados. Sólo un constante fracaso de los modelos de optimización en su conjunto podría conducir al abandono de esta aproximación, y todavía haría falta tener otra mejor que proponer en su lugar (Benhamou, 1993). De la misma opinión es Nonacs (1993) quien afirma que **la optimización es una aproximación** para construir modelos, y no un modelo en sí mismo, por lo que la teoría avanzará mejor si se tiene cuidado en producir modelos mejores y más reales.

Como se ha ido viendo a lo largo del texto, las hormigas (y también unos cuantos autores) no siempre están de acuerdo (en su comportamiento) con los modelos y la teoría del aprovisionamiento óptimo. Las estrategias de aprovisionamiento no son siempre estrategias para maximizar únicamente la eficiencia de la alimentación; por ejemplo, los animales pueden obtener su alimento con una eficacia más baja que la teóricamente esperable porque la obtención de energía puede ser menos crítica que la de otro elemento de la dieta, como por ejemplo el nitrógeno (Begon et al. 1988; Davidson, 1998). Es posible que, igual que se ha visto cómo el riesgo de depredación o de mortalidad por estrés térmico afecta al aprovisionamiento, puedan quedar otros factores aún por incorporar a la teoría y a los modelos.

6. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado a mis hijos, Xim y Miquel, y a su madre, Dolors, en un intento de hacerme perdonar todo el tiempo que nunca les he dedicado a ellos y ella y sí a las hormigas. Quiero agradecer a Marcos Méndez la paciente revisión del manuscrito; y a Rocío, Alicia y Antonio Páez su amabilidad e imprescindible ayuda en la obtención de un buen montón de referencias bibliográficas. También a Elena por el cajón izquierdo y las magníficas gráficas. Este trabajo se ha beneficiado de fondos del proyecto de la SGFyPC PB96-0856.

7. BIBLIOGRAFÍA

BARONI-URBANI, C. & NIELSEN M. G., 1990. Energetics and foraging behaviour of the European seed harvesting ant *Messor capitatus*. II. Do ants optimize their harvesting? *Ecol. Entomol.*, **15**: 449-461.

BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R., 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades.* Omega, Barcelona, 886 pp.

BENHAMOU, S., 1993. L'optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **48:** 175-198.

BECKERS, R., DENEUBOURG, J. L. & GOSS, S., 1993. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *J. Insect Behav.*, **6**: 751-759.

BONSER, R., WRIGHT P. J., BAMENT, S. & CHUKWU, U. O., 1998. Optimal patch use by foraging workers of *Lasius fuliginosus*, *L. niger* and *Myrmica ruginodis*. *Ecol. Entomol.*, **23**: 15-21.

BRADSHAW, J. W. S., HOWSE P. E. & BAKER, R., 1986. A novel autostimulatory pheromone regulating transport of leaves in *Atta cephalotes*. *Anim. Behav.*, **34:** 234-240.

BURD, M., 1996. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *Am. Nat.*, **148**: 597-612.

CERDÁ, X., RETANA, J. & CROS, S., 1998. Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Funct. Ecol.*, **12**: 45-55.

CHARNOV, E. L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, **9**: 129-136.

DAVIDSON, D. W., 1978. Experimental tests of the optimal diet in two social insects. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4**: 35-41.

DAVIDSON, D. W., 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.*, **23**: 484-490.

DEJEAN, A. & BENHAMOU, S., 1993. Orientation and foraging movements in a patchy environment by the ant *Serrastruma lujae* (formicidae - myrmicinae). *Behav. Process.*, **30**: 233-244.

DENEUBOURG, J. L., PASTEELS, J. M. & VERHAEGHE, J. C., 1983. Probabilistic behaviour in ants: a strategy of errors? *J. Theor. Biol.*, **105**: 259-271.

DENEUBOURG, J. L., ARON, S., GOSS, S., PASTEELS, J. M. & DUERINCK, G., 1986. Random behaviour, amplification processes and number of participants: how they contibute to the foraging properties of ants. *Physica*, **22D**: 176-186.

FEWELL, J. H., 1988. Energetic and time costs of foraging in harvester ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **22**: 401-408.

FEWELL, J. H., 1990. Directional fidelity as a foraging constraint in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Oecologia*, **82**: 45-51.

FRANKS, N. R., 1986. Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*,**18**: 425-429.

FRANKS, N. R. & FLETCHER, C. R., 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration: *Eciton burchelli* on Barro Colorado Island, Panama. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **12**: 261-270.

FRESNEAU, D., 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Soc.*, **32**: 109-116.

FRESNEAU, D., 1994. *Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale* (*Pachycondyla apicalis*). Thèse d'Etat es-Sciences, Université Paris XIII, 331 pp.

HARKNESS, R. D. & MAROUDAS, N. G., 1985. Central place foraging by an ant (*Cataglyphis bicolor* Fab.): a model of searching. *Anim. Behav.*, **33**: 916-928.

HOLDER-BAILEY, K. & POLIS, G. A., 1987. Optimal and central-place foraging theory applied to a desert harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia*, **72**: 440-448.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O., 1990. *The Ants*. Springer-Verlag, Berlín, 732 pp.

JOSENS, R. B., FARINA, W. M. & ROCES, F., 1998. Nectar feeding by the ant *Camponotus mus*: intake rate and crop filling as a function of sucrose concentration. *J. Insect Physiol.*, **44**: 579-585.

KACELNIK, A., 1993. Leaf-cutting ants tease optimal foraging theorists. *Trends Ecol. Evol.*, **8**: 346-348.

LIGHTON, J. R. B. & BARTHOLOMEW, G. A., 1988. Standard energy metabolism of a desert harvester ant, *Pogonomyrmex rugosus:* effects of temperature, body mass, group size, and humidity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA,* **85**: 4765-4769.

LÓPEZ, F., SERRANO, J. M. & ACOSTA, F. J., 1994. Parallels between the foraging strategies of ants and plants. *Trends Ecol. Evol.*, **9**: 150-153.

MACARTHUR, R. H. & PIANKA, E. R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.*, **100**: 603-609.

MOREHEAD S. A. & FEENER D. H. Jr., 1998. Foraging behavior and morphology: seed selection in the harvester ant genus, *Pogonomyrmex*. *Oecologia*, **114**: 548-555.

NONACS, P., 1990. Death in the distance: mortality risk as information for foraging ants. *Behaviour*, **112**: 23-35.

NONACS, P., 1993. Is satisficing an alternative to optimal foraging theory? *Oikos*, **67**: 371-375.

NONACS, P. & DILL, L. M., 1988. Foraging response of the ant *Lasius pallitarsis* to food sources with associated mortality risk. *Insect. Soc.*, **35**: 293-303.

NONACS, P. & DILL, L. M., 1991. Mortality risk versus food quality trade-offs in ants: patch use over time. *Ecol. Entomol.*, **16:** 73-80.

ORIANS, G. H. & PEARSON, N. E., 1979. On the theory of central place foraging. En: D. J. HORN, R. MITCHELL & G. R. STAIR (eds.) *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State University Press, Columbus, OH: 155-177.

OSTER, G. F. & WILSON, E. O., 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 352 pp.

PIERCE, G. J. & OLLASON, J. G., 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos*, **49**: 111-118.

PYKE, G. H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 523-575.

RETANA, J. & CERDÁ, X,. 1994. Worker size polymorphism conditioning size matching in two sympatric seed-harvesting ants. *Oikos*, **71**: 261-266.

ROCES, F,. 1990. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to the distance from the nest. *Anim. Behav.*, **40**: 1181-1183.

ROCES, F. & NÚÑEZ, J. A., 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Anim. Behav.*, **45**: 135-143.

ROCES, F. & HÖLLDOBLER, B., 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, **97**: 1-8.

ROCKWOOD, L. L. & HUBBELL, S. P., 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia*, **74**: 55-61.

SCHATZ, B., LACHAUD, J. P. & BEUGNON, G., 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **40**: 337-349.

SCHMID-HEMPEL, P., 1984. Individually different foraging methods in the desert ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14**: 263-271.

SCHNEIRLA, T. C., 1971. *Army Ants: a Study in Social Organization*. H. R. TOPOFF (ed.). Freeman, San Francisco, CA, 349 pp.

SHEPHERD, J. D., 1982. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **11**: 77-84.

STEPHENS, D. W. & KREBS, J. R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 248 pp.

SUDD, J. H. & FRANKS, N. R., 1987. *The Behavioural Ecology of Ants*. Blackie, Glasgow, 206 pp.

TRANIELLO, J. F. A., 1988. Variation in foraging behavior among workers of the ant *Formica schaufussi*: ecological correlates of search behavior and the modification of search pattern. En: R. L. JEANNE (ed.) *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects*. Westview Press, Boulder, CO: 91-111.

TRANIELLO, J. F. A., 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.*, **34**: 191-210.

TRANIELLO, J. F. A., FUJITA, M. S. & BOWEN, R. V., 1984. Ant foraging behavior: ambient temperature influences prey selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **15**: 65-68.

WARD, D., 1992. The role of satisficing in foraging theory. *Oikos*, **63**: 312-317.

WEHNER, R., 1987. Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahara desert) and *Ocymyrmex* (Namibia desert). En: J. M. PASTEELS & J. L. DENEUBOURG (eds.) *From Individual to Collective Behavior in Social Insects*. Birkhäuser (Experientia Suppl. 54), Basel: 15-42.

WEHNER, R., HARKNESS, R. D. & SCHMID-HEMPEL, P., 1983. *Foraging Strategies in Individually Searching Ants, Cataglyphis bicolor (Hymenoptera: Formicidae)*. Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, 79 pp.

WEIER, J. A. & FEENER, D. H. Jr., 1995. Foraging in the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex*: are energy costs important? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **36**: 291-300.

WETTERER, J. K., 1990. Load-size determination in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol.*, **1**: 95-101

WETTERER, J. K., 1991. Source distance has no effect on load size in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Psyche*, **98**: 355-359.

WILSON, E. O., 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. *Q. Rev. Biol.*, **28**: 136-156.

WILSON, E. O., 1990. *Success and Dominance in Ecosystems: The Case of Social Insects*. O. KINNE (ed.). Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, 104 pp.