

Integración de actividades en colonias de abejas melíferas

Ciro Invernizzi

Curso

Inteligencia artificial bio-inspirada

2021

Insectos eusociales

20.000 spp.



Eusociabilidad

División de la tarea reproductiva con aparición de castas estériles

Cuidado cooperativo de la cría

Superposición de generaciones adultas

¿A qué se debe el enorme éxito ecológico?

Concentran fuerza y energía en un punto crítico (nido)

- Desde el ambiente una colonia puede considerarse un “superorganismo”.
- Desde adentro la colonia puede verse como una fábrica dentro de una fortaleza.



Colonias de abejas melíferas como un «superorganismo»

Organismos y superorganismos (Moritz & Fuchs, 1998)

- Analogías en estructura
- Analogías en mecanismos evolutivos
- Analogías en principios de organización
- Coordinación por auto-organización y decisiones locales
- Coordinación por retroalimentación e interacciones no lineales
- Coordinación por estructuras de control jerárquico
- **Diferenciación y especialización por división de trabajo**

Castas y división del trabajo

Casta: cualquier conjunto de individuos de un tipo morfológico particular, o grupo de edad, o ambos, que realizan trabajos especializados dentro de la colonia.

- **Castas físicas:** se distingue por su comportamiento y características anatómicas
- **Castas temporales:** se distingue por la edad de los individuos
- **Castas fisiológicas:** se distingue por su estado fisiológico principal que normalmente se encuentra asociado a la anatomía o edad del individuo.

Polietismo: división de trabajo entre los miembros de una colonia

- Polietismo de casta
- Polietismo etario o temporal

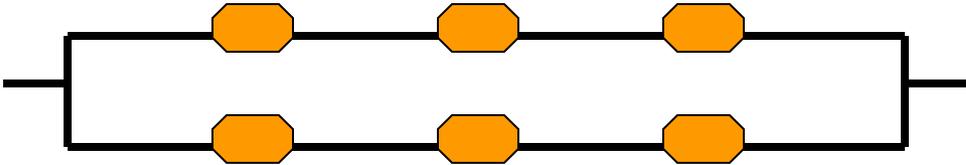
Actividades en paralelo vs. actividades en series

Insectos solitarios



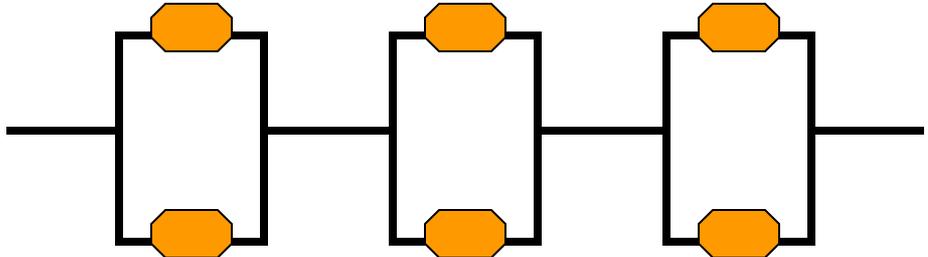
Series
(1 ind., 3 actos)

Insectos comunales



Paralelos-Series
(2 ind., 3 actos)

Colonia de insectos

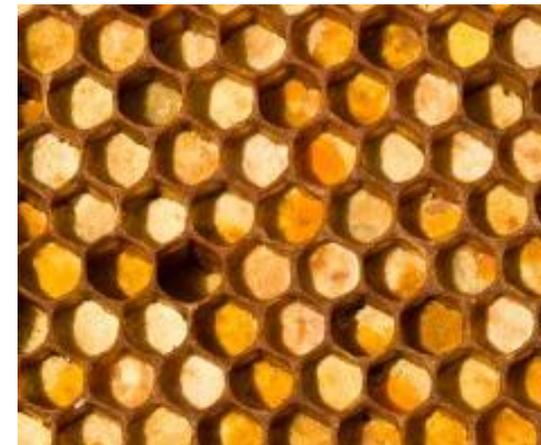


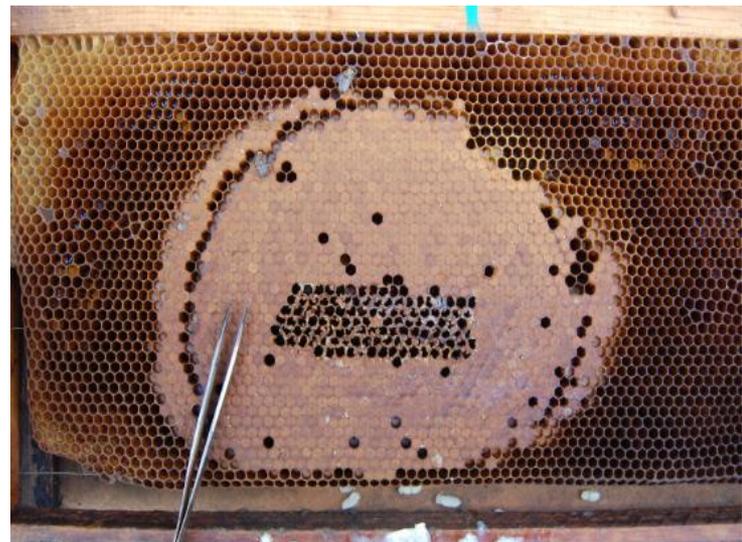
Series-Paralelo
(2 ind., 3 actos)

Repertorio comportamental de insectos sociales vs insectos solitarios

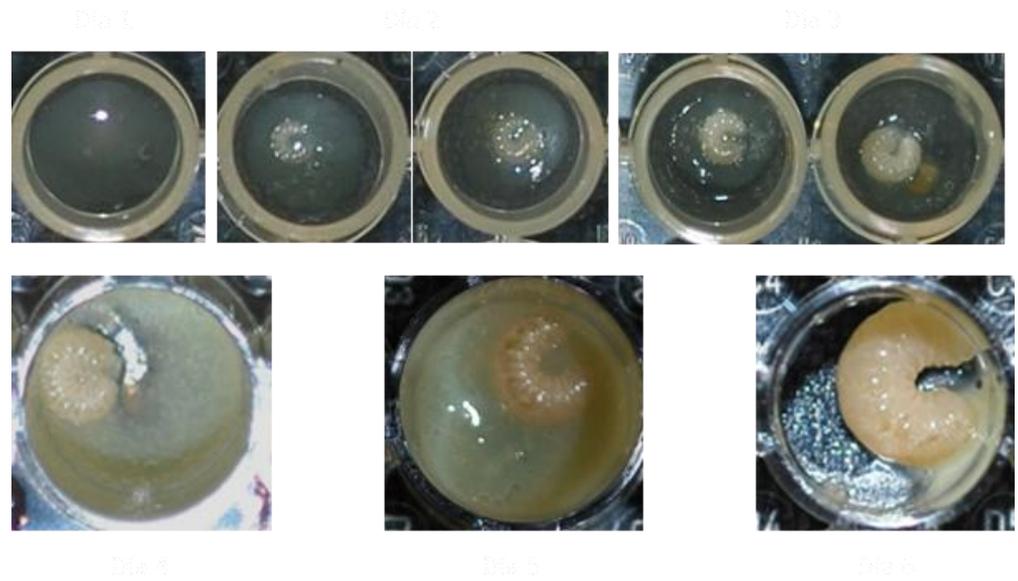
- Simplificación del comportamiento individual
- No existen novedades comportamentales

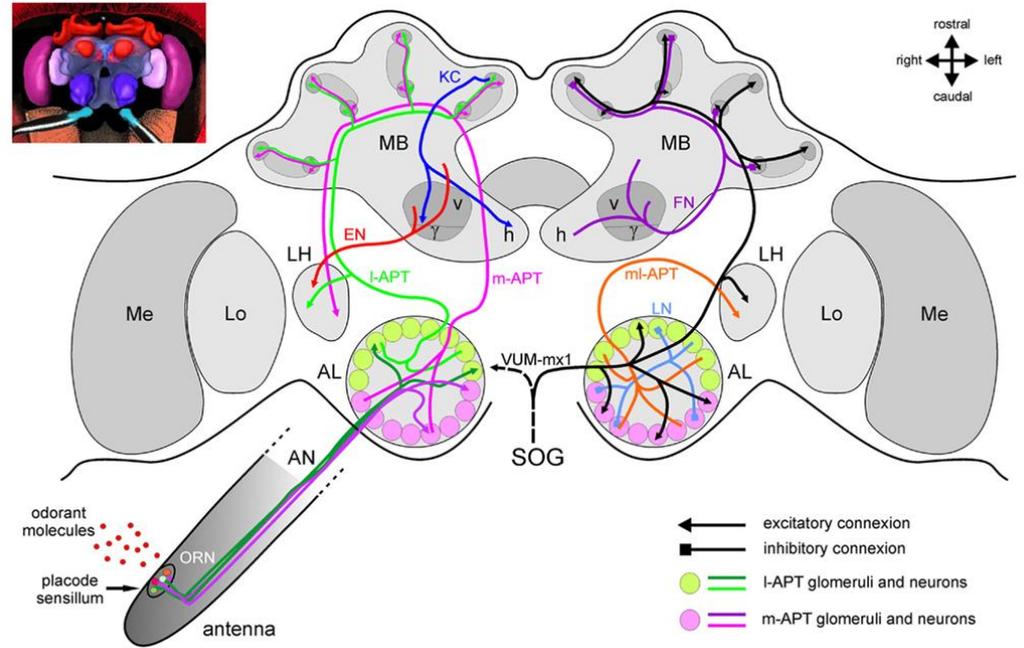
Las abejas melíferas *Apis mellifera*

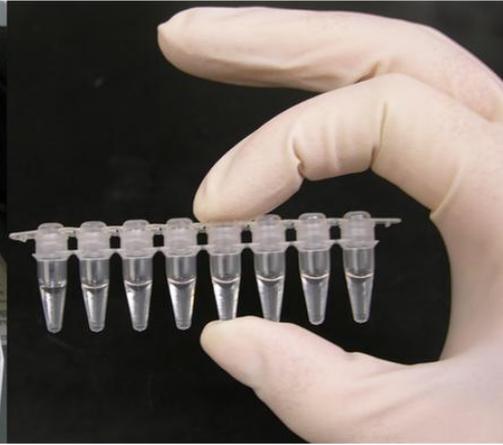












Diferentes comportamientos de las obreras

- Descanso y patrullaje (caminar)
- Limpieza del nido
- Alimentación de las larvas
- Alimentación de la reina
- Construcción de panales
- Manejo del alimento
- Ventilación
- Vigilancia
- Vuelos de orientación
- Danzas de comunicación
- Pecoreo
- Defensa del nido
- Homeostasis
- Robo de miel
- Trofalaxia

Alimentación de las larvas y cuidado de la reina



Construcción de panales



Intercambio de alimento (trofalaxia)



Limpieza del nido



Defensa de la colonia



Protección del nido (propóleos)



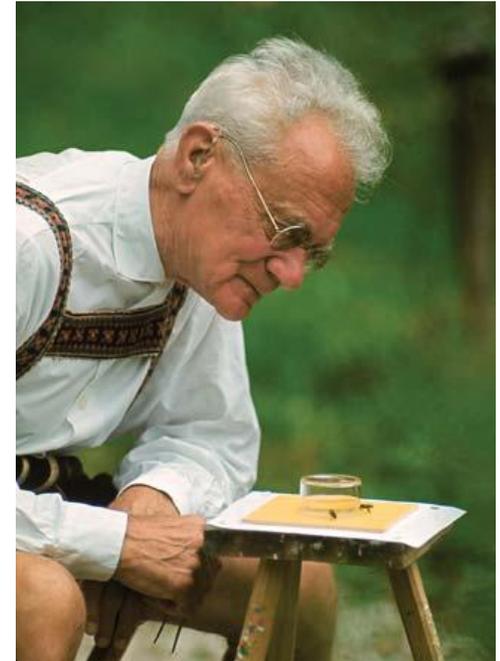
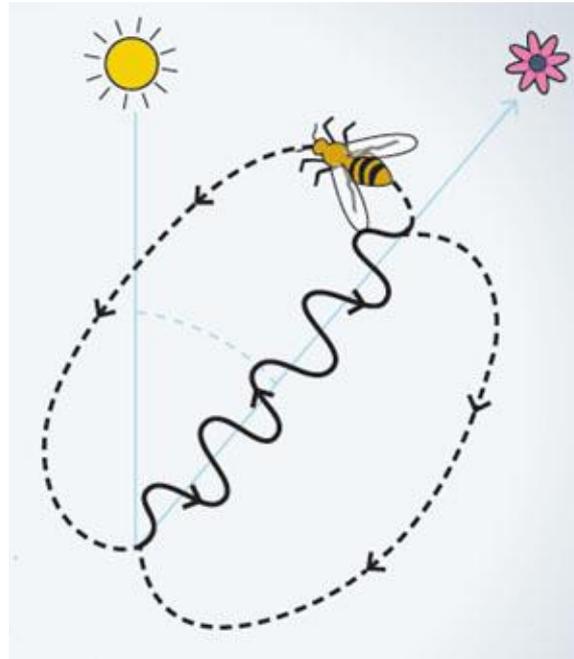
Vigilar entrada de la colmena



Ventilar



Comunicar la localización de un recurso alimenticio



Colecta de polen, néctar, agua y propóleos



Reproducción (enjambrazón)



Características de la división del trabajo

A nivel de la colonia:

- Asociado a morfología, edad y fisiología (ej. glándulas)
- Especialización
- Flexibilidad
- Mayoría de las obreras descansan o caminan

A nivel de los comportamientos individuales:

- Variación en la especialización y nivel de actividades
- Fijación
- Omisión

Evolución del polietismo etario

- 1) Incremento en la eficiencia en la ejecución de las tareas, por tanto la eficacia de la colonia («demografía adaptativa») (Oster & Wilson, 1978).
- 2) Eficacia de la colonia vs inversión en cada obrera. Las obreras cubren el costo trabajando en el nido y dejando para el final las actividades externas (riesgosas) (Jeanne, 1986; O'Donnell & Jeanne, 1995).
- 3) La asimetría en el riesgo entre actividades internas y externas se asocian con la degeneración de los ovarios en las obreras más viejas. Una obrera joven se mantiene en el nido esperando una posibilidad de reproducirse, al envejecer puede mejorar su eficacia inclusiva trayendo alimento a la colonia (West-Eberhard, 1981)



Área alimento

Área de cría



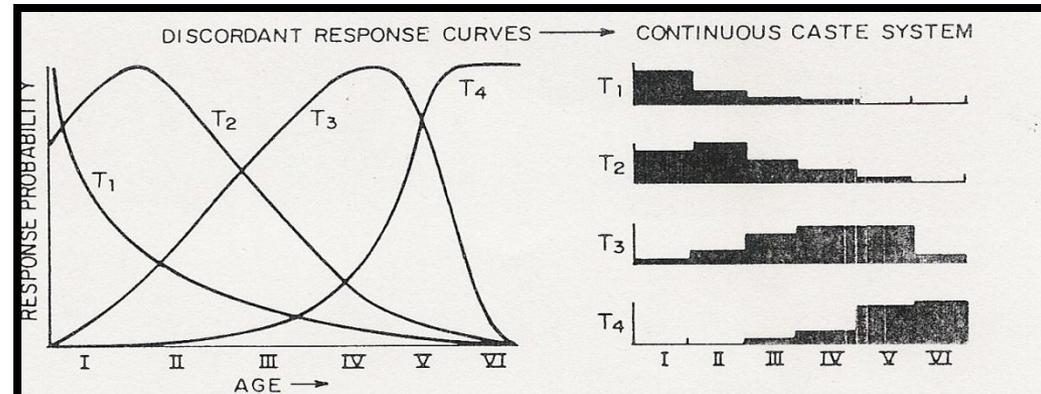
Actividades externas



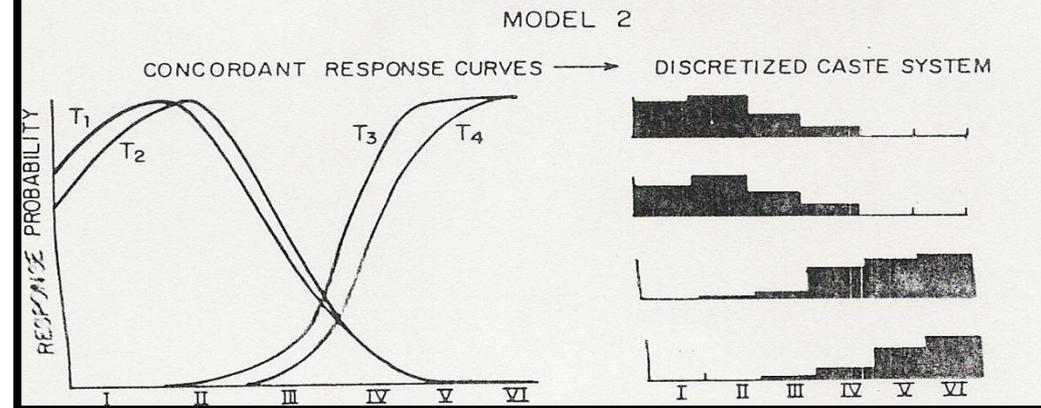
Wilson (1976): en *Pheidole dentata* las obreras de la misma edad realizan varias actividades relacionadas.

Oster & Wilson (1978): Compromiso entre la eficiencia en la realización de una tarea y la eficiencia en la búsqueda de una nueva tarea. Relacionado a la estructura ordenada del nido.

Sistema de castas continuo



Sistema de castas discreto



Actividades de las abejas melíferas a medida que envejecen

Tareas se distribuyen en 5 grupos

Plantea la existencia de 4 castas etarias:

1. Limpiadoras de celdas (0-2 días)
2. Atienden nido de cría (2-11 días)
3. Almacenamiento de alimento (11-20 días)
4. Pecoreadoras (+ de 20 días)

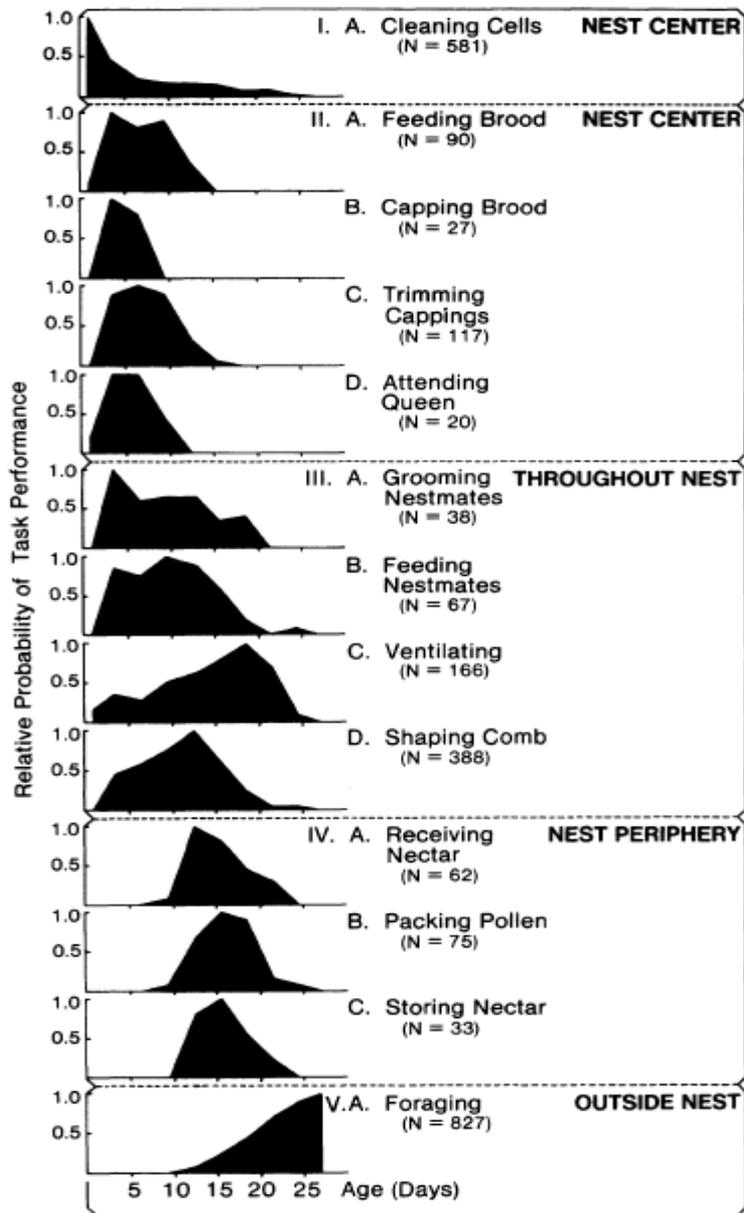
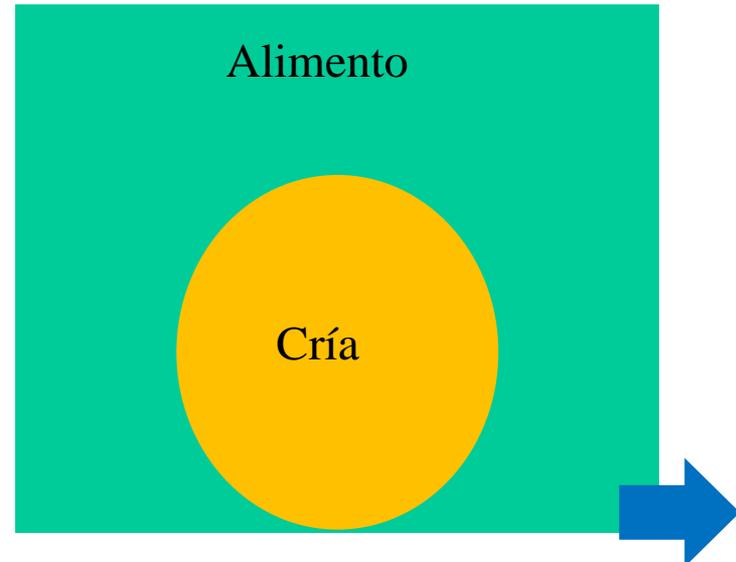


Fig. 1. The curves of relative probability of task performance, for 13 tasks, by workers of different ages. The curves are classified into five groups which are used in defining the age castes

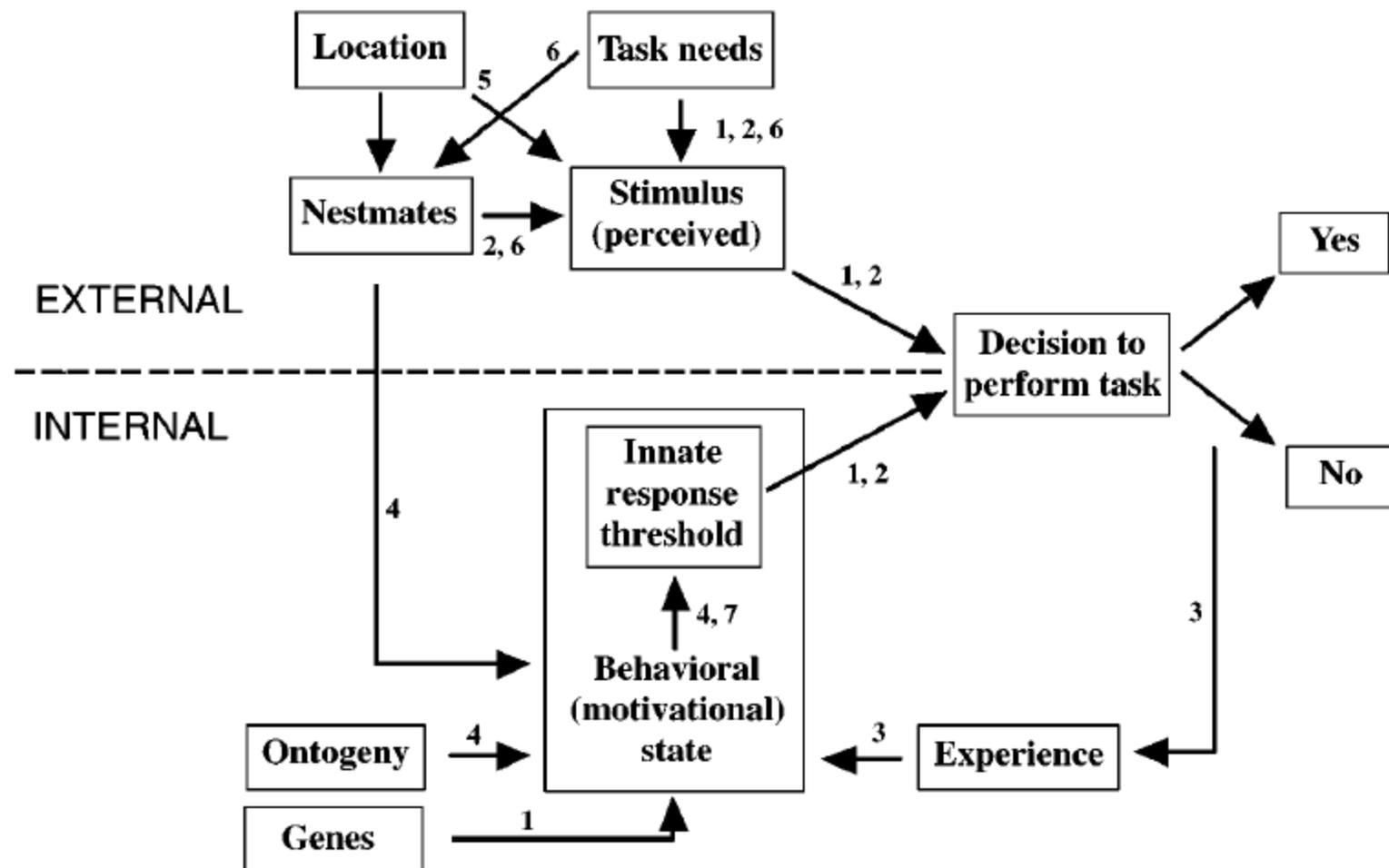


La existencia de castas discretas posiblemente evolucionó a partir de estructura ordenada del nido

Modelos que explican los mecanismos proximales de la división del trabajo en insectos sociales desde el comportamiento individual de las obreras

- **Umbrales de Respuesta**
- **Activador-Inhibidor (Inhibición social)**
- Transferencia de Información
- Auto-Reforzamiento
- **Foraging for Work**
- Modelos de Redes de Distribución de Tareas
- Doble Represor
- Push-Pull

Factors determining task performance



Modelo de Umbrales de Respuesta (Robinson, 1987)

Behav Ecol Sociobiol (1987) 20: 329–338

**Behavioral Ecology
and Sociobiology**
© Springer-Verlag 1987

Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone

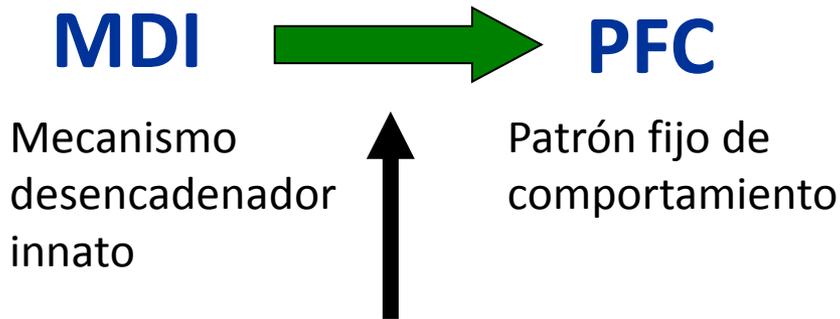
Gene E. Robinson*

Department of Entomology, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA

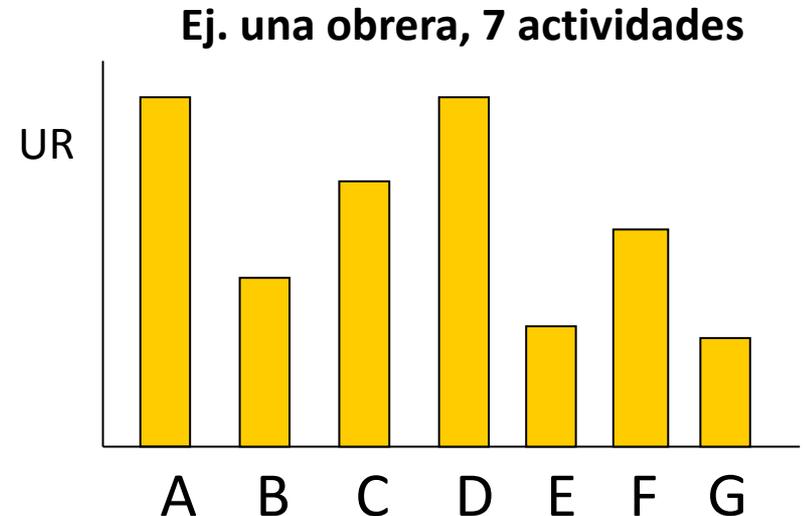
Received August 6, 1986 / Accepted December 25, 1986

Concepto de Umbral de Respuesta

Estímulo-Respuesta caracteriza interacción Individuo-Ambiente

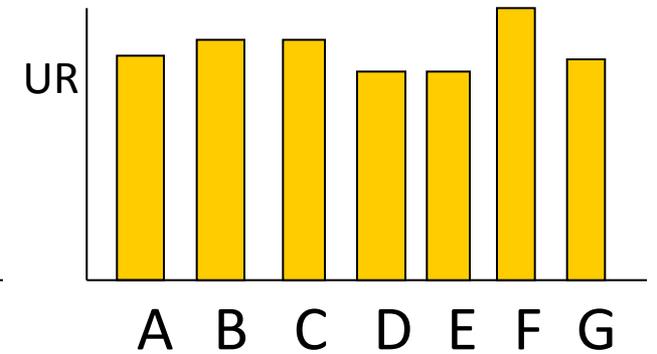
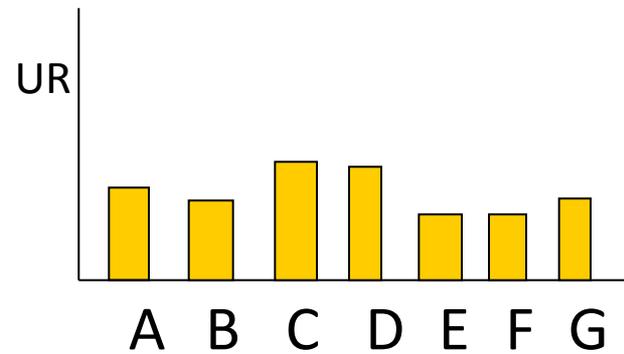
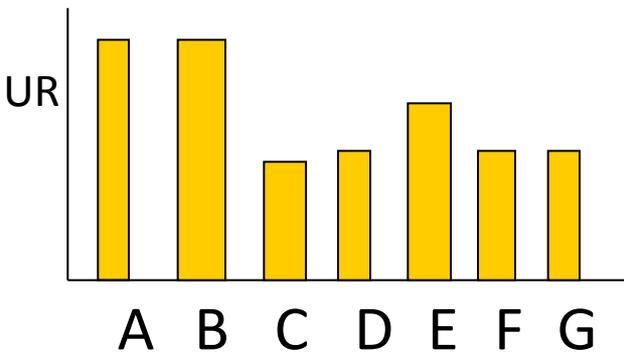
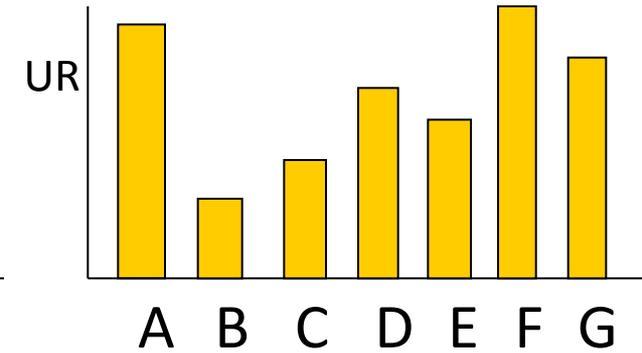
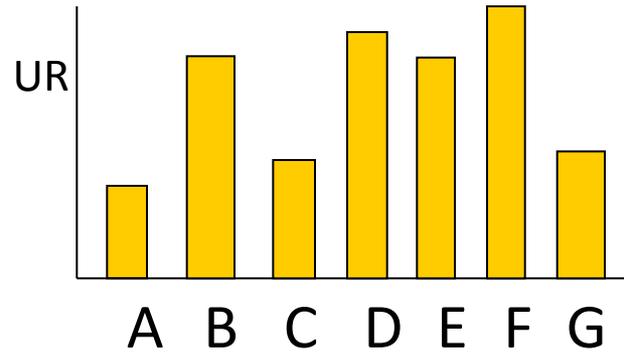
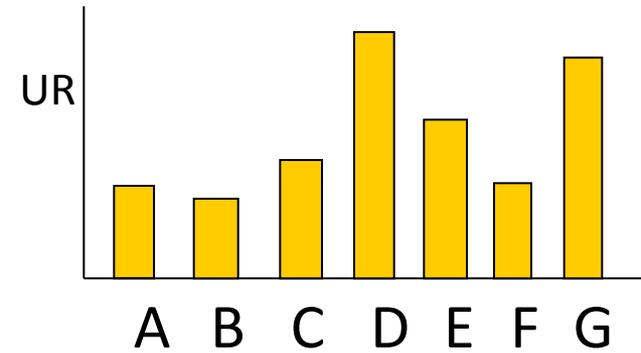


Estímulo Llave o Supraumbral



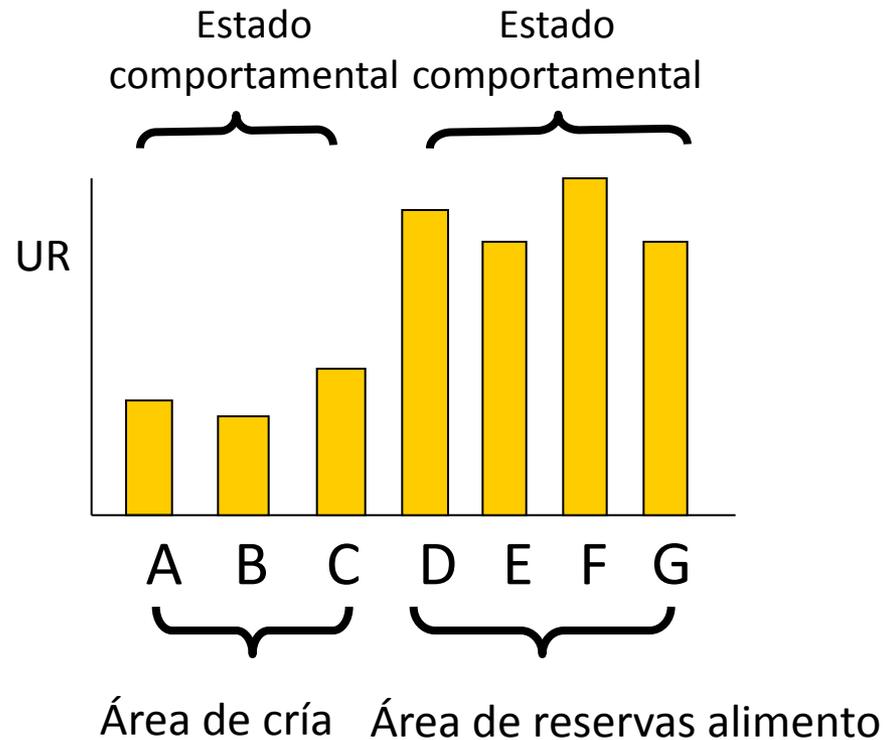
Organización comportamental de la colonia

Distribución de Umbrales de Respuesta en la colonia



Organización comportamental de los individuos

UR: ¿ordenados o independientes?



Flexibilidad a corto plazo: cambios dentro de un estado comportamental

Flexibilidad a largo plazo: cambios entre estados comportamentales

Modelo de UR concilia

- 1) Distribución de actividades dentro de la colonia**
- 2) Flexibilidad**

Explica:

- Especialización y alto nivel de actividad**
- Inactividad**
- Elitismo**
- Idiosincracia**

Distribución de UR y eficiencia de la colonia

ECONOMIA

Nº adecuado de obreras para cada tarea. Se necesita mezcla de UR.

FLEXIBILIDAD

Habilidad para reubicar a las obreras en respuesta a nuevos requerimientos.

Problema: flexibilidad vs. especialización.

Posible solución: plasticidad restringida.

RAPIDEZ

UR bajos, velocidad de respuesta mayor.

SEGURIDAD

Depende de la competencia de las obreras y UR.

Fuentes de variación de los umbrales de respuesta

➤ **Edad**

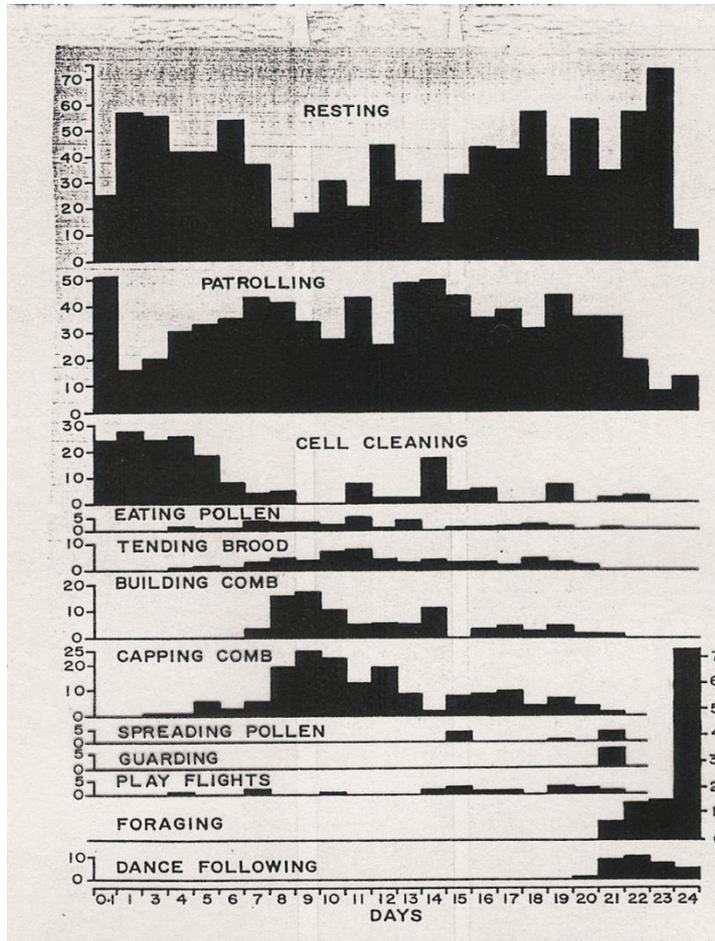
➤ **Genotipo**

➤ **Medida**

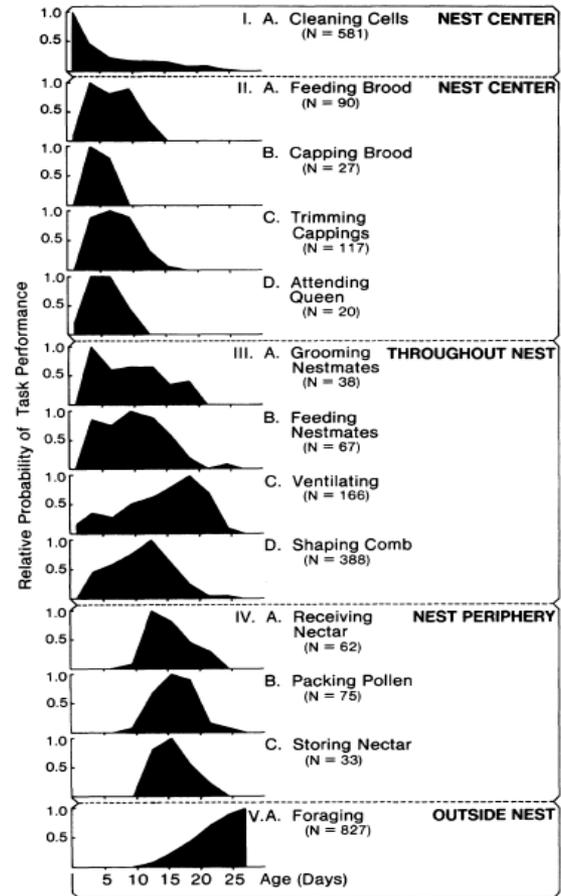
➤ **Experiencia temprana**

➤ **Autoreforzamiento**

Lindauer, 1958



Seeley, 1982



Robinson (1987): Incremento de la hormona juvenil con la edad

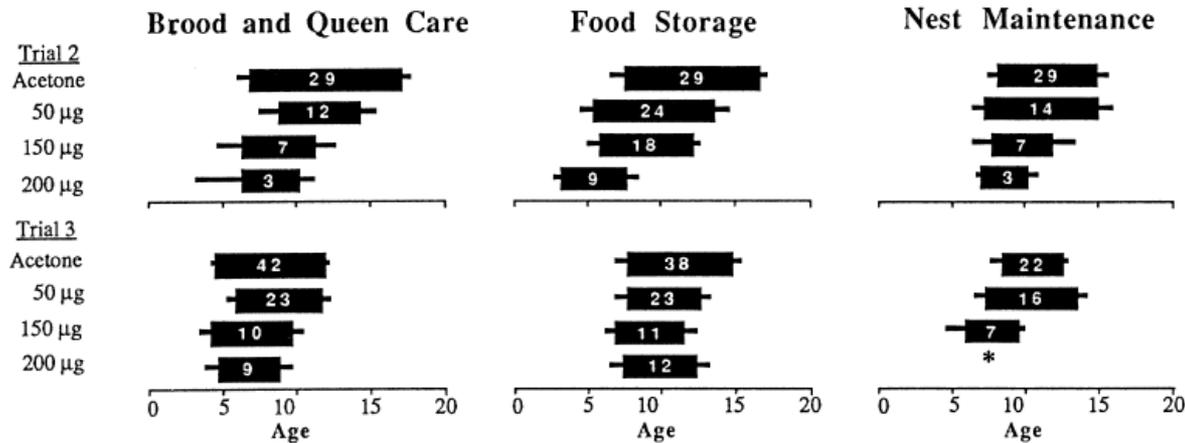


Fig. 1. Effects of methoprene on temporal patterns of nest task performance. The left and right boundaries of each rectangle denote the mean age at first and last performance, respectively, for each task; the small horizontal bar spans the SE and the number in the rectangle is the sample size. The length of each rectangle and its position relative to the age axis depicts the duration and timing of the behavioral phase (* = insufficient data)

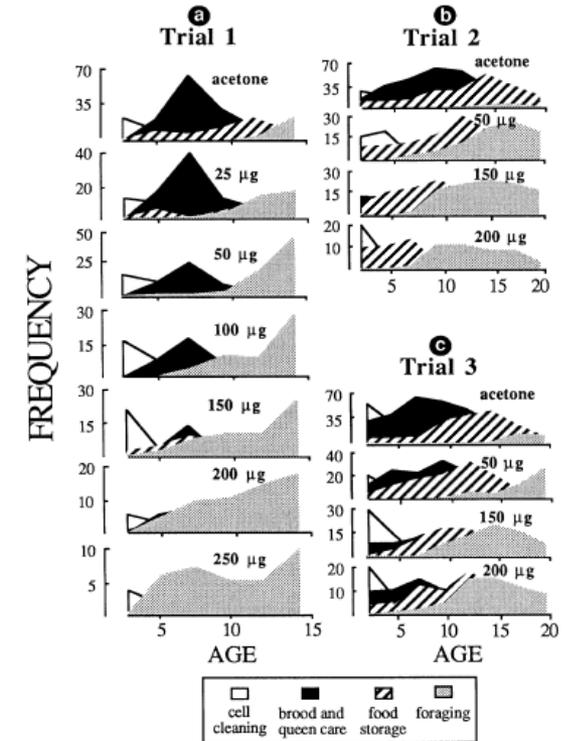


Fig. 3a-c. Effects of methoprene on honey bee temporal caste structure. Chi-square tests revealed significant ($P < 0.05$ to 0.001) dose-dependent differences in the relative apportionment of labor among the four principal tasks at all ages in all trials. Note that the behavioral curves overlap, so some data is hidden. Absolute frequencies declined with increasing doses of methoprene because treated bees initiated orientation and foraging flights at relatively younger ages; this decreased their probability of being observed in the hive and shortened their lifespan (see Robinson 1985)

Polietismo temporal: cambios en los UR a medida que las obreras maduran.

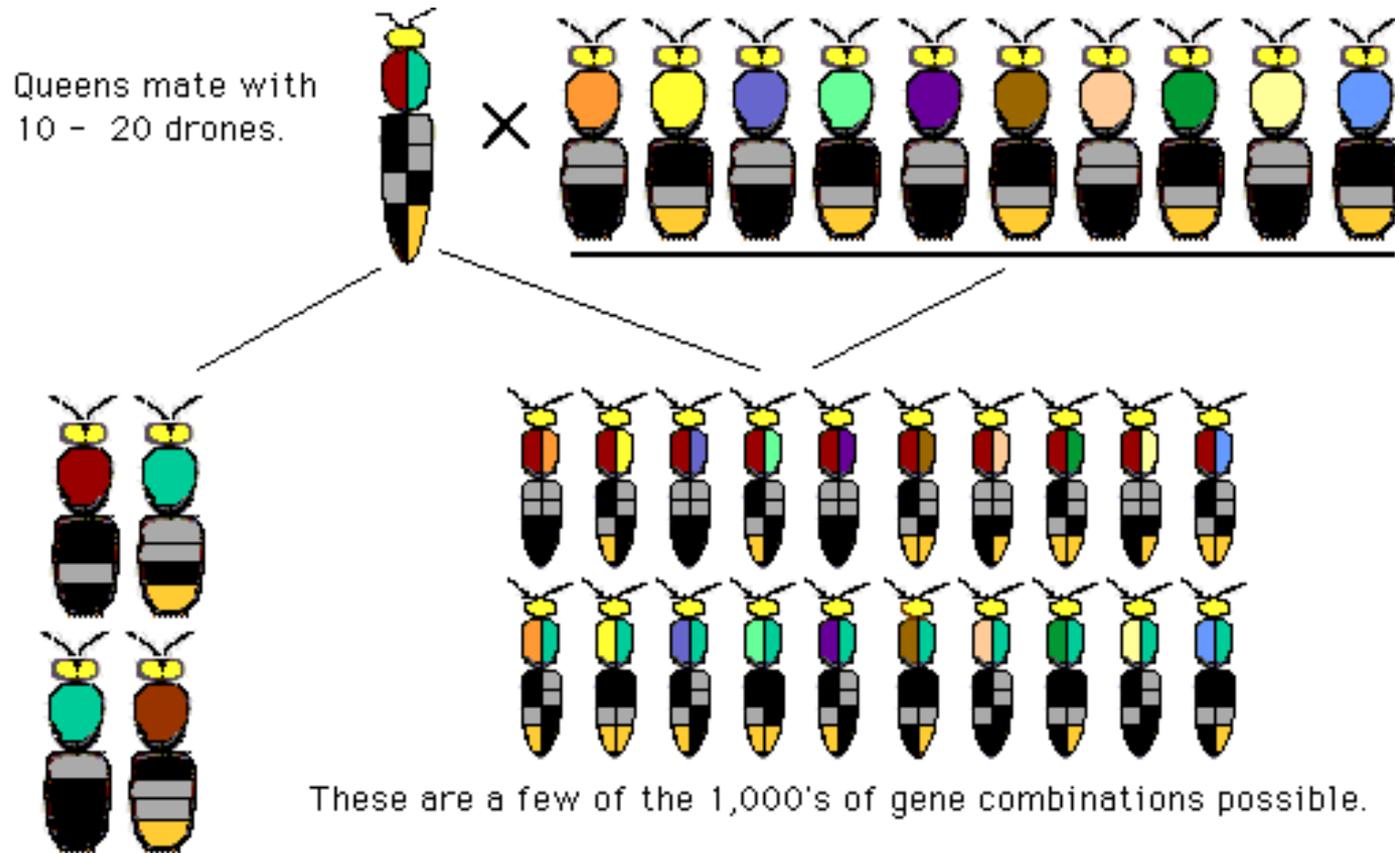
Estrechamente asociado a cambios fisiológicos mediados por la hormona juvenil.

El polietismo temporal obedece a un proceso de desarrollo comportamental

GENOTIPO

Sistema haplodiploide de determinación del sexo

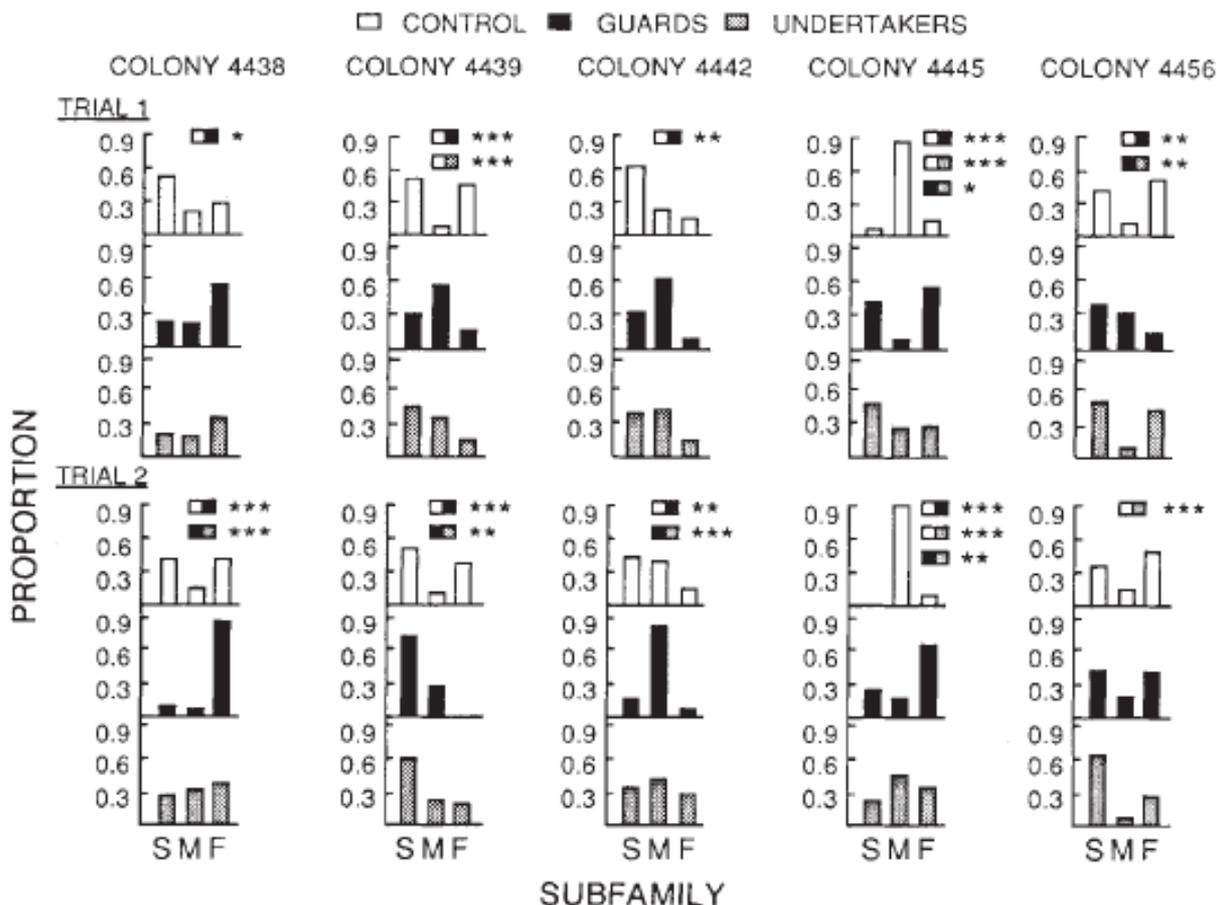
Fecundación múltiple



Genetic determination of guarding and undertaking in honey-bee colonies

Gene E. Robinson & Robert E. Page Jr

Department of Entomology, The Ohio State University,
1735 Neil Avenue, Columbus, Ohio 43210-1220, USA



¿Como beneficia la variabilidad intracolonia a la división de tareas?

- Mejor distribución de actividades
- Ventajas de la dominancia comportamental (genotipos “raros”)
- Presentan fenotipos “promedio” debido a dinámicas “anticaóticas” reduciendo la probabilidad de dar respuestas inadecuadas. Aumenta rango de condiciones que pueden tolerar.

Robert E. Page Jr. · Gene E. Robinson
M. Kim Fondrk · Medhat E. Nasr

Effects of worker genotypic diversity on honey bee colony development and behavior (*Apis mellifera* L.)

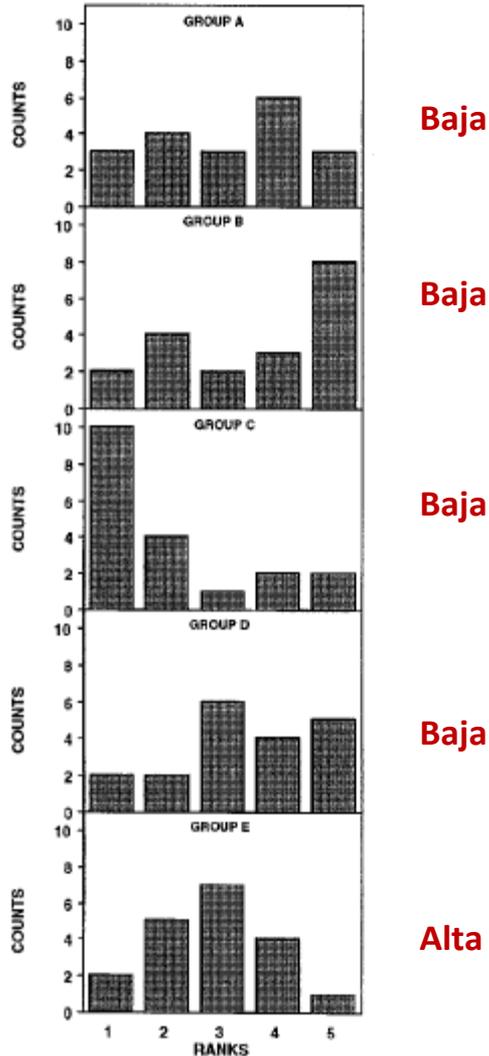


Fig. 1 Frequency distributions of ranks of mean values for 19 variables from colonies in groups A–E. Colonies in groups A–D have low genotypic diversity; colonies in group E have high genotypic diversity

Todas las colonias con reinas superhermanas
Grupos A-D: reinas se inseminan con semen de 4 zánganos provenientes de colonias A, B, C o D.
Grupo E: reina se insemina con semen de 4 zánganos, 1 de cada una de las colonias A, B, C y D

Se registran 19 características sin encontrar mayores diferencias.

Ranking de características de 1 a 5. Colonias con alta diversidad genética presenta fenotipos promedio.

La diversidad genética puede beneficiar a las colonias por disminuir la probabilidad de dar respuestas inadecuadas.

La SN podría favorecer la recombinación en himenópteros sociales

Heredity (2007) 98, 189–197
 © 2007 Nature Publishing Group All rights reserved 0018-067X/07 \$30.00
 www.nature.com/hdy



SHORT REVIEW

Variation in genomic recombination rates among animal taxa and the case of social insects

L Wilfert¹, J Gadau² and P Schmid-Hempel¹

¹Department of Ecology and Evolution, ETH Zürich, Institute of Integrative Biology (IBZ), ETH-Zentrum CHN, Zürich, Switzerland and ²Social Insect Research Group, School of Life Sciences, University of Arizona, Tempe, AZ, USA

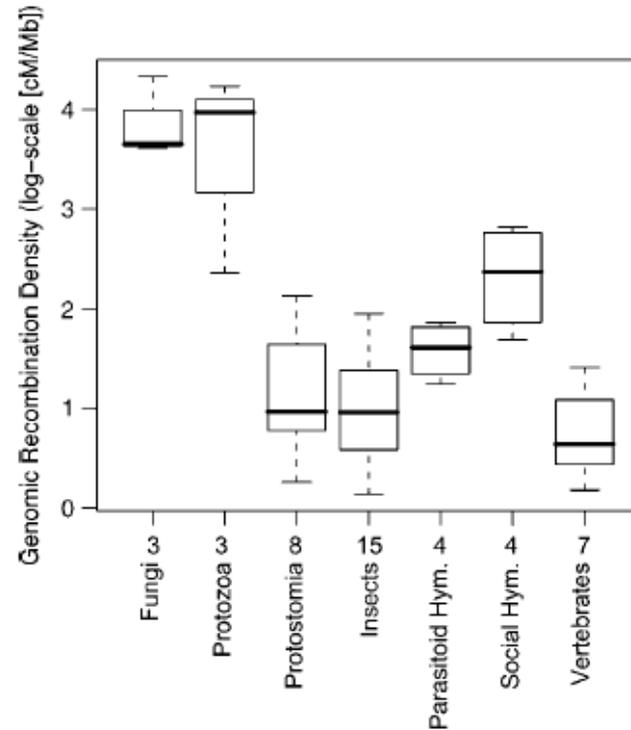


Table 1. Distribution of recombination rates of *A. mellifera*, *D. melanogaster*, *C. elegans*, and humans when compared among windows of different scales

Species	Scale (kb)	Range	Mean	Median
<i>Apis mellifera</i>	125	0–143	28.6 ± 19.3	25.5
	250	0–94	28.7 ± 15	27.1
<i>Drosophila melanogaster</i>	250	0–4	2.3 ± 1.3	2.7
<i>Caenorhabditis elegans</i>	250	0–15	3 ± 2.7	2.4
Human	250	0–6	1.3 ± 0.8	

Letter

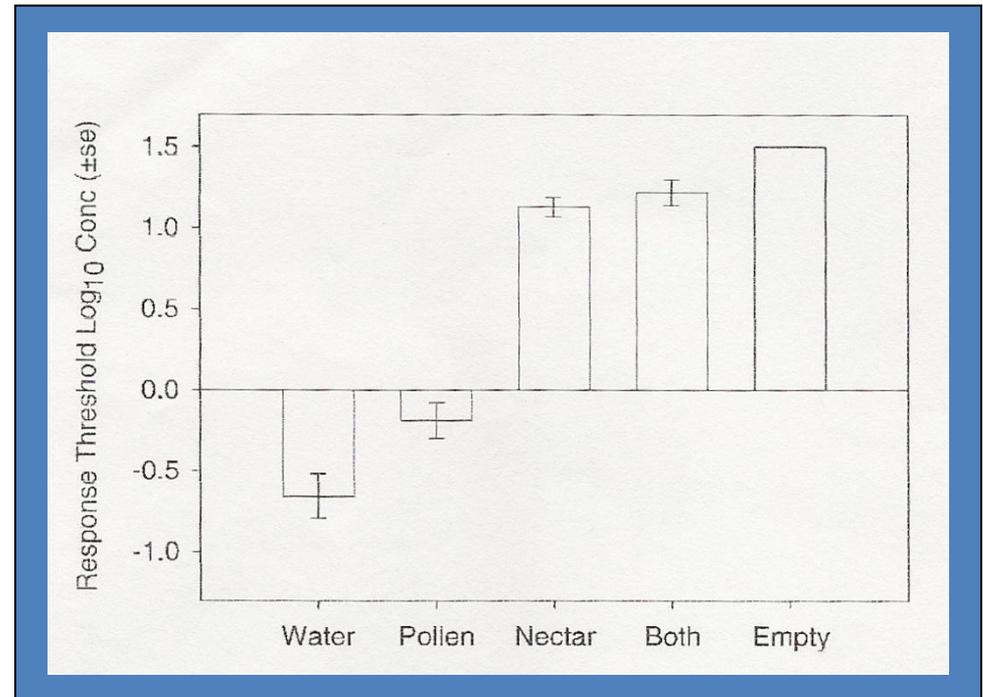
Exceptionally high levels of recombination across the honey bee genome

Martin Beye,^{1,9} Irene Gattermeier,¹ Martin Hasselmann,¹ Tanja Gempe,¹ Morten Schioett,¹ John F. Baines,² David Schlipalius,³ Florence Mougel,⁴ Christine Emore,³ Olav Rueppell,⁵ Anu Sirviö,⁶ Ernesto Guzmán-Novoa,⁷ Greg Hunt,³ Michel Solignac,⁴ Robert E. Page Jr.⁸

Uno de los problemas del Modelo de UR es la dificultad de medir en las obreras la respuesta a diferentes estímulos

Ontogenia comportamental en obreras con diferentes UR frente a pruebas PER (Proboscis Extension Reflex) (Pankiw & Page, 2000)

Miden UR de abejas jóvenes (7 días) a diferentes concentraciones de azúcar. Encuentran que diferencias sensoriales (UR) se asocian a diversas actividad como forrajeras (20 días aprox.)



Modelo Activador-Inhibidor (Inhibición Social)

(Huang & Robinson, 1992)

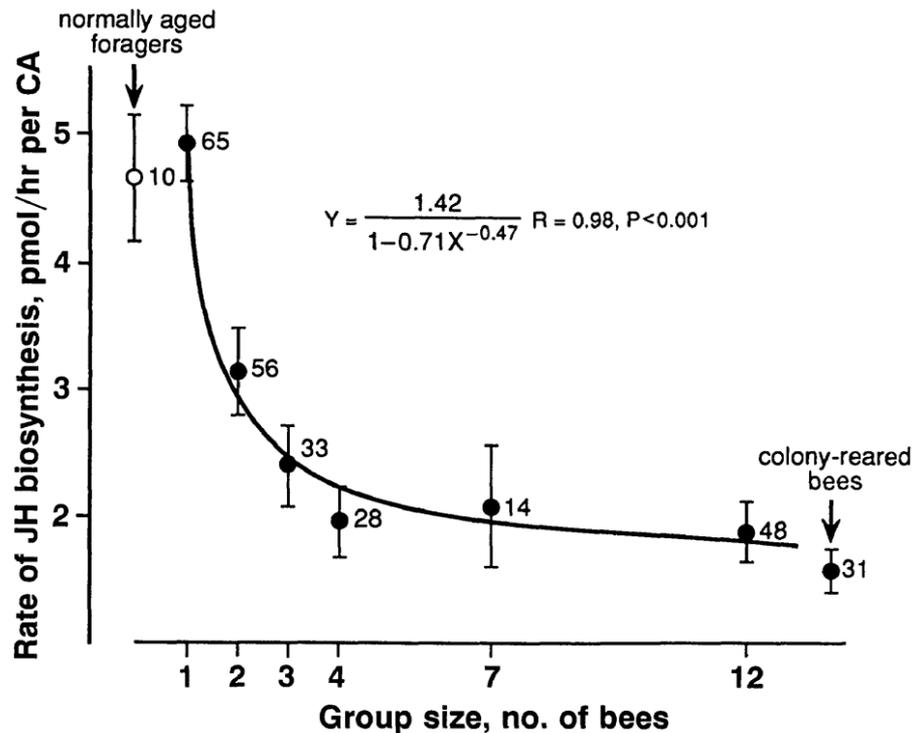
Proc. Natl. Acad. Sci. USA
Vol. 89, pp. 11726–11729, December 1992
Population Biology

Honeybee colony integration: Worker–worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor

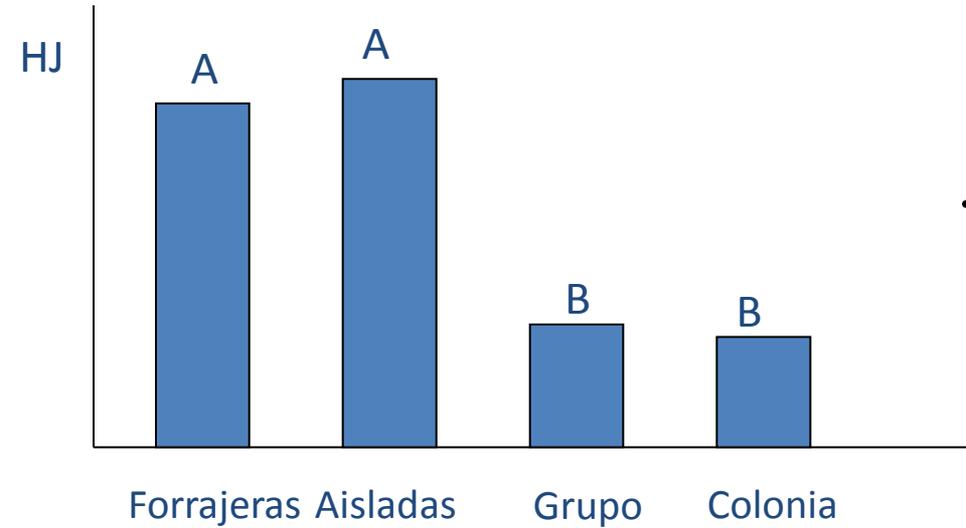
(social organization/juvenile hormone/*Apis mellifera*/ontogeny/information acquisition)

ZHI-YONG HUANG AND GENE E. ROBINSON*

Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89 (1992) 11727

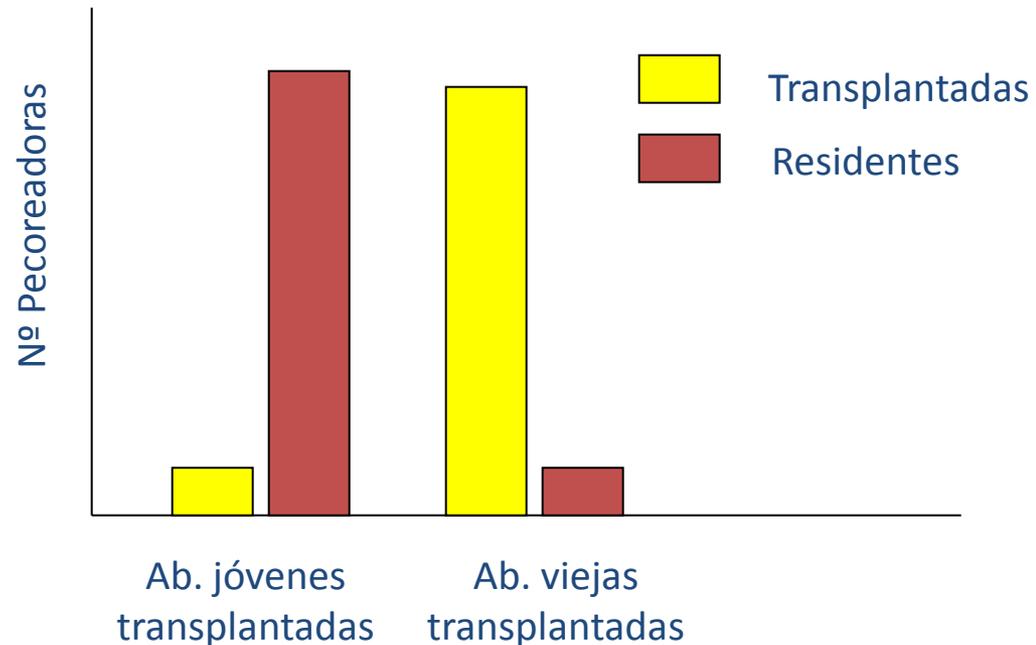


El envejecimiento de las abejas depende de interacciones sociales



Abejas recién emergidas criadas en tres contextos sociales. Se mide HJ a los 7 días. Interacciones con otras obreras retrasan envejecimiento, no inciden factores del nido.

Se transplantan abejas a una colonia formada por una sola cohorte. Se determina el número de forrajeras. Abejas viejas inhiben maduración de abejas jóvenes.

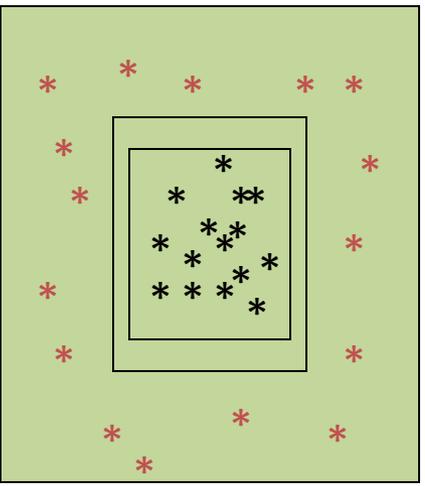


¿Es necesario el contacto directo para que el control social de la maduración?

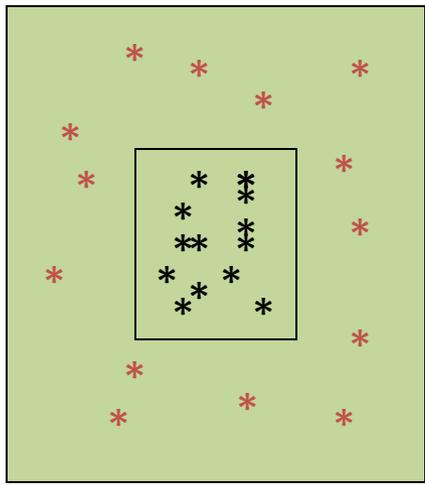
* Abejas de la colonia

* Abejas experimentales

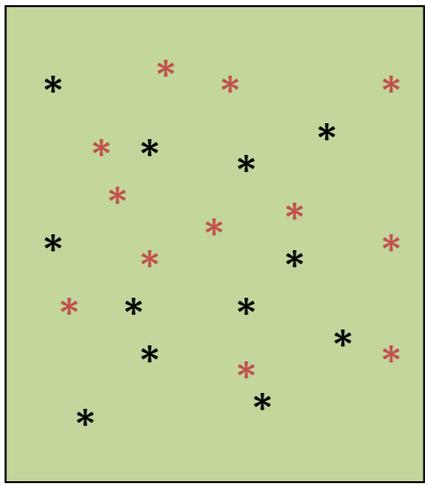
Sin contacto



Con contacto



Con contacto



HJ

>

HJ

>

HJ

El contacto directo entre obreras es imprescindible para inhibir envejecimiento

Modelo Activador-Inhibidor

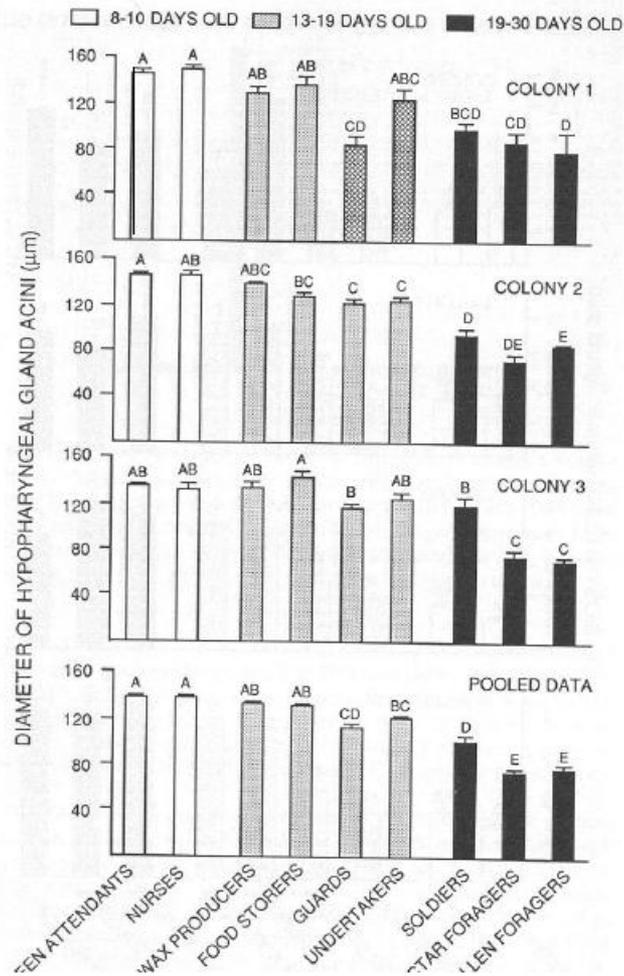
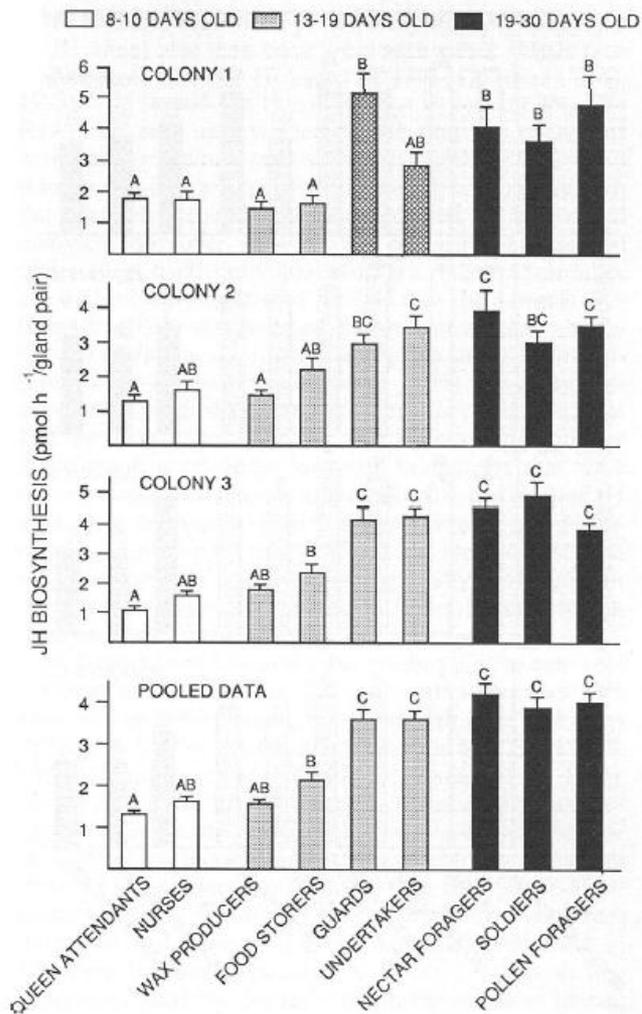
Modelo descriptivo que explica como el desarrollo comportamental de las obreras es influenciado por interacciones sociales. Se complementa con el modelo de Umbrales de Respuesta

HJ: Activador intrínseco que promueve tasa de maduración comportamental. El nivel de HJ aumenta de manera programada con la edad.

Comportamientos o sustancias químicas (¿?): Inhibidor extrínseco producido por las abejas más viejas. Afecta expresión de genes variando UR.

Physiological correlates of division of labor among similarly aged honey bees

Z.-Y. Huang¹, G.E. Robinson¹, D.W. Borst²

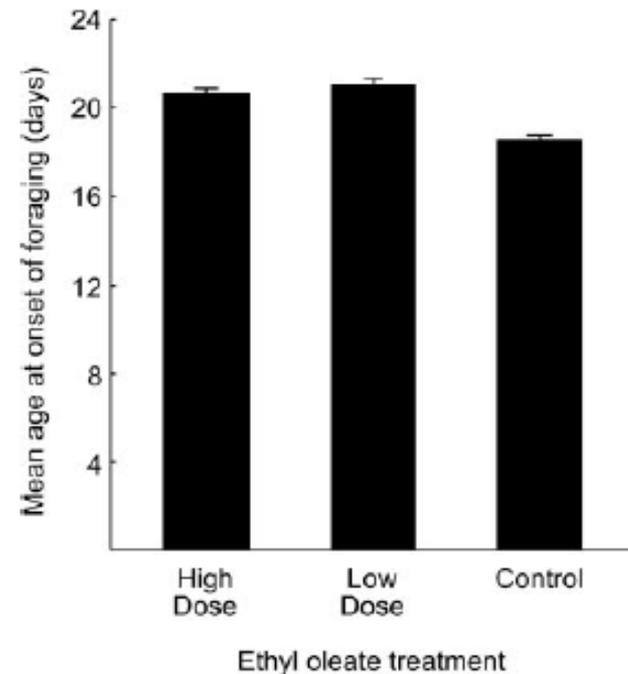
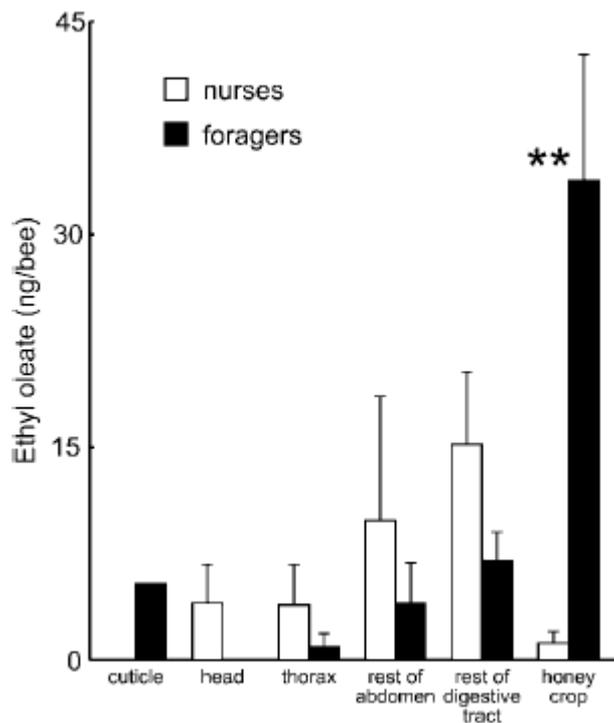


Regulation of behavioral maturation by a primer pheromone produced by adult worker honey bees

Isabelle Leoncini*, Yves Le Conte*, Guy Costagliola[†], Erika Plettner[‡], Amy L. Toth[§], Mianwei Wang[‡], Zachary Huang[¶], Jean-Marc Bécard*, Didier Crauser*, Keith N. Slessor[‡], and Gene E. Robinson^{§||**††}

*Laboratoire Biologie et Protection de l'Abeille, Unité Mixte de Recherche Institut National de la Recherche Agronomique/Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse Ecologie des Invertébrés, Site Agroparc, Domaine Saint-Paul, 84914 Avignon Cedex 9, France; [†]Groupe de Recherche et d'Analyse des Pesticides dans les Produits Alimentaires, Unité Mixte de Recherche Institut National de la Recherche Agronomique/Direction Générale de l'Alimentation, 84914 Avignon Cedex 9, France; [‡]Department of Chemistry, Simon Fraser University, Burnaby, BC, Canada V5A 1S6; Programs in [§]Ecology and Evolutionary Biology and ^{**}Neuroscience and ^{||}Department of Entomology, University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, IL 61801; and [¶]Department of Entomology, Michigan State University, East Lansing, MI 48824

Descubren un inhibidor (Oleato de etilo) en el buche melario de las obreras!!!



El modelo A-I puede explicar:

- i) Diferencias genéticas en el desarrollo del comportamiento: diferencias en la sensibilidad y producción de HJ e inhibidor.
- ii) Cambio normal de actividades con la edad
- iii) Adelantamiento de las actividades: disminución de inhibidor
- iv) Retroceso en el desarrollo del comportamiento: aumento de inhibidor

MODELO FORAGING FOR WORK (FFW): LAS TAREAS DISTRIBUYEN A LAS OBRERAS (Tofts & Franks, 1992)

perspectives

TREE vol. 7, no. 10, October 1992

Doing the Right Thing: Ants, Honeybees and Naked Mole-rats

Chris Tofts and Nigel R. Franks

labour force between the separate tasks on an age-related basis (Fig. 1). This form of organization is called temporal polyethism^{2,5}. It appears that the more elderly ants

Plantean que modelos basados en edad son poco flexibles

FFW: algoritmo

- Las obreras activamente buscan trabajo
- Si encuentran un trabajo lo realizan de forma continua, sin cambiar.
- Si un individuo no encuentra trabajo frecuentemente, cambia de trabajo.
- Para buscar trabajo se mueve en forma azarosa.
- Cuando se traslada en busca de trabajo puede entrar a otra zona del nido.

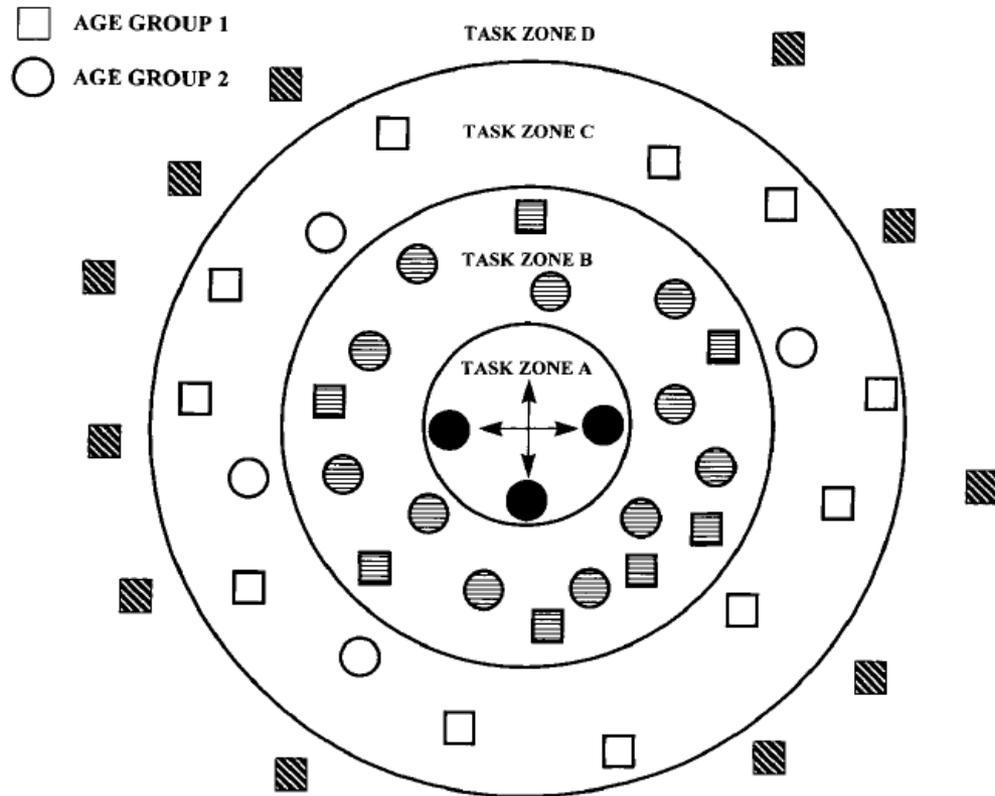


Figure 3. The 'foraging-for-work' model of age polyethism. Workers are represented by circles and squares, task zones by concentric circles. Workers perform whatever task is appropriate for the task zone in which they are currently located. Current occupation is indicated by shade of worker, which is the same for all workers in a task zone, regardless of age. Two age groups are represented. Both age-groups began life in the centrally located Task Zone A. Workers in Age Group 1 (squares) are older than workers in Age Group 2 (circles). Consequently, they have greater representation in the more peripheral task zones. Workers in Age group 2 (circles) are younger than workers in Age Group 1. Consequently, they have greater representation in the more central task zones. The outward directional gradient (arrows) is maintained by workers emerging into the system in the central task zone and dying in the most peripheral zone.

FFW asume:

- Las obreras son generalistas desde punto de vista comportamental (UR=0)
- Los factores que determinan la distribución de trabajo son externos
- Las tareas están ordenadas debido a la estructura ordenada del nido
- Las obreras nacen en una zona central desplazando hacia la periferia a las obreras más viejas

FFW explicaría:

División temporal del trabajo

Movimiento centrífugo de las obreras a medida que envejecen

Críticas a FFW

Flexibilidad demostrada

FFW opera en una sola dimensión. Sin embargo, una obrera puede ser reclutada por una danza realizada en el centro del nido y no en la entrada. Las abejas pueden obtener información sobre las necesidades de proteína en la colonia a través de trofalaxia.

Las termitas *Zootermopsis angusticollis* y las hormigas *Amblyopone pallipes* tienen un nido muy estructurado, sin embargo, no hay polietismo etario.

Restricciones comportamentales (fisiológicas, sensoriales, castas físicas (hormigas) y filogenéticas).

FFW no puede explicar satisfactoriamente la inactividad, la fijación, el aprendizaje y la variabilidad genética.

Anim. Behav., 1997, 53, 214–218



Division of labour and ‘foraging for work’: simulating reality versus the reality of simulations

SIMON K. ROBSON & SAMUEL N. BESHERS

Department of Biology, Boston University

Modelos A-I y FFW: procesos de auto-organización

Auto-organización: es un proceso en el cual un patrón o estructura emerge espontáneamente de una interacción dinámica entre los componentes individuales en un sistema, sin control central o programa de ejecución.

Las decisiones de los integrantes del sistema se basan en información local, y el patrón del sistema (distribución de actividades) es una propiedad emergente.

Independientemente de las condiciones originales, siempre se alcanza un sistema dinámicamente estable.

Patrón emergente: estructura espacio-temporal de la distribución de actividades

Comunicación localización de recursos alimenticios

Danza de zangoloteo o en forma de 8

Lenguaje abstracto

Informa sobre orientación, distancia y calidad de un recurso

En un enjambre indica un sitio para construir el nido



Karl von Frisch

