

MEMORIA Y APRENDIZAJE EN LA ESCOGENCIA FLORAL DE LAS ABEJAS

Memory And Learning In Bees' Floral Choices

MARISOL AMAYA MÁRQUEZ¹, Ph. D.

¹Profesora Asociada, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

mamayam@unal.edu.co

Presentado 1 de noviembre de 2008, aceptado 1 de febrero de 2009, correcciones 7 de julio de 2009.

RESUMEN

Los polinizadores altamente especializados en su dieta, no hacen escogencias florales, ellos visitan un recurso específico siguiendo el dictado de la información almacenada en sus genes. En contraste, para la abeja social *Apis mellifera* una escogencia floral implica, la toma de una decisión, usualmente con criterio económico, basada en información aprendida y almacenada en alguna forma de memoria. Aunque existen numerosos estudios y modelos sobre la escogencia floral en abejas, la gran mayoría de éstos, han derivado sus conclusiones a partir de condiciones temporalmente fijas de la interacción. Muy pocos estudios han abordado la dinámica propia del contexto ecológico, en el cual el mercado floral de las abejas cambia con las estaciones del año y con los patrones diarios de anthesis floral. Este cambio en la disponibilidad de especies florales enfrenta a los polinizadores, a realizar escogencias secuenciales acerca del alimento a explotar. En este trabajo abordo el tema del forrajeo secuencial en parches florales heterospecíficos, enfocándome en el uso que la abeja melífera hace de la información previamente aprendida en un contexto, cuando se enfrenta a la explotación de alimento en un contexto ecológicamente diferente. He realizado experimentos sobre escogencia floral simulando las condiciones de cambio del paisaje floral, exponiendo abejas individuales de *A. mellifera* a decidir sobre cuales especies forrajear en cada parche. Los resultados indican que la abeja invierte en procesos de aprendizaje en un muestreo inicial, pero una vez almacenada la información, utiliza una pieza de la información previamente aprendida (color) para explotar parches florales heteroespecíficos siguiendo una imagen de búsqueda de color. En esta revisión discuto situaciones biológicas de la interacción planta-abeja, las cuales apoyan la idea que en la naturaleza el uso de imágenes de búsqueda de color por parte de abejas sociales puede ser más común de lo que hasta ahora se ha pensado. Beneficios y costos se derivan de este comportamiento.

Palabras clave: Memoria y aprendizaje en abejas, imagen de búsqueda, escogencia floral, forrajeo heteroespecífico, *Apis mellifera*.

ABSTRACT

Pollinators highly specialized in their diet do not make food choices by means of cognitive processes; they just follow the dictate writing in their genes. Contrary, for the social bee *Apis mellifera* a floral choice implies to make a decision, usually following an economic criterion, based on information acquired from the environment and stored in some form of memory. Although there are numerous studies and models about floral choice in bees, most of them have derived their conclusions from 'static' conditions of the interaction. Rarely those studies have considered the dynamics of the ecological context, in which seasonality and daily rhythms in floral anthesis change the floral market for the bees. The change in flower species composition faces the pollinators to make sequential choices about what plant species to exploit in each case. In this paper I enter the subject about sequential foraging on heterospecific floral patches, focusing on the use that the bee *A. mellifera* makes of the information previously learned in a context, when the same bee face food exploitation in a completely different ecological context. I have done some experiments simulating two different floral patches, and exposing individuals of *A. mellifera* to decide about what floral resource to forage in each patch. The results indicate that the bee initially samples alternatives and they do invest on cognitive process to learn about the best flower species, but once this information is stored in the bee's memory, the bee takes a piece of the learned information (color), to use it as a search image while exploiting heterospecific floral patches. In this paper I discuss biological situations, which support the idea that in nature the use of a color search images by social bees, can be more common than it was thought initially. Cost and benefits are derived from this behavior.

Key words: Memory and learning in bees, search image, floral choice, heterospecific foraging, *Apis mellifera*.

INFORMACIÓN Y ESCOGENCIA FLORAL EN LA INTERACCIÓN ABEJA-PLANTA

La organización ecológica de la interacción planta-abeja es el resultado de los procesos de escogencia floral a nivel individual. La especialización floral por parte de las abejas, incluso si ésta es sólo temporal, resulta crítica para la estabilidad de la interacción. El beneficio que las plantas con flores derivan de la fidelidad floral exhibida por los polinizadores es obvio, no así las causas últimas que han seleccionado dicho comportamiento. Las abejas siguen una trayectoria de forrajeo especializado en una sola especie no con el fin de prestar un servicio eficiente de cruzamiento genético a las plantas, en vez de ello las abejas deben obtener un beneficio sobre su eficacia biológica para que el comportamiento de fidelidad floral haya evolucionado. Darwin, 1876, fue el primero en vislumbrar un beneficio económico para las abejas que mostraban fidelidad floral, debido a que éstas podían visitar las fuentes de néctar más rápidamente de lo que lo harían si cambiaran de especie constantemente. Actualmente sabemos que, excepto en el caso de especies altamente especializadas en su alimento o de respuestas contextuales, las abejas toman decisiones florales con base en un criterio económico, desarrollando constancia floral como resultado de procesos de aprendizaje y memoria, que ocurren si el espectro sensorial de las abejas les permite encontrar un recurso y luego

determinar si éste es suficientemente valioso para su explotación (Menzel, 2001).

El mercado floral de las abejas cambia con las estaciones y con los patrones diarios de antesis floral, este último fenómeno conocido desde Linneo y Berger, 1756, genera diversidad en las opciones florales que el polinizador encuentra en las diferentes horas del día. El cambio en la disponibilidad de especies florales enfrenta a los polinizadores a realizar nuevas elecciones acerca del alimento a explotar en cada situación. Las predicciones derivadas de los diferentes modelos de escogencia floral son excluyentes acerca del comportamiento que el polinizador debería tener ante una nueva situación de forrajeo: (1) por un lado, los modelos de escogencia óptima del alimento reconocen una mayor eficacia biológica para aquellos insectos nectarívoros que puedan discriminar entre opciones y seleccionar las especies florales con mayor producción dentro del mercado floral (Stephens y Krebs, 1986). Esta visión predice la habilidad permanente por parte de las abejas de aprender nueva información, discriminar y escoger las especies florales que provean el mayor rendimiento energético en cada contexto ecológico. (2) Por otro lado, adquirir, almacenar y recordar información es un proceso biológico costoso para el organismo (Johnston, 1982; Dukas, 1999), imponiendo un límite a la cantidad de información utilizada en las decisiones alimentarias. La restricción para aprender acerca de nuevas especies florales puede ser causada por: (a) limitación en la capacidad de la memoria, en donde sólo se puede aprender acerca de nuevos recursos si se reemplaza la información previamente codificada (Lewis, 1986; Waser, 1986); (b) una alta tasa de cambio ambiental que conduce a la rápida desactualización de la información aprendida (Stephens y Krebs, 1986; Kerr y Feldman, 2003); (c) la formación de imágenes de búsqueda basadas en piezas discretas de información acerca de las flores (Heinrich, 1975; Dukas y Wasser, 1994; Goulson, 2000); (d) incapacidad energética para mantener el alto metabolismo del tejido nervioso (Atwell y Laughlin, 2001); (e) limitaciones sensoriales que le impiden a un individuo localizar el recurso (Spaethe y Chittka, 2003). Esta visión predice que la abeja no aprenderá en cada contexto ecológico toda la información acerca de las nuevas especies florales, debido a que la información previamente aprendida en otro parche de flores, creará un proceso de interferencia con los nuevos procesos de adquisición. En este trabajo abordé el tema del forrajeo secuencial en parches florales heteroespecíficos, i.e. compuestos por diferentes especies de flores, enfocándome en el uso que la abeja *Apis mellifera* hace de la información aprendida previamente en un contexto, cuando ésta se enfrenta a la explotación de alimento en un contexto ecológicamente diferente.

MODELOS DE ESCOGENCIA FLORAL

La escogencia floral de las abejas ha sido modelada teniendo en cuenta aspectos económicos, cognitivos, contextuales, y genéticos. Estos factores se superponen en mayor o menor medida dando lugar a interacciones insecto polinizador-planta muy diversas, las cuales van desde los casos de alta especialización entre dos especies hasta las redes altamente entramadas de especies generalistas. Desde la perspectiva genética sabemos que hay un componente heredado que afecta las preferencias florales de las diferentes especies de abejas (Menzel, 1985). Sin embargo, la visión que predominó incluso hasta la década de los ochenta, de los insectos visitando las flores

en respuesta únicamente a la información ancestral codificada en sus genes, comportándose como simples máquinas de instinto (Mayr, 1974), ha sido ampliamente superada por la visión que incorpora un componente cognitivo en el proceso de la escogencia floral. Los casos de especialización planta-polinizador del tipo 1:1 son escasos. La naturaleza tiende a promover sistemas de interacciones generalizados antes que especializados, y esto hace que los polinizadores requieran del uso de información aprendida para la explotación de los recursos florales.

La arquitectura cognitiva de los polinizadores está estrechamente vinculada con el modelo de maximización de la toma neta de energía, este último establece que un predador (polinizador) escogerá y se especializará en la presa (especie floral) que le devuelva la mayor ganancia calórica neta entre las opciones disponibles. El modelo matemático explícitamente asume que el predador posee las capacidades cognitivas para discriminar entre presas (Stephens y Krebs, 1986). Estos modelos de dieta óptima han extrapolado sus predicciones más allá de las ganancias calóricas, estableciendo que el forrajeador buscará optimizar el factor que tenga un mayor efecto sobre su eficacia biológica (energía neta, adquisición de nutrientes específicos, minimización de tiempo de exposición: a los predadores o a condiciones climáticas desfavorables). En el contexto de la polinización, las especies de angiospermas fragmentan el mercado floral, y debido a que el beneficio derivado de cada especie floral depende de numerosas variables (morfología floral, tipo y cantidad de recompensa), se asume que el polinizador tendrá las capacidades cognitivas para discriminar entre especies florales. El color de las flores en sí mismo no predice la calidad del recurso ofrecido, pues las angiospermas han evolucionado linajes de plantas que exhiben el mismo color floral, pero difieren entre sí en cuanto a las recompensas ofrecidas y a la arquitectura floral, esta última con implicaciones directas sobre el tiempo de manipulación floral (*ht*). Este razonamiento implica que la decisión óptima del polinizador se basará en la información total de las flores. En contraste, la hipótesis de la imagen de búsqueda predice que el predador (polinizador) no utilizará toda la información sobre la presa (flor), sino que utilizará fragmentos de información que le ayuden a detectar las presas dentro del paisaje.

La imagen de búsqueda es una hipótesis muy parecida a lo que en psicología se conoce como atención selectiva. El modelo original plantea que la imagen se utiliza para detectar presas que han permanecido crípticas; una vez la presa ha sido detectada por el predador, éste desarrolla rápidamente una imagen de búsqueda que le permite incrementar la tasa de detección de la presa y por lo tanto su eficiencia de forrajeo (Tinbergen, 1960). En el contexto de la interacción abeja-flor resulta un poco extraño pensar que las flores son crípticas para los polinizadores, especialmente cuando la biología de la polinización tradicionalmente ha reconocido en los síndromes florales adaptaciones de las plantas, para atraer a los vectores de polen. Existe sin embargo, alguna evidencia indicando que las abejas podrían hacer uso de imágenes de búsqueda (Dukas y Wasser, 1994; Goulson, 2000) y que en efecto tan extraño como parece, las flores podrían ser crípticas para los polinizadores (Endler, 1981; Goulson, 2000). Las predicciones sobre la arquitectura cognitiva de un polinizador que usa imágenes de búsqueda para escoger las flores que visita, son muy distintas de las planteadas por la teoría del forrajeo óptimo. Por ejemplo, si la abeja usa una imagen de color, las diversas especies

de plantas con flores que fragmentan el mercado floral, quedan reunidas bajo una misma condición. Así, no se tendrá tres especies de flores violetas dentro del paisaje, sino una sola categoría: las flores de color violeta. Claramente esta estrategia de uso de la información tiene implicaciones sobre las redes de polinizadores y plantas con flores.

FORRAJEO EN PARCHES FLORALES CAMBIANTES: ¿LA ABEJA MELÍFERA DISCRIMINA ENTRE ESPECIES FLORALES O USA IMÁGENES DE BÚSQUEDA?

En parches de flores artificiales que contenían dos variedades de color: azul y amarillo, realicé un experimento usando dos parches florales que difirieron entre sí, en: su localización geográfica, la hora del día en que estaban disponibles para los polinizadores, y la composición de sus especies florales; inicialmente la variación de las flores radicó en su aroma floral. El experimento tuvo tres tratamientos, que se refieren a las condiciones del parche, en Trat.I las flores presentan las mismas condiciones y ofrecen la misma recompensa, en Trat.II se entrena al color que ofrece la mayor recompensa, y en Trat. III las recompensas de las flores vuelven a ser iguales para confirmar la retención de información por el color aprendido. En el análisis se incluyó la variable tipo de forrajeador, la cual fue una categoría asignada a cada individuo con base en la preferencia de mostrada durante las primeras visitas florales. Esto con el fin de evaluar si la escogencia inicial de color determina la trayectoria de forrajeo restante. Los resultados de este experimento mostraron un efecto significativo del tipo de forrajeador, pero no del entrenamiento, ni del tratamiento (Amaya-Márquez, 2007). Las abejas que en una primera visita escogieron amarillo continuaron visitando flores amarillas pese a que en el tratamiento II del experimento, el color alternativo ofrecía una mayor recompensa. Del mismo modo, aquellas abejas que en su primera visita se posaron y visitaron una flor azul, continuaron con una trayectoria de forrajeo en azul, sin importarles, que en la fase de entrenamiento las recompensas diferían entre las variedades de color. Adicionalmente, las abejas persistieron individualmente en la fidelidad al color escogido en la mañana, cuando forrajearon en el parche floral de la tarde. Con el propósito de incrementar la diferencia entre los parches florales de la mañana y de la tarde se aumentaron las diferencias entre las especies florales de cada parche, cambiando no sólo su aroma sino también su forma. Estos cambios en la morfología floral implicaron un tiempo de manipulación diferente para la extracción del néctar, y consecuentemente tenían un efecto sobre la ganancia energética neta que la abeja podía obtener de una visita. Las abejas de nuevo exhibieron constancia floral individual al color, sin tener en cuenta consideraciones energéticas; y adicionalmente persistieron en favorecer el mismo color, durante la actividad de forrajeo en especies de flores diferentes disponibles en el parche la tarde (Amaya-Márquez, 2007).

En otro grupo de experimentos cambié las variedades de color presentes en los parches florales, utilizando flores azules y flores blancas. Los resultados mostraron un efecto significativo del entrenamiento y del tratamiento, pero no del forrajeador. En este caso las abejas forrajearon azarosamente con respecto al color floral, siempre que cada variedad de color ofreciera la misma recompensa. Pero, cuando una de las variedades de color producía más néctar (tratamiento II), las abejas eran capaces de reconocer su color y desarrollar preferencia floral por éste (Amaya-Márquez, 2007). Lo que resultó interesante del comportamiento de la abeja melífera cuando se la

expuso a forrajear en parches de flores diferentes a las de la mañana, es que no discriminó entre alternativas; las abejas simplemente visitaron las flores que tenían el mismo color de las especies florales que durante la mañana habían producido más néctar. Los resultados obtenidos en el parche floral de la mañana son coherentes con la teoría del forrajeo óptimo. Es decir las abejas evalúan alternativas y escogen la mejor. No ocurrió lo mismo con los resultados obtenidos en el parche disponible en las horas de la tarde. En este último caso, las abejas hicieron uso de una imagen de color aprendida en la mañana, pese a que variables críticas para el reconocimiento de una flor (aroma y forma floral) habían sido modificadas. Este comportamiento llevó a las abejas a incurrir en errores de escogencia floral, sugiriendo que en algunos casos para los polinizadores puede ser más costoso aprender nueva información que forrajear haciendo escogencias sub-óptimas. Los resultados presentados anteriormente provienen de experimentos realizados en parches de flores artificiales. Sin embargo, numerosos aspectos sobre la historia natural de la interacción abeja-planta, son coherentes con la idea que el uso de imágenes de color por parte de las abejas sociales puede ser común en la naturaleza.

ECOLOGÍA COGNITIVA: ¿QUÉ ESTRATEGIAS DE USO DE LA INFORMACIÓN SON FAVORECIDAS POR LA SELECCIÓN NATURAL?

El vínculo entre el componente cognitivo y la explotación de recursos por parte de los animales, ha estimulado la emergencia de una nueva ciencia: la ecología cognitiva. Esta es una ciencia aún en formación, que se nutre de saberes tan diferentes como: la psicología, la etología, la biología evolutiva, la ecología, la botánica, y las matemáticas (Chittka y Thomson, 2001). Busca las causas últimas de la evolución de arquitecturas cognitivas adaptadas ¿Por qué y cómo evolucionan? Por qué han sido favorecidas ciertas formas de procesamiento de la información? Estas preguntas se hacen más interesantes cuando se tiene en cuenta el costo de la información. ¿Qué factores balancean la ecuación entre las ventajas de poseer un sistema cognitivo capaz de adquirir, almacenar, mantener y recordar información permanentemente, y los costos que conlleva procesar dicha información? Siendo la ecología cognitiva una ciencia nueva, aún no tiene respuestas concluyentes para estas preguntas. Se requieren más estudios, de donde sin duda emergerán principios generales aplicables a todos los sistemas cognitivos presentes en los diferentes linajes del reino animal, pero es la biología particular de las especies y la plasticidad fenotípica de los individuos la que permitirá ir entendiendo el valor adaptativo de las diferentes formas en que los animales conocen y procesan información. Como una contribución hacia la búsqueda de ese conocimiento, me permito discutir los potenciales beneficios y costos derivados del uso de una imagen de búsqueda de color, por parte de las abejas que forrajear en un paisaje cambiante.

VALOR ADAPTATIVO DEL USO DE IMÁGENES DE BÚSQUEDA DURANTE EL FORRAJE DE LAS ABEJAS

La formación de una imagen de búsqueda de color en la abeja melífera durante la explotación secuencial de parches florales heterospecíficos ha sido evidenciada en estudios con parches de flores artificiales (Amaya-Márquez, 2007). Si en efecto este comportamiento es exhibido por las abejas en condiciones naturales, otros

organismos deben haberse “enterado” de ello antes de nosotros. En particular las plantas con flores, las cuales han compartido al menos 80 millones de evolución con las abejas podrían proveernos alguna pista. En efecto la polinización por engaño al polinizador, ha evolucionado en numerosos linajes de angiospermas. Al menos 7.500 especies, 63 géneros, y 32 familias de plantas reciben el servicio de la polinización cruzada sin pagar los costos de dicho servicio, es decir, sin producir recompensa (Renner, 2006). Se ha ilustrado que la habilidad para engañar ocurre por mimetismo batesiano, en el cual la planta engañosa (mimético) exhibe el mismo color floral que la planta productora (modelo). Este mimetismo basado en el color de la flor, apoya la idea de un uso indiscriminado de color como criterio de búsqueda por parte de las abejas, y evidencia que en efecto estos insectos polinizadores cometen errores de escogencia, de otra manera este sistema de polinización no podría haber evolucionado (Gumbert y Kunze, 2001). Otros estudios han reportado que las abejas pueden confundir especies de plantas debido a la similitud en el color de las flores (Waser, 1986; Chittka *et al.*, 1997; Kunze y Gumbert, 2001). De otra parte las angiospermas anuncian el estado de longevidad floral con cambios de color. Las flores de la misma especie al cambiar de color con la edad, se salen del espectro de búsqueda del polinizador, dejando temporalmente de hacer parte del universo de los polinizadores. Esto le permite a las plantas mantener un condicionamiento positivo sobre los polinizadores para que visiten únicamente a las flores productoras que requieren polinización, evitándoles reiteradas visitas a flores envejecidas que ya no producen recompensa. En esencia, la estrategia honesta de anunciar con cambios de color, el recurso que se puede hallar en una flor, se convierte en un mutualismo entre la planta y la abeja: por un lado la planta mantiene “enganchadas” a las abejas para obtener servicios de polinización, y por otro lado la abeja incrementa su eficiencia de forrajeo por inflorescencia visitando únicamente aquellas flores productoras. El comportamiento observado de los forrajeadores en los experimentos que realicé tiene una similitud con el comportamiento reportado para la abeja melífera utilizada en la agricultura, llamado “apego a la cosecha” (Free, 1970), en el cual cada forrajeador restringe sus visitas a un solo tipo de flor. Inicialmente, se pensó que era el resultado de la distribución de los cultivos en parches, pero los intentos de producir híbridos entre variedades de color en cultivos de alfalfa fallaron pese a que un gran número de abejas se localizaron en cajas relativamente pequeñas y las variedades de flores estaban entremezcladas (Hanson *et al.*, 1964). Las abejas visitaron ambas variedades, pero sólo el 2% de las semillas fueron híbridos. Igual se ha reportado en cultivos de repollas de Bruselas y coles (Johnson y Morgan, 1970; Faulkner, 1971; Faulkner, 1974; Free y Williams, 1973; Free y Williams, 1983) y en comunidades naturales de plantas (Grant, 1949; Grant, 1950; Bateman, 1951).

Otros compañeros evolutivos de las abejas son sus predadores. Si las angiospermas explotan el uso que las abejas hacen de una imagen de búsqueda de color para obtener servicios de polinización, sus predadores, principalmente las arañas, también lo harán. En efecto las arañas, particularmente del grupo de los Thomysidae emboscan a las abejas en las flores. Para ello toman un patrón de coloración que las camufla en la flor (Fig.1a; Fig. 1b). Otras arañas predadoras de abejas en vez de acechar tienden redes; estas redes cuando son coloreadas semejan a las flores



Figura 1. Abejorros (*Bombus* sp.) capturados por Arañas en las flores que visitaban: (a) La araña (Thomisidae) estuvo camuflada, tomando la misma coloración de amarillo que presentan las flores de esta planta (Asterácea), (b) La araña (Thomisidae) se camufla con colores blanco y violeta en su cuerpo, semejando el color de las flores (Verbenácea).

cercanas (usualmente color amarillo) capturan más abejas que aquellas telarañas sin color. La información que he presentado indica que el uso de una imagen de color, no es un concepto derivado de experimentos de laboratorio, sino un fenómeno con resonancia en condiciones naturales. Este aparente desatino biológico lleva a plantearse una pregunta: ¿Cuáles son las bases biológicas que pueden haberle dado algún valor adaptativo al uso de una imagen de búsqueda de color por parte de las abejas para forrajear en un paisaje floral cambiante? La respuesta no es obvia debido a que el uso de la imagen de color para escoger las flores conlleva a las abejas a cometer errores que se pagan con un alto costo biológico para éstas.

Los errores causados por el uso de la imagen de color pueden ser de dos clases: escogencias florales sub-óptimas, o muerte por un predador. Para un individuo de la abeja social *A. mellifera* estos dos costos son atenuados debido a que otros individuos de la colonia están forrajearando simultáneamente, es decir el destino de la colonia no va a depender del error de una forrajeadora, máxime cuando las obreras no son fértiles. En contraste, un evento de depredación sobre una hembra de una especie solitaria, o sobre una hembra fundadora de una abeja social (e.g. *Bombus*) en la etapa donde se encuentran aprovisionando sus respectivos nidos, llevaría la aptitud biológica de estos individuos a un valor de cero. Los errores en escogencia floral que llevan a una explotación sub-óptima del alimento pueden tener un efecto grande en la aptitud biológica de las hembras de abejas solitarias, las cuales tienen que hacer la tarea de valorar los recursos que explotan. Para estos individuos la cantidad de energía obtenida diariamente como resultado del forrajeo determina si la abeja permanecerá con vida un día más. En contraste, para la abeja melífera el uso de una imagen de búsqueda de color parece ser una forma muy útil de procesar información, especialmente para las forrajeadoras reclutadas a parches específicos de flores. En principio, las reclutas no deberían valorar el recurso, pues este trabajo es realizado previamente por las abejas exploradoras, las cuales reclutan abejas a recursos abundantes; para competir con otras colmenas o nidos la eficiencia de recolección debe incrementarse. En contraste, el uso de una imagen de color podría ser inadecuado para abejas que siguen rutas de forrajeo

(*trap-liners*), especialmente si en la trayectoria de forrajeo la abeja encuentra especies florales con diferente color. En las abejas solitarias o en abejorros (*Bombus*) las hembras fundadoras de la colonia alternan tareas de recolección de polen y néctar, recursos que usualmente se recolectan de diferentes especies de plantas.

Otros factores de la biología de las abejas que podrían explicar por qué el uso de imágenes de búsqueda de color aprendidas individualmente, han sido favorecidas por la selección natural son: (1) el número de presas sobre las que se valora la eficacia biológica de un predador (polinizador). En el caso de un león, éste habrá tenido éxito si logra cazar una cebra en un día, mientras que la abeja melífera puede visitar entre 50 y 500 flores en un día. Una abeja forrajeando puede encontrarse con una flor cada 0,14 s (Chittka *et al.*, 1999). Si la abeja en cada uno de estos encuentros evocara toda la información acerca de la flor antes de decidir si posarse en ella, y visitarla o no, el efecto sobre la tasa de toma de alimento sería negativo. Cada 0,14 s la abeja no tendría tiempo de recordar toda la información sobre las diferentes variables que representan una flor (tamaño, color, aroma, localización, entre otras). En este caso usar una sola pieza de información (e.g. color) como guía de búsqueda y decisión podría tener efectos positivos en la tasa de forrajeo. (2) Las abejas son polinizadores voladores, es decir el encuentro con sus flores lo hacen en pleno movimiento. Se sabe que hay un compromiso biológico entre la capacidad de ver y el movimiento, a mayor movimiento mayor ceguera. Por lo tanto la discriminación de especies sería muy costosa bajo esta condición biológica, pues la abeja tendría que mantener un vuelo sostenido para detallar la especie floral.

La relación costo beneficio resultante del uso de imágenes de color variará según la sociabilidad de la abeja, y del estado en que se encuentre su colonia. Para el caso de la abeja social, o cualquier otra especie que reclute compañeras a las fuentes de alimento, el valor funcional del uso de una imagen de búsqueda disminuirá en la fase de exploración, muestreo y valoración de alternativas, pero incrementará en la fase de explotación del recurso, particularmente si se explotan recursos abundantes. Este punto es de interés para la discusión, porque los resultados de mis experimentos mostraron la coexistencia, en el mismo individuo y en la misma especie, de estos dos modos de uso de la información. Para muchos animales la explotación de los recursos alimentarios oscila entre muestreos y explotación. El tiempo que deben dedicarle a cada una de estas fases estará expresado como una estrategia evolutivamente estable (EEE) la cual optimizará la explotación del parche floral. En otras palabras el costo energético de forrajear utilizando una imagen de búsqueda dependerá de la tasa de cambio ambiental. Si la tasa de cambio es baja, la probabilidad de encontrar la misma especie floral en el paisaje floral es alta, y en este caso sería económico explotar el alimento siguiendo imágenes de búsqueda innata o aprendida; los errores de escogencia quedarían diluidos por la prominente presencia de la planta la planta “blanco” en el paisaje. (i.e. abundancia). Pero si la tasa de cambio ambiental es alta, entonces el uso de una imagen de búsqueda se torna en un anacronismo ecológico, y la memoria de dicha imagen en una restricción cognitiva que impide optimizar la ganancia energética.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia y a la Universidad de Tulsa por ser las escuelas en las que se gestaron los estudios e ideas presentados en este trabajo. Al profesor Harrington Wells por haber guiado el trabajo original y la discusión de estas ideas. A Guiomar Nates-Parra por haberme invitado a preparar y presentar este trabajo en el IV Encuentro Colombiano Sobre Abejas Silvestres. A André Riveros por los valiosos comentarios al manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- AMAYA-MÁRQUEZ M. Learning and Memory in Bees: An Ecological Perspective. A Dissertation Approved for the Discipline of Biology. Graduate School, University of Tulsa. Tulsa, Oklahoma; 2007.
- ATWELL D, LAUGHLIN SB. An energy budget for signaling in the grey matter of the brain. *J Cereb Blood Flow Metab.* 2001; 21:1133-1145.
- BATEMAN AJ. The taxonomic discrimination of bees. *Heredity.* 1951;5:271-278.
- CHITTKA L, GUMBERT A, KUNZE J. Foraging dynamics of bumble bees: Correlates of movements within and between plant species. *Behav Ecol.* 1997;8:239-249.
- CHITTKA L, THOMSON JD, WASER NM. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften.* 1999;86:361-378.
- CHITTKA L, THOMSON JD. *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution.* Cambridge University Press, Cambridge, UK; 2001.
- DARWIN C. *On the Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom.* John Murray, London; 1876.
- DUKAS R. Cost of memory: Ideas and predictions. *J Theor Biol.* 1999;197:41-51.
- DUKAS R, WASER N. Categorization of food types enhances foraging performance of bumblebees. *Anim Behav.* 1994;48:1001-1007.
- ENDLER JA. An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biol J Linn Soc Lond.* 1981;16:25-31.
- FAULKNER GJ. The behavior of honeybees, *Apis mellifera*, on flowering Brussels sprout inbreds in production of F1 hybrid seed. *Hort Res.* 1971;11:60-62.
- FAULKNER GJ. Factors affecting field-scale production of seed of F1 hybrid Brussels sprout. *Ann Appl Biol.* 1974;77:181-190.
- FREE JB. *Insect Pollination of Crops.* Academic Press. New York; 1970.
- FREE JB, WILLIAMS IH. The pollination of hybrid kale, *Brassica oleracea* L. *J Agric Sci.* 1973;81:557-559.
- FREE JB, WILLIAMS IH. Foraging behavior of honeybees and bumblebees on Brussels sprout grown to produce hybrid seed. *J Apic Res.* 1983;22:94-97.
- GOULSON D. Are insects flower constant because they use search images to find flowers. *Oikos* 2000;88:547-552.
- GRANT V. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution.* 1949;3:82-97.
- GRANT V. The flower constancy of bees. *Bot Rev.* 1950;16:379-398.
- GUMBERT A, KUNZE J. Colour similarity to rewarding model plants affects

pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. Biol. J Linn Soc Lond. 2001;72:419-434.

HANSON CH, GRAUMANN HO, ELLING LJ, DUDLEY JW, CARNAHAN HL, KER WR, *et al.* Performance of two-clone crosses in alfalfa and an unanticipated self-pollination problem. U.S. Department of Agriculture ARS Technical Bulletin N.º 1300. Washington, D.C.; 1964.

HEINRICH B. Bee flowers: A hypothesis on flower variety and blooming times. Evolution. 1975;29:325-335.

JOHNSON AG, MORGAN DF. Observations on honey-bee foraging behavior. Ame Bee J. 1970;127:194-196.

JOHNSTON TD. Selective costs and benefits in the evolution of learning. Adv Study Behav. 1982;12:65-106.

KERR B, FELDMAN MW. Carving the cognitive niche: Optimal learning strategies in homogeneous and heterogeneous environments. J Theor Biol. 2003;220:169-189.

KUNZE J, GUMBERT A. The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. Behav Ecol. 2001;12:447-456.

LEWIS AC. Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. Science 1986;232:863-865.

LINNEO C, BERGER AM. Calendarium Florae. Uppsala: excud. L. M. Hojer, Reg. Acad. typogr. 1756;5:19.

MAYR E. Behavior programs and evolutionary strategies. Am Sci. 1974;62:650-659.

MENZEL R. Learning in honey bees in an ecological and behavioral context. Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology: in Memoriam Karl von Frisch 1886-1982. Holldobler B, Lindauer M, editors. Erlbaum Associates. Hillsdale, New Jersey; 1985.

MENZEL R. Behavioral and neural mechanisms of learning and memory as determinants of flower constancy. In: Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution. Chittka L, Thomson JD, editors. Cambridge University Press. Cambridge, UK; 2001. p. 21-40.

RENNER SS. Rewardless flowers in the Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In: Plant-Pollinator Interactions from Specialization to Generalization. Waser NM, Ollerton J, editors. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois; 2006. p. 123-144.

SPAETHE J, CHITTKA L. Interindividual variation of the eye optics and single object resolution in bumble bees. J Exp Biol. 2003;206:3447-3453.

STEPHENS DW, KREBS JR. Foraging Theory. Princeton University Press. Princeton, New Jersey; 1986. p. 247.

TINBERGEN L. The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Arch Neerl Zool. 1960;13:266-343.

WASER NM. Flower constancy: Definition, cause, and measurement. Am Nat. 1986;127:593-604.

