

LA COMUNICACION QUIMICA EN INSECTOS SOCIALES: FEROMONAS DE ALARMA Y DE PISTA

A. GUERRERO¹

RESUMEN

En la presente revisión se describe la gran variedad de comportamientos de dispersión, ataque, seguimiento, inhibición, etcétera, que las feromonas de alarma y de pista pueden inducir en artrópodos presociales, así como en insectos sociales. Se comenta también la diversidad estructural de las feromonas de alarma y pista identificadas hasta ahora, así como la especificidad y valor taxonómico de las mismas.

Se describe también la acción de otras feromonas de insectos sociales en lo referente a su carácter multifuncional, así como a la coordinación o simultaneidad de acción de varias feromonas, requerida para explicar una determinada secuencia comportamental.

1. INTRODUCCION

El papel primordial que juegan las feromonas sexuales y de agregación en la comunicación química intraespecífica en insectos, especialmente en lepidópteros y coleópteros, es bien conocido. Sin embargo, aunque con algunas excepciones, nuestro conocimiento sobre las comunicaciones entre insectos sociales es muy limitado, a pesar del volumen de trabajos aparecidos recientemente en la bibliografía. En ellos ha quedado claramente demostrado no sólo el tremendamente complejo comportamiento social de los insectos, sino también el importante rol que pueden jugar como reguladores del citado comportamiento otros tipos de feromonas, tales como las feromonas de alarma y de pista, entre otras. En el presente trabajo se pretende ofrecer una introducción sobre el complejo mundo de las feromonas de pista y alarma en insectos sociales, así como su estructura química, especificidad y papel que pueden desarrollar en las relaciones inter e intraespecíficas.

2. FEROMONAS DE ALARMA

Se consideran feromonas de alarma las señales químicas que uno o varios individuos emiten cuando

son perturbados por un intruso. En general, inducen un comportamiento de dispersión que se manifiesta por un rápido movimiento de huida del lugar donde han sido perturbados. Son, en general, de corta duración y los individuos dispersados se reagrupan posteriormente utilizando feromonas de agregación. Se han detectado feromonas de alarma en artrópodos presociales, como pulgones, ácaros y hemípteros, así como en insectos sociales.

2.1. Reacciones de comportamiento

El papel de las feromonas de alarma, producidas por diversas glándulas en insectos sociales o circunstancialmente agrupados, es sutil y siempre adaptado a las circunstancias. En general, determinan unas pautas de comportamiento que consisten en una atracción primaria hacia la fuente de emisión seguida de un proceso de defensa y dispersión. Por ejemplo, las termitas australianas *Drepanotermes rubriceps* exhiben una serie de movimientos oscilatorios cuando son molestadas, a la vez que emiten una feromona de alarma que induce sobre las demás repetidos intentos de morder al agresor (MOORE, 1968). Un fenómeno similar ha sido observado por ERNST (1959) en termitas del género *Nasutitermes*, si bien éstas, al carecer de potentes mandíbulas cortantes como las *Drepanotermes*, sólo segregan compuestos defensivos de sus glándulas frontales cuando perciben la feromona de alarma.

¹ Departamento de Química Orgánica Biológica, CID (CSIC). Jorge Girona Salgado, 18-26. 08034 Barcelona.

En himenópteros otros estímulos pueden afectar la magnitud de la respuesta. Factores tales como el color, olor, textura, movimiento y temperatura son a menudo determinantes del grado de agresividad manifestado por abejas, avispas y hormigas estimuladas por feromonas de alarma. Por ejemplo, MASCHWITZ (1964) demostró que estímulos móviles de color negro tratados con feromonas de alarma de avispas del género *Vespula*, que contenían veneno, provocaban ataques masivos por parte de aquéllas. Efectivamente, la feromona de alarma marca al intruso, lo que le hace fácilmente localizable por las avispas que tienden a picar la zona que ha sido contaminada por el veneno estimulante. Por otra parte, el mismo autor ha documentado también el comportamiento de las obreras de la abeja de la miel, *Apis mellifera*. En presencia de un estímulo externo, una abeja guardián eleva su abdomen mientras extruye simultáneamente su aguijón para emitir una feromona de alarma odorífera, que es rápidamente dispersada por un enérgico aleteo, y que incita a sus congéneres a acudir a picar a la misma víctima. En ocasiones, la abeja puede también descargar feromonas de alarma de sus glándulas mandibulares.

En hormigas la reacción ante un estímulo externo comienza por una salida masiva del hormiguero seguida por un típico comportamiento agresor caracterizado por mordeduras, picaduras y/o emisión de feromonas de alarma. Por ejemplo, en estado de excitación las hormigas del género *Formica* introducen el veneno en las heridas producidas por el efecto abrasivo de sus poderosas mandíbulas (GHENT, 1961). Además, estas hormigas marcan la zona atacada con nuevos componentes químicos de las glándulas mandibulares, que producen la penetración de los componentes tóxicos del veneno a través de la cutícula lipofílica del intruso.

En general, el comportamiento de dispersión se manifiesta en insectos sociales cuando éstos se encuentran alejados del nido. MASCHWITZ (1964) ha demostrado que una buena parte de himenópteros sociales, que reaccionan muy agresivamente a feromonas de alarma en las proximidades de la colmena, se dispersan cuando perciben aquéllas en lugares alejados de sus colonias. En ocasiones, la dispersión es el único mecanismo de defensa que presentan algunas especies de hormigas como *Hypoponera opacior* y *Ponera pennsylvanica*. Ambas especies,

caracterizadas por ser diminutas y muy delicadas, se agrupan en pequeñas colonias y prefieren huir a arriesgarse en una confrontación (DUFFIELD *et al.*, 1976).

El comportamiento de dispersión es especialmente característico en una gran variedad de pulgones. Las larvas y adultos del pulgón *Myzus persicae* cesan de inmediato de alimentarse ante una feromona de alarma, mueven sus antenas y migran hacia la otra cara de la hoja, de la que pueden caer si la fuente del estímulo feromonal es muy próxima (menos de 3 cm) (KISLOW y EDWARDS, 1972). Las reacciones de éstos y otros pulgones a secreciones de los cornículos, que contienen las feromonas de alarma, se caracterizan por ser instantáneas y de rápido retorno a su posición inicial, de manera que la reacción global es de corta duración, raramente superior a una hora. Los pulgones agrupados son más sensibles a las feromonas de alarma que los individuos aislados, lo que parece implicar que sensaciones de tipo táctil son también importantes para inducir la huida. La sensibilidad hacia las feromonas de alarma puede variar notablemente entre diferentes especies de pulgones. Así, MONTGOMERY y NAULT (1977) han examinado 14 especies distintas de pulgones de las que la más sensible requería sólo 0,02 ng para una dispersión del 50%, mientras que la menos sensible necesitaba hasta 100 ng.

En algunos casos, las feromonas de alarma pueden actuar como inhibidores del comportamiento social cuando son emitidas en un determinado contexto. Por ejemplo, la 2-heptanona, feromona de alarma segregada por la glándula mandibular de la abeja de la miel, puede ser utilizada para alejar a otras abejas de sus propias fuentes alimenticias (NÚÑEZ, 1967). En otras ocasiones, especialmente en hormigas, las feromonas de alarma pueden inducir el enterramiento de sus congéneres; tal es el caso de *Pogonomyrmex barbatus* cuando son expuestas a su feromona de alarma, 4-metil-3-heptanona (MCGURK *et al.*, 1966).

2.2. Estructura química

Las feromonas de alarma identificadas hasta la fecha poseen una gran diversidad de estructuras químicas. Por ejemplo, en diferentes especies de pulgones se han identificado como feromonas de alar-

TABLA I
EJEMPLOS DE FEROMONAS DE ALARMA IDENTIFICADAS EN ALGUNOS HIMENOPTEROS, HEMIPTEROS Y HOMOPTEROS

Orden	Familia	Género	Especie	Compuesto
Himenoptera	Apidae	Apis	mellifera	Acetato de <i>iso</i> -pentilo
				Acetato de <i>n</i> -butilo
	Formicidae	Apis	cerana	Acetato de <i>iso</i> -pentilo
				Trigona
		Trigona	subterranea	2-nonanol
				2-heptanol
				Citral
				3-octanona
				4-metil-3-heptanona
				Acido fórmico
				4-metil-2-hexanona
				4,6-dimetil-4-octen-3-ona
				6-metilsalicilato de metilo
				4-metil-3-nonanona
				2-butil-2-octenal
Homoptera	Aphididae	Megoura	viciae	α -pineno
				β -pineno
Hemiptera	Pyrrhocoridae	Dysdercus	internedius	(E)-2-hexenal
				Acanthosomidae

ma el formiato de nerilo, citral y neral (KUWAHARA *et al.*, 1980). El β -farneseno está muy extendido como compuesto responsable del comportamiento de alarma de pulgones *Macrosiphum* de la familia *Aphididae* (MONTGOMERY y NAULT, 1977), el α y β -pineno en individuos del género *Megoura* (PICKETT y GRIFFITHS, 1980) y el germacreno A en pulgones del género *Therioaphis* (BOWERS *et al.*, 1977) (Tabla I).

Entre los artrópodos, las hormigas son los biosintetizadores de feromonas de alarma más versátiles. En general, los compuestos más comúnmente encontrados en los formicidos son las metil y etil cetonas, aunque en algunos casos hay compuestos únicos no hallados en otros órdenes como, por ejemplo, la 4-metil-3-nonanona. En cada subfamilia de una determinada especie se observa la tendencia a producir determinados tipos de compuestos, como, por ejemplo, las hormigas ponerinas que segregan con frecuencia pirazinas de sus glándulas

mandibulares. Las hormigas *Acanthomyops claviger* producen en sus glándulas mandibulares una serie de aldehídos y alcoholes, entre los que se encuentran el geranial, neral, citronelal y citronelol, mientras que de las glándulas de Dufour se han indentificado hidrocarburos alifáticos lineales, como el *n*-undecano, *n*-tridecano y *n*-pentadecano, y cetonas como las 2-tridecanona y 2-pentadecanona. Todos estos compuestos son efectivas feromonas de alarma con excepción del *n*-pentadecano y la 2-pentadecanona (REGNIER y WILSON, 1968). Otros formicidos, como *Formica polyctena*, utilizan el ácido fórmico como poderosa feromona de alarma y veneno al mismo tiempo (MASCHWITZ, 1964). Otras especies de hormigas de la subfamilia *Myrmicinae* (por ejemplo, *Myrmica americana*) utilizan a menudo 3-alcanonas como feromonas de alarma, como la 3-octanona, 4-metil-3-octanona y 4-metil-3-heptanona (CREWE y BLUM, 1970).

Las feromonas de alarma de termitas están consti-

tuidas, en general, por hidrocarburos monoterpénicos, tales como limoneno, terpinoleno, α y β -pineno, 3-careno, etcétera (VRKOC *et al.*, 1978).

Las abejas segregan una mayor variedad de compuestos químicos, como ésteres, cetonas, alcoholes, etcétera. La abeja de la miel *Apis mellifera* segrega una mezcla de acetatos de *n*-butilo, *n*-hexilo y de *iso*-amilo, junto al 2-nonanol y 2-heptanona, esta última producida en la glándula mandibular (COLLINS y BLUM, 1982). Esta cetona, junto a la 2-nonanona y sus correspondientes alcoholes, actúa como un excitante de las abejas *Trigona mexicana*.

2.3. Especificidad y taxonomía

Aunque se puede encontrar una gran variabilidad en la composición química cuantitativa de las feromonas de alarma en los individuos de una determinada especie, los análisis químicos cualitativos parecen ser bastante reproducibles, al menos, a nivel de una determinada población. Ello ha permitido a los especialistas considerar a las feromonas de alarma, en combinación con otros caracteres morfológicos convencionales, como uno más a tener en cuenta en estudios taxonómicos.

Diferentes poblaciones de la misma especie o incluso distintas castas de una misma colonia pueden presentar diferencias significativas en la composición de sus feromonas de alarma. Por ejemplo, BRADSHAW *et al.* (1975) demostraron que las secreciones de las glándulas mandibulares de dos poblaciones distintas del formicido *Oecophylla langinoda* diferían cualitativamente, al igual que la composición de los extractos glandulares de las obreras, según cual fuese su tamaño dentro de la colonia. Además, los autores pudieron correlacionar la actividad de los compuestos identificados con estudios de comportamiento de ambas poblaciones. Desde un punto de vista quimiotaxonómico se conocen una serie de compuestos que poseen una indudable utilidad en el diagnóstico de especies de artrópodos dentro de un determinado género. Por ejemplo, el formiato de nerilo ha sido identificado solamente en el pulgón *Tyrophagus putrescentiae*, mientras el germacreno A sólo se ha detectado en unas pocas especies de pulgones del género *Theerioaphis*. Lo propio ocurre con los acetatos de *n*-butilo y de 1-decenilo, compuestos característicos en abejas del género *Apis*.

Sin embargo, es quizá entre las hormigas donde se ha caracterizado un mayor número de compuestos específicos de un determinado género. Así, por ejemplo, mientras las especies *Tapinoma* producen la 2-metil-4-heptanona, las *Azteca* emiten la poco usual (2-metil-1-ciclopentenil) metil cetona (WHEELER *et al.*, 1975). Las especies de *Myrmiciniidae* también producen características feromonas de alarma, así, *Mycocarpus goeldii* utiliza la *o*-aminoacetofenona, en contraste con los compuestos alifáticos característicos de otros géneros. Las especies del género *Manica* generan señales de alarma con el 4,6-dimetil-4-octen-3-ona, la única cetona dimetilada conocida como feromona de alarma en hormigas. Por otro lado, mientras *Gnamptogenys pleurodon* produce 6-metilsalicilato de metilo, *Oecophylla longinoda* segrega 2-butil-2-octenal como compuesto característico responsable de la actividad.

En las feromonas quirales es fundamental la pureza enantiomérica del compuesto activo. Así, por ejemplo, la (S)-(+)—4-metil-3-heptanona, compuesto mayoritario de la feromona de alarma de *Atta texana*, es 400 veces más activo que su antípoda óptico (RILEY y SILVERSTEIN, 1974). En ocasiones, dos enantiómeros pueden formar parte del complejo feromonal de dos especies completamente distintas. Tal es el caso de las hormigas *Creमतogaster castanea* y *C. liengmei* cuya feromona de alarma es el (S)-(+)—3-octanol (BRAND, 1985), mientras el correspondiente enantiómero (R)-(—)—3-octanol fue descrito por CAMMAERTS *et al.* (1985) como componente feromonal de *Myrmica scabriorodis*.

El valor taxonómico de las feromonas de alarma ha sido demostrado en multitud de ocasiones. Así, MORSE *et al.* (1967) describieron que dos especies de abejas, *Apis mellifera* y *A. cerana*, muy próximas entre sí y cuya relación taxonómica era ambigua, no compartían la misma feromona de alarma. En efecto, mientras la primera producía, entre otros, la 2-heptanona, la segunda sólo emitía el acetato de *iso*-pentilo como único componente feromonal (Tabla I); ello dio pie a considerar ambas *Apis* como especies distintas. De manera análoga, el hecho de que *Myrmica rubida* produjese una feromona de alarma distinta a la de otras especies *Myrmica* (MASCHWITZ, 1964) y análogas a la del género *Manica*, confirmaba la presunción de CREIGHTON

(1950) de que, en realidad, aquélla pertenecía a este último género y no al que inicialmente se había asignado.

La producción de 3-octanona y 3-octanol como feromonas de alarma de *Camponotus schaefferi*, tentativamente colocado por varios taxónomos en los subgéneros *Camponotus* y *Myrmentoma*, demuestran que la asignación es, al menos, dudosa toda vez que este último subgénero produce compuestos aromáticos y ácidos grasos en sus glándulas mandibulares. Este hecho corrobora la conclusión de CREIGHTON (1950) de que la asignación de *C. schaefferi* en uno de los dos subgéneros era errónea.

Es también posible que compuestos estructuralmente relacionados o idénticos, emitidos como feromonas de alarma en especies aparentemente no relacionadas, puedan también correlacionarse con el tipo de comportamiento inducido. Así, DUFFIELD y BLUM (1973) advirtieron que la 4-metil-3-heptanona, feromona de alarma de la hormiga ponerina *Neoponera villosa*, es también encontrada en especies simpátricas del género *Pogonomyrmex*. Dado que ambas especies son capaces de infringir dolorosas picaduras en vertebrados, los autores sugirieron que podrían contener un complejo mimético caracterizado por un compuesto odorífero común, la 4-metil-3-heptanona, que podría ser responsable de la agresividad.

3. FEROMONAS DE PISTA

Las feromonas de pista son compuestos emitidos por algunas especies de insectos para encontrar congéneres, utilizar fuentes alimenticias de una manera eficiente o mantener la integridad del grupo durante la migración de las colonias. En todos estos casos los individuos se orientan gracias a una señal química invisible liberada por uno o más insectos conspécificos. En algunas termitas primitivas como *Zootermopsis*, que viven enteramente dentro de la colonia, las feromonas de pista sólo se utilizan como medio para encontrar el resto de congéneres y así defenderse de un ataque externo. Las feromonas de pista pueden ser terrestres, que son aquéllas en que la emisión tiene lugar en líneas continuas o intermitentes sobre un sustrato sólido o aéreas (feromonas sexuales y de agregación) que son liberadas al aire desde un punto fijo y cuya forma queda delimitada por los movimientos del medio en tres dimensiones.

La persistencia de las feromonas de pista depende de la volatilidad de los componentes feromonales, la cantidad de compuesto depositado, el grado de continuidad en la deposición, la naturaleza del sustrato, etcétera. Por ejemplo, las obreras de *Solenopsis saevissima*, al regresar al nido tras encontrar alimento, dejan una pista con un espacio activo semi-elipsoidal que dura sólo unos dos minutos (WILSON y BOSSERT, 1963). Otras sendas pueden durar alrededor de cuatro horas como las de *Iridomyrmex humilis* y algunas como las del formicido *Formica polyctena* pueden hacerlo desde uno a dieciocho días.

La habilidad para depositar feromonas de pista o responder a las mismas puede variar entre individuos de la misma especie. Así, TSCHINKEL y CLOSE (1973) demostraron que en las termitas *Trinervitermes trinervoides* las obreras dejaban unas sendas mucho más efectivas que los «soldados» (obreras macrocéfalas). Del mismo modo, la deposición de los rastros, así como la facilidad en encontrarlos, pueden variar con la edad de los individuos, como se ha encontrado en las obreras de *Myrmica rubra*.

Las feromonas de pista, que pueden ser liberadas por arrastre de la parte final del abdomen o por contacto con el suelo de los pelillos anales o la punta del aguijón, han sido encontradas sólo en ciertos grupos de insectos, como hormigas, termitas, larvas de algunos lepidópteros y determinados coleópteros. Las glándulas productoras de feromonas de pista son muy variables y así es la glándula de Dufour el origen de la emisión en las hormigas *Solenopsis*, la glándula del veneno en *Myrmica*, *Atta*, *Pogonomyrmex*, etcétera, la glándula rectal en *Oecophylla*, la glándula de Pavan en *Iridomyrmex*, el tubo digestivo en todas las especies de la subfamilia *Formicinae*, etcétera. Incluso se han observado diferentes fuentes de producción de feromonas de pista en hormigas del mismo género, como, por ejemplo, en *Leptogenys attenuata* y *L. nitida* donde las feromonas proceden de la glándula del veneno, mientras en *L. chineosis* lo hacen de la glándula dorsal. En termitas, las feromonas de pista se originan en la glándula esternal, localizada en la mayoría de las especies en la base del quinto esternito abdominal, quedando la pista marcada por arrastre sobre el suelo o por presiones táctiles periódicas del abdomen sobre la superficie.

Los receptores involucrados en el proceso de segui-

miento de pistas están localizados en las antenas, ya que las termitas que han sido privadas de ellas no responden a la feromona. Además, en experimentos de laboratorio se ha constatado que las termitas no siguen la pista de manera directa, sino que realizan su desplazamiento en zig-zag cruzando la senda sucesivamente en uno y otro sentido (BOSSERT y WILSON, 1963). Recientemente, sin embargo, se ha podido constatar también orientación a lo largo del eje longitudinal de la pista, como, por ejemplo, en las termitas *Reticulitermes hesperus* (GRACE *et al.*, 1988). Cuando las pistas son cargadas artificialmente con cantidades excesivas de feromona, las termitas pueden elegir la pista en que la concentración de feromona es más favorable o no reaccionar en absoluto si sus receptores llegan a saturarse.

3.1. Estructura química

La caracterización estructural de las feromonas de pista de las termitas ha sido determinada sólo en algunas especies (Tabla II). En los estudios llevados a cabo hasta ahora parece probable la existencia de sistemas multicomponentes como en las feromonas sexuales. Así, KAIB *et al.* (1982) encontraron que varias especies de termitas africanas, que seguían pistas marcadas por otras especies, cuando se les ofrecía seguir sus propias sendas invariablemente abandonaban aquéllas. Entre las feromonas de pista de termitas debidamente identificadas podemos citar el sorprendentemente estable *neo*-cembreno A, hidrocarburo diterpénico cíclico de 14 átomos de carbono, en varias especies

de *Nasutitermes* (BIRCH *et al.*, 1972). El alcohol de la hoja (Z)-3-hexen-1-ol ha sido detectado en *Kaloterms flavicollis* y aunque ha resultado activo en ensayos de seguimiento, no ha sido enteramente identificado como feromona de pista. Por otro lado, el (Z, Z, E)-3,6,8-dodecatrien-1-ol, que se detecta en grandes cantidades en madera infestada por el hongo *Lenzites trabea*, es la substancia utilizada por varias especies de *Reticulitermes*, que encuentran en aquélla su sustento (MATSUMURA *et al.*, 1968). Sin embargo, varios compuestos sintéticos análogos estructuralmente al alcohol instaurado poseen también una actividad notable como feromona de seguimiento. En la secreción de *Zootermopsis nevadensis* se ha encontrado el ácido *n*-hexanoico como principal responsable del seguimiento de sus congéneres, si bien otras sustancias, tales como el farnesol, también muestran actividad como feromonas de pista.

La naturaleza química de las feromonas de pista de las hormigas es también muy variada. Las obreras de *Lasius fuliginosus* (Formicidae) segregan unas sendas de seguimiento que pueden extraerse por disolución en agua del contenido del tubo digestivo. La senda era inactiva al secarse, pero recuperaba su actividad al volverse a humedecer. La actividad desaparecía tras el tratamiento del extracto activo con álcali, pero se recuperaba de nuevo al acidificar, lo que indicaba el carácter ácido del componente activo feromonal. Finalmente, HUWYLER *et al.* (1973) lograron la caracterización de la feromona como una mezcla de ácidos de 6, 7, 8, 9, 10 y 12 átomos de carbono.

Las hormigas de la subfamilia *Myrmicinae*, que se-

TABLA II
EJEMPLOS DE FEROMONAS DE PISTA TERRESTRES IDENTIFICADAS EN HORMIGAS Y TERMITAS

Orden	Familia	Subfamilia	Género	Especie	Compuesto
Isoptera	Termitidae	Hodotermitinae	Zootermopsis	nevadensis	Acido <i>n</i> -hexanoico*
		Rhinotermiticinae	Reticulitermes	virginicus	(Z,Z,E)-3,6,8-dodecatrien-1-01
		Termitinae	Nasutitermes	exitiosus	<i>neo</i> -cembreno A
Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae	Acta	texana	4-metil-2-metoxicarbonilpirrol*
			Acta	cephalotes	4-metil-2-metoxicarbonilpirrol*
			Acta	sexdens	3-etil-2,5-dimetilpirazina*
	Formicidae	Dolichoderinae	Iridomyrmex	humilis	(Z)-9-hexadecenal*
	Formicidae	Formicinae	Lasius	fuliginosus	Ácidos grasos saturados de 6-12 átomos de carbono

* Entre otros.

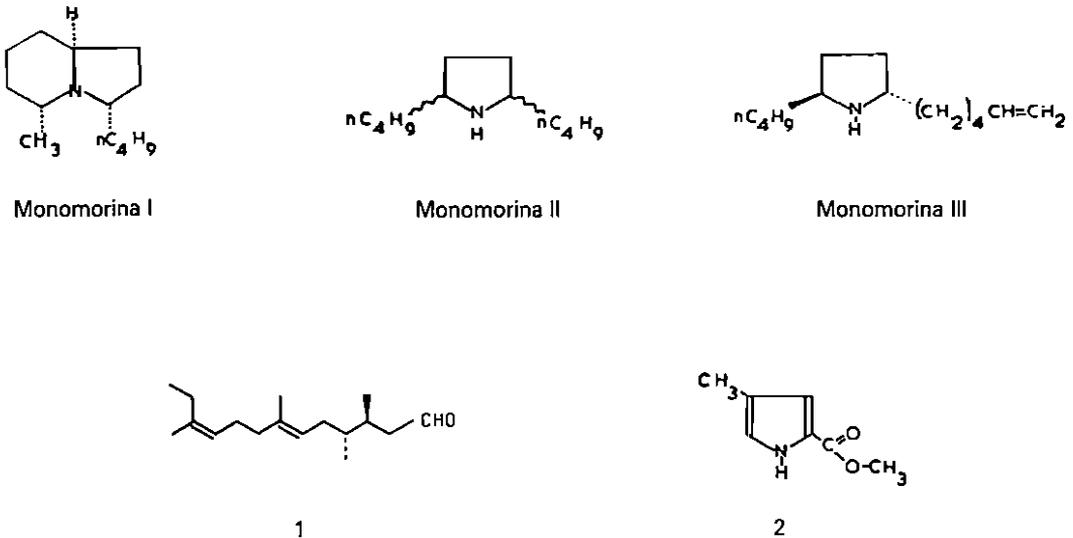


Fig. 1. Feromonas de pista identificadas en *Monomorium pharaonis* y *Atta texana*.

gregan las feromonas de pista esencialmente por la glándula del veneno, emiten compuestos pirrólicos y pirazinas, como *Atta texana*, cuya feromona de pista fue identificada como el 4-metil-2-metoxicarbonil pirrol (TUMLINSON *et al.*, 1972) (compuesto 2, Figura 1). Con posterioridad, el mismo compuesto fue identificado en *A. cephalotes* (RILEY, *et al.*, 1974). El pirrol resultó poseer una actividad excepcional, ya que el umbral mínimo de seguimiento fue de 0,018 pg por cm, es decir, que 0,33 mg serían suficientes para dejar un rastro alrededor del mundo.

Las especies *Monomorium* segregan como feromonas de pista compuestos nitrogenados con esqueleto de indolizidina, como la monomorina I, o pirazinas como las monomorinas II y III (RITTER *et al.*, 1973) (Figura 1). Estos compuestos fueron aislados de la glándula del veneno. Posteriormente, RITTER *et al.* (1977) identificaron de la glándula de Dufour de *M. pharaonis*, temible plaga de hospitales, panaderías y establecimientos de alimentación en Gran Bretaña y Holanda, una feromona de pista más potente, el faranal (compuesto 1, Figura 1), aldehído de tipo terpénico cuya estructura se asemeja a la Hormona Juvenil II y a los farnesenos encontrados en especies *Myrmica*. Este compuesto es también extraordinariamente activo, ya que las hormi-

gas siguen las pistas a concentraciones inferiores a 1 pg por cm.

3.2. Especificidad

Los bioensayos de laboratorio llevados a cabo para determinar el grado de especificidad de las feromonas de pista en las especies estudiadas indican una gran variabilidad. Así, las hormigas *Atta cephalotes*, *A. texana* y *A. sexdens* poseen la habilidad de seguir las sendas dejadas por sus congéneres, pero si se les ofrece la elección de seguir su propio rastro frente al de los demás, cada una muestra una clara preferencia por el suyo (ROBINSON *et al.*, 1974). Las hormigas obreras *Lasius fuliginosus* pueden seguir las sendas de otros formicidos como *Formica cinera rufibarbis* y *F. rufa*. Algunas especies de hormigas del género *Neivamyrmex*, pueden seguir las pistas de sus congéneres, excepto *N. pilosus* que sólo es capaz de reconocer la suya.

Las feromonas de pista de las hormigas *Manica* son específicas para cada especie, excepto la de *Manica mutica*, que puede ser también seguida por *Manica hunteri*. Por contra, las del género *Myrmica* no son específicas y así *Manica mutica* y *Manica hunteri* pueden seguir las sendas de todas las especies *Myrmica*, excepto la de *Myrmica americana*.

En ocasiones, la especificidad química requerida para el seguimiento de las pistas puede ser muy alta. Así, por ejemplo, mientras el (Z)-9-hexadecenal es capaz de promover el seguimiento de obreras de la hormiga argentina *Iridomyrmex humilis*, su isómero geométrico, el (E)-9-hexadecenal, no posee actividad alguna como feromona de pista ni tampoco ninguno de sus análogos estructurales (VAN VORHIS y BAKER, 1982). En la estructura química del faranal, feromona de pista de *Monomorium pharaonis*, establecida como el (3S, 4R, 6E, 10Z)-3, 4, 7, 11-tetrametiltrideca-6,10-dienal (compuesto 1, Figura 1), la configuración 4R es crucial para la actividad feromonal, ya que el epímero en 3 (configuración 3R, 4R) sólo muestra una ligera actividad y los enantiómeros 3R, 4S y 3S, 4S son inactivos (KOBAYASHI *et al.*, 1980).

4. OTRAS FEROMONAS DE INSECTOS SOCIALES

Numerosas revisiones han aparecido en la literatura sobre el papel de las feromonas en insectos sociales (MICHENER, 1974, en abejas; PARRY y MORGAN, 1979, en hormigas; MOORE, 1974, en termitas). Por ello aquí sólo nos concentraremos en la exposición de unos ejemplos que reflejen la importancia de las feromonas multifuncionales, así como la necesidad de la presencia de varias feromonas en un determinado proceso comportamental.

Una determinada feromona o complejo feromonal puede jugar un papel decisivo en una variedad de comportamientos sociales. Por ejemplo, la feromona de alarma de la hormiga *Pogonomyrmex badius*, 4-metil-3-heptanona, no sólo estimula la atracción de sus congéneres a bajas concentraciones, sino que puede llegar a comunicarles un comportamiento agresivo cuando se emite en concentraciones superiores a un cierto umbral (WILSON, 1971). Los dos estereoisómeros del citral, neral y geranial, son feromonas de pista que pueden ser utilizados para atraer las abejas obreras de *Trigona subterranea* hacia la colmena. Sin embargo, en el interior de ésta, los compuestos se comportan como una eficaz feromona de alarma induciendo un comportamiento agresivo.

Pero, quizá, el ejemplo más representativo de la gran variedad de funciones que una feromona puede llegar a poseer es el de la feromona de la reina

de las abejas de la miel *Apis mellifera* (BARBIER, 1976). Las glándulas mandibulares de la reina de las abejas emiten una secreción cuya actividad múltiple se concreta en los siguientes efectos: 1) Atracción de las obreras hacia la reina. 2) Las obreras lamen entonces el cuerpo de la reina y extraen sustancias activas como la sustancia real, el ácido 9-ceto-(E)-2-decenoico, que promueven un absoluto bloqueo ovárico, dejando así a la reina como única reproductora. 3) La sustancia real inhibe al mismo tiempo la construcción de celdas reales. 4) La sustancia real participa con su producto de reducción, el ácido 9-hidroxi-(E)-2-decenoico, en la atracción de los machos hacia la reina en las escasas salidas de ésta. La sustancia real es, por consiguiente, una feromona social, una feromona sexual y se comporta, al mismo tiempo, como una antihormona. Es de destacar que la sustancia real no es tan activa en los ensayos biológicos como cuando va acompañada de otros constituyentes de las glándulas mandibulares.

La sustancia real se diferencia de otras feromonas por su extraordinariamente alto umbral de actividad: se requieren 100 µg por día en una población de 200 abejas para una eficaz inhibición de la construcción de celdas reales. Por esta razón, las glándulas mandibulares de las reinas la pueden contener en cantidades anormalmente altas (hasta 1 mg).

Feromonas de la reina análogas a la encontrada en las abejas de la miel han sido también halladas en las hormigas *Solenopsis invicta* y *Myrmica rubra*, en las abejas *Halictus duplex* y en vespídos, tales como *Vespa orientalis*, si bien su papel no ha sido tan extensamente estudiado como en el caso de la abeja *Apis mellifera*.

El papel de las feromonas multifuncionales está regulado por un número de factores que no son a menudo considerados en estudios de comunicación química. Así, son factores que pueden influenciar la respuesta comportamental: 1) La situación del individuo receptor, por ejemplo, si está o no dentro de la colmena. 2) El comportamiento del insecto en el momento de percibir la feromona. 3) La hora del día. 4) La interacción de la respuesta feromonal con otros estímulos sensoriales. Además, la edad, estado fisiológico o sexo del insecto pueden regular el tipo de respuesta que la misma feromona puede estimular.

Se conocen también otros ejemplos en que varias feromonas intervienen decisivamente de manera coordinada o simultánea en una determinada secuencia comportamental. Esta coordinación de comportamientos por diferentes feromonas puede ser posible gracias a la gran diversidad de glándulas exocrinas que poseen los insectos sociales, así como a la existencia de castas en las colonias. Por ejemplo, la formación de un enjambre de abejas de la miel se inicia por las obreras que emiten efluvios de la glándula de Nasanov para atraer tanto a las obreras como a la reina. Los compuestos encontrados en esta glándula son, entre otros, el geraniol, el citral y los ácidos nerólico y geránico. Cuando la reina acude, emite la sustancia real que estimula a nuevos individuos a acudir al enjambre. El compuesto de reducción de la sustancia real, el ácido 9-hidroxi-(E)-2-decenoico, ayuda entonces a estabilizar el enjambre formado (MORSE y BOCH, 1971). Otro ejemplo lo tenemos en el comportamiento de las obreras de *Myrmica rugulosa*. Individuos que vuelven a la colonia después de haber encontrado alimento, dejan una pista de feromona segregada por la glándula del veneno. Una vez cerca del nido emiten una secreción de sus glándulas de

Dufour que atraen nuevos individuos. A continuación vuelven a la fuente alimenticia liberando nueva feromona de pista sobre la antigua senda (CAMMAERTS y CAMMAERTS, 1981).

En numerosas ocasiones el efecto de las feromonas en insectos sociales ha de venir asociado con otros estímulos de tipo mecánico, visual u odorífero. Así, los objetos oscuros, que se mueven a lo largo del campo visual de las abejas son más propensos a estimular una respuesta defensiva de éstas que los objetos claros. Igualmente, la agitación mecánica de una colmena puede acarrear también graves consecuencias al causante de la misma. El alcohol insaturado (Z)-11-eicosen-1-ol, encontrado también como componente de la feromona de alarma de *Apis mellifera* (PICKETT *et al.*, 1982), junto con el acetato de *iso*-pentilo, atrae muchos más individuos hacia objetos móviles que a objetos en estado estacionario. En general, puede decirse que los estímulos desencadenantes del ataque son complejos y que la eliminación de uno de ellos no anula la respuesta si los restantes son de una intensidad suficiente.

SUMMARY

A variety of behavioral reactions, such as dispersion, attack, trail-following, inhibition, etc., promoted by alarm and trail pheromones on presocial arthropods and eusocial insects, is described. Structural diversity, specificity and taxonomic value of the alarm and trail pheromones is also noted.

The multifunctional role shown by some pheromones of social insects as well as the joint action of several pheromones required to complete a specific behavioral sequence is also reported.

BIBLIOGRAFIA

- BARBIER, M., 1976: *Introduction à l'écologie chimique*. Ed. Masson. Versión española por J. Coll y A. Guerrero, Ed. Alhambra Publ. 1986.
- BIRCH, A. J., *et al.*, 1972: «Neocembrene-A, a termite trail pheromone». *J. Chem. Soc. Perkin Trans I.*, 2653-2658.
- BOSSERT, W. H., *et al.*, 1983: «The analysis of olfactory communication among animals». *J. Theor. Biol.*, 5: 443-469.
- BOWERS, W. S., *et al.*, 1977: «Sesquiterpene progenitor, germacrene A: an alarm pheromone in aphids». *Science*, 196: 680-681.
- BRADSHAW, J. W. S., *et al.*, 1975: «Multicomponent alarm pheromones of the weaver ant». *Nature*, 258: 230-231.
- BRAND, J. M., 1985: «Enantiomeric composition of an alarm pheromone component of the ants *Crematogaster castanea* and *C. liengmei*». *J. Chem. Ecol.*, 11 (2): 177-180.

- CAMMAERTS, M. C., *et al.*, 1981: «Food-gathering method of the ant *Myrmica rugulosa* including an original recruitment system». *Biol. Behav.*, 6: 239-254.
- CAMMAERTS, M. C., *et al.*, 1985: «The pheromonal activity of chiral 3-octanol for *Myrmica* ants». *Physiol Ent.*, 10 (1): 33-36.
- COLLINS, A. M., *et al.*, 1982: «Bioassay of compounds derived from the honeybee sting». *J. Chem. Ecol.*, 8 (2): 463-470.
- CREIGHTON, W. S., 1950: «The ants of North America». *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 104: 1-555.
- CREWE, R. M., *et al.*, 1970: «Alarm pheromones in the genus *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae)». *Z. Vergl. Physiol.*, 70: 363-373.
- DUFFIELD, R. M., *et al.*, 1973: «4-Methyl-3-heptanone: Identification and function in *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae)». *Ann. Ent. Soc. Am.*, 66: 1357.
- DUFFIELD, R. M., *et al.*, 1976: «Alkylpyrazine alarm pheromones in primitive ants with small colonial units». *Comp. Biochem. Physiol.*, 54 B: 439-440.
- ERNST, E., 1959: «Beobachtungen beim Spritzakt der *Nasutitermes* Soldaten». *Rev. Suisse Zool.*, 66: 289-295.
- GHEENT, R. L., 1961: *Adaptive refinements in the chemical defensive mechanisms of certain Formicinae*. Tesis Doctoral, Cornell University, Ithaca, N. Y.
- GRACE, J. K., *et al.*, 1988: «Trail-following behavior of *Reticulitermes hesperus* Banks (Isoptera: Rhinotermitidae)». *J. Chem. Ecol.*, 14 (2): 653-667.
- HUWYLER, S., *et al.*, 1973: «Identifizierung von sechs Komponenten der Spurphermons der Ameisenart *Lasius fuliginosus*». *Helv. Chim. Acta*, 56: 976-977.
- KAIB, M., *et al.*, 1982: «Trail-following in termites: evidence for a multicomponent system». *J. Chem. Ecol.*, 8 (19): 1193-1205.
- KISLOW, C. J. *et al.*, 1972: «Repellent odour in aphids». *Nature*, 235: 108-109.
- KOBAYASHI, M., *et al.*, 1980: «Bioorganic synthesis and absolute configuration of faranal». *J. Am. Chem. Soc.*, 102 (21): 6602-6604.
- KUWAHARA, Y., *et al.*, 1980: «Pheromone study on acarid mites. III. Citral: isolation and identification from four species of acarid mites and its possible role». *Jap. J. Sanit. Zool.*, 31: 49-52.
- MASCHWITZ, U., 1964: «Gefahrenalarmstufe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenoptera». *Z. Vergl. Physiol.*, 47: 596-655.
- MATSUMURA, F., *et al.*, 1968: «Isolation and identification of termite trail-following pheromone». *Nature*, 219: 963-964.
- MCGURK, D. J., *et al.*, 1966: «Volatile compounds in ants: identification of 4-methyl-3-heptanone from *Pogonomyrmex* ants». *J. Insect Physiol.*, 12: 1435-1441.
- MICHENER, C. D., 1974: *The Social Behavior of Bees*. Belchnap Press, Cambridge Mass.
- MONTGOMERY, M. E., *et al.*, 1977: «Comparative response of aphids to the alarm pheromone, (E)- β -farnesene». *Ent. Exp. Appl.*, 22: 236-242.
- MOORE, B. P., 1968: «Studies on the chemical composition and function of the cephalic gland secretion in Australian termites». *J. Insect Physiol.*, 14: 33-39.
- MOORE, B. P., 1974: *Pheromones*. M. C. Birch ed., North Holland. Amsterdam.
- MORSE, R. A., *et al.*, 1967: «Observations on alarm-substances in the genus *Apis*». *J. Apic. Res.*, 6: 113-118.
- MORSE, R. A., *et al.*, 1971: «Pheromone concert in swarming honey bees (Hymenoptera: Apidae)». *Ann. Ent. soc. Am.*, 64: 1414-1417.
- NÚÑEZ, J. A., 1967: «Sammelbienen markieren versiegte Futterquellen durch Duft». *Naturwissenschaften*, 54: 322-323.

- PARRY, K., *et al.*, 1979: «Pheromones of ants: a review». *Physiol. Ent.*, 4: 161-189.
- PICKETT, J. A., *et al.*, 1980: «Composition of aphid alarm pheromones». *J. Chem. Ecol.*, 6: 349-360.
- PICKETT, J. A., *et al.*, 1982: «(Z)-11-Eicosen-1-ol, an important new pheromonal component from the sting of the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae)». *J. Chem. Ecol.*, 8: 163-175.
- REGNIER, F. E., *et al.*, 1968: «The alarm-defense system of the ant *Acanthomyops claviger*». *J. Insect Physiol.*, 14: 955-970.
- RILEY, R. G., *et al.*, 1974: «Methyl 4-methylpyrrole-2-carboxylate: a volatile trail pheromone from the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*». *J. Insect Physiol.*, 20: 651-654.
- RITTER, F. J., *et al.*, 1973: «5-Methyl-3-butyl-octahydroindolizine, a novel type pheromone attractive to pharaoh's ants (*Monomorium pharaonis* [L])». *Experientia*, 29: 530-531.
- RITTER, F. J., *et al.*, 1977: «Trail pheromone of the ant *Monomorium pharaonis*: isolation and identification of faranal, a terpenoid related to juvenile hormone II». *Tetrahedron Lett.*, 30: 2617-2618.
- ROBINSON, S. W., *et al.*, 1974: «Laboratory investigations of the trail-following responses of four species of leaf — cutting ants with notes on the specificity of a trail pheromone of *Atta texana* (Buckley)». *Insect Societiaux*, 21: 87-94.
- TSCHINKEL, W. R., *et al.*, 1973: «The trail pheromone of the termite *Trinervitermes trinervoides*». *J. Insect Physiol.*, 19: 707-721.
- TUMLINSON, J. H., *et al.*, 1972: «A volatile trail pheromone of the leaf-cutting ant *Atta texana*». *J. Insect Physiol.*, 18: 809-814.
- VAN VORHIS KEY, S. E., *et al.*, 1982: «Trail-following responses of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*, to synthetic trail pheromone component and analogs». *J. Chem. Ecol.*, 8: 3-14.
- VRKOC, J., *et al.*, 1978: «Monoterpenic alarm pheromones in two *Nasutitermes* species». *Acta Ent. Bohem.*, 75: 1-8.
- WHEELER, J. W., *et al.*, 1975: «Cyclopentyl ketones: identification and function in *Azteca* ants». *Science*, 187: 254-255.
- WILSON, E. O., *et al.*, 1963: «Chemical communication among animals». *Recent Prog. Horm. Res.*, 19: 673-716.
- WILSON, E. O., 1971: *The Insect Societies*. Belknap press. Cambridge, Mass.