

Comportamiento exploratorio de *Periplaneta americana* en un laberinto. Efectos de la luz continua sobre ninfas y adultos

M. A. Mateu & R. M. Arahetes

Depto. de Biología Animal II, Fac. de Ciencias Biológicas,
Univ. Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España (Spain)

ABSTRACT. *Maze exploratory behaviour in Periplaneta americana. Effects of constant light on both nymphs and adults.*— The stress of photoperiod on exploratory behaviour of American cockroaches (*Periplaneta americana*) is analyzed, by means of a complex maze model selected from computer-generated series. Three groups of newly hatched nymphs were used under following photoperiod conditions: a) LD 12:12, b) LD 24:0, and c) LD 12:12 up to maturation, and LD 24:0 when adults. The crossing-frequency of maze sections, the length, time, and speed of the maze course, as well as successful movements, and the frequency of arrival, recompense and hiding, were measured. The results suggest that the LD 24:0 photoperiod seriously alters the behavioural patterns of *P. americana* when it acts since eclosion; but not after maturation. However, in the latter case a significant tendency to hide was observed.

KEY WORDS. Constant light, Maze behaviour, *Periplaneta*, American cockroach

Introducción

La observación del comportamiento de los insectos en condiciones de laboratorio, no es demasiado habitual, exceptuando aquellos casos en los que se limita a una observación etológica de sus costumbres exploratorias, sexuales o sociales.

De la misma forma, los estudios realizados sobre el comportamiento exploratorio de las cucarachas en un laberinto complejo, son muy poco frecuentes y, menos aún, con animales sometidos a tratamiento experimental. Cabría citar los trabajos llevados a cabo por Chauvin (1947), con la especie *Blattella germanica* (cucaracha rubia o alemana), utilizando varios elementos en forma de "T", conectados entre sí de diversas maneras, y que supusieron una valiosa contribución al conocimiento de varios factores de gran influencia en los procesos de exploración y aprendizaje de las cucarachas.

Por otra parte, Longo (1964), trabajando con *Nauphoeta cinerea*, utilizó un laberinto con forma de "Y", para entrenar a estos animales en la discriminación de una de las ramas de dicha "Y", invirtiendo diariamente el laberinto. Observó diferencias muy importantes en el comportamiento de estos insectos, comparado con el que presentan, en condiciones similares, los mamíferos (por ejemplo, la rata) o los peces.

En lo que respecta a *Periplaneta americana* (cucaracha americana), todas las referencias encontradas presentan análisis exploratorios en recintos abiertos (arena), con el fin de localizar una fuente olorosa de tipo alimenticio o, con más frecuencia, de carácter feromonal (Bell et al., 1973; Bell & Kramer, 1979) y, b) procesos de aprendizaje simples, en situaciones de evitación pasiva como, por ejemplo, la huida de una descarga eléctrica en un recinto oscuro, pasando a otro recinto iluminado (Eldering, 1919).

Sabido es, así mismo, que la alteración del fotoperíodo conlleva modificaciones, tanto a nivel del comportamiento (Harker, 1956, 1958; Lipton & Sutherland, 1970), como de la fisiología de las cucarachas (Harker, 1961; Cymborowsky, 1971; Lukat, 1978), una de cuyas misiones es la adaptación general ante las nuevas condiciones. Un ejemplo extremo es el efecto de la luz continua (LO 24:0) a lo largo del desarrollo, que produce una aceleración del crecimiento y de la maduración en *P. americana* (Solomon et al., 1977; Mateu et al., 1990) e importantes alteraciones comportamentales (Mateu et al., 1990; Mateu, 1991).

El objetivo del presente trabajo es analizar el efecto de la exposición a luz continua, bien durante el crecimiento (desde la eclosión hasta la madurez), o bien una vez alcanzada la maduración, sobre el comportamiento exploratorio en laberinto, de *P. americana*.

Material y Métodos

Individuos estudiados

Se utilizaron 45 cucarachas de la especie *Periplaneta americana*. Todas ellas fueron obtenidas al azar de un grupo de unos 300 animales, criados en nuestro laboratorio, y mantenidos en frascos de vidrio transparente incoloro, con un suministro "ad libitum" de agua y de comida ("Dog Chow" de Purina), a 25 ± 1 °C de temperatura y humedad relativa del $60 \pm 5\%$.

Tratamiento con luz continua

Se establecieron tres grupos de 15 animales cada uno: C12 (control), constituido por insectos expuestos durante toda su vida a un fotoperíodo LO 12:12; LA24 (exposición a luz continua en estado adulto), compuesto por insectos expuestos a un fotoperíodo LO 12:12 durante su desarrollo ninfal, y LO 24:0, tras la maduración; y LN24 (exposición a luz continua en estado ninfal, forma-

do por insectos sometidos a un fotoperíodo LO 24:0 durante toda su vida. Mientras los grupos C12 y LA24 fueron constituidos a partir de individuos ya en estado adulto, el grupo LN24 partía de ninfas recién eclosionadas, que hubieron de desarrollarse (unos ocho meses) hasta alcanzar el estado adulto; durante este período, murieron cinco individuos, por lo que el grupo quedó reducido a diez adultos.

La iluminación fue suministrada por una batería de cuatro lámparas Philips SL13, de 13 W cada una (equivalente una bombilla incandescente de 60 W), que proporcionan un flujo luminoso de 600 lumen. La fase iluminada del fotoperíodo LO 12:12 se iniciaba a las 11 h y se prolongaba hasta las 23 h.

Laberinto

Consistió en un aparato rectangular (fig. 1) de 32 cm x 20 cm x 4 cm, con paredes de madera ennegrecida y base de metacrilato sobre la que apoyaban 30 piezas de 40 mm de lado, con sección vertical en forma de "L" (para mayor claridad de la figura, hemos prescindido de la cuadrícula que forman las bases unidas de las 30 piezas) y construidas con los mismos materiales. Disponía también de dos cubículos intercambiables, en ambos extremos, que se emplearon como salida y meta, respectivamente, y que estaban construidos de madera ennegrecida, excepto la pared lateral opuesta al interior del laberinto, que era de metacrilato transparente.

Se adoptó ese tamaño de las piezas del laberinto, con el fin de proporcionar pasillos suficientemente grandes, para que el insecto pudiera pasar con comodidad por ellos, pero suficientemente pequeños para que en todo momento mantuviera el contacto antenal con cualquiera de las paredes o con el techo del laberinto. La altura de las piezas tenía que ser, además, lo suficientemente reducida para no estimular el ascenso por las paredes y evitar, en la medida de lo posible, los desplazamientos laterales.

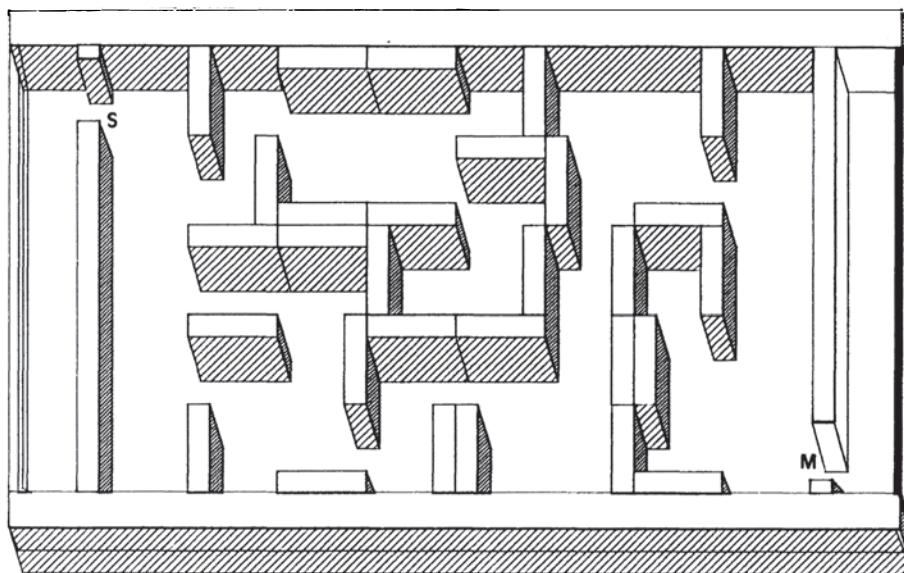


FIGURA 1. Esquema tridimensional del laberinto empleado. S=salida; M=meta.
[Three-dimensional sketch of the maze employed. S=departure; M=arrival.]

En la parte anterior de cada cubículo existía una abertura cuadrada de 35 mm de lado, que podía mantenerse abierta o cerrada por mediación de una lámina deslizante de plástico opaco.

Todo el conjunto se mantuvo cerrado por su parte superior mediante otra lámina de metacrilato, para impedir la huida del insecto.

El recorrido del laberinto fue elegido al azar de entre 60 configuraciones generadas aleatoriamente por ordenador.

Procedimiento

Las pautas a seguir durante el proceso de exploración del laberinto, se basaron en estudios de tanteo previos (no publicados) realizados con ese mismo modelo utilizando animales adultos. Se va-

riaron las condiciones de iluminación del laberinto (luz blanca, roja normal y roja fotográfica), el tipo de atrayente hacia la meta (feromona de agregación a distintas concentraciones, cerveza, manzana y cerveza + manzana), la duración de cada prueba (de 1 a 10 min) y el número de pruebas por sesión (de 1 a 5). De dichos estudios se dedujo que:

1. La exploración del laberinto queda muy reducida tanto si la prueba se realiza con luz blanca, o en oscuridad simulada, utilizando una lámpara de luz roja, de las empleadas durante el revelado fotográfico. Por ello se eligió una lámpara roja incandescente normal.

2. La feromona de agregación de esta especie, es ineficaz como estímulo para la localización de la meta por el insecto, si la prueba se prolonga más de dos o tres ensayos. Este hecho justificó el que

se eligiera otra sustancia atrayente. La cerveza, por sí sola, va perdiendo efectos según aumenta el número de ensayos.

3. La realización de más de dos ensayos diarios supone un deterioro del proceso exploratorio.

4. Lo mismo ocurre cuando cada ensayo se prolonga más de cuatro o cinco minutos.

En consecuencia, el desarrollo de cada ensayo fue el siguiente: se introducía al insecto en el cubículo de salida cerrando ésta a continuación. En esa situación, y con la sala oscurecida, se esperaba 1 min, e inmediatamente después, se encendía una luz blanca, de baja potencia, incidiendo directamente sobre la pared lateral transparente del cubículo de salida y, acto seguido, se abría ésta, comenzando a contabilizarse el tiempo transcurrido hasta la salida del insecto; producida ésta, se procedía a cerrar de nuevo la abertura para evitar el retroceso.

El laberinto estaba iluminado por medio de una bombilla roja incandescente de 40 W, situada a 20 cm sobre él, y que proporcionaba una luz muy tenue, pero suficiente para efectuar las anotaciones correspondientes.

Los animales recorrieron el interior del laberinto, individualmente, durante un máximo de 3 minutos por cada sesión, a razón de dos sesiones diarias. El tiempo de recorrido se calculó por cada sesión, desde que los animales entraban en el laberinto, hasta que alcanzaban la meta. En su defecto, se anotó el máximo establecido de 3 minutos. Transcurrido ese tiempo (o el correspondiente menor, si alcanzaba la meta), el animal era devuelto al cubículo de salida, en donde se le dejaba nuevamente durante 1 minuto en oscuridad, antes de proceder a un segundo ensayo.

En ningún caso se prolongó la experiencia más de dos ensayos diarios.

La meta ofrecía dos tipos de recompensa diferentes: 1. Posibilidad de esconderse en un cubículo totalmente oscuro, y 2. Posibilidad de morder un pedazo de manzana.

En la meta se dispuso un algodón empapado en cerveza, para inducir al insecto a dirigirse hacia allí, y un trozo de manzana. La cerveza atrae a las

cucarachas, según demostraron Wileyto & Boush (1983), quizás por su contenido en ácido láctico, sustancia que también tiene carácter de atrayente (Charalambous, 1981), y que es uno de los componentes de las heces de estos insectos (Burk & Bell, 1973; McFarlane & Alli, 1986).

Todas las pruebas se realizaron entre las 8 y las 11 h, y al finalizar cada sesión, todos los grupos eran devueltos a sus condiciones experimentales de fotoperíodo. Se limpió el laberinto cada día, después de concluidas las pruebas, frotando cada una de las piezas con éter de petróleo, a fin de paliar los efectos de un posible marcaje del recorrido, si bien, ciertos autores quitan importancia a éste hecho (Rochford, 1976), ya que las cucarachas no parecen aprender mejor en laberintos no limpiados que en aquéllos que se limpian entre cada par de pruebas.

Para el análisis del recorrido, se dividió virtualmente al laberinto en "secciones de influencia" (fig. 2), que fueron numeradas correlativamente. El paso de una a otra sección supone una decisión del animal (que ha de elegir entre uno u otro caminos) y no un simple desplazamiento pasivo. Dicho paso se valoró como "acierto" = 1, si el sentido del desplazamiento acercaba a la meta, o "error" = 0, si el sentido alejaba de la meta (fig. 2).

La respuesta correcta de un ensayo consistía en la llegada a la meta dentro del tiempo establecido. Cuando un mismo animal repetía la respuesta correcta durante cuatro ensayos consecutivos (dos días seguidos), se daba por finalizada la prueba para él.

Las variables considerados fueron:

1. Tiempo de recorrido: diferencia entre el tiempo de llegada a la meta y el tiempo de salida (máximo 3 min).
2. Secciones recorridas: número total de secciones recorridas por sesión.
3. Longitud del recorrido: número total de piezas de la base del laberinto recorridas en cada sesión.
4. Velocidad del recorrido: relación entre la longitud y el tiempo del recorrido.

Aunque la velocidad de recorrido viene definida por la longitud recorrida y por el tiempo inver-

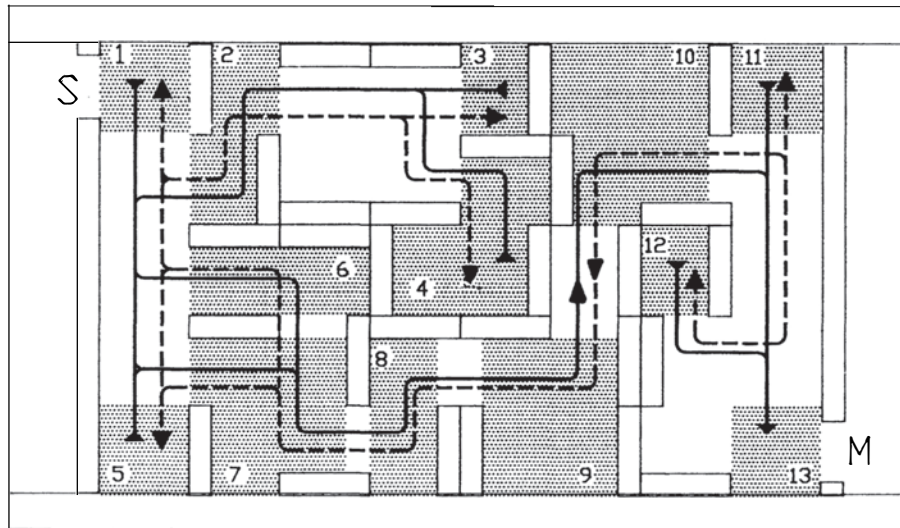


FIGURA 2. Esquema de la planta del laberinto. Se muestran las 13 "secciones de influencia", y los desplazamientos acertados (flecha continua) y erróneos (flecha discontinua). S=salida; M=meta.

[Top view of the maze showing the 13 "influence sections", and the successful (arrows) and wrong (broken arrows) movements. S=departure; M=arrival.]

tido, creemos interesante presentar también los resultados de estos parámetros, porque nos permiten apreciar en qué medida participa, cada uno de ellos, en aquella variable.

Las variables siguientes se establecieron como relaciones con el número total de secciones recorridas.

5. Frecuencia de paso por cada sección: número de pasos a cada sección determinada.

6. Frecuencia de acierto: número de pasos de una sección a otra que implican acierto.

7. Frecuencia de llegada a la meta: número de veces que se alcanzaba la meta (máximo una por sesión).

8. Frecuencia de obtención de recompensa: número de veces que mordisqueaba la comida situada en la meta (máximo una por sesión).

9. Frecuencia de ocultamiento en meta: número de veces que se ocultaba al alcanzar la meta (máximo una por sesión).

Análisis estadístico

La comparación estadística de los resultados se llevó a cabo mediante Análisis de Varianza y *t* de Student, con las variables paramétricas (tiempo, longitud y velocidad de recorrido) y mediante las pruebas de Kruskal-Wallis (Análisis de Varianza no paramétrico) y *U* de Mann-Whitney, con las variables no paramétricas (las restantes). En el primer caso, se presenta la media aritmética \pm error estándar, mientras que en el segundo, se presentan la mediana y los valores extremos (tabla I).

Resultados

Se realizó un seguimiento de la exploración del laberinto para cada individuo, y los resultados obtenidos con los animales C12 mostraron, a la vista de la figura 3, que no todas las secciones de este modelo eran recorridas con la misma frecuencia. Durante las primeras sesiones existió una exploración algo mayor de la primera región del laberinto (secciones 1 a 4) mientras que, poco a poco, los individuos fueron tendiendo a explorar, con mayor asiduidad, la segunda región (secciones 7 a 12). Una vez que los insectos alcanzaron la sección 10, cometieron pocos errores a la hora de elegir el camino correcto, como lo muestra la poca frecuencia de exploración de las secciones 11 y 12.

Un hecho a resaltar es la baja frecuencia exploratoria de la sección 6. Dado el carácter tigmotáxico de estas cucarachas, era de esperar un paso más frecuente por esa sección y, sin embargo, ocurrió lo contrario. El paso desde las secciones 1 ó 2 a la sección 7, solía hacerse directamente, sin atravesar la sección 6.

En la figura 3 puede apreciarse una pauta exploratoria claramente distinta, en los dos grupos sometidos a luz continua, en el sentido de que, en la primera región del laberinto (secciones 1 a 4), la frecuencia de paso fue mucho mayor para el grupo LN24, que para LA24 la cual, a su vez, resultó estadísticamente similar a la mostrada por el grupo C12. Concretamente, las diferencias C12-LN24 fueron significativas en casi todas las sec-

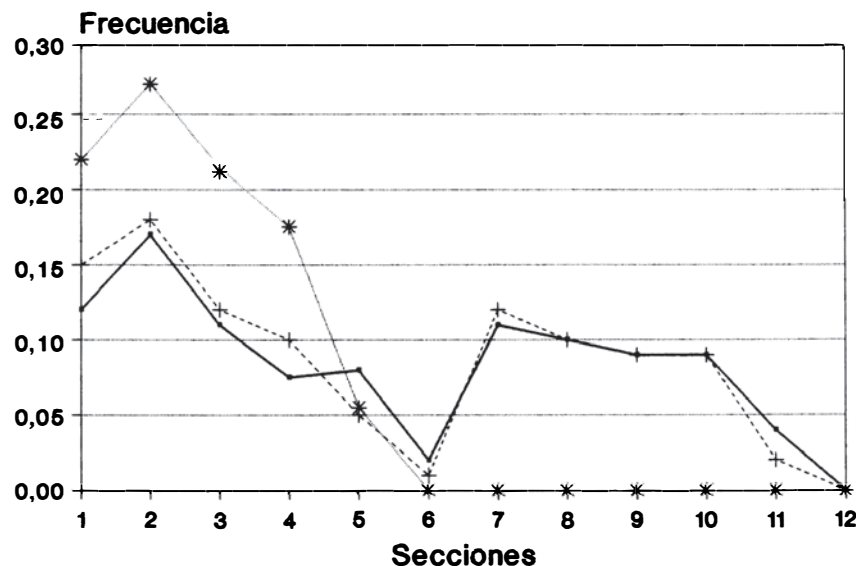


FIGURA 3. Frecuencia de paso por cada sección del laberinto para los tres grupos estudiados. Se representan las medianas de los valores obtenidos para cada grupo. C12=línea continua; LA24=línea discontinua; LN24=línea de puntos.

[Crossing-frequency for each maze section. Values represent the median of each group. C12=line; LA24=broken line; LN24=dotted line.]

TABLA I. Resultados obtenidos para las diferentes variables medidas. En las variables marcadas (*) se muestra la media aritmética \pm error estándar; en las no marcadas, se muestra la mediana (máximo;mínimo).

[Results of the measured variables. The marked (*) variables show the arithmetic mean \pm SEM; the non-marked variables show the median (maximum;minimum).]

VARIABLES	C12	LA24	LN24
Longitud (piezas) ^(*)	50,94 \pm 1,49	38,89 \pm 3,13	6,54 \pm 1,87
Tiempo (min) ^(*)	1,55 \pm 0,12	1,79 \pm 0,12	2,30 \pm 0,20
Velocidad ^(*)	43,11 \pm 5,29	25,03 \pm 3,70	6,55 \pm 1,62
Acierto	0,52 (0,62;0,45)	0,50 (0,75;0,11)	0 (0,23;0)
Llegada meta	0,86 (1;0,63)	0,78 (1;0,08)	0 (0,08;0)
Recompensa	0,40 (0,80;0,33)	0,40 (0,86;0)	0 (0;0)
Ocultamiento	0 (0,71;0)	0,63 (1;0)	0 (0;0)
Nº total ensayos	14 (27;5)	14 (20;7)	

ciones (Test U de Mann-Whitney con g.l.= 23, 1: U=136 p<0,001; 2: U=146 p<0,001; 3: U=113 p<0,001; 4: U=125 p<0,01); y lo mismo sucedió entre LA24 y LN24 (Test U de Mann-Whitney con g.l.= 23, 1: U=118,5 p<0,01; 2: U=142,5 p<0,001; 3: U=105 p<0,05; 4: U=114,5 p<0,05). Por el contrario, en la segunda región (secciones 7 a 12) se produjo un inversión, también significativamente diferente, entre los grupos C12 y LN24 (Test U de Mann-Whitney con g.l.=23, 7: U=150 p<0,001; 8: U=150 p<0,001; 9: U=150 p<0,001; 10: U=150 p<0,001; 11: U=150 p<0,001) y entre los grupos LA24 y LN24 (Test U de Mann-Whitney con g.l.=23, 7: U=145 p<0,001; 8: U=148 p<0,001; 9: U=146 p<0,001; 10: U=144 p<0,001; 11: U=134 p<0,001).

El desarrollo del recorrido por el laberinto, también mostró variaciones (fig. 4a), destacando una disminución de la longitud de dicho recorrido en ambos grupos sometidos a luz continua (tabla I), Siendo significativas las diferencias en todos los casos (C12-LA24: t=3,47 p<0,01 g.l.=28; C12-LN24: t=7,79 p<0,001 g.l.=23; LA24-LN24: t=7,79 p<0,001 g.l.=23). Dicha disminución, obedece a causas completamente diferentes, puesto que LN24 tiende a no desplazarse (o a hacerlo,

repetitivamente, siempre entre las mismas dos o tres secciones), mientras que LA24 realiza los recorridos sin retrocesos, ni desviaciones importantes. Se observa también, que los tiempos invertidos presentaron una tendencia opuesta (fig. 4c) aunque con menor grado de significación (C12-LA24: t=1,43 NS g.l.=28; C12-LN24: t=3,43 p<0,01 g.l.=23; LA24-LN24: t=2,35 p<0,05 g.l.=23). La velocidad (fig. 4b) parece estar más en función de la variable espacial que de la temporal, dado que longitud y velocidad mostraron similares relaciones intergrupos (C12-LA24: t=2,80 p=0,01 g.l.=28; C12-LN24: t=5,49 p<0,001 g.l.=23; LA24-LN24: t=3,89 p<0,001 g.l.=23).

Excepto los individuos del grupo LN24, con tasas muy bajas, todos los demás tendieron a mantener una frecuencia de movimientos de acierto durante su recorrido en torno a 0,5 (Test U de Mann-Whitney, C12-LA24: U=143,5 NS g.l.=28; C12-LN24: U=150 p<0,001 g.l.=23; LA24-LN24: U=148 p<0,001 g.l.=23), si bien, esto no impidió que la frecuencia de llegada a la meta dentro del tiempo permitido, alcanzara valores más elevados, presentando las mismas diferencias estadísticas (Test U de Mann-Whitney, C12-LA24: U=143 NS g.l.=28; C12-LN24: U=150

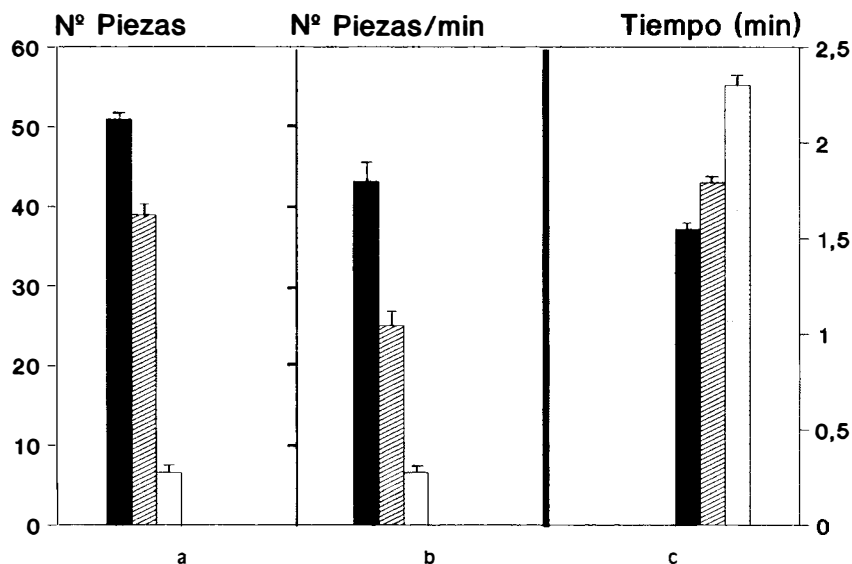


FIGURA 4. Resultados registrados durante el recorrido, para las variables, a) número de piezas atravesadas, b) velocidad (nº de piezas por minuto) y c) tiempo del recorrido. Se representan, la media aritmética \pm error estándar, para cada muestra. C12=barras llenas; LA24=barras rayadas; LN24=barras punteadas.

[Results recorded during the course across the maze regarding: a) number of pieces traversed, b) speed expressed as number of pieces traversed per minute, and c) time employed. Values represent arithmetic mean and vertical bars SEM. C12=full bars; LA24=striped bars; LN24=dotted bars.]

$p < 0,001$ g.l.=23; LA24-LN24: $U=148$ $p < 0,001$ g.l.=23). Igualmente, como corresponde a una frecuencia de llegada a la meta mucho más baja, también la de obtención de recompensa fue mucho menor en el grupo LN24, que en los otros dos grupos (Test U de Mann-Whitney, C12-LA24: $U=119,5$ NS g.l.=28; C12-LN24: $U=150$ $p < 0,001$ g.l.=23; LA24-LN24: $U=133,5$ $p < 0,001$ g.l.=23). Hay que resaltar, por último que los valores obtenidos para la frecuencia de ocultamiento resultan muy altos para los animales de LA24, comparados con los obtenidos por los otros dos grupos (Test U de Mann-Whitney, C12-LA24: $U=153$ $p=0,05$

g.l.=28; C12-LN24: $U=100,5$ NS g.l.=23; LA24-LN24: $U=117$ $p=0,01$ g.l.=23).

En lo que se refiere al número de ensayos requeridos para la conclusión de la prueba, no se observaron diferencias significativas entre los grupos C12 y LA24 (14 ensayos) consiguiendo, respectivamente, el 100% y el 75% de cumplimiento de las condiciones preestablecidas. Por el contrario, ninguno de los individuos pertenecientes al grupo LN24 llegó a cumplir dichas condiciones.

Como Rochford (1976), no hemos observado indicios de que la no limpieza del laberinto supusiera una ayuda para los animales que lo recorrerían a continuación, ni mejorase sus resultados.

Discusión

Como se ha puesto de manifiesto en innumerables ocasiones, tanto la intensidad de la luz ambiental como, en mayor medida, la relación entre el número de horas de luz y oscuridad diarias, tiene una gran influencia sobre la fisiología y el comportamiento de los insectos; de hecho, se han descrito en estos animales un buen número de ritmos de comportamiento sincronizados con dicha relación, entre los cuales podríamos citar el ritmo de actividad locomotora descrito por Lipton & Sutherland (1970) en *P. americana*.

Se ha descrito un aumento en la actividad de estos animales tras ser sometidos a condiciones de luz continua, en contraposición a la mostrada en un fotoperíodo normal LO 12:12. De igual manera, el crecimiento ninfal se acelera en condiciones de luz continua (Solomon et al., 1977; Mateu, 1991).

La exploración del laberinto descrita aquí, presenta también ciertas alteraciones debidas al efecto de la luz continua. El comportamiento de los individuos del grupo LN24 se muestra muy alterado, cuando se compara con el de los otros dos grupos. LN24 muestra una tendencia muy baja no sólo a explorar el laberinto, sino incluso a entrar en él, lo que parece indicar una importante reducción de la actividad general (incluido el movimiento antenal), que se contrapone a la hiperactividad mostrada en presencia de luz. Hay que recordar que estos animales han sufrido un proceso de crecimiento acelerado, como se comentó más arriba. Paralelamente, se ha producido un aumento paulatino en la irritabilidad de los animales, que desemboca en una extremada pasividad en el interior de un laberinto, en oscuridad; tan extrema, que tiende a anular el comportamiento exploratorio y, por tanto, la posibilidad de aprendizaje.

La mayor actividad exploratoria de la primera región del laberinto, puede parecer contradictoria cuando se acaba de citar la poca tendencia que presentan a explorar el laberinto, pero conviene recordar que se trata de frecuencias relativas, y

que una elevada frecuencia, no significa necesariamente una exploración elevada.

El efecto de la luz continua sobre animales adultos, que crecieron en condiciones normales de fotoperíodo, no parece, por el contrario, ser importante, en cuanto a la generación de grandes alteraciones de comportamiento, al menos, en las condiciones impuestas por nosotros. Sí se observa, no obstante, una tendencia significativa, por parte de estos animales, a huir de la luz tenue, con mayor frecuencia que los animales controles del grupo C12. Este último aspecto pone de manifiesto que, en determinadas situaciones (por ejemplo, una mayor sensibilidad a pequeñas variaciones en la luz), la existencia del cubículo oscuro tiene mayor efecto reforzador que la presencia del binomio cerveza-manzana, mientras que en el resto de situaciones ocurre lo contrario.

Agradecimientos

A J. Mateos, diseñador y constructor del laberinto, así como del programa Basic generador de modelos, por permitirnos trabajar con ellos.

Summary

Maze exploratory behaviour in Periplaneta americana. Effects of constant light on both nymphs and adults.

Studies with *Periplaneta americana* varying light/dark (LD) timing have dealt almost exclusively with the rhythm entrainment of locomotor activity. In this work, the effects of constant light from a different point of view have been studied, including not only the behavioural aspects but also the physiological ones. The modifications induced by constant light in the exploratory behaviour in a particular type of maze (fig. 1) was analyzed. This behaviour was studied in adults previously ex-

posed to two different experimental conditions (LN24, growth under constant light, from hatching to maturation and subsequent exposure to constant light, and LA24, growth under photoperiodic conditions of LD 12:12 until maturation and subsequent exposure to constant light) and compared it with the behaviour of animals kept under photoperiod conditions of LD 12:12 from birth (control). The maze was divided into 13 "influence sections" (fig. 2) whose principal characteristic was that moving from one to another meant making a decision (choosing between two or more options). The analysis of the exploration was based on the measurement of different variables: frequency of crossing, for each of the sections; frequency of success (approaching movements towards the end); frequency of arrival at the end; frequencies of achievement of the reward and of hiding when arriving to the end; as well as time, length and speed when crossing the maze.

The pattern followed by the animals when crossing the maze provides us with two imaginary areas: a "highly frequented area" (sections 1 to 4) and a "poorly frequented area" (sections 7 to 12) with a minimum in section 6. This pattern was particularly important for the LN24 group (fig. 3). The development of the maze also showed important modifications (fig. 4) which mainly represented a reduction of the crossed length for both constant light groups. This, however, was due to opposite reasons for each group, as can be deduced from the different length of time taken to cross the maze.

As a consequence of the low tendency, of the LN24 animals to move through the inner part of the maze, a low frequency of arrival at the end and was also observed as well as a low frequency of success in obtaining the reward and in hiding when reaching the end. Moreover, none of these animals were able to complete the test. In contrast, the LA24 tends to behave as the C12 control group but shows lower values (though not significant in most cases) except in the tendency to hide in the dark when reaching the end, which was significantly higher in LA24.

In conclusion, growth of *P. americana* nymphs under constant light conditions significantly alters their adult behaviour, as shown by the irritability of the animals in their home jars and their extreme passivity in the maze under dark conditions. However, when they grow maintained in a photoperiod of LD 12:12, subsequent constant light only induces small alterations in the general behaviour.

Referencias

- Bell, W.J. & Kramer, E., 1979. Search and anemotactic orientation of cockroaches. *J. Insect Physiol.*, 25:631-640.
- Bell, W.J., Burk, T. & Sams, G.R., 1973. Cockroach aggregation pheromone: directional orientation. *Behav. Biol.*, 9:251-255.
- Burk, T. & Bell, W.J., 1973. Cockroach aggregation pheromone: inhibition of locomotion (Orthoptera: Blattellidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 46:36-41.
- Charalambous, G., 1981. Involatile constituents of beer. In: *Brewing science*, vol. 2: 196-211 (J.R.A. Pollock, Ed.). London: Academic Press.
- Chauvin, R., 1947. Etudes sur le comportement de *Blattella germanica* dans divers types de labyrinthes. *Bull. Biol. F. Belg.*, 61:92-128.
- Cymborowski, B., 1971. Circadian histochemical changes in the neurosecretory cells of the insect nervous system. *Folia Histochem.*, 9:343-344.
- Eldering, F., 1919. Acquisition d'habitudes par les insectes. *Arch. Neerl. Physiol.*, 3:469-490.
- Harker, J.E., 1956. Factors controlling the diurnal rhythm of activity in *Periplaneta americana* L. *J. Exp. Biol.*, 33:224-234.
- Harker, J.E., 1958. Diurnal rhythms in the animal kingdom. *Biol. Rev.*, 33:1-52.
- Harker, J.E., 1961. Diurnal rhythms. *Annu. Rev. Entomol.*, 6:131-146.
- Lipton, G.R. & Sutherland, D.J., 1970. Activity rhythms in the American cockroach *Periplaneta*

- ta americana. *J. Insect Physiol.*, 16:1555- 1566.
- Longo, N., 1964. Probability learning and habit reversal in the cockroach. *Am. J. Psychol.*, 77:29-41.
- Lukat, R., 1978. Circadian growth layers in the cuticle behaviorally arrhythmic cockroaches (*Blaberus fuscus* Ins. Blattoidea). *Experientia*, 34:447.
- Mateu, M.A., 1991. Efectos de diferentes situaciones estresantes sobre aspectos fisiológicos y comportamentales en *Periplaneta americana* (L.). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid.
- Mateu, M.A., Peinado, M.V., Mateos, J. & Arahuetes, R.M., 1990. Analysis of the maze behavior of adult cockroaches (*Periplaneta americana* L.) maintained under constant light since eclosion. *Bol. San. Veg. Plagas*, 20:283-286.
- McFarlane, J.E. & Alli, I., 1986. Aggregation of larvae of *Blattella germanica* (L) by lactic acid present in excreta. *J. Chem. Ecol.*, 12:1369-1375.
- Rochford, P.J., 1976. The American cockroach. In: *The UFAW handbook on the care and management of laboratory animals* 5th Ed.: 581-593. UFAW.
- Solomon, J., Sandler, M.B., Cocchia, M.A. & Lawrence, A., 1977. Effect of environmental illumination on nymphal development, maturation rate and longevity of *Periplaneta americana*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 70:409-413.
- Wileyto, E.P. & Boush, G.M., 1983. Attraction of the German cockroach, *Blattella germanica* (Orthoptera: Blattellidae), to some volatile food components. *J. Econ. Entomol.*, 76:752-756.

(Recibido: 20 enero 1992)