

~~FR 007 83/13~~
E 6/68

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 8/03/00
GRANADA NUM. 991

Departamento de Biología Animal y Ecología



**Biología e implicaciones evolutivas en una
hormiga esclavista: *Rossomyrmex minuchae***

Tinaut 1981 (Hymenoptera: Formicidae)

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA
GRANADA
Nº Documento 613384910
Nº Copia 15612368

TESIS DOCTORAL

Francisca Ruano Díaz

2000

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología Animal y Ecología

Biología e implicaciones evolutivas en una hormiga esclavista:

Rossomyrmex minuchae Tinaut 1981 (Hymenoptera:

Formicidae)

TESIS DOCTORAL

Francisca Ruano Díaz

2000

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología Animal y Ecología

Biología e implicaciones evolutivas en una hormiga esclavista:

Rossomyrmex minuchae Tinaut 1981

(Hymenoptera: Formicidae)

MEMORIA PRESENTADA POR LA LICENCIADA FRANCISCA RUANO
DÍAZ PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA



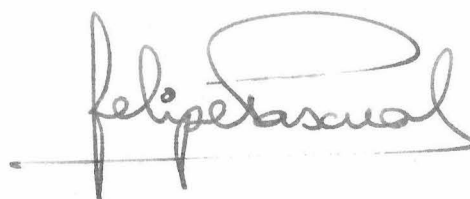
Fdo. Francisca Ruano Díaz

Director de la memoria




Fdo. Dr.D. Alberto Tinaut Ranera

Director del Departamento




Fdo. Dr.D. Felipe Pascual Torres



*Para ver un mundo en un grano de arena,
abarca el infinito en la palma de tu mano
y la eternidad en una hora.*

William Blake.



A Alberto, mi compañero (juntos somos mucho más que dos)
A Fernando, que no resultó nunca un obstáculo.
A mis padres, que siempre confiaron en mí aunque a veces no me entendieran.
A los que saben comprender, porque fueron mis maestros,
la importancia de la conquista de lo inútil.

Agradecimientos:

Alberto Tinaut Ranera, director de esta tesis, me introdujo de una forma totalmente informal en el mundo de las hormigas, hace ya algo más de diez años. Él no sólo ha dirigido esta tesis, sino que ha llevado a mi par el trabajo de campo. Juntos hemos estado, bajo el sol, subordinados al capricho de las hormigas, que de vez en cuando nos han deleitado también juntos. Con trabajo, ha conseguido centrar mis ansias poco razonables por dedicar media vida a estudiarlo todo. Su gran conocimiento e intuición han facilitado en mucho mi trabajo. Sin la obligación de cumplir mi compromiso con él, la finalización de esta tesis hubiera sido incierta.

Felipe Pascual Torres, Director del Departamento de Biología Animal y Ecología, me permitió, al principio como “personal inexistente”, como él nos llama, trabajar en el Departamento, cuando algunas personas (pocas) me miraban como una intrusa. Siempre atendió con agrado mis cuestiones, burocráticas, científicas y humanas, a pesar de mis protestas contra el rígido sistema que atenaza e inmoviliza cualquier motivación, científica o no, que escape de los cauces habituales y establecidos.

La DGICYT (PB94-0768) financió, muy escuetamente, esta investigación, con lo que al menos no tuvimos que pagarla de nuestro bolsillo.

Carmen Zamora, Alain Lenoir, Cristine Errard, Abraham Hefetz y Eisuke Hasegawa, pusieron al servicio de *Rossomyrmex* sus técnicas de laboratorio sobre agresividad y distancias genéticas, cromatografías y secuenciación de DNA, colaborando con nosotros y enriqueciendo nuestro trabajo (nos gustaría seguir contando con ellos).

Durante los últimos tiempos, Mercedes Campos resultó ser una de mis ayudas más importantes para acabar la redacción del manuscrito, pues me permitió con agrado dedicar parte de mi horario de trabajo (bastantes jornadas enteras) a la finalización de esta tesis, animándome continuamente.

Juan Soler, me ayudó a resolver cuestiones, estadísticas y científicas de diversa índole, resultando su opinión siempre de gran valor. Carmen Zamora, con quien he compartido experimentos con hormigas y niños entre otras cosas, siempre generosa, incluso con su tiempo, me ayudó a menudo con todo lo que tenía a su alcance. Con ambos, y unas cervezas, hemos arreglado muchos problemas y malestares, aunque buena parte del mundo, especialmente el científico que es el que mejor conocemos y sufrimos, se nos resiste.

Manolo Soler, siempre animándome a la rápida publicación de trabajos, es referente importante en mi vida científica y un buen amigo. De su torbellino de ideas (con el que puede envolverte en cualquier situación) hemos podido convertir algunas en realidad.

Con Xim Cerdá y Javi Retana he compartido proyectos, días de campo, congresos, viajes y agradables tertulias científicas, desde que nos conocimos ¡¡en la India!! Xim me facilitó siempre con rapidez y sin protestas las separatas que le solicité y la correspondencia via e-mail con él ha resultado siempre estimulante.

Maria del Mar Ruano, Adela González Mejías, Manolo Martín Vivaldi e Ignacio Fernández Escudero nos acompañaron durante algunos días de campo en que necesitamos más manos y ojos. Las visitas de Adela González Mejías en la zona de estudio, sin importarle la cuesta arriba, siempre resultaron de agradecer (¡un momentito para levantar la vista del suelo!). El interés de Manolo Martín Vivaldi por el mundo de las hormigas siempre resultó gratificante.

Juanga Martínez Suárez, Manolo Martín Vivaldi, Javi Palomino, Tomás Pérez Contreras y Manolo Tierno, compañeros de cafés, cervezas y Departamento en la Facultad, así como, Carlos Lozano, Estefanía Rodríguez y Herminia Barroso compañeros de la EEZ, me ayudaron a olvidarme durante un ratito de problemas, o al menos a compartirlos.

Jose Antonio y Manolo, con sus bromas, hicieron siempre agradable el primer acercamiento a la burocracia (secretaría).

En el aspecto personal, mi madre resultó una ayuda fundamental durante las dos últimas temporadas de campo. Ella, Paquita, Pilar, Juan Antonio, Emma y Estrella, con sus respectivos hijos, estuvieron cerca siempre que los necesité, facilitándome el trabajo. Mis hermanos me apoyaron desde el inicio de esta aventura, cuando empecé los estudios de Biología.

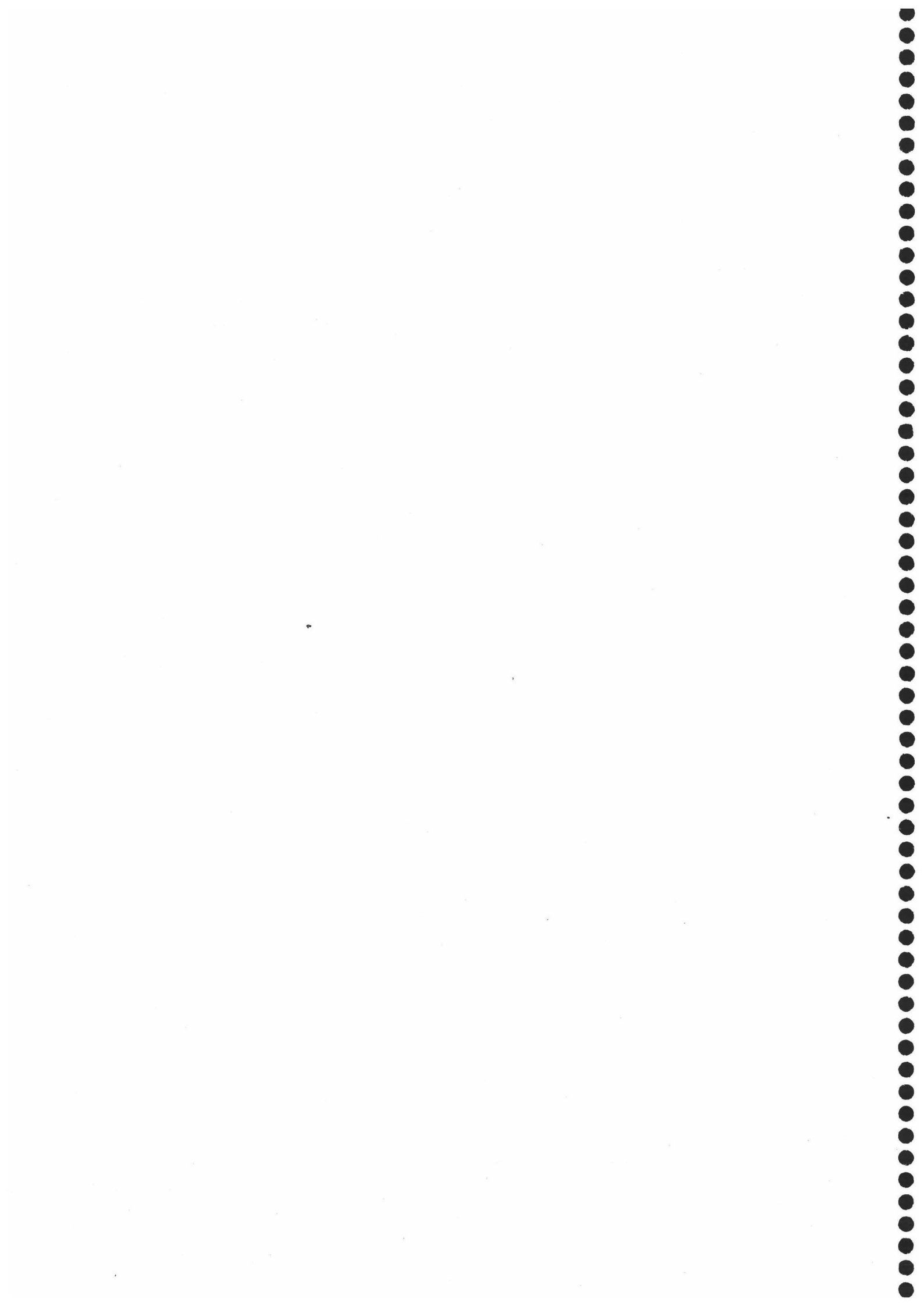


ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	5
1. Tipos de parasitismo social en insectos	6
2. Incidencia del parasitismo social en insectos	8
3. Modificaciones morfológicas y fisiológicas	12
4. Ecología del parasitismo social en formícidos	15
5. Origen y evolución del parasitismo social en formícidos	18
6. Especificidad parásito-hospedador	27
7. Comportamiento de las especies esclavistas	28
8. La especie hospedadora	33
9. Bibliografía	33
II. OBJETIVOS	38
III. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO	39
1. Geomorfología y paisaje	39
2. Clima	40
3. Condiciones abióticas estivales en la zona de estudio	42
3.1. Material y métodos	42
3.2. Resultados	43
4. Vegetación	46
5. Bibliografía	48
IV. DISTRIBUCIÓN GEOGRAFICA DE <i>R. minuchae</i>	49
1. Metodología	49
2. Resultados y discusión	51
3. Bibliografía	54
V. COMUNIDAD DE HORMIGAS DEL DORNAJO	55
1. Introducción	55
2. Material y métodos	58
3. Resultados	62
3.1. Composición faunística, densidad, patrón de distribución de nidos	58
3.2. Actividad diaria y competencia por el alimento	65

4. Discusión	67
5. Bibliografía	70
VI. ACTIVIDAD ESTACIONAL Y DIARIA DE <i>R. minuchae</i>	73
1. Introducción	73
2. Material y métodos	75
3. Resultados	76
3.1. Actividad estacional	76
3.2. Actividad diaria	79
4. Discusión	79
5. Bibliografía	83
VII. LAS RAZZIAS	87
1. Introducción	87
2. Material y métodos	87
2.1 Exploración	87
2.2 Asalto	88
2.3 Robo de prole	89
3. Resultados	91
3.1. Exploración	92
3.2. Asalto	94
3.3. Robo de prole	101
4. Discusión	109
5. Bibliografía	115
VIII. SELECCIÓN DE NIDOS HOSPEDADORES	121
1. Introducción	121
2. Material y métodos	123
3. Resultados	125
4. Discusión	127
5. Bibliografía	128
IX. RELACIONES DE AGRESIVIDAD HOSPEDADOR-PARÁSITO.	
PAPEL DEL HOSPEDADOR EN LA DISTRIBUCIÓN DEL	
PARÁSITO	131
1. Introducción	131

2. Material y métodos	133
2.1. Especies	133
2.2. Análisis químicos	133
2.3. Test de agresividad	134
2.4. Análisis estadístico de los datos comportamentales	136
3. Resultados	138
3.1. Datos químicos	138
3.1.1. Análisis de cromatogramas	138
3.1.2. Análisis discriminante	138
3.2. Pruebas de agresividad	140
3.3. Relaciones entre perfil cuticular, distancias geográficas y comportamiento agresivo	145
4. Discusión	149
5. Bibliografía	151
X. COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR, PROPORCIÓN DE SEXOS Y LOCALIZACIÓN DE NUEVOS HORMIGUEROS	153
1. Introducción	153
2. Metodología	156
2.1. Proporción de sexos y periodo de emergencia	156
2.2. Sistema de apareamiento	157
3. Resultados	159
3.1. Proporción de sexos y periodo de emergencia	159
3.2. Sistema de apareamiento	157
4. Discusión	166
5. Bibliografía	170
XI. CONCLUSIÓN	173
XII. APÉNDICES	175



I. INTRODUCCIÓN

Un animal es considerado como parásito cuando obtiene sus requerimientos nutritivos a expensas de otro organismo, sobre o dentro del cual va a establecerse la mayor parte de su vida, y al cual va a causar, en algún grado, un daño real, sintetizando todo lo señalado por Brooks y MacLennan (1993) sobre el concepto de parasitismo. Sin embargo esta definición plantea problemas a la hora de aplicarla a numerosos animales o vegetales que mantienen alguna relación de dependencia y así, tras un intento por buscar aquellos caracteres que pudieran definir sin ambigüedades el parasitismo, Cameron (1956), Noble y Noble (1961) y Schmidt y Roberts (1985) llegaron a la conclusión de que no existen diferencias en la ecología, función, evolución o fisiología que permitan distinguir a los parásitos de los no parásitos. Brooks y McLennan (1993) concluyen, de una forma un tanto jocosa, que la única definición que agrupa a los organismos parásitos y que no contiene ambigüedades es: parásitos son aquellos organismos estudiados por aquellas personas que se denominan a sí mismos parasitólogos.

El término "parasitismo social" se aplica a aquellos casos en los que los jóvenes de una especie son criados por otra. En insectos sociales ocurre cuando una sociedad se desarrolla a expensas de otra perteneciente a una especie diferente. El "parasitismo social" se aparta de la definición de parásito anteriormente señalada por el hecho de que no se trata de "un individuo que vive sobre o dentro de otro" sino de "un conjunto de individuos (sociedad) que vive a expensas de otro conjunto de individuos o sociedad perteneciendo ambos a especies diferentes", lo que representa una acepción menos restrictiva del concepto de parasitismo (Brooks & McLennan 1993). Los parásitos sociales cumplen además con el requisito de ser sociedades que viven a expensas de otros individuos o sociedades "a los cuales van a permanecer unidos durante toda su vida" y "a las cuales les van a causar un daño real". Este daño habitualmente se traduce en la muerte de la reina hospedadora y en que las obreras hospedadoras van a trabajar en beneficio de la descendencia de la

parásita y no de la descendencia producida en su hormiguero, o como mucho, van a compartir la inversión en cuidado y alimento. Por tanto, todas estas características nos permiten considerar al parasitismo social como un caso particular de parasitismo, con el que mantiene muchos puntos, evolutivos, adaptativos y ecológicos, comunes.

1. TIPOS DE PARASITISMO SOCIAL EN INSECTOS

Se puede afirmar que dentro de los insectos sociales no hay dos especies que compartan exactamente el mismo tipo de parasitismo, por tanto resulta difícil sistematizar y resumir todas las modalidades conocidas. Una primera aproximación sería diferenciar entre sociedades compuestas y sociedades mixtas, cada una de ellas con diferentes niveles o tipos de parasitismo. Seguiremos básicamente la clasificación de Wilson (1971).

Sociedades compuestas

Formadas por aquellas especies que cohabitan, más como resultado de una coincidencia espacial que como resultado de interacciones o dependencia entre ellas. En este caso no se puede hablar propiamente de parasitismo, ya que la única dependencia que puede existir entre las especies que integran estas sociedades suele ser de tipo espacial. La descendencia es criada independientemente por cada una de las especies por lo que no se puede hablar estrictamente de parasitismo.

Las diferentes variedades de relaciones que se pueden encontrar en estas sociedades son:

Plesobiosis: especies diferentes anidan muy cerca una de otra pero no hay, o hay muy poca, relación entre ellas.

Cleptobiosis: especies de pequeño tamaño anidan cerca de otras de gran tamaño y se aprovechan de las reservas de alimento de las mayores.

Leptobiosis: especies pequeñas anidan en las inmediaciones de otras de mayor tamaño y depredan sobre sus larvas.

Parabiosis: dos o más especies usan el mismo habitáculo pero crían sus camadas separadamente.

Xenobiosis: viven en el mismo nido, moviéndose libremente entre ellas, obteniendo alimento e incluso solicitando regurgitación. La camada se cría independientemente.

Sociedades mixtas

Constituidas por una especie (parásita) dependiente de otra especie (hospedadora), la cual cría a la descendencia de la parásita y además es la que proporciona el alimento a la colonia. Por tanto es en estos casos en los que podemos hablar de parasitismo en sentido estricto. Dentro de este tipo de parasitismo podemos diferenciar:

Parasitismo temporal: Aparece cuando una especie (la parásita) va a necesitar de la hospedadora sólo para iniciar la formación de su hormiguero. Para ello la reina parásita invade la colonia del hospedador, la reina hospedadora es matada o expulsada y la descendencia de la hembra parásita es criada y mantenida por las obreras de la especie hospedadora. Una vez superada la fase inicial de formación de la nueva colonia, el número de obreras hospedadoras se va reduciendo hasta su total desaparición, pero esta nueva sociedad ya es capaz de funcionar prescindiendo de

las obreras hospedadoras, de la misma manera que lo haría una especie de vida libre.

Parasitismo permanente: En este caso la población parásita depende, de por vida, de la especie hospedadora. La formación de la nueva colonia sería similar a la descrita para el parasitismo temporal, la única diferencia estriba en que el hormiguero resultante se comparte entre la especie parásita y la hospedadora. Dentro del parasitismo permanente podemos encontrar dos alternativas diferentes: el inquilinismo y el esclavismo. En el caso del inquilinismo la hembra parásita y la hospedadora permanecen juntas, cada una de ellas produciendo su propia prole que es alimentada y cuidada sólo por las obreras de la especie hospedadora. En este caso puede producirse una pérdida total o casi total de obreras de la especie parásita, con lo que la reina parásita produce exclusivamente sexuales y es lo que se conoce como inquilinismo sin obreras. El esclavismo es exclusivo de los Formícidos. Se produce la expulsión o la muerte de la hembra huésped, por tanto la producción de nuevas obreras hospedadoras está limitada, pero a diferencia del parasitismo temporal, éstas son sustituidas o reemplazadas en el hormiguero mixto por medio de razzias o asaltos a otros hormigueros de la especie hospedadora organizados por las obreras parásitas.

2. INCIDENCIA DEL PARASITISMO SOCIAL

La vida social aparece en los dos grupos mayoritarios de insectos, concretamente en los Hemimetábolos (Isópteros o termitas) y en los Holometábolos (Himenópteros: avispas, abejas y hormigas). El parasitismo social, estrictamente hablando, sólo aparece en los Himenópteros y no en todas las familias (ver figuras 1 y 2.).

El parasitismo social es un fenómeno conocido en cerca de 200 especies de Formícidos, de las 8800 descritas (Hölldobler & Wilson 1990). Sin embargo se considera que sólo una pequeña proporción de la fauna mundial de parásitos es conocida, porque las especies parásitas tienden a ser raras y estar localmente distribuidas, tanto más cuanto mayor es su especialización. Las especies parásitas que se conocen se distribuyen exclusivamente en las zonas templadas de Norte América, Europa y Sudamérica.

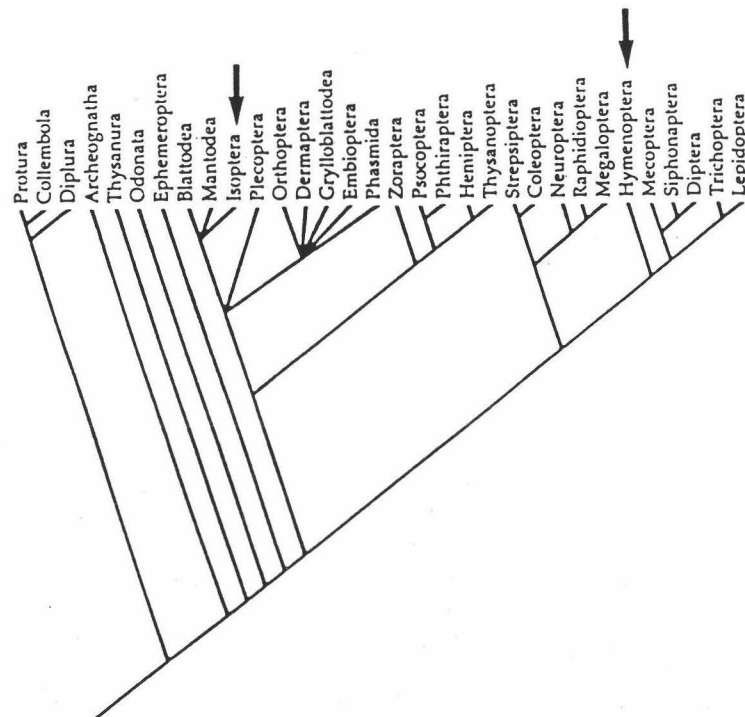


Fig. 1. Filogenia de los principales órdenes de insectos. Con una flecha se señalan en los que hay vida social (modificado de Brusca & Brusca 1990)

Las sociedades de hormigas son sistemas naturales relativamente abiertos, puesto que algunas especies de hormigas adoptan áfidos, coleópteros u homópteros, de los que obtienen secreciones azucaradas. Otras especies se aprovechan de la recolección de hormigueros vecinos, siguen las pistas de olor depositadas por otras especies, roban obreras de otros nidos para que les sirvan de esclavas o colocan sus

huevos entre los de la reina del hormiguero para que su descendencia sea criada sin esfuerzo.

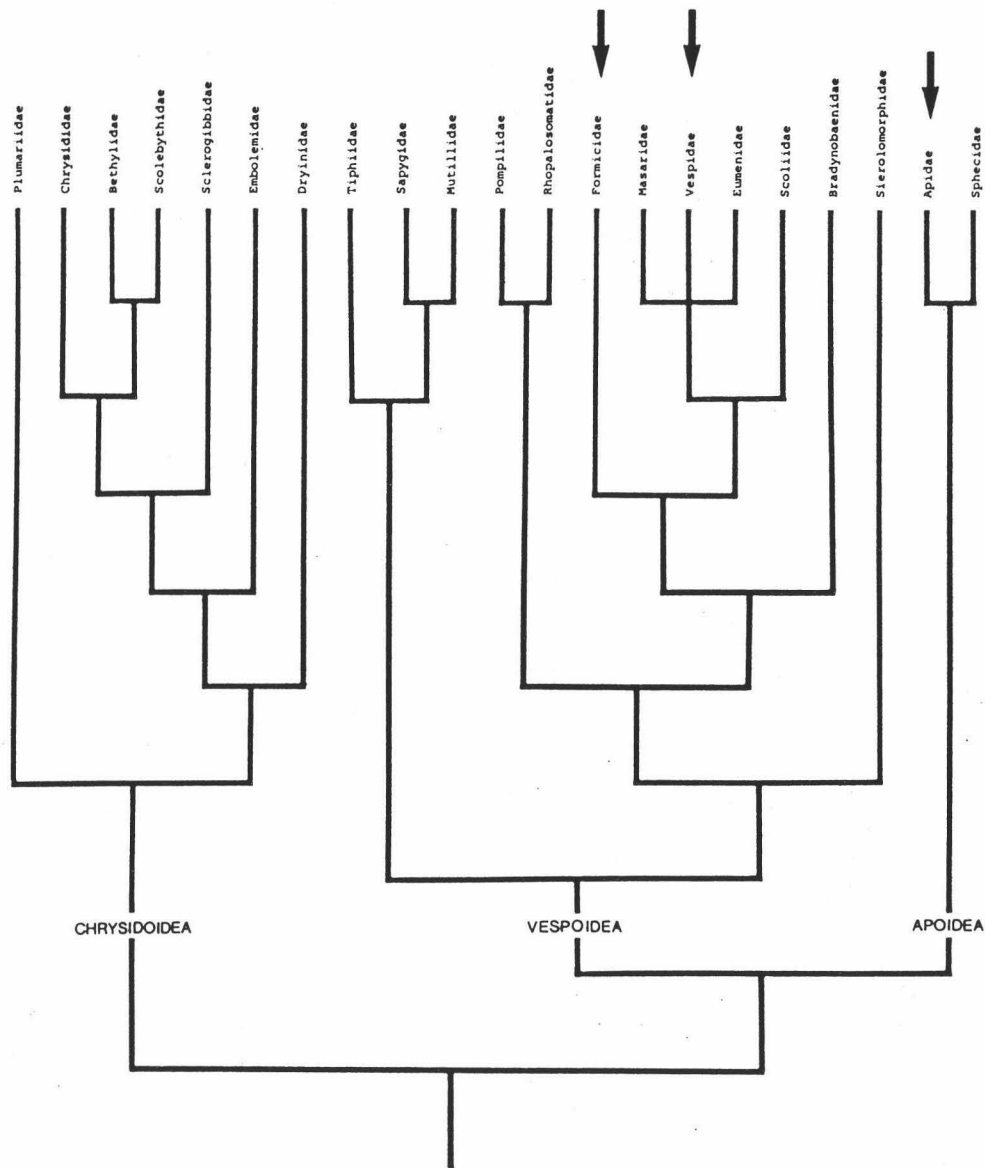


Fig.2. Filogenia de los aculeados. Las flechas señalan aquellas subfamilias en las que aparece algún tipo de parasitismo social

Entre los Formícidos se dan los tipos de parasitismo más variados y complejos, en cinco subfamilias: *Dolichoderinae*, *Formicinae*, *Myrmeciinae*, *Pseudomyrmecinae* y *Myrmicinae* (Fig.3). La distribución no es uniforme en estas subfamilias, ya que son *Myrmicinae* y *Formicinae* las que reúnen a la mayor parte de las especies parásitas.

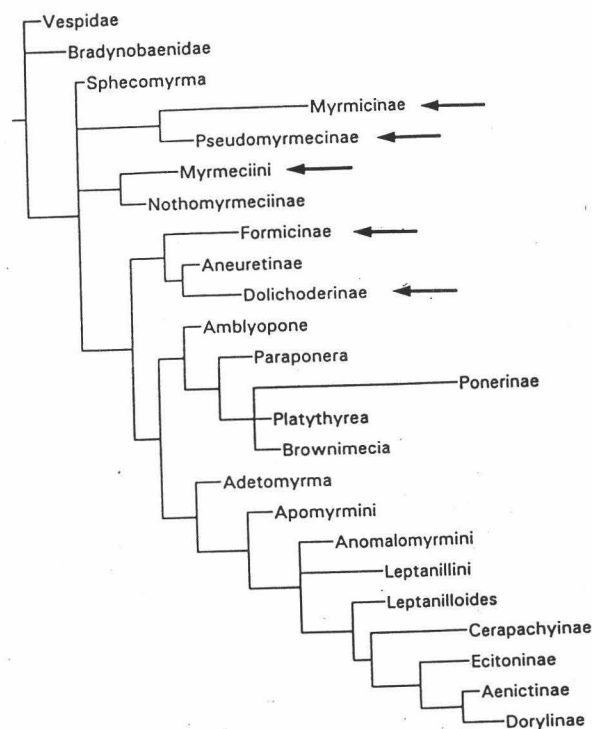


Fig. 3. Filogenia de la familia Formicidae. Las flechas señalan aquellas subfamilias en las que aparece algún tipo de parasitismo social

Las formas consideradas más avanzadas (Hölldobler & Wilson 1990) del parasitismo social (dulosis e inquilinismo) están casi totalmente limitadas a las subfamilias *Formicinae* y *Myrmicinae*, y están mayormente concentradas en ciertos

géneros como *Pheidole*, *Myrmica*, *Leptothorax*, *Tetramorium*, *Plagiolepis*, *Lasius* y *Formica*. En la familia Myrmeciinae han sido descritas dos especies inquilinas (*Myrmecia hirsuta* y *M. inquilina*). El único parásito conocido hasta el momento de la familia Dolichoderinae es el parásito temporal *Bothriomyrmex*. No se conocen especies parásitas de ningún tipo en las familias Ponerinae, Cerapachyinae y Dorylinae.

3. MODIFICACIONES MORFOLÓGICAS Y FISIOLÓGICAS

En las especies parásitas aparecen una serie de caracteres morfológicos extendidos y que se suponen una consecuencia de este tipo de vida, por lo que se puede hablar de un "síndrome del parasitismo" (Wilson 1984). La presencia de estos caracteres permite incluso aventurar el carácter parásito de una determinada especie, aunque no se conozca nada sobre su biología.

Una de las modificaciones más llamativas es la presencia de unas mandíbulas de tipo falciforme (fig. 4 a,b,c), como ocurre en las especies de *Strongylognathus* y de *Polyergus*. Acompañando o no a este tipo de mandíbulas es también frecuente que el clipeo pueda estar ligeramente excavado (fig.4 c,d,e). Además, en la cabeza también suele aparecer una modificación en la región occipital que presenta una marcada concavidad, muy aparente en algunas especies del género *Strongylognathus* (fig.4 c, e) y en el género *Rossomyrmex*. El pecíolo y el postpecíolo pueden presentar unos procesos espiniformes o laminares en la región ventral.

Otra de las características morfológicas típicas de algunos parásitos es la reducción en el tamaño de los sexuales, especialmente de las reinas y los machos. Esto puede apreciarse bastante bien en algunos géneros como *Teleutomyrmex* (Fig. 5), *Anergates* o *Plagiolepis*, aunque también se ha detectado en especies parásitas de los géneros *Seudomyrmex*, *Pheidole*, *Camponotus* y *Cataglyphis*.

Estas alteraciones anatómicas y morfológicas no dependen de la filogenia de las diferentes especies en las que aparece, sino que todas las evidencias apoyan una relación estrecha con el tipo de parasitismo que practican. Así, por ejemplo la cabeza biconvexa, las mandíbulas falciformes y el clípeo escotado aparecen en parásitos esclavistas. Otros géneros esclavistas, tales como *Chalepoxenus* o *Epimyrma* no presentan ninguna de estas alteraciones morfológicas, sin embargo, la coincidencia de caracteres morfológicos en dos géneros filogenéticamente muy separados (*Strongylognathus*, de la familia Myrmicinae, y *Formica*, un Formicinae) hace suponer que representan un caso de convergencia morfológica.

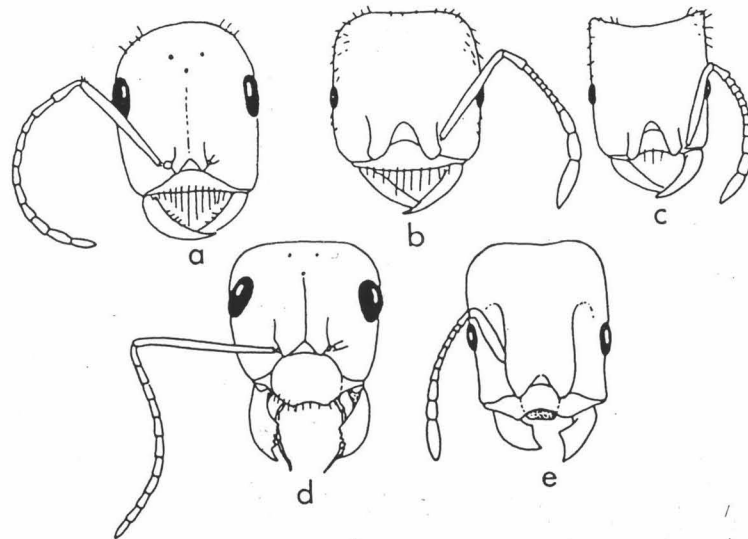


Fig. 4. Morfología cefálica asociada al parasitismo en a) *Polyergus*, b y c) *Strongylognathus*, d) *Formica* y e) *Harpagoxenus*

Las mandíbulas falciformes y el clípeo escotado se supone que han sido seleccionadas por aumentar la eficacia en el transporte de larvas y pupas resultado de las razzias. La región occipital excavada se piensa que asegura la articulación de la cabeza ante un posible ataque de las especies hospedadoras, favoreciendo la supervivencia.

Los procesos laminares o espiniformes son típicos de la mayor parte de las especies inquilinas, independientemente de su filogenia, así por ejemplo aparecen tanto en las especies parásitas del género *Myrmica*, como por ejemplo *Myrmica bibikoffi*, como en *Chalepoxenus* o *Epimyрма*. Se interpreta que estos procesos laminares protegen el peciolo y postpeciolo impidiendo que sean puntos fácilmente accesibles a las mandíbulas de los hospedadores.

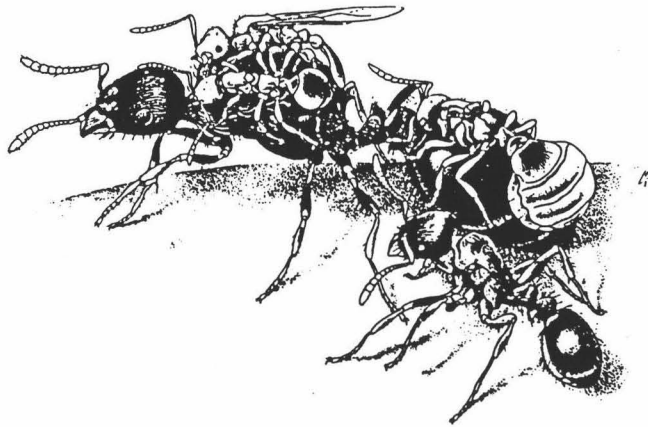


Fig. 5. Hembras de *Teleutomymex schneideri* sobre una reina de la especie hospedadora *Tetramorium caespitum*

Por último la reducción en el tamaño es común en las especies inquilinas más extremas, aquellas en las que la casta obrera ha desaparecido. La interpretación a este fenómeno tiene varias vertientes, una es que el pequeño tamaño facilita la sujeción de la hembra parásita a la reina hospedadora (fig. 5), como ocurre en *Teleutomymex*, *Anergates* o *Seudomyrmex* (Hölldobler & Wilson 1990). En otros casos, como en el género *Plagiolepis* (*P. xene* por ejemplo), en el que las hembras son del tamaño de las obreras hospedadoras o incluso menores (Nonacs & Tobin 1992), pero que en ningún caso viven sobre la reina hospedadora, se supone que el pequeño tamaño de los sexados representa una ventaja relacionada con la

determinación de las castas ya que el pequeño tamaño permitiría que las larvas alcanzaran el estado adulto con menor cantidad de alimento del necesario incluso para que una obrera hospedadora se desarrolle por completo (Bourke & Franks 1991). También el pequeño tamaño se supone que puede disminuir la capacidad de las obreras hospedadoras a la hora de diferenciar entre las larvas del hospedador y las del parásito, así como a dificultar el reconocimiento de las reinas parásitas por parte de las obreras hospedadoras (ver en Aron et al. 1999).

4. ECOLOGÍA DEL PARASITISMO SOCIAL EN FORMÍCIDOS

A nivel mundial la distribución de las especies parásitas es muy discontinua e irregular. Obviamente puede existir un sesgo producido por el escaso conocimiento que se tiene aún de la entomofauna de las regiones tropicales, pero de todas formas, de las alrededor de 200 especies parásitas que se conocen, la mayor parte, en números absolutos y relativos, se encuentra en el hemisferio norte (Hölldobler & Wilson 1990). Buschinger (1986) opina que la tasa de parasitismo es más elevada cuando la especie hospedadora forma poblaciones densas y homogéneas, lo que ocurre más frecuentemente en regiones templadas y sobre todo en ambientes un poco extremos, mientras que en regiones tropicales la diversidad es mucho mayor y, por tanto, la localización del hospedador por parte del parásito es un suceso más imprevisible de lo habitual.

Nonacs & Tobin (1992) sugieren que hay también razones de tipo biológico que explican la distribución irregular y escasa de algunos parásitos. Así las especies inquilinistas sin obreras, por tener una menor población y una menor fitness, presentan una distribución geográfica más restringida, pero al mismo tiempo más variada en cuanto a requerimientos ecológicos. Por el contrario, las especies inquilinistas con obreras son más propias de ambientes con una fuerte estacionalidad.

Las condiciones ambientales pueden propiciar el parasitismo puesto que los climas templados o fríos pueden facilitar la introducción en el hormiguero hospedador de hembras parásitas (Hölldobler & Wilson 1990). Enfriando las colonias unos 10-15^o C es más fácil que puedan adoptar reinas de su propia especie (Hölldobler & Wilson 1990). Este rango de enfriamiento se da fácilmente durante el verano en las zonas montañosas, donde las especies parásitas parecen ser más abundantes.

No está claro, de todas formas, que sea sólo una cuestión de tipo ambiental, de abundancia o tamaño de poblaciones de las especies hospedadoras, lo que explique el tipo de distribución irregular de los parásitos sociales.

Si analizamos la distribución de las especies parásitas y la de los taxones en las que éstas se encuentran vemos que la diferencia en la distribución geográfica de los parásitos no está relacionada con una diferencia en la distribución de las subfamilias en las que se presenta el parasitismo. Concretamente las subfamilias Formicinae y Myrmicinae tienen una distribución mundial y cuentan con numerosas y abundantes especies en los trópicos, sin embargo la mayor parte de sus especies parásitas se encuentran en el hemisferio norte. Pero si analizamos la distribución taxonómica a nivel de género, los resultados son un tanto contradictorios. Así, en el caso de los géneros que mayor número de especies parásitas reúnen, que son concretamente *Leptothorax*, *Tetramorium* y *Formica*, su distribución y por tanto la de sus parásitos, es preferentemente Holártica (Hölldobler & Wilson 1990). De la misma manera en el género *Pheidole*, de distribución preferentemente tropical, el mayor número de especies parásitas se encuentra en las regiones tropicales (Wilson 1984), por tanto podíamos pensar que es la diversidad y abundancia del hospedador lo que va a justificar la distribución del parásito. Sin embargo en otros géneros como *Camponotus*, uno de los géneros con mayor número de especies a nivel mundial, muy diversificado y abundante tanto en medios tropicales, como templados y con colonias similares en algunos casos a las de *Formica*, sólo se

conoce una especie parásita (*C. universitatis*) y precisamente del sur de Europa (Tinaut et al. 1992). Por último, son numerosos los géneros ampliamente distribuidos o con numerosas especies a nivel mundial, o tropicales, o del hemisferio norte, como *Ponera* o *Messor*, de los que aún no se conoce ninguna especie parásita. Por tanto debe existir alguna otra razón, probablemente de tipo filogenético o evolutivo, que justifique la distribución mundial de las especies parásitas, como opinan también Nonacs & Tobín (1992).

A nivel local las poblaciones de los parásitos están muy parcheadas. Este es un aspecto aún muy poco estudiado, pero en el que hay que tener en cuenta que la especie parásita puede tener sus particulares requerimientos ambientales, a lo que hay que añadir que la respuesta ante el parásito no tiene tampoco por qué ser idéntica para todas las poblaciones del hospedador. Todo lleva a que la distribución de los parásitos sea en general muy irregular y dispersa, como se puede ver en el caso concreto de *Teleutomymex* parásito de *Tetramorium* (fig.6B), con dos especies limitadas a las altas montañas europeas o la de *Rossomyrmex*, parásito de *Proformica* y con una distribución claramente disjunta y de difícil interpretación (fig. 6A).

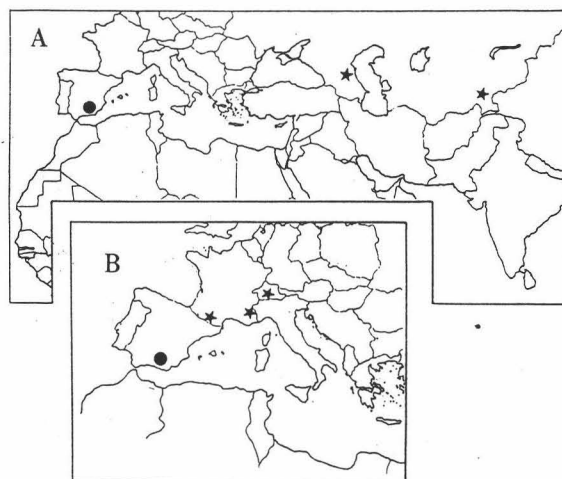


Fig. 6. Distribución de A: *Rossomyrmex* (*proformicarum* y *minuchae*) y B: *Teleutomymex* (*schneideri* y *kutteri*)

Algunas características que parecen predisponer a ciertas especies al parasitismo son las siguientes (Hölldobler & Wilson 1990):

1. Vivir en climas templados o áridos.
2. Ser poligínicos, como resultado de readopción de nuevas reinas.
3. Ser polidómicos y en alguno de los nidos, que permanezca población sin hembras
4. Vivir en poblaciones densas.
5. Aprender el olor de la propia especie tras la eclosión de la pupa.

5. ORIGEN Y EVOLUCIÓN DEL PARASITISMO SOCIAL EN FORMÍCIDOS

El parasitismo social es un fenómeno que aparece independientemente al menos en tres familias de himenópteros diferentes y dentro de los Formícidos en 5 subfamilias. En cada una de éstas, el parasitismo social se revela también como un suceso independiente, con una frecuencia algo más alta de lo que podíamos esperar.

Por ejemplo en la subfamilia Myrmicinae, en la que el número de especies parásitas es el más abundante, el parasitismo en sentido estricto aparece en alrededor de 25 géneros, de un total de 167 (Bolton 1994). En el caso concreto de los géneros *Leptothorax* y *Tetramorium*, los que más especies parásitas reúnen, aparecen al menos siete géneros y 22 especies parásitas. La solución más parsimoniosa sería admitir que el parasitismo social ha aparecido, en estos dos géneros, al menos siete veces diferentes. Si lo ampliamos a toda la familia, el número de veces que ha surgido el parasitismo social sería superior a la treintena.

Resulta muy llamativa, por tanto, la reiterada aparición de un tipo de vida tan particular, no existiendo ningún otro grupo animal en el que la aparición del parasitismo haya ocurrido con tanta frecuencia e independientemente. En aves, el parasitismo de cría se estima que ha aparecido no más de 6 o 7 veces independientemente (Aragón et al. 1999).

Las causas que han podido favorecer la aparición reiterada e independiente del parasitismo no han sido convincentemente explicadas. En general se considera

que el período más crítico en la vida de un hormiguero es el período de fundación y que debe ser este momento en el que las presiones selectivas tengan una gran importancia en la evolución del modo de vida de cada sociedad. Es de suponer que cualquier cambio que aumente las posibilidades de supervivencia debe ser fácilmente seleccionado y, al fin y al cabo, siempre será más fácil iniciar una nueva sociedad a partir de otra sociedad ya bien instituida, lo que en otras palabras equivaldría a parasitar, temporal o definitivamente, a otra sociedad. Por ello buena parte de los orígenes del parasitismo se supone que se encuentran alrededor de los procesos ligados con la fundación de las nuevas sociedades.

Para tener una idea de todos aquellos factores que han podido favorecer la aparición del parasitismo vamos a analizarlos bajo tres puntos de vista: biológico, filogenético y geográfico.

Biológico. Las características biológicas de las especies precursoras del parasitismo han intentado ser explicadas mediante las siguientes hipótesis sobre el origen del parasitismo:

- 1.- Predación sobre otras especies
- 2.- Territorialidad intraespecífica
- 3.- Poliginia

Las dos primeras hipótesis son casi complementarias. La primera fue esbozada por Darwin (1859) para tratar de explicar el esclavismo que él mismo pudo apreciar en los géneros próximos *Polyergus* y *Formica* del grupo *sanguinea*, que parasitan a especies del género *Formica*. Supuso que el primer paso en la evolución de ese comportamiento esclavista se produjo a partir de una *Formica* ancestral que asaltaba hormigueros coespecíficos.

La territorialidad intraespecífica como origen del parasitismo es mantenida por diferentes autores (Alloway 1980, Hölldobler 1976 y Wilson 1971 entre otros) y su mayor argumento se basa en el comportamiento territorial de *Myrmecocystus mimicus*, especie de los desiertos de Norte América, en la que se ha podido apreciar que se producen asaltos intraespecíficos en los que una colonia dominante invade a otras menos potentes, matando a todos los adultos y secuestrando las larvas y pupas, las cuales pasan a convertirse en esclavas del hormiguero dominante tras emerger de la pupa (Hölldobler 1976). Este comportamiento se observa también en otras

especies típicamente depredadoras, como por ejemplo algunas de los géneros *Cerapachys* y *Sphinctomyrmex* (Hölldobler 1982 y Buschinger et al. 1990) ambas de la tribu Cerapachyini, las cuales capturan la prole de otras especies y las almacenan y acumulan en sus hormigueros durante días o meses, aunque en este caso las utilizan exclusivamente como presas.

Ambas hipótesis se basan en que en el asalto a otro hormiguero, por las razones que sea, se produce un transporte de larvas o pupas, junto con restos de adultos, todo ello como presas. Algunas larvas o pupas pueden eclosionar y comportarse, por un proceso de imprinting, como unas obreras más, pero en este caso al servicio de la colonia depredadora, por lo que realmente pasarían a ser consideradas como esclavas. Estas hipótesis cuentan con bastante aceptación ya que en algunos géneros esclavistas como *Polyergus*, los resultados de los asaltos incluyen también restos de las obreras del hormiguero asaltado, por lo que es difícil discriminar cuándo el asalto tiene como objeto el reaprovisionamiento de nuevas obreras esclavas (en forma de larvas o pupas) o cuando estas larvas o pupas son un subproducto de un asalto encaminado a aprovisionar de alimento al hormiguero parásito.

De todas maneras estas hipótesis explicarían cómo se mantienen los hormigueros parásitos esclavistas, pero en este sentido, la hipótesis de la poliginia es la única que proporciona una explicación para el proceso de fundación de un hormiguero a expensas de otro.

La poliginia es una característica muy extendida en los formícidos (Heinze 1993). Bolton (1986) ya consideró que la poliginia era un tipo de autoparasitismo, y así se sigue considerando (Sudd & Franks 1987; Rüpell & Heinze 1999), pues se estima que las hembras nuevas que se incorporan al hormiguero materno practican en realidad un autoparasitismo intraespecífico.

Si tenemos en cuenta además que la poliginia es ventajosa en la fase de formación de una nueva sociedad (Bartz & Hölldobler 1982), siendo utilizada en algunos casos sólo para el inicio de una sociedad, pudiendo ésta pasar a ser monogámica una vez superada esta primera etapa (Sudd & Franks 1987) y que lleva muchas veces aparejada la cópula en el entorno del hormiguero, con lo cual se facilita el regreso y reincorporación de la o las nuevas hembras fecundadas al

hormiguero materno. Si en esta situación se produce alguna alteración genética en alguna de esas nuevas reinas podemos encontrarnos con el inicio de una población de hormigas, genéticamente diferentes, en un hormiguero ya constituido y, por tanto, el inicio de una sociedad parásita. Un argumento de peso a favor de esta hipótesis lo proporciona el que muchas especies inquilinas viven en colonias poligínicas y son, a menudo, también poligínicas (Buschinger 1986). Por tanto se puede considerar que la poliginia es una característica lo suficientemente válida y frecuente como para ser considerada uno de los mejores requisitos para la aparición del parasitismo y, sobre todo, para explicar la aparición independiente del parasitismo en cualquiera de sus tipos.

La frecuencia de la polidomia en los casos de poliginia, es decir, de la existencia de diferentes hormigueros pertenecientes a la misma sociedad y relacionados todos entre sí, genética y físicamente, permitiría también explicar el origen del parasitismo en algunos casos y concretamente del esclavismo, ya que en estas circunstancias es muy frecuente el transporte de adultos y prole entre unos hormigueros y otros (Buschinger 1970).

Todo lo dicho anteriormente nos lleva a la conclusión de que existen ciertos hábitos que han podido favorecer la aparición del parasitismo en los Formícidos, tales como: predación interespecífica, territorialidad intraespecífica y poliginia, a veces acompañada de polidomia. Este conjunto de atributos se ha venido denominando como características preparasíticas.

Filogenético

Como hemos visto el parasitismo social en sentido estricto aparece de forma independiente. Debemos pensar, por tanto, que debe existir alguna razón que justifique la ventaja de este tipo de vida y su selección, así como el hecho de que sólo en grupos muy derivados pueda surgir este tipo de vida.

Uno de los aspectos que más sobresalen en el parasitismo social es la estrecha relación filogenética que existe entre hospedador y parásito, sobre todo si

lo comparamos con el parasitismo convencional en el que es casi general que el hospedador y el parásito pertenezcan a taxones muy separados, habitualmente incluso a fila diferentes. Sirvan como ejemplos los cestodos o los trematodos (platelmintos) o los nematodos (seudocelomados) o los malófagos (artrópodos), todos ellos parásitos de cordados fundamentalmente. Únicamente algunos ácaros y algunos crustáceos pueden ser parásitos de otros artrópodos (de himenópteros o de coleópteros) pero en escasos grupos el parasitismo se produce entre especies de la misma clase, sólo en algunos crustáceos (cirrípedos parásitos de decápodos) podemos encontrar algunos ejemplos. Sin embargo en los parásitos sociales, hospedador y parásito no sólo pertenecen al mismo filum, sino a la misma subfamilia, tribu o incluso género, con muy escasas excepciones. Este estrecho parentesco entre hospedador y parásito sólo aparece con alguna frecuencia, en el parasitismo de cría en aves (Davies et al. 1989).

Emery (1909) ya señaló la similitud que existe entre hospedador y parásito, similitud que, por las implicaciones evolutivas y filogenéticas que tiene, sigue siendo objeto de controversias. El sentido que Emery le dió a este parecido es el de una proximidad filogenética, puesto que este autor supone una similitud por haber evolucionado directamente de la especie hospedadora o, al menos, del mismo grupo de especies y lo que señala es que el parásito es más próximo al hospedador que a ningún otro (Buschinger, 1986). Es lo que se conoce hoy día como la regla de Emery.

Wilson (1971) entiende la regla de Emery como un parecido morfológico entre el hospedador y el parásito y no necesariamente como una proximidad filogenética. Baroni-Urbani (1967) también asume que, el que hospedador y parásito se identifiquen como pertenecientes al mismo género es más una consecuencia derivada de una convergencia morfológica impuesta por la similitud en la presión selectiva que puede proporcionar un mismo hospedador sobre poblaciones independientes de preparásitos, y no una evidencia de un origen

filogenético común de parásito y hospedador. Más adelante comentaremos las modificaciones morfológicas y anatómicas que aparecen en los parásitos y que se consideran derivadas de la vida parásita y como veremos, no van en el sentido de una identidad morfológica con el hospedador. Por ello es que, de momento, no se acepta la posibilidad de una convergencia morfológica tan acusada como para confundir en uno a varios taxones diferentes.

Con argumentos más empíricos podemos encontrar opiniones a favor de la regla de Emery en diferentes trabajos en los que se construye la filogenia de diferentes parásitos y hospedadores utilizando caracteres químicos o genéticos y no sólo morfológicos (Heinze 1991; 1995; Baur et al. 1996). Pero también hay opiniones y resultados contrarios a esta regla. El más relevante puede ser el del género *Rhoptromyrmex*, un Tetramoriini que se ha encontrado tanto en hormigueros de *Pheidole* (Pheidolini, Myrmicinae) como de *Tapinoma* (Dolichoderinae) (Bolton 1986). Aunque en ambos casos se cuestiona si representan realmente un caso de parasitismo estricto (Buschinger 1990).

Ward (1996) también considera discutible la validez de la regla de Emery y piensa que en general ha sido ampliamente aceptada pero escasamente analizada en profundidad. Concretamente estudia las relaciones filogenéticas entre una especie parásita de *Pseudomyrmex* (*P. inquilinus*) y sus hospedadores y encuentra que ésta especie parásita está más próxima a otro grupo de especies que al grupo en el que se incluye el hospedador. Una situación similar es señalada por Agosti (1994) con respecto a un parásito inquilinista del género *Cataglyphis* o los resultados de Choudhary et al. (1994) sobre véspidos parásitos.

En nuestra opinión estos resultados no van en contra de una aplicación general de la regla de Emery, ya que, sin entrar a discutir los conceptos de simpatria o alopatría argüidos por los mencionados autores, los resultados que se presentan en estos artículos señalan a los hospedadores como pertenecientes a la misma tribu o

incluso al mismo género, lo que en cualquier caso es evidencia de una gran proximidad filogenética entre hospedador y parásito y si bien está en contra de una aplicación estricta de la regla de Emery, no lo está de la idea general de que un parásito social es más próximo filogenéticamente a su hospedador que a cualquier otro.

Obviamente una aplicación estricta de la Regla de Emery no podría extenderse a aquellos casos en los que varias especies monofiléticas parasitan a diferentes especies de hospedadores, aunque sean también monofiléticas, como ocurre en los casos mencionados, pues siempre el mayor parentesco se dará entre las especies parásitas monofiléticas que entre cada parásito y su hospedador. Esto es simplemente una consecuencia del proceso de coevolución parásito-hospedador conocido en numerosos parásitos y que no debe interpretarse como un fallo de la regla de Emery. Poulin (1998) explica claramente que si consideramos un proceso de especiación que surge en una determinada población de un hospedador, en la cual hay un parásito, si ocurre un aislamiento en la población hospedadora, esta barrera aislará genéticamente también a la población parásita. Todo ello originará, en un principio, dos poblaciones alopátricas tanto para el parásito, como para el hospedador, lo cual podrá ser origen de la formación de dos especies derivadas para ambos y así sucesivamente. Por tanto, cada una de las especies parásitas derivadas estará genéticamente más próxima de la parásita ancestral que del hospedador, es más, a lo largo de la evolución ambos grupos de especies es de esperar que se distancien aún más genéticamente. Este resultado final, sin embargo, no invalida el que originariamente el parásito, en el caso de los parásitos sociales, se haya formado a partir de una subpoblación del hospedador. Esta congruencia entre la filogenia del parásito y la del hospedador, es lo que se conoce como la regla de Fahrenholz (Poulin 1998) y pensamos que es lo que ocurre también en la evolución del tandem parásito-hospedador en los insectos sociales.

Sólo el hallazgo de parásitos y hospedadores pertenecientes a subfamilias diferentes, o incluso a tribus diferentes, podrían ser objeciones importantes a la regla de Emery. Por tanto lo que en general parece ocurrir es que los parásitos se originan en la misma línea filogenética que el hospedador y que la regla de Emery está más cerca de la realidad de lo que algunos autores objetan.

Geográfico.

Sobre el origen geográfico del parasitismo se barajan dos hipótesis: origen simpátrico o alopátrico, muy relacionadas ambas con el origen filogenético del parasitismo y con la filogenia hospedador-parásito. Uno de los problemas que se plantea en este punto, es que existe realmente algo de confusión en la aplicación de ambos conceptos. En general las acepciones de simpatría o alopatría son exclusivamente de índole geográfica (Crozier & Pamilo 1996).

Entre los defensores del origen alopátrico del parasitismo social hay que mencionar especialmente a Wilson (1971) el cual ve difícil o inexplicable que una misma especie pueda ser origen de su propio parásito. Intenta resolver esta aparente paradoja aceptando un proceso de especiación alopátrico por medio del cual se separan dos poblaciones que evolucionan independientemente y es sólo posteriormente, al desaparecer las barreras geográficas, cuando ambas poblaciones entran en contacto y una de ellas puede pasar a ser parásita de la anterior. Evidentemente esta hipótesis presenta un escollo importante que sería explicar ¿cómo una de esa dos especies se convierte en parásita de la otra? ¿por qué tienen que coincidir ambas poblaciones de nuevo para que aparezca el parasitismo? o ¿cómo una especie potencialmente parásita puede llevar una vida libre hasta coincidir precisamente con la especie filogenéticamente próxima?

El proceso de especiación simpátrico sugiere que en una determinada especie con características preparásitas, una población genéticamente diferente de la original se aísla reproductivamente pero sigue viviendo a costa de la población ancestral, bien por medio de una reinvasión de su hormiguero (en el caso de las poligínicas lo que daría lugar al inquilinismo) o por medio de asaltos a hormigueros de la especie ancestral (en el caso de la especies depredadoras, lo que daría lugar al esclavismo) (Buschinger 1990).

El proceso de especiación simpátrico sería el más parsimonioso, explicaría bastante bien la alta tasa de parentesco filogenético, típico del parasitismo social y, salvo excepciones, parece además el más aceptado. Buschinger (1990) apoya el proceso simpátrico como el más probable, sobre todo teniendo en cuenta el origen polifilético del parasitismo social y la más que razonable necesidad de una situación poligínica como origen del parasitismo. Este autor mantiene que, aunque el modelo de especiación alopátrico es en general el más convincente y el mejor documentado, el proceso de especiación simpátrico en una sociedad poligínica es también bastante factible, por cuanto que si varias o numerosas hembras pueden cohabitar en un mismo hormiguero y si las hembras jóvenes pueden ser reclutadas o aceptadas en un hormiguero ya establecido cada año, la posibilidad de que un individuo hembra con alguna alteración genética puede ser aceptado sin problema por la sociedad materna, es bastante aceptable.

No es rara la presencia en algunos géneros tales como *Leptothorax*, *Myrmica* o *Formica*, de hembras de menor tamaño o con algunas anomalías en comparación con la hembra estándar de esos hormigueros o especies (Rüppel & Heinze 1999). Incluso se ha podido comprobar en algunos casos (Rosengren & Pamilo 1983) que algunas hembras de hormigueros poligínicos pueden producir exclusivamente sexados, a costa de que otras hembras del mismo hormiguero produzcan sólo, o mayoritariamente, obreras. La existencia de este tipo de hembras puede ser ventajosa para un hormiguero en determinadas circunstancias en las que, por ejemplo, la supervivencia del hormiguero esté en peligro por un déficit alimenticio o una alteración del hábitat. En estos casos al menos el desequilibrio en la producción de hembras representaría una ventaja y el mecanismo para que esos genes se conserven. Si a esta desviación en la proporción de sexos se le añade un aumento en el entrecruzamiento, que puede ser causada por un apareamiento cerca del nido, frecuente también en la naturaleza (Rosengren & Pamilo 1983; Heinze & Buschinger 1987) o incluso en el interior del hormiguero de algunas especies parásitas (Buschinger 1990), la condición genética de un incipiente parásito está en marcha.

Por último Shoemaker & Ross (1996) han demostrado la existencia de especiación simpátrica en formícidos y Crozier & Pamilo (1996) desarrollan un modelo que permite explicar que, en ciertas situaciones, la existencia de sociedades

poligínicas y monogínicas pueden albergar procesos de especiación de tipo simpátrido.

6. ESPECIFICIDAD PARÁSITO-HOSPEDADOR

La distribución de las especies parásitas no coincide en toda su extensión con la de las especies hospedadoras, pero en el caso de los parásitos sociales la distribución es además muy irregular y dispersa.

Por otra parte, la coincidencia espacial del parásito con varias especies hospedadoras no supone que se utilicen a todas ellas por igual, sino que puede existir una selección de la especie hospedadora, como se ha podido comprobar por ejemplo en el género *Chalepoxenus* (Buschinger et al. 1988) o en *Polyergus* (Mori et al. 1994). En el caso de estas y otras especies que puedan utilizar diferentes hospedadores y en el caso de que estos posibles hospedadores se encuentren en el entorno, la composición definitiva del hormiguero mixto, es decir, qué especie hospedadora va a ser la que se encuentre dentro del hormiguero parásito, va a depender de dos factores:

- En primer lugar puede existir una selección del hormiguero o de la especie a parasitar, lo que depende de la especie hospedadora que se encuentre en el hormiguero mixto en el momento de eclosionar las obreras y nuevas reinas. Se supone que es una consecuencia del imprinting que provoca la especie hospedadora que esté presente (Buschinger et al. 1988).

- Pero, en el interior del hormiguero mixto se puede producir también un control de la especie hospedadora que mayoritariamente o exclusivamente constituya la población del hormiguero. La composición definitiva del hormiguero mixto puede estar controlada por la competencia entre las especies esclavas ya que éstas pueden eliminar, dentro del hormiguero parásito, a las pupas y larvas de la especie hospedadora menos agresiva, como ocurre por ejemplo en el caso del género *Harpagoxenus* (Schumann y Buschinger 1991). El caso contrario, es decir, cuando hay poca especificidad por parte de la especie parásita y al mismo tiempo

poca agresividad entre las esclavas, la composición del hormiguero mixto es heterospecífica, como ocurre en el caso de *Formica sanguinea* (Mori et al. 1992).

Todo ello da lugar a la existencia de especies parásitas muy específicas con respecto a la especie hospedadora, como por ejemplo en el caso de la mayor parte de las especies de *Strongylognathus* que utilizan como hospedador sólo a *T. caespitum*, o *Plagiolepis xene*, parásita exclusivamente de *P. pygmaea* (Le Masne 1956). Por el contrario hay especies que pueden tener un amplio espectro de posibles hospedadoras, como ocurre con *Chalepoxenus muellerianus* que puede tener como hospedadores a alrededor de 12 especies del género *Leptothorax* (Schumann & Buschinger 1995).

En el parasitismo social también puede ocurrir que una especie hospedadora pueda albergar varias especies o incluso varios géneros parásitos, aunque en ningún caso de forma simultánea. Los casos más llamativos pueden ser los de *Tetramorium caespitum*, que puede albergar a varios géneros, especies y tipos diferentes de parasitismo, por ejemplo: *Teleutomyrmex* y *Anergates* (parásitos inquilinistas sin obreras), y *Strongylognathus* (esclavista) (Hölldobler & Wilson 1990). Otro ejemplo es el de *Leptothorax unifasciatus*, el cual puede albergar a dos géneros y especies diferentes: *Chalepoxenus muellerianus* y *Epimyrmica ravouxi* (Buschinger et al. 1988) (ver Wilson 1971 para una relación bastante completa de parásitos y hospedadores).

La aceptación de varios parásitos por un sólo hospedador puede estar motivada por muy diferentes razones: duplicidad en el hospedador por parte del parásito, extinción de algunas especies hospedadoras y por tanto un cambio en el hospedador por parte del parásito, un proceso doble de especiación en el parásito y no en el hospedador, etc. (Poulin 1998).

7. COMPORTAMIENTO DE LAS ESPECIES ESCLAVISTAS

Entre las especies parásitas, 35 pueden considerarse esclavistas con dulosis (Buschinger et al. 1980), éstas pertenecen a dos subfamilias Myrmicinae (Tribus *Leptothoracini* y *Tetramorini*) y Formicinae (Tribu *Formicini*).

Las especies esclavistas de la subfamilia Myrmicinae (Tribus *Leptothoracini* y *Tetramorini*) pertenecen a los géneros *Leptothorax*, *Harpagoxenus*, *Strongilognathus*, *Epimyрма* (10 especies), y *Chalepoxenus*.

El género *Epimyрма* cuenta con diez especies y dentro de las especies de este género se puede intuir una transición evolutiva desde esclavistas a inquilinas, ya que se encuentran especies con obreras (entre 20 y 200 obreras) hasta llegar a las especies sin obreras que son consideradas las verdaderas inquilinas. En todos los casos parasita nidos de especies del género *Leptothorax*. En cuanto a comportamiento de cópula ésta puede producirse en vuelo (mating flight), con gran producción sincrónica de sexuales, o dentro del nido originario, permaneciendo las hembras en el nido hasta el invierno o la primavera, lo que origina también diferentes momentos de fundación de las nuevas colonias. Tanto las colonias parásitas como las hospedadoras son monogínicas, excepto uno de los hospedadores *L. tuberum* que es poligínico facultativo.

El género *Chalepoxenus* cuenta con cuatro especies descritas (Buschinger et al 1988) que son parásitas de diferentes especies de *Leptothorax*, comúnmente *L. unifasciatus* y *L. massiliensis* (Buschinger et al 1988). *Chalepoxenus* se considera un género esclavista, aunque en dos especies (*C. brunneus* y *C. spinosus* faltan las obreras (Buschinger et al 1988). Las hembras fundadoras invaden los hormigueros a parasitar y matan o expulsan al exterior a todos los adultos, incluida la hembra, utilizando el agujijón. Ellas cuidan la prole existente de la que surgen las primeras esclavas. *C. brunneus* no expulsa a todas las obreras adultas del nido invadido considerándose una vía cercana al inquilinismo verdadero.

Del género *Harpagoxenus* se conocen cuatro especies. Se trata de un género esclavista de diferentes especies del género *Leptothorax* pertenecientes al subgénero *Mychothorax* (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *L. gredleri*, etc.). La especie elegida para ser parasitada varía según diferentes factores como la densidad de la especie (Heinze et al 1992, Schumann & Buschinger 1991) o la misma especie que la existente en el hormiguero materno (Schumann & Buschinger 1991). Las colonias son monogínicas y la cópula de las hembras vírgenes se realiza en las inmediaciones del hormiguero materno (Buschinger 1983). Durante la invasión del hormiguero hospedador las hembras recién fecundadas matan a la hembra del hormiguero parasitado (Schumann & Buschinger 1991).

El género *Strongylognathus* cuenta con un gran número de especies, alrededor de veinte (Baroni Urbani 1969). Este género es esclavista de diferentes especies del género *Tetramorium*..

Las especies esclavistas de la subfamilia Formicinae (Tribu *Formicini*) son tres: *Formica* (subgénero *Raptiformica* o *sanguinea*-group según diferentes autores), *Polyergus* y *Rossomyrmex*. Entre estas especies esclavistas podemos encontrar diferentes grados de especialización, así entre las especies de *Formica* del grupo *sanguinea* la captura de prole esclava es facultativa (Topoff et al 1985b, Hölldobler & Wilson 1990), mientras que en *Polyergus* y *Rossomyrmex proformicarum* las esclavas son imprescindibles para el mantenimiento de la colonia (Marikovsky 1974, Topoff et al 1985a, Hölldobler & Wilson 1990, Le Moli et al.1994, Hasegawa & Yamaguchi 1994).

La mayoría de las publicaciones sobre los *Formicini* parásitos han recogido datos ecológicos y comportamentales de las especies del género *Polyergus*: *P. rufescens* en Europa (Mori et al, 1991; Le Moli et al. 1994), *P. lucidus* (Talbot 1967, Kwait & Topoff 1984) y *P. breviceps* (Topoff et al.1985a y b) en EE.UU. y *P. samurai* (Hasegawa & Yamaguchi 1994) en Japón. Clásicamente se ha considerado

que los géneros *Polyergus* y *Rossomyrmex* son próximos filogenéticamente (Wilson 1971, Buschinger 1990, Hölldobler & Wilson 1990, Agosti 1989, 1994), suponiendo esto un posible origen monofilético del parasitismo en los *Formicini*.

Son muy pocos los trabajos que se han realizado sobre las especies del género *Rossomyrmex*, en parte por su distribución en áreas a las que, por causas sociales e históricas, es difícil el acceso para la mayoría de los mirmecólogos (la llanura del Caspio en Rusia), y en parte por la dificultad en la localización de los nidos parasitados (Sierra Nevada en Granada, Sureste de España). Sobre la biología de este género únicamente se conocen los trabajos de Arnoldi (1928, 1932) y Marikovsky (1974) para *R. proformicarum*.

El género Polyergus

Polyergus es un género esclavista obligado (Topoff 1990, Mori et al 1991). No forragean en el exterior, no alimentan a su prole o su reina, y no realizan labores de limpieza del nido, a cambio están altamente especializadas en conseguir obreras del género *Formica*, que realizan estas labores por ellas (Wilson 1971, Alloway 1980, Buschinger et al. 1980, Stuart & Alloway 1983, Stuart 1984,), incluso realizan los cambios de hormiguero (Topoff 1990). Los nidos son grandes (unas 2500 parásitas y más de 6000 esclavas). Las parásitas realizan periódicamente asaltos sobre nidos de diferentes especies de *Formica*. Algunas obreras de *Polyergus* (scouts) exploran los alrededores de su nido para localizar un nido hospedador. Buscan debajo de las piedras y bajo las hojas. Cuando localizan un nido vuelven de forma directa al nido, donde reclutan mediante feromonas (Talbot 1967) a un grupo de congéneres que realizarán el asalto al nido. En la razzia las obreras parásitas se orientan utilizando claves visuales y depositan feromonas en el suelo como ayuda adicional a la hora de la vuelta al nido (Topoff 1990). Una vez que el grupo de obreras parásitas reclutadas llega al nido hospedador, dispersan a las hormigas que viven en él provocando un comportamiento de alarma en ellas, producido por una feromona inductora de pánico. Esta feromona es secretada por

las propias obreras de *Formica*, que huyen abandonando su prole, que será robada por las obreras de *Polyergus* sin ninguna resistencia. En cada asalto las obreras de *Polyergus* roban unas 600 pupas de *Formica*, y durante una estación completa llegan a robar alrededor de unas 14000 pupas (aproximadamente 23 razzias por temporada).

El género Rossomyrmex

R. proformicarum es considerada una hormiga típica de desiertos (Marikovsky 1974); como sus hospedadoras se han citado especies también típicas de desiertos: *P. nasuta* (Nylander 1856) (Arnoldi 1928, 1932) o *P. epinotalis* Kuznetsov-Ugamsky 1927, según Marikovsky (1974). Pensamos que probablemente hubo un error en la identificación de *P. nasuta* y que en los dos casos puede tratarse de la misma especie. Marikovsky (1974) vió que esta especie es parásita obligada y depende de su hospedadora para el aporte de alimento, realizando en el nido exclusivamente labores de defensa y provisión de nuevas esclavas. *P. epinotalis* vive en grandes colonias polidómicas que pueden ocupar a menudo varias hectáreas de superficie. *R. proformicarum* habita los alrededores de las colonias de la hospedadora, situando sus propios nidos muy próximos entre sí, y formando a veces también colonias (Marikovsky 1974). Estos datos contrastan con los de Arnoldi 1932, según el cual los nidos de *R. proformicarum* están muy separados entre sí.

El sistema de reclutamiento hacia el nido hospedador de *R. proformicarum* fue observado por Arnoldi (1932) y Marikovsky (1974), se trata de transporte de adultos, en el que una o varias obreras iniciadoras transportan a las otras al hormiguero. Las obreras transportadas vuelven a su nido a transportar a su vez a nuevas obreras. Tras esto se produce la invasión del hormiguero y el robo de prole. Las obreras de *Proformica epinotalis* no muestran resistencia a las saqueadoras, sólo las evitan, y no hay pérdidas en ningún bando, excepto las obreras repletas. Huevos, larvas y pupas de la especie hospedadora son transportados hasta el nido de

R. proformicarum, así como los restos de las obreras repletas.

Sobre *R. minuchae* hasta el momento sólo era conocida una localidad en Sierra Nevada (Sureste de España) donde había sido encontrado un único hormiguero (Tinaut 1981), a pesar de haber estado realizando trabajos constantes sobre la especie hospedadora (*Proformica longiseta*) en el núcleo central de Sierra Nevada y de haber visitado anualmente la localidad tipo. Sólo 9 años después de su descripción (1990) volvió a encontrarse la especie, precisamente en la misma localidad en que se encontró por primera vez. El hallazgo de un nuevo hormiguero nos animó a estudiar sus ritmos de actividad diarios y comenzar así el estudio de esta especie, que parecía ser tan escasa.

La especie hospedadora

P. longiseta, la especie hospedadora, es endémica de las altas cumbres de las montañas del extremo sur-oriental de la Península Ibérica (Sierra Nevada, Sierra de los Filabres y Sierra de Gádor). Se distribuye entre 1900 y 2800 m de altitud, tanto en terrenos calizos como silíceos, y prefiere los biotopos más áridos (Tinaut 1979). Se trata de una especie monomórfica y alométrica, con una subcasta de repletas (Fernández et al. 1994). Los hormigueros, generalmente situados bajo piedra (Fernández et al., 1993), son monodómicos y en su mayoría poligínicos.

BIBLIOGRAFÍA

- Agosti, D. 1989. Versuch Einer phylogenetischen wertung der Merkmale der Formicini (Hymenoptera, Formicidae), revision der Formica Exsecta-gruppe und liste der Formicidae Europas. Doctoral Thesis. Zurich. 271 p.
- Agosti, D. 1994. A new inquiline ant (Hymenoptera: Formicidae) in *Cataglyphis* and its phylogenetic relationships. J. Nat. Hist., 28: 913-919.
- Alloway, T. M. 1980. The origins of slavery in Leptothoracine ants (Hymenoptera: Formicidae). Am. Nat., 115: 247-261
- Aragón, S., Moller, A.P., Soler, J.J. & M. Soler. 1999. Molecular phylogeny of cuskos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. J. Evol. Biol. 12.

- Arnoldi, K.W. 1928. Neue Gattung der Ameisen und ihre Beziehungen zu den anderen Gattungen der Formicidae. *Zoologische Anzeiger*, Leipzig 75: 299-311
- Arnoldi, K.V. 1932. Biologische beobachtungen an der neuen paläarktischen sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarum* K. Arn. Nebst einigen bemerkungen über die beförderungsweise der ameisen. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere* 24: 319-326
- Aron, S., L. Passera & L. Keller. 1999. Evolution of social parasitism in ants: size of sexuals, sex ratio and mechanisms of caste determination. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 173-177.
- Baroni-urbani, C. 1967. Le distribuzioni geografiche discontinue dei Formicidi mirmecobiotici. *Archivio Botanico e Biogeografico Italiano*. 43: 355-365.
- Bartz, S. H. & B. Hölldobler. 1982. Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10: 137-147.
- Baur, A., M. Sanetra, N. Chalwatzis, A. Buschinger & F.K. Zimmermann. 1996. Sequence comparisons of the internal transcribed spacer region of the ribosomal genes support close relationships between parasitic ants and their respective host species (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.* 43: 53-67
- Bolton, B. 1986. An taxonomic and biological review of the tetramoriine ant genus *Rhoptromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Syst. Entomol.*, 11: 1-17.
- Bolton, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 222 pp.
- Bourke, A.F. & N. R. Franks. 1991. Alternative adaptations, sympatric speciation and the evolution of parasitic, inquiline ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 43: 157-178
- Brooks, D. R. & D. A. McLennan. 1993. *Parascript. Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington. 429 pp
- Buschinger, A. 1970. Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hym., Formicidae). *Biol. Zbl.*, 88: 273-299.
- Buschinger, A., W. Ehrhardt & U. Winter. 1980. The organization of slave raids in dulotic ants.- A comparative study (Hymenoptera; Formicidae). *Z. Tierpsychol.* 53: 245-264
- Buschinger, A. 1986. Evolution of Social Parasitism in Ants. *TREE*, 1: 155-160.
- Buschinger, A. 1990. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants- heretic hypotheses and their factual background. *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 28: 241-260.
- Buschinger, A., W. Ehrhard, K. J. Fischer & J. Ofer. 1988. The slave-making ant genus *Chalepoxenus* (Hymenoptera, Formicidae). I. Review of literature, range, slave species. *Zool. Jb. Syst.*, 115: 383-401.
- Buschinger, A., C. Peeters & R.H. Crozier. 1990. Life pattern studies on an Australien *Sphinctomyrmex*: functional polygyny, brood periodicity and raiding behavior. *Psyche*, 96: 287-300.
- Cameron, T.W.M. 1956. *Parasites and parasitism*. Wiley, Nueva York, 272 pp.

- Choudhary, M., J.E. Straumann, D.C. Queller, S. Turillazzi & R. Cervo. 1994. Social parasites in polistine wasps are monophyletic: implications for sympatric speciation. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 257: 31-35
- Crozier, R.H. & P. Pamilo. 1996. Sympatric speciation. One into two will go. *Nature*, 383: 574-575
- Darwin, C.R. 1859. On the origin of Species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray ed.
- Davies, N.B., A.F. Bourke & M.L. Brooke. 1989. Cuckoos and Parasitic ants: interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. *TREE*, 4: 274-278
- Emery, C. 1909. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biol. Centralbl.*, 29: 352-362.
- Fernández, I., A. Tinaut & F. Ruano. 1993. Rock selection for nesting in *Proformica longiseta* (Hymenoptera, Formicidae) in a Mediterranean high mountain. *Int. J. Biometeorol.* 37: 83-88
- Fernández, I., M. Ballesta & A. Tinaut. 1994. Worker Polymorphism in *Proformica longiseta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 24: 39-46.
- Hasegawa, E. & T. Yamaguchi, 1994. Raiding behavior of the Japanese slave-making ant *Polyergus samurai*. *Insectes Soc.* 41: 279-289
- Heinze, J. 1991. Biochemical studies on the relationship between socially parasitic ants and their hosts. *Biochemical Systematics and Ecology*, 19: 195-206
- Heinze, J. 1993. Queen-queen interactions in polygynous ants. In Keller L. (ed) *Queen number and sociality in insects*. Oxford Univ. Press, Oxford. 334-361
- Heinze, J. & A. Buschinger. 1987. Queen polymorphism in a non-parasitic *Leptothorax* species (Hymenoptera- Formicidae). *Ins. Soc.* 34: 28-43.
- Heinze, J., R.J. Stuart, T.M. Alloway & A. Buschinger. 1992. Host specificity in the slave-making ant *Harpagoxenus canadensis* M.R. Smith. *Can. J. Zool.* 70: 167-170
- Hölldobler, B. 1976. Tournaments and slavery in a desert ant. *Science*, 192: 912-914.
- Hölldobler, B. 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, 89: 3-23.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1990. *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 p.
- Kwait, E. & H. Topoff. 1984. Raid organization and behavioral development in the slave-making ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Ins. Soc.* 31: 361-374
- Le Masne, G. 1956. Recherches sur les fourmis parasites *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *C. R. Acad. Sci. Paris.* 243: 673-675.
- Le Moli, F., D.A. Grasso, A. Mori & A. Ugolini. 1994. Eco-ethological Factors Affecting the Scouting and Raiding Behaviour of the Slave-making Ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology* 96: 289-302.
- Marikovsky, P. Y. 1974. The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarum* K. W. Arnoldi (1928). *Ins. Soc.* 21: 301-308.

- Mori, A., Grasso, D.A., D'Ettorre, P. y F. Le Moli. 1994. Specificity in host choice by the slave making ant *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology Ecology and Evolution*. 3: 89-93.
- Mori, A., D.A. Grasso & F. Le Moli. 1991. Eco-ethological study on raiding behaviour of the European amazon ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology* 88: 46-62.
- Mori, A., A. Zaccone & F. Le Moli. 1992. Experience-independent attraction to host-species ant cocoons in the slave-maker *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.* 2: 85-89.
- Noble, E. R. & G. A. Noble. 1961. *Parasitology: The biology of Animal Parasites*. 1ª ed. Lea & Febiger, Filadelfia, PN, 522 pp
- Nonacs, P. & J.E. Tobin. 1992. Selfish larvae: Development and the evolution of parasitic behavior in the Hymenoptera. *Evolution*. 46: 1605-1620.
- Poulin, R. 1998. Evolutionary ecology of Parasites. From individual to communities. Chapman & Hall. Ed. London. 212 pp.
- Rosengren, R. y P. Pamilo, 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Ecta Entomol. Fennica* 42: 65-77.
- Rüppel, O. & J. Heinze. 1999. Alternative reproductive tactics in females: the case of size polymorphism in winged ant queens. *Insectes Sociaux*. 46: 6-17
- Schmidt, G. D. & L. S. Roberts. 1985. *Foundations of Parasitology*. 3ª ed. Times Mirror/Mosby College, St. Louis, MO, 795 pp.
- Schumann, R.D. & A. Buschinger. 1995. Imprinting effects on host-selection behavior of slave-raiding *Chalepoxenus muellerianus* (Finzi) workers (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*. 99: 243-251.
- Shoemaker, D.D. & K.G. Ross. 1996. Effects of social organization on gene flow in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Nature* 383: 613-616.
- Stuart, R.J. 1984. Experiments on colony foundation in the slave-making ant *Harpagoxenus canadensis* M.R. Smith (Hymenoptera; Formicidae). *Can. J. Zool.* 62: 1995-2001
- Stuart, R.J. & Alloway. 1983. The slave-making ant, *Harpagoxenus canadensis* M.R. Smith, and its host species, *Leptothorax muscorum* (Nylander): slave raiding and territoriality. *Behaviour* 85 (1-2): 58-90
- Sudd, J.H. & N. R. Franks. 1987. *The behavioural ecology of ants*. Ed. Blackie. Glasgow. 206 pp
- Talbot, M. 1967. Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche* 74: 299-313
- Tinaut, A. 1979. Estudio de la mirmecofauna de los Borreguiles del S. Juan (Sierra Nevada, Granada) (Hym. Formicidae). *Boln. Asoc. esp. Entom.* 3: 173-183.
- Tinaut, A. 1981. *Rossomyrmex minuchae* nov. Sp. (Hym. Formicidae) encontrada en Sierra Nevada, España. *Boletín Asoc. Esp. Entom.*, 4: 195-203.
- Tinaut, A., X. Espadaler & J.J. Jiménez. 1992. *Camponotus universitatis* Forel, 1891, en la Península Ibérica. Descripción de sus sexados (Hymenoptera, Formicidae). *Nouv. Revue Ent.*, 9: 233-238.

- Topoff, H., M. Inez-Pagani, L. Mack & M. Goldstein. 1985a. Behavioral ecology of the slave-making ant, *Polyergus breviceps*, in a desert habitat. *Southwest. Nat.* 30: 289-295.
- Topoff, H., B. LaMon, L. Goodloe & M. Goldstein. 1985b. Ecology of raiding behavior in the western slave-making ant *Polyergus breviceps* (Formicidae) *Southwest. Nat.* 30: 259-267.
- Topoff, H. 1990. Slave-making Ants. *American Scientist* 78: 520-528
- Ward, P. 1996. A new workerless social parasite in the ant genus *Pseudomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion of the origin of social parasitism in ants. *Systematic Entomology*, 21: 253-263
- Wilson, E.O. 1971. *The Insects Societies*. Belknap Press (Harvard University Press).
- Wilson, E.O. 1984. Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 31: 316-334.

II. OBJETIVOS GENERALES

El objetivo primordial de esta tesis es estudiar la biología de *R. minuchae* desde diversos puntos de vista, así se intentaran abordar los siguientes aspectos:

- I. Distribución geográfica de la especie parásita y hospedadora y qué factores la condicionan
- II. Comunidad de hormigas con las que conviven, patrones de distribución de las diferentes especies, ritmos de actividad e interrelaciones existentes entre ellas.
- III. Ritmos de actividad estacionales y diarios de *R. minuchae* y de qué factores dependen.
- IV. Tareas que realiza *R. minuchae* fuera de su hormiguero, estudio de las razzias (exploración, asaltos y robo de prole).
- V. Factores que influyen en la selección de hormigueros hospedadores.
- VI. Relaciones interespecíficas de hospedador-parásito. Agresividad
- VII. Biología reproductora de *Rossomyrmex minuchae*. Localización e invasión de nuevos hormigueros.

III. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

1. Geomorfología y paisaje

Sierra Nevada pertenece al sector oriental de las cordilleras Béticas, entre las que se encuentran también la Sierra de los Filabres y la Sierra de Gádor. Sin embargo es una unidad geográfica claramente diferenciada con orientación Este-Oeste, de unos 90 km de longitud y entre 40-15 km de anchura. Las sierras Béticas están compuestas en su núcleo central por materiales silíceos (predominantemente micasquitos, acompañados de cuarcitas, mármoles, gneises y anfibolitas) a partir de los 2000 m.s.n.m., que se denominan en conjunto materiales Nevado-Filábrides. Una orla calizo-dolomítica, denominada complejo Alpujárride, envuelve por completo a los materiales esquistosos del complejo Nevado-Filábride. Estos materiales calizo-dolomíticos originados en el Triásico medio y superior, se disponen, entre los 1500 y 2200 m.s.n.m.

Por tanto en el entorno de los 2000m de altura podemos encontrar dos sustratos de naturaleza diferente, que van a condicionar la presencia de paisajes diferentes (Jiménez Olivencia 1991).

Los materiales del complejo Nevado-Filábride a esta altura condicionan una morfología poco abrupta. Dentro de este geosistema se pueden encontrar dos facies diferentes (Jiménez Olivencia 1991): las grandes extensiones de derrubios generados por procesos de soliflucción, y las lomas de micasquitos y cuarcitas de perfil redondeado con pendientes bastante suaves y escarpes rocosos escasos. La característica general de ambos es la presencia de superficies muy pedregosas. Las condiciones climáticas y geomórfológicas son suficientes para permitir el desarrollo de un matorral xerófilo que suele ser muy denso y que condiciona la generación de suelos maduros y con un importante horizonte húmifero capaces de canalizar el agua y evitar arroyadas, principalmente en zonas de poca pendiente.

Sin embargo, las calizo-dolomías del manto Alpujárride ejercen una verdadera tiranía sobre el paisaje, ya que la configuración morfológica, el

comportamiento hidrográfico, así como el desarrollo de la vegetación y de los suelos se encuentran fuertemente condicionados por la naturaleza de las rocas. De manera global, se puede decir que en esta banda periférica predomina netamente la morfogénesis sobre la edafogénesis y que el paisaje debe su personalidad más a las formas quebradas del relieve que a los tipos de vegetación (Jiménez Olivencia 1991). En este paisaje predominan las formas caóticas y las pendientes escarpadas cuyo valor medio oscila alrededor del 50%. Los materiales alpujárrides no responden a la morfología cárstica propia de las calizas más puras, sino que producen relieves residuales sobre las dolomías dando lugar a pitones, agujas, etc. debido a una mayor resistencia de los materiales dolomíticos a la disolución (Jiménez Olivencia 1991). Estos materiales muy brechificados dan un color blanco típico al suelo, las rocas se desmenuzan con enorme facilidad, produciendo arenas que inestabilizan las vertientes. La dinámica de este geosistema hace prevalecer los procesos morfogenéticos sobre los que propician la formación de suelos. La erosión y disolución de las rocas es de tipo mecánico, ya que la meteorización química se encuentra muy limitada por la falta de agua en el suelo. Las superficies más desprotegidas por ineficacia de la cubierta vegetal excesivamente pobre, son muy susceptibles a la erosión eólica, movimientos de reptación, crioclástia, termofracción, etc. (Jiménez Olivencia 1991). En estas condiciones la edafogénesis queda prácticamente impedida, mientras que se favorece continuamente el proceso de rejuvenecimiento de los suelos, que puede producirse por decapitación e incluso por un enterramiento de los suelos ligado al continuo aporte de material móvil.

2. Clima

Sierra Nevada, debido a su localización altitudinal (37° N) y su cercanía al mar, participa del clima mediterráneo (Jiménez Olivencia 1991). Todo el área de estudio pertenece al piso bioclimático oromediterráneo que se da hasta los 3000 m.s.n.m. en Sierra Nevada (Rivas Martínez 1981). En este piso la temperatura media anual oscila entre 4 y 8° C, la temperatura máxima del mes más frío del año oscila entre 1 y 5° C, y la mínima del mismo mes entre -6 y -2° C. De forma semejante a las temperaturas, el valor y la distribución en el año

de las precipitaciones responden a los caracteres climáticos generales de la región. Los meses de verano son secos, concentrándose las precipitaciones en el invierno y una parte importante en el otoño y la primavera. Los vientos ábregos son de dirección N y NW, producto de un régimen ciclónico, disminuyendo la precipitación rápidamente hacia el este, donde el régimen de lluvias es eminentemente tormentoso (Pérez Raya et al 1990). Por encima de los 1800 m de altura la precipitación es nivosa al menos en un 30% (Molero Mesa et al 1992) llegando a las tres cuartas partes por encima de los 2500 m de cota (Varios 1988). Hasta los 2200 m de cota el régimen de humedad es netamente xérico y el de temperatura méxico a frígido. En cuanto al ombroclima se trataría de un ombrotipo subhúmedo con oscilaciones de precipitación entre 600-1000 mm.

Tabla I. Temperatura y precipitación medias. Datos obtenidos a partir del análisis correlacional Temperatura y precipitación /altura del mapa de suelos del Proyecto Lucdeme (Varios, 1988)

	temperatura media	Precipitación media
media anual	6,3	948
meses verano	15	53,8
meses invierno	0,5	392,6
enero	0	95,3
febrero	1,2	149
marzo	0,3	394
abril	2,3	78,6
mayo	7,2	55,2
junio	11,8	49
julio	16,6	1,7
agosto	16,3	4,5
septiembre	12,2	20,4
octubre	6,8	99
noviembre	3,4	79,2
diciembre	0	148,7

Las estaciones meteorológicas son muy escasas en Sierra Nevada, ésto unido a las diferencias entre valles, e incluso entre distintos puntos del mismo valle, debido a regímenes específicos, dificulta enormemente el estudio del clima de nuestro área de estudio. Para la caracterización más completa de la zona de estudio, nos basaremos en el análisis correlacional realizado para el

informe del mapa de suelos del Proyecto Lucdeme (Varios, 1988). Los valores de precipitación y temperaturas medias, obtenidos a partir de las ecuaciones de regresión proporcionados en el mapa de suelos vienen reflejados en la Tabla I.

3. Condiciones abióticas estivales de la zona de estudio

En los cinco años que ha abarcado nuestro estudio (1993-1998) hemos obtenido datos referidos a diferentes condiciones abióticas en la zona de estudio, principalmente durante el periodo de trabajo intensivo en la zona (junio a agosto).

3.1 Material y métodos

Durante 1993 se hicieron muestreos quincenales, en los que se obtenían medidas cada hora (desde las 10:00 a las 20:00 horas) de las siguientes variables:

Temperatura ambiental a 1m de altura (Ta)

Temperatura a 0,5 cm del suelo (Ts)

Humedad relativa ambiental a 1m de altura (Ha)

Humedad relativa a 0,5 cm del suelo (Hs)

Las medidas se obtuvieron manualmente cada hora con un higrómetro Rotronic-Hygroscop GT (Rotronic AG Switzerland).

El 9 de julio de 1994 se tomaron datos, durante 24 horas seguidas, de la fluctuación de las variables Temperatura ambiental (Ta) y Temperatura a 0,5 cm sobre el suelo (Ts), Humedad relativa ambiental a 1m de altura (Ha) y Humedad relativa a 0,5 cm sobre el suelo (Hs), con un termómetro-higrómetro Rotronic-Hygroscop GT (Rotronic AG Switzerland).

Durante 1995 se tomaron datos de estas cuatro variables diariamente, desde finales de junio hasta los primeros días de agosto, cada hora principalmente entre 12 y 20 horas, en todos los casos con el termómetro-higrómetro Rotronic-Hygroscop GT (Rotronic AG Switzerland).

Mediante una U de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf 1995) se han analizado las medidas de tendencia central de los factores abióticos externos medidos durante el primer periodo de muestreo de 1995 (22 junio-15 julio) y el segundo (16 julio-30 julio)

3.2 Resultados y discusión

Durante los días de verano existe una fluctuación marcada entre el día y la noche (Fig.1), aunque en días estables durante la noche la temperatura ambiental y del suelo no bajan de los 15 ° C de media. A partir de las ocho de la mañana ambas temperaturas ascienden dándose los máximos de temperatura a las 17:00 h. A partir de las 14:00 h la temperatura ambiental queda por debajo de la temperatura del suelo y alrededor de las 24:00 horas ambas temperaturas se equiparan cercanas a los 17 °C.

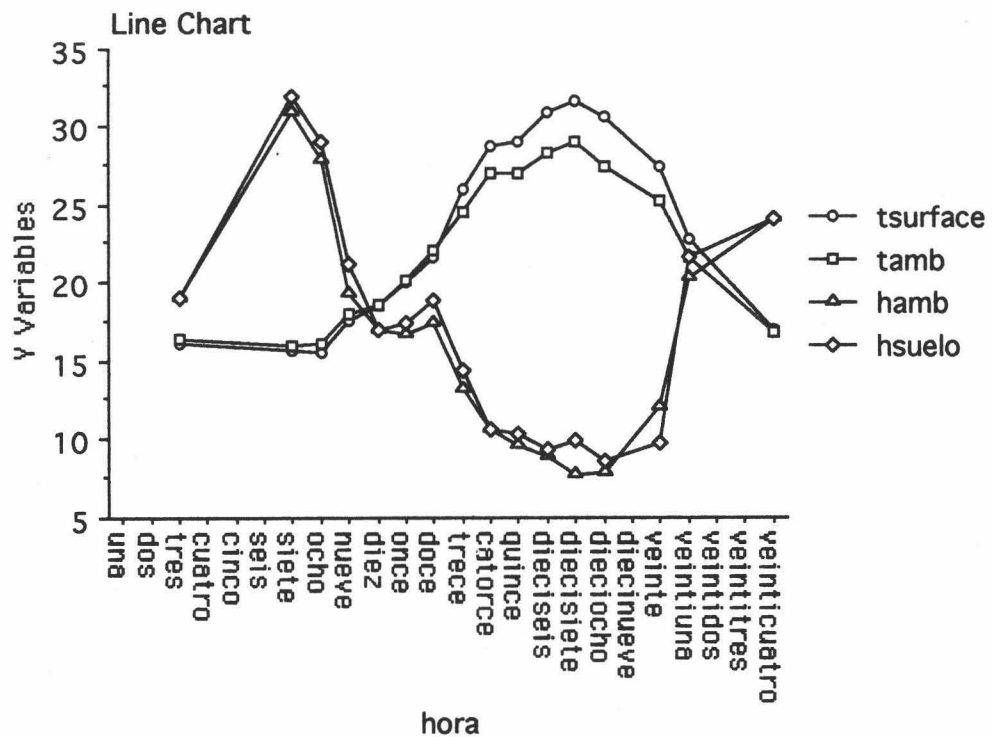


Fig. 1. fluctuaciones diarias de temperaturas y humedad durante todo el día.

La humedad ambiental y del suelo también se comportan de forma muy similar, relacionándose de forma inversa con las fluctuaciones de temperatura.

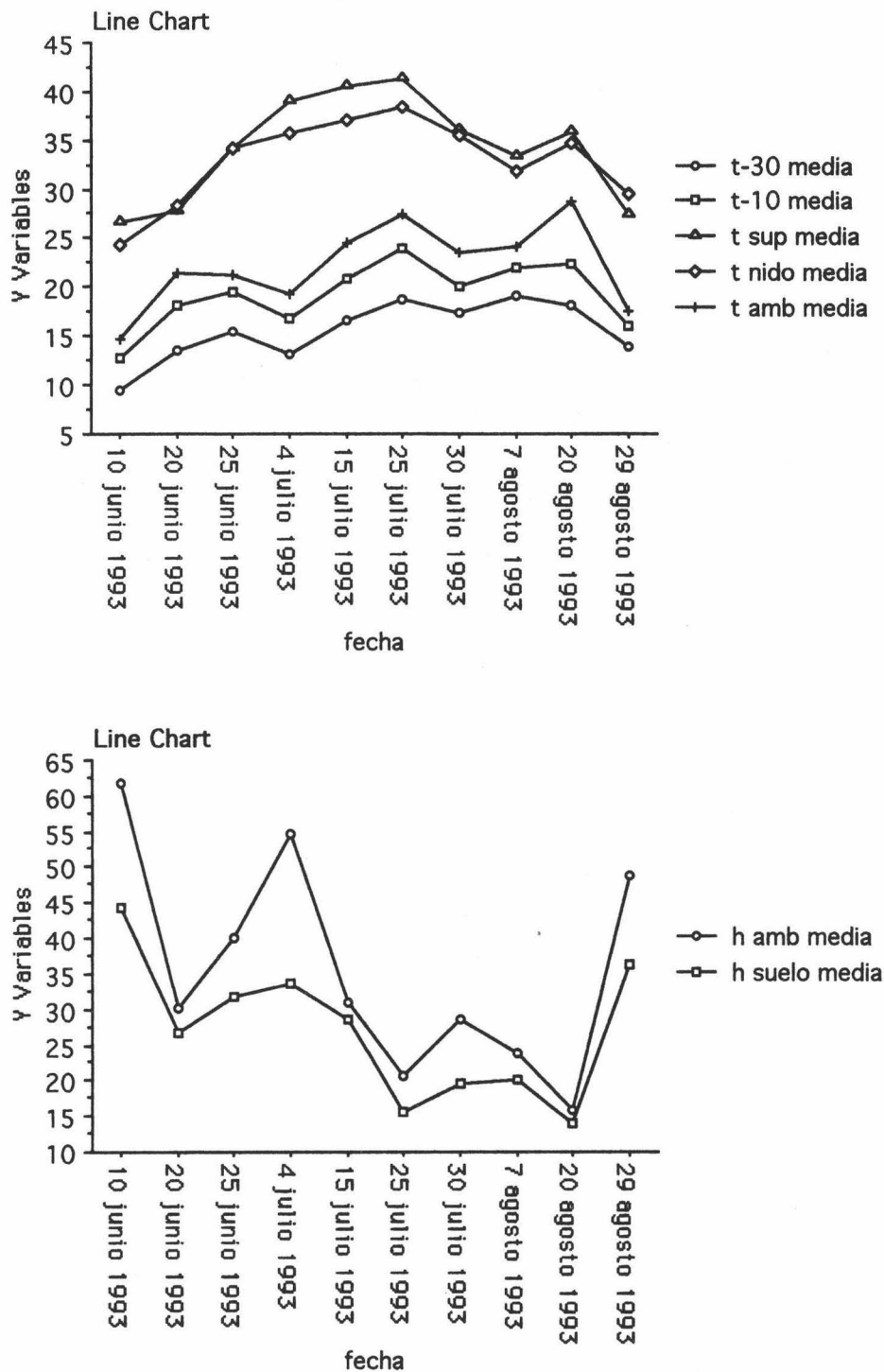


Fig. 2. Evolución estacional de las condiciones abióticas medias en la zona de estudio durante el periodo de muestreo

Durante la noche ascienden presentando el máximo a las 7:00 horas (30%). A las 17:00 horas presentan el mínimo (alrededor del 10%), tras esto se recuperan paulatinamente, conforme las temperaturas van descendiendo.

A lo largo del periodo de muestreo (junio-agosto de 1993) (Fig. 2) las temperaturas medias tomadas quincenalmente van ascendiendo paulatinamente, hasta finales de julio, fecha a partir de la cual tienden a bajar, aunque algunos días pueden ser excepcionales (el 20 de agosto del 93 se registró la temperatura ambiental media más alta de todo el periodo de muestreo de 1993, sin embargo esto no tuvo efectos paralelos en la temperatura del suelo, debido a que el ángulo de incidencia de los rayos del sol es menor, y por tanto tienen menor capacidad calorífica). La humedad relativa es un factor mucho más variable, sobre todo la humedad ambiental. La tendencia general es a ir disminuyendo, hasta que al final de la temporada (últimos días de agosto) se recuperan rápidamente los altos valores ambientales.

Con los datos diarios obtenidos diariamente durante el verano de 1995 podemos diferenciar dos periodos (Fig. 3). El primero, desde el 20 de junio al 14 julio, está caracterizado por fuertes fluctuaciones en las condiciones abióticas, especialmente la humedad relativa ambiental y la humedad del suelo. En este periodo de tiempo, el tiempo atmosférico inestable es frecuente, y de esta manera las medias diarias de humedad ambiental y humedad del suelo son bastante altas (ha media = 33.6; $hs=42.3$), dándose importantes fluctuaciones (rango de ha = 22.7 a 93%, rango de hs = 18.1 a 100%), mientras que la temperatura ambiental media está siempre por encima de los 25° C (Ta media= 21.2° C; SE = 0.9; n = 22), y la temperatura media del suelo por debajo de los 30° C (Ts media= 25.2° C, SE = 0.8; n = 20).

El segundo periodo, desde el 15 al 31 de julio, presenta unas condiciones abióticas más estables. Las medias diarias de humedad ambiental (ha media = 18.1%; SE = 1.0; n = 13) y del suelo (hs media= 15%; SE = 0.7; n = 13) descienden marcadamente por debajo del 25% (rango de ha = 13 a 24%; rango de hs = 11.5 a 19.7%) mientras que la temperatura media del aire (ta media = 27.3° C; SE = 0.5; n = 13) y del suelo (ts media = 31.3° C; SE = 0.5; n = 13) aumentan durante este periodo, estrechando su rango de variación (rango de ta =

25.0 a 29.6° C; rango de $t_s = 28.5$ a 34.6° C). Se dan diferencias significativas entre los dos periodos en medidas de tendencia central con respecto a temperatura del aire (Mann Whitney U test, $p < 0.0001$), temperatura del suelo ($p < 0.0001$), humedad del aire ($p < 0.0001$) y humedad del suelo ($p < 0.0001$).

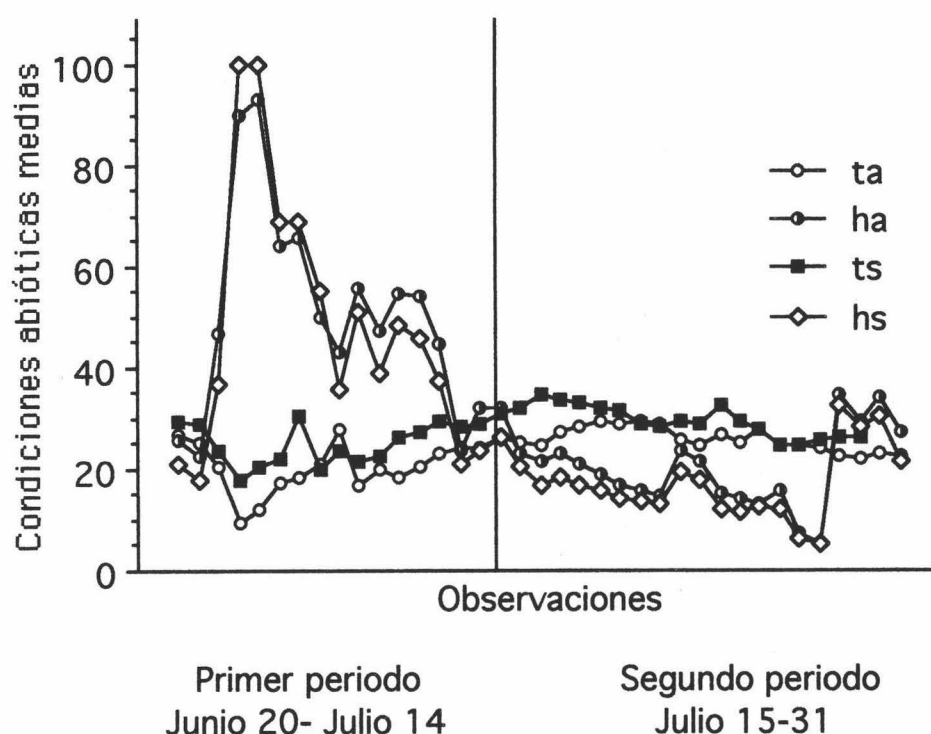


Fig. 3. Fluctuación de los factores abióticos estudiados (ta: temperatura ambiente, t_s : temperatura del suelo, ha: humedad ambiental y hs: humedad del suelo) durante 1995

Por tanto, podemos decir que estacionalmente existe una tendencia durante los meses de verano a ir elevándose las temperaturas medias y disminuyendo la humedad relativa media, pasando de un periodo bastante inestable con fluctuaciones importantes en los factores abióticos, a uno más estable y seco, en el que los factores abióticos son más estables, apareciendo exclusivamente fluctuaciones entre el día y la noche.

4. Vegetación

En Sierra Nevada, debido a la altitud total que alcanza (3.487 m.s.n.m.) pueden encontrarse cinco de los seis pisos bioclimáticos descritos para la región mediterránea (Rivas Martinez 1990, Molero Mesa et al 1992). A partir de los

1900 m, en el piso oromediterráneo pueden encontrarse dos series de vegetación diferentes dependiendo del tipo de sustrato.

Sobre los suelos calizos del complejo Alpujárride, se establece una vegetación muy particular que conforma la denominada Serie oromediterránea de la sabina rastrera (*Daphno-Pineto sylvestris*) (Molero Mesa et al 1992). Actualmente se extiende de forma exclusiva por las zonas calizas de los alrededores del Dornajo y Trevenque, donde aún pueden localizarse las comunidades climácicas que han desaparecido prácticamente en el resto de localidades potenciales de Sierra Nevada. En la zona de estudio no aparecen los pinares autóctonos, aunque si se encuentra bien representado el estrato arbustivo formado por sabinas (*Juniperus sabina*) y enebros rastreros (*Juniperus communis* ssp. *hemisphaerica*)

Sobre suelos frescos aparecen las especies espinoso caducifolias, acompañando a sabinas y enebros rastreros, como el agracejo (*Berberis hispanica*), majuelo (*Crataegus monogyna*), rosas y escaramujos (*Rosa sicula* y *R. micracantha*, etc.), endrinos (*Prunus ramburii*), *Ononis aragonensis*, etc. En la zona de estudio aparecen algunos ejemplares de las especies anteriormente descritas, principalmente ligadas a zonas de vaguadas.

El matorral serial se sitúa sobre suelos menos evolucionados, representando en ocasiones comunidades edafoxerófilas permanentes al no poder desarrollarse los arbustos propios de la serie climácica. Las especies características de estas comunidades, y las más abundantes en nuestra zona de estudio, son caméfitos espinosos de porte almohadillado: *Astragalus granatensis*, *Vella spinosa*, *Hormatophyla spinosa*, junto con otras especies que forman parte del matorral supramediterráneo *Erinacea anthyllis*, *Bupleurum spinosum*, *Jurinea humilis*, etc.

En suelos silíceos de la misma altura (por encima de los 1900 m), la vegetación varía sustancialmente apareciendo representada la Serie oromediterránea del enebro rastrero (*Genisto-Juniperetum nanae*), estando

compuesta principalmente por *Juniperus communis* ssp. *nana*, *Genista versicolor*, *Cytisus oromediterraneus*, *Arenaria pungens*, *Erinacea anthyllis*, *Hormatophila spinosa*, *Bupleurum spinosum* y en menor medida *Juniperus sabina*. Esta vegetación se caracteriza por su gran capacidad para mantener el suelo y evitar su erosión, es además muy sensible a las modificaciones del suelo. Predominan las etapas seriales que naturalmente aparecen en los claros que quedan en el enebral, en los canchales o en aquellas zonas alteradas. Son comunidades menos densas que dan lugar a un lastonar de *Festuca indigesta*. En lugares enriquecidos en bases aparece un tomillar de *Arenaria pungens* y *Sideritis glaciaria*.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Jiménez Olivencia, Y. 1991. Los paisajes de Sierra Nevada. Editorial Universidad de Granada. Granada. 223 p.
- Molero Mesa, J., Pérez Raya, F. y Valle Tendero, F. (Eds.) 1992. Parque Natural de Sierra Nevada. Ed. Rueda, Madrid. 520 p.
- Pérez Raya, F., López Nieto, J.M., Molero Mesa, J. y Valle Tendero, F. 1990. Vegetación de Sierra Nevada. Ayuntamiento de Granada. Granada. 121 p.
- Rivas Martínez, S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot. Madrid*. 37: 251-268
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3d ed. W.H. Feeman and Company. New York. 887 p.
- Varios autores. 1988. Mapa de suelos. Proyecto Lucdeme. Icona y Universidad de Granada. 24 p.

IV. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *Rossomyrmex minuchae*

Rossomyrmex minuchae se localizó por primera vez en la zona caliza de Sierra Nevada a 1900 m.s.n.m., en la zona del Dornajo (Tinaut 1981), parasitando hormigueros de *Proformica longiseta* Collingwood 1979. *P. longiseta* es endémica de Sierra Nevada y otras montañas del Sureste de España (Sierra de Gádor y Sierra de los Filabres), en las que vive a partir de los 1800 m de altura.

Rossomyrmex proformicarum, la otra especie perteneciente al género, se conoce desde 1928 (Arnoldi 1928) y se distribuye por las llanuras del Caspio, Kazakstan, y los alrededores del Tian Shan, en la estepa rusa. Parasita hormigueros de *Proformica epinotalis*.

Por tanto el género *Rossomyrmex* presenta una distribución disjunta, que aparece también en otras especies animales como en el rabilargo entre las aves, *Pseudochazara hippolyte*, entre las mariposas, explicable por razones de conexiones biogeográficas entre las dos zonas en el periodo seco (5,3-6,5 millones de años, finales del Mioceno) en que el mar de Tetys se secó, en que ciertas especies de preferencias xéricas tuvieron una distribución más generalizada, y que en una situación como la actual, más húmeda, sus zonas de distribución han quedado reducidas, y por tanto, muy separadas, aislándose geográficamente. Otra posibilidad es suponer que han aparecido parásitos en las dos zonas de distribución actual, y que las presiones selectivas han hecho que aparezcan características externas similares en ambas especies.

En primer lugar nos planteamos conocer cual era la distribución real de *R. minuchae* en el Sureste de España, así visitamos las zonas de distribución potencial de *P. longiseta* intentando buscar localidades de la misma altura y/o vegetación. Así fueron muestreadas la Sierra de Gádor (Almería) de naturaleza caliza (entre 1550 y 1800 m de altura) y la Sierra de los Filabres (Almería) de naturaleza silíceas (entre 1950 y 2060 m de altura), zonas en las que se distribuye *P. longiseta*. En estos dos puntos de muestreo se intentó observar el mayor

número posible de hormigueros de *P. longiseta* predominantemente levantando piedras, para poder constatar si alguno de esos nidos era un hormiguero de *R. minuchae*. Cuando los nidos no estaban situados bajo piedra se observaban durante 15 minutos y después se cavaban las cámaras superficiales con la misma intención.

También hicimos observaciones en zonas de contacto entre materiales calizos y silíceos del macizo de Sierra Nevada, situados a una altura similar a la localidad tipo, como:

1. Collado de las Sabinas.
3. Collado de la Gitana.

En estas zonas, hicimos un recuento del número de piedras levantadas en la parte silíceo y caliza con la intención de homogeneizar el esfuerzo, cuántos hormigueros encontramos y cuántos pertenecían a *P. longiseta*. Como en la ocasión anterior, una vez encontrados los nidos de *Proformica*, eran levantadas las piedras que recubrían las cámaras superficiales, y si estas no existían, observados los nidos durante 15 minutos y después excavada la zona de cámaras superficiales.

Por otra parte también prospectamos dos parcelas diferentes de la localidad tipo, denominadas parcela Dornajo (D) y parcela Monte Ahí de Cara (MAC), situadas a ambos lados de un torrente y aparentemente iguales. Estas parcelas no sólo fueron muestreadas con los mismos métodos de las localidades anteriores, sino que durante el verano de 1993 se hizo un seguimiento quincenal de ellas, haciendo recorridos 3 veces al día durante el periodo estacional de actividad de *R. minuchae* para localizar los hormigueros de esta especie. Con la intención de hacer una descripción lo más detallada posible de la zona de estudio se hizo un estudio de la cobertura vegetal de ambas parcelas (D y MAC). En cada una de estas zonas hemos realizado 5 transectos de 10m cada uno, anotando la longitud en cm ocupada por piedras, roca, suelo desnudo y las distintas especies vegetales y a partir de estos valores han sido hallados los porcentajes de cobertura de cada uno de los transectos, así como los porcentajes

de cobertura de las diferentes especies vegetales, siendo estos analizados estadísticamente mediante el test U de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf 1995) para corroborar la existencia de diferencias significativas en cuanto al porcentaje de cobertura y a la cobertura proporcional de algunas especies vegetales entre las dos zonas.

1. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las otras zonas de distribución del hospedador muestreadas (Sierra de Gádor y de los Filabres) el parásito ha sido encontrado exclusivamente en la Sierra de Gádor, con lo cual queda ampliada su distribución en la Península Ibérica. La Sierra de Gádor es de naturaleza caliza y en su zona cacuminal, donde se ha encontrado *R. minuchae*, la vegetación es muy parecida a la de la localidad tipo. Las temperaturas son más templadas, por lo que se explica que en el momento del muestreo (mayo de 1993) *R. minuchae* estuviera activa.

En cuanto al muestreo de las zonas de contacto calizo-silíceo *Rossomyrmex* no fué localizada en ninguno de ellos. A nivel general podemos ver según la Tabla I que en las zonas silíceas se suelen situar los hormigueros con mayor frecuencia bajo piedra (60 y 51% de las piedras con nido), aunque la proporción de piedras ocupadas por *P. longiseta* es variable (6,5% en el Collado de las Sabinas y 23 % en el Collado de la Gitana). En las zonas calizas la proporción de piedras utilizadas para situar un nido es menor, aunque bastante variable, sin embargo en el Collado de las Sabinas, con un porcentaje bajo (12,5 %) de ocupación de piedras por hormigueros, más de la mitad de éstas están ocupadas por *P. longiseta*, mientras que en el Collado de la Gitana, con un porcentaje de ocupación mayor bajo piedra (35,8 %) sólo el 8% de los nidos encontrados corresponden a *P. longiseta*.

En los muestreos realizados en las parcelas contiguas (D y MAC) sólo fueron encontrados hormigueros de *Rossomyrmex* en la parcela Dornajo (D), y en la ladera que se continúa con ella hacia el noreste, no encontrándose, a pesar de su proximidad, ningún hormiguero en la parcela del Monte Ahí de Cara (MAC), ni en el muestreo previo (levantando piedras) ni durante el verano de

1993, en que fue muestreado la zona para detectar actividad externa de *R. minuchae*. Ambas parcelas situadas a la misma altura y con el mismo tipo de sustrato (calizo-dolomítico), pertenecen al mismo piso bioclimático, aunque a simple vista detectamos algunas diferencias en la vegetación, sobre todo en cuanto a porcentaje de cobertura. Los datos obtenidos del muestreo realizado sobre la cobertura vegetal (Tabla II) nos confirman que la parcela MAC tiene un mayor porcentaje de cobertura vegetal (media = 56,5%) mientras que la parcela del Dornajo tiene un porcentaje de suelo cubierto de vegetación mucho menor (media = 36,6%).

Tabla I. Localidades muestreadas en el estudio de la distribución geográfica de *R. minuchae*.

Fecha	Localidad	piedras levantadas	nidos encontrados	nidos P. longiseta	nidos R. minuchae
22-V-95	Gádor 1550m (caliza)			3	0
22-V-95	Gádor 1800m (caliza)			10	1
14-V-95	Filabres (silicea)			7	0
28-V-95	C. Sabinas (silicea)	222	130	20	0
28-V-95	C. Sabinas (caliza)	56	7	4	0
30-V-95	C. Gitana (caliza)	271	97	8	0
30-V-95	C. Gitana (silicea)	33	17	4	0

Ambas parcelas (D y MAC) presentan diferencias significativas ($p=0,02$; Test U de MannWhitney) en cuanto al porcentaje de cobertura. Esta diferencia se corresponden también con la ausencia de roca en la parcela MAC, mientras que en D el porcentaje medio de roca que surge en el suelo es del 25 %. En cuanto a la vegetación, podemos comprobar que aunque las especies predominantes son las mismas en ambas parcelas (*Erinacea anthyllis*, *Ononis aragonensis* y *Vella spinosa*) y sus porcentajes de cobertura similares, aparecen diferencias en la vegetación en cuanto a las especies acompañantes, principalmente gramíneas y tomillos, los cuales aparecen exclusivamente en la parcela del Dornajo.

Así podemos decir que *R. minuchae* sólo construye sus hormigueros en zonas calizas, y dentro de estas, la especie parece tener importantes requerimientos en cuanto a microhábitat, que hacen que los nidos que se instalan en ciertas zonas no prosperen. Los hormigueros de *R. minuchae* parecen necesitar la ausencia de suelos bien establecidos prefiriendo los suelos

Tabla II. Porcentaje de longitud (cm) ocupada por las diferentes categorías especificadas en 5 transectos de 10 m en las parcelas Dornajo (D) y Monte ahf de cara (Mac)

<i>zona</i>	<i>cobertura</i>	<i>roca</i>	<i>Erinacea</i>	<i>Vella</i>	<i>Ononis</i>	<i>Prunus</i>	<i>graminea</i>	<i>Berberis</i>	<i>Sabina</i>	<i>Juniperus</i>	<i>sp 1</i>	<i>Thymus</i>
Mac-1	64,6	0	46,8	17,0	6,4	29,7	0	0	0	0	0	0
Mac-2	50,0	0	31,2	17,7	12,5	38,5	0	0	0	0	0	0
Mac-3	44,5	0	64,0	10,4	25,6	0	0	0	0	0	0	0
Mac-4	67,0	0	20,7	0	4,6	0	0	0	74,6	0	0	0
Mac-5	56,7	0	39,0	18,1	10,5	0	0	0	32,3	0	0	0
D-1	51,3	0	13,3	0	1,0	0	34,5	45,0	0	0	0	6,1
D-2	33,2	14,0	44,0	3,8	6,0	0	42,0	0	0	0	1,9	2,3
D-3	22,7	27,2	7,0	20,9	16,3	0	46,5	0	0	0	0	9,3
D-4	33,0	39,8	27,7	0	1,4	0	0	22,2	0	22,2	1,4	25,0
D-5	43,0	42,2	26,8	0	13,4	0	29,3	0	0	3,6	6,1	20,7

caóticos, que resultan ser muy fragmentados y secos, y que están ligados también a una cobertura vegetal escasa.

Debido a que *R. minuchae* no parecía ser muy abundante en ninguna de las localidades prospectadas en que fué hallada, elegimos como zona de estudio la localidad tipo (El Dornajo parcela D, Sierra Nevada), que además es muy cercana a Granada.

2. BIBLIOGRAFÍA

- Arnoldi, K.W. 1928. Neue Gattung der Ameisen und ihre Beziehungen zu den anderen Gattungen der Formicidae. *Zoologische Anzeiger, Leipzig* 75: 299-311
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3d ed. W.H. Feeman and Company. New York. 887 p.
- Tinaut, A. 1981. *Rossomyrmex minuchae* nov. Sp. (Hym. Formicidae) encontrada en Sierra Nevada, España. *Boletín Asoc. Esp. Entom.*, 4: 195-203.

V. LA COMUNIDAD DE HORMIGAS DEL DORNAJO

1. INTRODUCCIÓN

Importancia de las hormigas en el ecosistema

Las hormigas forman un grupo faunístico importante debido a su diversidad, biomasa y significación ecológica. Su presencia constante en los diferentes ecosistemas les confiere un papel relevante en su dinámica: en la selva tropical su biomasa estimada es cuatro veces mayor que la de todos los vertebrados juntos. Tienen importancia ecológica no solo como eslabones en las redes tróficas, en las que principalmente actúan como consumidores, y frecuentemente forman parte del alimento de otros animales, sino que intervienen en otros procesos de gran relevancia en el ecosistema, como el ciclo de los nutrientes (remueven la tierra, favoreciendo el flujo de materia orgánica, oxígeno y agua superficial a capas más profundas) (Petal 1978), inciden de forma decisiva sobre la cubierta vegetal (como herbívoros e influyendo en la polinización y dispersión de semillas) (Huxley 1991). Podemos obtener una idea de su impacto en el ecosistema sabiendo que para el mantenimiento de un hormiguero se necesita el aporte de gran cantidad de comida, semillas o insectos (por cada miligramo de biomasa de *Myrmica rubra* se necesita el aporte al hormiguero de 183 mg de alimento durante el periodo de actividad (Kajak et al 1972).

¿Por qué estudiar comunidades de hormigas?

Una comunidad está formada por las poblaciones de las especies que conviven en un área o hábitat físico determinado compartiendo algunas características de este hábitat. Cuando se habla de comunidad nos podemos referir a un hábitat físico para hablar del conjunto de especies que viven en él o al conjunto de especies que son objeto de un estudio determinado. Una comunidad puede ser definida con cualquier tamaño, escala o nivel jerárquico, siendo todos ellos igual de válidos (Begon et al 1988). Dentro de la comunidad de hormigas encontramos habitualmente representados todos los grupos

funcionales que aparecen en un ecosistema (consumidores primarios, depredadores y carroñeros) por lo que el estudio de la comunidad de hormigas, puede considerarse un estudio simplificado del ecosistema, en el que se han elegido elementos de estudio con la característica común de formar parte de un nivel de complejidad concreto: los insectos eusociales, y que por tanto pueden considerarse con potencialidades similares a la hora de la explotación del hábitat. La forma en que la comunidad de formícidos estructura y reparte los diferentes nichos ecológicos, y compite o evita la competencia por los recursos (alimento y territorio), constituye una reducción de lo que ocurre en el ecosistema completo.

Existe una cierta controversia sobre cuáles son los factores que condicionan la estructura de una comunidad. La competencia ha sido generalmente apuntada como la causante principal de la estructura de las comunidades, ya que, al menos, tiene un papel importante en los patrones de distribución y en la abundancia específica en las comunidades de hormigas (Savolainen & Vepsäläinen 1989, Hölldobler 1976, Hölldobler and Lumsden 1980, Levings and Traniello 1981, Cushman et al. 1988). De este modo se considera que la distribución regular de nidos es frecuente en circunstancias de competencia intraespecífica (Cushman et al 1988) con lo que se evita el solapamiento de las áreas de recolección y se reducen las interacciones. La distribución al azar, por contra, se daría en casos de baja densidad y escasa competencia intraespecífica, y la distribución agregada estaría ligada con la utilización de recursos con esta distribución, bien sitios para localizar el nido o comida, o también con el tipo de formación de nuevas colonias (Levings and Traniello 1981, Herbers 1986, Fernández-Escudero & Tinaut submitted).

Considerar las comunidades estructuradas a partir de relaciones competitivas entre las diferentes especies supone asumir la existencia de jerarquías transitivas de dominancia competitiva en las cuales existen especies dominantes y subordinadas (Fellers 1987, Savolainen & Vepsäläinen 1989). Las características de estas especies están incluso tipificadas (Andersen 1992): las especies dominantes tienen altas tasas de actividad y son muy agresivas, son capaces de realizar reclutamiento de compañeras de hormiguero hacia las

y aprovechamiento de recursos de las especies más abundantes en la zona de estudio (D).

Además comparamos el patrón de distribución espacial de la especie hospedadora *Proformica longiseta*, en la zona D, donde aparece la especie parásita *Rossomyrmex minuchae* y en la zona MAC, donde no aparece el parásito. Lo habitual es que un parásito consuma una parte de sus presas (sus huéspedes) y sus ataques sean nocivos pero rara vez letales a corto plazo (Begon 1988). Sin embargo *R. minuchae* asalta nidos del hospedador durante varios días, esquilmandolo de forma importante, como se verá en el capítulo 5, de forma que con frecuencia el nido no vuelve a presentar actividad en esa temporada, está desorganizado o intenta reubicarse. Por tanto existen dos hipótesis de trabajo posibles: que la presencia de *R. minuchae* influya en la densidad y/o la distribución de los hormigueros de *P. longiseta* o que *R. minuchae* se comporte como un "buen parásito" y no afecte a la densidad y/o la distribución de su hospedador.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 Densidad y patrón de distribución de los nidos

La densidad de *R. minuchae* se obtuvo a partir de los nidos del parásito encontrados en un área de 4384m² durante 1995.

Por otro lado se localizaron todos los hormigueros existentes en 4 parcelas de 154 m², en la zona de estudio del Dornajo (D) en la que *P. longiseta* es parasitada por *R. minuchae*. También hemos localizado los nidos de *P. longiseta* en 3 parcelas de 154 m² de la zona de estudio Monte Ahí de Cara (MAC), en la que no se han encontrado hormigueros de la especie parásita, con la intención de comprobar si la distribución de *P. longiseta* es diferente en ambas zonas.



La localización de los hormigueros se llevó a cabo mediante levantamiento de piedras a principio de temporada (mayo-junio) que posteriormente han sido dibujados en mapas. Consideramos este método de localización de hormigueros adecuado, puesto que al principio de la temporada los factores ambientales del suelo son moderados (ver condiciones abióticas estivales de la zona de estudio) y la mayoría de los hormigueros presentan las cámaras superficiales situadas bajo piedras, que son utilizadas por obreras e incluso por la primera prole del año, que de esta forma se desarrolla con más rapidez (Tinaut et al, 1999). Este método de trabajo no altera las condiciones de vida del hormiguero, siempre que la piedra sea repuesta en el menor espacio de tiempo posible. En el caso de *Tapinoma nigerrimum* hemos considerado que las piedras cubrían hormigueros diferentes cuando estaban distanciadas más de 30 cm.

A partir de los datos obtenidos, hemos hallado la densidad (ρ) de nidos de las diferentes especies encontradas en la parcela D, así como medidas de la distancia entre los nidos más próximos, para conocer su patrón de distribución espacial en los casos en que fue posible (especies con más de dos hormigueros por área de 154 m²), mediante el método del vecino más próximo (Clark & Evans 1954). En la parcela MAC hemos seguido el mismo protocolo pero exclusivamente para ver el efecto de *R. minuchae* sobre su hospedador *P. longiseta*.

El test de Clark y Evans, como es aplicado usualmente está sesgado en favor de la regularidad (Sinclair 1985) por lo que hemos utilizado la corrección de Donnelly, propuesta por Sinclair (1985).

Este método relaciona la media de las medidas de cada hormiguero a su vecino más próximo (X) con la media teórica $E(X)$ que se obtendría si estos hormigueros se distribuyesen al azar.

$$X = \sum r/n$$

$$E(X)_c = 0,5(A/n)^{1/2} + (0,051 + 0,041/n^{1/2})L/n$$

$$R = X/E(X)_c$$

r=distancia vecino más próximo

A= área de la zona de estudio

n= n° hormigueros en la zona de estudio

L= perímetro de la zona de estudio

Así se obtiene el índice de dispersión de las colonias R, que indica el patrón de distribución existente (R=1: distribución al azar, R=0: distribución agregada, R=2.15: distribución regular).

La existencia de diferencias significativas entre X y E(X) se examinó respecto a una curva normal, hallando previamente el valor C (varianza estándar de la curva normal (Sinclair 1985, Cerdá 1989, Fernández Escudero 1994) hallando su significación p en las tablas de la curva normal de dos colas.

$$C_c = X - E(X)_c / SE(X)_c$$

$$SE(X)_c = (0,07A + 0,037 L(A/n)^{1/2})^{1/2} / n$$

Para comparar el índice R obtenido para las poblaciones de *P. longiseta* de las dos zonas de muestreo (MAC y D) hemos utilizado el test ANOVA tipo II (Sokal & Rohlf 1995) para analizar la varianza de las distancias entre nidos de *P. longiseta* en las zonas D y MAC.

En tres zonas de 154 m² con centro en hormigueros de *R. minuchae* hemos medido las distancias de éste con todos los nidos de *P. longiseta* dentro de la zona, y lo mismo en otras tres zonas iguales pero con centro en hormigueros de *P. longiseta*. Los datos han sido comparados con una curva

normal tipificada por métodos gráficos y mediante el test de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1995).

También hemos analizado si varía el patrón de distribución de hormigueros de *P. longiseta* según consideremos el nido de *Rossomyrmex* como uno de *Proformica*.

2.2 Actividad diaria y competencia por el alimento

Para conocer el ritmo diario de actividad de las diferentes especies que conviven en las zonas de estudio (D y MAC), y con ello su posible competencia por el alimento con *P. longiseta*, durante julio y agosto de 1993 y de forma quincenal (n= 5 días) se colocaron 20 cebos miel, por parejas en 10 puntos diferentes separados 3 m. Los cebos fueron revisados entre las 10 y 21 horas cada hora, periodo en que se tenía constancia de que *P. longiseta* estaba activa, a partir de entonces se revisaron cada 2 horas durante la noche y la madrugada. Durante estas observaciones eran anotados el número de cebos que ocupaba cada especie, el número de obreras de cada especie que había en los cebos cada hora y si éstos eran compartidos, qué especies estaban juntas y en qué número, así como, si se observaban comportamientos agresivos entre ellas. Además fueron tomados en cada momento de muestreo diferentes datos abióticos (temperatura y humedad relativa ambiente a 1m del suelo y temperatura y humedad relativa a 0.5 cm sobre el suelo).

Fue elegida la miel como cebo porque las especies que presentan mayores posibilidades de competencia en la zona (*T. nigerrimum*, *P. longiseta* y *C. velox*) toman secreciones azucaradas en su dieta (Cerdá & Retana 1988, Fernández-Escudero & Tinaut 1998) y queríamos ver si competían por el alimento y, en ese caso, cual era la dominancia entre ellas. Aunque en algunos casos se considera que el uso de cebos puede modificar la actividad normal de los hormigueros (Whitford et al 1980), se puede considerar que los ritmos de actividad obtenidos mediante el uso de cebos, en general, se corresponden bastante bien con los obtenidos por conteo de salidas y entradas del nido, en la

mayoría de las especies mediterráneas (Cerdá et al. 1988, 1989, Cerdá & Retana 1994, Retana et al 1988, Cros et al 1997).

3. RESULTADOS

3.1. Composición faunística, densidad y patrón de distribución de nidos

Además de *Rossomyrmex minuchae* hemos podido localizar en el Dornajo 6 especies de hormigas (Tabla I):

Tapinoma nigerrimum es una especie colonizadora y oportunista que constituye sociedades poligínicas. Su alimentación es principalmente nectarívora aunque también recoge cadáveres de artrópodos. Tiene actividad diurna en primavera haciéndose crepuscular y nocturna en verano (Cerdá & Retana 1988)

Proformica longiseta es una especie generalista, con predilección por el alimento líquido, completando su dieta con cadáveres de insectos variados según la disponibilidad de éstos. La recolección es realizada individualmente por las obreras. (Fernández-Escudero & Tinaut 1998)

Tetramorium caespitum. Las especies de éste género son muy abundantes en el encinar peninsular y biotopos con él relacionados. Son omnívoras, de hábitos crepusculares y nocturnos. Presentan recolección en masa, pero no es muy agresiva, por lo que suele ser desplazada de las fuentes de alimento (Cerdá & Retana 1988).

Cataglyphis velox. Las especies pertenecientes a este género tienen alimentación zoonecrófaga, aunque también puede recoger néctar de algunas flores. Recolecta el alimento individualmente, durante las horas de más calor, es una especie muy termófila con actividad estrictamente diurna (Cerdá et al 1998).

Aphaenogaster senilis. Es omnívora, la búsqueda de alimento es individual, aunque pueden acarrear las presas en grupo. Tiene actividad estrictamente diurna (Cerdá et al 1988b).

Tabla I. Especies de Formícidos halladas en la zona Dornajo (D) y algunas de sus características biológicas

Especie	alimentación	tipo de forrajeo	nidos/m ² (media± sd)
Tapinoma nigerrimum	néctar e insectos	reclutamiento en masa	0,3 ± 0,26
Proformica longiseta	néctar y cadáveres	individual	0,06 ± 0,26
Tetramorium caespitum	semillas e insectos	reclutamiento en masa	0,04 ± 0,15
Cataglyphis velox	néctar y cadáveres	individual	0,005 ± 0,003
Rossomyrmex minuchae	parásita	transporte de adultos	0,002 ± 0,002
Aphaenogaster senilis	semillas y cadáveres	reclutamiento en grupo	-----

La especie más abundante en la zona es *T. nigerrimum*, con una media de 0,3 nidos/m², seguida por *P. longiseta* (0,06 nidos/m²) y *T. caespitum* (0,04 nidos/m²). *C. velox* presenta una densidad muy baja, contando en general con un sólo hormiguero por área de muestreo (0,005 nidos m²). *R. minuchae* presenta la densidad más baja (0,0018nidos/m²). Su patrón de distribución es regular, con grandes distancias medias entre los hormigueros, y gran variabilidad entre las medidas (media ± SE= 26,9 ± 22,7 m). En las 4 áreas estudiadas no apareció ningún nido de *A. senilis*, aunque obreras de esta especie fueron vistas ocasionalmente en los cebos de miel.

T. caespitum presenta sus nidos distribuidos al azar en tres de las cuatro parcelas muestreadas en la zona D, ya que el valor del índice de dispersión R que presenta esta especie en cada una de estas parcelas no difiere significativamente de 1. En la cuarta parcela el patrón de distribución es más cercano a una distribución agregada.

T. nigerrimum presenta valores del índice R que difieren significativamente de 1 (p<0,0001), acercándose al valor 2 y por tanto a una distribución regular.

La distribución de los nidos de *P. longiseta* en la zona D resulta ser al azar, en tres de las cuatro parcelas muestreadas, puesto que el índice de dispersión R no

Tabla II. Densidad y resultados del análisis de las distancias al vecino más próximo para las especies encontradas en las cuatro parcelas de la zona D y para *P. longiseta* en las tres parcelas de la zona MAC.

Especie	<i>R. minuchae</i>	<i>P. longiseta</i>						
		Dornajo				Monte Ahí de Cara		
Zona de estudio								
parcela		HR1	HR5	HR4	HR6	A	B	C
Superficie (m ²)	4834	154	154	154	154	154	154	154
Número de nidos	8	10	13	14	5	7	7	5
ρ (nidos/m ²)	0,0018	0,06	0,08	0,09	0,03	0,04	0,04	0,03
Nº de medidas	8	5	10	7	3	5	6	4
X	26,9	1,8	2,8	2,2	2,9	4,1	3,6	4,2
Rango	4,4-64,6	1,2-2,3	1-4	1,6-3,1	1-4,6	2,9-5,2	1,2-5,8	1,4-4,1
E(X) _c	14,1	2,21	1,93	1,86	3,38	2,76	2,76	3,41
R	1,9	0,98	1,4	1,2	0,87	1,5	1,3	1,2
SE(X) _c	2,3	0,4	0,3	0,3	0,9	0,5	0,5	0,8
Cc	5,5	1	2,8	1,2	0,5	2,4	1,5	0,9
p	<0,00001	0,3	0,004	0,2	0,64	0,02	0,1	0,3

difiere significativamente de 1. Sin embargo en la parcela HR5 de mayor densidad (densidad =0,08 nidos/m²) la distribución fue regular.

Hemos observado que no hay diferencias significativas ni en cuanto al índice de dispersión ni en cuanto a los valores medios de distancias entre vecinos más próximos para las especies más abundantes en las cuatro parcelas estudiadas en la zona D.

En la zona MAC, la densidad de *P. longiseta* es menor (0,04 nidos/m²) y los nidos se distribuyen preferentemente al azar, aunque también en una de las parcelas la distribución es regular, en este caso este hecho no se encuentra relacionado con un aumento de la densidad de hormigueros. A pesar de esto, en general, hay una correlación positiva entre el índice R de dispersión y la densidad en el caso de *P. longiseta* ($R^2=0,43$; $p<0,0001$).

Existen diferencias entre las distancias al vecino más próximo de la zona D y MAC, tanto en las medias (2,5 y 4 m respectivamente) como en la variabilidad de éstas (Anova $F_{1,41}=12,3$; $p=0,01$).

Por último, no hay diferencias significativas en la distribución de los vecinos más próximos existentes en un círculo de un radio de 7m, tanto si tomamos como centro un hormiguero de *R. minuchae* como de *P. longiseta*, en la zona D y MAC (test de Kolmogorov Smirnov). Aunque gráficamente la distribución de hormigueros alrededor de hormigueros de *R. minuchae* está más separada de la normalidad, ya que existen un menor número de hormigueros de *P. longiseta* muy cercanos al hormiguero de *R. minuchae*.

3.2. Actividad diaria y competencia por el alimento

Los cebos de miel resultaron ser ocupados exclusivamente por tres especies: *P. longiseta*, *C. velox* y *T. nigerrimum*. *T. caespitum* y *R. minuchae* no acudieron a los cebos de miel, mientras que *A. senilis* fue observada en los cebos

con muy baja frecuencia, por lo que en ninguno de estos casos pudo ser establecido su patrón de actividad con esta metodología.

Entre las tres especies que encontramos habitualmente en los cebos, *P. longiseta* y *C. velox*, presentan un patrón de actividad unimodal marcadamente diurno (Fig. 1), con máximo a las 18 h. *T. nigerrimum* presentó también un ciclo de actividad unimodal pero nocturno, dándose actividad nula durante el periodo en que las otras dos especies tienen actividad máxima. Esto ocurre debido a que las temperaturas nocturnas durante el mes de julio son templadas, manteniéndose por encima de los 15°C. En agosto *T. nigerrimum* detiene prácticamente su actividad, por lo que no aparecieron obreras en los cebos. La principal diferencia entre las dos zonas muestreadas (D y MAC) se da en el mes de agosto en que la presencia de obreras en los cebos desciende prácticamente a cero en la zona D, mientras que en la parcela MAC se mantiene un número de obreras de *P. longiseta* y *C. velox* en los cebos próximo a la normalidad del mes anterior.

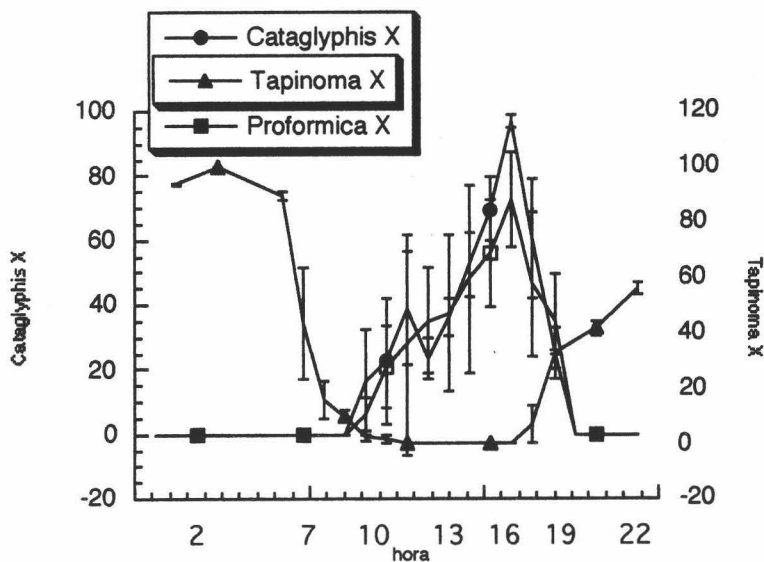


Fig. 1. Presencia de las especies más abundantes en los cebos a lo largo del día.

El número de cebos que pueden ocupar cada una de las especies en el momento de máxima actividad es bastante similar para las tres especies, *T. nigerrimum* puede llegar a ocupar en torno a una media del 65% de los cebos,

mientras que *P. longiseta* y *C. velox* ocupan una media del 40 y 45% de los cebos respectivamente en los momentos de máxima actividad. Una diferencia muy importante entre estas especies es el número medio de obreras que aparecen en cada cebo. En *C. velox* y *P. longiseta* la mayoría de los cebos se hayan ocupados por una media de dos obreras, en los momentos de máxima actividad, sin embargo el número medio de obreras de *T. nigerrimum* que ocupan los cebos está en torno a las 36. Con baja frecuencia (el 7,5% de las veces que un cebo está ocupado) se pueden observar especies diferentes compartiendo cebos. Las especies más compatibles son *P. longiseta* y *C. velox* que se encuentran juntas en el 6,5% de los casos. Muy raramente *P. longiseta* comparte cebo con *T. nigerrimum* (0,0005%), y siempre que lo hace es en igualdad de número de obreras, esto es, cuando en el cebo sólo hay una obrera de *T. nigerrimum*.

4. DISCUSIÓN

La densidad de *P. longiseta* en la zona del Dornajo es excepcionalmente baja si la comparamos con otras zonas anteriormente estudiadas como Borreguiles del San Juan (Fernández-Escudero & Tinaut submitted) (0,06 nidos/m² frente a 0,15 nidos/m²). Esta baja densidad no está condicionada por la presencia del parásito, puesto que en la zona MAC (sin parásito) la densidad es aún menor (0,04 nidos/m²). Más bien al contrario parece estar de acuerdo con el hecho habitual de que los parásitos se instalen en poblaciones del depredador debilitadas, que se localicen en los límites de distribución etc (Begon et al 1988). Por otro lado, en la zona de Borreguiles, *P. longiseta* disminuye su densidad en parcelas compartidas con *T. nigerrimum* y en las de menor cobertura vegetal (Fernández-Escudero 1994). Nuestras zonas de estudio tienen cobertura vegetal comparable a la media de Borreguiles, y se da mayor densidad de nidos de *P. longiseta* en la parcela con menor cobertura. El único factor común entre las parcelas de baja densidad de Borreguiles y Dornajo es la presencia de *T. nigerrimum*.

La distribución de *P. longiseta* es al azar en la mayoría de las parcelas y la presencia o no del parásito no produce ninguna modificación en esta variable, que en todo caso resulta afectada por el aumento de densidad, tal y como propone Cushman et al. 1988 para *Formica altipetens*. La presencia del parásito parece afectar únicamente a la presencia de hormigueros en las cercanías del hormiguero de *R. minuchae*, ya que la densidad de hormigueros no es inferior en la zona D, ni la distribución de hormigueros resulta significativamente diferente en ambas parcelas. La distribución de *R. minuchae* es regular por una selección a posteriori de los nidos, ya que la invasión de nidos hospedadores se produce de una manera aleatoria (ver cap. Selección de hormigueros), y depende para su supervivencia de que haya suficientes nidos para asaltar a su alrededor y de no verse involucrado en asaltos intraespecíficos, que acaban con la desaparición de uno de los hormigueros.

Por otro lado hemos podido comprobar que *R. minuchae* no acude a los cebos, por lo que no ha podido ser establecido su ritmo de actividad diario.

En cuanto a los ritmos de actividad de las demás especies, vemos una clara diferenciación temporal de la actividad, apareciendo una especie predominantemente nocturna que aborda los cebos mediante reclutamiento en masa y se comporta de una forma muy territorial y agresiva (*T. nigerrimum*). *P. longiseta* y *C. velox* son diurnas, forragean en solitario (lo que queda probado por el bajo número de individuos que aparecen juntos en los cebos) y muestran poca territorialidad y agresividad (comparten cebos entre sí con mayor frecuencia que con *T. nigerrimum*). Por otro lado, el período de actividad anual de *T. nigerrimum* está más desplazado hacia principios de verano, manteniéndose inactiva a partir de agosto en la zona de estudio, mientras que *P. longiseta* y *C. velox*, reducen su actividad durante agosto pero se mantienen activas hasta comienzos de septiembre.

Si consideramos que la comunidad de hormigas está estructurada en base a relaciones competitivas entre las especies, entonces aceptaremos que *T. nigerrimum* es la especie dominante y *P. longiseta* y *C. velox* son especies subordinadas. El periodo diario en que las tres especies compiten conjuntamente

por los recursos es realmente pequeño. Es posible pensar que la separación temporal de los ritmos de actividad es debida a la competencia que hubo en el pasado entre las especies, invocando al “fantasma de la competencia histórica” (Begon 1988).

Sin embargo, nosotros estamos más de acuerdo con la idea de alternancia de factores ambientales que favorecen de forma alternativa a las diferentes especies (Cros et al 1997, Cerdá et al 1998) y que permite la coexistencia indefinida de especies supuestamente competidoras (Murray 1986), haciendo que cada una de estas estrategias sea la más óptima en diferentes momentos a lo largo del día y de la estación.

Incluso se ha propuesto (Ruano et al en prensa) que previamente a los factores de tolerancia fisiológica a las altas temperaturas, actúa un factor que imposibilita la transmisión de las señales químicas que son depositadas en el suelo por las especies reclutadoras en masa (dominantes), lo que supone la base de la “eficacia” de recolección y la territorialidad y agresividad de estas especies. Se trata de las altas temperaturas en el suelo que provocan el aumento de la tasa de evaporación de las feromonas de pista, que, en general, son bastante volátiles .

Esto explicaría la separación temporal tan clara entre los ritmos de actividad de las especies consideradas dominantes y subordinadas, así como la inexistencia de interacciones agresivas entre ellas en los cebos, especialmente porque en los casos en que se encontraban *P. longiseta* y *T. nigerrimum* en el mismo cebo lo hacían en proporción 1:1, lo que puede indicar que cuando *P. longiseta* está activa *T. nigerrimum* tiene dificultades en hacer funcionar su sistema de reclutamiento en el suelo.

T. nigerrimum está sometida a competencia intraespecífica, lo que explicaría la sobredispersión de sus nidos, mientras que *P. longiseta* y *C. velox*, aunque no están sometidos directamente a competencia por el alimento, ven disminuido el potencial de forrageo, al estar los recursos sobreexplotados por las

tres especies, lo que explicaría el descenso en su densidad cuando comparte hábitat con *T. nigerrimum* y su distribución al azar.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Andersen, A.N. 1992. Regulation of 'momentary' diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *Am. Nat.* 140: 401-420
- Begon, M., J. L. Harper & C.R. Townsend. 1988. *Ecología. Poblaciones y comunidades*. Ed. Omega. Barcelona. 886 p.
- Cerdá, X. 1989. La policalia y el transporte mutuo en la hormiga *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906). Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. 241 p.
- Cerdá, X., J. Bosch, A. Alsina & J. Retana. 1988b. Dietary spectrum and activity patterns of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annales de la Société entomologique de France* 24: 69-75
- Cerdá, X. & J. Retana. 1988. Descripción de la comunidad de hormigas de un prado sabanoide en Canet de Mar (Barcelona). *Ecología* 2: 333-341
- Cerdá, X. & J. Retana. 1994. Food exploitation patterns of two sympatric seed-harvesting ants *Messor bouvieri* (Bond.) and *Messor capitatus* (Latr.) (Hym., Formicidae) from Spain. *J. Appl. Ent.* 66: 363-374
- Cerdá, X., J. Retana, J. Bosch & A. Alsina. 1989. Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Vie et Milieu* 39: 207-212
- Cerdá, X., Retana, J. & A. Manzaneda. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia* 117: 404-412
- Clark, P. J. & F. C. Evans. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Science* 35: 445-453
- Cros, S., X. Cerdá & J. Retana. 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience* 4: 269-278
- Cushman, J.H., G.D. Martinsen, A.I. Mazeroll. 1988. Density- and size-dependent spacing of ant nests: evidence for intraspecific competition. *Oecologia* 77: 522-525
- Fellers, J.H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466-1478
- Fellers, J.H. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia* 78: 69-76
- Fernández-Escudero, I. & A. Tinaut (submitted). Factors determining the nest distribution in a high mountain ant. *Ethology, Ecology & Evolution*.
- Fernández-Escudero, I. & A. Tinaut. 1998. Foraging strategies and dietary preferences of a high mountain ant (Hymenoptera: Formicidae). *Polish Journal of Ecology* 46: 23-31

- Fernández-Escudero, I. 1994. Estudio de la biología de *Proformica longiseta* Collingwood, 1978 (Hymenoptera: Formicidae). Tesis doctoral. Universidad de Granada. 214 p.
- Heatwole, H. & R. Muir. 1989. Seasonal and daily activity of ants in the pre-Saharan steppe of Tunisia. *Journal of Arid Environments* 16: 49-67
- Herbers, J. M. 1986. Nest-size limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 4: 163-181
- Hölldobler, B. & C.J. Lumsden. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210: 732-739
- Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 4: 163-181
- Huxley, D.R. 1991. Ants and Plants: a diversity of interactions. In: Huxley, C.R. & D.F. Cutler (Eds.). *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford 1991. 601 p.
- Kajak, A., A. Breymeyer, J. Petal & E. Olechowicz. 1972. The influence of ants on the meadow invertebrates. *Ekol. Polska* 20: 163-171
- Levings, S.C. & J. F.A. Traniello. 1981. Territoriality, nest dispersion, and ant community structure. *Psyche* 88: 265-319
- Marsh, A.C. 1988. Activity patterns of some Namib desert ants. *Journal of Arid Environments* 14: 61-73
- Murray, B.G. 1986. The structure of theory, and the role of competition in community dynamics. *Oikos* 46: 145-158
- Petal, J. 1978. The role of ants in ecosystems. In: Brian, M.V. (Ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. Ed. Cambridge University Press. Cambridge, 1978. 409 p.
- Porter, S.D. & W.R. Tschinkel. 1987. Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): effects on weather and season. *Environmental Entomology* 16: 802-808
- Retana, J., X. Cerdá, A. Alsina & J. Bosch. 1988. Field observations of the ant *Camponotus sylvaticus* (Hym: Formicidae). Diet and activity patterns. *Acta Oecologica/Oecologia Generalis* 9: 101-109
- Ruano, F., A. Tinaut & J.J. Soler. (en prensa). High surface temperatures select for individual foraging in ants. *Behavioral Ecology*
- Savolainen, R. & K. Vepsäläinen. 1989. Niche differentiation of ants species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56:3-16
- Sinclair, D.F. 1985. On tests of spatial randomness using mean nearest neighbor distance. *Ecology* 66: 1084-1085
- Tinaut, A., I. Fernández-Escudero, F. Ruano & X. Cerdá. 1999. The Relationship of Nest Rock Dimensions to Reproductive Success and Nest Permanence in a high Mountain Ant *Proformica longiseta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 34: 99-117
- Vepsäläinen, K. & R. Savolainen. 1990. The effect of interference by formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* 59: 643-654
- Wehner, R., A. C. Marsh & S. Wehner. 1992. Desert ants on a thermal tightrope. *Nature* 357: 586-587
- Whitford, W.G., E. Deprée & P. Johnson. 1980. Foraging ecology of two Chihuahuan desert ant species *Novomessor cockerelli* and *Novomessor albigulosus*. *Insectes Sociaux* 27: 148-156



VI. ACTIVIDAD ESTACIONAL Y DIARIA DE *Rossomyrmex minuchae*

1. INTRODUCCIÓN

La mayoría de la población que habita en un hormiguero no puede ser observada directamente. Habitualmente cuando se estudia la actividad de un hormiguero ésta se refiere a las tareas externas que se realizan, fundamentalmente exploración, limpieza y recolección de alimento. Esta última es la que ocupa la mayor parte del tiempo de actividad externa en los hormigueros (Hölldobler & Wilson 1990).

Todas estas labores suelen realizarse en un periodo concreto del día, dependiendo de diferentes factores, fundamentalmente abióticos, entre los que tiene especial importancia la temperatura externa, como se ha puesto de manifiesto en innumerables trabajos (p.e. Harkness 1977, Marsh 1985, Cloudsley-Thompson 1989, Cros et al 1992, Cerdá 1998).

En general podemos hablar de tres patrones de actividad que son seguidos por la mayoría de los formícidos:

- diurno, con una bajada de actividad en las horas centrales del día, cuando las temperaturas son altas (Fellers 1989). Es el patrón más general entre la mayoría de los formícidos.
- diurno, con máximo durante las horas centrales del día más calurosas. En el caso extremo se encuentran las especies de desiertos como *Cataglyphis* (Wehner et al 1983, Cerdá et al 1989), *Ocymyrmex* (Marsh 1985) o *Melophorus* (Christian & Morton 1992)
- nocturno, son especies que se mantienen activas únicamente durante la noche como *Nothomyrmecia macrops* (Hölldobler & Taylor 1983) o *Camponotus martensi* (Heatwole & Muir 1989)

Otras hormigas como *Messor barbarus* (Cerdan 1989) o *Crematogaster antaris* (Heatwole 1991) distribuyen su actividad durante el día y la noche

dependiendo de las temperaturas mínimas que se registren en cada periodo y evitando las máximas. Por otra parte hay otras especies que durante el periodo del año más benigno mantienen su actividad durante las 24 horas del día. En un hábitat concreto se encuentran ritmos de actividad diferente, con lo que las especies separan sus nichos ecológicos evitando la competencia (Cerdá et al 1987, Marsh 1988).

Otros factores de tipo biótico tienen gran importancia en los ritmos diarios de actividad como es la distribución temporal y espacial de los recursos, (Bernstein 1975, Whitford 1978), las interacciones competitivas intra e interespecíficas (Savolainen & Vepsäläinen 1989, Hölldobler & Lumsden 1980, Levings & Traniello 1981, Cushman et al 1988) y la presencia de depredadores. La distribución del alimento, el tipo de alimento buscado y sistema de forrajeo también condicionan el patrón de actividad de cada especie.

En los hormigueros de especies esclavistas obligadas existen dos ritmos de actividad bien definidos: el de las obreras esclavas y el de las obreras parásitas, que habitualmente son distintos (Topoff et al 1985b). Las obreras esclavas se ocupan de las labores externas típicas del hormiguero mientras que las obreras parásitas se limitan a localizar, asaltar y saquear nidos de la especie hospedadora. En *Polyergus breviceps* la actividad se concentra en las horas de la tarde (entre 12-17 horas), una vez que ha pasado el pico de temperaturas (Topoff et al 1985b), mientras que la especie hospedadora mantiene un bajo nivel de actividad durante todo el día.

Nuestro objetivo en esta parte del estudio ha sido estudiar los ritmos de actividad de la especie hospedadora y parásita en hormigueros mixtos, y comparar la actividad de *P. longiseta* en hormigueros parasitados y no parasitados, lo que no se había estudiado nunca con anterioridad en otras especies esclavizadas. Debido a la imposibilidad de conocer el ritmo de actividad de *R. minuchae* mediante métodos indirectos como la presencia de obreras en los cebos, tuvimos que emplear métodos directos de observación sobre varios nidos de la especie parásita.

2. MATERIAL Y METODOS

2.1 Patrón de actividad

La metodología seguida para estudiar la actividad durante el verano de 1993 consistió en observaciones de 10 minutos cada hora desde las 10 a las 21 h (hora local), de dos hormigueros no parasitados y 3 hormigueros parasitados, contando las entradas y salidas de todas las obreras. Este muestreo se realizó cada 15 días desde finales de mayo hasta principios de septiembre, coincidiendo con el periodo de actividad del hospedador. Con estos datos hemos calculado las medias de actividad diaria (entradas + salidas/10 min cada hora) y la actividad anual (media de obreras activas cada día de muestreo) para las obreras de *P. longiseta* (de nidos parasitados y no parasitados) y *R. minuchae*. Además, a partir de datos obtenidos a partir de tres visitas diarias a 5 hormigueros de *R. minuchae*, hemos calculado la frecuencia máxima diaria de nidos con actividad de *R. minuchae*. Estos resultados han sido transformados para obtener una media de actividad cada 5 días, con el objetivo de conseguir una visión general de la actividad anual de *R. minuchae*, debido a la irregularidad en la actividad diaria de los hormigueros de esta especie.

Mediante el test U de Mann Whitney (Sokal & Rohlf 1995), hemos comparado las medias diarias de actividad del primer y segundo periodos descritos según la estabilidad de las condiciones abióticas medidas (Capítulo 2), así como para el porcentaje medio de hormigueros de *R. minuchae* activos.

También hemos realizado una regresión lineal entre las medias de cada uno de los 4 factores abióticos medidos, y las medias de la actividad estacional para cada especie, así como para la frecuencia máxima de nidos de *R. minuchae* activos. Una regresión cuadrática (Sokal & Rohlf 1995) ha sido ajustada entre las medias de actividad diaria de cada especie y las medias diarias de temperatura. Para comprobar si los factores abióticos medidos influyen de la misma forma en la actividad estacional y diaria de las dos especies, hemos obtenido el coeficiente R^2 de Pearson (Sokal & Rohlf 1995).

Además se desenterraron 7 nidos parasitados y 31 nidos de *P. longiseta* no parasitados, a lo largo de los años 1995-1998, para comprobar si las diferencias de actividad entre *P. longiseta* parasitada y no eran debidas al número de obreras existentes en los nidos parasitados y no parasitados. Las poblaciones de cada uno de ellos fueron recogidas en el campo y llevadas al laboratorio donde eran contadas el mismo día de su extracción.

3. RESULTADOS

3.1 Actividad estacional

La especie hospedadora, *P. longiseta*, en los nidos no parasitados comienza la actividad anual en la zona de estudio a finales de mayo, alcanzando la actividad máxima en la primera quincena de julio (Fig. 1). Después de este momento, la actividad comienza a descender, hasta finalizar el periodo de actividad en la última quincena de agosto. Los nidos parasitados registraron la máxima actividad durante junio, con una bajada abrupta en la primera quincena de julio, a partir de la cual se mantiene en niveles mínimos.

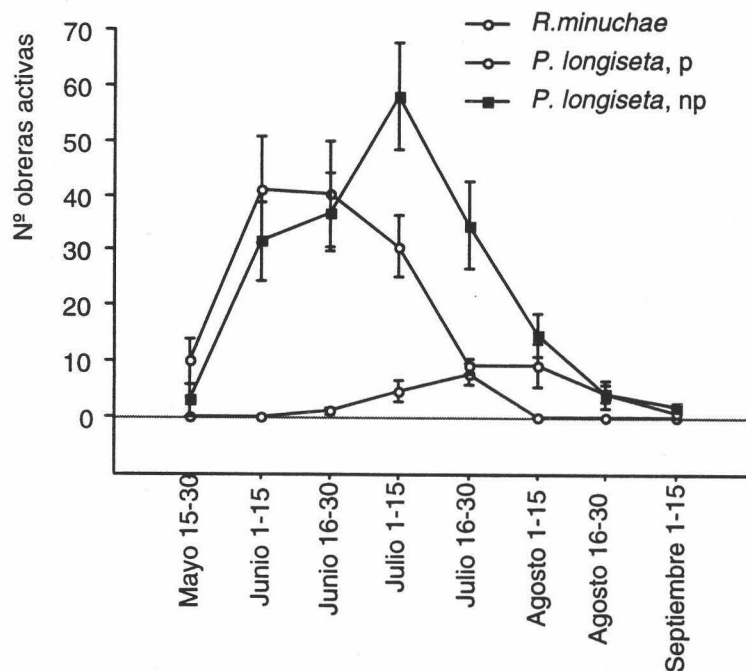


Fig. 1. Fluctuación anual de la actividad (número medio de entradas y salidas/ 10 min) de hormigueros parasitados (p) y no parasitados (np) de *P. longiseta* y *R. minuchae*. La media y el error standard (SE) fueron obtenidos en cada quincena de muestreo.

Las obreras de *R. minuchae* nunca han sido vistas en el exterior buscando o transportando comida que no fuera producto de una razzia. En ningún caso hemos visto a *R. minuchae* defendiendo su hormiguero. Los nidos parasitados presentaron habitualmente actividad de *R. minuchae* desde los últimos 10 días de junio hasta los primeros días de agosto (Fig. 1). El mayor número de obreras activas ha sido registrado desde el 16 al 31 de julio. La actividad anual cayó rápidamente entre los últimos días de julio y los primeros de agosto, momento en que el parásito desaparece completamente. Incluso en los nidos más activos, la presencia del parásito en el exterior no es continua, sino que entre periodos de actividad constante de hasta 6 días se alternan periodos de inactividad de hasta 5 días. Así los nidos parasitados presentaron actividad de *R. minuchae* una media de 13,2 días (rango = 10 a 16 días; n=5 nidos) en el verano de 1993.

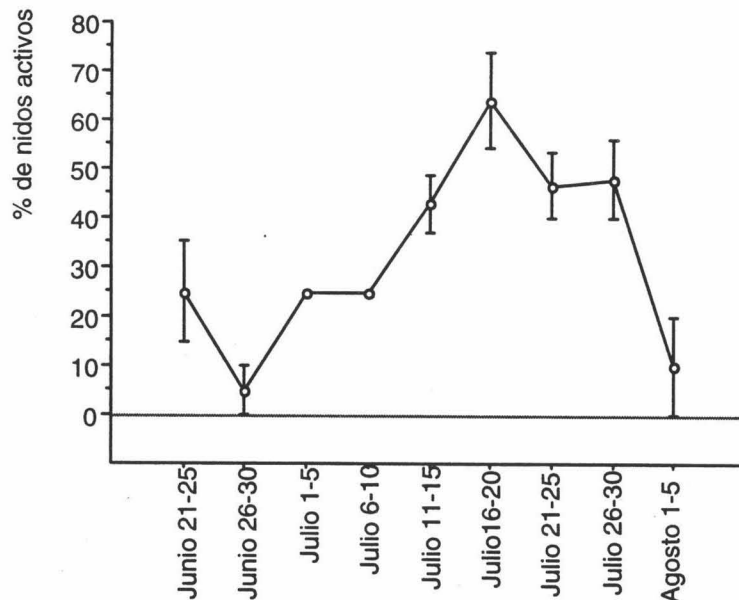


Fig. 2. Porcentaje medio de nidos de *R. minuchae* con actividad de la especie parásita cada 5 días del periodo de muestreo. Las barras corresponden al error standard.

No hemos encontrado ninguna correlación entre el número medio de obreras activas de *R. minuchae* y los factores abióticos estudiados (ver capítulo 3). Las obreras de *R. minuchae* se mantienen activas dentro de rangos amplios de variación de los factores abióticos. El único factor que inhibe decisivamente la actividad de las obreras es la alta humedad ambiental (nunca están activas por encima del 66% de humedad ambiental o cuando la humedad del suelo supera el

70.3%. En cuanto a la temperatura, las obreras parásitas se mantuvieron activas con temperaturas ambientales entre 16,5 y 38,7° C, y temperaturas del suelo entre 19,1 y 40° C, la actividad se detuvo cuando se superaban estas temperaturas.

El porcentaje medio de nidos con actividad de *R. minuchae* fluctuó a lo largo de la estación de muestreo. El mayor porcentaje de hormigueros activos (80%) se registró en la segunda quincena de julio (Fig. 2), durante 6 días (14.3% del periodo total de actividad), entre el 15 y el 27 de julio. Existen diferencias significativas en el porcentaje medio de nidos con actividad de *R. minuchae* entre el primer y el segundo periodo de la estación, definidos por la estabilidad climática diferente (ver capítulo 2) (Test U de Mann Whitney, $p = 0,003$), existiendo el doble de probabilidades de encontrar nidos con actividad de *R. minuchae* en el segundo periodo (15-31 de julio) más estable y con mayores temperaturas y menor humedad relativa tanto en el aire como en el suelo.

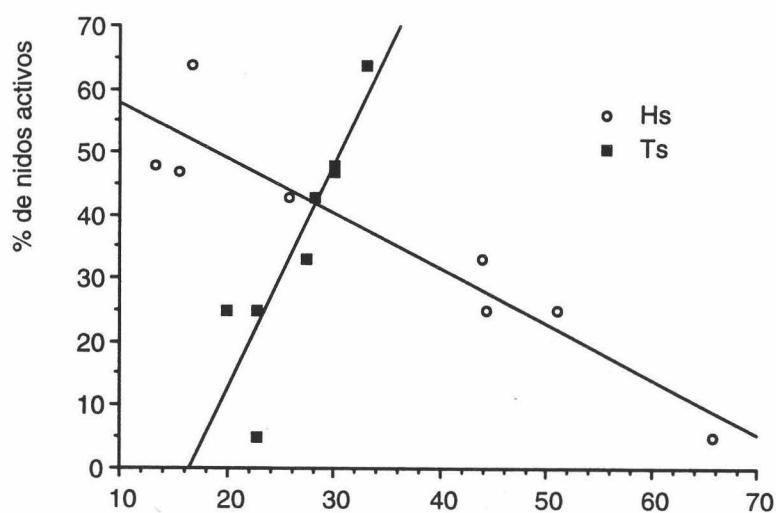


Fig. 3. Regresión lineal entre los valores medios de humedad relativa del suelo ($H_s = X_1$) y temperatura del suelo ($T_s = X_2$), y el porcentaje medio de nidos con actividad de *R. minuchae* (Y). ($Y = 66,4 - 0,8 X_1$; $R^2 = 0,87$. $Y = - 57,3 + 3,5 X_2$; $R^2 = 0,76$).

El porcentaje medio de nidos de *R. minuchae* activos cada 5 días se correlacionó positivamente con las medias de temperatura y negativamente con la humedad relativa, estando siempre más influenciado por los factores abióticos

del suelo. La humedad del suelo explicó la mayor cantidad de variación en el porcentaje de nidos de *R. minuchae* activos (Fig. 3; Temperatura del suelo: $R^2 = 0,766$; $p = 0,0044$; Humedad del suelo: $R^2 = 0,876$; $p = 0,0006$), aunque la interpretación de la importancia relativa de la temperatura o de la humedad es complicada, debido a la fuerte dependencia de ambos factores.

3.2 Actividad diaria

R. minuchae presenta actividad externa entre 12 y 20 h (Fig. 4), aunque esta actividad no se presenta diariamente. El patrón de actividad es bimodal, con una bajada en la actividad entre las 15-16 h y dos máximos, uno a las 14 h y el otro, mayor a las 18 h.

P. longiseta presenta un ciclo diario de actividad unimodal con el máximo a las 16 h (Fig. 4). La actividad de esta especie en los nidos parasitados es menor que en los no parasitados, aunque se mantiene el mismo patrón de actividad.

Mediante una regresión cuadrática, hemos tratado de identificar cual de los ritmos de actividad está más estrechamente ligado a los factores abióticos. La cantidad de variación en la actividad diaria explicada por factores abióticos, especialmente por la temperatura del suelo (Fig. 5) fue mayor para *P. longiseta*, tanto en hormigueros parasitados como no parasitados ($R^2 = 0,84$; $R^2 = 0,8$ respectivamente), que para *R. minuchae* ($R^2 = 0,55$). *P. longiseta* tiende a incrementar su actividad diaria conforme aumenta la temperatura del suelo, mientras que *R. minuchae* disminuye su actividad por encima de los 35^o C (Fig. 5).

4. DISCUSIÓN

La duración del periodo estacional de actividad en *R. minuchae* es más corto que en *P. samurai* (Hasegawa & Yamaguchi 1994) y *P. lucidus* (Talbot 1967). Las condiciones abióticas, especialmente del suelo tienen una estrecha relación con la actividad estacional de *R. minuchae*, como en *Polyergus* (Mori et

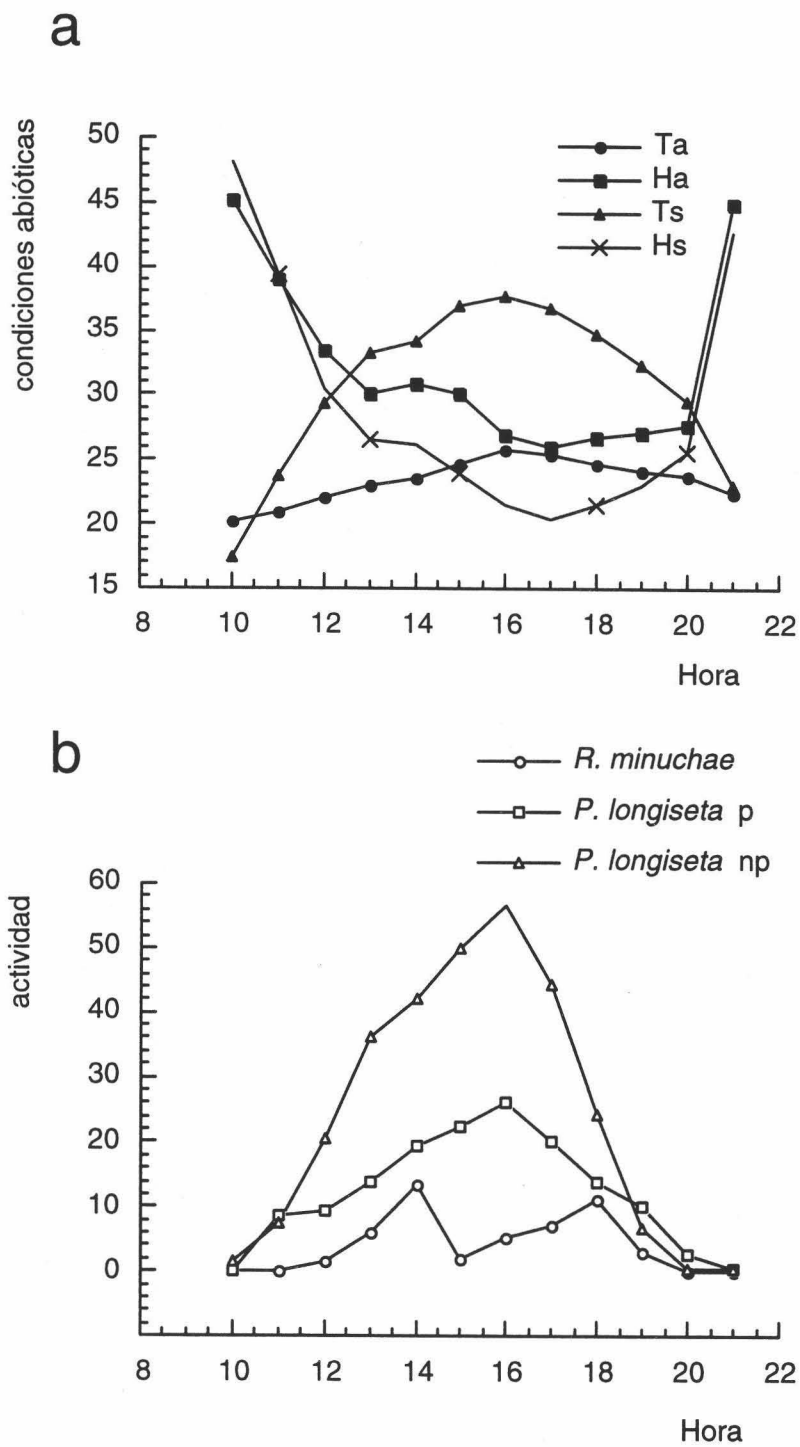


Fig. 4. Fluctuación diaria en : a) condiciones ambientales y b) actividad de *P. longiseta* parasitadas (p) y no parasitadas (np) y *R. minuchae*. Los puntos son valores medios de todos los días de observación.

al. 1991; Hasegawa & Yamaguchi 1994); así el número de nidos de *R. minuchae* activos se duplica cuando la temperatura media del suelo se mantiene alta y la humedad relativa del suelo baja. Por otro lado, la actividad estacional de *R. minuchae* no puede relacionarse con la disponibilidad de progenie en los nidos hospedadores (Buschinger et al. 1980), como ha sido registrado para *P. samurai* (Hasegawa & Yamaguchi 1994) y *P. lucidus* (Talbot 1967), puesto que las reinas de *P. longiseta* son capaces de comenzar la puesta de huevos en el momento de salida de la hibernación (mayo) como una adaptación de esta especie al breve periodo vegetativo del que se dispone en la alta montaña (Fernández-Escudero et al. 1997), lo que asegura la presencia de larvas y pupas desde principios de junio hasta finales de julio.

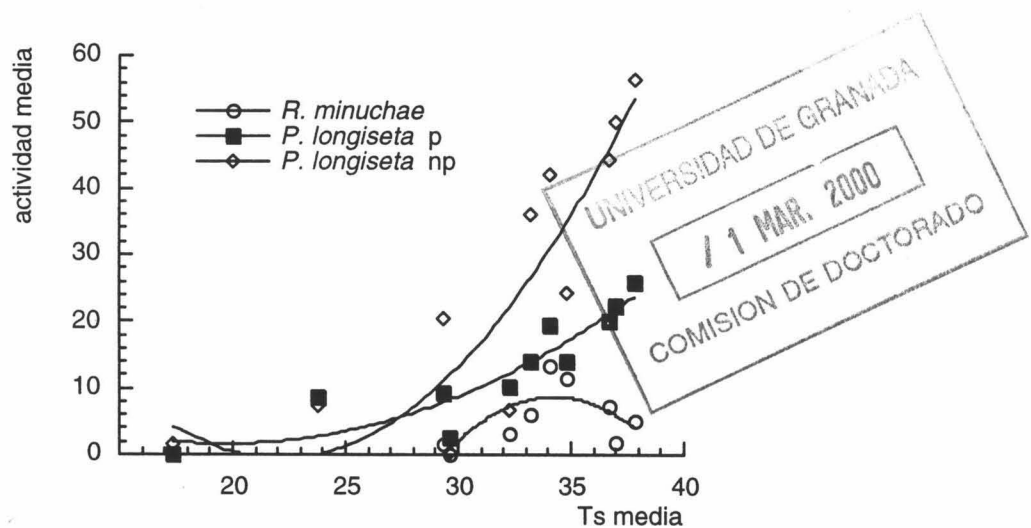


Fig. 5. Regresión cuadrática entre la temperatura media del suelo (T_s) para cada hora (X), y la actividad media cada hora de: *R. minuchae* (Y_1) y *P. longiseta* parasitada (p) y no-parasitada (np) (Y_2 e Y_3 , respectivamente). ($Y_1 = -420,2 + 25X - 0,365X^2$; $R^2 = 0,55$; $Y_2 = 27,9 - 2,7X + 0,06X^2$; $R^2 = 0,84$; $Y_3 = 106,4 - 9,7X + 0,22X^2$; $R^2 = 0,8$).

En cuanto a su actividad diaria, *R. minuchae* disminuye su actividad entre las 15 y 16h, el periodo de máximas temperaturas, manteniendo su actividad durante un rango de tiempo más amplio que *Polyergus*, la cual está activa solamente durante la tarde (Talbot 1967; Topoff et al. 1985a; Mori et al. 1991; Hasegawa & Yamaguchi 1994). Otra particularidad es que los nidos parasitados no presentan a diario actividad de *R. minuchae*, mientras que los

nidos de *Polyergus* tienen diariamente actividad de obreras, al menos realizando exploraciones (Le Moli et al. 1994).

Las preferencias abióticas de *R. minuchae*, como las de *R. proformicarum* (Marikovsky 1974) y *P. longiseta* (Tinaut & Fernández 1993), son consistentes con la distribución típicamente estepárica de ambos géneros (Arnoldi 1932; Marikovsky 1974; Tinaut 1979). *Polyergus*, sin embargo prefiere ambientes con menor aridez y, cuando ocupa hábitats desérticos, se localiza en microhábitats cercanos a cursos de agua con vegetación riparia (Topoff et al. 1985a).

Aunque el patrón de actividad entre las obreras de *P. longiseta* de hormigueros parasitados y no parasitados es similar, se dan dos particularidades. En primer lugar, el número diario de obreras activas de *P. longiseta* en el exterior es menor en hormigueros parasitados que en no parasitados, aunque los nidos parasitados contienen un número medio de obreras de *P. longiseta* mayor que los no parasitados (Tabla 1). En segundo lugar, las esclavas registraron un extraordinario descenso en la actividad estacional cuando la actividad de *R. minuchae* alcanzó su máximo anual. Estos dos hechos pueden ser atribuibles a la gran cantidad de trabajo que debe ser llevado a cabo por las esclavas dentro del hormiguero parasitado. Este cambio estacional en la actividad de *P. longiseta*, que no tiene paralelismo en los hormigueros no parasitados, no puede ser explicado por un descenso en la disponibilidad de alimento o por un cambio en las condiciones abióticas.

Tabla 1. Población media de las diferentes clases de obreras encontradas en nidos de *P. longiseta* no parasitados y de *R. minuchae*.

	nidos de <i>P. longiseta</i> (media \pm se; n= 31)	nidos de <i>R. minuchae</i> (media \pm se; n=9)
<i>P. longiseta</i> minor	418,3 \pm 6	623,4 \pm 208,5
<i>P. longiseta</i> mayor	40,4 \pm 6	19 \pm 5,5
<i>P. longiseta</i> repletas	39 \pm 8,1	8,3 \pm 4
<i>R. minuchae</i> obreras		122,5 \pm 16,7

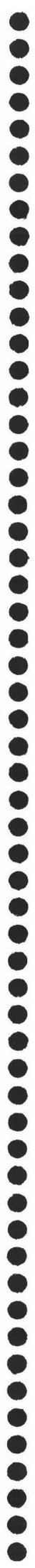
La estrecha relación entre el descenso de actividad de *P. longiseta* y el incremento en *R. minuchae* puede ser debida a dos factores ligados. Por un lado a lo largo de la estación, el número de esclavas forrageadoras, y por tanto la disponibilidad de alimento en el nido, disminuye. Este hecho puede forzar a las obreras de *R. minuchae* a incrementar su actividad en busca de nuevos recursos (esclavas y comida) lo que se consigue con las razzias. Por otro lado, el aporte de nuevas esclavas y comida adicional aportada al hormiguero, hacen que las obreras esclavas de *P. longiseta* necesiten invertir más tiempo dentro del hormiguero que fuera.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Arnoldi, K.V. 1932. Biologische beobachtungen an der neuen paläarktischen sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarum* K. Arn. Nebst einigen bemerkungen über die beförderungsweise der ameisen. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere* 24: 319-326
- Bernstein, R.A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology* 56, 213-219.
- Buschinger, A., W. Erhardt & U. Winter. 1980. The Organization of Slave Raids in Dulotic Ants- a Comparative Study (Hymenoptera; Formicidae). *Z. Tierpsychol.* 53: 245-264.
- Cerdá, X. & J. Retana. 1987. Fluctuations journalieres des fourmis d'une communaute sur des appats. *Bull. S. F. E. C. A.* 2: 4 pp.
- Cerdá, X., J. Retana & S. Cros. 1998. Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*
- Christian, K.A. & S.R. Morton. 1992. Extreme Thermophilia in a Central Australina Ant, *Melophorus bagoti*. *Physiological Zoology* 65, 885-905.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1989. Temperature and the activity of ants and other insects in Central Australia. *Journal of Arid Environments* 16: 185-192
- Cros, S., X. Cerdá & A. De Haro. 1992. Ritmos de actividad de dos hormigas *Proformica nasuta* y *Cataglyphis iberica* en Bellaterra (Vallés occidental). *El Medi Natural del Vallés* 2: 106-112
- Cushman, H.J., G.D. Martinsen & A.I. Mazeroll. 1988. Density and size dependent spacing of ant nest: evidence for intraspecific competition. *Oecologia* 77: 522-525
- Fellers, J. H. 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia* 78: 69-76
- Fernández-Escudero, I., A. Tinaut & F. Ruano. 1997. Ovarian Maturation Under Cold Winter Conditions in a High-Mountain Ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* 26: 1373-1377

- Fernández, I., M. Ballesta & A. Tinaut. 1994. Worker Polymorphism in *Proformica longiseta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 24: 39-46.
- Harkness, R. & R. Wehner. 1977. Cataglyphis. *Endeavour, New Series* 1(3-4): 115-121
- Hasegawa, E. & T. Yamaguchi. 1994. Raiding behavior of the Japanese slave-making ant *Polyergus samurai*. *Insectes Soc.* 41: 279-289.
- Heatwole, H. & Muir R. 1989. Seasonal and daily activity of ants in the pre-Saharan steppe of Tunisia. *Journal of Arid Environments* 16, 49-67.
- Hölldobler, B. & C.J. Lumsden. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210: 732-739
- Hölldobler, B. & R.W. Taylor. 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insectes Sociaux* 30: 384-401.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- Le Moli, F., D.A. Grasso, A. Mori and A. Ugolini. 1994. Eco-ethological Factors Affecting the Scouting and Raiding Behaviour of the Slave-making Ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology* 96: 289-302.
- Levings, S.C. & J.F.A. Traniello. 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche* 88: 265-319
- Marikovsky, P. Y. 1974. The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarum* K. W. Arnoldi (1928). *Ins. Soc.* 21: 301-308.
- Marsh, A.C. 1985. Thermal responses and temperature tolerance in a diurnal desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Physiol. Zool.* 58: 629-636
- Marsh, A.C. 1988. Activity patterns of some Namib Desert ants. *Journal of Arid Environments* 14, 61-73.
- Mori, A., D.A. Grasso & F. Le Moli. 1991. Eco-ethological study on raiding behaviour of the European amazon ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology* 88: 46-62.
- Savolainen, R. & K. Vepsäläinen. 1989. Niche differentiation of ants species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56: 3-16
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3d ed. W.H. Freeman and Company. New York. 887 p.
- Talbot, M. 1967. Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche* 74: 299-313
- Tinaut, A. 1979. Estudio de la mirmecofauna de los Borreguiles del S. Juan (Sierra Nevada, Granada) (Hym. Formicidae). *Boln. Asoc. esp. Entom.* 3: 173-183.
- Tinaut, A. & I. Fernández Escudero. 1993. El medio abiótico de *Proformica longiseta* Collingwood 1978, una hormiga de la alta montaña mediterránea (Hymenoptera, Formicidae). *Zool. baetica* 4: 57-73.
- Topoff, H., M. Inez-Pagani, L. Mack & M. Goldstein. 1985a. Behavioral ecology of the slave-making ant, *Polyergus breviceps*, in a desert habitat. *Southwest. Nat.* 30: 289-295.
- Topoff, H., B. LaMon, L. Goodloe & M. Goldstein. 1985b. Ecology of raiding behavior in the western slave-making ant *Polyergus breviceps* (Formicidae). *Southwest. Nat.* 30: 259-267.
- Topoff, H. 1990. Slave-making Ants. *American Scientist* 78: 520-528

- Wehner, R., Harkness, R.D. & Schmid-Hempel, P. (1983) Foraging strategies in individually searching ants. *Information Processing in Animals*, vol. 1 (ed M. Lindauer)
- Whitford, W.G. 1978. Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59: 185-189.



VII. LAS RAZZIAS

1. INTRODUCCIÓN

Como vimos en el capítulo de Introducción, dentro de la tribu *Formicini* existen tres géneros parásitos, dos de los cuales son obligados: *Polyergus* y *Rossomyrmex*. Ambos géneros se han considerado próximos filogenéticamente (Wilson 1971, Buschinger 1990, Hölldobler & Wilson 1990, Agosti 1989, 1994) a pesar de que, en los escasos trabajos en los que se dieron a conocer algunos datos sobre el comportamiento de *R. proformicarum* (Arnoldi 1932 y Marikovsky 1974), se apuntaban diferencias evidentes en el comportamiento con *Polyergus*, sobre todo en cuanto al sistema de reclutamiento. Estos trabajos sobre *R. proformicarum* se realizaron a partir de observaciones ocasionales sobre pocos homigueros de esta especie parásita, la falta de estudios cuantitativos posteriores imposibilitó una comparación efectiva entre ambos géneros.

2. MATERIAL Y METODOS

Cinco nidos de *R. minuchae* fueron visitados varias veces al día durante el verano de 1995. El tiempo de observación de cada uno de ellos fue de 10 min/visita entre las 10 y 21 horas, generalmente se realizó una visita por hora, desde el momento en que se vieron las primeras obreras de *R. minuchae* activas (finales de junio) hasta que la actividad de éstas cesó (mediados de agosto). Durante éstas visitas fueron anotados el tipo de actividad de cada nido, así como la temperatura y humedad ambiental a 1m del suelo; y la temperatura y humedad del suelo a 0,5 cm sobre la superficie.

2.1. Exploración

Se siguieron 30 obreras exploradoras, pertenecientes a 6 nidos diferentes, durante todo el recorrido de exploración, marcando éste con estacas numeradas en cada lugar en que la obrera cambiaba de dirección, posteriormente era dibujado el recorrido seguido y anotada la distancia entre cada una de las

marcas, la longitud total recorrida, la duración de la exploración y el sector en que ésta se había realizado (considerando un círculo alrededor de cada nido de *R. minuchae* con 8 sectores, de los cuales el 1 se situaba siempre pendiente arriba y el 5 pendiente abajo; los sectores 3 y 7 eran sectores horizontales), así como si habían existido interacciones con otras especies y si habían localizado un nido hospedador o no.

Se marcaron 4 obreras exploradoras con pintura en el abdomen para saber si la búsqueda de hormigueros hospedadores era realizada siempre por las mismas obreras.

2.2. Asaltos

Para comprobar si los asaltos están necesariamente precedidos por la fase de exploración, hemos visto la actividad del nido parásito registrada antes del asalto en 11 de los 18 asaltos ocurridos durante 1995, considerando con valor +1 los casos en los que el asalto se producía tras la exploración, y con valor -1 los asaltos en los que no se detectó exploración previa y se ha aplicado a estos datos un test de los signos de dos colas (Sokal & Rohlf 1995).

Cada vez que se localizó un asalto desde su comienzo, éste fue seguido detalladamente utilizando una grabadora para tener constancia de: la secuencia de obreras y tandems que llegaban y salían y si se quedaban en la zona, así como de cuando se producía la concentración y la excavación, el número total de obreras parásitas participantes, el tiempo total de duración, la distancia al nido hospedador y su posición con respecto a la pendiente. Así se siguieron: 1 asalto en 1994, 12 en 1995, 4 en 1996 y 3 en 1998. Esto nos ha permitido hacer una comparación entre los diferentes asaltos mediante el Test de Kruskal Wallis (Sokal & Rohlf 1995) y establecer una correlación entre la duración del asalto y el número de obreras participantes y la distancia del nido hospedador y el número de obreras participantes mediante la R^2 de Pearson (Sokal & Rohlf 1995).

Los factores que provocan el fin del reclutamiento de obreras congéneres y la excavación en el nido hospedador pueden ser diversos. Nuestra hipótesis es que parece necesario el contacto entre un número mínimo de obreras para que se produzca la reacción de excavar. Una vez conseguido este número mínimo de obreras que se encuentran en las cercanías del nido hospedador la excavación se desencadena y la cadena de transporte se rompe, puesto que los tándem que están en camino, al llegar, se incorporan a la excavación. Para comprobar si la concentración de obreras desencadena la excavación en un lugar concreto cercano al nido hospedador fueron realizados 5 experimentos retirando con un chupador de insectos las obreras que se empezaban a agrupar en la zona de concentración. En otros 4 casos en la zona de concentración fue realizado un control, chupando en el suelo, sin retirar obreras. Predecimos que no se producirá la excavación puesto que no habrá un número suficiente de obreras concentradas en las cercanías del nido. Es posible que secundariamente la cadena de transporte del reclutamiento se vea afectada. Los resultados de los 5 asaltos manipulados y los 4 asaltos control serán comparados con los resultados medios de los nidos no manipulados durante todo el periodo de estudio, mediante el test X^2 (Sokal & Rohlf 1995).

Se detectó que la obrera transportadora y la transportada tienen un comportamiento diferente durante la vuelta al propio nido. Se midió el tiempo que tardaba el tándem en separarse una vez que llegaba al hormiguero hospedador ($n=127$), así como el tiempo que tardaban en iniciar el regreso al propio nido, tanto obreras transportadoras ($n=98$), como transportadas ($n=65$). También fueron medidos el número de orientaciones de la obrera transportadora ($n=52$) y transportada ($n=33$) y el tiempo (32 transportadoras y 22 transportadas) utilizado en recorrer 30 cm, para ver si había diferencias significativas entre ellas en el comportamiento de regreso al nido parásito mediante el test U de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf 1995).

2.3. Robo de prole

En cuatro ocasiones se siguieron los saqueos completos producidos por 4 nidos parásitos diferentes sobre nidos hospedadores situados a una media de 3 m

de distancia, registrando todas las entradas y salidas de obreras parásitas, así como el botín aportado. Se intentó marcar a varias obreras para conocer el número de viajes y cuanta prole podía transportar una sola obrera.

Se midieron y pesaron 41 pupas minor y 29 pupas mayor de 2 hormigueros de *P. longiseta*, como exponentes de presas pequeñas y grandes. También, entre 1995 y 1998, en 24 robos de prole de 9 hormigueros parásitos diferentes, se siguieron obreras cargadas (149 con carga pequeña, 19 con carga grande y 79 descargadas), anotando la distancia recorrida, el tiempo empleado, la carga transportada y la pendiente en la que se realizaba el recorrido, para analizar de qué forma el tipo de carga y/o la pendiente del sector en que se encuentre el hormiguero hospedador influyen en la velocidad de transporte de presas, utilizando para ello un ANOVA modelo II (comparaciones post-hoc, test de Scheffé) en el caso de carga pequeña, en que el número de muestras permitía el uso de un test paramétrico, y el test U de Mann-Whitney en el caso de cargas grandes, en el que disponíamos de un número de muestra menor (Sokal & Rohlf 1995).

Para comprobar si el factor que determina el nº de razzias que realiza cada hormiguero es la cantidad de alimento que consigue cada hormiguero, durante el periodo de actividad de *R. minuchae* del verano de 1998, ofrecimos cada dos días un suplemento alimenticio (miel *ad libitum* + 30 cadáveres de *Drosophylla melanogaster*) a cinco hormigueros de *R. minuchae* (HR14, HR15, HR23, HR24, HR21) que no habían sido manipulados con anterioridad. Nuestra hipótesis es que los hormigueros de *R. minuchae* se ven empujados a hacer razzias por la falta de alimento disponible, incrementada por la disminución natural en la población de esclavas. Por lo tanto predecimos que los hormigueros a los que se le facilitó la localización de alimento realizarán menos asaltos y saqueos que el resto. Para comprobarlo hemos comparado (test U de Mann-Whitney, Sokal & Rohlf 1995) el número de asaltos, saqueos y la ratio saqueo/asalto realizados por los hormigueros controlados en el año 1998, con los mismos datos de los hormigueros parasitados cebados, excluyendo siempre los datos de hormigueros manipulados con otro fin.

Durante tres años (1996, 1997 y 1998) hemos seguido los asaltos de cinco (hr1, hr4, hr5, hr7 y hr8), cinco (hr1, hr4, hr5, hr7 y hr8) y tres (hr5, hr7 y hr8) hormigueros de *R. minuchae* respectivamente, estableciendo alrededor de ellos una zona circular de 10 metros de radio, dentro de la cual localizamos, marcamos y situamos en un mapa todos los nidos activos de *P. longiseta* existentes cada año, anotando durante el periodo de actividad de *R. minuchae*, cuales fueron los nidos asaltados y saqueados. Esto nos ha permitido conocer el resultado de las razzias, con respecto a la supervivencia del hormiguero hospedador, puesto que conocíamos si se mantenía activo o no durante, al menos, el año siguiente al asalto. Establecimos un índice de supervivencia (IS) para los hormigueros asaltados y no asaltados :

$$IS = \frac{\text{total nidos 199N} - \text{nidos inactivos 199N+1}}{\text{total nidos 199N}}$$

3. RESULTADOS

En las razzias de *R. minuchae* se pueden diferenciar tres actividades (Fig. 1), que son las únicas para las que las obreras de esta especie abandonan su nido (excepto para ayudar a la casta reproductora, comportamiento que será descrito

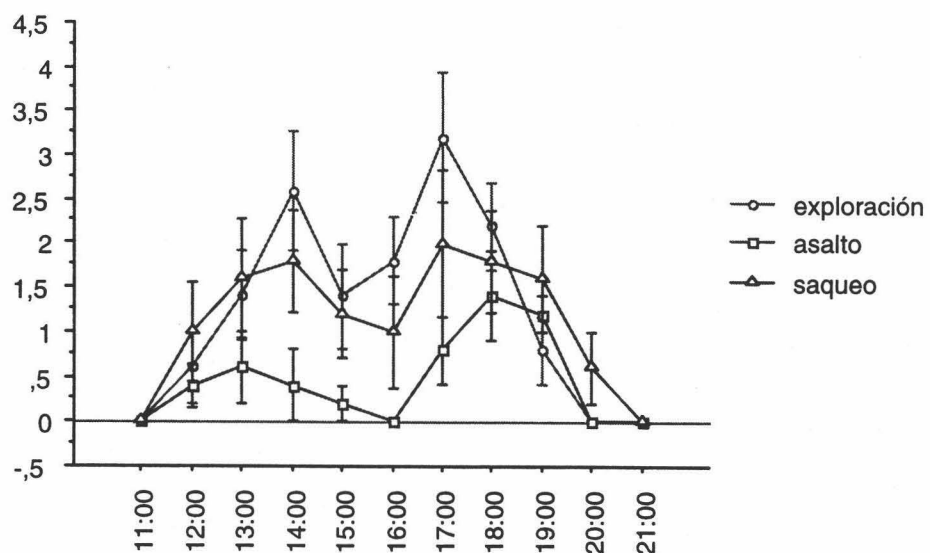


Fig.1. N° medio de observaciones (\pm SE) de cada actividad por hora y nido.

en el capítulo 8): la búsqueda de nidos hospedadores (exploración o scouting), el ataque al nido hospedador (asalto) y el saqueo de dicho nido (robo de prole). Antes del comienzo de la exploración o el robo de prole se pueden detectar en la entrada del nido obreras parásitas que salen y entran al nido de inmediato.

El periodo de actividad de *R. minuchae* podemos acotarlo entre las 12 y las 20 horas (Fig. 1). Se trata de un ritmo bimodal con máximos a las 13-14 horas y a las 17-18 horas, y una bajada en la actividad a las 15-16 horas, que coincide con las máximas temperaturas y mínima humedad diaria (ver capítulo III).

En el asalto al nido hospedador podemos también diferenciar tres fases: el reclutamiento de las compañeras de hormiguero, que se realiza mediante transporte mutuo, en el que la obrera transportada adopta la posición típica descrita para los *Formicini* (Arnoldi 1932, Möglich & Hölldobler 1974; Hölldobler & Wilson 1990) durante el transporte de obreras hacia nuevos nidos (reubicación o gemación); la concentración de obreras parásitas en una zona cercana al nido hospedador seleccionado por la obrera exploradora; y la excavación e invasión de dicho nido.

3.1. Exploración

La exploración puede producirse en un rango horario amplio: entre 12 y 19 h (hora local). Las obreras de *R. minuchae* salen de forma aislada del hormiguero parásito. El número de exploradoras que salen de un mismo nido depende del tiempo que la obrera exploradora tarde en localizar un hormiguero hospedador. La duración de esta fase es extremadamente variable, ocupando desde 1 hora hasta 3 días de exploración, dependiendo de la facilidad con que el nido hospedador sea localizado. La actividad de exploración es bimodal a lo largo del día, desciende entorno a las 15 h y tiene dos picos máximos entorno a las 14 y 17 h (Fig.1). Las condiciones abióticas a las que puede producirse este tipo de actividad son bastante amplias (temperatura ambiente: 19,1 a 38,7° C; temperatura del suelo = 23,1 a 39,4 °C; humedad ambiente = 8,2 a 49,1 %;

humedad del suelo = 5,33 a 44,5%) (Apéndice 1). En general la actividad de exploración representa una media del 45% del tiempo de actividad total de cada hormiguero de *R. minuchae* (SE= 0,07; n= 5; rango 24 a 63 %). Cada uno de los 5 nidos estudiados durante 1995 estuvieron explorando una media de 15,2 horas (SE= 2,4; n= 76) durante la estación de muestreo con una actividad media de 11,6 obreras/10 min (SE = 1,2; n = 76) (Apéndice 1).

Un total de 30 obreras de *R. minuchae* fueron seguidas durante toda la fase de exploración (Apéndice 2), 5 obreras exploradoras más se perdieron entre ramas o fueron depredadas. En tres casos las obreras exploradoras que estaban siendo seguidas encontraron un nido hospedador e iniciaron el reclutamiento de sus compañeras de nido. Las obreras exploradoras batieron sectores cercanos a su propio hormiguero, principalmente horizontales (50%) (Tabla I), alejándose una distancia máxima media de 2,7 metros del mismo (SE = 0,3; rango= 0,3-6,2 m; n = 30) e invirtieron una media de 17,7 min en esta actividad (SE= 3,6; rango = 1,3-95,3 min); recorriendo una longitud total media de 7,3 m (SE= 0,8; rango= 0,6-15,5). El marcaje de obreras exploradoras no tuvo éxito, ya que provocaba la huida con gran excitación después de la manipulación, las obreras tardaban en regresar al nido, y cuando lo hacían no volvían a verse en el exterior hasta pasados varios días.

Independientemente de la distancia, el mecanismo de exploración tiene un patrón común en la mayoría de los casos. Las primeras exploraciones son de trayectoria corta y rectilínea, posteriormente se van alargando y complicando, primero toman una dirección bastante lineal, aunque en este trayecto la obrera exploradora realiza paradas, en las que da vueltas sobre sí misma para orientarse, al final de esta trayectoria comienza la verdadera exploración, y la obrera parásita se introduce en todos los agujeros, cambiando de dirección con frecuencia. Tanto si encuentra un hormiguero hospedador como si no, la obrera exploradora vuelve al nido parásito con una trayectoria recta, y sin hacer apenas paradas, aunque el regreso es aún más rápido si un nido hospedador ha sido localizado.

Estudiando los patrones de exploración sucesivos que se dan en el mismo hormiguero y día, podemos ver en una buena parte de los casos (Apéndice 2) las obreras exploradoras barren distintos sectores en el entorno del hormiguero.

Tabla I. Obreras exploradoras seguidas en todo su recorrido, indicando la distancia máxima a la que llegaron, el tiempo que estuvieron fuera del hormiguero y la longitud total recorrida.

Fecha	hora	nido	sector	distancia (m)	tiempo (min)	longitud total (m)
21/ 6/1995	14:55:00	HR5	3	,900	3,333	1,800
21/ 6/1995	15:09:00	HR5	3	,300	1,333	,600
21/ 6/1995	15:33:00	HR5	3	2,100	17,567	4,800
21/ 6/1995	16:32:00	HR5	3	3,050	14,867	6,700
8/ 7/1995	13:30:00	HR5	3	2,080	11,050	4,800
8/ 7/1995	13:30:00	HR5	7	1,300	7,067	3,200
8/ 7/1995	13:30:00	HR5	5	,700	4,650	1,400
8/ 7/1995	16:14:00	HR5	7	4,900	43,900	14,000
12/ 7/1995	15:30:00	HR4	1	,630	10,033	2,440
12/ 7/1995	16:00:00	HR4	2,3	1,530	95,333	9,300
13/ 7/1995	16:55:00	HR7	3	2,400	4,050	5,820
13/ 7/1995	17:00:00	HR7	8	3,300	16,000	12,710
14/ 7/1995	14:40:00	HR4	1	,400	3,467	1,750
14/ 7/1995	14:40:00	HR4	7	1,000	8,583	3,930
14/ 7/1995	16:35:00	HR7	3	2,750	20,917	10,390
14/ 7/1995	17:00:00	HR7	3	3,600	13,550	8,320
16/ 7/1995	18:30:00	HR8	3	3,400	31,450	7,860
16/ 7/1995	19:00:00	HR8	7	5,600	39,633	13,400
16/ 7/1995	13:46:00	HR8	8	2,300	9,550	5,620
16/ 7/1995	17:00:00	HR8	1	2,900	9,933	7,240
17/ 7/1995	18:01:00	HR1	1	2,600	7,567	5,950
17/ 7/1995	17:00:00	HR1	5	3,300	17,250	8,200
18/ 7/1995	16:15:00	HR4	7	4,900	24,717	15,540
20/ 7/1995	16:15:00	HR4	4	2,900	•	6,660
20/ 7/1995	16:15:00	HR4	6	2,000	•	3,680
20/ 7/1995	18:25:00	HR8	3	6,200	•	14,760
21/ 7/1995	18:00:00	HR5	1	2,980	12,133	7,680
21/ 7/1995	18:55:00	HR8	5	2,840	13,500	•
21/ 7/1995	•	HR8	1	4,730	15,000	9,260
22/ 7/1995	•	HR9	5	5,630	23,250	13,200

3.2. Asalto

La exploración precede significativamente al asalto en la mayoría de los casos (test de los signos $p=0,021$). En más del 70% de los casos (8 asaltos de 11) el asalto se desencadena entre 1 y 2 horas después de haber sido registrada

la exploración, mientras que en dos casos se produjo al día siguiente, y en uno de los casos sin haber sido vista ningún periodo previo de exploración.

La obrera exploradora que localiza un nido hospedador comienza en solitario el asalto del mismo con la puesta en marcha del reclutamiento de compañeras coespecíficas de nido. Cuando la obrera exploradora regresa a su nido provoca una gran excitación en éste, que se hace patente incluso en el exterior. Fuera del nido parásito, y exáctamente en la entrada, la obrera exploradora consigue la atención de varias obreras que realizan con ella intercambios antenales y coge con sus mandíbulas las mandíbulas de una compañera, que inmediatamente curva su cuerpo por debajo de la cabeza de la obrera transportadora. Esta pareja o tándem corre hasta las inmediaciones del nido seleccionado para ser asaltado. Una vez allí, en un tiempo medio de 45 seg (SE = 6,5; n = 127) la obrera transportadora suelta a la transportada, y la primera vuelve inmediatamente al hormiguero parásito (media \pm SE = 10,1 \pm 0,9 seg; n = 98), mientras que la obrera transportada realiza varios movimientos de orientación, tardando más tiempo en iniciar el regreso a su nido (media \pm SE = 26,8 \pm 1,9 seg; n = 65). Si la obrera transportada encuentra otras obreras de *R. minuchae* en los alrededores del nido hospedador realiza intercambios antenales con ellas. Durante el trayecto de vuelta a su hormiguero la obrera transportada da vueltas sobre sí misma con más frecuencia significativamente que la obrera transportadora (transportadoras: media \pm SE = 1,3 \pm 0,2 orientaciones/ 30 cm; transportadas: media \pm SE = 6,5 \pm 0,5 orientaciones/ 30 cm; test U de Mann-Whitney, p<0,0001) (Fig.2a) lo que se traduce en una menor velocidad media de regreso (transportadoras: 3,7 cm/seg; transportadas: 1,06 cm/seg; test U de Mann-Whitney, p<0,0001) (Fig.2b). Estos movimientos pueden ser interpretados como de orientación, puesto que la obrera transportada no conoce el camino de regreso, aunque si debe conocer la dirección de partida desde su hormiguero y debe conocer los alrededores de su nido. Estas nociones pueden haber sido adquiridas en la mayoría de los casos durante las exploraciones. Una vez de vuelta en su nido cada obrera, transportadoras y transportadas, se dirige hacia el nido hospedador con una nueva compañera parásita, y así el número de obreras reclutadas crece aproximadamente como una progresión geométrica de término general 2^n . Esta progresión es limitada, en un momento concreto la

cadena de reclutamiento disminuye y la mayoría de las obreras se concentran en una zona cercana al nido que va a ser asaltado. Esta concentración, la segunda fase del asalto, termina cuando en un momento concreto todas las obreras excavan por varios frentes, y se introducen en las cámaras superficiales del hormiguero hospedador, haciéndolo otras cuantas por la entrada principal del hormiguero.

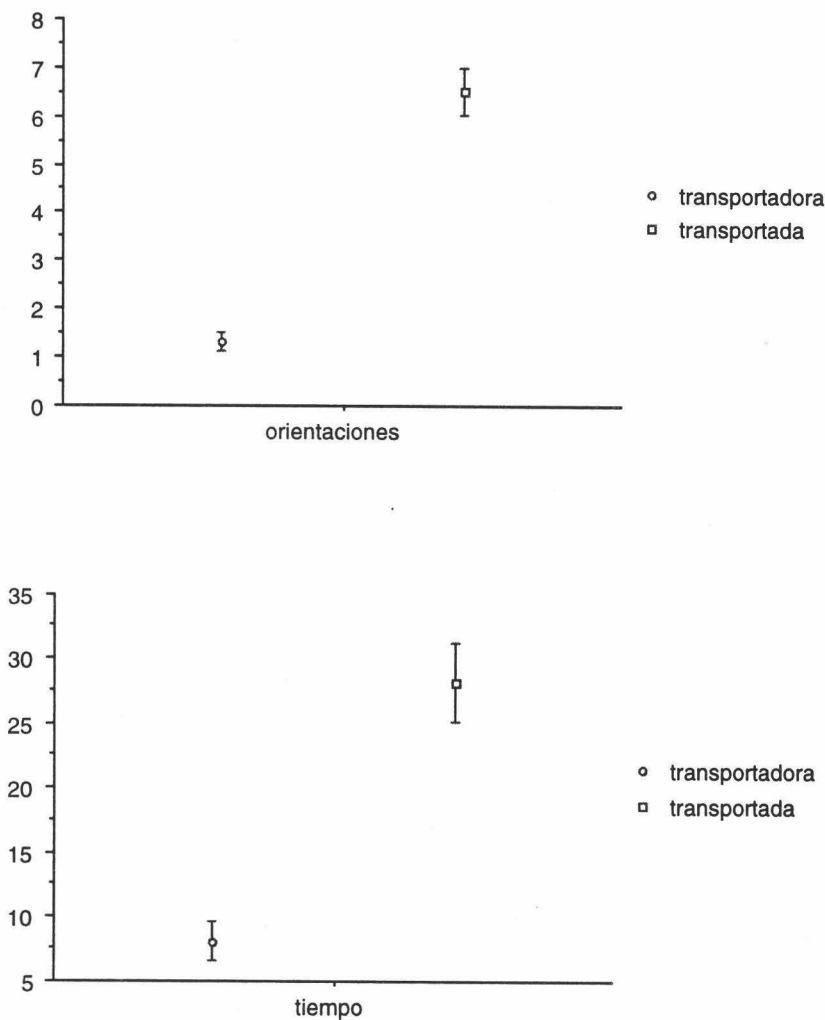


Fig. 1. Diferencias existentes en el comportamiento de vuelta al nido. A) n° de orientaciones y B) tiempo empleado en recorrer 30 cm, por las obreras transportadoras y transportadas durante el reclutamiento hacia hormigueros hospedadores.

La actividad de asalto también es bimodal, con un pequeño máximo a las 13 h y otro mayor entre las 17 y las 19 horas, con un breve periodo de

inactividad a las 16 h. El rango de factores abióticos en el momento del asalto es aproximadamente el mismo que el de la actividad de exploración, aunque más restrictivo (temperatura ambiente = 20,1 a 30,5⁰ C; temperatura del suelo = 24,6 a 35,8⁰ C; humedad ambiental = 10,2 a 49,2 %; humedad del suelo = 3,3 a 37 %) (Apéndice 1). Los asaltos ocuparon una media del 17% del tiempo total de actividad de cada nido de *R. minuchae* en 1995 (SE = 2,7; rango = 7 a 23; n = 18). La mayoría de los nidos asaltados durante el periodo de estudio (65%) estuvieron situados entre 3 y 5 m del nido parásito.

Cada uno de los 5 hormigueros de *R. minuchae* seguidos durante 1995 llevaron a cabo entre 2 y 5 asaltos a nidos hospedadores (media= 3,6; SE = 0,6) (Tabla II). El porcentaje de fracasos (asaltos que no fueron seguidos de robo de prole) fué del 40% (7/18). En el 70% de estos asaltos infructuosas (70%; 5/7), el reclutamiento de obreras no fue finalizado, mientras que sólo en el 30% (2/7) la razzia fracasó después de la invasión del nido hospedador. Normalmente (Tabla y capítulo 6) los asaltos se realizan a hormigueros diferentes dentro de la temporada y durante los años sucesivos.

TABLA II. Asaltos seguidos en toda su duración.

nido R	nido P	fecha	duración (min)	n° obreras	distancia		pendiente
hr4	1-94	1994	65	49	5,1	exito	horizontal
hr5	hdep1-95	22-VI-95	65	40	3,0	exito	horizontal
hr5	h5l	8-VII-95	45	58	1,5	exito	subida
hr4	h4j	15-VII-95	100	76	3,2	exito	bajada
hr4	h4j	14-VII-95	20	2	3,2	fracaso sin invasión	bajada
hr8	a	18-VII-95	30	2	8,5	fracaso sin invasión	bajada
hr8	a	19-VII-95	30	2	8,5	fracaso sin invasión	bajada
hr8	b	19-VII-95	25	4	3,0	fracaso sin invasión	bajada
hr8	hdep 2-95	20-VII-95	85	130	3,0	exito	bajada
hr4	h4e	20-VII-95	15	2	5,8	fracaso sin invasión	horizontal
hr4	h4e	21-VII-95	135	117	5,8	exito	horizontal
hr1	h1o	27-VII-95	70	50	6,1	exito	subida
hr1	h1e	20-VII-95	55	31	3,7	fracaso con invasión	horizontal
h4g	hr4	26-VII-95	35	41	4,5	fracaso con invasión	subida
hr4	h4f	11-VII-96	55	58	2,1	exito	bajada
hr9		22-VII-96	45	50	3,4	exito	bajada
hr1	h1o	7-VIII-96	40	25	6,1	fracaso con invasión	subida
hr17		9-VIII-96	55	60	3,1	exito	bajada
hr24		2-VIII-98	50	59	4,8	exito	bajada
hr5	h5s	15-VII-98	40	9	3,6	fracaso sin invasión	horizontal

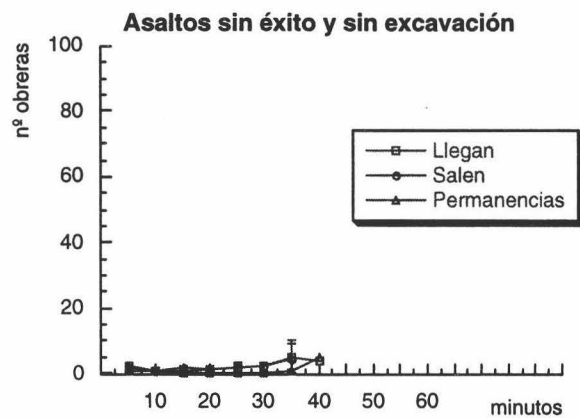
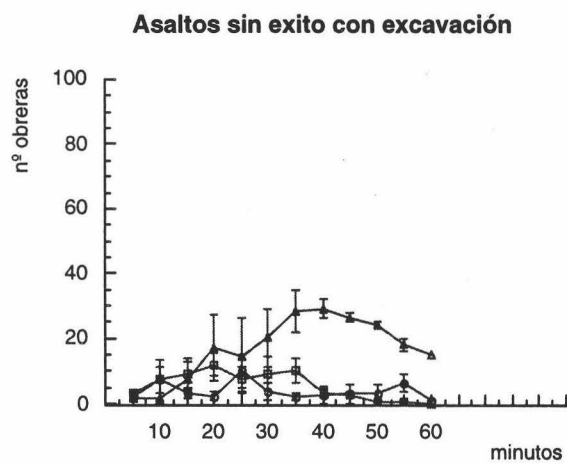
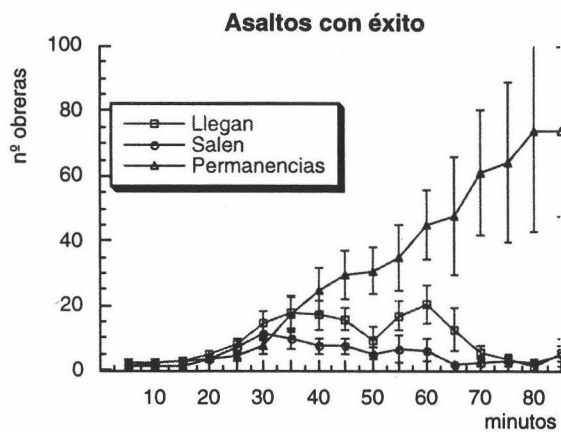


Fig. 3 N° de obreras de *R. minuchae* que llegan, salen y permanecen en los alrededores del nido hospedador que va a ser asaltado, durante el reclutamiento.

Desde 1994 a 1998 hemos podido obtener la secuencia y los datos completos de 20 asaltos, 11 con éxito, en los que se completaron las tres fases del asalto y este fué seguido de saqueo; 3 sin éxito, en los que se produjo el asalto completo pero no fué seguido de saqueo, y 3 en los que no llegó a finalizó el asalto, por lo tanto no hubo invasión del nido hospedador. La secuencia de salidas, entradas y permanencia de obreras parásitas en los alrededores del nido a asaltar para estos tres casos puede verse en la Fig.2 a, b, c. Los asaltos exitosos duraron una media de 70 min (SE = 8,2; rango = 45 a 135), mientras que el tiempo medio de duración fue menor en los asaltos que no tuvieron éxito, con invasión (media \pm SE = 43,3 \pm 6 min; rango 35-55 min) o sin invasión (media \pm SE = 26,7 \pm 3,6; rango = 15-40 min) (Fig. 3 a,b,c). Hay diferencias significativas entre las medidas de tendencia central de la duración total de los tres tipos de asaltos (Test de Kruskal Wallis; $p = 0,0012$). El número de obreras que participan en los tres tipos de asaltos también es diferente significativamente (Test de Kruskal Wallis; $p = 0,0006$). El número medio de obreras que participan en los asaltos con éxito es de 68 (SE = 8,7), mientras que es menor en los que fracasan después de la excavación (media \pm SE = 32,3 \pm 4,7) y aún menor en los que no se llega a completar el reclutamiento (media \pm SE = 3,5 \pm 1,1). Existe una correlación positiva entre la duración del asalto y el número de obreras que participan en él ($R^2=0,7$; $p < 0,0001$) (Fig.3a). La distancia del nido hospedador está correlacionada negativamente con el número de obreras participantes, aunque de forma no significativa ($R^2 = 0,1$; $p = 0,2$) (Fig.3b).

Por otro lado vemos que nuestra hipótesis sobre la necesidad de concentración para que se lleve a cabo la excavación es falsa, puesto que en los cinco asaltos en que impedimos la concentración de obreras La cadena de transporte se vió afectada en cuanto que el número de obreras implicadas no crece en la misma proporción que en condiciones normales, pero esta finaliza, produciéndose la excavación en los alrededores del hormiguero hospedador, sin embargo no se llegó a completar la invasión del hormiguero hospedador en

ninguno de los casos (Tabla II). Comparando los resultados sobre los asaltos que produjeron invasión o sólo excavación, obtenidos en los experimentos con nidos manipulados y control, con la media de asaltos de ambos tipos producidos a lo largo de los años 1995, 96, 97 y 98 (nidos no manipulados) mediante el test de la X^2 , vemos que no hay diferencias significativas en la frecuencia de asaltos

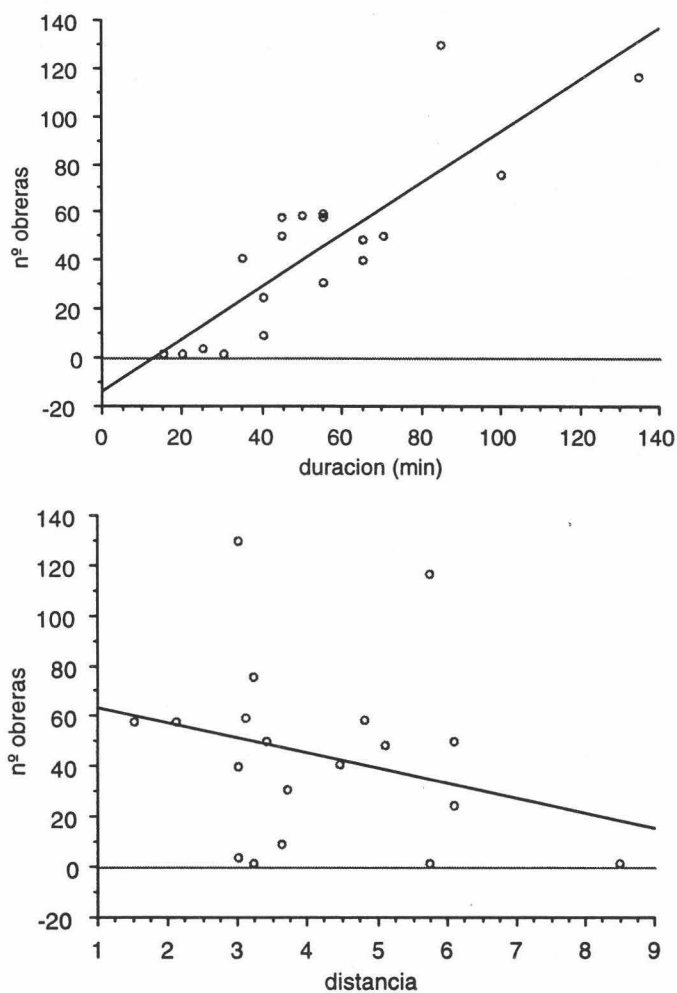


Fig. 3 a) Relación entre la duración del asalto y b) la distancia del nido a asaltar con el número de obreras reclutadas

en los que se produce invasión o no, entre éstos últimos y los nidos control ($X^2=0,8$; $gl = 1$; $p=0,3$; test de Fisher $p=0,4$), y si hay diferencias significativas

entre los nidos no manipulados y manipulados ($X^2=17,5$; $gl = 1$; $p=0,0001$; test de Fisher $p=0,0003$), y entre los nidos manipulados y control ($X^2=5,6$; $gl = 1$; $p=0,01$; test de Fisher $p=0,04$).

Durante la invasión, algunas obreras parásitas excavan sobre el nido hospedador para acceder directamente a las cámaras superficiales, mientras unas cuantas invaden directamente el hormiguero por la entrada principal del nido. Fuera del nido no hay señales patentes de agresión entre obreras hospedadoras y parásitas, aunque es común ver dos o tres obreras de *P. longiseta* luchando contra una obrera de *R. minuchae* y una o dos obreras de *P. longiseta* tratando de cerrar la entrada de su propio nido desesperadamente. Internamente, la batalla debe ser importante, ya que a veces algunas obreras de *P. longiseta* y la reina o reinas abandonan el nido, buscando un nuevo lugar para refugiarse. Además, durante el robo de prole, sólo unas pocas *P. longiseta* minor son transportadas vivas, mientras que la mayoría de las obreras son transportadas desmembradas. No obstante las obreras de *R. minuchae* parecen no sufrir daños. El comportamiento interespecífico será analizado con más detalle en el capítulo IX

Al final del asalto, algunas *R. minuchae* regresan a su propio nido, sin llevar ningún botín, pero la mayoría permanecen dentro del nido asaltado.

3.3. Robo de prole

Durante el verano de 1995, los 5 nidos estudiados de *R. minuchae* robaron la prole de entre 1 y 3 hormigueros hospedadores (media= 2,2; SE = 0,37), presenciamos en total diez saqueos de hormigueros hospedadores y la reubicación de un nido parásito, por lo que en este caso el transporte de prole y obreras se realizó en sentido contrario, del nido parásito al hospedador. El robo de prole comienza normalmente casi 24 h después del comienzo del reclutamiento, alrededor de las 17 h (4 ocasiones). Ocurre con frecuencia (6 ocasiones) que el primer intento de asalto que se produce tras la exploración no tiene un éxito total, como se ha visto en el apartado anterior, y no le sigue el

Tabla III. Saqueos completos seguidos.

NIDO	DURACION		VELOCIDAD SAQUEO (presas/hora actividad)		PRESAS OBTENIDAS			NIDO HOSPEDADOR	
	DIAS	HORAS	MEDIA±SE	MAXIMA	VIVAS	MUERTAS	TOTAL	DISTANCIA (m)	SECTOR
HR5	2	7	23,2±7	43	122	64	186	3,05	5
HR4	1	4	67,3±31	124	147	55	202	3,2	4
HR7	4	16	45,2±108	127	677	92	769	4,4	8
HR8	1	4	75,7±40,8	158	290	13	303	3,0	4

saqueo. En estos casos, al día siguiente, esta vez sin exploración, se repite el asalto al mismo nido a partir de las 12 o 13 h y el robo de prole comienza inmediatamente después del segundo asalto, aunque se da un descenso en la actividad alrededor de las 15 o 16 h, como ocurre en las otras tareas de *R. minuchae* (Fig.1).

El saqueo ocupa una media de 2 días (SE=0,001; rango 1-4 días) desde las 12h hasta las 20h, utilizando un número medio de 7 horas (SE = 2). Las condiciones abióticas en las que se produce este tipo de actividad son aún más amplias que en el resto de tareas (temperatura ambiente: 16,5-31,9 °C, temperatura del suelo: 19,1-35,6 °C, humedad ambiente: 7,4-73%; humedad del suelo: 5,3-74%) (Apéndice 1). Una media de 21,8 *R. minuchae* /10 min (SE = 2,3; n=63) entran y salen cada hora del homiguero hospedador durante el saqueo. El transporte del botín ocupa el 37,5% del total de la actividad de cada nido de *R. minuchae* (SE = 0,1; n = 5; rango 23,8 a 63%), siendo en general la tarea que más se extiende en el tiempo.

Las obreras parásitas abandonan el nido hospedador no sólo con pupas de *P. longiseta*, sino también con larvas, huevos, restos de obreras, entre los que destacan por su tamaño los gastros de obreras repletas desmembradas, y pequeñas obreras vivas. En los 4 saqueos completos que hemos seguido (Tabla III), hemos visto que estos pueden tener una duración muy diferente (entre 4 y 16 horas de actividad de saqueo) y el número total de presas obtenidas también es muy variable (media = 365 presas; SE=137; rango= 147-677 presas), así como la velocidad media de saqueo (23,2 presas/hora saqueo \pm 7 hasta 75,7 presas/hora saqueo \pm 40,8) y la velocidad máxima de saqueo (43 presas/hora saqueo hasta 158 presas/hora saqueo). El saqueo más efectivo, aquel que consiguió mayor número de presas en menor tiempo, fué el del nido HR8, que con 4 horas de duración consiguió 290 esclavas potenciales (Tabla III). El nido HR7, que obtuvo el número máximo de esclavas potenciales (677 presas) tiene sin embargo una menor velocidad media de saqueo, debido a que el saqueo se realizó durante 4 días y la velocidad media de saqueo decreció de forma

importante a partir del tercer día de robo; durante los dos primeros días la velocidad media de saqueo fué del 66,3 presas/hora, comparable al de los otros nidos (Tabla III).

Durante 2 días en 2 robos de prole diferentes realizados por los hormigueros hr4 y hr7, se superaron los 35° C de temperatura en el suelo, produciéndose un cese en la actividad de saqueo llevada a cabo por *R. minuchae*. Coincidiendo con este hecho se produjo en los dos casos la actividad espontánea de *P. longiseta* en el nido que estaba siendo saqueado, en este caso las obreras de *P. longiseta* transportaron principalmente obreras coespecíficas, desde el nido que compartían y que fue asaltado, hasta una nueva ubicación cercana. En uno de los casos vimos transportar también a una reina de *P. longiseta*. Hemos realizado una regresión entre las actividades de *P. longiseta* y *R. minuchae* y la temperatura del suelo, resultando ambas actividades dependientes de este factor abiótico ($R^2 = 0,7$ y $R^2 = 0,6$ respectivamente) (Fig 4).

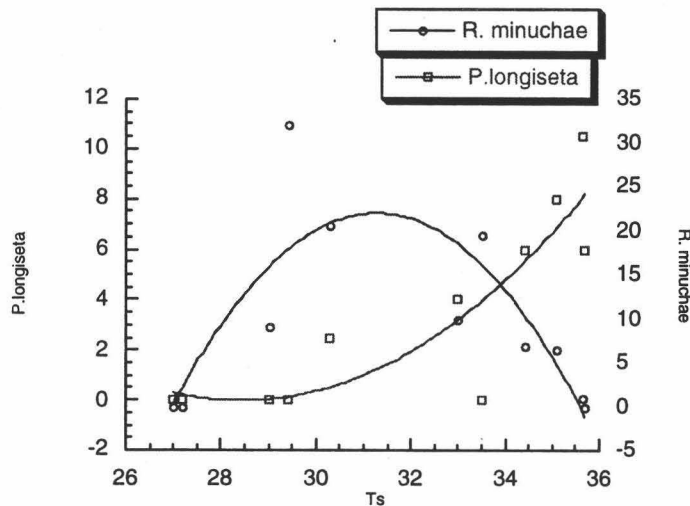


Fig. 4. Curvas de regresión entre la temperatura del suelo (T_s) y la actividad de *P. longiseta* y *R. minuchae* durante los asaltos.

De las presas robadas al nido hospedador podemos diferenciar presas vivas que darán lugar a esclavas (huevos, larvas, pupas) y aquellas que serán utilizadas como alimento (restos de obreras, especialmente los gastos de

obreras repletas, que contienen gran cantidad de líquidos azucarados). Con los dos saqueos de media que realizan los nidos parásitos se conseguiría la media de obreras esclavas (623,4 obreras minor de *P. longiseta*) que se encuentra habitualmente como media en los nidos parásitos (Capítulo VI).

En cuanto al tamaño de las presas transportadas podemos diferenciar presas grandes (pupas mayor y gascos de repletas) y presas pequeñas (huevos, larvas, pupas minor, restos pequeños y obreras). El tamaño y peso medio de las pupas minor y mayor, como exponente de las presas pequeñas y grandes, puede verse en la Tabla IV. El botín procedente del saqueo se compone principalmente de pupas minor (52,2 %), larvas (29,4%) y restos de obreras (15,3%) (Fig.5).

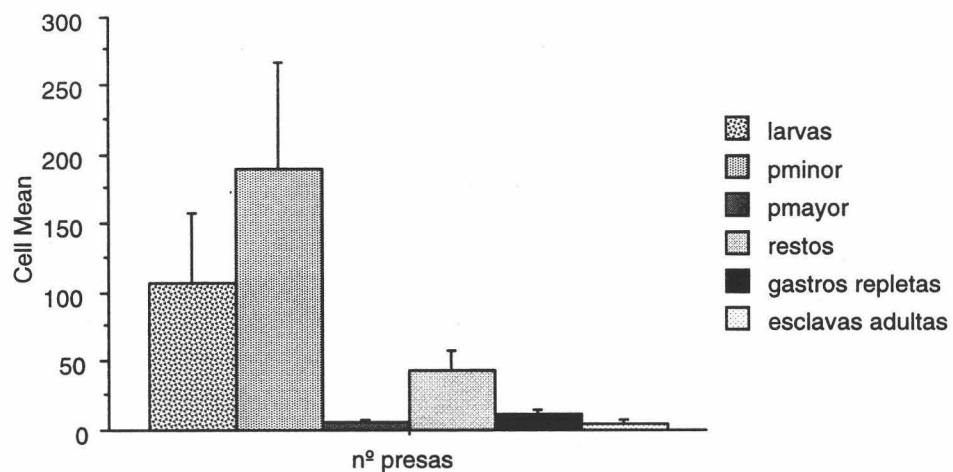


Fig.5. Tipos de presas capturadas durante el saqueo.

Como puede verse en la figura 6(a,b,c,d), las presas que van a dar lugar a esclavas son capturadas al principio del robo, mientras que los restos son recogidos en la fase final.

La velocidad de las obreras parásitas durante el saqueo varía con el tipo de carga que transportan y con la pendiente de forma significativa (Tabla V). La velocidad de transporte de las presas grandes es independiente de la pendiente (U de Mann-Withney, $p=0,9$). Las obreras cargadas con presas grandes van en

todos los casos a velocidades menores que las presentadas por las obreras que transportan presas pequeñas (1,5 cm/sg) (Tabla IV), no sólo por lo que pesan (Tabla V) sino por la dificultad de agarrarlas y sostenerlas adecuadamente. En horizontal parece que la velocidad de transporte de pupas grandes es mayor, aunque siempre menor que la de presas pequeñas, si bien el bajo número de presas grandes transportadas no nos permite establecer comparaciones.

Tabla IV. Tamaño y peso de las pupas minor y mayor de *P. longiseta*, como exponente de las presas pequeñas y grandes transportadas durante el saqueo de prole.

	<i>Longitud (mm)</i>		<i>Peso (mgr)</i>	
	<i>media±se</i>	<i>rango</i>	<i>media ±se</i>	<i>rango</i>
pupas minor (n=40)	3,5	2,9-3,2	1,7	1-3,2
pupas mayor (n= 31)	4,5	3,9-5,2	3,6	2-7,1

En cuanto a las presas de tamaño pequeño, también las más abundantes, hay diferencias significativas de velocidad en su transporte entre subida y bajada (ANOVA tipo II, test de Scheffé, $p= 0,0005$) y entre los recorridos de subida y horizontal ($p<0,0001$). Los recorridos de bajada y en horizontal con transporte de cargas pequeñas no presentan diferencias significativas ($p=0,7$). Cuando las obreras de *R. minuchae* se desplazan sin carga no hay diferencias significativas entre las velocidades de subida, bajada y horizontal (ANOVA tipo II, test de Scheffé).

Con respecto a si el aporte de alimento suplementario en las cercanías de los hormigueros parasitados puede modificar la necesidad de saquear, con los datos de 5 hormigueros cebados, sólo podemos ver que parece tener efecto sobre el comportamiento de asalto, pero que debe afectar a otros parámetros colaterales que no hemos controlado. La presencia de comida abundante no

Tabla V. Velocidad media de las obreras de *R. minuchae* según la carga y la pendiente.

Pendiente	Subida			Bajada			Horizontal		
	pequeña (n = 55)	grande (n = 8)	sin carga (n = 39)	pequeña (n = 52)	grande (n = 9)	sin carga (n = 18)	pequeña (n = 42)	grande (n = 2)	sin carga (n = 22)
Velocidad media (cm/sg) ± SE	2,4 ± 0,1	1,6 ± 0,3	0,3 ± 0,2	3,3 ± 0,2	1,5 ± 0,2	2,8 ± 0,2	3,4 ± 0,2	2,7 ± 0,03	2,7 ± 0,2

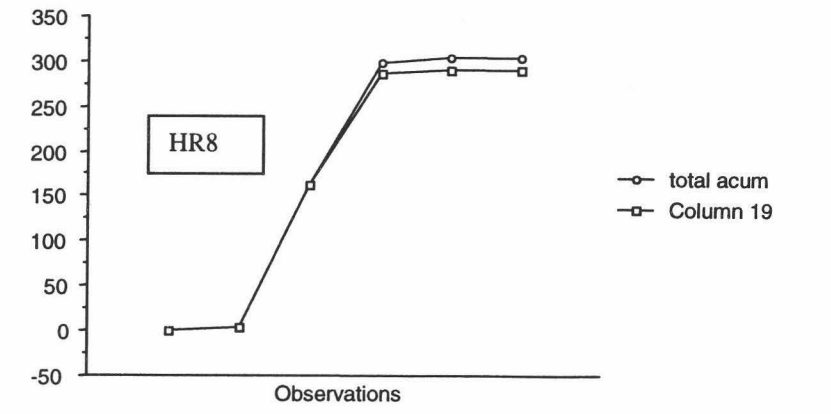
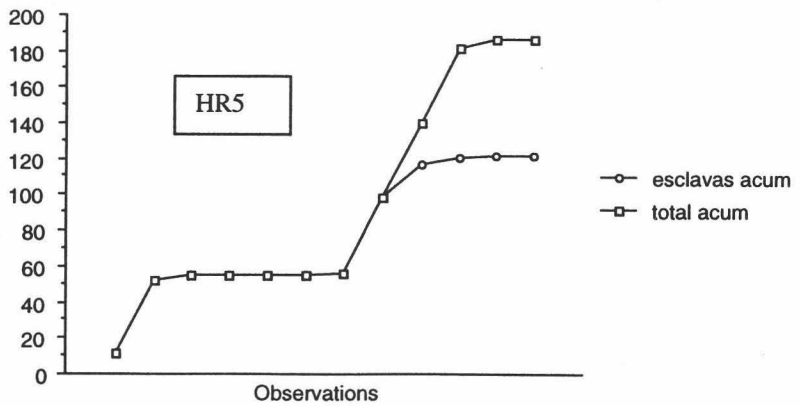
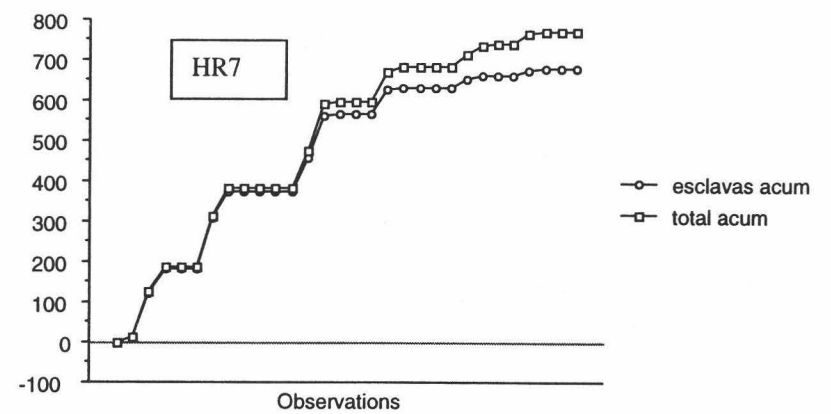
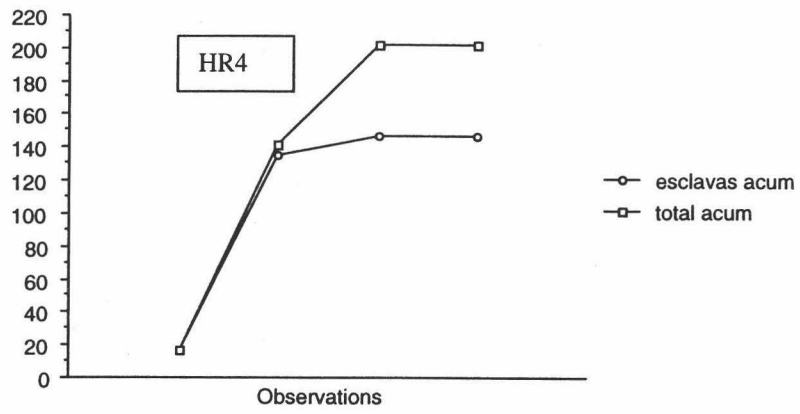


Fig. 5. N° total de presas vivas y total acumulado capturado cada hora de observación en cuatro asaltos completos seguidos

disminuye significativamente el número de asaltos efectuados, ni el de saqueos. La tasa media de éxito en el asalto (saqueos/asaltos) durante 1998 es casi la mitad (0,4) en los nidos cebados, mientras que en los nidos control es de 0,87, aunque no hay diferencias significativas entre estas medias.

Los hormigueros hospedadores que han sido asaltados sobreviven ($IS = 0,5$) con mayor dificultad que los hormigueros que no fueron seleccionados para el asalto ($IS = 0,8$), existiendo diferencias significativas entre ambas frecuencias ($X^2 = 7,6$; $p = 0,005$; $G = 6,9$; $p = 0,008$; Fisher $p = 0,01$). No aparecen sin embargo diferencias significativas entre la proporción de supervivientes de asaltos con éxito y sin éxito. Todos los asaltos frustrados que fueron seguidos realizaron invasión del hormiguero hospedador.

4. DISCUSIÓN

En el caso de *R. minuchae* hemos detectado un patrón de exploración similar al descrito en *Polyergus rufescens*, la única especie para la que esta actividad ha sido estudiada detalladamente (Le Moli et al. 1994). Los datos obtenidos en exploraciones consecutivas nos hacen pensar que la búsqueda de nuevos hormigueros hospedadores comienza con salidas cortas que se van haciendo cada vez más complicadas, alargándose la distancia rectilinear de ida y vuelta y más grande el área de búsqueda. Sin embargo, tanto la distancia máxima en línea recta (*P. rufescens*: 54 m; *R. minuchae*: 2,7 m), como la longitud media recorrida (*P. rufescens*: 34 m; *R. minuchae*: 7,3 m), durante las exploraciones son menores en *R. minuchae*. Esto puede ser debido a una mayor distancia entre los nidos hospedadores (Le Moli et al. 1994, Fig.2, capítulo 3), quizás unido a otras razones como el uso de feromonas para reforzar la orientación mediante claves visuales que permita un mayor alejamiento en *P. rufescens*. Las obreras de *R. minuchae* no utiliza ningún tipo de feromona para reforzar su orientación, nunca se le ha visto en actitud de depositar ninguna sustancia química, y no las usa tampoco durante el reclutamiento, que es cuando puede ser más ventajosa según discutiremos con posterioridad. Sin embargo, durante toda la razzia es

habitual que las obreras de *R. minuchae* se orienten dando vueltas sobre sí mismas. Por tanto, y de forma contraria a Mori et al. 1991, pensamos que los recorridos rectilíneos en *R. minuchae* responden a un entrenamiento para la fase de exploración, ya que suelen ocurrir al comienzo de ésta, y no a obreras que sigan pistas de feromonas de razzias anteriores (Mori et al 1991). De qué forma las obreras exploradoras consiguen barrer toda la circunferencia alrededor del hormiguero y comunicar a las compañeras de tarea qué sectores han sido explorados, al igual que ocurre en *P. rufescens*, es un problema que no hemos estudiado en profundidad, suponemos que cada obrera guarda en su memoria claves de orientación que le indican los sectores en los que ha estado ya buscando, de la misma forma que ha sido descrito en *P. rufescens* (Topoff et al 1984, 1987).

El número de obreras implicadas en la exploración es mayor en *R. minuchae* (*P. rufescens*: 7 obreras/día; *R. minuchae*: 11,6 obreras/10 min), aunque realizan esta tarea durante menos tiempo (*P. rufescens*: 40 min; *R. minuchae*: 17,7 min). Los nidos del género *Formica*, hospedador del género *Polyergus* (grandes montones de materia vegetal acumulados por especies que utilizan señales químicas para reclutar a sus compañeras de nido hacia la fuente de alimento) son mucho más patentes para *Polyergus* que los hormigueros de *P. longiseta* para *R. minuchae* (poco conspicuos, sin señales visuales ni químicas externas, puesto que forragea individualmente). Estas características pueden marcar la necesidad de una búsqueda más intensiva de nidos hospedadores por parte de las obreras exploradoras de *R. minuchae*.

La exploración siempre precede al asalto, lo que apoya la conclusión de Mori et al (1991) para *P. rufescens*, en contra de otros hallazgos previos (Dobrzanski & Dobrzanska 1978) sobre la misma especie.

La diferencia más espectacular de *R. minuchae* con respecto a las especies del género *Polyergus* es su sistema de reclutamiento mediante transporte de adultos, que comparte con la otra especie del género *Rossomyrmex* (Arnoldi

1932, Marikovsky 1974), mientras que *Polyergus* usa reclutamiento mediante feromonas (Talbot, 1967; Hasegawa & Yamaguchi, 1994; Le Moli et al., 1994). Este es el único género dulótico o esclavista que usa este método de reclutamiento hacia el nido hospedador (Arnoldi 1932, Tinaut & Ruano 1998). Este sistema de reclutamiento no parece muy ventajoso puesto que supone un mayor esfuerzo individual que el reclutamiento en grupo mediante feromonas. Otras ventajas de este último sistema de reclutamiento son que el número de obreras reclutadas es controlado mediante la concentración de la sustancia química, que suele estar en relación con la cantidad de alimento o presas a colectar (Acosta et al. 1998), además el reclutamiento en grupo produce un efecto sorpresa sobre el nido hospedador que facilita su dominación. Parece obvio que *R. minuchae* no puede utilizar señales químicas para el reclutamiento, lo que sería mucho más ventajoso para asegurar el éxito del asalto. La no utilización de señales químicas por parte de *R. minuchae* para el reclutamiento, orientándose probablemente mediante la posición del sol y claves visuales, está relacionada con las condiciones abióticas que soporta durante su periodo de actividad, como ya ha sido probado en Formícidos (Ruano et al 1999). Durante las horas de actividad de *R. minuchae* no se observa en el área de estudio actividad de ninguna de las otras especies que utilizan reclutamiento químico hacia la fuente de alimento (ver capítulo 3), lo que apoya la idea de que los factores abióticos, especialmente la temperatura del suelo, actúan sobre la eficacia de las señales químicas haciéndolas inefectivas (Ruano et al 1999).

Nuestra hipótesis sobre la necesidad de la concentración de obreras para que se produzca excavación en el hormiguero hospedador ha resultado falsa. El contacto entre las obreras parásitas no desencadena la excavación, puesto que en los experimentos realizados en los que evitábamos la concentración de obreras se producían igualmente el fin de la cadena de transporte y la excavación. Otra posibilidad es que sea el desgaste físico de las obreras implicadas en el reclutamiento y su permanencia cerca del nido a asaltar el que produzca la concentración y excavación posterior, pero este hecho debe ser comprobado.

La hipótesis de la acción anuladora del sobrealimento sobre la formación de razzias tampoco ha quedado probada con nuestros experimentos, puesto que en los hormigueros cebados se realizaron un número de asaltos similar al de los hormigueros no cebados. Probablemente esto es debido al bajo número de muestras y a la actuación de efectos colaterales no controlados, como el aumento de la competencia interespecífica por el alimento en los cebos. El aumento de competidores cercanos al hormiguero parásito dificulta la actividad normal del hormiguero y el desarrollo de las tareas de *Rossomyrmex*, como el correcto reclutamiento de obreras para la consecución del asalto, ya que ninguna de las dos especies del tándem hospedador-parásito puede ser considerada dominante en sus interacciones con las especies competidoras, por lo que probablemente basan su estrategia vital en pasar desapercibidas y evitar la competencia. Sobre este tema deben ser aumentados el número y tipo de experimentos.

La inmensa mayoría de los asaltos no manipulados finalizan con la invasión del nido a saquear. La estrategia durante la invasión en *R. minuchae*, también difiere con respecto a *Polyergus*. La última especie provoca la secreción de una feromona de alarma en su hospedadora *Formica*, que abandona entonces el nido (Topoff, 1990), permitiendo así que el parásito se apropie de las pupas sin resistencia (Topoff, 1990; Hasegawa and Yamaguchi, 1994; Talbot, 1967; Le Moli et al., 1994), mientras que en el caso de *R. minuchae* existe un contacto directo entre las dos especies, con evidencias de lucha entre ellas, como son los restos de obreras desmembradas que saca *Rossomyrmex* durante el robo de prole, y las luchas de baja intensidad que hemos presenciado en el exterior.

En *R. minuchae* el número de obreras implicado en el asalto parece ser el factor determinante del éxito o fracaso del mismo, mientras que la distancia del hormiguero hospedador no influye decisivamente en el éxito del asalto. Este hecho se ve apoyado por los resultados de nuestro experimento de extracción de obreras, en los que no se llegó a invadir ninguno de los 5 nidos en los que se evitó la concentración de obreras. Un número medio de obreras (entorno a 32

obreras) puede finalizar la invasión del hormiguero hospedador, pero sin embargo parece que las luchas posteriores pueden abortar el intento de saqueo.

Una peculiaridad importante de *R. minuchae* es el bajo número medio de saqueos por estación (2,2 saqueos/nido parásito/año en oposición a los entre 19 y 63 saqueos/nido parásito/año en *Polyergus*; Talbot, 1967; Hasegawa & Yamaguchi, 1994; Le Moli et al., 1994). Esta diferencia puede estar relacionada con la exhaustiva explotación del nido hospedador que realiza *R. minuchae*, y la duración del robo de prole (2 días de media en *R. minuchae*, mientras que en *Polyergus* el saqueo finaliza en una media de 5 minutos en *P. rufescens* (Mori et al. 1991) y 17 minutos en *P. lucidus* (Talbot 1967). El número medio de obreras participantes en el asalto es también muy diferente (1061 obreras en *P. rufescens* (Mori et al. 1991), 269 en *P. lucidus* (Talbot, 1967) y 68 en *R. minuchae*). De acuerdo con la población media de los hormigueros parasitados y no parasitados de *P. longiseta*, es evidente que dos o tres razzias proporcionan un aporte de esclavas suficiente para el nido *R. minuchae*.

Las pupas minor son las presas perfectas para *R. minuchae* ya que son las más abundantes en los hormigueros hospedadores, pesan poco y son transportadas con facilidad (la velocidad de transporte de pupas minor en los nidos hospedadores situados por encima del hormiguero parásito es similar a la de las obreras sin carga, lo que indica que el coste del transporte es mínimo), no tienen que ser alimentadas, por lo que no compiten con la prole de *R. minuchae* por los recursos y además darán lugar a obreras minor, que son las que de forma primordial se encargan del trabajo dentro y fuera de los nidos de *P. longiseta* (Fernández Escudero 1994). Además es un recurso disponible durante todo el periodo vegetativo de *P. longiseta* debido a la capacidad de la reina de esta especie de poner huevos inmediatamente después del periodo de hibernación, lo que implica una capacidad de maduración de los oocitos a temperaturas cercanas a los 0 °C (Fernández Escudero et al. 1997).

El saqueo de los hormigueros en *R. minuchae* no es sólo una forma de proveerse de nuevas esclavas, sino que también se obtienen recursos

alimenticios, con el transporte de restos de obreras, y especialmente con los gastos de obreras repletas, como ocurre también en *Polyergus* (Talbot 1967).

El asalto al nido hospedador reduce sus posibilidades de supervivencia en un treinta por ciento. Una cuestión importante es que, según los resultados obtenidos, parece que el daño fundamental se realiza durante la invasión, ya que los asaltos que no van seguidos de saqueo sobreviven en la misma proporción que los que sufren un asalto con éxito. En la invasión se produce el contacto más agresivo entre hospedador y parásito, y aunque *R. minuchae* no pueda dominar el hormiguero hospedador, parece que causa importantes daños en las obreras adultas, lo que puede llegar a poner en peligro la continuidad en el mantenimiento del hormiguero, e incluso pueden llegar a eliminar a la reina. Una vez invadidos puede ser más rentable intentar huir con la reina, lo que aumentaría las posibilidades de volver a producir prole y restablecer el hormiguero. Esta huida sólo es posible cuando el parásito se encuentra en inferioridad de condiciones, lo cual parece ocurrir con temperaturas del suelo superiores a los 35° C, y no siempre tienen éxito, puesto que su nueva localización puede ser encontrada por las obreras parásitas.

Por tanto podemos concluir que *R. minuchae* es una parásita esclavista obligada, que presenta diferencias evidentes, en cuanto a estrategias de reclutamiento, invasión y saqueo de hormigueros hospedadores, con el género *Polyergus*. Estas diferencias se fundamentan en la imposibilidad de *R. minuchae* para utilizar señales químicas durante la organización de las razzias, especialmente durante el reclutamiento, lo que hace que ésta sea una actividad más costosa. El bajo número de obreras participantes determina que la invasión se produzca con cierta resistencia por parte de la especie hospedadora y que el saqueo desde su inicio se demore en el tiempo. Sin embargo, el coste de la localización y parasitación sin usar feromonas de reclutamiento, de una especie cuyo ritmo de actividad está adaptado a condiciones de temperatura y humedad del suelo elevadas, parece ser compensado por la evitación de competencia interespecífica con las especies de la zona que reclutan en masa (*Tapinoma nigerrimum* y *Tetramorium caespitum*).

Todos estos datos comportamentales apoyan la idea de la separación filogenética entre los géneros *Polyergus* y *Rossomyrmex*, ya conocida por métodos morfológicos y moleculares (Tinaut et al, 1994; Hasegawa et al. in prep), lo que implica la aparición polifilética del esclavismo en la tribu Formicini.

5. BIBLIOGRAFIA

- Acosta, F.J., J.M. Zorrilla, M.A. Ferradas. 1986. Interprétation conjointe du recrutement et de la déconnexion nid/source afin d'évaluer l'efficacité d'exploitation collective des ressources chez quatre espèces de fourmis. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* 7: 381-389.
- Agosti, D. 1989. Versuch Einer phylogenetischen wertung der Merkmale der Formicini (Hymenoptera, Formicidae), revision der Formica Exsecta-gruppe und liste der Formicidae Europas. Doctoral Thesis. Zurich. 271 p.
- Agosti, C. 1994. The phylogeny of the ant tribe Formicini (Hymenoptera: Formicidae) with the description of a new genus. *Syst. Ent.* 19: 93-117
- Arnoldi, K.V. 1932. Biologische beobachtungen an der neuen paläarktischen sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarum* K. Arn. Nebst einigen bemerkungen über die beförderungsweise der ameisen. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere* 24: 319-326
- Buschinger, A. 1983. Sexual behavior and slave raiding of the dulotic ant, *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.) under field conditions (Hym., Formicidae). *Insectes Sociaux* 30: 235-240
- Buschinger, A. 1990. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants- Heretic hypotheses and their factual background. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 28: 241-260.
- Dobrzanski, J. & J. Dobrzanska. 1978. Some questions related to mechanisms of slave-raids in amazon-ant *Polyergus rufescens* Latr. *Acta Neurobiol. Exp.* 38:353-359
- Fernández Escudero, I. 1994. Biología de *Proformica longiseta* (Himenoptera: Formicidae). Tesis doctoral. Universidad de Granada.
- Fernández-Escudero, I., A. Tinaut & F. Ruano. 1997. Ovarian Maturation Under Cold Winter Conditions in a High-Mountain Ant (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* 26: 1373-1377
- Hasegawa, E. & T. Yamaguchi, 1994. Raiding behavior of the Japanese slave-making ant *Polyergus samurai*. *Insectes Soc.* 41: 279-289
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1990. *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 p.
- Le Moli, F., D.A. Grasso, A. Mori & A. Ugolini. 1994. Eco-ethological Factors Affecting the Scouting and Raiding Behaviour of the Slave-making Ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology* 96: 289-302.

- Marikovsky, P. Y. 1974. The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarum* K. W. Arnoldi (1928). *Ins. Soc.* 21: 301-308.
- Möglich, M. & B. Hölldobler. 1974. Social carrying behavior and division of labor during nest moving in ants. *Psyche* 81: 219-236
- Mori, A., D.A. Grasso & F. Le Moli. 1991. Eco-ethological study on raiding behaviour of the European amazon ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology* 88: 46-62.
- Ruano, F., A. Tinaut & J.J. Soler. 1999. Individual foraging in ants: a response to high surface temperatures?. *Behavioral Ecology*.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3d ed. W.H. Freeman and Company. New York. 887 p.
- Talbot, M. 1967. Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche* 74: 299-313
- Ruano, F., A. Tinaut & J. Soler. Reclutamiento
- Tinaut, A. & F. Ruano. 1998. Implications phylogenetiques du mecanisme de recrutement chez *Rossomyrmex minuchae* (Hym. Formicidae). *Actes Coll. Insectes Sociaux* 11:125-132
- Tinaut, A., F. Ruano & I. Fernandez-Escudero. 1994. Descripción del macho del género *Rossomyrmex* Arnoldi, 1928 (Hymenoptera, Formicidae). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*. 11: 347-351
- Topoff, H. 1990. Slave-making Ants. *American Scientist* 78: 520-528
- Topoff, H., B. La Mon, L. Goodloe & M. Goldstein. 1984. Social and orientation behaviour of *Polyergus breviceps* during slave-making raids. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 273-279
- Topoff, H., D. Bodoni, P. Sherman & L. Goodloe. 1987. The role of scouting in slave raids by *Polyergus breviceps* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 94: 261-270
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. 548 p.

VIII. SELECCIÓN DE NIDOS

1. INTRODUCCIÓN

Los nidos hospedadores son encontrados por una única obrera de *Rossomyrmex minuchae* tras un periodo de búsqueda activa (exploración) de duración muy variada (Ruano & Tinaut 1999). Durante éste, una o varias obreras de *R. minuchae* salen del hormiguero y recorren los alrededores del hormiguero introduciéndose en todos los agujeros del camino (Ruano & Tinaut 1999). Es frecuente que la obrera scout pase cerca de hormigueros de *P. longiseta* sin encontrarlos aparentemente, y cuando encuentran uno, el proceso de reclutamiento se desencadena inmediatamente (Ruano & Tinaut 1999). Este método de localización de hormigueros se produce de forma similar en otras hormigas esclavistas del género *Chalepoxenus* (Schumann 1992), *Harpagoxenus* y *Leptothorax* (Alloway 1979), *Polyergus* (Talbot 1967, Mori et al. 1991). En el género *Polyergus* (perteneciente a la tribu *Formicini* como *Rossomyrmex*) se producen en cada estación un gran número de asaltos (entre 19 y 63 dependiendo de la especie) por lo que la mayoría de los nidos hospedadores existentes alrededor son parasitados una o varias veces al año (Hasegawa & Yamaguchi 1995, Mori et al 1991). Por tanto no puede hablarse de selección de hormigueros hospedadores .

La observación del proceso de localización de hormigueros en *R. minuchae* sugiere que los hormigueros hospedadores potenciales son detectados sin seguir una pista determinada. La rapidez con que se desencadena el asalto, una vez localizado el nido hospedador, junto al bajo número de hormigueros asaltados en cada estación, parece indicar que no exista selección de hormigueros hospedadores por parte de la hormiga scout y que la localización de éstos se realice de una forma azarosa. Sin embargo, esta primera hipótesis surgida de la observación parece poco probable, ya que la localización de hormigueros hospedadores es de vital importancia para el mantenimiento y la reproducción de los nidos parásitos, puesto que esta especie es parásita obligada (Ruano & Tinaut 1999). Además el proceso de asalto de nidos es muy costoso para el hormiguero parásito, interviniendo alrededor del 56% de la población parásita en él (ver capítulo VII), y el porcentaje de éxito en ellos elevado (ver capítulo VII).

Por tanto pensamos que, de una forma coherente, la selección natural debería haber actuado favoreciendo aquellos hormigueros que asalten a los nidos hospedadores más convenientes. Nuestras hipótesis sobre qué hormigueros deben ser seleccionados para el asalto son:

1. los hormigueros más fáciles de asaltar, es decir, aquellos que:

a. estén más cerca del nido parásito, puesto que esto supondría un ahorro en el esfuerzo de desplazamiento de las obreras parásitas hasta el nido hospedador, pero sobre todo en el desplazamiento hacia el propio nido, una vez cargadas con la prole y restos del nido hospedador asaltado. También se reduciría el riesgo de depredación tanto de las obreras parásitas, como de la carga transportada, que es muy apetecible para un gran número de depredadores (araneidos y otras hormigas)

b. los hormigueros situados en una pendiente favorable. La zona de estudio se encuentra situada en una ladera de fuerte pendiente y, como ha sido comprobado en el capítulo anterior, las obreras parásitas cargadas reducen su velocidad yendo pendiente arriba (media \pm se = $0,018 \pm 0,001$ m/s), mientras que no modifican significativamente su velocidad cuando suben o bajan descargadas (media \pm se = $0,030 \pm 0,002$ m/s y media \pm se = $0,028 \pm 0,002$ m/s respectivamente) o en tandem (media \pm se = $0,020 \pm 0,001$ y media \pm se = $0,015 \pm 0,003$ m/s respectivamente). Los hormigueros hospedadores situados pendiente abajo por tanto no tienen una ventaja grande a la hora de la localización o del reclutamiento, sin embargo es más difícil regresar al hormiguero desde un hormiguero situado pendiente abajo cuando van cargadas con prole, aumentando así el riesgo de pérdida de la carga o depredación. Por tanto serán seleccionados los nidos que se sitúen pendiente arriba con respecto al nido parasitado o en horizontal.

2 Otro criterio de selección podía estar relacionado con la calidad del hormiguero y el número de obreras que habiten en él .

a. los hormigueros que tuvieran más obreras. De esta forma se podría obtener más prole en los asaltos, y serían necesarios menos asaltos para asegurar la supervivencia y reproducción del hormiguero.

b. los nidos que tuvieran menos obreras. Los nidos populosos pueden ofrecer más resistencia durante la invasión por parte de las parásitas, lo que podría favorecer la selección de los nidos más pequeños y débiles.

Por tanto, y a pesar del comportamiento aparentemente azaroso de localización de nidos hospedadores, nuestras predicciones son que, debido al importante coste que supone el asalto de nidos para la sociedad parásita (Tinaut & Ruano 1998, Ruano & Tinaut 1999), deben haber sido favorecidos por la selección natural aquellos nidos que asalten los hormigueros hospedadores más accesibles (cercanos y situados en una pendiente favorable) y con mayor población.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Durante tres años (1996, 1997 y 1998) hemos seguido los asaltos de cinco (hr1, hr4, hr5, hr7 y hr8), cinco (hr1, hr4, hr5, hr7 y hr8) y tres (hr5, hr7 y hr8) hormigueros de *R. minuchae* respectivamente, estableciendo alrededor de ellos una zona circular de 10 metros de radio, dentro de la cual localizamos, marcamos y situamos en un mapa un total de 173 nidos de *P. longiseta*. A pesar de que los datos proceden de las mismas zonas cada año, podemos considerarlos independientes, puesto que cada año el hormiguero parásito debe seleccionar, de entre todos los hormigueros disponibles, aquellos más adecuados, y en principio todos cuentan con la misma posibilidad de ser saqueados.

Durante tres días previos a cada estación de asaltos (Ruano & Tinaut 1999) registramos la actividad de cada nido de *P. longiseta* (entradas + salidas/ 5 minutos) en tres momentos diferentes del día, dentro del periodo diario de máxima actividad de la especie hospedadora (12-18 horas, Ruano & Tinaut 1999). Con todo esto obtuvimos un dato de actividad media para cada uno de los nidos que se situaban en cada una de las zonas para cada año. Así pretendíamos obtener una medida de la "calidad" del hormiguero ya que la actividad de forrageo puede considerarse como una medida directa de las necesidades del nido (prole existente y producción de sexuales que requieren mayor cantidad de alimento). Para que la actividad media fuese comparable en las diferentes zonas de muestreo, hemos relacionado cada media de actividad con la actividad máxima registrada en la zona, obteniendo así una frecuencia de actividad, de forma que la actividad media de los hormigueros hospedadores en cada zona queda jerarquizada, siendo comparables, por ejemplo los nidos con actividad máxima de cada zona (actividad jerarquizada = 1) aunque el número de entradas + salidas en 5 minutos sea muy diferente.

Durante la estación de asaltos (final de julio a principios de agosto, Ruano & Tinaut 1999), cada una de las cinco zonas fue visitada al menos dos veces al día, de forma que podíamos detectar cualquier asalto que se hubiese llevado a cabo.

Así en cada uno de los asaltos que se produjeron durante estos años en las cinco zonas, conocíamos para cada nido asaltado, su distancia al nido parásito más cercano, su posición con respecto a la pendiente y además teníamos caracterizado su nivel de actividad comparándolo con el resto de hormigueros de *P. longiseta* de la zona (actividad jerarquizada). La posición con respecto a la pendiente fué fijada dividiendo cada zona circular en 8 sectores, desde el 1 situado pendiente arriba hasta el 5 situado pendiente abajo, y el 3 y 7 situados en la horizontal. Cada uno de estos sectores, basándonos en las diferencias de velocidad de hormigas parásitas cargadas observadas (capítulo VII), se ha considerado que correspondía a un esfuerzo diferente. Este factor es el resultado de comparar las velocidades de las obreras parásitas cargadas con pupas minor en los diferentes sectores:

- sector 1: factor de esfuerzo 0.4
- sectores 2 y 4: factor de esfuerzo 0.7
- sectores 3 y 7: factor de esfuerzo 1
- sectores 4 y 6: factor de esfuerzo 1.3
- sector 5: factor de esfuerzo 1.6

Para decidir si existían diferencias significativas entre las distancias al nido parásito y la actividad media jerarquizada de los nidos hospedadores seleccionados y no seleccionados, así como en el número de nidos asaltados pendiente abajo (sectores 4,5 y 6) y pendiente arriba (sectores 8, 1 y 2), hemos aplicado una U de Mann-Withney. (Sokal & Rohlf 1995)

Las diferencias existentes en las distancias entre nido hospedador y parásito según el orden de asalto han sido establecidas mediante el test de Kruskal Wallis.

Por otra parte hemos aplicado una regresión logística (Sokal & Rohlf 1995) para conocer cual de las variables independientes consideradas (distancia, pendiente o actividad jerarquizada de los nidos) influye de forma más decisiva en que un hormiguero hospedador sea seleccionado. Hemos utilizado un procedimiento de eliminación de variables por pasos (Hardy & Field 1998),

incluyendo primero las tres variables independientes para desarrollar el modelo, posteriormente hemos extraído cada una de las variables, comenzando por la que contribuye en menor medida a la significación del modelo y comparándola con la anterior mediante el estadístico G (cambio en la desviación de ambos modelos).

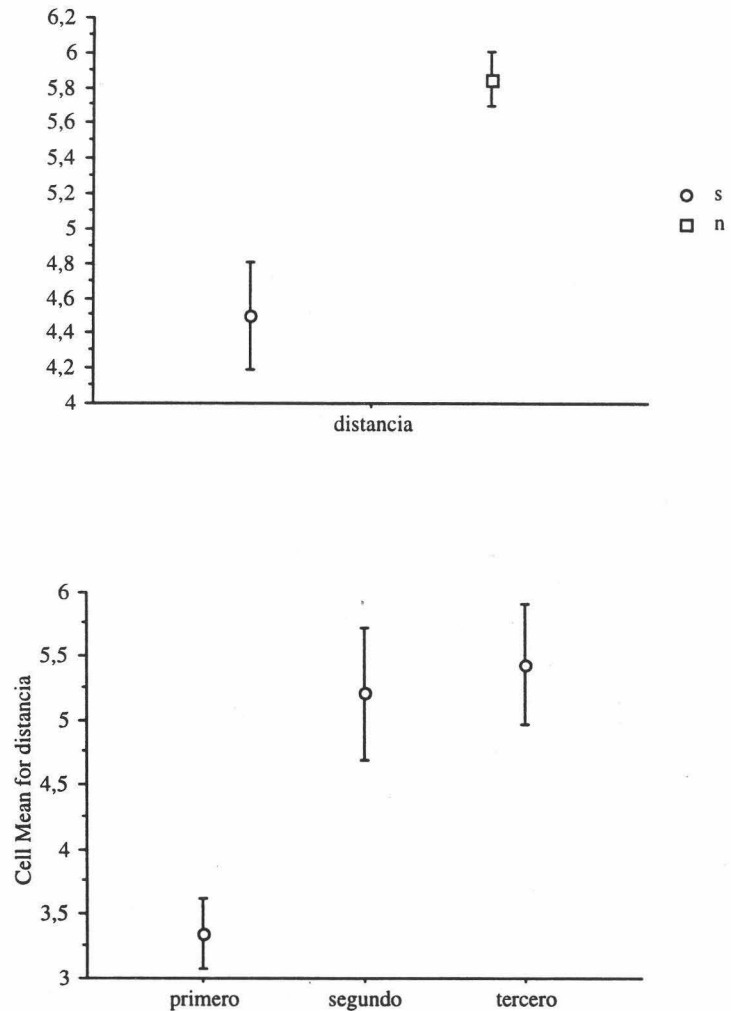


Fig. 1. A. Distancia media (SE) de los nidos hospedadores seleccionados (s) y no seleccionados (n) al nido parásito. B. Distancia media (SE) al nido parásito de los nidos hospedadores seleccionados en primer, segundo y tercer lugar.

3. RESULTADOS

El nº medio de nidos alrededor de los nidos de *R. minuchae* osciló entre 12 y 16 nidos/zona entre los años 1996 y 98 (rango 8-19 nidos/zona) y se produjeron en total 30 asaltos. En ocho ocasiones fueron asaltados nidos de

P. longiseta que no habíamos localizado previamente, por lo que no pudieron ser utilizados para estudiar el criterio de selección de nidos hospedadores, ya que no conocíamos su actividad. Existe una correlación negativa entre el número de nidos asaltados no localizados con anterioridad y el número de años de estudio. Este hecho, unido al bajo nivel de actividad media de los nidos de *P. longiseta* (media \pm se = $6,8 \pm 0,4$ entradas+ salidas /5 min; rango = 0-36,5), nos hacen concluir que estos nidos simplemente no habían sido localizados debido a su escasa actividad, sin embargo no han sido incluidos en el estudio.

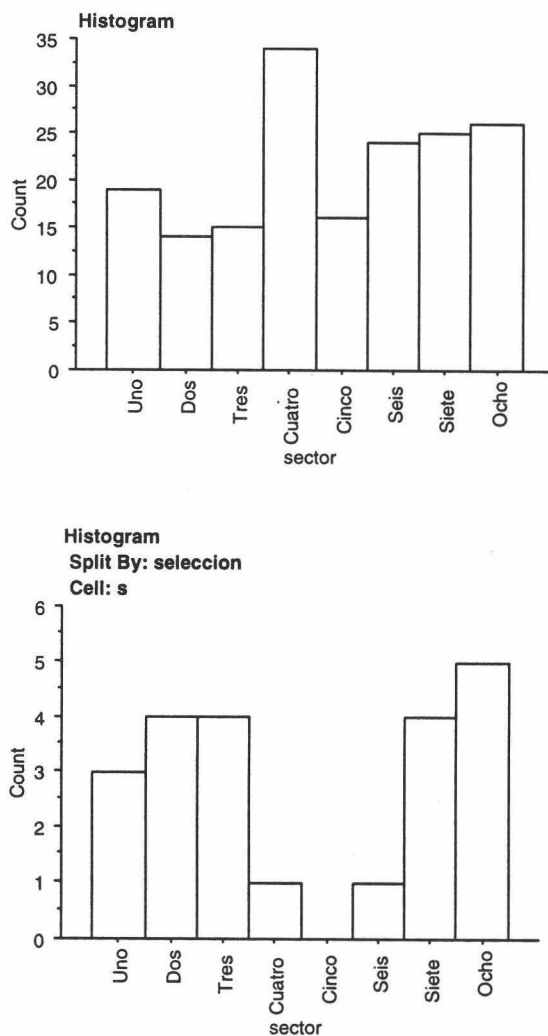


Fig. 2. N° de nidos hospedadores (seleccionados y no) presentes en cada uno de los sectores

La distancia media al nido parásito de los nidos seleccionados (media \pm se = $4,5 \pm 0,3$; n=22) y no seleccionados (media \pm se = $5,8 \pm 0,15$; n=151) es diferente significativamente (Test U de Mann-Withney; p= 0,0014)

(Fig.1 A). Si consideramos el orden de selección, también podemos observar que la distancia al nido parásito del primer nido asaltado es menor significativamente que las del segundo o tercer nido asaltado (Test Kruskal Wallis; $p=0,0055$) (Fig.1B).

Los hormigueros hospedadores se distribuyen de forma homogénea en todas las direcciones del espacio alrededor del hormiguero parásito, existiendo un número mayor de hormigueros en los sectores situados pendiente abajo. Sin embargo son más seleccionados aquellos situados en los sectores horizontales o pendiente arriba, aunque no existen diferencias significativas, debido al bajo número de hormigueros seleccionados pendiente abajo ($n = 2$) (Fig 2).

En cuanto a la actividad jerarquizada no hay diferencias significativas (Test U Man Whitney) entre las medias de los hormigueros seleccionados (media \pm se = $0,37 \pm 0,05$) y no seleccionados (media \pm se = $0,35 \pm 0,02$).

Cuando utilizamos la regresión logística para analizar cual de los parámetros anteriores explica mejor la probabilidad de selección del hormiguero hospedador, y hasta qué punto ésta es predecible, obtenemos un modelo altamente significativo ($\text{Chi}^2_{(3)} = 28,03$; $p < 0,00001$). El parámetro menos explicativo es la actividad jerarquizada ($p=0,09$). El modelo obtenido después de la extracción de la actividad jerarquizada como variable explicativa, no presenta diferencias significativas con el anterior (Max. Likelihood $p=0,09$), manteniendo la misma capacidad explicativa ($\text{Chi}^2_{(2)} = 25,2$; $p < 0,00001$). Al extraer la variable factor esfuerzo el nuevo modelo si presenta diferencias significativas con el anterior (Max. Likelihood $p=0,0001$), aunque el parámetro distancia al hormiguero parásito retiene la mayor parte de la variabilidad total. Sin embargo, la clasificación correcta es del 18,2% para los nidos seleccionados y del 98,08% para los no seleccionados.

Existe una correlación negativa entre la distancia media entre nido parásito y depredado y el factor esfuerzo que tiene que realizar el nido parásito, así cuanto mayor es el factor esfuerzo, menor es la distancia a la que se sitúan los nidos parasitados ($R^2=0,9$; $p < 0,0001$).

4. DISCUSIÓN

La distribución homogénea de hormigueros hospedadores en todos los sectores establecidos en las zonas de estudio, unido al menor número de asaltos en los sectores pendiente abajo, supone la existencia de selección de los hormigueros hospedadores con respecto a la pendiente. Las diferencias significativas entre las medias de hormigueros asaltados y no asaltados, apuntan también a una dependencia de la selección con respecto a la pendiente. Todo esto es corroborado por el alto nivel de significación del modelo de regresión logística obtenido, en el que las variables implicadas en la selección de hormigueros hospedadores son distancia al nido parásito (la variable que retiene mayor cantidad de variabilidad) y el factor esfuerzo, relacionado con la pendiente. Estos resultados están de acuerdo con nuestras predicciones 1 a y b.

La interacción entre ambas variables queda demostrada con la alta correlación existente entre la distancia de asalto y el factor de esfuerzo relacionado con la pendiente. Es decir, cuando se seleccionan para el asalto nidos pendiente abajo, estos están situados a menor distancia, mientras que cuando los nidos están pendiente arriba la distancia al nido es más variable, este parámetro parece perder importancia en este caso debido a que el regreso de las obreras parásitas cargadas se ve favorecido por la pendiente. Este hecho es probablemente responsable del bajo porcentaje de clasificación correcta obtenido para los nidos seleccionados.

Nuestras predicciones relacionadas con la calidad del hormiguero (hipótesis 2 a y b) no se cumplen. La selección de hormigueros hospedadores no se ve influida por la actividad desarrollada por cada nido. Este hecho plantea dos problemas: en cuanto a la cantidad de obreras que se pueden obtener en cada asalto podemos pensar que cualquier nido funcional puede proporcionar un número suficiente de esclavas para el hormiguero parásito; en cuanto a la capacidad de defensa diferencial de los hormigueros según la cantidad de obreras, la actitud agresiva de la especie hospedadora será analizada en el capítulo siguiente.

5. BIBLIOGRAFÍA:

- Alloway, T.M. 1979. Raiding behavior of two species of slave-making ants, *Harpagoxenus americanus* (Emery) and *Leptothorax duloticus* Wesson (Hymenoptera: Formicidae). *Anim. Behav.* 27: 202-210
- Hardy, I.C.W. & S.A. Field. 1998. Logistic analysis of animal contests. *Animal Behaviour* 56: 787-792

- Mori, A., D.A. Grasso & F. Le Moli. 1991. Eco-ethological Study on Raiding Behaviour of the European Amazon Ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology* 88: 46-62
- Schumann, R.D. 1992. Raiding behavior of the dulotic ant *Chalepoxenus muellerianus* (Finzi) in the field (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Insectes Soc.* 39: 325-333
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3d ed. W.H. Feeman and Company. New York. 887 p.
- Talbot, M. 1967. Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche*, 74: 299-313



IX. RELACIONES DE AGRESIVIDAD ENTRE HOSPEDADOR Y PARÁSITO.

PAPEL DEL HOSPEDADOR EN LA DISTRIBUCIÓN DEL PARÁSITO

1. INTRODUCCIÓN

La mayoría de los animales parásitos presentan una distribución parcheada, en la que se considera que la influencia del hospedador es notable. En primer lugar porque el hospedador es necesario para la vida del parásito, y en segundo lugar porque es la fuente más importante de presiones selectivas y una parte fundamental del hábitat del parásito (Poulin 1998). Sin embargo, la literatura no considera habitualmente al hospedador como un factor que pueda influir actualmente en la distribución del parásito, a pesar de la necesidad de su presencia. En hormigas parásitas la mayoría de la información existente trata sobre la especificidad por el hospedador y los mecanismos que permiten reconocer a la especie hospedadora o acerca de los mecanismos usados por el parásito para invadir los nidos hospedadores (p.e. Buschinger 1986; Hölldobler & Wilson 1990). Por el contrario se conoce muy poco acerca de los mecanismos de rechazo del hospedador para evitar el parasitismo y la macro- o micro-evolución de éstos después del contacto hospedador-parásito. Davies et al. (1989) sugieren estrategias por las cuales las hormigas hospedadoras podrían defenderse contra los parásitos como: mejor reconocimiento de individuos no pertenecientes a la misma especie, inmunidad a las sustancias de apaciguamiento, mejora de la capacidad de lucha, aumento de la capacidad de discriminar la progenie y el olor colonial de la prole hospedadora, aunque existen pocas pruebas de que tales características estén más perfeccionadas en especies parasitadas que en las no parasitadas. Wilson (1971; ver también Hölldobler & Wilson 1990) observó que los parásitos sociales son más abundantes en las zonas más frías de Europa y Norte América. El sugirió que ciertos climas y entornos predisponen a las especies de hormigas hacia el

parasitismo. Las temperaturas más frías pueden facilitar el proceso del parasitismo atenuando la respuesta de las colonias hospedadoras .

En Sierra Nevada, *Proformica longiseta*, la especie hospedadora, se localiza en un área continua desde los 2000 a los 2700 m.s.n.m. (Tinaut 1979). Sin embargo la distribución del parásito *R. minuchae* se reduce al límite inferior de la distribución del hospedador, la zona más cálida y paradójicamente donde el hospedador tiene una distribución menos densa, (Capítulo 2, 3 y Ruano & Tinaut 1999) y que por tanto se puede considerar un área subóptima, lo que podría provocar la atenuación en la respuesta de la población hospedadora, siguiendo la hipótesis de Wilson. Esto sugiere que la población hospedadora que se sitúa en el límite inferior de la distribución, posee alguna característica que permite la existencia del parásito.

Es bien conocido que la capacidad de discriminar las obreras pertenecientes al mismo hormiguero está basada en el olor colonial producido mediante claves químicas. Este olor se debe a componentes genéticos y/o ambientales y esta capacidad generalmente induce a la agresión hacia los intrusos (Lenoir et al. 1999; Vander Meer & Morel 1998). Así, nosotros hemos comprobado el comportamiento agresivo de las poblaciones del hospedador (parasitadas o no) hacia y entre las poblaciones del hospedador. Como control hemos añadido en los experimentos otra especie del mismo género y geográficamente cercana: *Proformica ferreri*, aunque no está directamente en contacto con *P. longiseta* ni con *R. minuchae*. Así hemos intentado comprobar las relaciones entre agresividad, diferencias en los perfiles cuticulares, distancias geográficas y si las colonias están parasitadas o no.

De acuerdo con la teoría general de reconocimiento en hormigas y el papel de las sustancias químicas de la cutícula, podemos predecir que la agresividad estará directamente relacionada con las diferencias en los perfiles cuticulares. Así *P. ferreri* y *P. longiseta* no parasitada serán las más agresivas y la población parasitada de *P. longiseta* la menos (predicción 1). Por otro lado, una predicción diferente puede plantearse, basada en la carrera de armamentos

que se considera ocurre durante la coevolución del hospedador y el parásito (Davies & Brooke 1989; Soler & Møller 1990; Soler et al. 1999). Así las especies y poblaciones que no están en contacto con el parásito (*P. ferreri* y *P. longiseta* no parasitada) serán las menos agresivas con el parásito (predicción 2).

Podemos también hipotetizar que las poblaciones no parasitadas de *P. longiseta* pueden haber desarrollado mecanismos de expulsión como un carácter intrínseco que puede evitar que sean parasitadas, independientemente de las diferencias en los perfiles cuticulares. Así, una tercera predicción es que las *P. longiseta* de la población no parasitada sean las más agresivas contra el parásito.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Especies

Para este estudio hemos considerado dos poblaciones diferentes de *P. longiseta*, una de la zona parasitada del Dornajo (2000-2200 m.s.n.m.) (llamada población simpátrica en adelante) y la otra del mismo valle pero de una zona no parasitada localizada en los Borreguiles del San Juan (2400m) (llamada población alopátrica en adelante).

P. ferreri Bondroit, 1918 es una especie endémica de la Península Ibérica. En Sierra Nevada vive en un área más o menos continua siempre por debajo de los 900 m (Tinaut datos no publicados). Las colonias de *P. ferreri* fueron recogidas en la localidad de Dílar (Granada 800 m.s.n.m).

2.2. Análisis químicos

Hemos usado 2 nidos mixtos (*R. minuchae* / *P. longiseta*), 4 nidos no parasitados (2 alopátricos y 2 simpátricos) de *P. longiseta* y 2 nidos de *P.*

ferreri. Los hidrocarburos cuticulares fueron extraídos a partir de individuos completos de estas diferentes colonias.

Después de matar a las obreras por congelación, éstas fueron sumergidas en 1 ml de pentano, y el pentano total obtenido fue extraído y evaporado. Los extractos fueron disueltos otra vez en 50 µl de pentano de los cuales 1 µl fue inyectado en un cromatógrafo Varian 3000 con detector de ionización de llama equipado con capilar CPSil 5 de columna WCOT Chrompack (25 m, 0.25 mm de diámetro interno). El gas transportador fue helio a 1 bar de presión y la temperatura fue programada abarcando desde 80°C a 150°C, a 10°C por minuto y desde 150°C a 280°C, a 5°C por minuto. El cromatógrafo estaba acoplado un integrador Enica que producía la superficie de los diferentes picos del espectro, relacionada con su concentración.

Los picos de las tres especies fueron registrados y numerados. Para cada perfil cuticular fué calculado y numerado el porcentaje relativo de cada pico con respecto al total. Sólo aquellos con un porcentaje relativo de intensidad mayor al 1% fueron usados en los análisis.

Se utilizó un análisis discriminante (Statistica para Windows 95©) para estimar las divergencias entre los perfiles químicos cuticulares de las diferentes colonias. El análisis estadístico fue realizado con 77 extractos (42 de *P. longiseta*: 17 de nidos mixtos, 18 de nidos simpátricos no parasitados y 7 de nidos alopátricos no parasitados; 20 extractos de *Rossomyrmex* y 15 de *P. ferreri*) y 43 picos.

2.3. Test de agresividad

Usamos 3 nidos mixtos de *R. minuchae* / *P. longiseta*, 4 nidos no parasitados de *P. longiseta* (2 de la población simpátrica y 2 de la población alopátrica) y 2 nidos de *P. ferreri*. Las colonias fueron mantenidas en el

laboratorio en hormigueros artificiales con fotoperiodo 8-16 luz-oscuridad y una temperatura de alrededor de 25° C. Se les alimentó con miel regularmente.

Llevamos a cabo dos tipos de pruebas de agresividad: (1) de grupo (2) pruebas individuales, usando un protocolo basado en Retana & Cerdá (1995) que ofrece información sobre el nivel potencial de agresividad de las especies de hormigas en interacciones interespecíficas. Así, dentro de las pruebas anteriormente señaladas, se provocaron encuentros de todas las diferentes colonias y poblaciones (simpátrica o alopátrica) de las tres especies, incluyendo controles. Se realizaron tres réplicas para cada confrontación de manera que se realizaron 102 tests para cada tipo, de grupo e individuales. Cada obrera fue usada sólo en una confrontación para excluir el efecto del aprendizaje.

(1) **Pruebas de grupo.** Grupos de obreras fueron confrontadas situando simultáneamente 5 individuos de una colonia con 5 individuos de otra colonia en una placa de Petri circular (8,8 cm de diámetro) cuyos bordes estaban untados con Fluón para evitar que las hormigas escaparan. Las cajas fueron dejadas en esta situación durante 3h, tras lo cual se contaban el número de hormigas vivas, muertas y heridas, así como cual era su actividad al final del experimento.

(2) Cinco individuos de cada una de las colonias implicadas en los test de grupo fueron mantenidas en cajas de plástico similares durante 3h como controles.

Un índice de agresividad (con valores desde 1 hasta 5) fue establecido de la siguiente forma:

1- Agresividad nula: todos los individuos resultaron vivos y en perfectas condiciones.

2- Agresividad baja: aunque fueron observados algunos ataques, estos no provocaron heridas perceptibles en las hormigas.

3- Agresividad moderada: algunos individuos resultaron heridos pero ninguno muerto.

- 4- Agresividad alta: menos del 50% de los individuos pertenecientes a una colonia resultaron muertos.
- 5- Agresividad muy alta: más del 50% de los individuos de una colonia resultaron muertos.

(3) **Test individuales.** Las confrontaciones entre dos obreras de dos colonias diferentes fueron llevadas a cabo situando éstas en placas de Petri similares a las descritas con anterioridad. Durante 10 min los diferentes tipos de interacciones entre ellas fueron registrados mediante una grabadora. Pudimos distinguir los siguientes comportamientos: indiferencia, investigación (inspección antenal), escape, comportamientos agresivos (amenaza con mandíbulas abiertas, saltos hacia el oponente, mordiscos). Observamos también un comportamiento que denominamos “pseudotrofalaxia” en el cual ambas hormigas realizaban inspección antenal frente a frente, tocándose mutuamente con las patas delanteras y con las mandíbulas abiertas, pero sin que ocurriese transmisión de comida. Este comportamiento es apacible y sólo se dio en los encuentros entre *P. longiseta* simpátrica y *R. minuchae*. A partir de la grabación de los cassettes fueron obtenidas las frecuencias, la duración de cada uno de los comportamientos y la latencia de ataque (cuando no hubo ataques se consideró un periodo de latencia de 10 min).

2.4. Análisis estadísticos de los datos comportamentales

Para analizar los niveles de agresividad de las diferentes especies y poblaciones hemos elegido 4 variables representativas: duración de las investigaciones, duración de los comportamientos agresivos, latencia de ataque (a partir de los test individuales) e índice de agresividad (a partir de los test de grupo). Las tres primeras variables fueron normalizadas mediante la transformación $\log(X + 0.001)$ para la duración de las investigaciones y de la latencia de ataque, y $\log(X + 0.01)$ para la duración de las agresiones. El índice de agresión es una variable bimodal por lo que no pudo ser normalizado. Estas variables fueron analizadas mediante un test MANOVA encajado (Statistica for

Windows 95©). Han sido realizados dos tipos de tratamientos: (1) confrontaciones entre *R. minuchae* contra todas las demás colonias incluyendo las homoespecíficas, (2) confrontaciones entre las dos especies y poblaciones de *Proformica*.

Para analizar la influencia de la composición cuticular y las distancias geográficas que separan las poblaciones sobre la agresividad, hemos utilizado un análisis de autocorrelación (Foster & Cameron 1996). Este análisis es apropiado puesto que controla los efectos filogenéticos (Gittleman & Luh 1992; Edwards & Kot 1995, y referencias en ellos).

Hemos usado el test de Mantel, que corrige la dependencia entre elementos en una matriz pareada cuando las distancias filogenéticas entre las especies y poblaciones no es conocida. Este test fue usado por ejemplo en Soler et al. (1999) para apreciar los efectos de la variación genética y geográfica en el comportamiento de rechazo ante huevos de cuco por urracas.

Para todas las confrontaciones hemos construido matrices con las diferencias para distancias geográficas (en metros), perfiles cuticulares (distancias de Mahalanobis calculadas con el análisis discriminante), duración de las investigaciones, duración del comportamiento agresivo, latencia de ataque e índice de agresividad. Hemos usado el programa "Progiciel R" (Legendre & Vaudor 1991) con la metodología de Smouse et al. (1986) que permite el cálculo de coeficientes de correlación parcial.

Así obtuvimos (i) el estadístico R de Mantel, que es un coeficiente de correlación, y (ii) r_{std} la estandarización de R propuesta por Hubert (1985), que varía entre +1 y -1 y consiste en un valor real de R producido por los valores extremos (máximo y mínimo) obtenido por medio de permutaciones (Legendre & Vaudor 1991). La probabilidad para cada coeficiente de correlación fue calculada usando 1000 permutaciones.

3. RESULTADOS

3.1. Datos químicos

Análisis de cromatogramas

Cada especie tiene un perfil químico específico: 46 picos para *P. longiseta* parasitada y no parasitada simpátrica, 51 para *R. minuchae*, 24 para *P. longiseta* alopátrica y 41 para *P. ferreri*.

Análisis discriminante

El gráfico de la primera y segunda variables del análisis discriminante de todas las colonias representado en la figura 1 presenta a las colonias separadas en 3 grupos bien definidos (100% de separación correcta. La primera variable discriminante separa las colonias de *P. ferreri* de las demás ($F= 168,11$; $dl = 42,29$; $p < 10^{-5}$). La segunda variable discriminante separa las esclavas de *P. longiseta*, *P. longiseta* simpátrica y *R. minuchae* , de las colonias alopátricas de *P. longiseta* (respectivamente: $F = 4,01$; $p = 0,0009$; $F = 3,81$, $p = 0,0015$; $F = 5,15$, $p = 0,00007$).

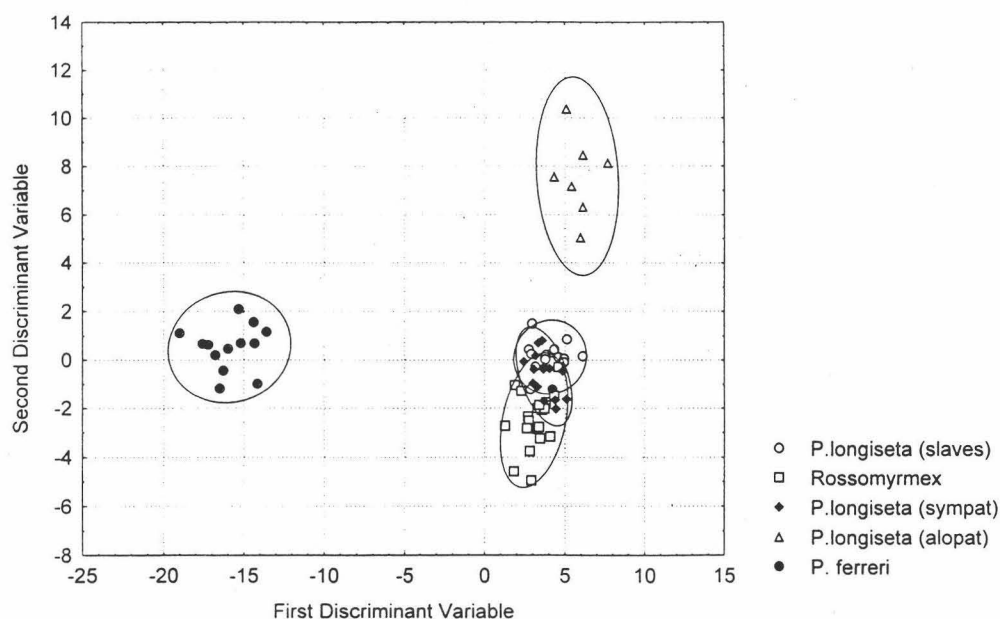


Fig. 1: Proyección de los dos primeros ejes del análisis discriminante de las sustancias cuticulares para *Rossomyrmex*, *Proformica longiseta* (symp = sympatric; allopat = allopatric) y *P. ferreri*

Dentro del grupo de *P. longiseta* simpátricas y esclavas, ocurre que los perfiles químicos de las *P. longiseta* esclavas son más cercanos a los de las obreras simpátricas de *P. longiseta* ($F = 1.47, p = 0.135$) que a los perfiles de *Rossomyrmex* ($F = 1.57, p = 0.099$).

El grupo integrado por las obreras de *P. longiseta* esclavas y simpátricas y *R. minuchae* fue analizado en mayor profundidad (Fig. 2). En este análisis detallado las hormigas que aparecían agrupadas en el análisis previo formaban grupos distintos de acuerdo con la especie y las colonias ($F = 114.42, dl = 38.14, p < 0.0028$). La primera variable discriminante separa los perfiles químicos de las esclavas (círculos blancos), de los de las obreras parásitas (cuadrados blancos, $F = 4.90, p = 0.0012$), mientras que los perfiles químicos de las *P. longiseta* de las poblaciones simpátricas son menos divergentes (rombos blancos para nido 4 y triángulo negro para nido 6) (respectivamente: $F = 2.26, p = 0.050$; $F = 1.24, p = 0.330$).

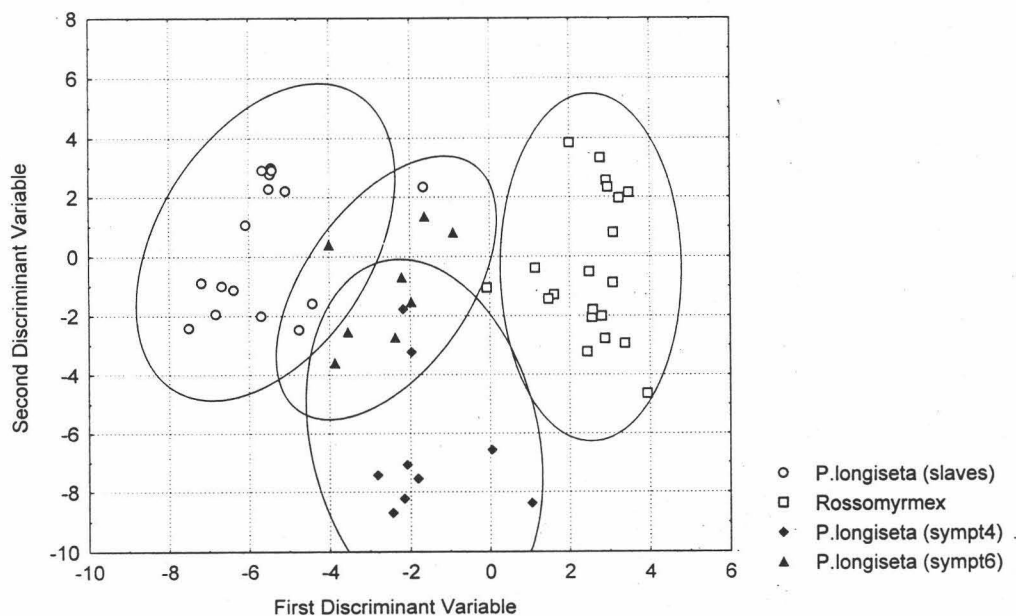


Fig. 2: Proyección de los dos primeros ejes del análisis discriminante de las sustancias cuticulares para *Rossomyrmex*, *Proformica longiseta* (symp4 y symp6 = número de las colonias simpátricas).

3.2. Pruebas de agresividad

En todas las confrontaciones, individuales y de grupo, contra *R. minuchae*, el efecto de la simpatría y de las especies fue significativo para todas las variables (Tabla 1). Los resultados más detallados aparecen en las tablas 2 y 3. Los encuentros más agresivos ocurrieron con *P. longiseta* alopátrica y *P. ferreri* (Figs. 3 y 4). Éstas invirtieron más tiempo y esfuerzo en los comportamientos agresivos (ver frecuencias de actitudes amenazantes y mordiscos en la Tabla 2, la duración del comportamiento agresivo y el índice de agresividad en Tabla 3).

TABLA 1. Resultados del test MANOVA anidado entre grupos aplicado a las confrontaciones de *P. ferreri* y las dos poblaciones de *P. longiseta* contra *R. minuchae*.

	Efecto de las especies			Efecto de la simpatría		
	F	df	p	F	df	p
<u>Tests individuales:</u>						
Tiempo de investigación	8.74	3, 27	0.0003	26.33	1, 27	0.0000
Latencia de ataque	7.34	3, 27	0.0010	20.21	1, 27	0.0001
Tiempo de ataque	4.90	3, 27	0.0076	14.68	1, 27	0.0007
<u>Tests de grupo:</u>						
Índice de agresividad	16.06	3, 27	0.0000	28.16	1, 27	0.0000

No obstante, aunque no hay diferencias significativas en el tiempo empleado en comportamientos agresivos en los test individuales (comparaciones post-hoc, test LSD, $p = 0.994$; Fig. 3), la población alopátrica de *P. longiseta* fue más agresiva contra el parásito en las pruebas de grupo que *P. ferreri* (comparaciones post-hoc, test LSD, $p = 0.0002$; Fig. 4). Por el contrario, en las confrontaciones contra *P. longiseta* simpátrica y las otras colonias de *R. minuchae*, los comportamientos no agresivos fueron dominantes (ver las frecuencias de investigación e indiferencia en la Tabla 2, y la duración de la investigación, latencia de ataque e índice de agresión en la Tabla 3). Sus acciones agresivas no fueron diferentes significativamente en los test individuales (comparaciones post-hoc, test LSD, $p = 0.462$; Fig. 3) ni en los de grupo (comparaciones post-hoc, test LSD, $p = 0.707$; Fig. 4). La

“pseudotrofalaxia” se llevó a cabo únicamente entre *R. minuchae* y *P. longiseta* simpátrica, lo cual debe estar relacionado con el bajo nivel de agresividad de los hospedadores (Tablas 2 y 3).

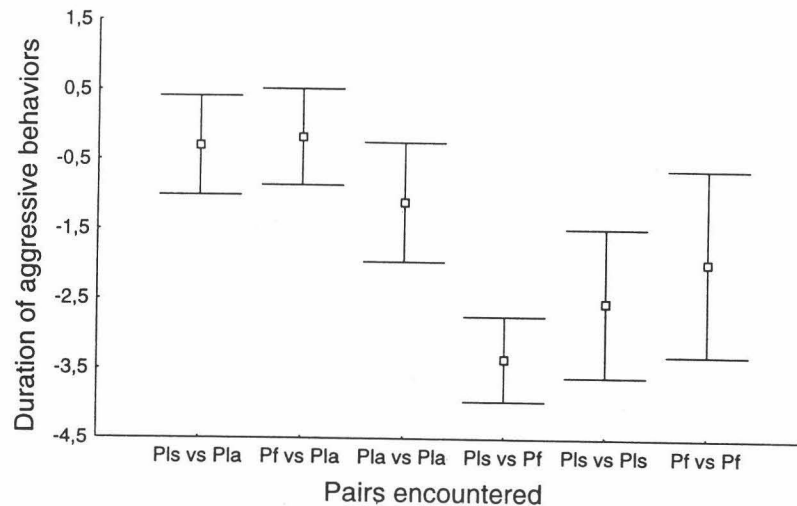


Fig. 3: Duración del comportamiento agresivo ($\log(X_{\min} + 0.01)$) en encuentros individuales con *Rossomyrmex*

Pls = *Proformica longiseta* simpátrica; Rm = *Rossomyrmex minuchae*; Pf = *Proformica ferreri*; Pla = *Proformica longiseta* alopátrica

En las confrontaciones entre *Proformica*, también hemos encontrado diferencias significativas para todas las variables excepto para la latencia de ataque (Tabla 4), debido a su alta variabilidad (ver valores de SE en Tabla 5). La *P. longiseta* alopátrica fue la más agresiva en los test individuales, tanto hacia las *P. longiseta* simpátricas de *R. minuchae*, como hacia *P. ferreri* (Fig. 5; ver la frecuencia de amenazas y mordiscos en la Tabla 6, y la duración de los comportamientos agresivos en la Tabla 5). La agresión fue diferente significativamente en las confrontaciones de *P. longiseta* simpátrica contra *P. ferreri* (comparaciones post-hoc, test LSD, $p = 0.003$ y $p = 0.002$ respectivamente; Fig. 5). No obstante, en los test de grupo, *P. ferreri* fue tan agresiva como la población alopátrica de *P. longiseta* con un índice de agresividad más alto (Tabla 5; Fig. 6). Además, en las confrontaciones contra la

TABLA 2 Tabla 2. Frecuencias (medias \pm SE) de los diferentes elementos del comportamiento de cada especie o población en test individuales de 10 min contra *R. minuchae*. N, número de confrontaciones. Las especies han sido abreviadas como sigue: Pls, población simpátrica de *P. longiseta*; Pla, población alopátrica de *P. longiseta*; Pf, *P. ferreri*; Rm, *R. minuchae*.

	N	Amenazas	Salto	Mordiscos	Investigación	Indiferencia	Escape	Pseudotrofalaxia
Confrontaciones								
Pla	18	7.78 \pm 2.35	0.39 \pm 0.20	1.94 \pm 0.78	7.17 \pm 1.24	1.83 \pm 0.58	11.33 \pm 2.57	0.00 \pm 0.00
Pls	18	1.06 \pm 0.38	0.56 \pm 0.33	0.06 \pm 0.06	17.28 \pm 2.95	5.00 \pm 1.07	9.78 \pm 1.90	0.89 \pm 0.43
Pf	18	3.50 \pm 0.84	0.11 \pm 0.08	0.83 \pm 0.37	4.06 \pm 1.42	1.39 \pm 0.46	2.17 \pm 0.58	0.00 \pm 0.00
Rm	3	0.33 \pm 0.33	0.00 \pm 0.00	0.00 \pm 0.00	16.67 \pm 10.14	3.33 \pm 1.86	11.00 \pm 7.77	0.00 \pm 0.00

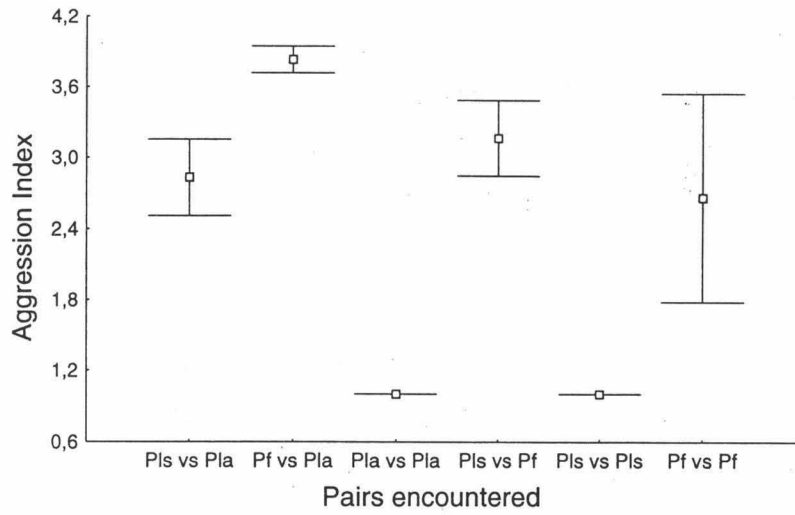


Fig. 4: Índice de agresividad para las confrontaciones en grupo con *Rossozymex*. Abreviaturas como en Fig. 3

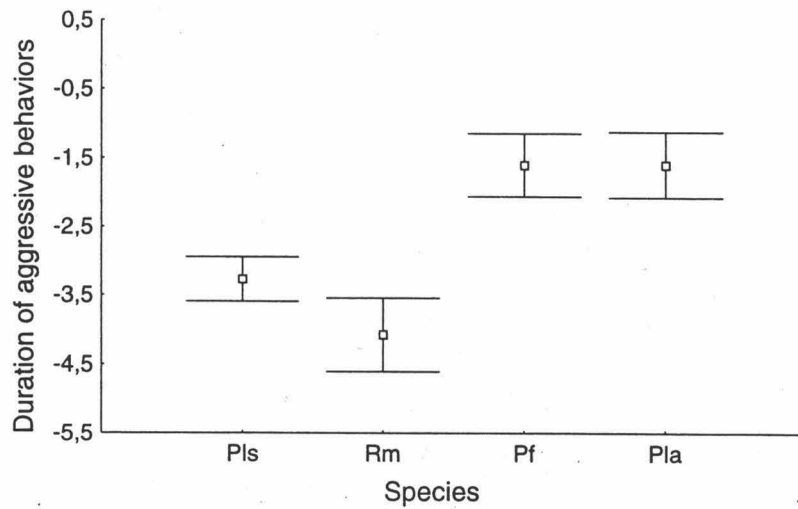


Fig. 5: Duración del comportamiento agresivo ($\log(X_{\min} + 0.01)$) para encuentros individuales. Abreviaturas como en Fig. 3

TABLA 3 . Comportamientos agresivos (medias \pm SE) para confrontaciones contra *R. minuchae* en test individuales (Duración de las investigaciones, Duración de las pseudotrophallaxias, Duración del comportamiento agresivo y latencia de ataque) y test de grupo (Índice de Agresión). Tiempo de duración en minutos. N, número de confrontaciones. Las abreviaturas de las especies son como en la tabla 2.

	N	T. investigación	T. pseudotrof	Tiempo ataque	Latencia ataque	Ind. agresividad
Confrontaciones						
Pla	18	0.15 \pm 0.08	0.00 \pm 0.00	0.98 \pm 0.41	0.73 \pm 0.55	4.39 \pm 0.30
Pls	18	1.59 \pm 0.25	0.08 \pm 0.05	0.08 \pm 0.03	4.94 \pm 1.13	1.33 \pm 0.23
Pf	18	0.61 \pm 0.48	0.00 \pm 0.00	0.79 \pm 0.31	1.98 \pm 0.91	2.33 \pm 0.39
Rm	3	4.13 \pm 1.76	0.00 \pm 0.00	0.01 \pm 0.01	10.00 \pm 0.00	1.00 \pm 0.00

población simpátrica de *P. longiseta* no hubo diferencias significativas (comparaciones Post-hoc, test LSD, $p = 0.479$; Fig. 6).

TABLA 4 Tabla 4. Resultados del test MANOVA anidado entre grupos de las confrontaciones entre las especies y poblaciones de *Proformica*.

	F	df	p
<u>Tests individuales:</u>			
Tiempo de investigación	5.95	5, 18	0.0020
Latencia de ataque	0.72	5, 18	0.6186
Tiempo de ataque	3.50	5, 18	0.0222
<u>Tests de grupo:</u>			
Índice de agresividad	5.19	5, 18	0.0040

Relaciones entre perfil cuticular, distancias geográficas y comportamiento agresivo

Las matrices de diferencias en los perfiles cuticulares y las distancias geográficas de las poblaciones utilizadas en los distintos experimentos fueron calculadas con los datos de la Tabla 7 y las matrices de los diferentes comportamientos agresivos fueron calculados a partir de las Tablas 3 y 5. El análisis de autocorrelación puso de manifiesto que las variables de agresión estaban relacionadas tanto con diferencias en los perfiles cuticulares, como con diferencias en las distancias geográficas entre muestras.

TABLA 5 Medidas de agresividad (medias \pm SE) para confrontaciones inter- e intra-específicas/población de *Proformica* en test individuales (Duración de las investigaciones, Duración de las pseudotrophallaxias, Duración del comportamiento agresivo y latencia de ataque) y test de grupo (Índice de Agresión). Tiempo de duración en minutos. N, número de confrontaciones. Las abreviaturas de las especies son como en la tabla 2.

Confrontación	N	T. investigación	Tiempo ataque	Latencia ataque	Ind. agresividad
Pls vs. Pf	12	0.03 \pm 0.01	0.62 \pm 0.55	6.08 \pm 1.41	3.17 \pm 0.32
Pls vs. Pla	12	0.19 \pm 0.10	3.23 \pm 1.12	1.84 \pm 1.10	2.83 \pm 0.32
Pls vs. Pls	3	2.06 \pm 0.57	0.16 \pm 0.10	3.45 \pm 3.27	1.00 \pm 0.00
Pf vs. Pf.	3	1.46 \pm 0.93	0.37 \pm 0.21	3.96 \pm 3.03	2.67 \pm 0.88
Pla vs. Pf	12	0.07 \pm 0.02	3.74 \pm 1.21	0.79 \pm 0.33	3.83 \pm 0.11
Pla vs. Pla	3	0.90 \pm 0.47	0.61 \pm 0.43	0.21 \pm 0.04	1.00 \pm 0.00

TABLA 6

	N	Amenazas		Saltos		Mordiscos		Investigación		Indiferencia		Escape	
Confrontaciones													
Pls vs. Pf	12	1.25	± 0.57	0.75	± 0.51	0.42	± 0.23	2.50	± 0.67	0.42	± 0.23	4.25 ± 0.98	
Pls vs. Pla	12	9.33	± 3.34	0.42	± 0.23	4.83	± 2.26	14.9	± 5.23	0.42	± 0.19	15.7 ± 5.54	
Pls vs. Pls	3	1.33	± 0.88	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	19.3	± 3.18	1.00	± 0.58	4.67 ± 1.67	
Pf vs. Pf	3	2.67	± 1.45	0.33	± 0.33	0.00	± 0.00	10.3	± 5.17	6.00	± 2.08	7.33 ± 4.33	
Pla vs. Pf	12	4.75	± 0.84	1.33	± 0.43	3.50	± 0.93	6.17	± 1.63	0.83	± 0.37	8.67 ± 2.35	
Pla vs. Pla	3	7.00	± 2.00	0.00	± 0.00	0.00	± 0.00	20.67	± 6.36	8.33	± 8.33	14.33 ± 5.04	

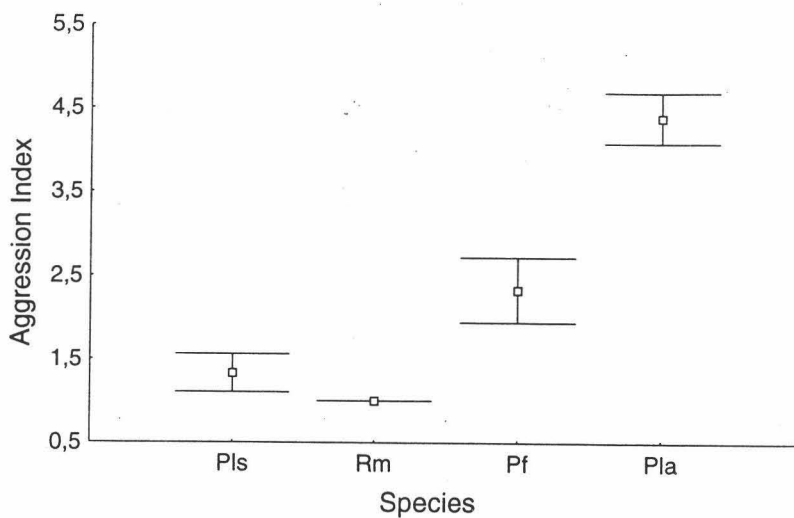


Fig. 6: Índice de agresividad para encuentros en grupo con *Rossomyrmex*. Abreviaturas como en Fig. 3

La relación entre la duración de las investigaciones y la latencia de ataque con los perfiles cuticulares y las distancias geográficas fueron negativas (test de Mantel, $r = -0.82$, $r_{std} = -1.00$, $p = 0.001$, y $r = -0.67$, $r_{std} = -1.00$, $p = 0.001$, respectivamente, para la duración de las investigaciones ; y $r = -0.50$, $r_{std} = -0.82$, $p = 0.013$, y $r = -0.37$, $r_{std} = -0.65$, $p = 0.030$, respectivamente, para la latencia de ataque). Por el contrario, la relación con el comportamiento agresivo y el índice de agresividad fue positiva (Mantel tests, $r = 0.71$, $r_{std} = 1.00$, $p = 0.001$, y $r = 0.64$, $r_{std} = 1.00$, $p = 0.001$, respectivamente, para los comportamientos agresivos; y $r = 0.81$, $r_{std} = 1.00$, $p = 0.001$, y $r = 0.65$, $r_{std} = 0.996$, $p = 0.002$, respectivamente, para el índice de agresividad). Esto significa que cuanto los niveles de agresión son altos, las investigaciones y la latencia de ataque se reducen. Entonces, como estas variables están relacionadas, para

simplificar las explicaciones sólo serán comentados los resultados sobre la duración del comportamiento agresivo y el índice de agresividad.

TABLA 7. Valores medios de las distancias de Mahalanobis entre perfiles cuticulares, distancias geográficas (metros) en las confrontaciones entre especies y poblaciones usadas para calcular las matrices de diferencias para los análisis de autocorrelación. Las abreviaturas de las especies son como en la tabla 2.

Confrontaciones	Perfiles cuticulares	Distancias geográficas
Rm vs Rm	1.77	350
Rm vs Pls	15.68	592
Rm vs Pf	50.82	15834
Rm vs Pla	46.93	6391
Pls vs Pf	54.49	15526
Pls vs Pla	38.87	6008
Pla vs Pf	70.06	22584
Pls vs Pls	9.05	25
Pf vs Pf	4.40	25
Pla vs Pla	0.00	25

Las diferencias en los perfiles cuticulares y en las distancias geográficas (Tabla 7) explicó más del 90% de la variación de los datos (test de Mantel, $r = 0.94$; $r_{std} = 1.00$; $p = 0.001$), lo que indica una alta fiabilidad para nuestros tests. El efecto de las diferencias de los perfiles cuticulares en el comportamiento agresivo fue positivo, incluso cuando las distancias geográficas entre las poblaciones fue controlado (test de Mantel, coeficiente de correlación parcial para duración del comportamiento agresivo, $r = 0.39$, $r_{std} = 0.78$, $p = 0.005$; coeficiente de correlación parcial para el índice de agresividad, $r = 0.76$, $r_{std} = 1.00$, $p = 0.001$). Por el contrario, el efecto de las distancias geográficas fue negativo cuando se controló por las diferencias en los perfiles cuticulares (test de Mantel, coeficiente de correlación parcial para la duración de la agresión, $r = -0.07$, $r_{std} = -0.14$, $p = 0.294$; coeficiente de correlación parcial para el índice de agresividad, $r = -0.53$, $r_{std} = -1.00$, $P = 0.001$). Para analizar esta paradoja, hemos excluido del análisis a la especie no parasitada *P. ferreri*. En esta situación la relación fue positiva (test de Mantel, coeficiente de correlación

parcial par duración de la agresión, $r = 0.66$, $r_{std} = 1.00$, $p = 0.002$; coeficiente de correlación parcial para el índice de agresividad, $r = 0.37$, $r_{std} = 0.48$, $p = 0.105$). Esto significa que la agresividad de *P. longiseta* aumenta con la distancia entre colonias (aquí las dos poblaciones) no sólo a causa de perfiles cuticulares diferentes, sino también independientemente de éstos.

4. DISCUSIÓN

Dos “filtros” determinan la posibilidad de que una especie o población pueda ser usada como hospedador por un parásito, el filtro de la coincidencia y el de compatibilidad (Combes 1991). El filtro de la coincidencia excluye a todas las especies o poblaciones que el parásito no puede encontrar por razones ecológicas o comportamentales, y el filtro de la compatibilidad está relacionado con la necesidad de compatibilidad morfológica, fisiológica e inmunológica entre el hospedador y el parásito. Aplicado a los parásitos sociales, la compatibilidad puede ser entendida como el grado de aceptación o rechazo del parásito por el hospedador.

En los insectos sociales, el reconocimiento está relacionado con el olor colonial que principalmente toma cuerpo a partir del contenido químico de la cutícula. De esta manera la similitud o diferencia entre perfiles cuticulares permite la posibilidad de aceptación o rechazo. Ha sido encontrado un nivel de similitud más alto entre las obreras no parasitadas de *P. longiseta* simpátrica y el parásito, que con las otras poblaciones (*P. longiseta* no parasitadas alopátrica) o especies (*P. ferreri*) estudiadas. Este resultado esta de acuerdo con el menor nivel de agresividad encontrado entre la población simpátrica del hospedador y el parásito, y la alta agresividad presentada por el hospedador potencial alopátrico o la especie *P. ferreri*. Hemos observado “pseudotrofalaxias” sólo en los encuentros entre *Rossomyrmex* y *P. longiseta* simpátrica y podemos hipotetizar que estas interacciones apacibles reflejan tolerancia entre ambas especies. Así estos resultados confirman la primera predicción: las diferencias en el perfil cuticular son un factor clave en el rechazo del parásito. Esto está en consonancia con los datos existentes sobre el papel de

los perfiles cuticulares en hormigas (ver Lenoir et al. 1999, Vander Meer & Morel 1998) y permite extender esta idea al reconocimiento de parásitos esclavistas por el hospedador.

Por medio de la autocorrelación, es posible considerar el nivel de agresividad independientemente de los perfiles cuticulares. De este modo hemos encontrado que la agresividad está positivamente relacionada con la distancia geográfica cuando *P. ferreri* es excluida de los análisis, pero no cuando es incluida. La población más agresiva es la alopátrica no parasitada, y no la más lejana *P. ferreri*, incluso considerando que los perfiles cuticulares de la primera son más parecidos a los de la población simpátrica o incluso a los de *R. minuchae*, que los de *P. ferreri*. Esto indica que las colonias de *P. longiseta* alopátrica son muy agresivas, lo que las protege del parasitismo. Esto ratifica nuestra predicción 3.

Si este comportamiento es un carácter intrínseco o si ha evolucionado después del contacto con el parásito es una cuestión de difícil respuesta. En general, en las relaciones hospedador-parásito, el contacto con el parásito produce una respuesta inmunológica del hospedador. Si éste sobrevive, entonces tendrá ventaja si un nuevo contacto con el parásito tiene lugar (Poulin 1998). En las relaciones de *Rossomyrmex / Proformica* un nido que haya sido asaltado tiene menos posibilidades de supervivencia y además, en el caso en que sobreviva tiene pocas posibilidades de volver a ser parasitado (ver capítulo 5), por lo que con el actual sistema hospedador-parásito la evolución del comportamiento agresivo (inmunización) en la población simpátrica parasitada de *P. longiseta* sería muy lento, o prácticamente inexistente. Así la única posibilidad de rechazar una razzia es poseer, de forma intrínseca, un alto nivel de agresividad hacia el parásito. Por tanto la carrera de armamentos o la importancia del contacto previo con el parásito (predicción 1) parece no ser confirmada. En otras hormigas esclavistas como *Polyergus*, incluso cuando el mismo nido es asaltado en muchas ocasiones, parece que la agresividad de las obreras de *Formica* no aumenta (Le Moli et al. 1993, 1994).

Por tanto, la alta agresividad de la población alopátrica no parasitada de *P. longiseta* debe ser un carácter intrínseco que excluye al parásito de este área. Esta es la primera evidencia de una estrategia de un hospedador potencial contra un parásito, una de las posibilidades propuestas por Davies et al. (1989). No es aún conocido si este aumento en las respuestas agresivas es consecuencia de una adaptación específica, quizás condicionada por el clima xérico-frígido de Sierra Nevada, o si es resultado de un proceso coevolutivo. Esta segunda posibilidad es improbable si tenemos en cuenta únicamente las características actuales de la asociación hospedador-parásito, en la que aparentemente no existe carrera de armamentos.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Buschinger A (1986) Evolution of social parasitism in ants. *TREE* 1:155-160
- Combes C (1991) Evolution of parasite life cycles. In Toff C, Aeschlimann A, Bolis I (eds.) *Parasite-host associations: coexistence or conflict?* Oxford University Press, Oxford. pp. 62-82
- Davies NB, Bourke FG, De Brooke ML (1989) Cuckoos and parasitic ants: Interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. *TREE* 4:274-278
- Davies NB, De Brooke ML (1989) An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *J. Anim. Ecol.* 58: 207-224
- Edwards SV, Kot M (1995) Comparative methods at the species level: Geographic variation in morphology and group size in Gray-crowed Babblers (*Pomatostomus temporalis*). *Evolution* 49:1134-1146.
- Foster SA, Cameron SA (1996) Geographic variation in behavior: A phylogenetic framework for comparative studies. Pp. 138-165 In: Martin E.P. (ed.) *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*, Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Gittleman JL, Luh HK (1992) On comparing comparative methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23:383-404.
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Ed. Belknap Press Harvard University, Massachusetts, USA. 732 pp.
- Hubert LH (1985) Combinatorial data analysis: association and partial association. *Psychometrica* 50:449-467.
- Le Moli F., Grasso D.A., D'Ettore P., Mori A. (1994) Intraspecific slavery in *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae): field and laboratory observations. *Insectes Soc.* 40: 433-437

- Le Moli F., Grasso D.A., Mori A., Ugolini A. (1993) Eco-ethological factors affecting the scouting and raiding behaviour of the slave-making ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology* 96: 289-302
- Legendre P, Vaudor A (1991) *Le Proiciel R - Analyse Multidimensionnelle, Analyse Spatiale*. Département des Sciences Biologiques, Université de Montréal, Canada.
- Lenoir A, Fresneau D, Errard C, Hefetz A (1999) Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: Detrain C., Deneubourg J.-L., Pasteels J. (eds) *Information processing in social insects*, Birkhäuser Verlag Basel, 219-237.
- Poulin R (1998) *Evolutionary ecology of Parasites. From individual to communities*. Chapman & Hall, London, 212 pp.
- Retana J, Cerdá X (1995) Agonistic relationships among sympatric mediterranean ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J Insect Behav* 8: 365-380.
- Ruano F, Tinaut A (1999) Raid process, activity pattern and influence of abiotic conditions in the slave-making ant *Rossomyrmex minuchae* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc* in press
- Smouse PE, Long JC, Sokal RR (1986) Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst Zool* 35:627-632.
- Soler JJ, Martínez JG, Soler M, Møller AP (1999) Genetic and geographic variation in rejection behavior of cuckoo eggs by european magpie populations: an experimental test of rejecter-gene flow. *Evolution* 53: 947-956.
- Soler M, Møller AP (1990) Duration of sympatry and coevolution between great spotted cuckoo and its magpie host. *Nature* 343: 748-750.
- Tinaut A (1979) Estudio de la mirmecofauna de los borreguiles del S. Juan (Sierra Nevada, Granada) (Hym. Formicidae). *Boln. Asoc. Esp. Entom.* 3: 173-183.
- Vander Meer RK, Morel L (1998) Nestmate recognition in ants. In: Vander meer RK, Breed M, Winston M., Espelie C. (eds) *Pheromone communication in social insects: ants, bees and termites*. Westview Press, Boulder, CO, 79-103.
- Wilson EO (1971) *Insects societies*. Harvard University Press. Massachusetts. 548 pp.

X. COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR, PROPORCIÓN DE SEXOS Y FORMACIÓN DE NUEVOS HORMIGUEROS

1. INTRODUCCIÓN

Entre los formícidos, es bastante común que los hormigueros de una especie y una zona concreta produzcan sexuales de forma sincrónica, dándose vuelos nupciales a gran escala (mating swarm), de duración muy limitada (Sudd 1967, Brian 1983, Hölldobler & Bartz 1985), en los que habitualmente tanto hembras como machos copulan una sola vez. Probablemente este sistema de cópulas es ventajoso debido a la estacionalidad en la producción de sexuales que presentan muchas especies, además de disminuir la presión de los depredadores sobre ellos, mantener el aislamiento reproductivo de especies relacionadas y evitar el apareamiento entre hermanos (Sudd 1967, Brian 1983, Starr 1984, Hölldobler & Bartz 1985, Hölldobler & Wilson 1990). La puesta de huevos será producida por las reinas durante años a partir de esta única cópula, para lo que usarán el esperma almacenado en la espermateca situada cerca de los ovarios.

Los machos típicamente descargan todo su contenido espermático durante una sola cópula (Nonacs 1986) dejando a menudo parte de su genitalia dentro de la cloaca de la hembra (Hölldobler 1976, Nonacs 1986, Fukumoto et al 1989), lo que podría impedir un nuevo apareamiento por parte de la hembra. Después de la cópula el macho muere, por la mutilación que le produce la finalización de ésta y a veces porque la hembra le muerde hasta deshacerse de él (Nonacs 1986). Los machos presentan generalmente una degeneración de los testículos anterior a la madurez sexual (Heinze & Hölldobler 1993b). En un gran número de hormigas pertenecientes a diferentes grupos filogenéticos este hecho ocurre incluso antes de la emergencia de los machos adultos, durante la fase de pupa, con la única excepción conocida de *Cardiocondyla*, cuyos machos tienen testículos funcionales en la fase adulta (Heinze & Hölldobler 1993b) y algunos otros que reparten el contenido espermático entre varias hembras (Hölldobler & Bartz 1985). Todo el esperma producido por un solo macho es genéticamente

idéntico, debido a que los machos son haploides y el esperma es producido por mitosis. Por tanto, en el caso general de hembras que copulan una sola vez con el macho no es predecible que se produzca competición espermática (Bourke & Franks 1995).

A este patrón general se producen pocas excepciones, hay especies de hormigas (Ponerines, Leptotoracines; e.g. Hölldobler & Haskins 1977; Buschinger & Alloway 1979; Peeters 1991; Bourke & Heinze 1994) que producen un número bajo de sexuados, que mayoritariamente son hembras (Hölldobler & Bartz 1985). En estos casos las cópulas se producen en tierra, después de que la hembra se haya alejado un poco del hormiguero y realice la llamada desde el suelo o hierbas bajas, elevando su abdomen y dejando el aire cargado de feromonas (Hölldobler & Bartz 1985). El apareamiento entre hermanos es evitado generalmente con machos que se dispersan antes de copular (Bourke & Franks 1995). Las especies que utilizan este sistema de apareamiento suelen tener hormigueros muy pequeños o bien una distribución muy parcheada por lo que difícilmente podrían localizar un hábitat favorable de forma azarosa. Si el coste de la dispersión es muy alto, estas especies suelen adoptar a las hembras recién fecundadas, produciendo sociedades poligínicas (Bourke & Heinze 1994).

El comportamiento reproductor se ve muy influenciado por la proporción de sexos, pues fundamentalmente depende de la cantidad de individuos disponibles de cada sexo. La proporción de sexos en los hormigueros monogínicos, con las premisas de: hembras que copulan una sola vez, obreras estériles y cópulas al azar, debe ser 3:1 hembras:machos según la teoría de Triver & Hare (1976) (En Bourke & Franks 1995). Esta teoría también predice la existencia de un conflicto entre obreras y reina que afecta al control de la proporción de sexos, puesto que en principio es la reina quien decide el sexo de su descendencia, si usa esperma sus huevos diploides darán lugar a hembras y si no lo usa darán lugar a machos, lo que produciría una inversión en sexuados 1:1. Sin embargo las obreras, más emparentadas con hembras que con machos, y encargadas de alimentar y cuidar la prole, podrían modificar esta razón hasta 3:1. Triver & Hare (1976) sugieren que las especies esclavistas son una excepción a la primera predicción, puesto que sus obreras no llevan a cabo el

cuidado de la prole y deben perder la capacidad de controlar la producción de sexos, con lo que este control sería llevado a cabo por la reina, de forma que sería esperable una proporción de sexos 1:1 en vez de 3:1.

Tras el periodo de cópulas, en las especies esclavistas se produce el proceso de usurpación, momento en que la reina parásita recién fecundada invade un hormiguero de la especie hospedadora. Este proceso (usurpación) es, junto con las razzias, uno de los dos momentos de alto riesgo en la vida de una sociedad parásita, puesto que se enfrentan directamente a la sociedad hospedadora. En el hospedador, en principio, se seleccionarán aquellos comportamientos que favorezcan la detección de la especie parásita, mientras que en la especie parásita se verán favorecidos aquellos factores que dificulten la detección del parásito. La identificación o el reconocimiento entre los diferentes individuos de un hormiguero se basa en el denominado "olor colonial". Este olor colonial, definido a partir de claves químicas en la cutícula, se adquiere especialmente a partir de las sustancias químicas producidas en la glándula de Dufour y las glándulas postfaríngeas (Fig.1). El reconocimiento de este olor, en el que influyen componentes genéticos y ambientales, provoca agresión contra los individuos portadores de un olor colonial diferente (Lenoir et al 1999; Vander Meer & Morel 1998). Son muchas las especies en las que se desconoce el procedimiento de usurpación, aunque el método aparentemente más común (*Polyergus*; Topoff et al 1988, *Leptothorax kutteri*; Allies et al 1986) consiste en la entrada de la reina al hormiguero hospedador, donde busca a la reina, la mata y llega a ser aceptada por las obreras de la especie hospedadora. La forma de entrada al hormiguero que va a ser usurpado puede hacerse de dos formas diferentes: la hembra solitaria entra al hormiguero en el que utiliza efectos disuasorios de la agresividad como camuflaje químico y comportamientos agonísticos (*Lasius* y otras); o bien la hembra se introduce en el hormiguero a usurpar aprovechando razzias contra el mismo hormiguero, lo que produce una ventaja, puesto que se introduce en un hormiguero desorganizado y repleto del olor de su propia especie, como se ha visto en diferentes especies del género *Polyergus* (Mori et al 1990, Hasegawa & Yamaguchi 1995).

Nosotros abordamos el estudio del comportamiento reproductor de *Rossomyrmex minuchae* sin ningún criterio previo, puesto que no se conocía nada sobre la reproducción de este género. Esperabamos constatar las predicciones generales, es decir, la proporción de sexos debía ser 1:1, que se producirían vuelos nupciales sincrónicos de machos y hembras, que copularían una sola vez, muriendo el macho tras la cópula y las hembras entonces buscarían un nido hospedador que usurparían, aprovechando probablemente alguna razzia como ha sido descrito en *Polyergus* (Mori et al 1990, Hasegawa & Yamaguchi 1995).

En 1993 conseguimos mantener en el laboratorio un hormiguero con pupas de machos, que llegaron a eclosionar y que fueron descritos en Tinaut et al (1994). En el momento de la eclosión se intensificó la búsqueda de sexuados en los 3 nidos que teníamos localizados en ese momento y en el entorno, lo que nos permitió comenzar este estudio.

Nuestras primeras observaciones durante 1993 del comportamiento reproductor de *R. minuchae* fueron absolutamente rompedoras e inesperadas como se verá a lo largo de este capítulo.

2. METODOLOGIA

2.1 Proporción de sexos y periodo de emergencia

Se desenterraron 7 hormigueros de *R. minuchae* para cuantificar la producción de sexuados por nido.

Para conocer si podía ocurrir apareamiento entre machos y hembras producidos en el mismo hormiguero (hermanos) realizamos el siguiente experimento:

E.1. Se llevaron 2 machos recién emergidos a un nido donde había hembras en actitud de llamada esperando la llegada de machos para copular.

Observamos diariamente durante todo el periodo de actividad de *R. minuchae*, un número variable de hormigueros de *Rossomyrmex* (1993-3, 1995-5, 1996-11, 1997-14, 1998-15 hormigueros) durante 5 min 3 veces al día. En el momento en que se detectaba la presencia de sexuados, los hormigueros eran observados constantemente desde las 12 a las 19 h durante ese día y los días posteriores hasta que no se observaban más sexuados. Anotábamos la hora de emergencia, el sexo y la actividad desarrollada.

2.2. Sistema de apareamiento

Los machos que llegaban a un nido eran marcados con diferentes colores para conocer el n° de machos que acudían a cada nido, cuánto tiempo tardaban en llegar cuando las hembras estaban de llamada, el n° de cópulas que realizaban, el tiempo de supervivencia de cada uno de ellos y por qué razones morían. Cuando había más de un macho anotábamos cuántas cópulas realizó cada uno y si había interferencias entre ellos.

Las hembras eran más difíciles de marcar debido a su abundancia, dificultad en capturarlas y posibilidad de interferencia en su comportamiento. Para conocer el número de cópulas que realizaba cada una de ellas y si su comportamiento diferencial en los periodos de cópula y dispersión dependía de su estado, hemos utilizado métodos indirectos. Así capturamos 22 hembras durante la fase de cópulas y 27 hembras durante el periodo de vuelo de dispersión, cuyo aparato reproductor fue diseccionado en el laboratorio. Además conseguimos marcar 7 hembras antes de copular para comprobar si las veíamos copular más de una vez y cuándo salían a volar durante la fase de dispersión.

Además realizamos los siguientes experimentos para constatar e intentar explicar el comportamiento de machos y hembras en los diferentes periodos de actividad diaria:

E.2. Liberamos 2+2 hembras que habían copulado el día anterior, en las inmediaciones de sus dos respectivos hormigueros durante el periodo de cópula, en presencia de un macho en cada nido. Como control liberamos otras 2+2 hembras vírgenes en las inmediaciones de sus dos hormigueros en los que se estaban produciendo apareamientos.

E.3. Liberamos 2+2 hembras vírgenes en las inmediaciones de sus hormigueros durante el periodo de dispersión, en las cercanías del macho inactivo. Como experimento control podemos considerar la liberación de 12 hembras fecundadas que realizamos en las inmediaciones de su hormiguero durante el periodo de dispersión, utilizadas además para el estudio del proceso de localización del nido a usurpar, de las que 4 fueron liberadas en presencia de dos machos inactivos.

En un hormiguero en que las hembras estaban en actitud de llamada sexual sin que aparecieran machos marcamos 6 hembras situadas en diferentes posaderos para ver si podíamos detectar competencia por los posaderos entre las hembras.

Se ha realizado la identificación, mediante cromatografía de gases, de los hidrocarburos presentes en la glándula de Dufour. Esta glándula se considera responsable del reconocimiento de congéneres (Lenoir et al 1999; Vander Meer & Morel 1998), y está implicada a veces en la producción de feromonas sexuales en algunas especies de la tribu *Formicini* (Walter et al 1993). Se ha analizado el contenido de glándulas de hembras vírgenes, recién fecundadas y establecidas en el hormiguero hospedador. Este estudio ha sido llevado a cabo por Dr. Abraham Hefetz de la Universidad de Tel Aviv (Israel) quién colaboró a petición nuestra.

Manipulando las hembras que salen del hormiguero para realizar el vuelo de dispersión, conseguimos anular el vuelo de dispersión, que nos imposibilitaba el seguimiento de las hembras en proceso de dispersión, capturándolas en el momento de volar y manteniéndolas unos minutos aisladas. Así hemos podido seguir 12 hembras durante el proceso de localización del nido hospedador a usurpar.

3. RESULTADOS

3.1. Proporción de sexos y periodo de emergencia de los sexuados

De los siete hormigueros desenterrados solamente tres contenían pupas de sexuado (Tabla 1), cuyo sexo podía determinarse por el tamaño, lo que fue comprobado abriendo algunas de las fundas.

Tabla 1. Población de los nidos de *R. minuchae* desenterrados.

nido	fecha	n° reinas	obreras <i>R. minuchae</i>	obreras <i>Proformica</i>	hembras	machos
1-93	23/6/93	0	116	537	0	21
4-95	4/6/95	1	142	414	16	2
5-95	10/8/95	1	64	387	0	0
1-97	1/5/97	1	122	803	0	0
4-97	5/5/97	1	235	2252	0	0
5-97	5/5/97	1	81	414	0	0
6-97	1/7/97	1	128	710	7	3

Machos y hembras pueden producirse en el mismo hormiguero y se producen más hembras que machos (3/7, 2/16). En uno de los hormigueros desenterrados, el único en el que no encontramos reina, había 21 pupas de machos. Los machos pueden emerger de los nidos en el mismo periodo en que están produciendo hembras (8 casos), aunque salen del nido un poco más temprano que las hembras (alrededor de las 13:00) y tienen tendencia a volar inmediatamente, no copulando hasta que no han volado, como pudimos ver con el resultado del experimento E.1, en el que los 2 machos recién emergidos de su nido, liberados en un hormiguero con hembras de llamada, no copularon con ninguna hembra, sino que echaron a volar.

Únicamente hemos visto producción de sexuados durante los años 1993, 1997 y 1998. El periodo de producción de sexuados en *R. minuchae* dura aproximadamente 15 días (entre el 22-27 de julio y el 4-8 de agosto en 1997 y 1998, ya que en 1993 los datos fueron muy fraccionarios). Durante 1997 aparecieron sexuados en 5 hormigueros de 14 que seguíamos y en 1998 en 5 de 15 hormigueros (34,5 % de los hormigueros).

De todos ellos, solamente un hormiguero presentó actividad de sexuados durante dos años consecutivos (HR15) y tres de los hormigueros seguidos durante estos dos años, no se reprodujeron en ninguno de los dos años.

Los sexuados no aparecen a la vez en todos los hormigueros, cada hormiguero permanece produciendo sexuados entre 2 y 7 días (media = 3,3; SE= 0,6; n=10).

3. 2.- Sistema de apareamiento

Las hembras aladas salen del hormiguero alrededor de las 13:30, ayudadas y rodeadas por algunas obreras de *R. minuchae*, suben sobre pequeños montículos o vegetación de pequeño porte, allí elevan las alas en lo que parece una llamada sexual con liberación de feromonas. Al comienzo algunas hembras salen y entran rápidamente al hormiguero, acompañadas de obreras de *Rossomyrmex*. Estas salidas se van alargando, y una o dos hembras pueden permanecer algunos minutos en el exterior en actitud de llamada. Generalmente en poco tiempo (media = 21,4 min; n=5) aparece un macho dispuesto a copular ante las primeras salidas de hembras. A veces el macho incluso aparece antes de que las hembras prolonguen sus estancias en el exterior, mientras que otras veces las hembras permanecen en actitud de llamada durante varios periodos de cópula (Tabla 2). Aparentemente debe producirse alguna feromona sexual por parte de las hembras vírgenes, puesto que cuando el macho está presente detecta su salida, estando lejos e incluso sin poder verlas directamente. Las hembras suelen ser localizadas con facilidad por el macho ya que el 50 % de las cópulas se producen tras un periodo de búsqueda de la hembra por parte del macho menor de 22 segundos.

La cópula se produce en las inmediaciones del hormiguero y, tras ella, cada hembra regresa al hormiguero, en un tiempo medio de 5,6 seg (SE= 3,7; n=17) mientras que el macho permanece vivo y puede copular posteriormente con más hembras. El número de cópulas que realiza cada macho es variable (media= 9 cópulas; SE = 2,6; n = 12; rango 1-31 cópulas) y la duración media de cada apareamiento es de 12 segundos (SE= 4,8; n= 71; rango 3-26 seg). El tiempo invertido en cada cópula tiende a ser mayor conforme el macho ha realizado un mayor número de apareamientos (Fig. 1). Los machos sobreviven una media de dos días (media = 1,7; SE= 0,9; moda = 1 rango = 1-4; n= 12). El número medio de cópulas al día que realiza cada macho disminuye en el segundo y tercer día de supervivencia (Fig. 2).

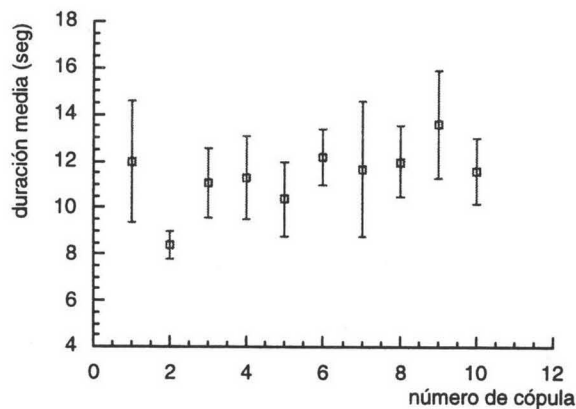


Figura 1. Duración media (\pm SE) de las cópulas teniendo en cuenta el número de cópulas realizadas durante el mismo día por el macho.

La fase de cópulas dura hasta las 14:30-15:00 horas. A partir de entonces el hormiguero de donde emergen las hembras queda inactivo y no se registra ningún movimiento de sexados. Por su parte el macho se retira, subiéndose a algún posadero más elevado (gramíneas más altas o algún matorral de *Erinacea anthyllis*), donde permanece hasta el día siguiente.

Entre las 17:00 y las 18:30, vuelven a salir hembras del hormiguero con un comportamiento diferente, salen solas, se suben a piedras o ramas y vuelan en pocos segundos. Este es el periodo que hemos denominado de vuelos de

dispersión, puesto que suponíamos que lo realizaban hembras fecundadas que intentaban alejarse para localizar un nido hospedador que usurpar

Tabla 2. Nidos con producción de sexuados, nº de sexuados y actividades que realizan

AÑO	NIDO	FECHA	nº machos	hembras llamada	nº cópulas	nº vuelos
1993	HR1	28/7/93	1		-	4
	HR3	30/7/93	2		7	6
1997	HR14	22/7/97	1		-	5
	HR9	25/7/97	3		-	12
	HR14		2		-	2
	HR19	26/7/97	2		-	5
	HR9		1		-	2
	HR19	27/7/97	2		1	-
	HR21	30/7/97	2		-	2
	HR15	2/8/97	2		-	8
	HR15	3/8/97	1		4	2
	HR15	4/8/97	0	5	0	0
1998	HR24	27/7/98	1		31	12
	HR4	28/7/98	1		6	7
	HR24		0	4	0	0
	HR24	29/7/98	1		9	8
	HR4		1		11	7
	HR4	30/7/98	1		1	-
	HR24		1		5	-
	HR5		4		-	17
	HR5	31/7/98	1		2	2
	HR24		1	no	0	0
	HR15	3/8/98	1		3	1
	HR18		0	6	0	0
	HR15	4/8/98	1		2	1
	HR18		0	15	0	0
	HR15	5/8/98	1	5	0	0
	HR18		0	24	0	0
	HR15	6/8/98	1		9	4
	HR18		1	25 atraen macho	14	15
	HR15	7/8/98	1		4	1
	HR18		1	19 evitan copulas	5	3
HR15	8/8/98	2		5	-	

Las 22 hembras capturadas durante el periodo de cópulas y diseccionadas tenían la espermateca vacía, mientras que las 27 hembras cogidas en el periodo de dispersión tenían las espermatecas llenas de espermatozoides. Por otro lado de las 7 hembras marcadas antes de la cópula, 4 de ellas copularon una única vez el mismo día en que fueron liberadas tras el marcaje, 3 hembras volvieron al nido sin copular y una de ellas se apareó al día siguiente de ser liberada. Las 5 hembras marcadas que copularon volaron durante la tarde siguiente a su apareamiento.

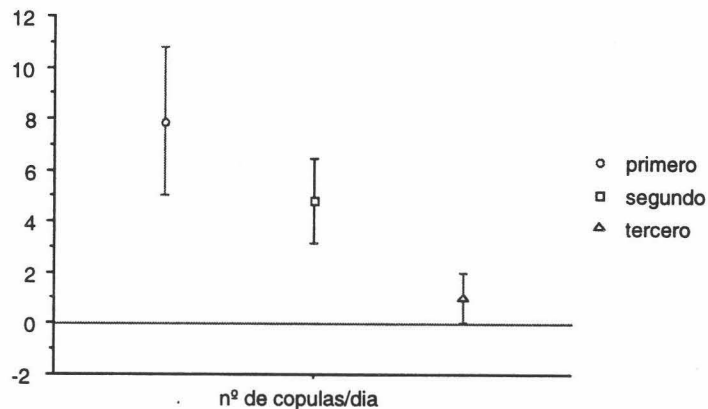


Figura 2. Número medio de cópulas (\pm SE) realizadas durante el primer, segundo y tercer día de supervivencia de los machos

De las 4 hembras fecundadas liberadas durante el periodo de cópulas (experimento E.2), todas iniciaron la búsqueda inmediata de un nido hospedador que usurpar, sin provocar ninguna reacción en los dos machos ante los que fueron liberadas. Sin embargo las 4 hembras vírgenes liberadas durante el periodo de cópulas (experimento control E.2) se aparearon con los machos inmediatamente, volviendo posteriormente a su nido.

Por otro lado, las 4 hembras vírgenes liberadas en las inmediaciones de su hormiguero durante el periodo de dispersión (experimento E.3), entraron rápidamente en sus respectivos nidos, sin provocar ninguna reacción en el macho inactivo que había en cada hormiguero. Mientras las 12 hembras fecundadas liberadas en el periodo de dispersión (experimento control E.3) iniciaron inmediatamente la búsqueda de hormigueros hospedadores, y, de éstas,

las cuatro hembras liberadas ante dos machos inactivos, no provocaron en ellos ninguna reacción.

Cuando ningún macho acude a la llamada de las hembras (lo que ha ocurrido en un nido en 1997 y dos nidos en 1998), sus estancias fuera del hormiguero se prolongan, salen cada vez más hembras y suben a posaderos más elevados. En casos extremos hemos llegado a ver hasta 25 hembras de llamada sexual, después de 4 días de intentos infructuosos (nº de hembras de llamada en HR18 -1998: 6, 15, 24, 25) (Tabla 2). La espera de llegada de machos puede prolongarse entre 1 día (2 casos) y 4 días (1 caso). Las hembras suelen permanecer quietas en los posaderos, aunque algunas veces cambian de posición. Las 6 hembras marcadas durante este proceso se movían de forma aleatoria, sin competir aparentemente por los posaderos.

Generalmente suele haber un solo macho (media = 1,2; SE=0,15) realizando cópulas en cada nido, en general el mismo macho copula con todas las hembras que salen del nido, y no se cambian de hormiguero, puesto que nunca hemos encontrado un macho marcado que llegara a otro nido. En tres ocasiones en que pudimos observar el comportamiento de dos machos juntos cuando había hembras dispuestas a aparearse nunca vimos luchas entre ellos (Tabla 3). Uno de los machos suele tener una actitud prevalente manteniéndose más activo y acercándose más rápidamente a las hembras, mientras que el otro adopta una actitud más pasiva. Este último suele ser un macho que lleva más de un día copulando y acaba siendo depredado con cierta frecuencia. Hay que destacar la gran presión que ejercen los depredadores sobre los machos, especialmente arañas y otras hormigas, incluida la especie hospedadora. Sin embargo debido al bajo número de datos los resultados no son significativos.

Tabla 3. Casos en que se encontraron dos machos apareándose en el mismo nido

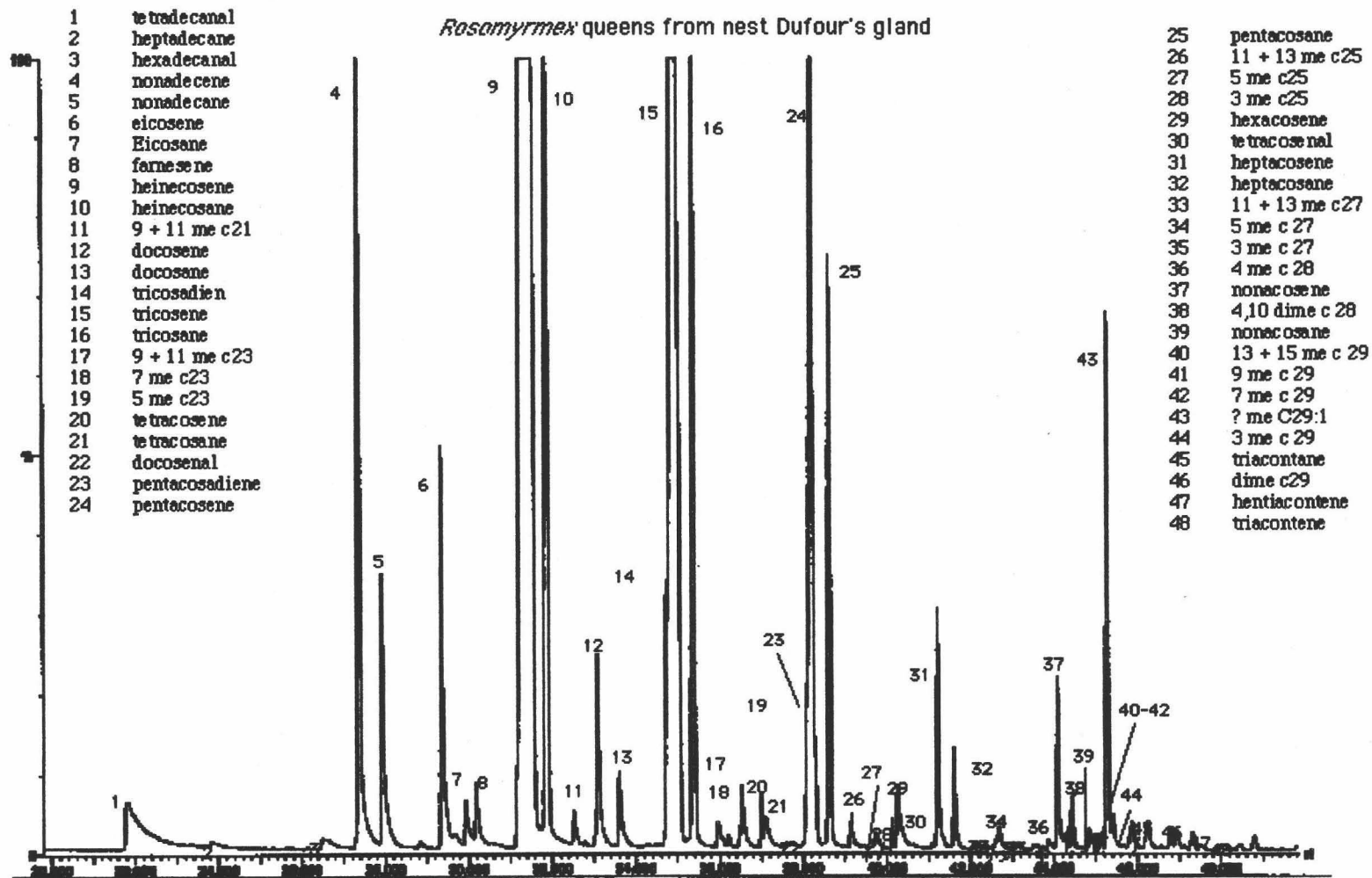
fecha	nido	machos	nº cópulas	días supervivencia	depredado
30/7/93	HR3	a	6	2	araña
		b	1	1	araña
2/8/97	HR15	a	1	2	araña
		b	3	1	-
8/8/97	HR15	a	2	2	-
		b	3	1	-

Las 12 hembras fecundadas seguidas después de la fase de dispersión (Tabla 4), perdieron sus alas en una media de 11 min (SE = 2,6; n=5), ayudándose con el gatro. Únicamente 4 hembras localizaron un hormiguero, llegaron a él en un tiempo variable, entre 43 min y 2h 35 min (entre las 17:30 y las 20:05), entrando sin alterar externamente la actividad de las obreras natales de esos hormigueros, con lo que se daría inicio al proceso de usurpación del nido. En *P. longiseta* este proceso plantea de principio una dificultad añadida, puesto que es frecuente la poliginia en estos nidos. En un nido poligínico de *P. longiseta* que desenterramos con 8 reinas, encontramos en una cámara lateral una reina de *R. minuchae* con una veintena de obreras de *P. longiseta* cuidando la prole perteneciente a la reina *R. minuchae*, mientras que el resto del hormiguero funcionaba de una forma aparentemente normal.

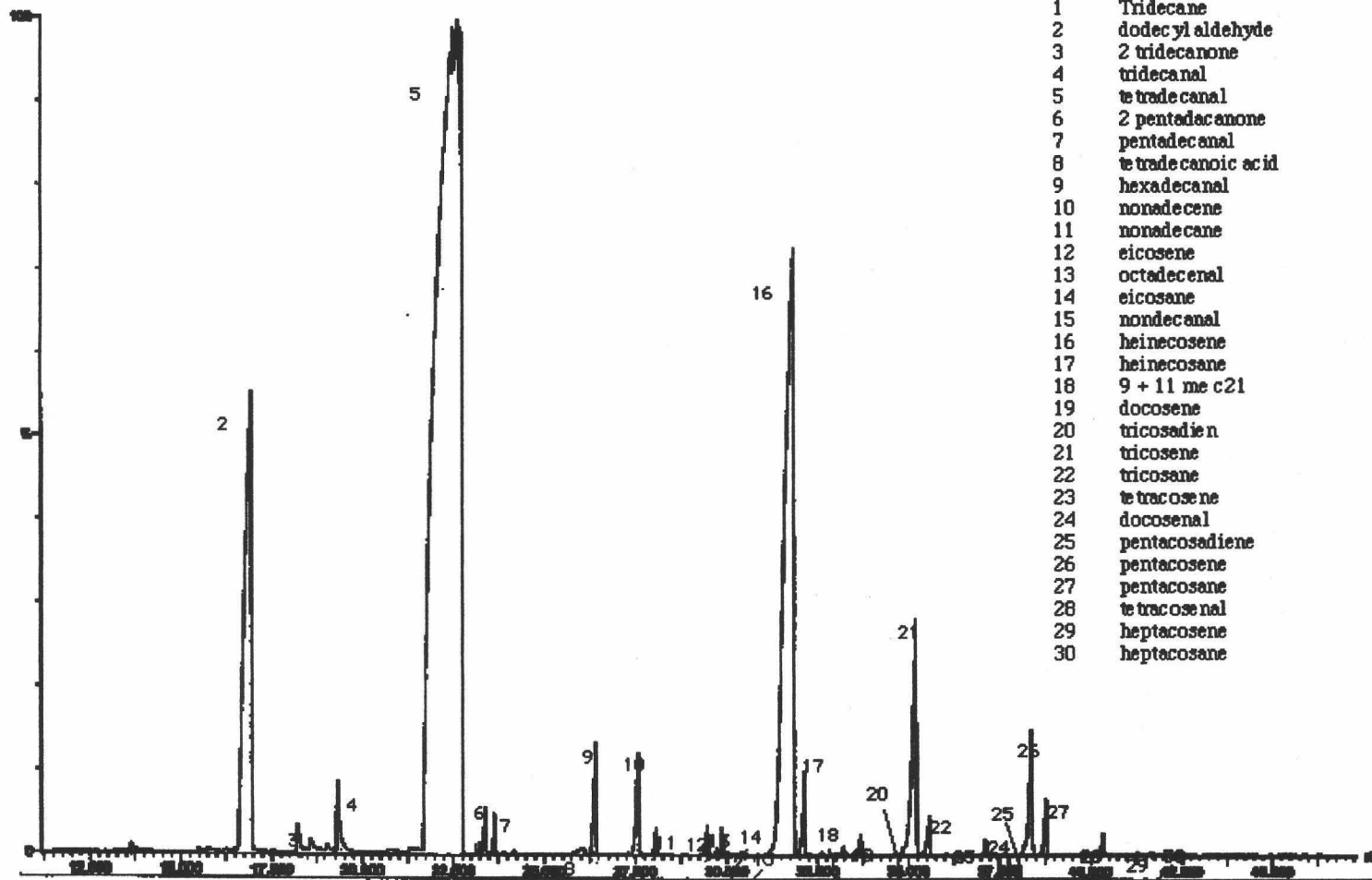
Tabla 4. Hembras fundadoras seguidas durante la localización de hormigueros hospedadores para la usurpación.

Hembra nº	hora de salida	pérdida de alas	localización de nido	observaciones
1	16:45	16:50	17:30	hembra entra
2	16:45	-	19:20	hembra entra
3	18:00	-	-	18:20 perdida
4	16:29	-	-	16:45 inactiva
5	17:00	17:18	-	perdida
6	18:21	-	-	18:29 perdida
7	17:13	-	-	17:36 perdida en entorno h8q
8	18:15	18:29	20:05	hembra entra
9	17:32	17:45	-	18:55 depredada lagartija
10	17:23	17:28	-	19:30 perdida
11	17:39	sin alas	18:22	hembra entra
12	17:00	-	-	20:00 perdida

El contenido de la glándula de Dufour de las hembras vírgenes y fecundadas es similar y detalles cualitativos y cuantitativos sobre su composición pueden encontrarse en la figura 3. Sin embargo, como puede verse en las figuras 3 y 4, el contenido de la glándula de Dufour es muy diferente en las hembras antes de la usurpación (vírgenes o fecundadas) que en las reinas establecidas. En las primeras la sustancia más abundante es tetradecanal, un aldehído tóxico de 14 carbonos, mientras que es prácticamente inexistente en las reinas de *R. minuchae*, con una glándula de Dufour reducida, que ya han usurpado un nido y se han instalado en él.



Rasomyrmex virgin queen Dufor's gland



4. DISCUSIÓN

Los nidos de *R. minuchae* que producen sexuales son muy escasos, lo que queda comprobado por la inexistencia de éstos durante los años 1995 y 96 en los nidos controlados, el bajo porcentaje de hormigueros que produjeron sexuales durante los años 1997-98 y que sólo 3 de los 7 hormigueros desenterrados tuvieran sexuales. La producción de sexuales en cada nido es pequeña (10-17 sexuales por nido desenterrado). Machos y hembras pueden producirse en el mismo hormiguero y la proporción de hembras es mayor que la de machos. El dimorfismo sexual no es muy acusado, lo que implica que la inversión en la producción de cada sexo es parecida. Una proporción de sexos con mayoría de hembras implica la actuación de las obreras esclavistas en el control de la proporción de sexos, a pesar de que éstas no se ocupan del cuidado de la progenie, en contra de la predicción de la teoría de Triver & Hare (1976) para las especies esclavistas de hormigas. Existe la posibilidad de que las obreras esclavas también puedan producir machos, lo que quizás haga que las obreras parásitas revisen la producción de sexuales del hormiguero y puedan actuar sobre ella.

El único caso en que toda la producción de sexuales fue de machos se dio en el único hormiguero que desenterramos en el que no había reina, esto nos hace considerar que las obreras no son estériles en ausencia de la reina.

El apareamiento entre hermanos se impide por la separación de la hora de emergencia de machos y hembras, y fundamentalmente porque los machos no copulan hasta que no han volado, como ya ha sido constatado en otros casos de formícidos (Bourke et al 1988).

Debido al escaso número de sexuales y en concreto de machos, no sería ventajoso utilizar un método azaroso de apareamiento como los vuelos nupciales, ya que implicaría que muchas hembras se quedarían sin copular, lo que supondría una pérdida de energía, traducida en disminución de éxito reproductivo para el hormiguero. En este contexto de escasez de machos sería seleccionado rápidamente un sistema de apareamiento que asegurara a las

hembras la localización de suficientes machos y, es evidente que aquellas hembras que desarrollaran la capacidad de atraer machos y aquellos machos capaces de efectuar cópulas múltiples con el mayor número posible de hembras, dejarían una mayor cantidad de descendencia siempre que estos caracteres fuesen heredables, con lo que estas adaptaciones se seleccionarían rápidamente. Efectivamente los machos de *R. minuchae* pueden copular varias veces, con lo que implica de posibilidad de reparto de los espermatozoides que contienen en la vesícula seminal o capacidad de producir espermatogénesis en fase adulta, y además las hembras atraen, probablemente con feromonas sexuales, a los machos, ya que durante el periodo de cópulas el macho es capaz de diferenciar a distancia una hembra fecundada, ante las que no reacciona, de una hembra vírgen, a la que se dirige inmediatamente para copular con ella, lo que indica que hay alguna característica intrínseca a ellas que el macho puede detectar a distancia. La supuesta feromona de atracción sexual no debe sintetizarse en la glándula de Dufour, como ocurre en otros géneros de la tribu Formicini (Walter et al 1993), puesto que en el análisis de productos químicos contenidos en esta glándula, las hembras vírgenes y fecundadas no presentan ninguna diferencia cualitativa ni cuantitativa, por lo que debe ser buscada en la secreción de otras glándulas.

A pesar de que este sistema de apareamiento debe ser ventajoso para una especie con una proporción de machos muy sesgada, no es totalmente eficaz en el caso de *R. minuchae*, ya que hay nidos con hembras de llamada que no atraen machos, cuando hay evidencias de que éstos están emergiendo de nidos situados a unos cientos de metros. Existe la posibilidad de que las condiciones abióticas en las que se emite la feromona de llamada sexual (altas temperaturas y baja humedad ambiental) afecten su efectividad, como ocurre con otras señales químicas en formícidos (Ruano et al 1999).

Aunque con cierta frecuencia quedan en el exterior del nido hembras vírgenes una vez transcurrido el periodo de apareamiento (alrededor de las 15 h), éstas regresan a su nido. En otros insectos la estrategia de acortar los periodos de búsqueda de apareamiento por parte de la hembra les permite estimular las interacciones competitivas entre los machos, de manera que el propietario de un territorio haya tenido que defenderlo ante otros machos antes

de aparearse con la hembra (Thornhill & Alcock 1983). Sin embargo los machos de formícidos no están bien dotados para la lucha, ya que sus mandíbulas son muy pequeñas, constituyendo la ausencia de competencia por las hembras uno de los problemas para la aplicación de la teoría de la selección sexual a las hormigas (Bourke & Franks 1995). *R. minuchae* no es una excepción en este tema, ya que en los casos en que había dos machos cerca del mismo hormiguero productor de hembras no hemos obtenido evidencias de lucha por las hembras entre ellos. Típicamente se considera que las hembras de hormigas no realizan selección del macho puesto que además éste no posee adaptaciones especiales para demostrar su buena calidad (Starr 1984), constituyendo éste otro de los problemas para la aplicación en formícidos de la teoría de selección sexual.

En un caso pudimos observar un macho de tamaño anormalmente pequeño que copuló con 19 hembras, a pesar de tener dificultades morfológicas por su tamaño para llevar a cabo los apareamientos. Sin embargo durante el segundo día de cópulas fué rechazado en 16 ocasiones, no sólo por las hembras, sino que también algunas obreras de *R. minuchae* lo apartaban de la entrada del nido. Esto quiere decir que las hembras de *R. minuchae* tienen capacidad de rechazar al macho, pero seguramente todo macho capaz de volar, detectar un nido con hembras en actitud de llamada y soportar la presión de los depredadores, es suficientemente vigoroso y considerado apto para el apareamiento. Existe la posibilidad de que las hembras vírgenes de *R. minuchae* adopten la estrategia de acortar las estancias fuera del hormiguero para asegurarse el apareamiento con un macho en perfectas condiciones físicas (recién emergido o que haya podido sobrevivir a las condiciones abióticas y depredadores durante un día, y con su vesícula seminal en buenas condiciones).

Todas las hembras marcadas previamente a la cópula se aparearon una única vez y las hembras capturadas anteriormente a la fase de cópulas fueron siempre vírgenes, por lo que descartamos la posibilidad de cópulas múltiples por parte de las hembras.

Tampoco ha sido registrado ningún tipo de competencia entre hembras por el macho, ni por los posaderos, ni siquiera en los casos en que había gran cantidad de ellas en actitud de llamada sexual.

Con respecto al comportamiento diferencial de las hembras vírgenes y fecundadas, podemos concluir que es independiente del momento del día y otros posibles factores relacionados (factores abióticos). Las hembras vírgenes que no han copulado vuelven a su nido, tanto tras el periodo de cópula como durante la fase de dispersión, mientras que las hembras fecundadas, inmediatamente después de la cópula, también vuelven a su nido y no inician inmediatamente la búsqueda del nido hospedador. Este comportamiento de las hembras recién fecundadas es habitual en especies que habitan en medios extremos o de hábitats muy parcheados, cuyas nuevas reinas fundadoras tienen pocas posibilidades de buscar un lugar adecuado para iniciar su hormiguero, y normalmente está asociado con sociedades poligínicas. Sin embargo los nidos de *R. minuchae* son monogínicos, por lo que las hembras recién apareadas que vuelven al nido no son nunca adoptadas.

Cuando hemos liberado hembras fecundadas aisladas desde la fase de cópulas previa, durante la siguiente fase de cópulas o de dispersión, siempre han presentado un comportamiento normal de búsqueda de nido hospedador para usurpar. Este hecho, nos hace pensar que, cuando tras la cópula regresan a su hormiguero, no se les dedica en éste una atención especial, y únicamente quizás encuentren refugio contra la temperatura extrema del suelo, que se produce justo después del periodo de cópulas, o contra depredadores como *Cataglyphis* que están muy activas a altas temperaturas (ver Cap. 3). Otra explicación posible es que este momento de máximas temperaturas coincida con el momento de más actividad de los nidos de *P. longiseta* (ver Cap. 4), con lo que puede ser ventajoso para la reina usurpadora intentar la entrada en los nidos hospedadores cuando la temperatura es menor y también la actividad externa, para tener menos posibilidades de ser detectada. Por otro lado es conocido que la reducción de 10 o 15° C en la temperatura facilita la adopción de reinas extrañas coespecíficas en otras especies (Hölldobler & Wilson 1990), por lo que este hecho quizás también podría aplicarse al caso de la adopción de hembras usurpadoras en *P. longiseta*.

Durante el periodo de reposo el macho no reacciona ante hembras vírgenes, lo que indica que esta fase puede estar relacionada con la reposición de

la condición física del macho, apareciendo una sincronía en el comportamiento de las hembras (en este periodo no salen hembras vírgenes, sólo hembras fecundadas).

La usurpación del nido hospedador se produce en solitario por la hembra, que no aprovecha las razzias organizadas por su nido como ha sido descrito en algunos casos para *Polyergus* (Mori et al 1991, Hasegawa & Yamaguchi 1994). La presencia de tetradecanal, sustancia tóxica muy abundante en la glandula de Dufour de las hembras de *R. minuchae* antes de la fundación del nuevo hormiguero, debe estar relacionada con el proceso de usurpación mediante el cual la hembra de la especie parásita se introduce en un nido hospedador. Este compuesto tóxico debe tener caracter disuasorio y puede convertir a la hembra usurpadora en un objeto repelente, facilitando su entrada en el nido hospedador. Después de la usurpación el patrón químico de la hembra de *R. minuchae* es totalmente diferente al de las hembras antes de la usurpación, se degenera su glándula de Dufour y desaparece el tetradecanal de su contenido.

El hallazgo de una hembra de *R. minuchae* dentro de un hormiguero poligínico de *P. longiseta* en el que permanecían reinas de esta especie vivas, abre muchos interrogantes, tanto sobre la estructura y funcionamiento de los hormigueros de *P. longiseta*, como sobre el proceso de usurpación en hormigueros poligínicos. Existe la posibilidad de que la reina usurpadora pueda entrar en un hormiguero poligínico en el que se haga con una pequeña parte de la población constituyendo prácticamente un hormiguero independiente. Esto sería beneficioso, puesto que la muerte de las próximas reinas y la esclavización de las obreras ya serían llevadas a cabo por las obreras de *R. minuchae*, que realizarían las primeras razzias dentro de su propio hormiguero. Evidencias similares han sido apuntadas recientemente por Topoff (2000) para *Polyergus*.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Allies, A., A. Bourke & N. Franks. 1986. Propaganda substances in the cuckoo ant *Leptothorax kutteri* and the slave-maker *Harpagoxenus sublaevis*. J. chem. Ecol 12:1285-1293

- Billen, J. & E.D. Morgan. 1998. Pheromone communication in Social Insects: Sources and Secretions. In: Pheromones communications in Social Insects. Ed. By R.K. Vander Meer, M.D. Breed, K.E. Espelie y M.L. Winston. Westview Press, 3-33
- Brian, M.V. 1983. Social Insects: Ecology and Behavioural Biology. Chapman and Hall, London.
- Bourke, A.F.G. & N.R. Franks. 1995. Social Evolution in Ants. Princeton University Press, New Jersey. 529
- Bourke, A.F.G. & J. Heinze. 1994. The ecology of communal breeding: the case of multiple-queen leptothoracine ants. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 345: 359-372
- Bourke, A.F.G., T.M. Van der Have & N.R. Franks. 1988. Sex ratio determination and worker reproduction in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. Behav. Ecol. Sociobiol. 23: 233-245
- Buschinger & Alloway 1979. Sexual behaviour in the slave-making Ant, *Harpagoxenus canadensis* M.R. Smith, and sexual Pheromone Experiments with *H. canadensis*, *H. americanus* (Emery), and *H. sublaevis* (Nylander) (Hymenoptera; Formicidae). Z. Tierpsychol, 49: 113-119
- Fukumoto, Y., T. Abe & A. Taki. 1989. A novel form of colony organization in the queenless ant *Diacamma rugosum*. Physiology and Ecology Japan, 26: 55-61
- Hasegawa, E. & T. Yamaguchi, 1994. Raiding behavior of the Japanese slave-making ant *Polyergus samurai*. Insectes Soc. 41: 279-289
- Heinze, J. & B. Hölldobler. 1993. Fighting for a harem of queens: Physiology of reproduction in *Cardiocondyla* male ants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 90: 8412-8414
- Hölldobler, B. 1976. The behavioural ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera: Formicidae: Pogonomyrmex). Behavioral Ecology and Sociobiology 1: 405-423
- Hölldobler, B. & S. H. Bartz. 1985. Sociobiology of reproduction in ants. In: B. Hölldobler & M. Lindauer (Eds.). Experimental Behavioral Ecology, pp 237-257. G. Fischer Verlag. Stuttgart
- Hölldobler, B. & C.P. Haskins. 1977. Sexual calling behavior in primitive ants. Science 195: 793-794
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1990. The Ants. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 732 p.
- Lenoir, A., D. Fresneau, C. Errard & A. Hefetz. 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: C. Detrain et al (Eds.) Information Processing in Social Insects. pp 219-237. Birkhäuser Verlag. Basel
- Mori, A., D.A. Grasso & F. Le Moli. 1991. Eco-ethological study on raiding behaviour of the European amazon ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). Ethology 88: 46-62.
- Nonacs, P. 1986. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. Quarterly Review of Biology 61:1-21
- Peeters, C. 1991. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. Biol. J. Linn. Soc. 44: 141-152
- Ruano, F., A. Tinaut & J.J. Soler. (en prensa). Individual foraging in ants: a response to high surface temperatures?. Behavioral Ecology.
- Starr C.K. 1984. Sperm competition, kinship and sociality in the aculeate Hymenoptera. In: R.L. Smith (ed.). Sperm competition and the Evolution of Animal Mating Systems, pp 427-464. Academic Press, Orlando

- Sudd, J.H. 1967. An Introduction to the Behaviour of Ants. Edward Arnold Publ. Ltd. London
- Thornhill, R. & J. Alcock. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard University Press. Cambridge MA. 547 p
- Tinaut, A., F. Ruano & I. Fernandez-Escudero. 1994. Descripción del macho del género *Rossomyrmex* Arnoldi, 1928 (Hymenoptera, Formicidae). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*. 11: 347-351
- Topoff, H. 2000. Reinas que capturan esclavas. *Investigación y Ciencia* 281: 54-61
- Topoff, H., S. Cover, L. Greenberg, L. Goodloe & P. Sherman. 1988. Colony founding by queens of the obligatory slave-making ant *Polyergus breviceps*: the role of the Dufour's gland. *Ethology* 78: 209-218
- Vander Meer, R.K. & L.E. Alonso. 1998. Pheromone Directed Behavior in Ants pp 159-192. In: Vander Meer et al (Eds). *Pheromone Communication in Social Insects. Ants, Wasps, Bees and Termites.. Westview Press Boulder CO*
- Vander Meer, R.K. & L. Morel. 1998. Nestmate recognition in ants. pp 79-103. In: Vander Meer et al (Eds). *Pheromone Communication in Social Insects. Ants, Wasps, Bees and Termites.. Westview Press Boulder CO*
- Walter, F., D.J.C. Fletcher, D. Chautems, D. Cherix, L. Keller, W. Francke, W. Fortelius, R. Rosengren & E.L. Vargo. 1993. Identification of the sex pheromone of an anta, *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Naturwissenschaften* 80:30-34

XI. CONCLUSIÓN

Basándonos en los resultados obtenidos en este estudio, como son:

1. El ritmo estacional de *Rossomyrmex minuchae* es muy corto y centrado en los meses de verano (julio y agosto).
2. El ritmo diario de actividad es diurno, ocupando las horas centrales del día, y con un pequeño descenso en la actividad entre las 5-16 h.
3. Se trata del único género esclavista conocido que realiza el reclutamiento previo al asalto mediante transporte de adultos, no utilizando ningún tipo de feromona durante éste.
4. *R. minuchae* realiza una media de alrededor de 2 nidos /año, muy inferior al de los géneros esclavistas próximos.
5. El saqueo del nido hospedador se extiende en el tiempo durante varios días.
6. Los nidos hospedadores son seleccionados según la distancia y la pendiente existentes entre el nido parásito y el hospedador.
7. En cuanto al sistema de apareamiento, las cópulas se producen en tierra, las hembras parecen producir una feromona de llamada sexual, el macho puede copular repetidas veces con distintas hembras (poliginia), mientras que cada hembra realiza un único apareamiento, tras el cual vuelven al nido. Después del periodo de apareamiento el macho queda inactivo, e incapaz de reaccionar ante hembras vírgenes. Unas horas más tarde las hembras recién fecundadas abandonan el nido volando para localizar e invadir en solitario un nido hospedador, en el que entran sin aparente resistencia.

Todas estas características biológicas diferencian a *R. minuchae* de todas las especies esclavistas conocidas, incluida la más próxima a ella: *Polyergus*. Ambos géneros se incluyen dentro de la tribu *Formicini*, y clásicamente se consideraron muy próximos. Sin embargo, basándonos en los caracteres biológicos y comportamentales aportados en nuestro estudio, podemos concluir que son géneros alejados filogenéticamente y por tanto, que el parasitismo social es polifilético dentro de la tribu *Formicini*.

APÉNDICE 1.

Actividad en 5 nidos de *R. minuchae* durante 1995. (Ta: temperatura ambiente; Ts: temperatura del suelo; Ha: humedad ambiente; Hs: humedad del suelo; nido R: nido de *R. minuchae*; R: obreras de *R. minuchae* que entran y salen en 10 min; P: obreras de *P. longiseta* que entran y salen en 10 min)

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
21/ 6/1995	15:00	21,1	23,10	45,7	44,5	HR5	8	0	exploración
	15:30	25,4	26,00	36,7	39,1	HR5	4	0	exploración
	16:00	25,3	26,60	33,4	30,5	HR5	4	0	exploración
	17:00	•	•	•	•	HR5	32	0	asalto
	18:00	26,3	31,30	31,3	27,8	HR5	4	0	asalto
	19:00	•	•	•	•	HR5	0	2	inactividad
22/ 6/1995	15:00	•	•	•	•	HR5	14	•	entran-salen
	16:00	•	•	•	•	HR5	0	4	inactividad
	17:00	26,7	30,10	28,9	22,0	HR5	18	0	entran-salen
	18:00	•	•	•	•	HR5	78	0	asalto
	19:00	•	•	•	•	HR5	52	0	saqueo
	20:00	27,0	29,00	23,0	19,9	HR5	16	0	saqueo
23/ 6/1995	15:00	26,4	30,90	21,9	19,0	HR5	2	0	entran-salen
	16:00	•	•	•	•	HR5	34	0	saqueo
	17:00	•	•	•	•	HR5	24	0	saqueo
	18:00	25,3	30,10	21,5	16,2	HR5	28	0	saqueo
	19:00	25,0	26,70	23,7	18,6	HR5	2	0	saqueo
	19:30	25,1	27,60	24,0	19,0	HR7	16	4	asalto
24/ 6/1995	16:00	22,2	26,00	44,5	31,0	HR7	16	0	saqueo
	17:00	18,9	21,70	49,5	42,4	•	0	0	inactividad
	14:00	9,7	•	90,0	•	HR5	0	0	inactividad
25/ 6/1995	15:00	12,1	•	93,0	•	HR5	0	0	inactividad
26/ 6/1995	15:00	12,1	•	93,0	•	HR5	0	0	inactividad
27/ 6/1995	15:00	17,2	18,10	64,0	69,0	•	0	0	inactividad
	16:00	19,5	19,50	54,0	68,5	•	•	0	inactividad
	14:00	16,5	19,50	73,0	74,0	HR7	4	4	saqueo
28/ 6/1995	15:00	17,7	20,20	71,2	70,3	HR4	0	2	inactividad
						HR7	2	8	saqueo
	16:00	21,4	21,30	58,5	61,0	HR7	14	0	saqueo
29/ 6/1995	17:00	18,6	20,20	62,5	66,7	HR7	8	•	saqueo
	18:00	16,9	18,50	67,1	72,9	•	•	•	inactividad
	13:00	19,5	20,50	59,5	63,5	•	•	0	inactividad
	14:00	22,6	22,60	47,0	49,5	HR5	0	2	inactividad
						HR4	0	16	inactividad
	16:00	20,4	23,60	43,3	52,4	•	•	•	inactividad
30/ 6/1995	14:00	27,8	30,30	43,3	36,0	HR7	4	40	entran-salen
						HR4	0	10	inactividad
						HR1	0	8	inactividad
	17:00	•	•	•	•	HR4	0	14	inactividad
2/ 7/1995						HR1	0	6	inactividad
	12:00	13,4	14,60	69,0	71,8	•	•	•	inactividad

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
	14:00	20,2	23,30	52,6	48,3	HR1	0	2	inactividad
	15:00	15,8	20,60	55,9	45,8	HR1	0	2	inactividad
						HR7	0	18	inactividad
						HR4	0	18	inactividad
8/ 7/1995	13:00	21,0	23,30	47,2	38,1	HR1	0	2	inactividad
						HR5	0	6	inactividad
						HR7	4	14	entran-salen
	14:00	21,4	23,60	45,6	39,8	HR4	0	12	inactividad
						HR5	14	0	exploración
	15:00	19,1	23,50	48,2	40,7	HR1	2	0	exploración
						HR5	6	0	exploración
	16:00	•	•	•	•	HR7	0	18	inactividad
						HR5	16	0	asalto
	17:00	20,1	24,60	49,2	37,8	HR4	0	24	inactividad
						HR5	22	0	asalto
						HR7	0	4	inactividad
9/ 7/1995	13:00	16,9	21,20	67,9	50,8	•	0	0	inactividad
	15:00	17,5	22,10	49,8	47,6	HR7	24	0	saqueo
	17:00	19,2	21,90	53,3	45,6	HR7	58	0	saqueo
	18:00	20,0	21,60	48,0	49,8	HR7	8	0	saqueo
	19:00	•	•	•	•	•	0	0	inactividad
10/ 7/1995	13:00	19,4	19,10	66,5	62,7	HR7	18	0	saqueo
	14:00	16,5	19,20	63,9	57,7	HR5	0	6	inactividad
						HR7	18	0	saqueo
	15:00	19,5	23,20	57,0	48,4	HR7	14	0	saqueo
						HR5	0	6	inactividad
						HR1	0	4	inactividad
	16:00	21,0	24,40	49,3	37,2	HR5	0	4	inactividad
						HR4	0	22	inactividad
	17:00	23,5	27,20	41,5	33,2	HR7	22	0	saqueo
						HR5	0	2	inactividad
	18:00	23,0	24,40	45,0	35,8	HR7	2	0	entran-salen
	18:30	20,0	21,40	56,5	44,0	•	•	•	inactividad
11/ 7/1995	13:00	20,5	23,90	56,5	44,0	•	0	0	inactividad
	14:00	23,3	25,50	49,0	40,3	HR5	2	0	exploración
	15:00	21,3	27,80	49,1	35,6	HR5	8	0	exploración
	16:00	21,9	24,00	47,8	41,0	•	•	0	inactividad
	17:00	23,8	25,50	37,1	33,5	•	•	0	inactividad
	18:00	27,2	31,70	30,0	29,0	•	•	0	inactividad
12/ 7/1995	15:00	23,4	26,00	25,0	23,0	HR4	4	14	exploración
						HR5	34	0	saqueo
	16:00	25,5	27,80	23,4	21,6	HR4	2	0	exploración
						HR5	30	0	saqueo
	17:00	•	•	•	•	HR4	2	0	exploración
	18:00	26,9	34,50	21,2	14,9	HR8	8	30	asalto
						HR7	0	16	inactividad
						HR4	0	16	inactividad
	19:00	24,7	27,00	21,8	19,9	HR8	70	•	saqueo
	20:00	21,9	26,30	24,5	19,5	HR8	64	•	saqueo
						HR8	18	•	saqueo

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
13/ 7/1995	21:00	20,3	21,60	25,6	26,1	•	•	•	inactividad
	14:00					HR8	8	0	saqueo
						HR4	0	2	inactividad
						HR5	30	0	saqueo
	16:00	21,8	32,80	34,2	20,2	HR1	4	6	exploración
						HR8	4	14	entran-salen
						HR4	0	6	inactividad
	17:00	25,2	28,40	32,0	25,0	HR1	0	2	inactividad
						HR4	6	6	exploración
	18:00	23,6	28,20	28,5	22,8	HR4	2	22	exploración
14/ 7/1995	19:00	26,2	28,10	26,7	23,6	HR5	12	8	saqueo
						HR7	0	6	inactividad
	12:00	24,2	26,10	40,7	31,1	HR1	0	4	inactividad
						•	•	0	inactividad
	13:00	27,7	29,00	32,5	27,0	HR5	18	0	saqueo
						HR7	4	16	inactividad
						HR4	30	8	exploración
	14:00	23,6	27,30	38,0	32,0	HR5	6	6	saqueo
						HR7	0	10	inactividad
						HR4	26	8	exploración
HR4						18	12	exploración	
15:00	25,1	27,50	41,0	30,0	HR4	18	12	exploración	
16:00	27,5	29,60	29,4	26,0	HR5	2	4	entran-salen	
					HR7	20	12	exploración	
15/ 7/1995	17:00	28,3	29,00	22,3	20,0	HR4	0	22	inactividad
						HR4	4	22	asalto
	18:00	27,0	29,00	27,0	17,8	HR7	34	0	exploración
						HR7	2	0	exploración
	19:00	27,0	29,00	20,3	17,8	HR4	40	0	asalto
						HR1	0	2	inactividad
	11:00	25,0	27,10	29,6	25,2	•	•	0	inactividad
						HR5	0	28	inactividad
	12:00	22,3	26,00	27,5	23,3	HR4	20	12	exploración
	13:00	22,3	26,00	27,5	23,3	HR4	20	12	exploración
HR1						4	2	exploración	
14:00	24,0	28,60	22,6	20,0	HR5	30	4	saqueo	
					HR7	0	4	inactividad	
					HR4	74	0	asalto	
					HR4	74	0	asalto	
15:00	26,3	30,70	22,7	17,6	HR5	2	0	entran-salen	
					HR4	74	0	asalto	
16:00	31,5	28,80	22,2	22,2	HR8	0	4	inactividad	
					HR7	0	16	inactividad	
					HR5	2	2	saqueo	
					HR1	0	6	inactividad	
17:00	28,0	28,80	22,4	20,6	HR4	12	0	entran-salen	
					HR4	26	0	saqueo	
					HR8	4	4	entran-salen	
					HR7	0	10	inactividad	
18:00	27,5	32,40	19,4	16,8	HR5	32	0	saqueo	
					HR1	0	4	inactividad	
					HR7	24	2	exploración	
					HR4	40	0	saqueo	

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
16/ 7/1995	19:00	18,0	30,40	19,5	17,0	HR5	4	0	entran-salen
						HR7	0	12	inactividad
						HR4	10	0	entran-salen
	12:00	22,1	25,80	25,5	23,9	HR7	0	16	inactividad
	13:00	23,1	29,10	24,5	19,2	HR8	20	2	exploración
						HR7	0	60	inactividad
						HR1	0	2	inactividad
	14:00	24,3	30,40	22,9	16,2	HR8	14	2	exploración
						HR7	0	4	inactividad
	15:00	24,9	32,70	21,6	15,9	HR1	0	4	inactividad
						HR8	0	2	inactividad
						HR4	0	6	inactividad
	16:00	25,2	35,20	20,7	12,9	HR4	0	16	inactividad
						HR7	0	4	inactividad
						HR8	0	2	inactividad
	17:00	26,8	33,60	21,2	14,4	HR4	0	18	inactividad
						HR8	16	0	exploración
	18:00	27,5	32,40	20,1	15,2	HR8	26	4	exploración
	19:00	26,8	30,70	20,1	16,1	HR4	0	18	inactividad
					HR8	4	6	exploración	
					HR7	12	0	asalto	
20:00	•	•	•	•	HR7	36	0	asalto	
21:00	24,9	28,10	23,0	19,4	•	•	0	inactividad	
17/ 7/1995	13:00	25,8	28,20	27,5	22,9	HR4	0	2	inactividad
					HR8	46	0	entran-salen	
					HR1	28	4	exploración	
					HR7	12	10	exploración	
14:00	25,9	32,20	24,1	19,9	HR4	22	12	exploración	
					HR1	0	8	inactividad	
					HR8	•	6	inactividad	
15:00	28,1	34,20	21,6	17,8	HR4	8	12	entran-salen	
					HR8	0	6	inactividad	
16:00	30,1	33,00	22,5	17,2	HR1	2	2	exploración	
					HR4	0	22	inactividad	
17:00	28,9	34,80	21,6	17,1	HR1	26	4	exploración	
					HR4	8	10	exploración	
18:00	28,2	34,90	21,1	14,5	HR1	2	0	exploración	
					HR8	14	0	exploración	
					HR7	20	2	entran-salen	
19:00	27,9	31,60	22,7	16,9	HR7	22	0	saqueo	
					HR8	6	2	exploración	
20:00	•	•	•	•	HR7	46	0	saqueo	
21:00	25,1	28,40	22,6	22,2	•	•	0	inactividad	
18/ 7/1995	12:00	24,6	29,20	26,4	21,5	HR8	26	0	exploración
					HR7	34	0	saqueo	
13:00	27,4	32,90	22,3	19,9	HR8	4	0	exploración	
					HR7	46	0	saqueo	
14:00	27,5	33,80	22,8	16,8	HR1	48	0	entran-salen	
					HR8	4	4	exploración	
					HR4	4	0	exploración	

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
19/ 7/1995	15:00	29,4	39,40	21,3	13,4	HR7	2	0	saqueo
						HR1	8	6	exploración
						HR4	0	20	inactividad
	16:00	38,7	31,80	19,6	18,1	HR4	4	14	exploración
						HR4	8	18	exploración
	17:00	30,0	38,10	20,8	13,6	HR4	8	18	exploración
						HR1	2	0	exploración
						HR8	0	2	inactividad
						HR1	12	2	exploración
						HR4	2	8	exploración
	18:00	29,8	35,40	18,6	14,0	HR8	30	2	exploración
						HR7	4	0	saqueo
						HR7	42	0	saqueo
						HR8	8	6	exploración
						HR4	2	0	exploración
	19:00	30,2	35,20	18,1	15,9	HR4	4	0	saqueo
						HR7	6	0	saqueo
						HR7	14	0	saqueo
						HR8	2	0	asalto
						HR7	6	0	saqueo
HR7						6	0	saqueo	
HR8						2	0	entran-salen	
HR4						0	12	inactividad	
HR8						16	0	asalto	
HR7						22	•	saqueo	
20/ 7/1995	20:00	29,9	33,40	18,0	18,2	•	•	0	inactividad
						HR7	6	0	saqueo
						HR8	44	0	asalto
						HR8	18	0	asalto
						HR7	4	0	saqueo
						HR4	14	0	exploración
						HR1	0	2	inactividad
						HR4	8	10	exploración
						HR8	0	6	inactividad
						HR7	4	0	saqueo
14:00	30,5	35,20	18,5	14,4	HR4	14	6	exploración	
					HR1	44	4	exploración	
					HR1	10	0	asalto	
					HR4	6	6	exploración	
					HR1	14	0	asalto	
15:00	30,3	36,10	15,5	12,4	HR8	46	0	saqueo	
					HR7	18	0	saqueo	
					HR4	34	0	asalto	
					HR7	18	0	saqueo	
					HR4	34	0	asalto	
16:00	29,5	33,40	15,2	12,1	HR7	4	0	saqueo	
					HR4	14	6	exploración	
					HR1	44	4	exploración	
					HR1	10	0	asalto	
					HR4	6	6	exploración	
17:00	29,4	35,80	15,1	11,8	HR1	14	0	asalto	
					HR8	46	0	saqueo	
					HR7	18	0	saqueo	
					HR4	34	0	asalto	
					HR1	4	0	entran-salen	
18:00	29,2	33,60	12,6	15,8	HR7	8	0	saqueo	
					HR7	8	0	saqueo	
19:00	29,2	33,10	15,8	13,3	HR1	4	0	entran-salen	
					HR7	8	0	saqueo	

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
21/ 7/1995	20:00	27,9	29,40	17,9	16,9	•	•	0	inactividad
	11:00	26,1	27,60	20,3	19,0	•	•	0	inactividad
	12:00	26,5	27,20	18,6	19,3	HR1	4	0	entran-salen
						HR4	2	0	asalto
	13:00	27,5	29,50	17,8	18,2	HR4	4	0	asalto
	14:00	29,5	32,30	18,4	16,8	HR4	48	0	asalto
	15:00	29,6	34,30	15,4	12,2	HR4	2	0	entran-salen
	16:00	30,2	34,40	14,0	9,0	HR5	6	0	exploración
						HR4	26	0	saqueo
	17:00	31,9	34,70	13,1	10,8	HR1	0	14	inactividad
						HR1	36	4	saqueo
	18:00	31,0	33,30	13,5	11,9	HR1	36	4	saqueo
						HR4	86	4	saqueo
	19:00	30,4	33,20	14,9	12,5	HR4	86	4	saqueo
HR1						0	2	inactividad	
20:00	30,2	32,20	15,3	14,1	HR4	2	0	entran-salen	
					HR4	2	0	entran-salen	
22/ 7/1995	21:00	30,0	31,00	16,5	15,7	•	•	•	inactividad
	11:00	28,5	28,80	17,5	16,5	•	•	0	inactividad
						HR4	4	0	saqueo
	12:00	27,1	28,20	18,5	17,8	HR5	0	6	inactividad
						HR8	40	2	exploración
	13:00	26,3	29,70	16,6	16,7	HR7	2	0	exploración
						HR4	22	0	saqueo
	14:00	27,0	32,20	17,4	14,6	HR8	0	12	inactividad
						HR5	0	4	inactividad
	15:00	30,9	33,40	14,4	11,3	HR1	46	0	exploración
						HR4	24	0	entran-salen
	16:00	29,7	35,00	13,0	10,5	HR1	0	2	inactividad
						HR5	0	2	inactividad
	17:00	30,2	32,60	11,4	10,7	HR8	0	2	inactividad
HR5						8	0	entran-salen	
18:00	29,8	33,20	12,8	10,8	HR8	0	2	inactividad	
					HR4	18	16	saqueo	
19:00	30,5	33,70	12,6	10,4	HR7	0	2	inactividad	
					HR5	2	10	exploración	
20:00	28,8	30,20	14,0	12,5	HR1	0	2	inactividad	
					HR7	0	24	inactividad	
17:00	27,3	29,90	9,6	7,4	HR8	22	2	exploración	
					HR4	2	24	entran-salen	
18:00	24,5	28,70	32,8	25,9	HR7	0	14	inactividad	
					HR8	0	8	inactividad	
19:00	26,1	27,40	29,2	25,9	HR1	0	22	inactividad	
					HR5	18	0	asalto	
20:00	28,8	30,20	14,0	12,5	•	•	•	inactividad	
					HR4	12	12	entran-salen	
17:00	27,3	29,90	9,6	7,4	HR8	2	14	exploración	
					HR5	4	2	exploración	
18:00	24,5	28,70	32,8	25,9	HR7	0	12	inactividad	
					HR4	0	6	inactividad	
19:00	26,1	27,40	29,2	25,9	HR8	0	6	inactividad	
					HR5	2	4	exploración	
					HR4	2	6	exploración	

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
26/ 7/1995	14:00	24,2	28,70	22,4	20,4	HR5	0	4	inactividad
						HR5	0	4	inactividad
						HR4	46	20	exploración
						HR10	•	•	saqueo
						HR7	0	20	inactividad
	15:00	24,1	29,10	20,6	15,6	HR4	0	16	inactividad
						HR8	0	12	inactividad
						HR5	0	2	inactividad
	16:00	25,4	•	21,4	•	HR7	0	14	inactividad
						HR8	20	6	exploración
						HR1	0	2	inactividad
						HR10	•	•	saqueo
	17:00	25,9	29,80	19,7	16,4	HR4	4	10	exploración
						HR8	4	4	entran-salen
						HR10	•	•	saqueo
	18:00	26,3	28,00	19,0	15,6	HR7	0	20	inactividad
						HR4	46	0	asalto
	19:00	23,4	27,20	22,8	18,9	HR4	0	6	inactividad
						HR5	10	6	exploración
						HR7	0	6	inactividad
HR8						4	8	entran-salen	
20:00	25,1	28,10	24,6	19,1	•	•	0	inactividad	
					•	•	0	inactividad	
27/ 7/1995	12:00	23,2	25,20	19,8	16,7	•	•	0	inactividad
	13:00	25,0	29,20	19,0	14,4	HR1	0	2	inactividad
	14:00	26,6	30,80	17,8	13,1	HR5	0	6	inactividad
						HR7	0	28	inactividad
						HR8	0	2	inactividad
	15:00	27,7	31,40	11,8	7,3	•	•	0	inactividad
	16:00	27,9	30,80	8,2	6,4	HR8	0	12	inactividad
						HR5	0	6	inactividad
	17:00	28,6	32,20	12,9	10,5	HR7	4	32	exploración
						HR10	0	2	inactividad
						HR8	2	6	exploración
						HR7	12	18	exploración
						HR5	0	10	inactividad
	18:00	27,7	30,70	13,5	10,5	HR1	8	0	asalto
						HR1	16	0	asalto
						HR8	0	2	inactividad
	19:00	27,9	30,40	14,8	12,1	HR4	14	0	asalto
HR8						0	6	inactividad	
HR1						28	0	asalto	
•						•	0	inactividad	
20:00	26,1	27,10	18,0	16,6	•	•	0	inactividad	
					HR1	6	0	saqueo	
					HR5	0	2	inactividad	
					HR1	16	0	saqueo	
					HR9	38	6	entran-salen	
14:00	26,7	30,20	8,7	5,3	HR4	10	0	entran-salen	
					HR1	2	0	saqueo	
					HR9	8	4	exploración	
15:00	26,5	31,20	13,3	9,2	HR1	•	•	saqueo	

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad	
29/ 7/1995	19:00	28,3	33,60	13,0	10,6	HR7	8	16	exploración	
						HR1	•	•	saqueo	
30/ 7/1995	20:00	27,6	31,50	•	14,6	HR7	0	14	inactividad	
						HR1	•	•	saqueo	
	12:00	21,8	25,30	21,2	17,8	HR1	10	0	entran-salen	
	13:00	23,5	27,80	23,9	19,1	HR1	4	0	saqueo	
	14:00	24,8	27,90	18,3	14,4	HR1	•	•	saqueo	
						HR7	4	26	entran-salen	
	16:00	25,9	30,80	7,7	5,1	HR8	0	4	inactividad	
						HR7	0	10	inactividad	
						HR10	0	4	inactividad	
		17:00	26,3	32,60	7,5	6,8	•	•	•	inactividad
1/ 8/1995	18:00	26,0	33,80	11,6	7,7	HR10	0	2	inactividad	
						HR7	0	8	inactividad	
	19:00	27,3	32,10	13,2	9,8	•	•	0	inactividad	
	13:00	23,1	27,00	6,2	7,1	HR7	0	2	inactividad	
	15:00	25,6	28,20	7,4	5,4	HR4	8	0	saqueo	
						HR7	0	32	inactividad	
	2/ 8/1995	12:00	24,2	24,50	5,1	5,1	•	•	0	inactividad
	3/ 8/1995	12:00	20,9	21,60	13,5	12,5	•	•	0	inactividad
		13:00	20,1	24,00	17,9	13,6	•	•	0	inactividad
		14:00	20,5	25,10	19,3	15,1	HR7	0	46	inactividad
	16:00	24,2	27,60	12,8	9,2	HR5	0	12	inactividad	
4/ 8/1995						HR7	0	24	inactividad	
						HR9	0	4	inactividad	
	17:00	24,0	27,80	15,6	11,6	HR8	0	6	inactividad	
						HR5	0	4	inactividad	
						HR7	0	14	inactividad	
						HR9	16	6	exploración	
						HR10	12	6	exploración	
	18:00	23,8	28,10	18,6	13,3	HR10	2	0	entran-salen	
						HR8	0	6	inactividad	
						HR9	2	0	exploración	
5/ 8/1995						HR7	0	2	inactividad	
	14:00	20,4	24,50	17,7	14,7	HR10	4	4	exploración	
	14:00	20,4	24,50	17,7	14,7	HR5	0	2	inactividad	
	16:00	21,6	26,30	12,6	9,6	HR5	0	8	inactividad	
						HR7	0	42	inactividad	
						HR9	0	2	inactividad	
	17:00	21,4	25,90	11,6	7,6	HR10	26	6	entran-salen	
						HR8	0	4	inactividad	
	18:00	22,2	26,20	10,2	3,3	HR10	30	0	asalto	
	19:00	25,7	27,20	19,9	17,0	•	•	0	inactividad	
5/ 8/1995	14:00	23,1	27,60	25,8	18,4	HR9	0	2	inactividad	
	16:00	•	•	•	•	HR7	0	16	inactividad	
						HR5	0	8	inactividad	
	17:00	23,7	28,00	14,7	11,1	HR8	0	2	inactividad	
						HR7	0	20	inactividad	
						HR5	0	4	inactividad	
	18:00	23,7	27,50	17,7	13,4	HR8	0	4	inactividad	

Fecha	hora	Ta	Ts	Ha	Hs	nido R	R	P	tipo actividad
8/ 8/1995	12:00	21,2	24,60	30,9	23,2	•	•	0	inactividad
	14:00	22,0	23,30	28,4	25,6	HR7	4	28	exploración
	16:00	25,8	21,70	26,7	29,7	HR1	0	4	inactividad
						HR5	0	14	inactividad
						HR7	0	14	inactividad
10/ 8/1995						HR8	0	2	inactividad
	12:00	20,8	20,90	62,7	55,0	•	•	0	inactividad
	15:00	21,1	24,20	58,0	47,7	•	•	0	inactividad
	16:00	22,3	26,30	48,2	35,8	•	•	0	inactividad

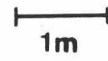
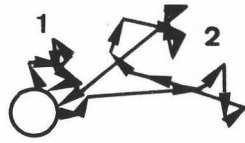


HRI
17-7-95



HR4

12-7-95

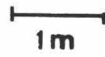
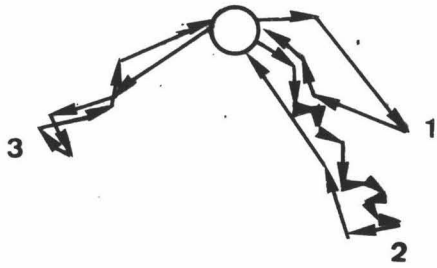


HR4

18-7-95

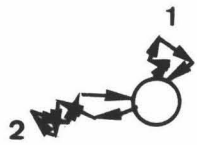


HR4
20-7-95

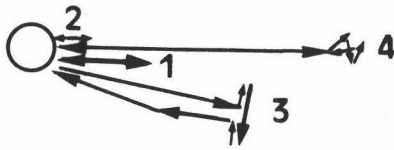


HR4

14-8-95

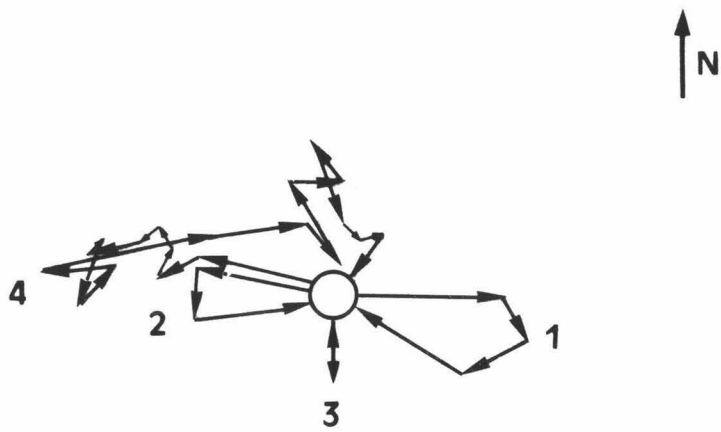


HR5
21-6-95



1m

HR5
8-7-95



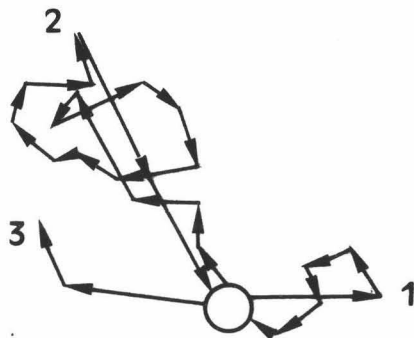
1m

HR5
21-7-95



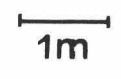
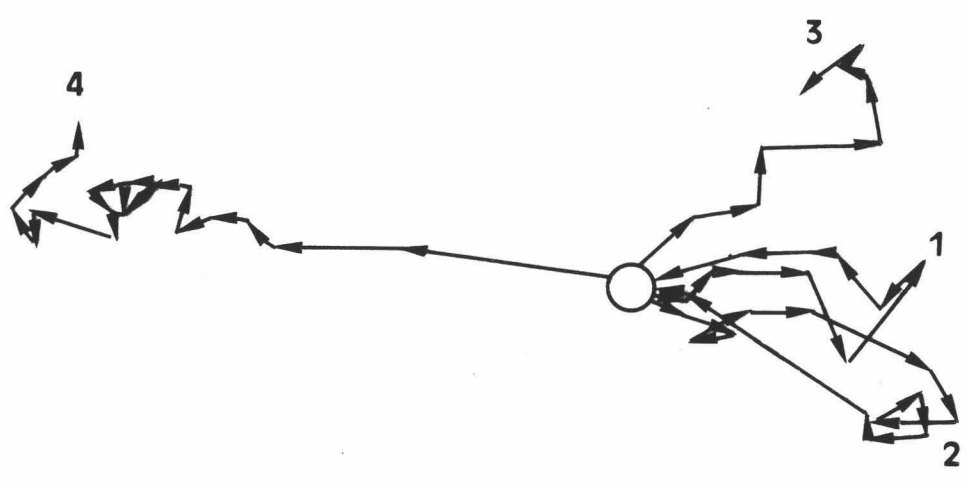
HR7

13-7-95

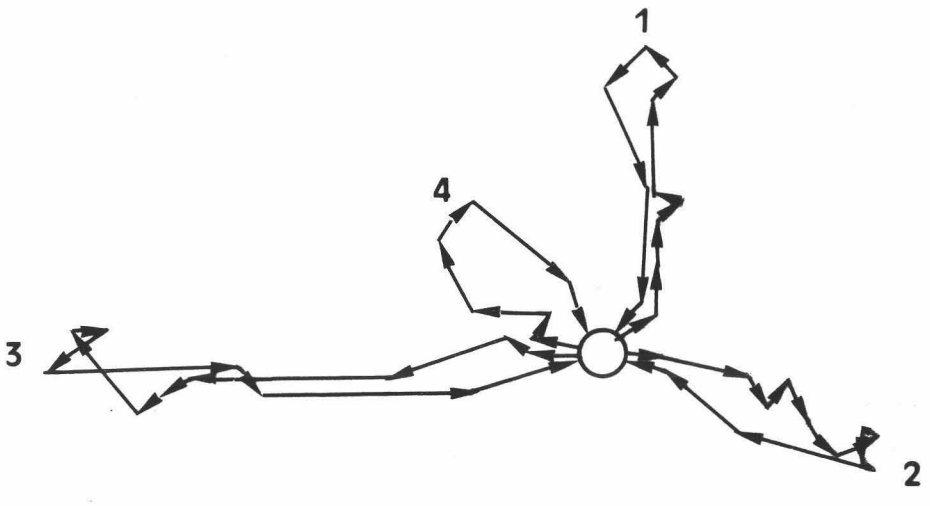


1m

HR7
14-7-95



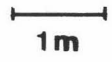
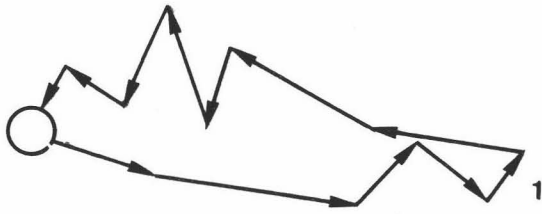
HR8
16-7-95



1m

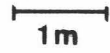
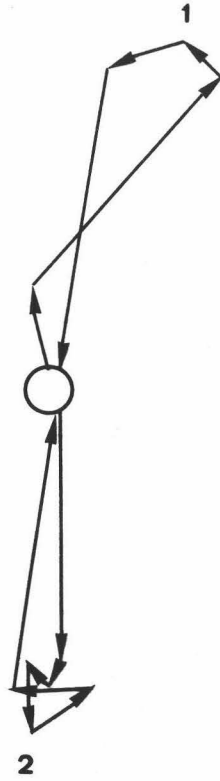
HR8

20-7-95



HR8

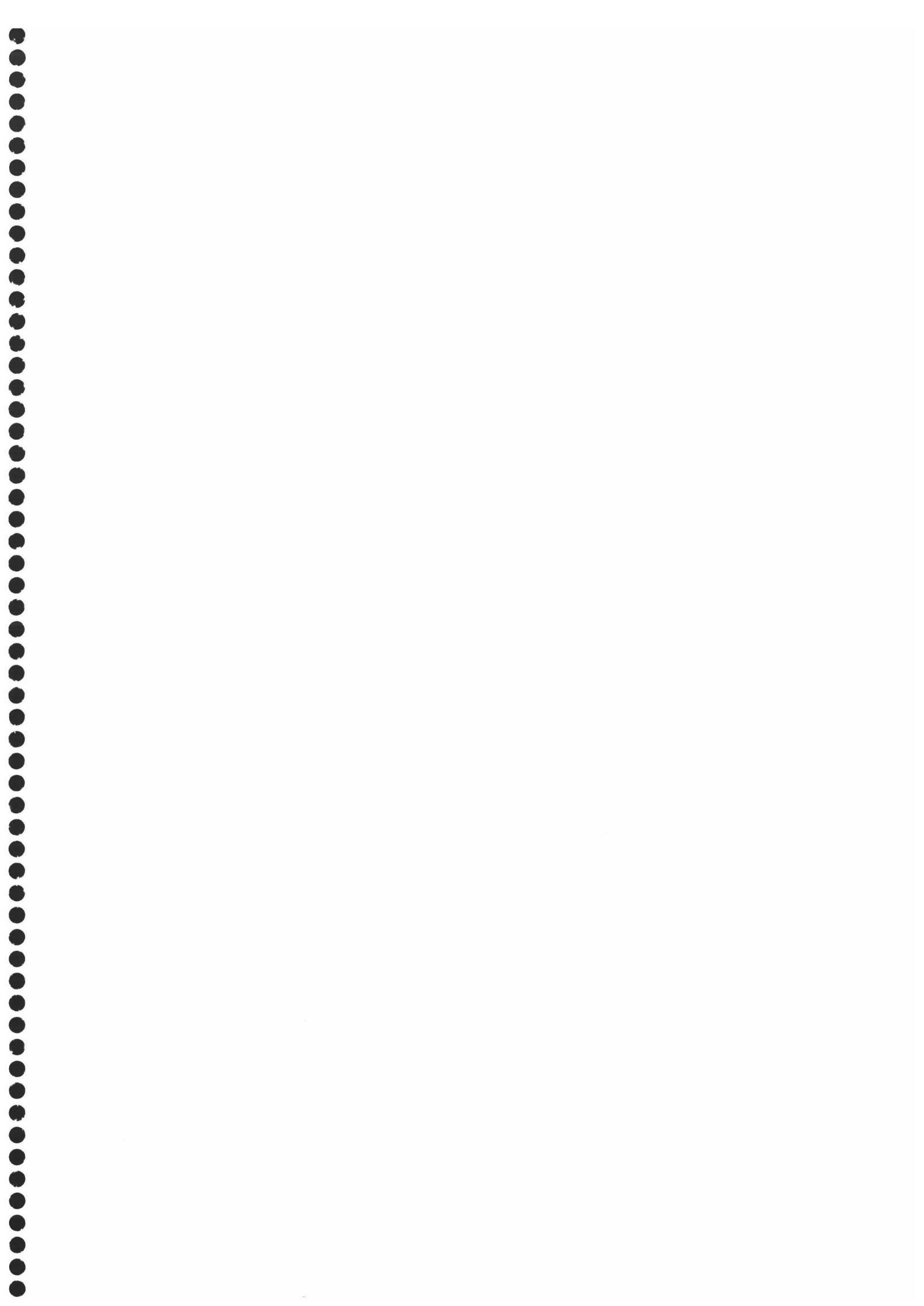
21-7-95



HR9

22-7-95







Biblioteca Universitaria de Granada



01066998

