

Diferencias en el potencial evolutivo de las hormigas hospedadoras del género *Proformica* y sus parásitas esclavistas *Rossomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae)

F. Ruano^{1,*}, O. Sanllorente^{1,2}, A. Lenoir³, A. Tinaut¹

(1) Departamento Zoología. Universidad de Granada. 18071. Granada. España.

(2) Departamento Biología Experimental. Universidad de Jaén. 23071. Jaén. España.

(3) IRBI, Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 7261. Université François Rabelais, Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, 37200 Tours. Francia.

* Autor de correspondencia: F. Ruano [ruano@ugr.es]

> Recibido el 14 de noviembre de 2016 - Aceptado el 06 de junio de 2017

Ruano, F., Sanllorente, O., Lenoir, A., Tinaut, A. 2017. Diferencias en el potencial evolutivo de las hormigas hospedadoras del género *Proformica* y sus parásitas esclavistas *Rossomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecosistemas* 26(3): 48-53. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.07

El parasitismo es reconocido como uno de los principales conductores de la evolución. Cada organismo involucrado en ese tipo de relación presenta un potencial evolutivo, que puede medirse como diversidad genética, que depende a su vez de factores como su capacidad de dispersión, el flujo génico y el tamaño, estructura y composición de sus poblaciones. El potencial evolutivo condiciona también la posibilidad de adaptación local entre parásito y hospedador. En las hormigas esclavistas la adaptación local entre parásito y hospedador puede medirse mediante las similitudes en la composición de hidrocarburos (CHCs) de la cutícula. Las hormigas del género *Rossomyrmex* parasitan, es decir asaltan y esclavizan, a hormigas del género *Proformica*. En este trabajo se aportan nuevos datos genéticos de dos de las tres especies hospedadoras estudiadas por nosotros, y se ponen en común con otros ya publicados para analizar las características genéticas y biológicas de estos tres sistemas hospedador-parásito. Estos sistemas presentan rangos variables de distribución (fragmentados y continuos), diversidad genética, potencial evolutivo y adaptación local. La distribución geográfica (fragmentada o continua) influye decisivamente en la estructura de las poblaciones de *Proformica*, más que la composición del hormiguero. Cuando comparamos los potenciales evolutivos de hospedador y parásito, también hay variabilidad en este factor, conduciendo a diferentes resultados de adaptación local en las diferentes parejas hospedador-parásito. Por todo ello, se considera que las especies de estos géneros constituyen un modelo de interés, en el que se podrían hacer estudios comparativos para conocer qué procesos han conducido a diferentes salidas evolutivas durante la carrera de armamentos hospedador-parásito.

Palabras clave: carrera de armamentos coevolutiva; distribución geográfica; diversidad genética; adaptación local

Ruano, F., Sanllorente, O., Lenoir, A., Tinaut, A. 2017. Different evolutionary potential in host ants of the genus *Proformica* and their slave-making ant *Rossomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecosistemas* 26(3): 48-53. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.07

Parasitism is known to be one of the main drivers of evolution. Each organism involved in this relationship has an evolutionary potential that can be measured as its genetic diversity. This feature, in turn, depends on factors such as the dispersal ability, genetic flow and size, structure and composition of its populations. The evolutionary potential also constrains local adaptation between parasite and host. In slave-making ants, this local adaptation can be measured as the similitude in the cuticular hydrocarbon (CHCs) composition. Ants of the genus *Rossomyrmex* parasitize by raiding and enslaving ants from the genus *Proformica*. In this study we report new genetic data on two of the three host species studied by us, which together with previous published data enable us to analyze the genetic and biological characteristics of the different host-parasite systems. These systems show variable ranges of distribution (fragmented and continuous), genetic diversity, evolutionary potential and local adaptation. The geographic distribution (fragmented or continuous) strongly influences the population structure of *Proformica* in comparison with nest composition. We also found differences in the evolutionary potential when comparing host and parasite species, being local adaptation different for each host-parasite system. All these results suggest that the ants of both genera constitute interesting model systems for the comparative study of the processes leading to different evolutionary outcomes in the host-parasite arms-race.

Key words: coevolutionary arms-race; geographic distribution; genetic diversity; local adaptation

Introducción

El parasitismo es considerado en la actualidad una de las presiones selectivas más potentes que conducen la evolución (D'Etter y Heinze 2001). Para un organismo parásito la adaptación a un entorno variable, como lo es un hospedador, depende de la intensidad de la selección natural y del potencial evolutivo del parásito, es decir de su capacidad para incorporar genotipos que le

ayuden a vencer la resistencia al parasitismo que ejerce el hospedador, medido como variación genética (Gandon y Michalakis 2002). Habitualmente se predice que los parásitos tienen una ventaja evolutiva, liderando el proceso coevolutivo debido a muchos factores como mayores tasas de mutación y migración que el hospedador (Gandon y Michalakis 2002; Brandt et al. 2007). En este sentido la capacidad de dispersión, el flujo génico y el tamaño de las poblaciones son caracteres cruciales en la estrategia vital a la

hora de mantener la variabilidad genética que pueden condicionar la supervivencia de poblaciones enteras y las dinámicas coevolutivas (Lively 1999; Clobert et al. 2001). De acuerdo con esta idea la adaptación local de parásito y hospedador sería obtenida a partir de altas tasas de dispersión (Gandon et al. 1996; Lively 1999). Sin embargo, en otros estudios se ha demostrado que el aislamiento de las poblaciones y la restricción en la dispersión son condiciones necesarias para la adaptación local (Nuismer et al. 2003; Nash et al. 2008). Incluso en algunos casos se ha detectado maladaptación del parásito (Gandon y Nuismer 2009; Adiba et al. 2010), sugiriendo que el parásito podría no estar siempre en cabeza de la carrera de armamentos coevolutiva.

El estudio comparativo de la estructura de la población y la diversidad genética de hospedadores y parásitos permite obtener conclusiones importantes sobre las interacciones evolutivas entre ellos. Así, especies con baja diversidad genética y flujo génico restringido podrían tener un potencial evolutivo menor. Esto les llevaría a tener una capacidad de adaptación local menor hacia sus oponentes (Gandon et al. 1996; Forde et al. 2004).

Hay un tipo especial de parasitismo, el parasitismo social, que consiste en que colonias enteras de especies sociales parasitan a otra especie social, lo que es frecuente entre insectos eusociales como hormigas, abejas y avispas (Hölldobler y Wilson 1990). Dentro del parasitismo social se conocen diferentes tipos en función de la dependencia de la especie parásita para con la hospedadora o de los sistemas de asalto o de fundación de los hormigueros por parte de las parásitas. En primer lugar se distingue entre un parasitismo temporal con una relación parásito-hospedador breve en el tiempo y un parasitismo permanente, en el que la relación parásito-hospedador se alarga durante toda la vida de la especie parásita. Dentro de este tipo de parasitismo podemos distinguir a su vez varias modalidades: sociedades parásitas “convencionales” constituidas permanentemente por una hembra parásita, obreras parásitas y obreras hospedadoras; el denominado parasitismo inquilinista, en el que la especie parásita pierde por completo a la casta obrera y la reina vive permanentemente unida a la reina hospedadora junto con las obreras hospedadoras y el esclavismo constituido por la reina parásita y obreras parásitas y hospedadores pero con la singularidad de que las obreras parásitas efectúan periódicamente asaltos a hormigueros de la especie hospedadora para robarles larvas y pupas (Fig. 1) que serán las futuras obreras/esclavas de la especie parásita (Hölldobler y Wilson 1990). En total se conocen alrededor de 130 especies de hormigas con diversos tipos de parasitismo (Buschinger 2009).

El género objeto de este trabajo es parásito esclavista de diversas especies del género *Proformica*. El esclavismo es un tipo de parasitismo que aparece en una treintena de especies de diversos géneros no necesariamente relacionados filogenéticamente entre sí, como por ejemplo en *Harpagoxenus*, *Chalepoxenus*, *Myrmoxenus* o *Polyergus* siendo éste último uno de los más estudiados y conocidos. En la última revisión realizada sobre el parasitismo social en hormigas (Buschinger 2009) se pueden ver los diversos tipos de parasitismo, así como las características de los diferentes géneros, a excepción precisamente del género *Rossomyrmex* del que no se indica nada de su comportamiento durante los raids, o de la biología reproductora o del mecanismo de invasión de los nuevos hormigueros por parte de las hembras, todo ello publicado con anterioridad a dicha revisión (Ruano y Tinaut 1999; Ruano y Tinaut 2005 y Ruano et al. 2005 respectivamente).

Los parásitos sociales suelen ser filogenéticamente próximos a sus hospedadores, lo que les conduce a tener tasas similares de mutación y migración, así como tamaños poblacionales y potencial evolutivo comparables (Pennings et al. 2011). No obstante, estudios recientes en los que se compara la genética poblacional de parásitos sociales y sus hospedadores, obtuvieron resultados contradictorios, mostrando desde la ausencia de diferencias en diversidad genética o estructuración poblacional entre hospedadores y parásitos, lo que se interpretaría como un potencial evolutivo similar en estas parejas (Hoffmann et al. 2008; Foitzik et al. 2009; Pennings



Figura 1. Obrera de *R. minuchae* transportando dos pupas de la hospedadora *P. longiseta* al hormiguero mixto parásito tras un asalto (Autor: J.M. Vidal Cordero).

Figure 1. *R. minuchae* worker carrying two pupae of the host *P. longiseta* to the mixed parasite nest after a raid (Author: J.M. Vidal Cordero).

et al. 2011), hasta una fuerte estructuración de las poblaciones para los parásitos y una mayor diversidad genética en los hospedadores, es decir un mayor potencial evolutivo para el hospedador (Trontti et al. 2006; Vepsäläinen et al. 2009; Sanllorrente et al. 2010, 2015).

La adaptación local en las hormigas puede ser medida a través de las similitudes en la composición de hidrocarburos de la cutícula (CHCs) de hospedadores y parásitos (Ruano et al. 2011, 2013; Sanllorrente et al. 2012). Los CHCs son compuestos químicos que median el reconocimiento interespecífico e incluso intraespecífico en hormigas (Lenoir et al. 2001; Ozaki et al. 2005; Hefetz 2007; Akino 2008; Włodarczyk y Szczepaniak 2016).

Los géneros de hormigas *Proformica* y *Rossomyrmex* son una excelente oportunidad para comprobar estas hipótesis sobre el potencial evolutivo, porque presentan diferencias en la capacidad dispersiva así como variabilidad en la composición de los nidos. Las cuatro especies de *Rossomyrmex*, esclavizan individuos en nidos cercanos del género *Proformica* (Ruano y Tinaut 1999; Ruano et al. 2013). En las especies españolas tanto la especie hospedadora *Proformica longiseta*, como especialmente la parásita esclavista *Rossomyrmex minuchae*, presentan una distribución fragmentada por aislamiento geográfico de las poblaciones de las cumbres de las altas montañas del sureste de la península Ibérica (Ruano et al. 2011; Sanllorrente et al. 2010, 2015) a las que hay que añadir la reciente población encontrada en Navacerrada (Azcárate et al. 2016), mientras que las especies asiáticas (tres de las que estudiamos dos) presentan presumiblemente una distribución continua sobre las estepas y planicies asiáticas (Ruano et al. 2013; Sanllorrente et al. 2010, 2012). Además, Ruano et al. (2011) comprobaron la existencia de coevolución en mosaico geográfico en las poblaciones fragmentadas del sur de España. Por todo ello, sería posible que se dieran resultados coevolutivos diferentes para cada pareja hospedador-parásito. También la composición de los nidos es diferente para parásito y hospedador, las parásitas son monogínicas en las tres especies estudiadas (una única reina por nido), mientras que en las hospedadoras parece haber más variabilidad, aun siendo más frecuente la poliginia (Tinaut et al. 2010) algo que es más o menos frecuente entre las parejas hospedador-parásito del mundo de las hormigas.

En este trabajo ponemos en común datos conocidos sobre diversidad y flujo génico además de adaptación local mediada por la similitud de CHCs de 3 especies de *Rossomyrmex* y *Proformica*, incorporando nuevos datos sobre la genética de poblaciones de las especies hospedadoras *P. korbi* (poligínica y de Turquía) y *P. cf. epinotalis* (monogínica y proveniente de Kazajistán) (Tinaut et al. 2010), las cuales deben tener áreas de distribución extensas y continuas

(Marikovsky 1974), al no existir en su área de distribución ninguna barrera geográfica, al igual que ocurrirá con sus *Rossomyrmex* parásitas (Sanlloriente et al. 2010, 2012). En definitiva, con todos estos datos queremos conocer y comparar el potencial evolutivo de cada especie de las 3 parejas hospedador-parásito que han podido ser estudiadas. Queda sin estudiar la especie parásita *R. proformicarium*, distribuida por zonas del Cáucaso y la desembocadura del Volga, y su hospedadora *P. epinotalis* de la que no hemos conseguido material (Marikovsky 1974; Ruano et al. 2013). Así compararemos la genética de poblaciones de la especie hospedadora española *P. longiseta*, con distribución fragmentada y poliginia (Sanlloriente et al. 2015), con las hospedadoras asiáticas *P. korbi* y *P. cf epinotalis* ambas con distribución continua y con poliginia y monoginia respectivamente. Finalmente compararemos el potencial evolutivo de cada pareja hospedador-parásito en las especies estudiadas, utilizando datos publicados y algunos novedosos sobre la variabilidad genética y capacidad dispersiva de todas ellas.

Material y métodos

Se recogieron ocho nidos de *P. korbi* en dos localidades diferentes de Turquía (Belembaşi Beli en la provincia de Konya (BB) y Ziyaret Tepesi en la provincia de Sivas (ZT)) separadas por 425 km, en mayo de 2006 y 2008, y 18 nidos de *P. cf epinotalis* en dos localidades de Kazajistán separadas por 100 km (Big Kalkan (BK) y cercanías de Charin Canyon (CC)) en junio de 2007 (Tabla 1). Entre cinco y ocho obreras se recogieron de cada nido con un aspirador y se almacenaron en etanol absoluto. Dado el reciente hallazgo de *R. minuchae* en Guadarrama (Sistema Central) (Azcárate et al. 2016) no se incluye esta población en este artículo, aunque está en curso su estudio genético y de CHC.

La extracción y amplificación de ADN microsatélite se realizó siguiendo el mismo protocolo que en Sanlloriente et al. (2015).

Dado que las obreras de un mismo nido están emparentadas y por lo tanto no son genéticamente independientes, se contruyeron 1000 bases de datos mediante un muestreo aleatorio de una obrera por nido utilizando el programa Resampind. Para cada base de datos se comprobó el equilibrio Hardy-Weinberg y el desequilibrio genotípico con FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 2002), así como la diversidad genética (Hs, la heterozigosidad esperada para el equilibrio Hardy-Weinberg), la riqueza alélica (con un tamaño de muestra estandarizado de dos nidos por población para permitir la comparación entre especies) y las frecuencias alélicas. Los 1000 valores obtenidos para cada parámetro poblacional, sus errores estándar y p-valores se promediaron y además, la riqueza alélica y Hs se compararon entre las especies mediante los tests de Kruskal-Wallis o ANOVA, (dependiendo de la normalidad de los datos) y entre poblaciones mediante un ANOVA o una t de Student.

Para definir la estructura genética de las poblaciones se calcularon los valores F-statistics (Weir y Cockerham 1984) usando FSTAT. F_{IS} y F_{ST} se estimaron para todas las poblaciones así como la F_{ST} pareada para cada par de poblaciones. Las medias y errores estándares fueron estimadas considerando subconjuntos de loci (jackknifing) y los niveles de significación por aleatorización (1000 veces) de alelos para F_{IS} y genotipos para F_{ST} .

Tabla 1. Localidades de muestreo, número de nidos (N), número de obreras, riqueza alélica (A), diversidad genética (Hs) y coeficiente de endogamia (F_{IS}).

Table 1. Sampling sites, number of nests (N), number of workers, allelic richness (A), genetic diversity (Hs) and inbreeding coefficient (F_{IS}).

Especie	Localidad	Poblaciones	N	Obreras	A ± SE	Hs ± SE	F_{IS}
<i>P. korbi</i>	Belembaşi beli	BB	3	15	2.417 ± 0.235	0.657 ± 0.084	0.127
	Ziyaret tepesi	ZT	5	25	2.957 ± 0.180	0.790 ± 0.050	0.059
<i>P. cf epinotalis</i>	Big Kalkan	BK	12	96	2.706 ± 0.258	0.698 ± 0.083	0.123
	Charyn canyon	CC	6	48	2.454 ± 0.335	0.603 ± 0.113	0.205

Resultados

Se comparó la riqueza alélica total (A) de *P. longiseta* (3.621 ± 0.577 SE; Sanlloriente et al. 2015) con *P. korbi* y *P. cf epinotalis* (Tabla 1), siendo el valor medio similar en las tres especies (Kruskal-Wallis test, $H = 0.207$; $P = 0.901$). Igualmente, no se encontraron diferencias significativas al comparar entre las poblaciones de *P. longiseta* (ANOVA test, $F = 0.94$; $P = 0.435$; Sanlloriente et al. 2015), *P. korbi* (t-test, $t = -1.823$; $P = 0.093$) o *P. cf epinotalis* (t-test, $t = -0.595$; $P = 0.563$). Así mismo las dos especies asiáticas mostraron niveles similares de diversidad genética que *P. longiseta* (Tabla 1; entre 0.526 ± 0.127 SE y 0.727 ± 0.064 SE, para *P. longiseta* ver Sanlloriente et al. 2015) y no se encontraron diferencias significativas entre las tres especies (Kruskal-Wallis test, $H = 2.024$; $P = 0.364$).

El coeficiente de endogamia (F_{IS}) no presentó valores significativamente distintos de cero para ninguna de las especies o poblaciones estudiadas (todas las $P > 0.05$; Tabla 1; ver Sanlloriente et al. 2015 para *P. longiseta*), aunque *P. cf epinotalis* presentó una tendencia al exceso en la heterozigosis ($P = 0.057$ en la población kazaja BK and $P = 0.069$ en CC).

Los valores estimados para la diferenciación de poblaciones en *P. korbi* ($F_{ST} = 0.178 \pm 0.062$ SE; $P = 0.110$) y *P. cf epinotalis* ($F_{ST} = 0.128 \pm 0.05$ SE; $P = 0.075$) fueron similares a los encontrados en las poblaciones de *P. longiseta*, aunque en esta especie sí se encontraron diferencias significativas ($F_{ST} = 0.165 \pm 0.034$; $P = 0.001$; Sanlloriente et al. 2015).

Discusión

Las hospedadoras del género *Proformica*

P. korbi presenta niveles de diversidad genética y riqueza alélica similares a *P. longiseta*. Así mismo, no aparecen diferencias significativas entre las dos poblaciones turcas de *P. korbi* según los microsatélites a pesar de la gran distancia geográfica entre ellas. Este resultado sería congruente con la distribución continua propuesta para esta especie, en la que los machos jugarían un papel importante como dispersantes (evitando la diferenciación de la población con respecto al ADN nuclear) mientras las hembras presentarían una importante filopatría. Probablemente los nidos sean poliginicos por los datos de parentesco entre obreras (Tinaut et al. 2010) y las hembras no aladas forman nuevos hormigueros mediante nidificación dependiente o gemación, tal y como se ha descrito para *P. longiseta* (Fernández-Escudero et al. 2001). En *P. cf epinotalis* de Kazajistán, la variación genética nuclear es similar a la encontrada en *P. korbi* y *P. longiseta* mientras sus poblaciones no parecen estar diferenciadas, como en *P. korbi*. Además, *P. cf epinotalis* presenta diferencias en los coeficientes de endogamia, que, aunque no son significativos, son mayores de cero ($F_{IS} = 0.123$ en las poblaciones kazajas BK y 0.205 en CC), y cercanas a la desviación del equilibrio Hardy-Weinberg esperado para ambas poblaciones. Esto sugiere que algunas hembras pueden aparearse con machos emparentados, lo que podría indicar algunas restricciones en la capacidad dispersiva de ciertos machos. Se trata de una cuestión interesante porque la especie kazaja es aparentemente monogínica (Tinaut et

al. 2010) y por tanto sería esperable que tuviera una estructura poblacional diferente a las otras especies poligínicas. Más concretamente, las colonias formadas por una sola reina o monogínicas se predice que formen poblaciones panmícticas (cruzamiento aleatorio) sin endogamia ni estructura genética (Bourke y Franks 1995; Pamilo et al. 1997). No obstante, esta especie no se comportaría como una hormiga monogínica típica, dado que sus reinas presumiblemente no tienen alas (como otras hembras del género *Proformica*) y por tanto la capacidad de dispersión para la formación de nuevos nidos estaría restringida filogenéticamente como ocurre en las otras especies poligínicas del género. Es también remarkable su monoginia a pesar de vivir en ambientes de aridez extrema, cuando en estos ambientes restrictivos se asume que la poliginia es un carácter adaptativo (Buschinger 1986; Bourke y Franks 1995; Brandt et al. 2005).

Así, encontramos evidencias de que el patrón geográfico (continuo vs. fragmentado) influye de forma decisiva en la estructura de las poblaciones de las especies del género *Proformica*, como queda reflejado por la ausencia de diferenciación entre poblaciones de la misma especie en ambas especies asiáticas con posible distribución continua. Así mismo, parece que la distribución geográfica tiene mayor efecto que la organización social de cada especie (monogínica o poligínica) sobre la estructura de la población. Ambas especies asiáticas difieren en la organización social y muestran dispersión restringida de hembras, pero aparentemente en el caso de monoginia, la dispersión de los machos conseguiría diluir la diferenciación o estructuración genética de las poblaciones, (aunque no siempre parece ser exitosa, debido a la tasa mayor de endogamia encontrada en la especie hospedadora kazaja). Esta capacidad dispersiva de los machos se potencia por el tipo de hábitat, en extensas estepas semi-desérticas sin importantes barreras geográficas.

Finalmente, los niveles de variación genética en las tres especies de *Proformica* estudiadas es más bajo que los encontrados en otras hormigas hospedadoras de parásitos, como algunas especies de *Temnothorax* (Blatix y Herbers 2003; Fischer-Blass et al. 2006), lo que podría deberse a los tamaños de población y densidad de nidos diferentes para ambos géneros, poniendo de manifiesto una amplia variabilidad en potencial evolutivo.

Comparación entre *Proformica* y sus parásitos

Si comparamos la genética de poblaciones de hospedador y parásito observamos que *P. longiseta* muestra un mayor potencial evolutivo que el parásito *R. minuchae* con valores más altos de di-

versidad genética que su parásito ($HS = 0.350 \pm 0.080$ SE para 11 microsatélites; Sanllorenzo et al. 2010) incluso con un menor número de loci analizados. Esto es probablemente debido a un tamaño mayor de población que el del parásito, el cual se encuentra restringido a zonas muy concretas de la distribución del hospedador (Ruano y Tinaut 1999). Además, ambas especies presentan diferencias significativas en la estructura de las poblaciones, el parásito presenta un nivel de estructuración por encima de tres veces mayor que el hospedador estando claramente influido por el aislamiento geográfico en zonas más pequeñas de la alta montaña ($F_{ST} = 0.605 \pm 0.096$ SE; $P = 0.001$; Sanllorenzo et al. 2010). En el hospedador, con áreas de distribución mayores, domina la diferenciación local ($F_{ST} = 0.165 \pm 0.034$; $P = 0.001$; Sanllorenzo et al. 2015). Estas diferencias en variación genética y diferenciación en las poblaciones son similares a las encontradas en otros sistemas de parejas parásito-hospedador en insectos sociales, en concreto para *Plagiolepis xene-P. pygmaea* y *Myrmica microrubra-M. rubra* (Trontti et al. 2006; Vepsäläinen et al. 2009 respectivamente).

De forma contrastada se aprecia una diversidad genética y diferenciación de poblaciones menor entre las *Proformica* asiáticas y sus parásitos, mostrando un potencial evolutivo similar para parásitos y hospedadores. Sanllorenzo et al. 2010 encontró que *R. anatolicus* tenía una media de diversidad genética de $0.66 (\pm 0.07$ SE) y sus dos poblaciones analizadas (separadas más de 400 km) no presentaron diferencias significativas ($F_{ST} = 0.233 \pm 0.090$ SE; $P = 0.068$), una situación similar a la encontrada en este estudio para su especie hospedadora *P. korbi*. Mientras tanto la especie parásita kazaja *R. quadratinodum* presentó una media de diversidad genética (0.49 ± 0.07 SE) algo menor que la de su hospedadora *P. cf. epinotalis*, pero más alta que la obtenida para la parásita ibérica *R. minuchae*.

Por tanto, los resultados coevolutivos serían diferentes en las parejas hospedador-parásito asiáticas y en la española, ya que en las primeras la capacidad de adaptación local estaría negativamente afectada, al darse tasas de dispersión similares para parásitos y hospedadores (Gandon et al. 1996; Gandon y Michalakis 2002).

Si además tenemos en cuenta los datos publicados sobre hidrocarburos cuticulares en estas especies (Ruano et al. 2013), encontramos que, como una consecuencia del potencial evolutivo diferente, la adaptación local entre parásito y hospedador es variable para cada pareja, incluso para cada población (Fig. 2, Ruano et al. 2011, 2013; Sanllorenzo et al. 2012). De forma consistente con los resultados que presentamos en este trabajo sobre el

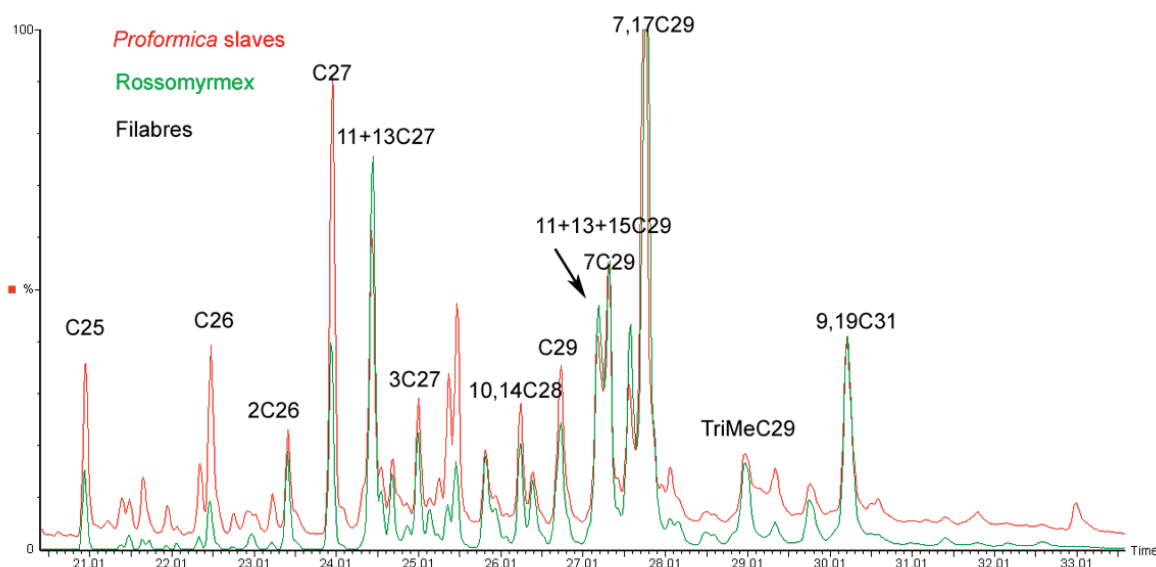


Figura 2. Perfiles cuticulares de *R. minuchae* y *P. longiseta* esclavas. Los perfiles son muy parecidos, lo que facilita la no agresión y la convivencia entre ellas. A pesar de ello son patentes algunas diferencias, por ejemplo en los alkanos C25, C26, y C27 (modificado de Ruano et al. 2013)

Figure 2. CHCs profiles of *R. minuchae* and enslaved *P. longiseta*. The profiles are very similar, avoiding no aggression and host-parasite coexistence. Nevertheless, some differences exist, for example, in alkanes C25, C26, and C27 (modified from Ruano et al. 2013).

potencial evolutivo, la especie parásita más adaptada localmente a su hospedador es *R. anatolicus* (presentando los CHCs más similares entre hospedador y parásito). La semejanza en CHCs entre parásito, esclavas y hospedadoras potenciales, predice un comportamiento más sumiso por adaptación local en las hospedadoras *P. korbi* durante los asaltos a sus nidos. Por esta razón no se desencadenarían respuestas agresivas importantes en el hospedador ni en el parásito.

R. quadratinodum, con un potencial evolutivo similar al de *R. anatolicus*, presenta sin embargo maladaptación, porque parásitos (CC-R) y hospedadoras potenciales aún no esclavizadas (CC-FL) tienen perfiles cuticulares muy distantes (Fig. 3) (Sanllorenzo et al. 2012), lo que predice un proceso de asalto y esclavización más violento con hospedadoras más agresivas y parásitas que ejercerán su virulencia facultativa (Zamora-Muñoz et al. 2003). Un mayor desajuste en el perfil cuticular con su hospedadora *P. cf epinotalis*, provoca un proceso coevolutivo menos eficiente. El resultado es que en el hormiguero parásito la ratio parásito/hospedador es mucho menor que en las otras parejas de especies (Tinaut et al. 2010), lo que puede estar causado por la menor eficiencia en la captura de individuos vivos en los asaltos a nidos de la especie hospedadora. En observaciones en el laboratorio sobre dos nidos mixtos vivos, pudimos comprobar que las hospedadoras esclavizadas *P. cf epinotalis*, presentes en un escaso número, no pre-

sentaban ningún comportamiento de integración en la colonia, permaneciendo escondidas y sin relacionarse entre sí y tampoco con las parásitas. Un comportamiento totalmente distinto al observado entre *P. longiseta* y *R. minuchae* (Ruano y Tinaut 1999; Redondo y Carranza 2016).

Por otro lado, la especie ibérica *R. minuchae* presenta una adaptación local intermedia, con una separación completa entre los CHCs de los componentes de cada población, pero diferencias entre poblaciones mayores que las encontradas para *R. anatolicus* (Ruano et al. 2011, 2013; Sanllorenzo et al. 2012). En *R. minuchae* se da una agresividad y adaptación local intermedia, en este caso, no todos los nidos alopatricos de la hospedadora presentan CHCs similares a ella, existiendo variabilidad también en la respuesta del parásito y su virulencia facultativa (Zamora-Muñoz et al. 2003).

Todos estos hechos apuntan a este sistema hospedador parásito como un excelente modelo para el estudio del efecto relativo de la selección natural y el potencial evolutivo de cada especie en la coevolución parásito-hospedador. Sería necesario continuar los estudios para discernir cómo los patrones de distribución geográfica, las habilidades dispersivas y la organización social afectan al proceso coevolutivo en los sistemas hospedador-parásito. Esto nos haría obtener un mejor conocimiento de quién lidera la carrera de armamentos coevolutiva en estos sistemas, para enfocar cuáles son las presiones selectivas que las provocan (Pennings et al. 2011).

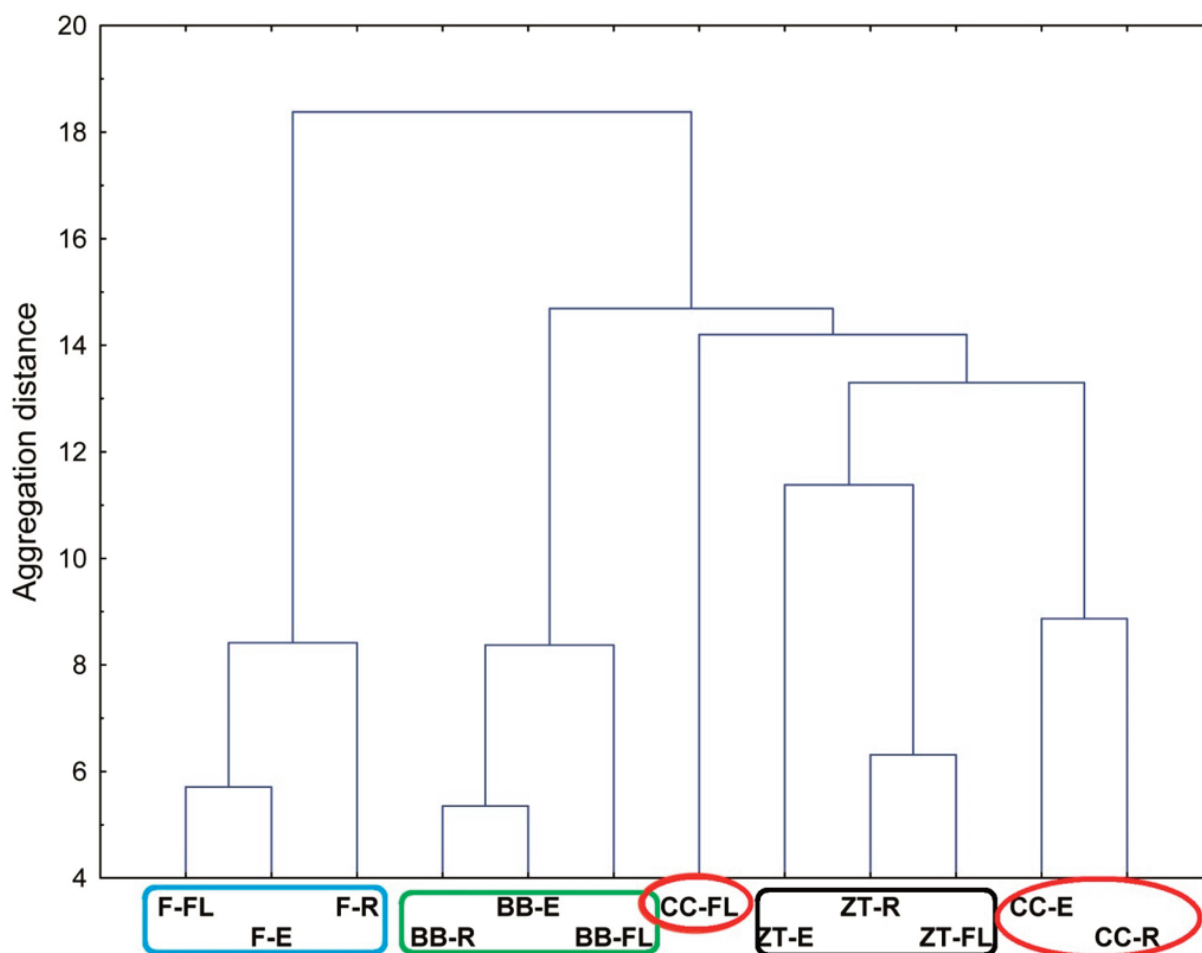


Figura 3. Dendrograma (Método de Ward, Distancias Euclídeas) de los perfiles cuticulares en *Rossomyrmex* (R) y sus hospedadoras *Proformica* (E para las esclavas y FL para obreras de vida libre). *R. minuchae* está representada por la población F de Filabres (España) marcada en azul, *R. anatolicus* por las poblaciones turcas BB (verde) y ZT (negro) y *R. quadratinodum* por la población kazaja CC (rojo). Obsérvese la separación de las *P. cf epinotalis* de vida libre (CC-FL) con las esclavas (CC-E) y parásitas *R. quadratinodum* (CC-R), consecuencia de la maladaptación del parásito (modificado de Sanllorenzo et al. 2012).

Figure 3. Dendrogram (Ward method, Euclidian distances) of the cuticular hydrocarbons in *Rossomyrmex* (R) and their *Proformica* host species (E for the enslaved and FL for the free-living workers). *R. minuchae* is represented by F population from Filabres (Spain) (highlighted in blue), *R. anatolicus* by BB (green) and ZT (black) turkish populations and *R. quadratinodum* by CC population (red). To observe the distant classification of the free living *P. cf epinotalis* (CC-FL) with respect to the enslaved (CC-E) and the parasites (CC-R) workers, showing maladaptation of the parasite (modified from Sanllorenzo et al. 2012).

Agradecimientos

Nihat Aktaç y Celal Karaman (Universidad de Tracia, Turquía), Yelibel Kaz (Kazajistán) y Alejandra Fernández-Zambrano, por su ayuda en la recogida de muestras. Parte de estos trabajos se financiaron a través del proyecto ref. 78/2003 del Organismo Autónomo de Parques Nacionales del Ministerio de Medio Ambiente.

Referencias

- Adiba, S., Huet, M., Kaltz, O. 2010. Experimental evolution of local parasite maladaptation. *Journal of evolutionary biology* 23: 1195-1205.
- Akino, T. 2008. Chemical strategies to deal with ants: a review of mimicry, camouflage, propaganda and phytomimesis by ants (Hymenoptera: Formicidae) and other arthropods. *Myrmecological News* 11:173-181.
- Azcárate, F.M., Rota, C., Hevia, V., Silvestre, M., Tinaut, A., Ruano, F., Seoane, J. 2016. Primera cita de *Rossomyrmex minuchae* Tinaut, 1981 (Hymenoptera, Formicidae) en el Sistema Central (España). *Boletín Asociación española de Entomología*, 40(3-4): 535-537.
- Blatix, R., Herbers, J.M. 2003. Coevolution between slave-making ants and their host: host specificity and geographical variation. *Molecular Ecology* 12:2809-2816.
- Bourke, A.F.G., Franks, N.R. 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, Estados Unidos.
- Brandt, M., Heinze, J., Schmitt, T., Foitzik, S. 2005. A chemical level in the evolutionary arms race between an ant social parasite and its hosts. *Journal of Evolutionary Biology* 18:576-586.
- Brandt, M., Fischer, B., Heinze, J., Foitzik, S. 2007. Population structure and the co-evolution between social parasites and their hosts. *Molecular Ecology* 16:2063-2078.
- Buschinger, A. 1986. Evolution of social parasitism in ants. *TREE* vol.1 (6):155-160.
- Buschinger, A. 2009. Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12: 219-235.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D. 2001. *Dispersal*, Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- D'Etorre, C., Heinze, J. 2001. Sociobiology of slave-making ants. *Acta Ethologica* 3:67-82.
- Fernández-Escudero, I., Seppä, P., Pamilo, P. 2001. Dependent colony founding in the ant *Proformica longiseta*. *Insectes Sociaux* 48: 80-82.
- Fischer-Blass, B., Heinze, J., Foitzik, S. 2006. Microsatellite analysis reveals strong but differential impact of a social parasite on its two host species. *Molecular Ecology* 15:863-872.
- Foitzik, S., Achenbach, A., Brandt, M. 2009. Locally adapted social parasite affects density, social structure and life history of its ant host. *Ecology* 90:1195-1206.
- Forde, S.E., Thompson, J.N., Bohannan, B.J.M. 2004. Adaptation varies through space and time in coevolving host-parasitoid interaction. *Nature* 431: 841-844.
- Gandon, S., Michalakis, Y. 2002. Local adaptation, evolutionary potential and host-parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *Journal of Evolutionary Biology* 15:451-462.
- Gandon, S., Nuismer, N.L. 2009. Interactions between Genetic Drift, Gene Flow, and Selection Mosaics Drive Parasite Local Adaptation. *The American Naturalist* 175:212-224.
- Gandon, S., Capowiez, Y., Dubois, Y., Michalakis, Y., Olivieri, I. 1996. Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proceedings of the Royal Society of London series B*, 263:1003-1009.
- Goudet, J. 2002. FSTAT, A program to estimate and test gene diversities and fixation indices (Version 2.9.3.2). Disponible en: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>
- Hefetz, A. 2007. The evolution of hydrocarbon pheromone parsimony in ants (Hymenoptera: Formicidae) - interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. *Myrmecological News* 10:59-68.
- Hoffmann, E.A., Kovacs, J.L., Goodisman, M.A.D. 2008. Genetic structure and breeding system in a social wasp and its social parasite. *Evolutionary Biology* 8. DOI: 10.1186/1471-2148-8-239.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Estados Unidos.
- Lenoir, A., D'Etorre, P., Errard, C., Hefetz, A. 2001. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology* 46:573-599.
- Lively, C.M. 1999. Migration, Virulence and the Geographic Mosaic of Adaptation by Parasites. *The American Naturalist* 153:34-47.
- Marikovskiy, P.I. 1974. The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarum* Arnoldi (1928). *Insectes Sociaux* 21:301-308.
- Nash, D.R., Als, T. D., Maile, R., Jones, G.R., Boomsma, J.J. 2008. A mosaic of chemical coevolution in a large blue butterfly. *Science*, 319:88-90.
- Nuismer, S.L., Thompson, J.N., Gomulkiewicz, R. 2003. Coevolution between hosts and parasites with partially overlapping geographic ranges. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1337-1345
- Ozaki, M., Wada-Katsumata, A., Fujikawa, K., Iwasaky, M., Yokohari, F., Satoji, Y., Nisimura, T., Yamaoka, R. 2005. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science* 309:311-314.
- Pamilo, P., Gertsch, P., Thorén, P., Seppä, P. 1997. Molecular population genetics of social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:1-25.
- Pennings, P.S., Achenbach, A., Foitzik, S. 2011. Similar evolutionary potentials in an obligate ant parasite and its two host species. *Journal of Evolutionary Biology* 24:871-886.
- Redondo, A, Carranza, J. 2016. Descubriendo el comportamiento animal. 01. Pequeñas esclavistas. Consultado el 14 de octubre de 2016. Disponible en: <http://www.albertoredondo.tv/series/es/3/descubriendo-el-comportamiento-animal>.
- Ruano, F., Tinaut, A. 1999. Raid process, activity pattern and influence of abiotic conditions in *Rossomyrmex minuchae* (Hymenoptera: Formicidae), a slave-maker ant species. *Insectes Sociaux* 46: 341-347.
- Ruano, F., Tinaut, A. 2005. Mating behaviour in a slave-making ant, *Rossomyrmex minuchae* (Hymenoptera, Formicidae). *Naturwissenschaften* 92: 328-331.
- Ruano, F., Hefetz, A., Lenoir, A., Francke, W., Tinaut, A. 2005. Dufour's gland secretion as a repellent used during usurpation by the slave-maker ant *Rossomyrmex minuchae*. *Journal of Insect Physiology*. 51: 1158-1164.
- Ruano, F., Devers, S., Sanllorente, O., Errard, C., Tinaut, A., Lenoir, A. 2011. A geographic mosaic of coevolution in a slave-making host-parasite system. *Journal of Evolutionary Biology* 24:1071-1079.
- Ruano, F., Sanllorente, O., Lenoir, A., Tinaut, A. 2013. *Rossomyrmex*, the slave-maker ants from the arid steppe environments. *Psyche: A Journal of Entomology* 2013.
- Sanllorente, O., Hammond, R.L., Ruano, F., Keller, L., Tinaut, A. 2010. Extreme population differentiation in a vulnerable slave-making ant with a fragmented distribution. *Conservation Genetics* 11:1701-1710.
- Sanllorente, O., Lorite, P., Devers, S., Ruano, F., Lenoir, A., Tinaut, A. 2012. The spatial distribution does not affect host-parasite coevolution in *Rossomyrmex* ants. *Insectes Sociaux* 59:361-368.
- Sanllorente, O., Ruano, F. Tinaut, A. 2015. Large-scale population genetics of the mountain ant *Proformica longiseta* (Hymenoptera: Formicidae). *Population Ecology* 57: 637-648.
- Tinaut, A., Ruano, F., Sanllorente, O., Fernández-Zambrano, A., Karaman, C., Kaz, Y. 2010. Nest composition and worker relatedness in three slave making ants of the genus *Rossomyrmex* Arnoldi and their *Proformica* Ruzsky hosts (Hymenoptera, Formicidae). *Insect Science* 17: 361-368.
- Trontti, K., Aron, S., Sundström, L. 2006. The genetic population structure of the ant *Plagiolepis xene*-implications for genetic vulnerability of obligate social parasites. *Conservation Genetics*, 7: 241-250.
- Vepsäläinen, K., Ebsen, J.R., Savolainen, R., Boomsma, J.J. 2009. Genetic differentiation between the ant *Myrmica rubra* and its microgynous social parasite. *Insectes Sociaux* 56:425-437.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- Włodarczyk, T., Szczepaniak, L. 2016. Facultative slave-making ants *Formica sanguinea* label their slaves with own recognition cues instead of employing the strategy of chemical mimicry. *Journal of Insect Physiology* 96: 98-107.
- Zamora-Muñoz, C., Ruano, F., Errard, C., Lenoir, A., Hefetz, A Tinaut, A. 2003. Coevolution in the slave-parasite system *Proformica longiseta*-*Rossomyrmex minuchae* (Hymenoptera: Formicidae): arms race or evolutionary equilibrium?. *Sociobiology* 42: 299-317.