

Estrategias alternativas en el ciclo de vida de tres hormigas mediterráneas

Xim Cerdá¹, Javier Retana², Jordi Bosch³ y Sebastià Cros

1. Laboratoire d'Éthologie et Sociobiologie. URA CNRS n° 667, Av. J.B. Clément.

Université Paris Nord, 93430 Villetaneuse

2. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals. Facultat de Ciències.

Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra, Barcelona

3. Departament de Biologia Animal. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.

Av. Diagonal, 645, 08028 Barcelona

Key words: ant, *Aphaenogaster senilis*, *Camponotus cruentatus*, *Cataglyphis cursor*, colony life cycle, Formicidae, seasonal activity pattern.

Resumen. Se ha estudiado el ciclo biológico de tres especies de hormigas mediterráneas, y se han constatado importantes diferencias entre ellas. *Cataglyphis cursor* hiberna sin descendencia y completa un ciclo de nidada entre los meses de abril y septiembre. *Aphaenogaster senilis* hiberna sin nidada y produce pupas durante un amplio período de tiempo, desde abril hasta octubre, aunque los valores máximos (que coinciden con el pico de actividad exterior) se dan en primavera y principio de verano. Ambas especies fundan la sociedad por fisión colonial, por lo que la descendencia obrera es la que condiciona decisivamente el ciclo de vida de las colonias. En cambio, *Camponotus cruentatus* funda la sociedad de manera independiente, por lo que debe producir un elevado número de sexuados que contrarresten la elevada mortalidad que tiene lugar durante el apareamiento. Su ciclo difiere de los anteriores en que hay una importante producción primaveral de sexuados y de obreras, que se solapan en el tiempo en el interior de los nidos. Las variaciones en los ciclos de vida de las tres especies se discuten en relación con la actividad estacional y las características ecológicas de cada una de ellas.

Abstract. *Alternative strategies in colony life cycles of three Mediterranean ants.* Colony life cycles of three mediterranean ants have been analyzed, and important differences have been found among them. *Cataglyphis cursor* does not keep brood during the winter, and rears new individuals from egg to adult in only one activity period, from April to September. *Aphaenogaster senilis* spends the winter with brood, and produces new workers during a long period of the year, from April to October. Both species produce a small number of alates because they form new colonies by fission. Therefore, worker brood is the decisive factor that determines colony life cycles of both species. *Camponotus cruentatus* has an independent mode of colony founding, in which colonies produce a high number of alates in order to override the extremely high mortality of colony-founding queens during mating. Its colony cycle differs from the others in that there is a high spring production of alates and workers, which overlap into the nests. Variations in colony life cycles of these species in relationship with their seasonal activity pattern and their ecological features are discussed.

Introducción

Entre los estudios sobre las estrategias de vida de las especies, una serie de ellos se centra en la periodicidad de los componentes del ciclo de vida.

¿Cuándo se producen fenómenos como el crecimiento, la dispersión y la reproducción, y por qué en esos períodos? En muchas regiones de la tierra, los cambios estacionales son habituales: las estaciones frías alternan con las cálidas y los períodos lluviosos alternan con los más secos. En los organismos vivos estas estaciones climáticas se convierten en patrones de actividad estacional, aunque la variedad de patrones estacionales que se pueden encontrar, a veces en la misma localidad, demuestra la complejidad de la cuestión (Wolda 1988).

Un principio bien establecido en biología evolutiva es que cuando diferentes especies se encuentran frente a condiciones ambientales similares, a menudo desarrollan mecanismos muy distintos. Este principio de soluciones estratégicas alternativas se puede aplicar en el caso de los ciclos de vida de las hormigas, en los que es frecuente hallar sorprendentes diferencias entre especies que ocupan los mismos hábitats (Holldobler & Wilson 1990).

La periodicidad anual de las sociedades de hormigas ha sido objeto de numerosos estudios (Meudec 1973, Baker 1976, Ito et al. 1988, y otros), en los que se muestra que los ciclos anuales presentan variaciones interespecíficas notables. Así, en los climas templados la mayoría de especies conserva algunas larvas durante la hibernación, pero algunas pasan el invierno sin larvas. Del mismo modo, el período de aparición de los sexuales y las fechas en que tiene lugar el enjambrazón también pueden variar considerablemente.

En el presente trabajo se analiza el ciclo biológico de tres especies de hormigas mediterráneas: *Aphaenogaster senilis*, *Cataglyphis cursor* y *Camponotus cruentatus*, que habitan en simpatría en diferentes localidades de la Península Ibérica, y de las que ya se conocen diversos aspectos de su autoecología: régimen alimenticio, patrones de actividad diaria y estacional y estrategias de explotación de los recursos (Alsina et al. 1988, Cerdá et al. 1988, 1989).

Material y métodos

El estudio fue llevado a cabo entre los años 1985 y 1987 en Canet de Mar (Barcelona NE de España), localidad litoral situada a 40 km de Barcelona, donde coexisten las tres especies objeto de estudio: *A. senilis*, *C. cursor* y *C. cruentatus*.

La técnica más empleada en el estudio del ciclo biológico de hormigas es su cultivo en nidos artificiales en condiciones controladas de laboratorio. No obstante, con el fin de poder relacionar la presencia de los diferentes componentes de la nidada con la actividad exterior de recolección, se ha preferido realizar un estudio de campo a base de excavar hormigueros de las tres especies en los diferentes períodos del año. De cada colonia desenterrada se contabilizó el número de sexuales y de obreras, así como el de las diferentes fases de la nidada. La época de aparición de los sexuales de las diferentes especies se describe en base a observaciones cualitativas realizadas sobre el terreno.

A fin de relacionar las diferentes fases de desarrollo con la actividad exterior, se contabilizó, en la entrada de los nidos de cada especie, el número de obreras que entraban y salían en períodos de 10 minutos cada hora durante 24 horas (en total doce días de medida entre marzo y noviembre, época de actividad de las tres especies). A partir de estos datos se calcularon los valores de actividad por hora y día de observación. Como índice de actividad se ha utilizado la semisuma de entradas y salidas.

Resultados

En la Fig. 1 se representan las variaciones estacionales de las tres especies consideradas.

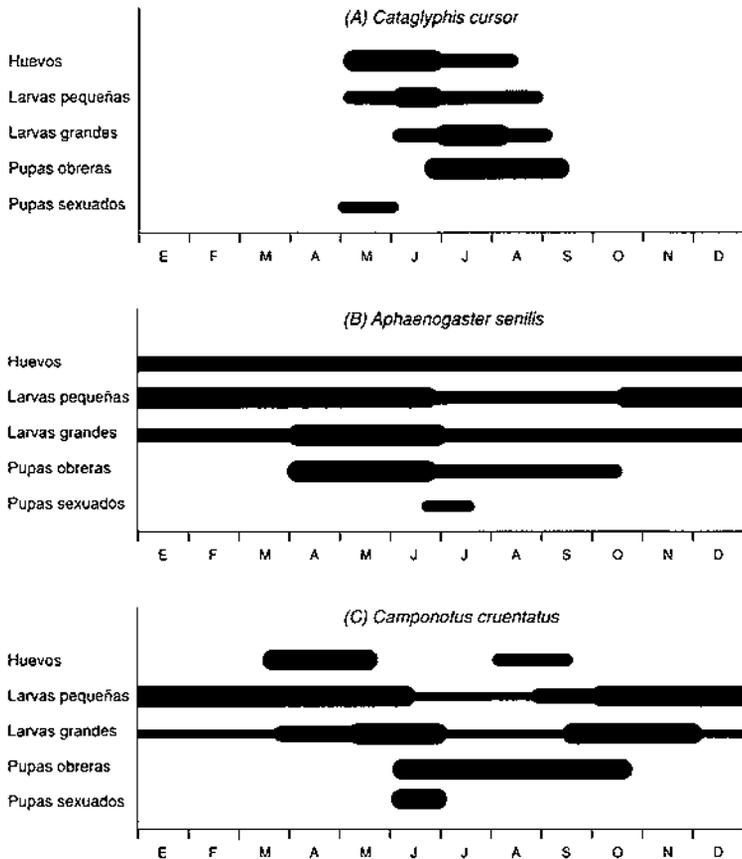


Figura 1. Fenología de las diferentes fases de la nidada en los hormigueros de las tres especies consideradas: a) *Cataglyphis cursor*, b) *Aphaenogaster senilis*, c) *Camponotus cruentatus*. En abscisas, meses del año.

C. cursor hiberna sin descendencia (Fig. 1A), a partir de octubre los nidos de esta especie sólo contienen la reina y las obreras. La actividad de las colonias se reanuda en el mes de abril, aunque hasta mayo no hay huevos en los nidos, los cuales se mantienen hasta finales de julio. Hay larvas de obreras en los nidos entre mayo y finales de agosto, con una presencia máxima durante el mes de julio. Esto coincide con la curva estacional de actividad de recolección de la especie (Fig. 2A), ya que dos terceras partes de la misma tienen lugar

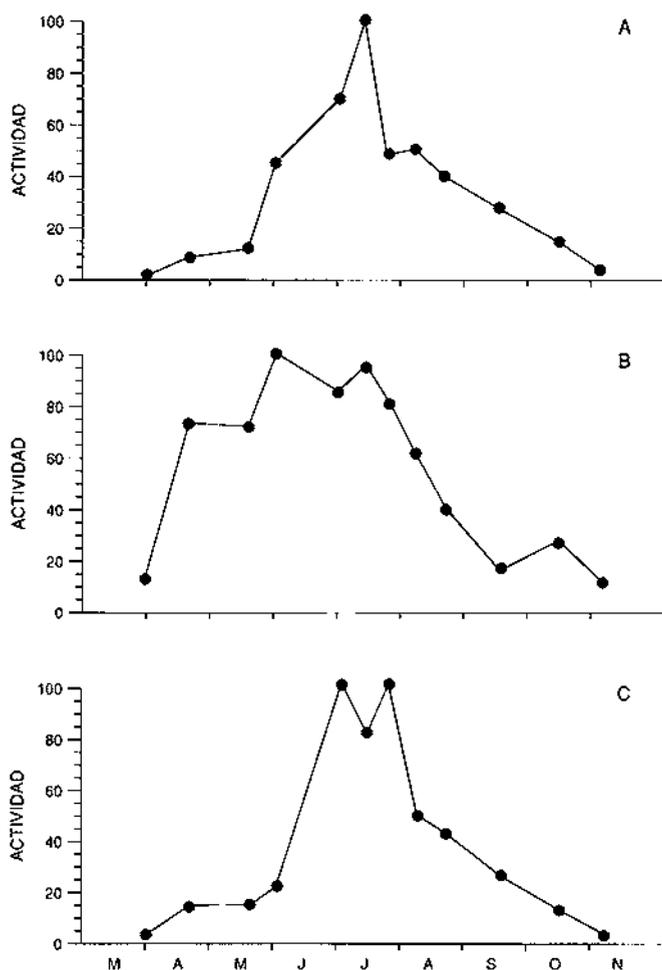


Figura 2. Curvas de actividad estacional de las tres especies consideradas: a) *Cataglyphis cursor*, b) *Aphaenogaster senilis*, c) *Camponotus cruentatus*. En ordenadas, actividad (semisuma de entradas y salidas en cada día de observación) en porcentaje con respecto al valor máximo para cada especie; en abscisas, meses de año.

durante el verano, con el máximo en julio. Las pupas de obreras se encuentran en los nidos de finales de junio a septiembre. Por su parte, las larvas de sexados se desarrollan entre mayo y principios de junio, los sexados eclosionan en junio, y la carrera nupcial tiene lugar entre finales de junio y principios de julio.

A. senilis hiberna con huevos, larvas pequeñas y larvas grandes de obreras (Fig. 1B). El número de huevos no varía excesivamente a lo largo del año, pero sí lo hacen el de larvas pequeñas, que es máximo durante la época de hibernación (de noviembre a marzo), y el de larvas grandes, que lo es entre los meses de abril y junio; durante el verano, en los nidos, el número de larvas de ambos tamaños es mínimo. Estos datos están de acuerdo con el hecho de que la actividad estacional de *A. senilis* está repartida entre primavera y principio de verano (Fig. 2B), cuando los requerimientos alimenticios de las larvas son mayores. Las pupas de obreras se encuentran en los nidos entre abril y octubre. En lo que respecta a los sexados, únicamente se encontraron pupas de machos en los nidos desenterrados en el mes de julio. Los machos están presentes en las colonias durante un período muy prolongado, desde julio hasta octubre. Por contra, nunca hemos encontrado hembras vírgenes en los nidos y únicamente en un caso se encontró una pupa de hembra en un nido desenterrado en el mes de octubre.

C. cruentatus hiberna con muchas larvas pequeñas y un número mucho menor de larvas grandes (Fig. 1C). Hay dos picos de producción de huevos, uno a principio de primavera y otro a mitad de verano. La presencia de larvas pequeñas alcanza valores máximos en invierno y primavera, y el mínimo es en verano. Las larvas de la primera época dan lugar a un elevado número de pupas (de obreras y de sexados en proporción similar). Los sexados emergen durante los meses de junio-julio, y el vuelo nupcial (enjambrazón de machos y hembras) se produce, según los años, entre mediados de junio y principios de julio. Posteriormente hay una segunda producción de larvas de obreras, que emergen en septiembre. La máxima actividad de recolección tiene lugar a principio de verano (Fig. 2C).

En la tabla 1 se resumen las principales características que acabamos de ver sobre el ciclo de las tres especies.

Discusión

Las tres hormigas objeto del presente estudio tienen en común una serie de características, como son tener colonias no demasiado pobladas (entre 200 y 5.000 obreras), ser estrictamente monogínicas y tener unas preferencias de hábitat similares (aunque *C. cruentatus* prefiere zonas más arboladas que las otras dos especies, que son más abundantes en lugares despejados). En lo que respecta a su ciclo biológico, todas tienen en común que hibernan bajo tierra hasta el principio de la primavera, al contrario que otras especies (como *Iridomyrmex humilis*, Benoist 1973, o especies de la misma zona de estudio como

Tabla 1. Principales características del ciclo de vida de las tres especies consideradas.

Especie	Hibernación	Máxima actividad estacional	Producción de obreras	Producción de sexuales
<i>C. cursor</i>	sin nidada	julio	julio-septiembre	mayo-junio
<i>A. senilis</i>	con huevos y larvas	mayo-julio	abril-octubre	julio
<i>C. cruentatus</i>	con larvas	julio	junio-septiembre	junio-julio

Especie	Número sexuales producidos	Apareamiento	Fundación de la sociedad
<i>C. cursor</i>	bajo	carrera nupcial	fisión
<i>A. senilis</i>	muy bajo	cópula en el nido	fisión
<i>C. cruentatus</i>	muy elevado	vuelo nupcial	independiente

Tapinoma nigerrimum o *Messor* spp, obs. pers.), que no tienen un período estricto de hibernación, sino que durante el invierno pueden romperla temporalmente y reanudar su actividad recolectora cuando las condiciones son favorables. Sin embargo, en otros aspectos de su ciclo biológico, las diferencias son considerables (tal como se pone en evidencia en la tabla 1).

C. cursor es la única de las tres especies que hiberna sin descendencia, y que completa un ciclo de nidada durante los meses que dura su actividad exterior. Las primeras larvas son las que dan origen a los sexuales, que se desarrollan en mayo y emergen en junio. En esta especie el modo de fundación de la sociedad tiene lugar por fisión colonial (Lenoir et al. 1988): los machos vuelan lejos del nido natal, pero las hembras permanecen por los alrededores de la entrada, donde son fecundadas durante la carrera nupcial; tras ella vuelven a su nido de origen, y a los pocos días la colonia se fragmenta: grupos de obreras, nidada y una reina recién inseminada emigran hacia otro lugar para formar un nuevo nido. Este tipo de fundación tiene un bajo riesgo para las hembras fundadoras, por lo que son producidas en escaso número (Cagniant 1976, Retana & Cerdá 1990), lo que hace que las colonias de *C. cursor* tengan un reducido gasto en la producción de sexuales y que sus requerimientos alimenticios sean bajos durante los primeros meses de actividad, por lo que pueden ser cubiertos con la reducida actividad que manifiestan en primavera. En junio-julio las colonias tienen su máxima actividad estacional, que coincide con la máxima presencia de larvas en los nidos (Bosch et al. 1987). La aparición de pupas de obreras tienen lugar desde mediados de junio hasta principio de septiembre, de manera que en los hormigueros de *C. cursor* la descendencia que origina sexuales y la que origina obreras no se solapan en el tiempo.

Por su parte, *Aphaenogaster senilis* hiberna con nidada, tanto en forma de huevos como de larvas pequeñas. La actividad de las colonias de la especie se inicia antes que en las otras dos especies, a finales de febrero (Cerdá et al. 1988),

y la considerable actividad de recolección de alimento que se observa desde entonces y durante toda la primavera y principio de verano (ver Fig. 2B) se dedica casi exclusivamente a la producción de obreras. La descendencia obrera es la que condiciona decisivamente el ciclo de vida de *A. senilis*, lo que se pone de manifiesto por el hecho de que hay pupas de obreras desde principios de abril, mientras que en las otras dos especies no empiezan a aparecer hasta casi dos meses después.

La actividad estacional de *A. senilis* tiene una relativa independencia de la nidada reproductiva, ya que la producción de sexuados es mínima, tan sólo se produce un número muy reducido de machos a principios de verano (los cuales permanecen en los nidos hasta el mes de octubre) y un número aún menor de hembras. La reproducción de las colonias es por fisión (Ledoux 1971, 1973), y se cree que las hembras son fecundadas en el interior de los nidos (Ledoux 1971), tal como sucede en otras especies como *Iridomyrmex humilis* (Benois 1973, Keller et al. 1989) o *Lasius sakagami* (Yamauchi et al. 1981). La consecuencia de este modo de fundación de la sociedad es que el riesgo de mortalidad de los sexuados durante el apareamiento es muy bajo, por lo que las colonias no necesitan invertir mucha energía en producirlos, ya que son suficientes unos pocos individuos reproductivos para asegurar la diseminación de la especie.

En cambio, *Camponotus cruentatus* tiene un modo de fundación de la sociedad de tipo independiente, de manera que la hembra joven se enclaustra después de haber sido fecundada durante el vuelo nupcial y da origen, por sí sola, a toda la sociedad. Sin embargo, el establecimiento de nuevas colonias de este modo es muy difícil, ya que, por una parte, la mayoría de las hembras recién fecundadas son destruidas por depredadores y obreras hostiles de otras especies, mientras que otras mueren ahogadas o desecadas antes de encontrar un refugio donde nidificar (Hölldobler & Wilson 1990); además, la competencia intraespecífica que se establece con las colonias maduras de la misma especie, ya presentes en los alrededores, hace que la probabilidad de éxito de una hembra fundadora sea inversamente proporcional a la población de las colonias cercanas de la propia especie, y más aún cuando la especie manifiesta una elevada agresividad intraespecífica, como sucede en *C. cruentatus* (Alsina et al. 1988). Esto hace que las colonias deban producir un número muy elevado de sexuados, con el fin de intentar compensar estas pérdidas y procurar que alguna de las hembras logre salvar todas las dificultades y originar una nueva sociedad.

Por ello, el ciclo de vida de *C. cruentatus* es completamente distinto del de las dos especies anteriores. Las colonias hibernan con larvas (hecho frecuente en el género *Camponotus*: Hölldobler 1962, 1964, 1966, todas en Hölldobler & Wilson 1990, Sanders 1972, Ito et al. 1988), la puesta se realiza en marzo-abril y la descendencia que aparece en primavera origina tanto obreras como sexuados (que eclosionan en junio y realizan el vuelo nupcial en junio-julio). La producción de obreras tiene un segundo pico a finales de

septiembre. Este ciclo es muy similar al descrito por Meudec (1973) para *Tapinoma erraticum*, donde a partir de las larvas hibernantes se producen sexuales y obreras, mientras que de los huevos que pone la reina en abril se origina una «descendencia rápida» que da lugar exclusivamente a obreras durante todo el verano. La curva de actividad estacional de *C. cruentatus* tiene valores máximos en los meses de junio y julio, lo que se corresponde con el pico de recolección de melaza de áfidos (Alsina et al. 1988), aunque no con el de máxima presencia de larvas en los nidos.

A pesar de estas diferencias, las colonias de las tres especies buscan el mismo objetivo que es, al mismo tiempo, doble: por una parte, perpetuar la propia colonia, para lo cual deben producir un número elevado de obreras, que son las que se van a encargar de las tareas de la sociedad durante el ciclo siguiente; y, por otra, perpetuar la propia especie, para lo cual deben producir los propágulos reproductivos necesarios para dar origen a nuevas colonias. Para poder obtener los recursos que requieren las larvas y poder desarrollar esta doble descendencia de obreras y sexuales, cada una sigue, de acuerdo con sus características particulares, una estrategia diferente.

A. senilis y *C. cursor* tienen en común el producir un número reducido de sexuales por colonia, lo que hace que puedan concentrar sus esfuerzos en criar una abundante descendencia obrera. El modo en que lo hacen viene condicionado por su diferente resistencia a los factores ambientales: las colonias de *A. senilis* empiezan su actividad a finales de febrero, y durante toda la primavera y principio del verano, cuando las condiciones de temperatura y disponibilidad de recursos son óptimas para ellas (Cerdá et al. 1988), crían a la nidada procedente de las larvas y los huevos que han pasado el invierno en los nidos. Después, cuando las condiciones se hacen más duras por el calor estival, las colonias deben restringir su actividad, lo que conlleva un menor aporte de alimento y una disminución en la producción de nuevos individuos. Por contra, *C. cursor* no necesita hibernar con larvas ni iniciar su actividad muy pronto, pues puede llevar a cabo el ciclo completo de su descendencia exclusivamente durante los meses en que se prolonga su actividad exterior, ya que es una especie muy termófila que alcanza su máxima actividad diaria y estacional cuando el calor es más elevado (Cerdá et al. 1989), lo cual sucede durante todo el verano.

C. cruentatus, por su parte, produce un número muy elevado de sexuales que son criados a finales de primavera, cuando las colonias todavía recogen muy poco alimento fuera del nido. Esto les exige disponer de un mecanismo que permita que la primera producción de sexuales y obreras sea relativamente independiente de las condiciones externas. Algo similar sucede en las colonias de *Formica polyctena* (ver revisión del ciclo en Hölldobler & Wilson 1990) donde, durante la primavera, cuando la actividad de los nidos es muy baja, se producen sexuales desde huevo hasta adulto gracias a las reservas en forma de cuerpo graso acumuladas por las obreras jóvenes durante el invierno anterior. En diferentes especies del género *Camponotus* también se ha

observado la acumulación de alimento en las obreras mayor repletas (Espadaler et al. 1990, y referencias allí citadas) que posteriormente puede ser transformado en alimento disponible para el resto de la colonia cuando es requerido. Aunque estas obreras «repletas» también se han encontrado en los nidos de *C. cruentatus* desenterrados (obs. pers.), no hay evidencia directa de que ésta sea la fuente de alimento empleada por las colonias de *C. cruentatus* en las épocas de escasez de alimento, por lo que este fenómeno requeriría un estudio más detallado.

Tal como se ha podido comprobar en el caso de estas tres especies, las características de los ciclos de vida de las colonias juegan un papel esencial, y quizá insuficientemente reconocido, en el funcionamiento global de las sociedades de hormigas. Por ello se requieren más estudios detallados de los mismos, a fin de tener un conocimiento más completo de la ecología y sociobiología de las diferentes especies.

Bibliografía

- Alsina, A., Cerdá, X., Retana, J. & Bosch, J. 1988. Foraging ecology of the aphid-tending ant *Camponotus cruentatus* (Hymenoptera: Formicidae) in a savanna-like grassland. *Misc. Zool.* 12: 195-204.
- Baker, G.L. 1976. The seasonal life cycle of *Anoplolepis longipes* (Jerdon) (Hymenoptera: Formicidae) in a cacao plantation and under brushed rain forest in the northern district of Papua New Guinea. *Ins. Soc.* 23: 253-262.
- Benois, A. 1973. Incidence des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité saisonnière de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* dans la région d'Antibes. *Ins. Soc.* 20: 267-296.
- Bosch, J., Alsina, A., Cerdá, X & Retana, J. 1987. Incidence du cycle biologique et de la disponibilité des ressources alimentaires sur le régime trophique d'une fourmi. *Vie Milieu* 37: 237-242.
- Cagniant, H. 1976. Cycle biologique de la fourmi *Cataglyphis cursor*. *Vie Milieu* 26: 277-281.
- Cerdá, X., Bosch, J., Alsina, A. & Retana, J. 1988. Dietary spectrum and activity patterns of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annls. Soc. ent. Fr.* 24: 69-75.
- Cerdá, X., Retana, J., Bosch, J. & Alsina, A. 1989. Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Vie Milieu*, 39: 207-212.
- Espadaler, X., Retana, J. & Cerdá, X. 1990. The caste system of *Camponotus foreli* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 17: 299-312.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. The ants. Springer Verlag, Berlín.
- Ito, F., Higashi, S. & Maeta, Y. 1988. Growth and development of *Camponotus (Paramyrmamblys) kiusiuensis* Santschi colonies (Hym. Formicidae). *Ins. Soc.* 35: 251-261.
- Keller, L., Passera, L. & Vargo, E. 1989. Le remplacement des reines dans les colonies orphelines de la fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* Mayr. Mécanismes et conséquences. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 5: 117-120.

- Ledoux, A. 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis*. C.R. Acad. Sc. Paris 273: 83-85.
- Ledoux, A. 1973. A propos du bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis*. C.R. Acad. Sc. Paris 277: 2199-2200.
- Lenoir, A., Querard, L., Pondicq, N. & Berton, F. 1988. Reproduction and dispersal in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera Formicidae). Psyche 95: 21-44.
- Meudec, M. 1973. Cycle biologique de *Tapinoma erraticum* (Formicidae Dolichoderinae). Ann. Soc. ent. Fr. 9: 381-389.
- Retana, J. & Cerdá, X. 1990. Social organization of *Cataglyphis cursor* ant colonies (Hymenoptera Formicidae): inter-, and intraspecific comparisons. Ethology 84: 105-122.
- Sanders, C.J. 1972. Seasonal and daily activity patterns of carpenter ants (*Camponotus* spp.) in Northwestern Ontario (Hymenoptera: Formicidae). Can. Ent. 104: 1681-1687.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 1-18.
- Yamauchi, K., Kinomura, K. & Miyake, S. 1981. Sociobiological studies of the polygynic ant *Lasius sakagami*. 1. General features of its polydomous system. Ins. Soc. 28: 279-296.

Manuscrito recibido en noviembre de 1991