

Sobre la fundación de la sociedad en la hormiga *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906) (Hymenoptera, Formicidae)

Xim Cerdá¹ y Javier Retana²

1. Centre d'Investigació i Desenvolupament (CSIC). J. Girona, 18. 08034 Barcelona.

2. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra (Barcelona).

Key words: ant, *Cataglyphis iberica*, colony founding, nest population, polydomy, queen.

Abstract. *Considerations on colony founding in the ant Cataglyphis iberica (Emery, 1906).* Colony founding in *Cataglyphis iberica*, a monogynous and polydomous ant species, has been studied. Nest population, worker size distribution and queen/worker dimorphism has been analyzed. Males and virgin females are found only in queenless nests. Virgin females have a relatively small fat content ($36\pm 8\%$) and after mating, they fly and go away from their original nest. Solitary mated queens are usually found in the field, but they never reach to found new societies in laboratory conditions. The contribution of these results to clarify the colony founding process, and the relationships between this process and polydomy phenomenon is discussed.

Resumen. Se ha estudiado el modo de fundación de la sociedad en la hormiga *Cataglyphis iberica*, especie monogínica y policálica. Se ha analizado la población de los nidos, la biometría de las obreras y el dimorfismo reina/obrero. Los sexuales se encuentran únicamente en los nidos sin reina de las colonias. Las hembras vírgenes tienen un contenido relativamente bajo en lípidos ($36\pm 8\%$). Tras la cópula (siempre en el suelo: carrera nupcial) las hembras emprenden el vuelo y se alejan del nido madre. Se encuentran hembras solitarias y fecundadas por el campo, pero instaladas en el laboratorio mueren sin descendencia. Se discute la aportación de estos resultados en favor de los diversos tipos posibles de fundación, y su relación con la policalia.

Introducción

Las sociedades de hormigas ocupan nidos que representan un lugar fijo en el espacio, y que están relativamente aislados de las condiciones ambientales. Existe, sin embargo, una considerable diversidad en cuanto al tipo de organización de la sociedad, que puede ser monogínica, oligogínica o poligínica según el número de reinas (hembras fértiles), y monocálica o policálica según el número de nidos (entendidos como espacio físico) en que se encuentren los miembros de una misma colonia.

Durante cierto tiempo la estructura social monogámica y policálica fue considerada como un fenómeno raro, que representaba un paso previo hacia la poliginia (Pisarski 1972, Hölldobler & Wilson 1977). Conforme se ha ido profundizando en el estudio de más especies de hormigas, se han encontrado más ejemplos de este tipo de sociedad (Torossian 1968, Levieux & Louis 1975, Wehner et al. 1983, Curtis 1985). Éste es también el caso de *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906), una especie endémica de la península (Tinaut & Plaza 1989) cuyas sociedades son monogámicas y policálicas, es decir, formadas por diferentes nidos relacionados entre sí mediante el intercambio de obreras por transporte mutuo, y en uno de los cuales se encuentra la única reina (De Haro & Cerdá 1984).

En anteriores estudios (Cerdá 1986, 1989) se propusieron diversas ventajas posibles de la organización policálica en *C. iberica*: la ampliación del área de recolección de la colonia, la defensa frente a depredadores o ante catástrofes naturales (la población del nido afectado puede emigrar a otro de los nidos de la misma colonia), o la progresiva colonización de nuevas zonas (formación por fisión colonial de nidos hijos que más tarde se separarán del nido madre para originar nuevas colonias). El objetivo del presente trabajo ha sido analizar el modo de fundación que siguen las colonias *C. iberica*, y comprobar su posible relación con la organización policálica. De acuerdo con la clasificación de Hölldobler & Wilson (1977) sobre los posibles tipos de fundación de la sociedad en hormigas, y descartando la pleometrosis (en la que la colonia es originada a partir de la colaboración de varias reinas fundadoras) al no haberse encontrado nunca más de una reina por nido (se utilizará el término «hembra» al hacer referencia a hembra virgen, y «reina» como sinónimo de hembra fecundada) la fundación podría seguir uno de los siguientes esquemas:

a) Fundación independiente: la hembra fecundada da origen, por sí sola, a toda la sociedad. La fundación puede ser claustral, cuando la reina se entierra en el suelo, pone los huevos, alimenta ella misma con sus reservas a las primeras larvas y ayuda a la eclosión de las primeras obreras (que serán las encargadas, a partir de entonces, de la alimentación y cuidado de las larvas); o no claustral, en el caso de que el alimento de las primeras larvas no proceda exclusivamente de las reservas de la reina, sino que ésta salga fuera del nido a recolectar alimento.

b) Fundación dependiente: la reina necesita ayuda de las obreras para la fundación. En ocasiones la hembra recién fecundada emigra del nido de origen con una parte de las obreras (fisión colonial), y en otras es adoptada en un nido compuesto únicamente por obreras (adopción).

Para el estudio del tipo de fundación se han analizado, por una parte, diversas características sobre la composición poblacional de los nidos de la especie (número de obreras y biometría de las mismas) y por otra, diversos aspectos relacionados con la fisiología y el comportamiento de las hembras.

Material y métodos

El trabajo de campo se realizó en diversas zonas próximas a la Universitat Autònoma de Barcelona (Bellaterra, Barcelona, NE España) de características similares: suelos calcáreos, ausencia de estrato arbóreo y vegetación dominada por la olivarda, *Inula viscosa*. La situación de estas zonas se detalla en Cerdá (1989).

Para el estudio de diferentes aspectos de la composición de los nidos de *C. iberica* se estableció previamente la colonia a la que pertenecían, mediante el análisis de las relaciones de transporte entre los nidos. Se excavaron todos los nidos de 22 sociedades de la especie (48 nidos en total) utilizando el procedimiento habitual descrito en Cerdá (1986). Se recogió todo su contenido (obreras, descendencia, restos de alimento, etc.) con aspiradores entomológicos, para su posterior estudio en el laboratorio. A partir de este material se analizaron una serie de parámetros:

a) Número total de obreras en cada nido de la colonia.

b) Biometría de las obreras: se midió la máxima anchura de la cabeza de las obreras y reina de siete nidos, que formaban cuatro colonias policálicas (una compuesta por tres nidos: B1, B2 y B3; otra por dos nidos: C4 y C5; y otras dos por un solo nido cada una: D6 y E7).

c) Contenido en lípidos de las hembras vírgenes. Éstas fueron recogidas, en junio de 1988, en el momento en que salían del nido para iniciar el apareamiento. Tras su captura fueron trasladadas al laboratorio y sacrificadas con vapores de acetato de etilo, e inmediatamente se cuantificó su peso fresco con una balanza analítica de precisión; a continuación se mantuvieron 24 horas en la estufa a 60°C, y se determinó el peso seco. Finalmente, fueron enviadas a L. Keller quien a partir de los ejemplares y de los datos de peso fresco y peso seco realizó una estimación del contenido en lípidos.

Sobre el terreno, se observó el comportamiento de las hembras, durante y al finalizar la cópula. Asimismo, un cierto número de hembras fueron recogidas tras la cópula e instaladas individualmente en el laboratorio en nidos artificiales de dos tipos distintos. Para analizar la posibilidad de una fundación claustral, se utilizaron nidos consistentes en un tubo de vidrio de 1 cm de diámetro, taponado en un extremo con esponja sintética y conectado por el otro con una fuente de humedad. El nido se mantenía en completa oscuridad. Se instalaron 18 hembras en estas condiciones. En el caso de la fundación no claustral, el montaje era similar al anterior, pero uno de los extremos del tubo se abría a una caja circular transparente y aireada (mundo exterior) donde se colocaba el alimento (grillos troceados y dieta artificial). Diez hembras fueron instaladas en estas condiciones.

En ambas situaciones se controló, diariamente durante el primer mes y semanalmente después, la supervivencia de la hembra, así como la existencia de cualquier tipo de descendencia (huevos, larvas, etc.).

Resultados

El primer aspecto analizado, en relación con la fundación de la sociedad en *Cataglyphis iberica*, ha sido la población de los nidos (número de obreras) cuantificada a partir de la excavación de 22 colonias (48 nidos en total) de la especie (Fig. 1A). Como primer resultado, es de destacar que son muy escasos los nidos con un tamaño inferior a las 100 obreras: sólo tres de los nidos excavados lo eran (uno de ellos huérfano y los otros dos, D6 y E7, con reina).

A fin de comparar estos datos con los de hormigas cuyo modo de fundación es conocido, en la Figura 1 también se representan los histogramas de población de los nidos de las especies *Formica subrufa* (Fig. 1B) y *Aphaenogaster senilis* (Fig. 1C). *F.subrufa* es una especie monogínica con fun-

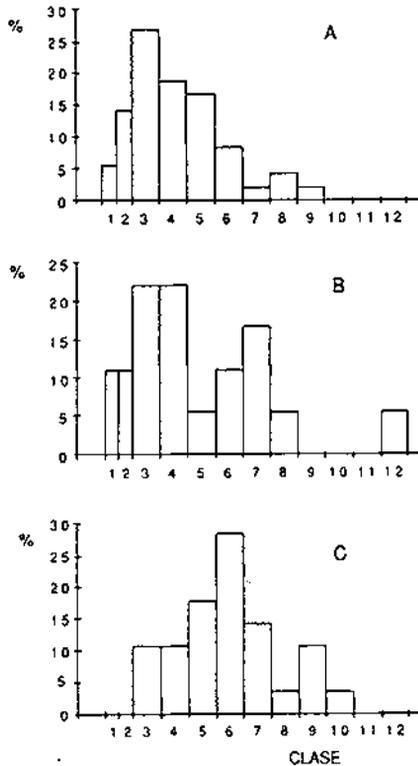


Figura 1. Población de los nidos de diferentes especies de hormigas ibéricas: A) *Cataglyphis iberica* (N=48 nidos), B) *Formica subrufa* (N=18 nidos) y C) *Aphaenogaster senilis* (N=28 nidos). En abscisas: clases de tamaño (número de obreras) tomadas en intervalos de 200 obreras (excepto clase 1: 0-99 obreras y clase 2: 100-199 obreras). En ordenadas: porcentaje de nidos de cada clase.

dación independiente y claustral (*V.Cavia*, com.pers.), y si observáramos el histograma de población de los nidos de esta especie (Fig. 1B, *V.Cavia* datos no publicados) se ve que hay desde nidos pequeños, con menos de 100 obreras (colonias incipientes) hasta nidos de más de 2000 obreras. En cambio, en *A.senilis*, especie también monogínica pero con fundación dependiente por fisión colonial (Ledoux 1971), no hay ningún nido cuya población sea inferior a 200 obreras (Fig. 1C, datos de 28 nidos desenterrados en Canet de Mar, Barcelona).

Se realizó el análisis biométrico de las obreras de dos nidos, D6 y E7, que por su tamaño parecían incipientes, a fin de comparar las obreras de estos nidos con las de otros nidos maduros de la especie, ya que las obreras formadas en el primer año, desde el inicio de una fundación independiente, son menores que las de la colonia madura. La Figura 2 muestra las distribuciones de anchura de cabeza de las obreras de un nido maduro de *C.iberica* (nido B1, Fig. 2A) y los dos nidos presuntamente incipientes (D6, Fig. 2B; E7, Fig. 2C). Entre ellos existen importantes diferencias: mientras que

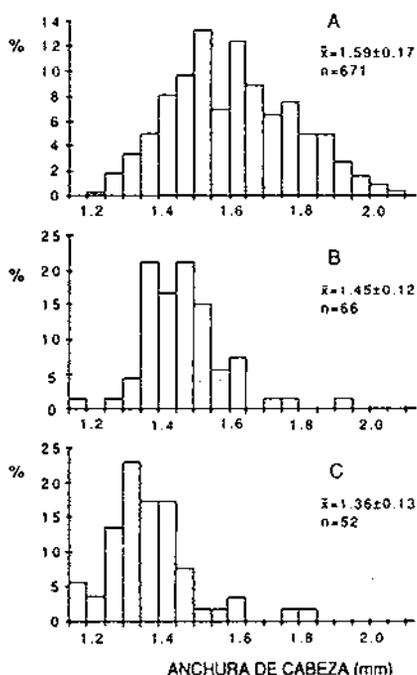


Figura 2. Anchura de cabeza de las obreras de *Cataglyphis iberica* de diferentes nidos: A) Nido B1, B) Nido D6 y C) Nido E7. (En cada caso se indica la media \pm desviación típica y el número de obreras del nido). En abscisas: anchura de la cabeza en intervalos de clase de 0.10 mm. En ordenadas: porcentaje de obreras pertenecientes a cada clase.

Tabla 1. Anchura de la cabeza ($\bar{X} \pm SD$ y rango, en mm) de las obreras de *Cataglyphis iberica* de diferentes colonias policálicas. Los nidos con igual letra pertenecen a la misma colonia.

Nido	Número de obreras	Anchura de la cabeza (mm)	
		$\bar{X} \pm SD$	rango
B1	671	1.58 \pm 0.17	1.20-2.05
B2	614	1.62 \pm 0.17	1.20-2.05
B3	625	1.61 \pm 0.21	1.15-2.10
C4	203	1.60 \pm 0.16	1.15-2.05
C5	360	1.58 \pm 0.17	1.15-2.10
D6	66	1.45 \pm 0.12	1.15-1.90
E7	52	1.36 \pm 0.13	1.15-1.75

en el nido B1 las clases superiores a la clase 7 (anchura de cabeza: 1.45 mm) engloban al 71.5% de la población, en los nidos D6 y E7, estas clases sólo reúnen al 33% y 11.5% de las obreras, respectivamente. La diferencia en la distribución de tamaños se manifiesta también en el rango máximo: en B1 hay obreras con una anchura de cabeza de hasta 2.05 mm, en tanto que en D6 sólo llegan a 1.90 mm, y las de E7 se quedan en 1.75 mm. Finalmente, en la Tabla 1 se indican los valores medios de anchura de cabeza de las obreras de estos y de otros nidos de diferentes colonias. Las diferencias entre los nidos D6 y E7 y los restantes son significativas (análisis de la varianza, $P \leq 0.0001$).

Otra característica biométrica que se ha estimado es el cociente entre el tamaño de la reina y el de las obreras, que indica el grado de dimorfismo de la especie, e indirectamente se puede relacionar con el tipo de fundación (Keller & Passera 1989). Se ha calculado a partir de dos medidas diferentes, la longitud del cuerpo y la anchura de la cabeza, obteniéndose los siguientes resultados: la longitud total del cuerpo de las hembras es de 11.0 \pm 0.8 mm ($\bar{x} \pm SD$; n=10) y el de las obreras es de 7.4 \pm 0.7 mm (n=20), lo que da una relación tamaño hembra/tamaño obrera de 1.49; al considerar la anchura máxima de la cabeza (AC), el valor medio de las hembras es de 2.4 \pm 0.1 mm (n=10) y el de las obreras 1.6 \pm 0.1 mm (n=20), siendo el cociente AC hembra/AC obrera de 1.50.

Para cuantificar las reservas energéticas de las hembras de *C. iberica*, se midieron el peso seco y peso fresco de doce hembras vírgenes recogidas en el momento de salir del nido. Los valores medios obtenidos fueron 36 \pm 3 mg de peso fresco, y 17 \pm 3 mg de peso seco. A partir de estos datos se estimó que las hembras vírgenes de esta especie tienen un 36 \pm 8% de contenido en grasa.

También se realizaron una serie de observaciones del comportamiento de las hembras de *C. iberica* en el campo. Las hembras vírgenes, tras su sa-

lida del nido (que tiene lugar desde la primera semana de junio hasta mediados de julio, según las características climáticas y geográficas de cada zona) inician el comportamiento que conducirá al apareamiento (descrito con detalle en Cerdá 1988). La cópula se realiza en el suelo (carrera nupcial) y al finalizar, la hembra emprende el vuelo y se aleja considerablemente de su colonia de origen (nunca se ha observado el regreso de una hembra fecundada al nido). En el mes de junio de 1986 se recogieron en Bellaterra (Barcelona) un total de 15 hembras de la especie, 12 de ellas sin alas. La disección y análisis del contenido de la espermateca de cada una de ellas puso de manifiesto que la mayoría, excepto tres (dos aladas y la tercera desalada), habían sido fecundadas, es decir, presentaban espermatozoides en la espermateca.

Para analizar en el laboratorio la posibilidad de una fundación independiente, se instalaron hembras fecundadas, recogidas sobre el terreno al finalizar la cópula. Se evaluó con dos series de experimentos la posibilidad de una fundación claustral o no claustral. El resultado de ambos grupos fue:

a) En el caso de las hembras claustrales, el tiempo medio de vida fue de 28 días ($n=18$; rango 9-50 días), y todas murieron sin descendencia. Sólo en dos casos se observó puesta: en un tubo se pudo apreciar un paquete de huevos y diminutas larvas, al que la reina dedicaba una cierta atención; en otro caso se trató de dos pequeñas larvas, que tampoco llegaron a prosperar.

b) Las hembras con instalación no claustral tampoco sobrevivieron. Su vida media fue de 22 días ($n=10$; rango 17-39 días) y en ningún caso hubo puesta. Sólo en raras ocasiones fueron vistas fuera del tubo y nunca alimentándose.

Todas las hembras utilizadas en las dos series de experiencias fueron diseccionadas inmediatamente después de su muerte. La observación al microscopio del contenido de la espermateca confirmó (con la presencia de espermatozoides) que todas ellas habían sido fecundadas.

Discusión

A partir de los resultados expuestos no es posible decantarse definitivamente por un modo u otro de fundación colonial en las sociedades de *C.iberica*, ya que existen argumentos a favor y en contra de cada uno de ellos.

Argumentos que apoyan la fundación independiente

1. Las hembras vuelan y se alejan del nido tras la cópula. Este parece uno de los argumentos más consistentes en favor de la fundación independiente, ya que las hembras vuelan distancias considerables por lo que es improbable que regresen a su nido de origen, asimismo el riesgo que conlleva este vuelo no tiene justificación si se da su regreso. En otra especie del género, *Ca-*

taglyphis cursor, que tiene fundación dependiente (Lenoir et al. 1987, 1988), después de la cópula la hembra no emprende el vuelo, sino que regresa al nido (Querard 1985).

2. Por el campo se encuentran hembras fecundadas solitarias. En el caso de *C.cursor*, Lenoir & Cagniant (1986) consideran un argumento a favor de la fundación dependiente de esta especie el no haber encontrado nunca hembras solitarias por el campo. Por contra, en *C.iberica* es relativamente frecuente encontrarlas e incluso en un caso se observó a una de ellas excavando en el suelo, lo cual apoya la posibilidad de una fundación independiente en esta especie.

3. Las obreras de los nidos pequeños son de menor tamaño. La existencia de diferencias significativas en el tamaño de las obreras de los dos nidos menos poblados excavados (D6 y E7) respecto a las de los otros nidos hace pensar que se trata de colonias de reciente fundación. Y es un hecho conocido que las obreras de sociedades incipientes de una especie son, por regla general, menores que las de los nidos maduros (véase revisión en Passera 1984). Por ello, la existencia de estos dos nidos apoya la fundación independiente (en el caso de ser dependiente no existiría diferencia entre las obreras de nidos maduros e incipientes, puesto que las de estos últimos procederían de los primeros).

Argumentos que apoyan la fundación dependiente

1. Son raros los nidos con reducido número de obreras. El hecho de que la gran mayoría de los nidos de *C.iberica* tengan una población superior al centenar de obreras apoya, indirectamente, una posible fundación dependiente, ya que ésta se inicia con un cierto número de obreras de partida, mientras que en la fundación independiente las colonias tienen un reducido número de obreras durante los primeros años de existencia. Sin embargo, la existencia de los nidos D6 y E7 con muy pocas obreras hace discutible este argumento, pues estos nidos podrían corresponder, como se ha dicho, a fundaciones recientes.

2. Las hembras fecundadas mueren al instalarlas aisladas en el laboratorio. Las hembras fecundadas de *C.iberica* no sobreviven instaladas en nidos artificiales. Este hecho apoya una fundación de tipo dependiente, ya que hembras de otras especies con fundación independiente (por ejemplo *Messor spp.*, *Formica spp.* o *Pheidole pallidula*) instaladas en las mismas condiciones consiguen formar una nueva colonia; se trata por tanto de una cuestión fisiológica y no de una instalación en condiciones no adecuadas. En otras hormigas con fundación dependiente, como *Cataglyphis cursor* o *Aphaenogaster senilis*, las hembras inseminadas también mueren en condiciones de laboratorio (Lenoir & Cagniant 1986; observaciones personales).

3. Las hembras vírgenes tienen un $36 \pm 8\%$ de contenido en lípidos. El contenido en lípidos de las hembras vírgenes de *C.iberica* ($36 \pm 8\%$) es, en prin-

cipio, otro de los argumentos en favor de una fundación dependiente en la especie. De las reservas de lípidos la reina obtiene, durante la fundación claustral, la energía necesaria para su mantenimiento y el de su descendencia; por ello, las reinas de especies con fundación independiente presentan un contenido en lípidos superior al de aquéllas con fundación dependiente (Keller & Passera 1989). El valor de *C.iberica* está próximo al encontrado para *Cataglyphis cursor* (29%; L.Keller, com.pers.), por lo que es probable que ambas tengan el mismo tipo de fundación. Dado que *C.cursor* tiene fundación dependiente por fisión colonial (Lenoir et al. 1987, 1988, Querard 1985) y que el valor encontrado en *C.iberica* difiere considerablemente del de especies con fundación independiente como *Lasius flavus* (60%; Nielsen et al. 1985) o *Tetramorium caespitum* (51%; Peakin 1972), este dato apoya la posibilidad de una fundación dependiente. Pero dicho valor es intermedio entre los valores medios observados por Keller & Passera (1989) en especies de fundación independiente ($54 \pm 6\%$) y dependiente ($19 \pm 8\%$), por lo que no es tan concluyente como sería de esperar.

4. El grado de dimorfismo reina/obrero es reducido. Habitualmente las hembras con fundación independiente son mayores (en relación a las obreras de su propia especie) que las de fundación dependiente, ya que necesitan acumular más energía (invertida en el cuidado de la descendencia). La relación tamaño hembra/tamaño obrera refleja el grado de polimorfismo de cada especie (Fresneau et al. 1982), y Keller & Passera (1989) constatan que es superior en las especies de fundación independiente (2.1 ± 0.6) que en las de fundación dependiente (1.5 ± 0.2). El cociente obtenido para *C.iberica* (1.5) la aproxima a las de fundación de tipo dependiente, aunque hay que tener en cuenta que diversas especies no se ajustan a esta regla (Keller & Passera 1989).

Fundación en otras especies del género Cataglyphis

Hasta el presente son muy escasos los trabajos que se han ocupado del modo de fundación de las sociedades de hormigas del género *Cataglyphis*. En lo que respecta a la fundación independiente Shalmon (1981) observa que las hembras de *Cataglyphis sabulosa* emprenden un vuelo nupcial al finalizar la cópula (que realizan en el suelo), tras el cual se liberan de las alas e inician la excavación del nuevo nido; en este sentido, el comportamiento de *C.iberica* sería similar, aunque sólo en una ocasión se observó a una hembra inseminal excavando. También dentro del mismo tipo de fundación, Fridman & Avital (1983) observan que en *Cataglyphis bicolor nigra* las jóvenes reinas fundan el nido de manera independiente, aunque luego salen al exterior a buscar alimento para las primeras larvas (fundación no claustral). No es posible descartar este modo de fundación (que justificaría el bajo contenido en lípidos de las hembras vírgenes) pero tampoco hay evidencias que lo confirmen.

En relación con la fundación dependiente, en los estudios ya mencionados sobre *Cataglyphis cursor* (Querard 1985, Lenoir et al. 1987, 1988) se ha comprobado la existencia en dicha especie de una fundación por fisión colonial. No obstante, entre dicha especie y *C. iberica* existen considerables diferencias ya que, aun siendo ambas monogínicas, la primera es estrictamente monocálica (Cagniant 1976, Retana & Cerdá 1990), mientras que la segunda es policálica (De Haro & Cerdá 1984). El 89% de las especies con fundación dependiente son poligínicas (Keller & Passera 1989) y la policalia suele estar asociada, por lo general, con la poliginia. Sin embargo la monoginia policálica recoge las ventajas de los dos tipos de organización social: por una parte, como indican Hölldobler & Wilson (1977), es más económico para las colonias pequeñas tener una sola reina; y, por otra parte, los mismos autores consideran justificada la policalia en hábitats inestables.

La fundación dependiente puede ser por fisión colonial o por adopción de nuevas reinas. La fisión colonial se da en varias especies de ponerinas y ciertas formicinas y dolichoderinas que tienen varias reinas funcionales o varias «gamergates» (Hölldobler & Wilson 1990), así como en especies estrictamente monogínicas que readoptan momentáneamente una o varias hembras hijas recién fecundadas, éstas poco después abandonan el nido con una parte de las obreras para formar una nueva colonia completamente distinta. Este tipo de fundación que, entre otras, ocurre en las hormigas legionarias (*Dorylus*, *Eciton*: Sudd & Franks 1987), en *Aphaenogaster senilis* (Ledoux 1971) y en *Cataglyphis cursor* (Querard 1985, Lenoir et al. 1987, 1988), según Sudd & Franks (1987) se da en circunstancias en que las hembras solitarias tienen escasas posibilidades de supervivencia y va acompañada de una baja producción de hembras. Estas circunstancias se cumplen en el caso de *C. iberica*, que nidifica en zonas áridas donde las condiciones pueden ser muy extremas, y que nunca produce más de un centenar de hembras por colonia; sin embargo, nunca se ha encontrado más de una reina en el mismo nido y en las emigraciones observadas, el nido de origen queda completamente abandonado, lo cual hace dudar de la posibilidad de una fisión colonial.

La otra posibilidad sería la gemación (las colonias se fraccionan en subunidades que inicialmente mantienen las relaciones de intercambio de obreras con el nido madre, pero que con el tiempo cesan), que se da en distintas especies poligínicas (Czechowski 1984, Higashi 1979, 1983). En el caso de *C. iberica* sería necesaria una previa adopción de hembra (ya que, de lo contrario, la colonia hija sería agénica). La adopción de hembras fecundadas, procedentes del propio nido o de otro distinto, es un fenómeno común en especies poligínicas y policálicas (Benois et al. 1973, Ito & Imamura 1974, Czechowski 1975, Higashi 1983, Mackay & Mackay 1983). Este proceso resultaría muy ventajoso para *C. iberica*, al no representar ninguna alteración respecto a la organización colonial típica, al constituirse uno de los nidos secundarios (sin reina) en nido principal por la adopción de una hembra recién fecundada y romper la relación con la colonia madre. El problema es-

triba en que se han estudiado las relaciones de transporte durante más de cuatro años en algunas colonias (Cerdá 1989), y no se ha observado esta transformación de un nido secundario en nido principal de otra colonia.

Aunque no es posible concluir nada definitivo sobre el modo de fundación de las sociedades de *C.iberica*, los resultados expuestos pueden servir como punto de partida de nuevos trabajos para aclarar este importante aspecto de la biología de la especie, que condiciona la dispersión de las colonias, la colonización de nuevas áreas y la repartición del territorio.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a L.Keller (Musée de Zoologie, Lausanne) su imprescindible colaboración en la cuantificación del contenido en lípidos de las hembras vírgenes; a X. Espadaler su ayuda en los análisis de las espermatozoides; a V. Cavia la comunicación de datos inéditos sobre *Formica subrufa*; a S. Cros la cesión de los nidos D6 y E7 de *C.iberica*; a D. Company y a la familia Aroca su importante labor de apoyo durante el trabajo de campo.

Bibliografía

- 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. Insect. Soc. 20: 267-296.
- Cagniant, H. 1976. Cycle biologique de la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonsc. Vie Milieu 26: 277-281.
- Cerdá, X. 1986. Contribución al estudio de la etología y la ecología de *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906) (Hymenoptera, Formicidae). Tesis de Licenciatura. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Cerdá, X. 1988. La carrera nupcial de *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906) (Hymenoptera: Formicidae). Actas III Congr. Ibér. Entom.: 511-514.
- Cerdá, X. 1989. La policalia y el transporte mutuo en la hormiga *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906). Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Curtis, B.A. 1985. Nests of the Namib desert dune ant *Camponotus detritus* Emery. Insect. Soc. 32: 313-320.
- Czechowski, W. 1975. Bionomics of *Formica (Coptoformica) pressilabris*. Ann. Zool. 33: 273-285.
- Czechowski, W. 1984. Colony fission and intraspecific contents in *Myrmica laevino-dis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). Ann. Zool. 38: 99-109.
- De Haro, A. & Cerdá, X. 1984. Communication entre nids à travers le transport d'ouvrières chez *Cataglyphis iberica* Emery 1906 (Hym. Formicidae). In: A. De Haro & X. Espadaler (eds.) Processus d'acquisition précoce. Les communications. Publ. Universitat Autònoma de Barcelona et Société Française pour l'Étude du Comportement Animal. Bellaterra. pp. 227-233.
- Fresneau, D., Jaisson, P. & García Pérez, J. 1982. Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. In: Jaisson P. (ed.). Social Insects in the Tropics (vol.1). Presses de l'Université Paris Nord. Paris. pp. 129-155.

- Fridman, S. & Avital, E. 1983. Foraging by queens of *Cataglyphis bicolor nigra* (Hym.: Formicidae). Israel J. Zool. 32: 229-230.
- Higashi, S. 1979. Polygyny, nest budding and internest mixture of individuals in *Formica (Serviformica) japonica* Motschulsky at Ishikari Shore. Kontyû 47: 381-389.
- Higashi, S. 1983. Polygyny and nuptial flight of *Formica (Formica, yessensis* Forel at Ishikari Coast, Hokkaido, Japan. Insect. Soc. 30: 287-297.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften 64: 8-15.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. The ants. Springer Verlag. Berlín.
- Ito, M. & Imamura, S. 1974. Observations on the nuptial flight and internidal relationship in a polydomous ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 19: 681-694.
- Keller, L. & Passera, L. 1989. Physiologie des sexués femelles de fourmis (Hymenoptera: Formicidae) en relation avec le mode de fondation. Actes Coll. Insectes Soc. 5: 63-68.
- Ledoux, A. 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. C.R. Acad. Sc. Paris 273: 83-85.
- Lenoir, A. & Cagniant, H. 1986. Role of worker thelytoky in colonies of the ant *Cataglyphis cursor*. Entom. Gener. 11: 153-157.
- Lenoir, A., Querard, L. & Berton, F. 1987. Colony founding and role of parthenogenesis in *Cataglyphis cursor* ants (Hymenoptera-Formicidae). In: J. Eder & H. Rembold (eds.) Chemistry and biology of social insects. Proceed. 10th Congress IUSSI, Munich 1986. Verlag J. Peperny. Munich.
- Lenoir, A., Querard, L., Pondicq, N. & Berton, F. 1988. Reproduction and dispersal in the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera. Formicidae). Psyche 95: 21-44.
- Lévieux, J. & Louis, D. 1975. La nutrition des fourmis tropicales. II Comportement alimentaire et régime de *Camponotus vividus*. Comparaison intragénérique. Insect. Soc. 22: 391-404.
- Mackay, W. & Mackay, E. 1983. Analysis of internest movement in *Formica haemorrhoidalis* Emery (Hym. Formicidae). Southwest. Nat. 28: 295-302.
- Nielsen, M.G., Skyberg, N. & Peakin, G. 1985. Respiration of ant queens. Actes Coll. Insectes Soc. 2: 133-140.
- Passera, L. 1984. L'organisation sociale des Fourmis. Privat Toulouse.
- Peakin, G. 1972. Aspects of productivity in *Tetramorium caespitum*. Ekol. Polska 20: 56-63.
- Pisarski, B. 1972. La structure des colonies polycaliques de *Formica exsecta*. Ekol. Polska 20: 111-116.
- Querard, L. 1985. Reproduction et exploitation de l'habitat chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Fonsec.) (Hyménoptères-Formicidae). DEA d'Ecologie Expérimentale. Université de Tours, Tours.
- Retana, J. & Cerdá, X. 1990. Social organization of *Cataglyphis cursor* ant colonies (Hymenoptera, Formicidae): inter- and intraspecific comparisons. Ethology 84: 105-122.
- Shalmon, B. 1981. A preliminary note on the biology of *Cataglyphis sabulosa* Kugler (Hymenoptera: Formicidae) in the Southern Arava Valley, Israel. Israel J. Entomol. 15:103.
- Sudd. J.H. & Franks, N.R. 1987. The Behavioural Ecology of Ants. Blackie and Son Ltd. Glasgow & London.

- Tinaut, A. & Plaza, J.L. 1989. Situación taxonómica del género *Cataglyphis* Förster, 1850 en la Península Ibérica. I. Las especies del subgénero *Cataglyphis* Förster (Hym. Formicidae). EOS 65: 189-199.
- Torossian, C. 1968. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) (Hym. Form. Dolichoderidae). VIII Mode de reproduction et cycle biologique des colonies. Insect. Soc. 15: 375-388.
- Wehner, R., Harkness, R.D. & Schmid-Hempel, P. 1983. Foraging Strategies in Individually Searching Ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Mainz.

Manuscrito recibido en junio de 1990.