

DOCUMENTOS TECNICOS DE CONSERVACION

II época, num. 13



La Hormiga Argentina (*Linepithema humile*) en las Islas Baleares

Listado preliminar de las Hormigas de las Islas Baleares

DOCUMENTOS TECNICOS DE CONSERVACION

II época, num. 13



La Hormiga Argentina (*Linepithema humile*) en las Islas Baleares

Listado preliminar de las Hormigas de las Islas Baleares

Kiko

Enrique Gomez Abal

Xavier Espadaler Gelabert

<p>0. índice 3</p> <p>1. Agradecimientos 6</p> <p>2. Preámbulo 7</p> <p>3. La problemática de la invasión de especies foráneas 8</p> <p> 3.1. Las especies foráneas y su amenaza a la biodiversidad 8</p> <p> 3.2. Especies exóticas y especies invasoras .. 8</p> <p> 3.3. Características de las especies invasoras 9</p> <p> 3.3.1. Tendencia a la migración..... 9</p> <p> 3.3.2. Ausencia de agresión intraespecífica 9</p> <p> 3.3.3. Unicolonialismo 9</p> <p> 3.3.4. Poliginia 10</p> <p> 3.3.5. Elevada agresividad interespecífica.10</p> <p> 3.3.6. Reproducción y dispersión de los nidos 10</p> <p> 3.3.7. Longevidad de las reinas 10</p> <p> 3.3.8. Conclusión 11</p> <p> 3.4. Importancia de las hormigas en los ecosistemas 1</p> <p> 3.5. Biología general de las hormigas 14</p> <p>4. La Hormiga argentina 14</p> <p> 4.1. Introducción 14</p> <p> 4.2. Descripción 15</p> <p> 4.2.1. Obrera 15</p> <p> 4.2.2. Reina 15</p> <p> 4.2.3. Macho 16</p> <p> 4.3. Biología y ecología de la hormiga argentina: Causas de su éxito16</p> <p> 4.3.1. Hábitat preferencial 16</p> <p> 4.3.2. Dieta 17</p> <p> 4.3.3. Colonias nativas y colonias introducidas 17</p> <p> 4.3.4. Agresión y competencia intraespecífica 18</p> <p> 4.3.5. Eficiencia como competidor 21</p> <p> 4.3.6. Ejecución de reinas 22</p> <p> 4.3.7. Estructura de las colonias 23</p> <p> 4.3.8. Modo de reproducción y fundación de nidos 24</p> <p> 4.3.9. Modo de dispersión en los ecosistemas 25</p> <p> 4.3.10. ¿ Transición al fracaso? 27</p> <p> 4.4. Distribución mundial 28</p>	<p>5. Problemas generados por la Hormiga argentina. 28</p> <p> 5.1. Afecciones a la fauna de hormigas 29</p> <p> 5.2. Afecciones a la fauna de artrópodos ... 31</p> <p> 5.3. Afección a otras plagas forestales 32</p> <p> 5.4. Afecciones a la fauna de vertebrados .. 33</p> <p> 5.5. Afecciones a los cultivos y otras actividades económicas humanas 34</p> <p> 5.6. Afecciones a los ecosistemas 34</p> <p> 5.7. Afecciones en el medio urbano 35</p> <p> 5.8. Otras afecciones 35</p> <p>6. Evolución histórica y distribución actual en las Islas Baleares 36</p> <p> 6.1. Mallorca 36</p> <p> 6.2. Menorca 37</p> <p> 6.3. Ibiza y Formentera 39</p> <p> 6.4. Supercolonias presentes en las Islas Baleares. 41</p> <p> 6.5. Resumen de la situación actual en las Islas Baleares. 42</p> <p>7. Problemas ocasionados en las Islas Baleares. 43</p> <p> 7.1. Problemas generales 43</p> <p> 7.2. Afección de la hormiga argentina a diferentes especies de hormigas. 45</p> <p> 7.2.1. <i>Aphaenogaster gemella</i>. 45</p> <p> 7.2.2. <i>Myrmica aloba ssp albuferensis</i>..... 48</p> <p> 7.2.3. <i>Temnothorax n sp.</i>..... 50</p> <p> 7.2.4. <i>Pheidole megacephala</i> 53</p> <p>8. Experiencias de control de la especie, y propuestas para las Islas Balear..... 53</p> <p> 8.1. Prevención 53</p> <p> 8.2. Control..... 53</p> <p> 8.3. Erradicación 54</p> <p> 8.4. Conclusiones 55</p> <p>9. Otras especies invasoras 56</p> <p>10. La fauna de formícidos de las Illes Balears...... 56</p> <p>11. Bibliografía consultada 61</p>
---	--

1. Agradecimientos

Esta publicación no habría sido posible sin el apoyo entusiasta de D. Joan Mayol Serra, Cap de Servei de Protecció d'Espècies (Direcció General de Caça, Protecció d'Espècies i Educació Ambiental- Conselleria de Medi Ambient del Govern de les Illes Balears). A él queremos trasladar nuestros agradecimientos más sinceros tanto por este trabajo como por la excelente labor que está desarrollando en las Islas Baleares.

No queremos olvidar tampoco a otras personas que han colaborado en mayor o menor medida en las diferentes fases de este trabajo. La Dra. Valérie Vogel del Laboratorio de Ecología de la Universidad de Zurich elaboró los perfiles genéticos de las muestras de hormiga argentina de Menorca, confirmando la pertenencia a una u otra supercolonia. Andrew Suarez, de la Universidad de Illinois, nos permitió emplear los datos de distribución de la hormiga argentina de su web, aportando valiosos comentarios acerca de su distribución. Theodore Kennedy, de la Universidad de Arizona, por su permiso para que utilizásemos la reveladora ilustración de la Figura 12 de este documento. Nélio Freitas (Universidad de Madeira), Alejandro Alvarado (San Pedro Sula) por su permiso en la reproducción de fotografías. Alan Hadley (Sheffield) ofreció generosamente su programa de manipulación de imágenes CombineZ 4.6 y Ángel Barrera Aldemira nos cedió amablemente su cita de hormiga argentina de Orense, primera (y preocupante) cita para la zona

2. Preámbulo

La mayoría de la gente con la que hemos hablado acerca de la hormiga argentina en las Islas Baleares la reconocen como una plaga en sus domicilios, o en sus fincas en el campo. Sin embargo, es curioso constatar el asombro que produce en la gente la visión de una obrera aislada de hormiga argentina. Son pequeñas, marrones, y no son capaces de picar, morder, o incluso molestar a un ser humano. Siempre se espera de un enemigo terrible el que posea unos aguijones afilados, mandíbulas enormes o venenos terribles. Sin embargo esta hormiga no posee ninguno de estos atributos. Las preguntas surgen al momento. ¿Es en verdad tan dañina o sólo estamos exagerando? ¿Que mecanismos extraños posee para aparecer en grandes cantidades siempre que exista comida a la vista? ¿Pueden hacerme daño? ¿Transmiten enfermedades? Y sobre todo ¿Como puedo librarme de ellas?

Ninguna de estas preguntas es fácil de responder, y de hecho los últimos 20 años existen múltiples grupos de investigación que están tratando de darles respuesta. Se están analizando tanto las causas de la plaga como sus afecciones, los mecanismos por los que consigue difundirse con inusitada rapidez como las posibles formas de combatirla, sus perfiles genéticos, su alimentación, sus preferencias, etc. Las primeras respuestas están surgiendo de modo inequívoco. Es una plaga terrible, que afecta de manera crucial a los ecosistemas en los que se instala, se dispersa fácilmente.... y todavía no sabemos como combatirla de forma eficaz.

Es de resaltar la notable falta de documentación escrita en castellano u obras de divulgación que traten de las especies invasoras en general y de hormigas en particular. Este documento nace con la pretensión de intentar llenar uno de estos vacíos. Es el primero escrito en castellano que aborda el tema de las hormigas invasoras en general y el de la hormiga argentina en particular y su enfoque es el de ser un documento estrictamente científico que pueda ser leído por un “no especialista” de forma que se pueda hacer una idea clara de lo que representa la invasión de hormiga argentina.

En su primera parte, el documento intenta

abarcando y sintetizar todo este conocimiento generado acerca de la hormiga argentina, redactándolo y estructurándolo de un modo fácilmente digerible. Son abundantes las citas de otros autores y sólo un pequeño porcentaje debe ser entendido como aportación original más allá de la búsqueda de referencias y síntesis de la información. Estos más de 180 artículos, libros y documentos de diversa índole se citan en el apartado de bibliografía. En estos apartados se ha hecho especial hincapié en explicar claramente cuales son las causas de la invasión de la hormiga argentina, sus principales consecuencias y las escasas formas de combatirla.

La segunda parte del documento sintetiza los estudios que los autores llevamos realizando en las Islas Baleares desde hace dos años, con el apoyo de la Direcció General de Caça, Protecció d'Espècies i Educació Ambiental - Conselleria de Medi Ambient del Govern de les Illes Balears, así como diferentes muestreos y trabajos de investigación realizados por nuestra cuenta tanto en las Islas Baleares como en otras localizaciones, explicando la evolución histórica de la plaga en las Islas Baleares de manera diferenciada para cada isla, sus consecuencias, y dedicando un apartado específico a la afección que la invasión de hormiga argentina está provocando en la fauna mirmecológica de las Islas Baleares.

Hay que resaltar que este informe tiene como misión principal el llamar la atención acerca de un problema muy grave, que va mucho más allá de las infestaciones en los edificios o la eliminación de ciertas especies autóctonas. Se trata de la grave afección a los ecosistemas en los que esta hormiga se instala, emprobreciéndolos de manera considerable y elevando sus consecuencias varios niveles por encima de lo que cabría esperar. En muchos casos, como en ciertas zonas húmedas del archipiélago, las conclusiones no nos permiten ser optimistas. En otros casos todavía estamos a tiempo de intentar combatir esta plaga, si bien no será de una manera rápida ni sencilla.

Por encima de todo, este documento trata de poner el problema encima de la mesa de una manera concisa y realista, con toda la información disponible, de modo que facilite la toma de decisión de los responsables de las diferentes áreas de protección ambiental.

3. La problemática de la invasión de especies foráneas

3.1. Las especies foráneas y su amenaza a la biodiversidad

La introducción de especies invasoras en los ecosistemas naturales es una de las mayores amenazas para la biodiversidad, al mismo nivel que la destrucción de los hábitats. Esta amenaza es particularmente grave en el caso de los ecosistemas insulares, donde sus particulares características los hacen especialmente vulnerables a este tipo de amenaza. En los últimos años, esta tendencia se ha acrecentado exponencialmente debido al incremento del comercio debido a la globalización. La IUCN reconoce que éste es uno de los mayores problemas a los que se debe enfrentar para conseguir preservar la biodiversidad del planeta. Citando literalmente(1),: *“One of the major threats to native biological diversity is now acknowledged by scientists and governments to be biological invasions caused by alien invasive species. The impacts of alien invasive species are immense, insidious, and usually irreversible. They may be as damaging to native species and ecosystems on a global scale as the loss and degradation of habitats.”*

Recientemente, la IUCN, a través del ISSG (Invasive Species Specialist Group) grupo de especialistas formado dentro de la SSC (Species Survival Comisión) han publicado un listado de las 100 peores especies invasoras (Lowe et al., 2000). En dicha lista se incluyen 17 especies de invertebrados terrestres, de las que 5 son especies de hormigas. Son la hormiga argentina (*Linepithema humile*), la “big-headed ant” (*Pheidole megacephala*), la hormiga de fuego enana (*Wasmannia auropunctata*), la RIFA (Red Imported Fire Ant u hormiga de fuego, *Solenopsis invicta*) y la hormiga loca(2) (*Anoplolepis gracilipes*). De todas estas especies, la hormiga argentina es la única que por el momento se ha detectado en la Península Ibérica y las Islas Baleares, alcanzando densidades de población elevadísimas con resultados considerables, negativos, para los ecosistemas en los que se instala

3.2. Especies exóticas y especies invasoras

El aumento del comercio y de los viajes que se ha producido en las últimas décadas ha contribuido de manera decisiva a la introducción accidental (cuando no premeditada) de especies. La mayoría no suelen prosperar al no darse las condiciones para su desarrollo, o bien suelen ver restringida su distribución a ciertos entornos mantenidos artificialmente. Así, en los climas fríos es normal que se encuentren especies mediterráneas o tropicales en invernaderos, fábricas, casas, etc. Un ejemplo típico sería la presencia de la especie tropical *Tapinoma melanocephalum* (Fabricius) en las Islas Británicas encontrada solamente en edificios calefactados (Collingwood 1979)

En la Península Ibérica, Baleares y otras zonas de clima mediterráneo es más común que las especies exóticas se concentren en zonas ajardinadas regadas de paseos, parques y urbanizaciones, ya que en este clima el factor limitante suele ser el agua. Un ejemplo claro lo hemos obtenido en nuestros muestreos en Ibiza. Se han citado hasta el momento 29 especies de hormigas para la isla (Comín & Espadaler 1984), de las cuales sólo dos (*Monomorium pharaonis* y *Linepithema humile*) se podían considerar como exóticas. En un muestreo realizado en los jardines del paseo marítimo de Sant Antoni de Portmany hemos encontrado por el momento siete especies exóticas, todas ellas restringidas a las zonas ajardinadas y regadas, siendo la mayoría nuevas citas para el archipiélago o el Mediterráneo Occidental (Gómez & Espadaler, en prep.). Estas nuevas citas, unidas a las ya existentes ofrecen un dato realmente sorprendente.

1 <http://www.iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/invasivesEng.htm>, con acceso el 13/02/2005: *“Tanto los científicos como los gobiernos están de acuerdo en que las invasiones biológicas causadas por las especies invasoras foráneas representan una de las mayores amenazas a la biodiversidad nativa. Los impactos de estas especies invasoras son inmensos, insidiosos y habitualmente irreversibles. Son tan dañinas a las especies nativas a escala global como la pérdida y la degradación de los hábitats”*

2 Se conoce con el nombre hormiga loca a otra especie de hormiga (*Paratrechina longicornis*), de reciente introducción en la Península (Tinaut 2000, y. datos no publicados) y Baleares (Gómez y Espadaler. en prep.), Esta especie es mucho menos dañina. Hemos preferido respetar la nomenclatura de la IUCN a pesar de la posible confusión que se pueda inducir.

Prácticamente un cuarto (!) de las especies de hormigas citadas para las Islas Baleares son especies exóticas, la mayoría de reciente introducción.

Sin embargo debe distinguirse claramente entre especies exóticas y especies dañinas o invasoras. Todas las especies presentes en una zona cuyo origen no es el estudiado se consideran como exóticas y casi nunca evolucionan como plaga. Ejemplos claros son *Monomorium pharaonis* o *Pyramica membranifera* en las Baleares que, si bien son de reciente introducción, no parecen afectar significativamente a los ecosistemas en los que se halla y muy raramente se las encuentra fuera de las zonas regadas o ajardinadas. Existe un grupo de especies, sin embargo, que sí presentan un grave peligro para los ecosistemas autóctonos. Una vez introducidas, éstas evolucionan, modificando su comportamiento respecto de las poblaciones de origen, llegando a arrasar ecosistemas enteros.

3.3. Características de las especies invasoras

¿Qué es lo que convierte a una especie de hormiga exótica en una invasora? ¿Porqué unas especies llegan a ser plagas terribles y otras especies cercanas consiguen sobrevivir a duras penas en los mismos ecosistemas? Las especies “plaga” de hormigas comparten varios rasgos comunes (Passera 1994):

3.3.1. Tendencia a la migración.

La mayoría de estas especies no invierten gran cantidad de recursos en la fabricación de nidos, pudiendo cambiar de ubicación casi constantemente. Este hecho les proporciona una ventaja competitiva muy clara en los cambiantes ambientes humanos. *Wasmannia auropunctata*, por ejemplo, prefiere anidar entre la hojarasca (Ulloa Chacón 1990), mientras que *Cardiocondyla wroughtonii* puede anidar en cavidades de higos o en agallas producidas por insectos (Lupo & Galil 1985), hábitats que la obligan a cambiar de nido frecuentemente.



Figura 1.- Nidos de *Monomorium pharaonis* en medio de papeles de oficina (San Pedro Sula, Honduras). Fotos: Alejandro Alvarado. Reproducido con permiso del autor.

3.3.2. Ausencia de agresión intraespecífica.

Entre las hormigas es norma que exista tanto agresión interespecífica como intraespecífica, esto es, una colonia de hormigas lucha tanto como con el resto de especies como contra el resto de nidos de su propia especie. Existen casos, sin embargo, donde no existe una conducta agresiva entre obreras de diferentes nidos de una misma zona.

3.3.3. Uniclonialismo.

La falta de agresividad intraespecífica comentada permite que se intercambien constantemente obreras, larvas y hasta reinas y machos entre los distintos nidos, proporcionando una ventaja ecológica clara respecto de las especies que sólo cuentan con las integrantes de su nido para competir por los recursos. El ejemplo por excelencia lo representa la hormiga argentina, donde la supercolonia parece ser el modelo seguido por todas las poblaciones invasoras analizadas hasta la fecha, tal cual ocurre en Francia (Keller & Passera 1989), Portugal (Way et al. 1997), Chile (Suarez et al. 1999) o Bermuda y Louisiana (Tsutsui et al. 2000).



3.3.4. Poliginia

En la mayoría de estas especies existen varias reinas ponedoras por nido (poliginia) y su número es elevado. En la hormiga argentina varía a lo largo del año entre 0,1 y 1,6 reinas por cada cien obreras (Keller et al. 1989), mientras que otras especies ofrecen datos incluso mayores. *Monomorium pharaonis* presenta hasta 6,3 reinas por cada cien obreras (Peacock et al. 1995) y *Cardiocondyla wroughtonii* parece presentar el mayor ratio de las estudiadas hasta la fecha, con hasta 18 reinas por cada cien obreras (Kinomura & Yamauchi 1987)

Los números totales de reinas en una colonia pueden ser astronómicos. En una zona de 7,7 hectáreas se han llegado a recoger más de un millón(3) de reinas de hormiga argentina (Horton 1918) lo que ofrece un ratio de más de 16 reinas por metro cuadrado.

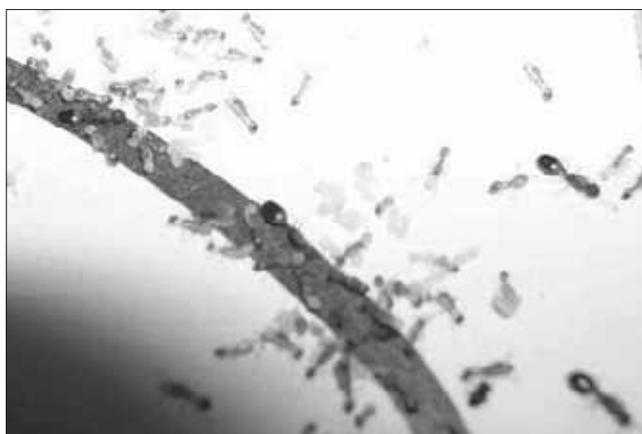


Figura - Nido de *Monomorium pharaonis* en medio de papeles de oficina (San Pedro Sula, Honduras). Nótese la presencia de cuatro reinas. Fotos: Alejandro Alvarado. Reproducido con permiso del autor.

Más recientemente, en una zona de 14 ha infestada por *Lasius neglectus* en Seva (Barcelona) se ha estimado la población total de reinas en unas 360.000, mientras que las obreras se estimaron en unas 800 por m², evaluándose la cifra total en unos 112 millones de obreras (Espadaler et al. 2004).

3.3.5. Elevada agresividad interespecífica

Todas las especies de hormigas que presentan un peligro para los ecosistemas son

altamente agresivas con el resto de especies de la zona. Este hecho, unido al elevado número de obreras que pueden combatir a la vez en la lucha por los recursos hace que compitan muy eficazmente con las especies autóctonas, que normalmente resultan eliminadas de la zona infestada (4). El ejemplo típico lo representa la hormiga argentina. Su afcción a la fauna nativa de hormigas es siempre muy grave en todos los ecosistemas en los que se ha estudiado su influencia a lo largo del mundo. En puntos posteriores de este documento se analiza en detalle la afcción de la obrera argentina a las poblaciones de hormigas autóctonas.

3.3.6. Reproducción y dispersión de los nidos

Estas especies se reproducen sin vuelos nupciales. Los machos vuelan, buscan a las hembras dentro de otros nidos y se aparean con las reinas sin que éstas se vean expuestas a los riesgos externos (depredación, lluvias, etc.). En ciertas especies, las poblaciones originales sí presentan vuelos nupciales, mientras que en las introducidas han perdido este rasgo (Passera 1994). Una vez que las reinas han sido inseminadas, las colonias se reproducen por "gemación" o "escisión"(5), donde una o más reinas fecundadas acompañadas de un grupo de obreras abandonan a pie el nido para fundar una colonia unos metros más allá. Esta conducta se ha descrito, entre otras, para la hormiga argentina (Newell & Barber 1913, Skaife 1955, Markin 1970, Giraud 1982, Bartels 1983, Keller & Passera 1988), *Monomorium pharaonis* (Peacock et al. 1950, Petersen & Buschinger 1971, Edwards 1986, Berndt & Eichler 1987), *Wasmannia auropunctata* (Lubin 1984, Ulloa-Chacón & Cherix 1989), *Lasius neglectus* (Van Loon et al. 1990, Espadaler & Rey 2001) y *Paratrechina longicornis* (Trager 1984).

3.3.7. Longevidad de las reinas

La vida de las reinas de las estas especies suele ser extremadamente corta, como en el caso

(3) 1.307.222 exactamente

(4) Ver, entre otros: Erickson 1972, Tremper 1976, Ward 1987, De Cock et al. 1992, Human & Gordon 1996, Human & Gordon 1997, Holway 1998, Kennedy 1998, Paiva et al. 1998, Human & Gordon 1999, Sanders et al. 2001, Miyake et al. 2002, Carpintero et al. 2003.

(5) "budding" en inglés

de *Tapinoma melanocephalum*, que apenas vive unas semanas (Harada 1990). En la hormiga argentina su esperanza de vida es mayor, pero al ser el 90% de las reinas ejecutadas cada año su longevidad es menor de un año en términos reales (Keller & Passera 1990). En *Wasmannia auropunctata* es de un año (Ulloa-Chacón & Cherix 1989, Ulloa-Chacón 1990) y en *Monomorium pharaonis* varía entre las 29 semanas y un año (Peacock & Baxter 1950, Kretzschmar 1973, Petersen-Braun 1975, Edwards 1986, Edwards 1987). Esta importante desventaja se ve compensada de largo por la facultad de criar nuevas reinas continuamente, con una facilidad inusitada comparada con la mayoría de especies de hormigas. Así, en la hormiga argentina colonias de casi cualquier tamaño generan sexuales a lo largo de todo el año si el clima lo permite (Passera et al. 1988, Vargo & Passera 1992); una colonia de *Wasmannia auropunctata* estudiada a lo largo de 16 meses en Colombia presentó sexuales siempre, excepto en el mes de Diciembre (Ulloa-Chacón 1990). *Monomorium pharaonis* sólo necesita unas cuantas obreras y larvas para generar sexuales sin importar la época (Peacock et al. 1955, Petersen-Braun 1975, Edwards 1986, 1987), y *Anoplolepis gracilipes* genera sexuales a lo largo de todo el año en las colonias estudiadas en las Islas Seychelles (Haines & Haines 1978) Esta facultad hace que este tipo de hormigas no tenga mayor problema en ajustar sus ciclos a los que se den en las zonas invadidas en función del clima, como sucede con *Paratrechina longicornis*, que genera sexuales a lo largo del año en climas cálidos pero restringe su producción a entre Mayo y Septiembre en climas más fríos (Trager 1984).

3.3.8. Conclusión

Todo lo anterior hace que estas especies invasoras se reproduzcan con facilidad en casi cualquier ambiente modificado por el hombre debido a su ventaja competitiva por su particular forma de anidamiento. Una vez establecidas pueden llegar a invadir zonas naturales si las condiciones son propicias, eliminando prácticamente al resto de hormigas del ecosistema invadido. Ahora bien, ¿representa este hecho un problema? ¿Cómo afecta esta eliminación al ecosistema en sí? En el punto siguiente se analiza dicha relación.

3.4. Importancia de las hormigas en los ecosistemas

Las hormigas representan un grupo zoológico tremendamente exitoso. En términos globales, el conjunto de hormigas viene a representar del orden de entre un 10 y un 15% del total de la biomasa animal del planeta y su peso es similar al de toda la especie humana (Hölldobler & Wilson 1990); en términos relativos tocamos a kilo de hormiga por kilo de humano en el planeta. Una tercera parte de la biomasa animal total en el bosque lluvioso amazónico está compuesta por hormigas y termitas, conteniendo cada hectárea de suelo más de ocho millones de hormigas y un millón de termitas. Estas dos clases de insectos, junto con abejas y avispas, suponen algo más del 75 por ciento del total de la biomasa de insectos. Estos datos se repiten en los bosques y sabanas de Zaire y otras zonas tropicales. En la sabana de Costa de Marfil la densidad de hormigas es de 7.000 colonias y 20 millones de individuos por hectárea (Hölldobler & Wilson 1990). En las zonas templadas su abundancia relativa no es menor, habiéndose comentado anteriormente los datos de 112 millones de obreras de *Lasius neglectus* en una superficie de 14 Ha en Seva, Barcelona (Espadaler et al. 2004).

Además de abundantes, las hormigas son un grupo muy diverso. Se han descrito 11.832 especies, (<http://antbase.org/>; acceso 13 mayo 2005) si bien se estima que su número podría ser el doble. Revisiones recientes de ciertos grupos avalan este punto de vista: la revisión del género *Pheidole* ha añadido 337 nuevas especies, para un total de 624 en el Nuevo Mundo (Wilson 2003); en la revisión de la tribu *Dacetini* el género *Pyramica* contiene 324 especies, de las que 135 son nuevas para la ciencia, o el género *Strumigenys*, con 303 especies nuevas para un total de 466 (Bolton 2000). Las cifras son espectaculares en los trópicos: en la vertiente amazónica de los Andes en Perú, se recolectaron 350 especies repartidas en 71 géneros; 48 géneros y 128 especies en sólo 250 metros cuadrados en Ghana o 42 especies de 26 géneros en *un solo árbol* en el Amazonas peruano. En nuestras latitudes la abundancia decrece considerablemente, pero sigue siendo realmente alta respecto de otros grupos de artrópodos. Así, en un reciente estudio de la cuenca del río Guadiamar se han encontrado 40 especies agrupadas en 19 géneros (Luque et al., 2003), en una finca



urbana hasta 40 especies en 22 géneros (Espadaler & López-Soria 1991), mientras que en otras zonas como en la Sierra de Guadarrama se han listado 102 especies (Martínez 1987). El número total de especies para la Península Ibérica es de alrededor de 250, mientras que en las Islas Baleares es de unas 50 (de las cuales una cuarta parte serían de reciente introducción) (Gómez & Espadaler, datos no publicados).

Esta diversidad satura los diferentes entornos, y las adaptaciones de cada especie son realmente sensibles a sus alteraciones, de modo que existen, por ejemplo, especies termófilas y, alternativamente, termófilas que dividen sus actividades en función de la temperatura ambiental (*Cataglyphis* es un ejemplo magnífico en la Península Ibérica) o dentro de un mismo género diferentes especies se reparten en los bosques y los claros (como en ciertas *Lasius*), además de otros muchos tipos de estratificaciones como la horaria, en altitud (tanto a gran escala en montañas como a pequeña escala en árboles tropicales), etc. Pueden sobrevivir en condiciones extremas, como zonas altamente contaminadas. Poblaciones de *Myrmica ruginodis* y *Lasius niger* prosperaron cerca de una planta de nitrógeno en Polonia después de que otros invertebrados redujesen drásticamente su número. De hecho, se halló que redujeron la concentración del nitrato en el suelo, aparentemente mediante la estimulación de microorganismos que fijan el contaminante (Petal, 1978).

Esta adaptabilidad ha hecho que en 1994 se discutiese el empleo de las hormigas como bioindicadores de la diversidad de los ecosistemas en el seno de la Conferencia Internacional de la IUSI (International Union for the Study of Social Insects) en París. Este enfoque fue propuesto dentro del Grupo de especialistas en Insectos Sociales de IUCN (SCC/IUCN). Como fruto de las investigaciones realizadas, se definió el método “Ants of the Leaf Litter” o protocolo ALL, que ha pasado a ser un estándar en los estudios de biodiversidad (Agosti et al. 2000).

Están presentes en todos los ecosistemas conocidos, desde el círculo ártico hasta Tasmania, Tierra del Fuego o Sudáfrica. Los únicos lugares libres de especies nativas son la Antártida, Islandia, Groenlandia, Polinesia al este de Tonga y algunas de las más remotas islas de los océanos Atlántico

e Índico (Wilson & Taylor 1967). Algunas hormigas son altamente adaptables, llegando a colonizar fácilmente los ambientes humanos. En los hospitales visitan vendajes sucios y luego llevan microbios patógenos a ropas limpias y alimentos. Existe el caso de una colonia que ocupó los laboratorios biológicos de la Universidad de Harvard durante los 60 y 70, hasta que finalmente se emprendió una campaña de exterminación tras descubrir que las obreras transportaban sustancias químicas radioactivas de placas de cultivo a las paredes circundantes (Hölldobler & Wilson 1990).

Su elevada cantidad y diversidad se refleja en su papel de actores principales en los ecosistemas. Son uno de los principales depredadores de otros insectos y pequeños invertebrados, afectando de manera significativa a sus poblaciones. En Tanzania, una sola especie de hormiga (*Pachycondyla analis*) en el Parque Nacional de Namakutwa-Nyamute consume diariamente 69 millones de termitas, protegiendo del orden de 74.000 árboles (Bayliss & Fielding 2002). En los bosques europeos, una colonia de *Formica polyctena* recolecta cerca de 6 millones de presas en un terreno de un tercio de hectárea en un año (Horstmann 1972, 1974) y una colonia de *Formica rufa* aproximadamente 21.700 larvas de mariposa en un sólo día (Strokov 1956). Su influencia se nota en todos los niveles de la pirámide alimenticia, incluyendo los depredadores. Disminuyen la abundancia de arañas y de carábidos, especialmente si éstos están especializados en vivir en el suelo y en la vegetación en descomposición. En las zonas donde las hormigas no abundan, como los hábitats de montaña cuando están a suficiente altitud, los carábidos y las arañas aumentan su número significativamente (Hölldobler & Wilson 1990).

Las hormigas cortadoras de hojas (*Acromyrmex*, *Atta*) son los principales herbívoros y las plagas de insectos más destructivas de América Central y Sudamérica. Las *Messor*, *Pogonomyrmex* y otras hormigas recolectoras de semillas compiten eficazmente con mamíferos por las semillas (Brown et al. 1979).

(6) “Hormigas de la hojarasca”

Las hormigas alteran profundamente su entorno físico y juegan un papel clave en los ecosistemas. En los bosques del Norte de Estados Unidos remueven aproximadamente la misma cantidad de suelo que las lombrices de tierra y en los bosques tropicales las superan (Lyford 1963, Abe 1982). En los bosques templados de Nueva York son las responsables de la dispersión de cerca de un tercio de las especies de plantas herbáceas, las cuales vienen a constituir el 40 por ciento de la biomasa superficial (Handel et al. 1981).

Como ejemplo extremo de la modificación del medio ambiente, las hormigas de la subfamilia Formicinae pueden ser responsables de gran parte del ácido fórmico encontrado en cantidades previamente inexplicadas en la atmósfera sobre el bosque amazónico y en otros hábitats ricos en estos insectos. Se estima que estas hormigas pueden liberar globalmente un millón de toneladas de ácido fórmico al año (Anón. 1987, Graedel & Eisner 1988).

La mayoría de las hormigas construyen nidos más o menos complejos en su estructura, que le proporcionan refugio ante enemigos potenciales y ante las condiciones climáticas. E. O. Wilson ha definido estos nidos como “una fábrica dentro de una fortaleza” (Wilson 1971). En estudios hechos en *F. polyctena* se ha visto que mientras la temperatura exterior es de de 13 °C, en el interior puede alcanzar unos confortables 25 °C. El calor se consigue de la descomposición de los materiales del nido y del propio metabolismo de las hormigas. De hecho se ha demostrado que colonias suficientemente grandes (más de 1 millón de individuos) de *F. polyctena* no dependen necesariamente del calor del sol, esto es, son autocatalíticas, impulsadas por el calor generado por su propio metabolismo. Este hecho, unido a diferentes características etológicas (vida social, acopio de alimentos, ambiente controlado) hace que sean abundantes las especies de artrópodos que busquen sobrevivir asociándose de una u otra forma con las hormigas. En todo el mundo se conocen del orden de 125 familias de artrópodos diferentes, agrupados en 17 órdenes, que vinculan de una u otra forma su destino al de las hormigas, con los ácaros y escarabajos estafilínidos como máximos exponentes de esta tendencia (Hölldobler & Wilson 1990).

Las relaciones son realmente diversas, y abarcan desde la depredación especializada, el inquilinismo, el parasitismo, la cleptobiosis, etc. Como ejemplo de estas relaciones diversas, se pueden citar diferentes especies de escarabajo *Atemeles* que viven con hormigas del género *Formica*. *Atemeles pubicollis* pasa el invierno en los nidos de *Myrmica*, y los veranos en los de *Formica polyctena*. Se alimentan de las hormigas del nido, que curiosamente cuidan y alimentan a las larvas de la especie parásita como si fuesen propias. La comunicación de estos escarabajos es tanto química como mecánica, haciendo contacto con las antenas sobre la cabeza de la hormiga. Para ser adoptadas, las larvas emplean medios químicos.

Desde el punto de vista del funcionamiento de los ecosistemas, los nidos de las hormigas son “manchas” de nutrientes debido precisamente a que las hormigas transportan restos de plantas y animales a su interior, presentando altos niveles de carbono, nitrógeno y fósforo. Un ejemplo espectacular son los nidos de de las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*. En los bosques lluviosos tropicales, normalmente menos del 0,1 por ciento de los nutrientes se filtra más allá de 5 centímetros (Savage 1982) bajo el suelo mientras que las obreras cortadoras de hojas transportan grandes cantidades de vegetación fresca a cámaras del nido situadas en profundidades de hasta 6 metros (Haines 1978). Lo que esto representa para el ecosistema en flujos de nutrientes es que a través de los vertederos subterráneos abandonados de una de estas hormigas es de 16 a 98 veces el flujo en áreas de prueba similares en la hojarasca no removida. El enriquecimiento en materiales deviene en un aumento de hasta cuatro veces en el número de raicillas en el vertedero. El flujo de energía por metro cuadrado a través de los nidos es cerca de diez veces superior por metro cuadrado que en áreas de bosque lejos de los nidos.

Todos estos datos ponen de manifiesto la importancia de las hormigas dentro de los ecosistemas, siendo en muchos casos fundamentales para la realización efectiva de muchos de los procesos que se dan en ellos. La afección a la comunidad de hormigas de un ecosistema se ve inmediatamente reflejada en el funcionamiento de los diferentes procesos que lo sostienen.



3.5. Biología general de las hormigas

Las hormigas se caracterizan por ser insectos sociales, y comparten este rasgo con los termites y varias especies de abejas y avispas. Realmente van un paso más allá que el hecho de vivir en sociedad, y por ello que se las denomina eusociales, esto es, realmente sociales. Las características necesarias para que una comunidad de animales se denomine así son tres: 1) dos o más generaciones se solapan en la sociedad, 2) los adultos cuidan a los jóvenes y 3) los adultos se dividen en castas reproductoras y castas no reproductoras. Una colonia de hormigas produce tres tipos de descendencia: Hembras no reproductivas (obreras), hembras reproductivas (reinas) y machos reproductivos. Las obreras se encargan de todas las tareas excepto de la reproducción. Las reinas, por el contrario, sólo se encargan de aparearse y poner huevos, realizando otras tareas sólo muy ocasionalmente. Los machos sólo se reproducen, sin asumir ninguna tarea más.

El esquema más común para la reproducción es el siguiente: en la época de apareamiento las reinas y machos alados abandonan los nidos y se reúnen en grandes enjambres donde se aparean. Tras el apareamiento los machos mueren y las reinas fecundadas se disponen para la fundación de un nuevo nido. Para ello se arrancan las alas y se entierran en el suelo o buscan un escondrijo. Los próximos meses vivirá metabolizando los músculos alares, ya inservibles. En cuanto maduren sus ovarios comenzará a poner huevos, de los que nacerán las primeras obreras que se encargarán de cuidarla y alimentarla. Este proceso es sumamente crítico. Los depredadores capturan gran cantidad de reinas y machos antes y después del apareamiento, y las reinas deben buscar lugares apropiados para enterrarse en zonas ya habitualmente saturadas de nidos. Es muy habitual ver a las hormigas del género *Aphaenogaster* llevándose docenas de machos y reinas recién fecundadas de muy diversas especies a los nidos para devorarlas (obs. pers.). El periodo de transición hasta que nacen las primeras obreras es también sumamente complicado. Unas características no óptimas del terreno, heladas, inundaciones, etc. pueden ocasionar la muerte de la reina. De hecho se estima que de cada 500 reinas producidas sólo una logra fundar un nido viable. No es de extrañar que una gran variedad de especies de hormigas hayan optado por otras formas de reproducción de menor coste, como en el caso de la hormiga argentina, que se explica en detalle en

otros puntos de este documento.

Una vez que la sociedad consigue desarrollarse, las obreras salen al exterior para recolectar alimento. Salvo algunos casos excepcionales, las hormigas son omnívoras y recolectan casi cualquier fuente de alimento imaginable. Cazán a otros artrópodos, recolectan semillas, crían y ordeñan pulgones, protegen árboles miles de veces mayores que ellas a cambio de néctar recogido de órganos especializados. La competencia es feroz, incluso con otros nidos de la misma especie. Es por ello que, habitualmente, los diferentes nidos están en situación de guerra permanente con sus vecinos, lo que limita su capacidad de crecimiento. Cuando el nido madura produce sexuales que salen del nido para aparearse y fundar nuevos nidos. Este ciclo se repite anualmente hasta la muerte de la reina fundadora que, en las especies monogínicas, acarrea la desaparición gradual de la colonia como tal. En los puntos siguientes analizaremos como se desvía de este comportamiento estándar la hormiga argentina, y las ventajas e inconvenientes que ello le acarrea.

4. La Hormiga argentina

4.1. Introducción

De todas las hormigas invasoras conocidas, la hormiga argentina *Linepithema humile* (conocida como *Iridomyrmex humilis* hasta 1992) es sin duda una de las más exitosas y dañinas (Passera 1994, Chen et al., 2000).

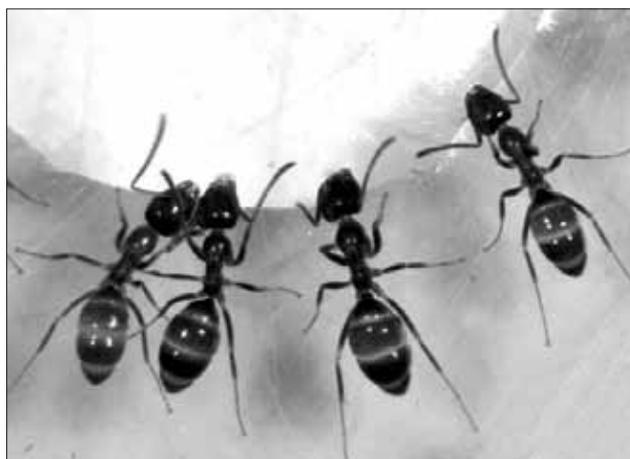


Figura 3.- Obreras de hormiga argentina. La parte posterior aparece como rayada por la distensión debida al líquido ingerido. Foto: Xavier Espadaler

En la literatura anglosajona se le denomina como “Argentine Ant”, si bien en los primeros tiempos no era así. Su fuente de entrada en los Estados Unidos fue el Puerto de Nuevo Orleans, por lo que se la conocía inicialmente como “New Orleans Ant”, nombre que fue retirado cuando la ciudad protestó (Swoboda & Miller 2003).

4.2. Descripción

Sin pretender ser excesivamente detallados, se ofrece una breve descripción de las tres castas de esta hormiga, con unas notas diferenciadoras del resto de hormigas de la fauna balear.

4.2.1. Obrera

Son monomórficas, con un tamaño aproximado de 3 mm, de color marrón, más claro en las obreras jóvenes. Presenta un sólo segmento peciolar (entre el tórax y el abdomen) claramente visible y no oculto en vista dorsal por el primer segmento del gaster. En el extremo del abdomen no presenta aguijón, sino que presenta una hendidura cloacal en forma de ranura (no circular), no flanqueada por quetas. En vista dorsal se aprecian cuatro segmentos abdominales.

Se diferencia con facilidad del resto de hormigas baleares observando la zona clipeal. El clipeo se introduce entre las aristas frontales superando los lóbulos frontales y las inserciones de las antenas. El borde posterior del clipeo es recto y en su zona anterior (la más cercana a las mandíbulas) su borde es también recto, sin presentar ningún tipo de incisión.



Figura 4.- Vista dorsal de la cabeza de la obrera de la hormiga argentina. Foto: Nélio Freitas (con permiso del autor).

El perfil del tórax es también muy típico, con el propodeo elevándose ligeramente sobre el mesonoto hasta la altura del pronoto y el mesonoto deprimido entre ambos.

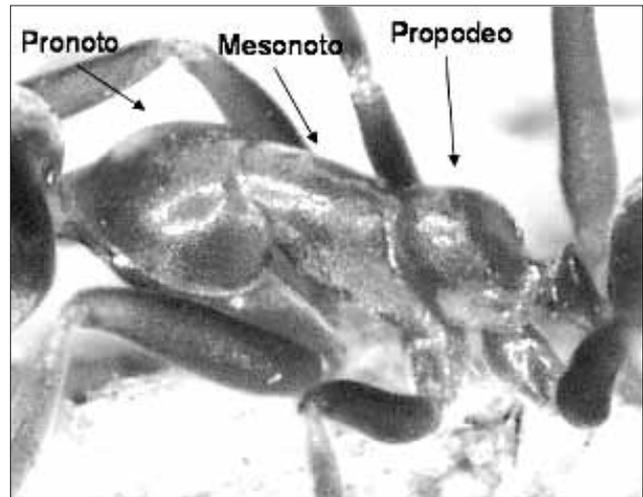


Figura 5.- Vista dorsolateral del tórax de la hormiga argentina. Foto: Nélio Freitas (con permiso del autor).

4.2.2 Reina

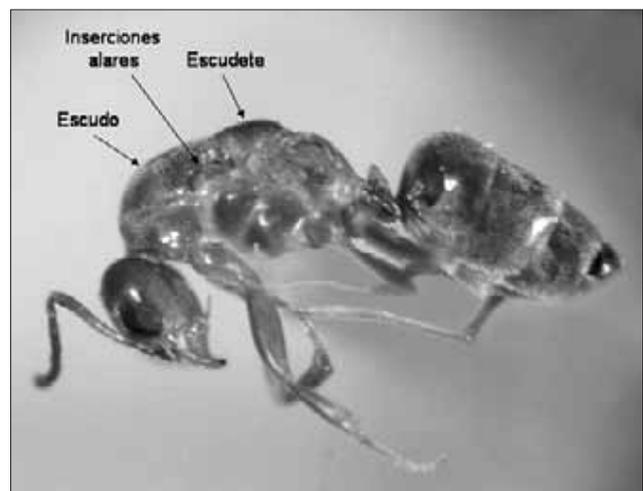


Figura 6.- Reina de hormiga argentina. Foto: Xavier Espadaler

Sus características generales son similares a las de la obrera, con el tórax típico de las reinas con el escudo y escudete claramente marcados, así como las inserciones alares. Su tamaño es aproximadamente el triple que las obreras. Presenta una pubescencia fina y tupida en todo el cuerpo excepto ciertas partes de la cabeza, laterales del



tórax y apéndices. La reina se diferencia también muy fácilmente en base a los mismos caracteres clipeales del resto de la fauna balear.

4.2.3. Macho

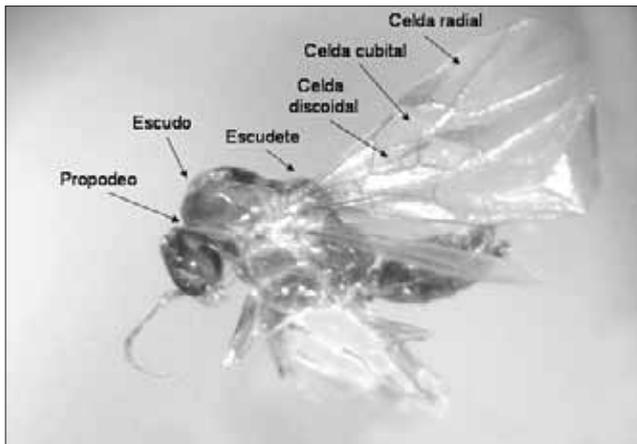


Figura 7 .- Macho de hormiga argentina. Foto: Xavier Espadaler

De tamaño similar a la obrera, se diferencia del resto de los machos en base a los mismos caracteres clipeales. Las alas presentan una celda cubital, una radial y una discoidal, todas cerradas. El escudo es claramente giboso, tapando el pronoto en vista dorsal, y el escudete presenta también una forma ligeramente gibosa. Presenta el mismo tipo de pubescencia que las hembras.

4.3. Biología y ecología de la hormiga argentina: Causas de su éxito

4.3.1. Hábitat preferencial

La hormiga argentina tiene preferencia por los lugares húmedos, a ser posible con presencia permanente de agua, así como áreas urbanas, granjas, cultivos irrigados y zonas cercanas a ellas y zonas ambientalmente degradadas (Markin 1970, Tremper 1976, Ward 1987, Majer 1994, Holway 1995, Holway 1998, Human et al. 1998, Suarez et al. 1998, Paiva et al. 1998, Holway et al. 2002, Espadaler & Gómez 2003). En la Costa Azul francesa se encuentra en la franja de los primeros 25 km a partir de la línea de costa (Bernard 1983), y en Portugal ha colonizado la franja de 50 km a

partir de la línea de costa (Way et al. 1997) mientras que en Australia su distribución se restringe a las cercanías de los ríos, charcas y cercanías de asentamientos humanos, no habiéndose encontrado nunca en la vegetación virgen (Majer, 1994). En estudios de laboratorio los nidos a los que no se añade una cantidad importante de agua presentan índices de mortandad elevados (Holway et al. 2002). Sus hábitos alimenticios generalistas y sus pequeñas exigencias en cuanto a lugares de nidificación la hacen una candidata ideal para asociarse con los humanos (Newell & Barber 1913).

No se adapta bien a las bajas temperaturas. Se ha sugerido que las zonas con veranos extremadamente secos o fríos no la favorecen. En los bosques de montaña fríos de Hawai se halla ausente llegándose a sugerir la isoterma media de 10°C como el límite de distribución en el parque Nacional de Haleakala en Hawai (Cole 1992). En los nidos invernales las obreras comienzan las tareas de forrajeo cuando se alcanza la temperatura de 15°C (Benois 1973). Las larvas no se desarrollan a temperaturas inferiores a 13,5°C y las reinas no ponen a menos de 20°C (Silva Dias 1955 en Paiva et al. 1998).

Su respuesta a temperaturas elevadas es casi paradójica. Análisis de laboratorio han demostrado que la hormiga argentina presenta un 100% de mortalidad a temperaturas superiores a los 46 °C, si bien se mantienen activas hasta temperaturas muy cercanas a este límite, apareciendo en cebos hasta los 41,6°C. Competidoras directas suyas en zonas invadidas de California se mantenían activas hasta los 47°C, con mortandad elevada a 50 grados o más. Todas las especies analizadas (cinco en total) respondían mejor a las temperaturas elevadas que ella (Holway et al. 2002). Estudios de campo en California muestran, sin embargo, que la hormiga argentina permanece activa con temperaturas del suelo de hasta 70°C y con temperaturas del aire de hasta 45°C. Otras hormigas nativas no alcanzaban estos valores. En cuanto a temperaturas de suelo, el récord lo tenía una hormiga recolectora de semillas (*Messor andrei*) que seguía activa a temperaturas del suelo de 60°C, mientras que otras especies crepusculares y nocturnas no superaban los 40°C. En temperaturas de aire, todas las hormigas nativas tenían su límite a temperaturas inferiores, y nunca se dio el caso contrario, con periodos en los que la hormiga argentina permaneciese inactiva mientras que las hormigas nativas forrajeaban (Human et al.

1998). La solución a esta aparente paradoja parece estar en la humedad ambiental. Las temperaturas elevadas sí parecen ser una restricción importante en ausencia de humedad ambiental elevada. En el Central Valley de California, con veranos muy calurosos y secos aparece ligada a las zonas húmedas, mientras que permanece ausente de zonas más secas, en particular se ha comprobado su ausencia del chaparral (zonas xerófilas) (Ward 1987, Holway et al. 2002). En zonas de elevada temperatura ambiental y humedad no excesivamente baja aparece tanto en las cercanías de las fuentes de agua como en zonas alejadas de las mismas (Human et al. 1998).

Las zonas de vegetación modificada favorecen su aparición. En Portugal en una parcela analizada durante tres años la hormiga nativa *Pheidole pallidula* reconquistó parte del territorio invadido a la vez que la vegetación natural recolonizaba la parcela (Paiva et al. 1998). También en Portugal se ha descrito que la hormiga argentina no invade las zonas de suelos asociados con rocas metamórficas, prefiriendo las zonas arenosas o arcillosas (Way et al. 1997).

Estos datos sugieren un perfil para la hormiga argentina como amante de las zonas húmedas o muy húmedas y temperaturas medias, no dándose bien en las zonas de climas extremos: secas o muy secas y/o de muy elevadas temperaturas o muy bajas. Debido a estas restricciones, la hormiga argentina no se encuentra activa en temporadas frías y húmedas (Sanders et al. 2001). Su distribución en la Península Ibérica apoya esta hipótesis, al hallarse presente en todo el litoral excepto en la zona Norte (Espadaler & Gómez 2003).

Si las condiciones ambientales en los lugares de nidificación habitual se hacen desfavorables, la colonia emigra a zonas más favorables, por lo que se ha llegado a considerar a la especie como de seminómada (Benois 1973, Markin 1970).

4.3.2. Dieta

Es omnívora, aprovechando casi cualquier fuente de alimento disponible. En las hormigas las obreras se alimentan fundamentalmente de hidratos de carbono que le proporcionan la energía necesaria, mientras que las reinas y larvas lo hacen

principalmente de proteínas para poner huevos y poder desarrollarse respectivamente (Hölldobler & Wilson 1990). Tienden a explotar las colonias de áfidos y homópteros. En la Península Ibérica se la ha descrito explotando a unas 40 especies diferentes de áfidos (Gómez, K, datos no publicados), si bien no desprecian restos de insectos, semillas u otros animales. Al contrario que la mayoría de las especies de hormigas, se ha observado la presencia de reinas forrajeando entre las obreras (Swoboda & Miller 2003).

Las proteínas las obtienen principalmente de insectos, larvas de otras especies de hormigas y otros artrópodos y, en general, cualquier fuente este tipo de nutrientes, incluido carroña de mamíferos y aves. La proporción de proteínas en la dieta varía notablemente la composición de la prole. Rebasando cierto umbral, las colonias generan una descendencia con proporcionalmente más machos y más reinas, y la prole es de un tamaño mayor (Aron et al. 2001). El 99% de la comida que penetra en los nidos de hormiga argentina lo hace en forma líquida (Markin 1970).

4.3.3. Colonias nativas y colonias introducidas

Las colonias nativas y las que han invadido las distintas partes del mundo presentan grandes diferencias, que abarcan ámbitos tan dispares como su genotipo, etología o ecología. Es fundamental el analizar y comprender estas diferencias para poder diseñar formas de control de las colonias introducidas. Genéticamente, las poblaciones invadidas presentan un empobrecimiento del material genético, que sugiere un mecanismo de cuello de botella. Esto es, todas las colonias existentes en Europa o los Estados Unidos provienen de un número limitado de reinas (7), con el consiguiente empobrecimiento genético -del orden de la mitad de alelos para la población invasora en el caso de los Estados Unidos- respecto de las poblaciones nativas (Krieger & Keller 1999, Suarez et al. 1999, Tsutsui & Case 2000).

(7) Entre 6 y 13 para Europa (Giraud et al. 2001).



El reconocimiento entre obreras para saber si son o no de la misma colonia y por tanto ser agresivas o no entre sí tiene una base genética (Giraud et al. 2001, Tsutsui & Case 2000). El cuello de botella genético parece haber reducido la diversidad de los loci del reconocimiento, con la consiguiente pérdida de agresividad entre las colonias introducidas (Giraud et al. 2002). Estas colonias presentan grandes densidades y es habitual encontrarlas en zonas cercanas a núcleos de población, por lo que se dispersan fácilmente de manera accidental por los humanos. Se pueden encontrar colonias que distan varios miles de kilómetros sin encontrar diferencias genéticas apreciables. El transporte accidental homogeneiza genéticamente las poblaciones introducidas a lo largo de grandes distancias, de hasta miles de km. (Giraud et al. 2002).

Las poblaciones nativas se dan en ecosistemas normalmente alejados de las poblaciones humanas, por lo que las reinas están limitadas a zonas más locales (Tsutsui & Case 2000). Al contrario que en las colonias introducidas, estas colonias presentan un patrón genético mucho más diverso donde las diferencias genéticas entre nidos se hacen evidentes en distancias muy cortas (< 3km) (Tsutsui & Case 2000). El comportamiento de las obreras de las colonias nativas es agresivo hacia las obreras de otros nidos, tanto entre poblaciones cercanas como entre poblaciones alejadas. Esta agresividad está relacionada con la distancia entre nidos, de modo que a mayor distancia mayor agresividad (Suarez et al. 1999). En el caso de las poblaciones invasoras, las obreras no son agresivas con las obreras de los nidos circundantes (siempre que pertenezcan a la misma supercolonia), favoreciendo un libre flujo de obreras, reinas y machos entre nidos distantes (Suarez et al. 1999).

Ecológicamente, la hormiga argentina en su ecosistema natural no es dominante ni numérica ni ecológicamente, coexistiendo con el resto de especies. En las poblaciones invasoras sí son dominantes en ambos aspectos y eliminan a la mayor parte de especies nativas de su zona de influencia. En estudios de campo en Argentina, de 15 cebos sólo pudieron monopolizar uno, mientras que en California monopolizaron del orden del 76% de los cebos (Suarez et al. 1999).

Los niveles genético, etológico y ecológico están íntimamente relacionados. Las poblaciones invasoras parten de una situación de empobrecimiento genético debido al pequeño número de reinas fundadoras. Este hecho unido a la poliginia de esta especie genera que las obreras reducen su habilidad para discriminar entre obreras del mismo nido (Keller & Passera 1989), lo que llevaría a una reducción de la agresividad intraespecífica y posteriormente al unicolonialismo (Suarez et al. 1999). La mayor densidad de nidos y obreras en este tipo de organización hace que su posición sea dominante respecto de otras especies de hormigas de la zona (Holway 1998). En los puntos siguientes se analizan detalladamente cada una de estas características.

4.3.4. Agresión y competencia intraespecífica

Los nidos de hormigas suelen defender su territorio tanto ante especies distintas (competencia interespecífica) como ante otros nidos de su misma especie (competencia intraespecífica). Estas luchas pueden ser muy cruentas y restringen la densidad de nidos en una zona determinada (Hölldobler & Wilson 1990). En el caso de la hormiga argentina, esta agresividad es muy baja en el caso de las colonias introducidas (8) (Suarez et al. 1999) y elimina la regulación de la densidad de nidos mediante la competencia intraespecífica (Orr et al. 2001), conduciendo a densidades de nidos entre 4 y 10 veces mayor en las colonias introducidas que en las nativas (Holway 1998). Esto no significa que se haya perdido la capacidad de reconocer la pertenencia o no de una obrera a un nido determinado. Se ha demostrado que las obreras tienden a sentirse más atraídas por reinas de su propio nido que por reinas de otros nidos (Keller & Passera 1989). Esto es, la hormiga individual sigue perteneciendo a un nido determinado, pero una hormiga de un nido “hermano” no dispara su reacción agresiva.

(8) Siempre que formen parte de la misma supercolonia, ver punto 4.3.5.

Las obreras para reconocerse se dan golpecitos con las antenas, oliendo a la otra. Cuando las obreras no se reconocen como del mismo nido esta frecuencia de antenación se hace más rápida y continuada. Las obreras pertenecientes a nidos de la misma supercolonia se antenan de la misma manera que las pertenecientes al mismo nido, aunque estos disten 6.000 km de distancia en unas condiciones ambientales totalmente diferentes (Giraud et al. 2002), esto es, a todos los efectos forman parte de la misma colonia. Esta afinidad también se ha demostrado en el ámbito de la genética. Las obreras de diferentes nidos pertenecientes a una misma supercolonia no muestran una diferenciación genética significativa, esto es, su grado de parentesco (tomado como media) con las obreras del nido tomadas al azar es similar. Las reinas, por el contrario, sí presentan una diferenciación significativa y que aumenta con la distancia (Reuter et al. 2001). Esta diferencia se debe a la menor movilidad de las reinas entre nidos. Se ha probado, además, que el grado de agresión intraespecífica y la similitud genética están correlacionados negativamente y que esta correlación es la misma tanto para las colonias nativas como para las introducidas (Tsutsui et al. 2000). En los casos en que sí se produce una reacción agresiva entre dos obreras ésta siempre es rápida y letal, habitualmente con el resultado de las dos obreras muertas (Chen & Nonacs 2000, obs. pers.).

La causa de esta nula agresividad entre nidos de la misma supercolonia se ha achacado a la baja diversidad genética de las poblaciones invasoras en Norteamérica (Tsutsui et al. 2000), y en menor medida en Europa (Giraud et al. 2002) que habría afectado entre otros a los loci genéticos de reconocimiento. Esta baja diversidad, al menos en el caso europeo, no parece probable que sea la única causa de la pérdida de agresividad, sino que se ve reforzado por un proceso de selección natural hacia la eliminación de los genes de reconocimiento extraños (Giraud et al. 2001). Las colonias que no son agresivas crían una prole más numerosa (Holway et al. 1998) y por tanto son más competitivas en la lucha por los recursos (Holway 1999). Esta presión selectiva se da sólo en los genes responsables del reconocimiento, por lo que las obreras no tienen porqué ser genéticamente similares entre sí (Giraud et al. 2002).



Figura 8.- Lucha de dos obreras de hormiga argentina pertenecientes a las supercolonias "Principal" y "Catalana". El tiempo total transcurrido puede ser de unos segundos hasta algunos minutos. Fotos: X. Espadaler



Un estudio reciente (Chen & Nonacs 2000) muestra que la agresividad entre nidos de hormiga argentina en poblaciones introducidas en Norteamérica puede estar influenciada por las condiciones ambientales. Esto es, nidos sometidos a diferentes condiciones ambientales pueden llegar a ser agresivos entre sí a pesar de su similitud genética. El contrario no se cumple. Nidos que en principio eran agresivos entre sí siguieron siéndolo tras 70 días mantenidos en las mismas condiciones (Suarez et al 1999). Estos resultados, sin embargo, han sido puestos en entredicho por otros estudios donde el ambiente parece no tener ninguna influencia sobre el carácter agresivo o no de las colonias, sino que depende completamente de su pertenencia o no a una supercolonia por lo que viene determinado genéticamente. En este estudio, colonias criadas en cautividad mantenían su agresión o ausencia de la misma hasta 18 meses después de la captura de los nidos (Giraud et al. 2002). Hay que resaltar que las poblaciones agresivas entre sí no reducen su agresividad a pesar del contacto continuado (Suarez et al. 1999, Giraud et al. 2002).

4.3.5. Eficiencia como competidor

La hormiga argentina se muestra muy eficiente en la competencia con el resto de especies de hormigas, tanto explotando los recursos como interfiriendo en la explotación de los mismos por parte de otras especies (Human & Gordon 1996, Holway 1999). Su dieta es lo suficientemente amplia como para interferir con la mayoría de las especies de hormigas, excepto las granívoras puras (Human et al. 1998).

La mayoría de las especies de hormigas se pueden encuadrar en tres grupos en base a la explotación de los recursos alimenticios. Las hormigas oportunistas descubren estos recursos antes que las demás y los explotan hasta que otras especies las expulsan; las hormigas extirpadoras monopolizan recursos expulsando a las demás y las insinuadoras dependen de su pequeño tamaño para recoger comida en presencia de otras especies (Wilson 1971). Se ha mostrado que hay una correlación negativa entre dominancia y oportunismo, esto es, las especies que antes localizan los recursos son expulsados por las hormigas dominantes (Fellers 1987). Este hecho genera un reparto de los recursos, con un breve periodo de tiempo en el que las hormigas oportunistas explotan la fuente de alimento antes de que las dominantes

lo monopolicen.

La hormiga argentina, por el contrario, se muestra muy eficiente en ambas facetas (Human & Gordon 1996, Holway 1999). En test comparados con otras especies de hormigas californianas la argentina descubrió los cebos más rápidamente que las especies nativas, monopolizó hasta tres veces más cebos en las zonas comunes (Human & Gordon 1996, Holway 1999) y forrajeó durante periodos de tiempo más amplios, persistiendo más en los cebos una vez descubiertos y reclutando más obreras por cebo (Human & Gordon 1996). Su organización social, poligínica y unicolonial hace que la densidad de nidos en una zona determinada sea muy elevada (Holway 1998) y que el número de obreras que son capaces de movilizar para la captura de presas o la lucha directa con otras especies sea la principal causa de su éxito, más que su grado de competencia individual (Tremper 1976, Holway 1999). En la lucha uno contra uno ocupan una posición intermedia con especies que siempre la derrotan hasta especies siempre derrotadas. Su éxito tiene que ver más con la elevada cantidad de obreras que concurren en los cebos respecto de sus opositoras nativas, gracias a la elevada densidad de nidos de las zonas infestadas (Holway 1999).

Esta densidad se obtiene al no existir competencia intraespecífica entre nidos de la misma supercolonia, lo que se refleja en una mortalidad de obreras menor y una mayor actividad forrajeadora que las colonias agresivas, repercutiendo en una mayor cantidad de alimento recogido, una mayor producción de obreras y por tanto una población total mucho mayor (Holway et al. 1998). En las zonas invadidas se ha mostrado que la densidad de obreras de hormiga argentina es entre 4 y 10 veces mayor que la densidad de las hormigas nativas en zonas no invadidas (Holway 1998). En otras zonas su número es hasta 14 veces superior que la siguiente especie más numerosa (Human & Gordon 1997). En números totales recordar simplemente el dato de más de un millón trescientas mil reinas en 7,7 ha, con un volumen total de hormigas argentinas capturadas de cerca de 3,800 litros (Horton 1918).

En un estudio realizado en Norteamérica, 7 de las 8 especies nativas analizadas abandonaban el cebo en presencia de la hormiga argentina (Holway 1999) y en un 60% de los encuentros la argentina expulsó a las nativas (Human & Gordon

1996). Este comportamiento tiene que ver con su agresividad. Por lo común la hormiga que no inicia el comportamiento agresivo suele ser la que se retira de la contienda y en la mayoría de los casos es la argentina la que presenta este comportamiento agresivo (Human & Gordon 1999).

El rango de temperaturas soportado es lo suficientemente amplio como para estar activas mientras otras especies de hormigas todavía se mantienen inactivas (Human et al. 1998), lo que le proporciona una ventaja competitiva considerable. En estudios realizados en California, la única especie que se mantiene activa todo el día es la argentina, siendo *Messor andrei* la siguiente en el ranking, con un breve periodo de inactividad a mediodía, y el resto de especies analizadas con un periodo de inactividad mayor a esas mismas horas centrales (Human et al. 1998).

La mayoría de las hormigas construyen nidos muy desarrollados en los que invierte gran cantidad de recursos, los cuales sirven de fortalezas defensivas desde las que explotar los recursos de su zona de influencia, a la vez que las vinculan a un territorio determinado. Cuando esto no es así, sino que la colonia posee varios nidos, se le denomina "policálica". Esta estructura aporta mayor flexibilidad, ya que según los recursos alimenticios disponibles la colonia se muda a uno u otro nido. En la hormiga argentina esta práctica se ha llevado más allá. Sus nidos requieren pocos recursos y se trasladan fácilmente de uno a otro en función de las condiciones abióticas y los recursos disponibles (Newell & Barber 1913, Markin 1970, Holway & Case 2000, Silverman & Nsimba 2000). En el Parque Natural de S'Albufera se la ha visto anidando directamente bajo las acículas muertas de pino, sin construir ningún tipo de estructura (obs. pers.) La hormiga argentina, por tanto, redistribuye los nidos y las obreras y la prole entre los diferentes nidos, de modo que se explotan convenientemente las fuentes de alimento disponibles (Holway & Case 2000, Silverman & Nsimba 2000). Las obreras, además, pueden reclutar a otras obreras no pertenecientes a su propio nido (Holway & Case 2000), por lo que una fuente de alimento recién descubierta será explotada por los nidos más cercanos, aunque sea una obrera de un nido más alejado la que lo haya encontrado. Ésta es una de las causas de infestación en los hogares. En cuanto las obreras exploradoras localizan una fuente de alimento no solamente explotan dicha fuente, sino

que todo un nido se traslada a las cercanías del alimento, esto es, al interior de la casa.

No todas las especies policálicas de hormigas se reorganizan de esta manera tan plástica. Trasládarse a nuevos nidos implica riesgos para las reinas y la prole, y la existencia de lugares viables como nidos limita estas posibilidades de redistribución (Holway & Case 2000). La poliginia extrema de la hormiga argentina y su poca inversión en recursos para la construcción de nidos hace que estos dos factores no limiten en modo alguno este hábito.

4.3.6. Ejecución de reinas

Cada primavera, la hormiga argentina elimina a un 90% de las reinas del nido, causando una pérdida de productividad muy elevada a la colonia. De hecho se elimina cerca de un 7% de la producción anual del nido en términos de biomasa (Keller et al. 1989). Esta conducta se ha constatado tanto en colonias europeas (Keller et al. 1989) como norteamericanas (Markin 1970), pero se desconoce si se da en las colonias nativas en Argentina. La edad de la mayoría de las reinas ejecutadas es de menos de un año (Keller et al. 1989).

Se han realizado diferentes estudios para analizar las causas de esta intrigante conducta. En el primero de ellos se analizaron causas fisiológicas y de eficiencia, estudiando si las reinas eliminadas eran las menos dotadas para producir obreras, y se encontró que ni el peso, ni el ratio de huevos puestos ni la cantidad almacenada de esperma diferían entre las reinas ejecutadas y las supervivientes (Keller et al. 1989). En un segundo estudio se analizó si la base de esta conducta es genética, tratando de analizar si las obreras eliminan las reinas con las que tengan menos parentesco genético. De esta manera las obreras se asegurarían que la futura prole estaría más relacionada con ellas. Lo resultados también fueron negativos. Las obreras, como media, no están genéticamente diferenciadas entre nidos, esto es, están igualmente relacionados como media a una u otra reina. En este caso, el ejecutar a cualquiera de las dos no aumentaría la afinidad genética con la futura prole (Reuter et al. 2001). No está claro, sin embargo, si cada obrera que ejecuta a cada reina lo hace en base a su menor afinidad genética. Para ello debería identificarse cada obrera y cada reina en el momento de la



ejecución y analizar su relación. Este estudio no ha sido realizado todavía (Reuter et al. 2001).

Otra posibilidad es que esta conducta sea una reminiscencia de las colonias nativas, con estructuras genéticas claramente diferenciadas según los nidos. En este caso, eliminar las reinas menos afines sí aumentaría significativamente la afinidad entre las obreras y la futura prole (Reuter et al. 2001). Otra posible explicación para este fenómeno sería el que esta ejecución masiva de reinas favorecería la producción de nuevas reinas en los nidos (Vargo & Passera 1992). El hecho de que las larvas de hormigas se transformen en reinas o en obreras depende de varios factores según la especie, como la alimentación, el que las larvas hibernen o no en el nido o la presencia de reinas ponedoras en el mismo nido (Hölldobler & Wilson 1990).

En el caso de la hormiga argentina se ha demostrado que las reinas apareadas producen una feromona que inhibe la formación de reinas a partir de larvas. De hecho la introducción de restos de cadáveres de reinas fecundadas en un nido basta para provocar esta inhibición (Vargo & Passera 1991). La eliminación de una gran cantidad de reinas del nido disminuiría el nivel de esta feromona a niveles en los que se generan reinas (Vargo & Passera 1992). Esta feromona actúa induciendo a las obreras a alimentar a las larvas de modo que se inhiba la creación de reinas e induce a las obreras a ejecutar a las larvas que se transformarán en reinas. En algunos casos se ha visto a reinas ejecutar ellas mismas a larvas de futuras reinas (Vargo & Passera 1991). Las nuevas se producen en la primavera, tras estas ejecuciones masivas (Keller et al. 1989).

El esquema de producción de nuevas reinas en el nido sería por tanto el siguiente. Las larvas presentan una elevada tendencia a convertirse en reinas, tanto mayor cuanto mayor es el peso de la larva y si ha hibernado en el nido (Vargo et al. 1992). La presencia en los nidos de una feromona inhibidora procedente de las reinas fecundadas impide esta formación (Vargo et al. 1991). La eliminación del 90% de las reinas en el nido a comienzos de la primavera hace que los niveles de esta hormona disminuyan hasta niveles donde sí se producen reinas en gran número (Vargo et al. 1992). Es necesario recalcar que este ciclo no depende ni de la edad de las ponedoras ni de la estación del

año en sí misma, sino que todas las reinas parecen tener la misma tendencia a generar reinas potenciales a lo largo de todo el año independientemente de su edad (Vargo et al. 1992). Este método de realimentación negativa es sumamente eficaz, ya que de hecho la eliminación de las reinas de un nido mediante métodos químicos, por ejemplo, estaría fomentando la aparición de nuevas reinas.

4.3.7. Estructura de las colonias

Cada nido contiene varias reinas durante la mayor parte del año y machos en una época más restringida a finales de la primavera coincidiendo con la eclosión de las reinas (Vargo & Passera 1991). Las obreras se producen a lo largo de todo el periodo no invernal (Vargo & Passera 1991) y tardan unos 25 días en desarrollarse a una temperatura media de 23°C, si bien a temperaturas menores (18°C) tardan hasta 62 días (Benois 1973) por lo que en una estación normal se pueden producir hasta tres generaciones de obreras (Benois 1973). Su vida media de 4,8 meses y un máximo de 11,2 meses (Giraud et al. 2002).

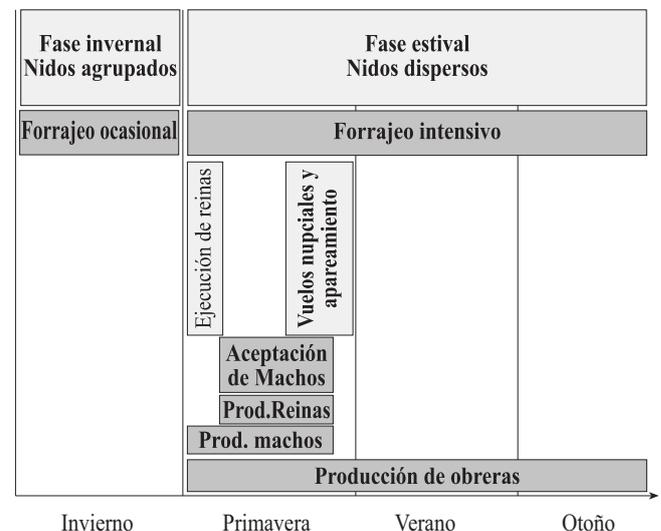


Figura 9.- Ciclo vital en una colonia de obrera argentina. Fuente: Elaboración propia.

Son sociedades poligínicas con varias (miles en este caso) reinas por nido que no compiten entre sí (Krushelnycky & Joe 1997). Las colonias se organizan en forma de diferentes nidos interconectados con libre circulación de componentes, formando lo que se ha denominado una supercolonia. Las obreras, especialmente, y las reinas y machos en menor medida, circulan entre

diferentes nidos sin ningún tipo de restricciones mientras pertenezcan a la misma supercolonia. Este modo de organización no es común entre las hormigas, pero sí representa un patrón claro en las hormigas invasoras consideradas plagas⁽⁹⁾ (Chen et al. 2000). Esta organización social es posible debido a la nula agresividad entre diferentes nidos siempre que formen parte de la misma supercolonia.

Mediciones realizadas con marcadores radiactivos en unas colonias de hormiga argentina en una zona de cítricos en California mostró que la proporción de renovación de las obreras para un nido determinado es de un 50% (Markin 1968). Esta movilidad, unida a la trofalaxia. Muchas de las especies de hormigas almacenan alimento líquido en una cavidad especial de su estómago para regurgitarla a las compañeras de nido. Este hecho se denomina “trofalaxia” entre obreras hace que la distribución de la comida sea altamente eficiente. En el mismo estudio se mostró como el marcador radiactivo se extendía de la zona central a los 3.600 m² de la zona estudiada (Markin 1968).

La organización de estas colonias es sumamente plástica. Entre Marzo y Noviembre se escinden y se difunden para explotar los recursos, mientras que en invierno se unen de nuevo en nidos comunes en la llamada “migración invernal” (Newell & Barber 1913, Benois 1973). Al contrario que muchas especies autóctonas el periodo invernal no supone una verdadera hibernación, sino que las obreras están más o menos activas en función de la temperatura (Benois 1973). En Mallorca han sido vistas recolectando comida en grandes cantidades en el mes de Diciembre con temperaturas suaves y recientemente se ha observado en el Castillo de Bellver a obreras forrajeando a primeros de Enero, justo después de una ola de frío polar, si bien la zona de forrajeo en particular estaba expuesta al sol (obs. pers.).

La supercolonia parece ser el modelo seguido por todas las poblaciones invasoras analizadas hasta la fecha, como en Francia (Keller & Passera 1989), Portugal (Way et al. 1997), Chile (Suarez et al. 1999), Bermuda y Louisiana (Tsutsui et al. 2000). En el Oeste de los Estados Unidos la mayoría de los nidos se estructuran como una única supercolonia que ocupa la mayor parte de las zonas costera y central de California con algunas pequeñas colonias diferenciadas en el Sur (Tsutsui et al.

2000). Las supercolonias europeas se estructuran en dos, una supercolonia, denominada “Principal” que ocupa toda la zona mediterránea y atlántica, desde Galicia bajando por Portugal hasta Italia y Grecia y otra supercolonia, denominada “Catalana”, que ocupa zonas de Cataluña y Valencia (Giraud et al. 2002). La supercolonia “Principal” es, de hecho, el mayor complejo animal nunca registrado, con millones de nidos distribuidos en un área de varios miles de kilómetros cuadrados con billones de obreras (Giraud et al. 2002).

4.3.8. Modo de reproducción y fundación de nidos

Las colonias de esta hormiga no se reproducen según el método clásico de vuelos nupciales con fundación claustral típico para la mayoría de las hormigas, sino que la fecundación de las reinas se produce dentro de los nidos, evitándose por tanto el vuelo nupcial y los riesgos que ello conlleva tanto para los machos como para las reinas (Passera & Keller 1992). Los machos presentan una doble estrategia de reproducción. A mediados de la primavera, en los nidos donde hay reinas vírgenes recién eclosionadas, los machos tratan de copular con ellas y sólo unos pocos vuelan y se dispersan. En los nidos sin reinas vírgenes los machos se dispersan en unas dos semanas después de la eclosión (Passera & Keller 1994) realizando el vuelo nupcial al anochecer (Swoboda & Miller 2003) cuando la temperatura es de unos 18°C (Benois 1973). Los machos son aceptados y se aparean con normalidad en los nidos donde existen reinas vírgenes mientras que son ejecutados si entran en nidos sin reinas o pupas de reinas (Passera & Keller 1994). Las reinas están listas para el apareamiento a los 2 días de su eclosión. Tras aparearse pierden las alas a los 4-5 días (Keller & Passera 1993).

(9) Entre otras: *Monomorium pharaonis*, *Pheidole megacephala*, *Tapinoma melanocephalum* y *Wasmannia auropunctata*

(10) Muchas de las especies de hormigas almacenan alimento líquido en una cavidad especial de su estómago para regurgitarla a las compañeras de nido. Este hecho se denomina “trofalaxia”



El número de machos producido es muy superior al de las hembras, con una proporción de 10 a 1, lo que se traduce en que sólo una proporción muy pequeña de hembras (2 – 3 %) se queda sin aparear (Keller & Passera 1992). Los machos se aparean sólo una vez (Keller & Passera 1992, Krieger & Keller 2000), mientras que las reinas pueden realizar varios apareamientos con diferentes machos, de los cuales solo uno realizará la transferencia de esperma (Keller & Passera 1992). Para aparearse las reinas no escogen a cualquier macho sino que evitan los más afines genéticamente, por lo que los niveles de consanguinidad son bajos⁽¹¹⁾ (Keller & Passera 1993, Krieger & Keller 2000). La base de esta distinción es genética, y no basada en otras características como el que el macho haya sido o no criado en el mismo nido (Keller & Passera 1993). La cantidad de esperma contenido en la espermateca no es, sin embargo, un factor limitante para la población, ya que se estima que en su vida reproductora la reina empleará sólo del orden del 7% almacenado, produciendo del orden de 4.500 huevos a lo largo de su vida (Keller & Passera 1992).

La fundación de nuevos nidos se realiza mediante el denominado sistema de “fisión” o “gemación” (“budding” en la literatura anglosajona). Este método consiste en que una hembra fecundada abandona el nido acompañada de un séquito de obreras, otras reinas y a veces machos, con las que funda una nueva colonia. Este modo de dispersión genera no pocas ventajas a la reina fundadora. Se ve protegida contra los depredadores, no necesita buscar una ubicación adecuada para el nido ni pasa periodos de escasez, al verse alimentada y atendida en todo momento por las obreras. Estas fisiones se producen más a menudo en ciertas épocas del año, como se ha demostrado en la Riviera Francesa y California. Las colonias se suelen reagrupar en otoño para pasar el invierno en grandes nidos (Markin 1970, Erickson 1971, Passera & Keller 1992).

En las colonias nativas se aprecia el mismo modo de reproducción por gemación, si bien la existencia de colonias muy diferenciadas genéticamente en muy poca distancia sugiere que las reinas de estos nidos no pueden dispersarse fácilmente entre fronteras de diferentes colonias (Tsutsui et al. 2000). Se ha demostrado que las reinas no logran fundar nidos por si solas (Hee et al. 2000), en parte debido al bajo contenido en grasa

de sus cuerpos. Este hecho es normal en las especies que presentan este tipo de fundación dependiente (Keller & Passera 1989). Ahora bien, la hormiga argentina también se difunde a grandes distancias gracias al transporte humano. ¿Como consigue establecerse sin ayuda de obreras? La razón está en el bajo tamaño del nido necesario para salir adelante. Colonias con tan sólo diez obreras logran establecerse sin problemas y alcanzan ratios de crecimiento elevados, propagándose rápidamente (Hee et al. 2000). Aumentar el número de reinas en estos pequeños propágulos no aumenta significativamente el crecimiento del nido, mostrando que en este caso el factor limitante es la disponibilidad de comida y no la capacidad de las reinas de poner huevos (Hee et al. 2000). Al aumentar el número de obreras por reina, este factor desaparece y las colonias crecen todavía más rápidamente (Hee et al. 2000).

4.3.9. Modo de dispersión en los ecosistemas

Existen dos mecanismos principales de dispersión. El primero es el transporte accidental por los humanos, mientras que el segundo es la difusión de una colonia establecida en el ecosistema (Suarez et al. 2001). Un tercer modo, mucho menos importante, es mediante arrastre corriente abajo en ríos y arroyos de nidos con reinas y obreras (Barber 1916 en Suarez et al. 2001).

4.3.9.1 Transporte accidental

La hormiga argentina vive asociada con frecuencia a las actividades humanas y se difunde aprovechando los medios artificiales de transporte a grandes distancias, lo cual favorece la homogeneidad genética de las colonias introducidas (Tsutsui & Case 2000). Sus nidos no necesitan muchos requerimientos, llegando a anidar directamente en el suelo bajo la hojarasca con unas condiciones adecuadas de humedad (obs. pers.), además, su dieta es generalista. Si a ello unimos que un nido con una reina y unas 10 obreras es viable y se reproduce con rapidez (Hee et al. 2000) obtenemos una explicación de la rapidez de su

(11) No se debe confundir este hecho con la elevada similaridad genética existente entre las colonias importadas.

dispersión a través de grandes distancias. Valga como ejemplo el hecho de que a comienzos del siglo XX, se analizaron un centenar de barcos de vapor entre Nueva Orleans y Louisiana, estando casi todos infestados por esta especie (Newell & Barber 1913).

Una vez que la colonia se ha establecido, suele pasar un periodo latente donde se reproduce hasta alcanzar cierta masa crítica. En esta fase es común observar la hormiga argentina y hormigas autóctonas que aparentemente comparten el ecosistema. Una vez que esta fase se supera, la argentina va monopolizando los recursos locales, eliminando así a la fauna autóctona.

4.3.9.2. Difusión en el ecosistema

Se ha propuesto que a mayor biodiversidad de un ecosistema, mayor resistencia a la invasión del mismo por parte de especies foráneas y así parece verse confirmado en diferentes estudios (Majer 1994, Way et al. 1997). Se ha sugerido, sin embargo, que este hecho es independiente de la riqueza de la fauna de hormigas local y parece estar regido sólo por factores abióticos, como la humedad (Holway 1998) o la cercanía a lugares alterados o viviendas (Human et al. 1998). Este hecho convierte a los factores ambientales en la clave para la mayor o menor dispersión de la hormiga argentina en los ecosistemas circundantes, que aprovecha los entornos que le son favorables (antropizados y/o elevada humedad) para colonizarlos por completo y desde ahí expandirse en zonas adyacentes. Estudios realizados en California muestran claramente como penetra en zonas secas desde las zonas urbanas, si bien sólo puede hacerlo hasta unos 100 metros en ambientes de vegetación natural (25 metros en ambientes xerófilos) (Holway et al. 2002).

Se difunde con rapidez en las zonas con una humedad elevada en el terreno, con máximos de distribución en las zonas lindantes con áreas urbanas irrigadas. En San Diego, California, una casa media emplea en riego externo unos 1.220 mm/año de agua, mientras que las precipitaciones medias anuales son de 240 mm/año. Estas islas de humedad son empleadas por la hormiga argentina para refugiarse y desde ahí forrajear o bien expandirse a las zonas adyacentes (Holway 1998, Holway et al. 2002, Human et al. 1998, Suarez et

al. 1998). Otra forma típica de expansión es empleando las zonas con vegetación riparia, remontando los cursos fluviales, y desde ahí invadir las zonas circundantes (Holway 1995, Ward 1988, Espadaler & Gómez 2003). En Sudáfrica se demostró que la invasión avanza más rápidamente en la vegetación riparia que en el fynbos (De Cock et al. 1992).

En California, las zonas en las que no logra penetrar presentan un perfil de temperaturas elevadas, con poca cubierta vegetal (mayor insolación y por tanto temperatura superficial más elevada) y suelo poco húmedo (Holway 1998, Holway et al. 2002). Otras veces es la mayor tolerancia térmica de la hormiga argentina respecto de las especies nativas el factor clave para su éxito, al permitirle estar activa mientras muchas de sus competidoras directas están aletargadas (Human et al. 1998). Estos periodos pueden ser aprovechados por la argentina para expandirse en nuevos territorios prácticamente sin competencia. Cuando el resto de especies establecidas reaparecen tras su letargo, se encuentran con una competidora fabulosa firmemente establecida en el hábitat (Sanders et al. 2001). Independientemente de esta tolerancia térmica, las especies nativas de las zonas templadas pueden haber desarrollado mecanismos de adaptación a las variaciones climáticas estacionales tales como la interiorización de los ciclos de oviposición y desarrollo independientemente de las condiciones ambientales. Este hecho se ha demostrado para varias especies del género *Myrmica* (Kipyatkov & Lopatina 1997). Especies como la hormiga argentina, de climas templados, no presentan relojes biológicos (diarios o estacionales) tan marcados, por lo que pueden continuar sus actividades. Este hecho proporciona una ventaja clara, sobre todo si tenemos en cuenta el proceso de calentamiento global, ya que a las especies nativas modificar sus hábitos para adaptarse a estas nuevas condiciones les supondrá un largo proceso adaptativo (Espadaler & Gómez 2003).

La reproducción por gemación de la hormiga argentina parece sugerir una velocidad de dispersión más lenta que la existente en otras especies de hormigas que se reproducen mediante vuelos nupciales (Holway 1998). Esta velocidad varía según la fuente consultada desde unos 16 m/año (Holway 1998) hasta unos 150 m/año (Suarez et al. 2001), 300 m/año (Human et al. 1998) e incluso 500 m/año (Sanders et al. 2001) u 800 m/año (Way



et al. 1997). Esta velocidad de dispersión no es constante, sino que varía de año a año, depende de la estación del año, y del hábitat invadido (Sanders et al. 2001) y de las propias condiciones climáticas año a año (Suarez et al. 2001). En estudios realizados en California esta velocidad aumentaba cuanto más próxima estuviese la zona de estudio a un curso de agua permanente (Holway 1998).

Existen estudios que defienden que esta velocidad no se ve afectada ni por la diversidad de fauna de hormigas local ni por el grado de alteración del medio, sino que está regida únicamente por factores abióticos (Holway 1998). Parece ser que si el medio no está alterado la fauna local puede ofrecer una resistencia considerable al avance. En Portugal, si bien en una primera fase de la invasión la velocidad era de unos 800 m/año, en la actualidad se ha ralentizado hasta unos 30 m/año, con la fauna local de hormigas presentando una fuerte resistencia a la invasión en los hábitats inalterados (Way et al. 1997). Si mediante medios químicos se eliminaba a la dominante *Pheidole pallidula*, la hormiga argentina no tardaba en colonizar el medio (Paiva et al. 1998). Resultados similares se obtienen en Australia, con la fauna local de *Iridomyrmex* resistiendo la invasión de la argentina siempre que se mantengan inalteradas las condiciones de los hábitats (Majer 1994).

4.3.10 ¿Transición al fracaso?

La organización de los nidos en supercolonias donde las obreras no guardan prácticamente relación genética unas con otras es, de hecho, un desafío para la teoría sociobiológica, ya que hormigas con afinidad genética prácticamente nula entre sí, ayudan a larvas no relacionadas con ellas a convertirse en obreras. Existen opiniones que predicen un colapso de este sistema organizativo precisamente por esta falta de afinidad genética (Giraud et al. 2002, Tsutsui et al. 2000). La escasez de ejemplos de este tipo de organización unicolonial en el mundo apoya esta teoría de la fragilidad de este modo de organización. Este colapso, no obstante, se daría en un tiempo evolutivo largo, y no debe esperarse que produzca resultados en el corto plazo. Debe reconocerse, a falta de otros datos, que si bien el colapso es teóricamente posible, parece más bien improbable en vista del éxito demostrado hasta la fecha.

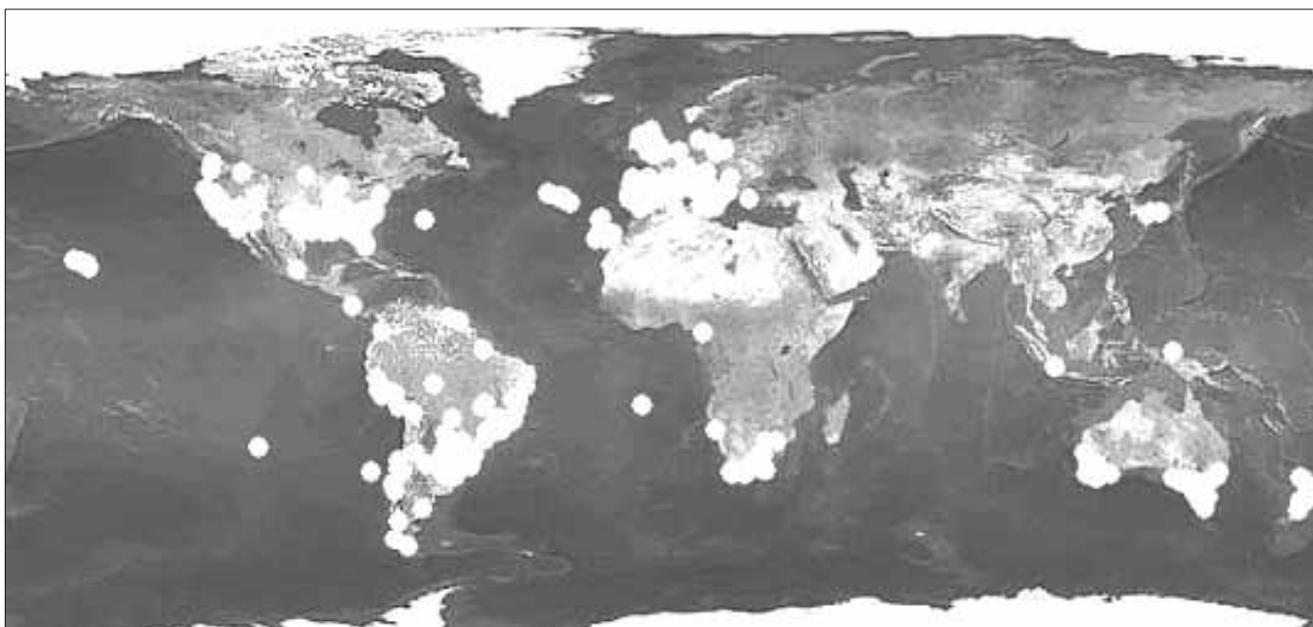


Figura 10.-Distribución mundial de la hormiga argentina.De <http://pick4.pich.uga.edu/mp20m?kind=linepithem+humile>, con acceso el 20/01/2005 (cortesía de J. Wetterer).

4.4. Distribución mundial

La hormiga argentina tiene su origen en colonias de Rosario (Norte de Argentina), en la región del Río Paraná (Tsutsui et al. 2001), y desde ahí ha invadido las regiones de clima mediterráneo y subtropical de todo el globo estando presente en la actualidad en seis continentes (Giraud et al. 2001, Suarez et al. 2001). No se da bien, sin embargo, en climas fríos, tropicales o extremadamente áridos (Suarez et al. 2001). En los lugares donde no tiene su óptimo, la hormiga argentina busca refugio en las zonas pobladas por humanos, explotando los hábitats modificados por el hombre (Ward 1987, Suarez et al. 2001).

La primera invasión fue documentada en la isla de Madeira, en 1882 y en 1950 ya existían diversas poblaciones estables en la isla (Suarez et al. 2001). En 1891 alcanza la costa de los Estados Unidos en Nueva Orleans (Louisiana) (Newell & Barber 1913) y California en 1907 (Newell & Barber 1913). Conforme pasa el tiempo la hormiga argentina continúa su dispersión, alcanzando lugares tan lejanos como Hawaii en 1940 (Zimmermann 1941) o Japón en 1993 (Miyake et al. 2002).

Además de en estas zonas, la especie ha sido recientemente descubierta en Cuba (Andrew Suarez com. pers.). Es de resaltar su casi absoluta ausencia del Norte de África, muy posiblemente debido a las condiciones de extrema aridez de este hábitat. Su potencial de expansión ha sido analizado recientemente, en relación al cambio climático, indicando una previsible expansión en las zonas templadas (Roura et al. 2004).

En la Península Ibérica la distribución es claramente litoral, con ausencia de citas en el interior (excepto cuatro citas: Alcorcón, Aranjuez, Madrid y Soria y una no publicada, Orense 02/2005, Angel Barrera leg, det, citada con permiso). Altitudinalmente alcanza los 1.050 metros, si bien se conocen citas de hasta 2.800 metros en Hawái (Cole et al. 1992) o 2.300 en las Islas Canarias (Barquín 1981). Esta distribución confirma la necesidad de climas suaves con humedad elevada (Espadaler & Gómez 2003). Citas confirmadas recientemente como la de Madrid (Martínez et al. 1997) demuestran el oportunismo de esta especie al aprovechar el interior de las viviendas para prosperar en zonas que climáticamente no le son

favorables.

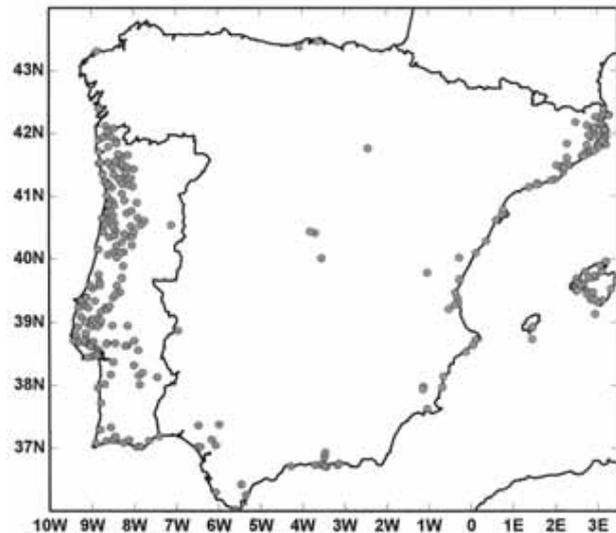


Figura 11.- Distribución de la hormiga argentina en la Península Ibérica. Fuente: Espadaler & Gómez 2003 Fig. 1 Pág. 188. Reproducido con permiso de los autores.

En Portugal se la describe como una especie muy común y abundante en los bosques (Paiva et al. 1990). Distribuciones similares siguen este patrón tanto en Australia (Majer 1994), Sudáfrica (De Kock & Giliomee 1989) y los Estados Unidos (Suarez et al. 2001). La evolución histórica y la situación actual de la hormiga argentina en las Islas Baleares se detallan en el punto de este informe.

5. Problemas generados por la Hormiga argentina.

Los ecosistemas naturales son sumamente frágiles, tanto más cuanto menor sea su diversidad de especies. Dentro de los agentes que actúan en los diferentes procesos, los invertebrados, y particularmente las hormigas, juegan papeles principales. No es de extrañar que la introducción de un supercompetidor (en dicha escala) como la hormiga argentina produzca cambios radicales y rapidísimos en todo el ecosistema. En los puntos siguientes detallaremos estas afecciones y los principales cambios esperables tras su introducción en un ecosistema.

(12) 02/2005, Angel Barrera leg, det, citada con permiso



5.1. Afecciones a la fauna de hormigas

La hormiga argentina provoca profundos cambios en la fauna local de hormigas de los lugares donde se establece. Sus hábitos epigeos y su alimentación omnívora hacen que sea competidora directa de gran número de especies (Majer 1994). La elevada densidad de población, su modo de reproducción y su elevada eficiencia como forrajeadora la convierten en una seria amenaza para el resto de especies de hormigas de la zona. Es una competidora formidable, incluso para especies cercanas a ella y también dominantes del hábitat. En estudios de laboratorio se analizó la mutua influencia entre la hormiga argentina y una hormiga filogenéticamente cercana (*Forelius mccooki*), también dominante del hábitat en ausencia de hormiga argentina y desplazada por ésta. Se constató que mientras que la presencia de *Forelius* no afectaba a las tareas de forrajeo de la hormiga argentina, la presencia de hormiga argentina sí afectaba sobremanera a las *Forelius*, llegando éstas a permanecer en el nido sin salir a forrajear hasta perecer de inanición (Holway et al. 2002).

La afección a la fauna nativa de hormigas es siempre muy grave (Erickson 1972, Tremper 1976, Ward 1982, De Cock et al. 1992, Human & Gordon 1996, Human & Gordon 1997, Holway 1998, Kennedy 1998, Paiva et al. 1998, Sanders et al. 2001, Miyake et al. 2002, Carpintero et al. 2003). En Sacramento (California), se ha estudiado la afección a la fauna local en valles de vegetación riparia (Ward 1982). La afección se demostró como muy importante, con entre 1 y 5 especies autóctonas recolectadas en las zonas invadidas y entre 6 y 12 en las zonas no invadidas. Esta afección se debía principalmente a la presencia o no de hormiga argentina y no a condiciones ambientales o condiciones intrínsecas a la zona muestreada. En San Francisco (Tremper 1976) se mostró una baja coexistencia de especies nativas y hormiga argentina. En Japón (Miyake et al. 2002) las zonas infectadas presentan menos de la mitad de especies que las zonas no invadidas. Los mismos resultados se obtienen en Sudáfrica en la zona del fynbos (Donnelly & Giliomee 1985).

En zonas más cercanas, analizando parcelas de *Pinus pinaster* en Portugal se encontró que las zonas sin argentina albergaban hasta ocho especies nativas diferentes, ausentes de las zonas infestadas

(Way et al. 1999). En otros hábitats como eucaliptales o robledales de la zona central de Portugal las zonas infestadas presentan índices de biodiversidad de hormigas hasta 7 veces menores que los no infestados, con un total de 6 especies citadas por 41 especies para los lugares no invadidos (Cammell et al. 1996).

La afección a las especies nativas no es homogénea. Las más afectadas son sus competidoras directas, con un perfil de especies dominantes, oportunistas y epigeas, mientras que en las especies hipogeas o poco conspicuas la afección no es estadísticamente significativa (Ward 1982, Holway 1998, Paiva et al. 1998, Suarez et al. 1998, Holway et al. 2002, Sanders et al. 2002). En California (Ward 1982) muestra que las especies epigeas se ven seriamente afectadas, con las dominantes erradicadas de sus antiguos territorios. De 27 especies presentes, 16 nunca fueron recolectadas en parcelas invadidas, y ninguna fue recolectada solamente de estas parcelas, es decir, ninguna es capaz de acompañar a la hormiga argentina en su alteración del hábitat. En el Sur de California (Erickson 1972) la argentina reemplazó a tres especies nativas competidoras directas (*Pogonomyrmex californicus*, *Pheidole grallipes* y *Messor pergandei*). En Japón (Miyake et al. 2002) se alcanzan resultados similares, siendo las especies arbóreas y epigeas las más afectadas. Este efecto se da incluso en escalas de medición muy pequeñas, con saltos abruptos de abundancia de especies nativas en zonas donde no se encuentra la hormiga argentina, y escasez de ellas en las zonas invadidas (Kennedy 1998). En la Figura 12 se aprecia lo abrupto de esta influencia.

Se observa claramente que se puede hablar de un frente de invasión perfectamente definido, con una elevada competencia por los recursos en la zona limítrofe, una zona muy empobrecida en especies nativas dominio de la argentina y una zona inalterada donde las especies nativas son abundantes (Way et al. 1997, Human & Gordon 1996, Kennedy, 1998). Las zonas invadidas se mantienen limpias de nuevos nidos de hormigas nativas mediante la predación directa sobre reinas fundadoras (Human & Gordon 1996).

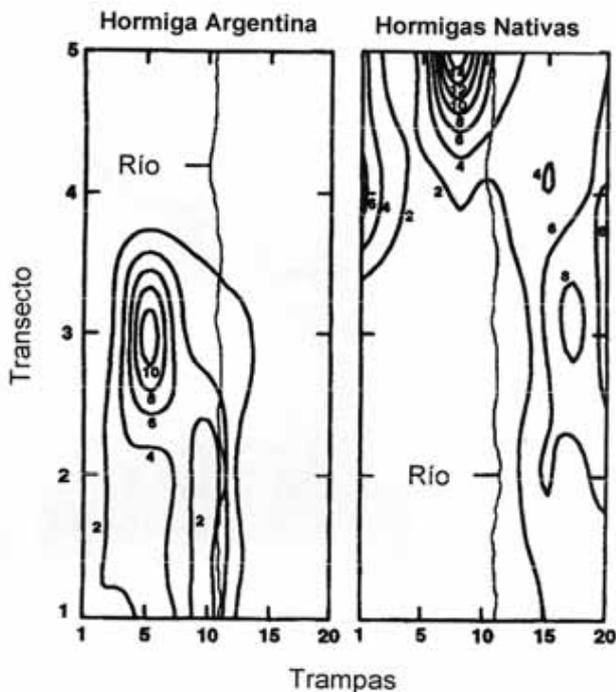


Figura 12.- Abundancia de hormiga argentina y especies nativas en Reservoir Canyon (California). La distancia entre transectos es de 100 metros. Los números reflejan abundancia de especímenes. Fuente (Kennedy 1998): Fig. 2, Pág. 347. Reproducida con permiso del autor.

La competencia con las hormigas nativas es tanto indirecta, mediante la explotación de los recursos compartidos, como directa, mediante el ataque a las colonias establecidas. (Ward 1982) ofrece una lista de 8 especies con ataques directos observados en la región de California. En Japón (Miyake et al. 2002) se realizaron estudios de agresividad confirmándose estos resultados. En la Isla de Mallorca (Salobrar de Campos), los autores han observado ataques directos de hormiga argentina sobre una colonia de *Camponotus sichelii*. Las obreras de *C. sichelii* eran muertas y abandonadas, mientras que las larvas del nido se transportaban a los de argentina. En el laboratorio de uno de los autores (K. G.) se presencié la invasión de una columna de obreras de hormiga argentina atacando diferentes nidos de hormigas cultivados, incluyendo varias especies de *Temnothorax*, *Camponotus* y *Monomorium*. Recientemente, en el Museo de Ciencias Naturales de Sóller una invasión de hormiga argentina destruyó varios nidos de *Messor barbarus* que estaban siendo criados con fines didácticos (Carolina Constantino com. pers.). En Portugal se han observado ataques similares a *Crematogaster scutellaris* y *Pheidole pallidula* (Way et al. 1997).

Las afecciones pueden ser realmente rápidas y de consecuencias devastadoras (Ward 1982, Suarez et al. 1992, Human et al. 1998, Holway 1999, Sanders et al. 2001). Por norma general, la invasión y alteración del hábitat se da en menos de un año (Sanders et al. 2003). En el estudio de Sacramento (California), una especie (*Liometopum occidentale*) competidora directa de la argentina, abundante en las zonas estudiadas en 1984 había desaparecido en 1986. En una localidad de Japón (Miyake et al. 2002), la hormiga argentina fue detectada en 1993, y el estudio de afecciones se realizó en el año 2000. En éste, dos especies (*Ochetellus itoi* y *Lasius japonicus*) nunca fueron encontradas coexistiendo con la hormiga argentina, y dos de las mas abundantes (*Formica japonica* y *Tetramorium caespitum*) se encontraron en menos de un tercio de las zonas invadidas. En California, zonas habitadas por hormigas nativas en 1993 eran totalmente dominadas por la hormiga argentina en 1995 (Human et al. 1998).

Existen datos discordantes acerca de si las especies de tamaño menor que ella son soportadas por la argentina. *Paratrechina sakurae* y otras dos especies de California (Suarez et al. 1998) coexisten con la argentina respondiendo a este patrón. Sin embargo, otros estudios (Holway 1998b) muestran que este tipo de especies también se ve afectado. La causa de la coexistencia parece estar más bien en razones de no competencia por recursos más que de tamaño. Una especie (*Solenopsis molesta*) ha conseguido incluso asociarse a la hormiga argentina en una relación cleptobiótica en California (Suarez et al. 1998). Hay especies que no parecen verse afectadas por la invasión. *Paratrechina sakurae* (Miyake et al. 2002) no fue atacada a menos que hubiese ataque previo por su parte, y no se ve prácticamente afectada. En Estados Unidos *Prenolepis imparis* coexiste sin problemas con la hormiga argentina (Holway 1998b). En este caso la coexistencia parece ser debida a que *P. imparis* está activa en los meses más fríos y húmedos, por lo que su interferencia con la hormiga argentina es poco probable (Sanders et al. 2001).

En nuestros muestreos en las Islas Baleares hemos encontrado un fuerte paralelismo en la distribución de la hormiga argentina y *Cardiocondyla mauritanica*. Ambas especies parecen vivir en zonas muy cercanas unas de otras, si bien no se puede hablar de convivencia. Más bien *C. mauritanica* presenta mecanismos de defensa muy agresivos



con las merodeadoras de hormiga argentina, y pueden ofrecer una gran resistencia. En diferentes encuentros provocados se pudo apreciar que la obrera de hormiga argentina detectaba a la de *Cardiocondyla*, y ésta reacciona pegándose al suelo. Si la hormiga argentina persevera en su ataque, la obrera de *Cardiocondyla* se revuelve y la aguijonea repetidas veces, provocando su retirada. No es infrecuente en las Baleares detectar nidos de *Cardiocondyla mauritanica* en céspedes regados infestados de hormiga argentina.

La hormiga argentina compite eficazmente con otras especies de hormigas invasoras. En Madeira se supone que eliminó en gran parte a *Pheidole megacephala* (Stoll 1898), aunque hoy día la situación es más bien de segregación espacial (obs. per.) y en las Bermudas la situación parece ser de equilibrio entre ambas especies con una distribución alternada con territorios entremezclados y continuamente en conflicto ganando y perdiendo terreno una y otra especie a lo largo del tiempo (Haskins & Haskins 1965, Lieberburg et al. 1975, Haskins & Haskins 1988). En Alabama compite muy eficazmente con *Solenopsis richteri* (Wilson, 1951). En Portugal se ha notificado que *Pheidole pallidula* puede representar una competidora seria para la hormiga argentina, siempre que no se modifique el hábitat natural, llegando a suponer una barrera para su expansión (Paiva et al. 1998). De hecho, en zonas de vegetación autóctona estable con una fauna de hormigas fuertemente establecida tiene muchas dificultades para establecerse (Paiva et al. 1998), con *Pheidole pallidula* y *Crematogaster scutellaris* presentando una fuerte oposición en sus hábitats naturales y *Tapinoma nigerrimum* y *Tetramorium hispanicum* haciendo lo mismo en las zonas labradas (Way et al. 1997). En Marruecos se atribuye una resistencia similar por parte de *Tapinoma simrothi* (Bernard 1983).

5.2. Afecciones a la fauna de artrópodos

Las hormigas son un grupo de especies altamente dominadoras del hábitat y con un elevado poder de influencia sobre la comunidad de artrópodos de la zona que habitan. Respecto de la hormiga argentina, sus hábitos alimenticios depredadores generalistas unidos a su elevada eficiencia como forrajeadora y su elevada densidad de población hacen que altere la composición de la fauna de la zona afectada de forma muy notoria.

En el parque Nacional de Haleakala (Hawai), las afecciones a la fauna de artrópodos por esta hormiga fue calificada como de muy grave. La mayoría de la fauna endémica se demostró afectada: gasterópodos, arañas, colémbolos, dermápteros, hemípteros, coleópteros, dípteros, himenópteros y lepidópteros. En muestreos específicos de ocho especies de coleópteros endémicos, su abundancia fue cinco veces menor en las zonas infestadas. La mayoría de los coleópteros endémicos de la isla que viven a elevadas altitudes son ápteros, por lo que tanto las larvas como los adultos son sensibles a los ataques de la hormiga argentina. Especies de himenópteros, como la abeja solitaria *Hylaeus volcanica*, desaparecen completamente de las zonas infestadas, aunque abundan los nidos abandonados. En una ocasión se observó predación directa de la hormiga argentina sobre esta especie, con las hormigas penetrando en el nido, cortando las alas y desmembrando a la víctima. Se cree que la hormiga argentina es el principal depredador de esta especie. (Cole et al. 1992). Estos datos se ven confirmados en California, donde el 22% de todos los nidos de avispa observados estaban invadidos por la argentina (Gambino 1990). Ward (1982) ya llama la atención sobre la posible afección sobre las comunidades de homópteros y cinípidos de los robledales de las zonas afectadas así como de la posible afección a una especie de coleóptero (*Desmocerus californicus dimorphus*, Coleoptera: *Cerambycidae*) amenazado de extinción en Sacramento (California) si bien no ofrece más datos. Este coleóptero fue objeto de estudio en 1999 para analizar el efecto de la hormiga argentina. Los resultados fueron claros y contundentes: elimina de la zona invadida al cerambícido. Los únicos lugares donde todavía coexistían fueron invadidos por la argentina menos de tres años antes del estudio, por lo que una futura eliminación era más que probable. La recomendación final del estudio es que el futuro del cerambícido pasaba por controlar la población de hormiga argentina de la zona (Huxel 2000). Estos resultados, sin embargo, no han podido confirmarse en otros estudios específicos de afección a artrópodos. La alta incidencia a la fauna hawaiana parece deberse a la no existencia de hormigas nativas en estas islas (Holway 1998b), y en el Norte de California no se han podido hallar diferencias significativas en cuanto a la composición de la fauna de artrópodos en zonas invadidas y no invadidas (Holway 1998b). En California, las zonas estudiadas con una mayor diversidad de arañas coincidían con las zonas de vegetación antigua y

fragmentada con la mayor abundancia de hormiga argentina de la zona, mientras que los dípteros y ácaros sí se vieron negativamente afectados por su presencia (Bolger et al. 2000).

Ciertas especies pueden verse favorecidas por la hormiga argentina. En Hawai, especies carroñeras o cazadoras son más abundantes en las zonas invadidas. Estos artrópodos predan sobre las hormigas inmaduras o se aprovechan de los restos dejadas por éstas. En el caso de especies coexistentes, una especie se podría ver favorecida por la disminución de su competidora. Asimismo se ven favorecidas las especies no autóctonas, como ciertos colémbolos, isópodos y estafilínidos carroñeros (Cole et al. 1992). En California se obtuvieron resultados similares, con un favorecimiento de los carroñeros en las zonas invadidas, con una clara disminución de los depredadores y parásitos y un mantenimiento de los herbívoros (Human & Gordon 1997).

5.3. Afección a otras plagas forestales

Es conocido el hecho de que diferentes especies de hormigas son válidas para el control biológico, entre ellas las pertenecientes al género *Oecophylla* en Asia y África o *Formica* en las zonas paleárticas. Los resultados alcanzados con especies de *Formica*, por ejemplo, son realmente espectaculares, con una colonia de *Formica polyctena* recolectando del orden de 6 millones de presas en un terreno de un tercio de hectárea en un año, o una colonia de *Formica rufa* capturando del orden de 21.700 larvas de mariposa en un sólo día (Hölldobler & Wilson 1990). En diferentes trabajos se ha analizado la eficiencia de la hormiga argentina como posible agente controlador de otras plagas en los ambientes forestales.

En estudios realizados sobre la procesionaria (*Thaumetopoea pityocampa*) en zonas de *Pinus pinaster* en Portugal, las zonas habitadas por hormiga argentina permanecían prácticamente sin daños, mientras que las zonas habitadas por hormigas nativas presentaban daños graves. Esta protección tenía como causas principales la eficiencia de la hormiga argentina como depredadora, la explotación de diferentes especies de áfidos en los pinos, lo que le hacía contar con una presencia permanente de hormigas obreras forrajeando en toda la superficie del pinar y la

facilidad para reclutar obreras al descubrirse agrupaciones de orugas de procesionaria, cazadas hasta el exterminio y llevadas a los nidos como fuente de alimento en largas filas de obreras de argentina (Way et al. 1999). Las especies nativas, por el contrario, despreciaban las larvas de procesionaria como fuente de alimento (Way et al. 1999). Las características de supercolonia y densidad constante de nidos por parte de la hormiga argentina en las zonas invadidas provocan el que esta protección sea constante en toda la superficie del pinar, y no depende de la distancia al nido como ocurre en las especies de *Formica* (Way et al. 1999).

Un patrón similar se encontró en la ausencia de daños por *Phoracanta semipunctata* en eucaliptares de Portugal con presencia de hormiga argentina. Esta protección, sin embargo, no provenía de la depredación de las puestas de *Phoracanta*, al ser inaccesibles en muchos casos a la hormiga argentina por estar en grietas demasiado estrechas. Sólo un 36% de los huevos puestos eran consumidos, y un 23% de la puesta se convertía en larvas de 2º estadio establecidas en la madera bajo la corteza. La causa aducida en el estudio para esta ausencia de daños era tanto una predación directa sobre los machos de *Phoracanta* y el impedimento a la oviposición de las hembras por parte de las forrajeadoras de hormiga argentina. Los resultados del estudio, un tanto sorprendentes, no achacan a la argentina esta protección, sino más bien a que los factores que favorecen su presencia favorecen asimismo la resistencia del propio árbol a la invasión (Way et al. 1992).

A pesar de su elevada efectividad como depredador, la hormiga argentina no es un agente válido para controlar cualquier tipo de plaga. En estudios realizados sobre la mosca mediterránea de la fruta *Ceratitis capitata* (Díptera: Tephritidae), la hormiga argentina se revela como un depredador ineficiente con un 50% de mortalidad media de las larvas tras 10 minutos de ataque por varias hormigas a la vez. La mayoría de las larvas no fueron muertas hasta después de pupar. Los mismos resultados se obtuvieron con moscas adultas, necesitando las hormigas hasta 10 minutos para inmovilizarlas. La mortalidad de las larvas en estudios de campo es de apenas un 4% en el mejor de los casos. En el caso de los adultos eclosionados, las muertes por hormiga argentina eran de un 39%. En resumen, la hormiga argentina no es un buen controlador biológico de este díptero, achacándose esta



circunstancia a la habilidad de las larvas para enterrarse con rapidez tras caer al suelo (Wong et al. 1984).

A pesar de tratarse de un predador generalista, existe cierta asimetría en cuanto a las presas escogidas. En el caso de las orugas de mariposa, por ejemplo, se ha demostrado que existe preferencia a escoger las orugas de especies generalistas respecto de las consumidoras especializadas de plantas. Estas pueden diferenciarse en base a sus colores más vivos en muchos casos, si bien especies crípticas con un rango estrecho de plantas consumidas le son también menos apetecibles (Bernays & Cornelius 1989).

La eficiencia de la hormiga argentina como controlador biológico de plagas depende en gran manera de la especie a tratar. De todos modos, presenta el grave inconveniente de la falta de especificidad ante la plaga, eliminando además a otras muchas especies. Tampoco presenta otra característica deseable en el control biológico de plagas, como es la dependencia de las poblaciones de hormiga argentina de la plaga a tratar. Una vez eliminada la plaga, las poblaciones de hormiga argentina permanecen en el lugar predando sobre otras especies de artrópodos, dañinos o no.

5.4. Afecciones a la fauna de vertebrados

Existe una creciente literatura donde se analiza la afección de las hormigas introducidas a la fauna de vertebrados. Esta afección puede ser tanto directa como inducida, al afectar a sus fuentes de alimento.

Krushelnycky et al. (2001) analizan la influencia de la hormiga argentina sobre los petreles del parque natural de Haleakala en Hawai. Esta es una especie en peligro de extinción que nidifica en madrigueras. La conclusión del estudio es que no existe una diferencia significativa entre la supervivencia de los pollos de petrel en las zonas infestadas y no infestadas. Conviene recalcar, sin embargo, el hecho de que en dicho estudio se señala la causa de esta no afección a las bajas temperaturas existentes en las cámaras de incubación de las madrigueras de estos petreles. Este modo de incubación, sin embargo, no es la habitual entre la mayoría de las aves existentes en las Baleares, por

lo que creemos que las conclusiones no son extrapolables a la situación de muchas otras especies. De hecho se ha notificado la predación directa sobre polluelos en el nido (Newell & Barber 1913, Swoboda & Miller 2003). Fuentes del Parque Natural de S'Albufera no han observado este tipo de predación directa, pero sí que se ha observado que son consumidos en cuanto caen del nido (Maties Rebassa, com. pers.), y que algunas de estas caídas del nido pueden deberse a la infestación de los mismos por la hormiga argentina (Pere Vicens, com. pers.). Más que la predación directa, los efectos sobre los vertebrados aparecen como consecuencia de los cambios que la hormiga argentina provoca a los ecosistemas, tanto en materia de distribución de artrópodos como en los cambios en las relaciones artrópodo-planta.

Los vertebrados que basen su dieta en las hormigas se ven afectados por la invasión de la hormiga argentina, al ser aquellas eliminadas. En el caso del lagarto cornudo de las costas de California (*Phrynosoma cornutum*), se da una situación de este estilo. Está desapareciendo de su hábitat natural por culpa de la fragmentación de su hábitat y de la afección por la hormiga argentina. Su base alimenticia son las hormigas nativas de la zona, eliminadas por la hormiga argentina (Suarez et al. 2000, Suarez & Case 2002). La abundancia del lagarto cornudo está negativamente relacionado con la hormiga argentina (Suarez & Case 2002). En las zonas donde sobrevive, cambia sus hábitos alimenticios de hormigas (98% de los alimentos, un 65% hormigas recolectoras de semillas) a otros artrópodos, con sólo un 55% de hormigas (3% de hormigas recolectoras de semillas). Nunca se detectaron hormigas argentinas en las heces de estos lagartos, y sí aparecen coleópteros, isópodos e himenópteros (Suarez et al. 2000). Al ser criados en laboratorio con diferentes dietas de hormigas, estos lagartos presentaron un desarrollo normal al ser criados con hormigas nativas y las tasas de crecimiento fueron óptimas. Al serlo con otros artrópodos las tasas de crecimiento son nulas (no existe aumento de masa corporal) y al ser criados con una dieta exclusiva de hormiga argentina perdieron del orden del 20% de masa corporal en dos semanas, debiendo interrumpirse el experimento. Al cambiar la dieta a hormigas nativas alcanzaron de nuevo crecimientos normales (Suarez & Case 2000). Este tipo de resultados es de esperar que sean generalizables a los predadores especialistas de los hábitats invadidos por la hormiga

argentina, como para el pájaro “palila” de Hawai, que se alimenta de abejas (Krushelnycky & Joe 1997). Las opciones de estos predadores son, bien cambiar de dieta, con las consecuencias de un menor aprovechamiento de los recursos, bien desaparecer de dicha zona.

5.5. Afecciones a los cultivos y otras actividades económicas humanas

La hormiga argentina, en particular, atiende áfidos y homópteros a los que protege de depredadores y parásitos (Krushelnycky & Joe 1997, Swoboda & Miller 2003). Una de sus fuentes principales de alimento son las secreciones azucaradas de estos insectos. Las hormigas los protegen frente a los depredadores, lo que hace que se fomente su presencia en las plantas, lo cual llega a ser un problema en las plantaciones (Bristow 1991).

En plantaciones de cítricos en California la presencia de hormiga argentina eliminaba la efectividad de una mariquita (*Stethorus picipes*, Coleóptera: Coccinellidae) al reducir el tiempo que el predador se mantenía sobre los rebaños de áfidos, lo que se traduce en mayores densidades de áfidos en las zonas infestadas de hormiga argentina (Haney et al. 1987). En su ausencia este depredador controla de manera efectiva las poblaciones de áfidos (Haney et al. 1987). Por otro lado, son un grave obstáculo en la lucha biológica, al consumir de manera muy eficiente los huevos de depredadores liberados en las plantaciones. En estudios realizados en California llegaron a consumir el 98% de los huevos de *Chrysoperla carnea* soltados para controlar las poblaciones de áfidos (Dreistadt et al., 1986).

Además de estos daños indirectos, los hábitos alimenticios generalistas de la hormiga argentina provocan daños directos al alimentarse de frutos y yemas en las plantaciones de cítricos (Krushelnycky & Joe 1997), robando miel o predando eficientemente tanto adultos como inmaduros en las colmenas de abejas, llegando a eliminar colonias enteras (Buys 1990). Las colmenas maduras no suelen tener problemas para rechazar a los atacantes, mientras que las colonias más jóvenes, o recién trasladadas sí se ven seriamente afectadas (Buys 1990). Además, compiten eficientemente por las fuentes de néctar con las abejas, llegando a recolectar

dos tercios del generado por las flores de *Eucalyptus* (Buys 1990).

5.6. Afecciones a los ecosistemas

Como se ha visto con anterioridad, las hormigas suelen ser piezas clave en los ecosistemas de todo el mundo. A veces esta relación con el medio se da en forma de especies claramente dominantes como predadores (*Formica*, *Eciton*), como recolectores-dispersadores de semillas (*Messor*, *Pogonomyrmex*) o como “pastores” de áfidos/homópteros (*Lasius*, *Acanthomyops*). Estas relaciones son realmente complejas entre las hormigas, con especies parásitas e inquilinas (*Anergates*, *Teleutomyrmex*, algunas *Formica*, etc.), algunas esclavistas (*Formica sanguinea*, *Chalepoxenus*, *Strongylognathus*). También lo son con el resto de artrópodos, con relaciones tan excepcionales y dependientes como la existente entre las hormigas del género *Myrmica* y las mariposas del género *Maculinea*.

No es de extrañar que la introducción de la hormiga argentina, al afectar severamente la comunidad de hormigas de un ecosistema invadido, genere asimismo una reorganización total del mismo. Las comunidades no invadidas responden a un modelo complejo altamente estructurado y basado en la competencia. En las comunidades invadidas, por el contrario, las comunidades responden a un modelo aleatorio (Sanders et al. 2003). Las afecciones van desde las del tipo predador especializado-presa (Suarez et al. 2000) hasta las de dispersión de semillas por hormigas granívoras (Bond & Slingsby 1984). En la región de Ciudad del Cabo en Sudáfrica se descubrió que las orquídeas veían afectada negativamente su polinización, ya que la presencia de hormigas argentinas en los nectarios podría repeler a los insectos polinizadores (Buys 1990).

Esto quiere decir que la afección de esta especie va más allá que el simple desplazamiento de especies nativas. Provoca un cambio profundo en el mismo ensamblaje del ecosistema, empobreciéndolo y cambiando por completo las relaciones entre especies. Este cambio es rapidísimo, normalmente menos de un año tras la invasión. Los ejemplos específicos de estas alteraciones son abundantes. En Hawai, la argentina afecta



severamente la abundancia de dos polinizadores: *Agrotis* sp (*Lepidoptera*, *Noctuidae*) y *Hylaeus volcanica* (*Hymenoptera*: *Hylaeidae*). La reducción, e incluso eliminación, de estos polinizadores endémicos provocaría efectos cruzados en la fauna dependiente de los frutos de las plantas polinizadas (Cole et al. 1992). En Sudáfrica cerca del 20% de las especies de plantas del fynbos (unas 1.300 especies) dependen de las hormigas para su dispersión (De Kock et al. 1992). La aparición de la argentina en este ecosistema está provocando graves alteraciones en el funcionamiento del mismo como en el caso de la relación entre hormigas endémicas y algunas especies de plantas Proteáceas en Sudáfrica (Bond & Slingsby 1984). En muestreos realizados en 1985, las zonas con hormiga argentina presentaban una menor diversidad de plantas y una mayor abundancia de aquellas Proteáceas que no necesitan de las hormigas autóctonas para su dispersión (Donnelly & Giliomee 1985).

Estos efectos negativos vienen dados por la menor efectividad de la hormiga argentina que las especies nativas en el desempeño de ciertas tareas. En el caso de las plantas que se reproducen mediante semillas provistas de elaiosomas (13), la hormiga argentina las recoge más lentamente, las desplaza distancias menores y no las almacena en nidos bajo tierra, sino que las deja en la superficie, con lo que son devoradas por otros animales (Bond & Slingsby 1984). El resultado es que en las zonas no infestadas el porcentaje de semillas germinadas es de un 35%, mientras que en las infestadas es del 0% (Bond & Slingsby 1984). En nuestras latitudes también se ha demostrado que el efecto de la argentina en la dispersión de *Euphorbia*, *Genista* y *Sarothamnus* es variable, pudiendo ser desde muy negativo hasta pasar a poder reemplazar a las hormigas nativas (Gómez & Oliveras 2003).

La hormiga argentina puede también usurpar roles desempeñados, anteriormente a la invasión, por la fauna autóctona. En Hawai el predador dominante a más de 2.800 m de altitud es una especie de araña lobo endémica. Su abundancia es significativamente menor en las zonas infestadas, así como las de otras especies de arañas menores. La especie europea *Forficula auricularia* (Dermaptera), predador introducido en las islas, desaparece

Un hábitat especialmente importante para la

fauna de artrópodos son las zonas bajo rocas y piedras. La hormiga argentina es un competidor fabuloso también en este tipo de hábitats. En caso de que el número de hormigas argentinas bajo una piedra es significativamente alto (>50) rara vez se encuentran otros artrópodos (Cole et al. 1992).

5.7. Afecciones en el medio urbano

En este medio la mayor afección son las infestaciones de las viviendas. Existen muy pocos informes acerca de las causas que las provocan, si bien se estima que pueden llegar a ser realmente graves. Estas invasiones son más numerosas en los meses fríos de invierno con temperaturas bajas y humedad alta y presentan una abundancia importante pero menor en los meses finales de verano con elevadas temperaturas y baja humedad relativa (Gordon et al. 2001). No está claro el hecho de que las hormigas trasladen su nido a los edificios sea porque encuentran una fuente de alimento o si, por el contrario, se refugian en ellos cuando las condiciones climáticas son adversas, y una vez dentro buscan la fuente de alimento. En cambio, sí está claro que emplean los edificios como refugio en el cual las colonias siguen prosperando mientras las condiciones climáticas son desfavorables.

5.8. Otras afecciones

Además de las afecciones a la fauna, los ecosistemas y las viviendas, las características de abundancia, versatilidad para anidar en edificios y elevada capacidad para descubrir y explotar fuentes de alimento hace que se haya analizado la capacidad de la hormiga argentina como vector de infecciones patógenas.

(13) La planta genera estos cuerpos nutritivos que rodean o están adosados a la semilla. Las hormigas transportan la semilla al hormiguero, separan y consumen el elaiosoma y desechan la semilla, que es transportada de esta manera distancias considerables.

En la industria alimentaria se ha descubierto que son una fuente muy importante de patógenos en los alimentos. En un estudio chileno (Ipinza-Regla et al. 1984) prácticamente todas las muestras de hormigas se mostraban contaminadas por diferentes tipos de patógenos y éstos eran transmitidos a los alimentos en un elevado porcentaje (46 % de las muestras analizadas, todas sin patógenos antes del paso de las hormigas). Entre estos microorganismos se encontró a *Shigella flexneri*, patógeno natural altamente especializado del ser humano y algunos primates superiores. Es el primer caso de himenóptero transmisor de esta bacteria, de la que se pensaba que sólo podía transmitirse por las heces o moscas. En este caso, la enfermedad se manifiesta con muy poco grado de contaminación, ya que entre 10 y 100 células viables pueden provocarla. Otros microorganismos encontrados fueron *Bacillus cereus*, *Escherichia coli* y *Staphylococcus aureus*, entre otras provocadoras de intoxicaciones alimentarias (diarreas, vómitos, etc.). También se encontraron otros microorganismos (normalmente asociados a condiciones higiénicas inadecuadas, cuya presencia es indicadora de posibles bacterias patógenas), hongos y levaduras. En dicho estudio se aconseja incluir la hormiga argentina dentro de los planes de control de insectos y vectores en la industria alimentaria.

En un estudio similar realizado en hospitales mejicanos por los mismos autores se demostró inequívocamente que la hormiga argentina es un vector de diferentes especies de bacilos, representando un peligro potencial como transmisor de estos organismos relacionados a cuadros patológicos y a infecciones nosocomiales (Ipinza et al. 1981)

6. Evolución histórica y distribución actual en las Islas Baleares

6.1. Mallorca

Se puede hacer un boceto bastante exacto del avance de la invasión en la isla de Mallorca en base a citas bibliográficas. Wheeler (1926) no cita la hormiga para las islas. La primera cita se da en Sóller en 1953 (Bernard 1956). Muy probablemente la actividad comercial del puerto de Sóller en dicha época con el continente europeo haya sido la vía de entrada. Desde entonces se ha dispersado por todas las Islas Baleares, afectando gravemente a la fauna local de hormigas y otros artrópodos. En las

zonas invadidas es muy probable que esté afectando sobremanera diferentes aspectos de los ecosistemas (biodiversidad, dispersión de semillas, fauna de vertebrados, especialmente lagartijas endémicas). Pruebas preliminares realizadas con colonias provenientes de la zona Norte de la isla (S'Albufera) muestran la pertenencia de las colonias de Baleares a la supercolonia "Principal". Este hecho refuerza la hipótesis de la entrada de esta especie en la isla a través del puerto de Sóller, muy activo en los años 50 y con un importante comercio con la costa francesa.

En la magnífica tesis de Comín (1988) se cita en una gran parte de la Sierra de la Tramuntana y la ciudad de Palma hasta el Arenal; en la zona Noreste de la isla la cita de la zona de Artá. En la actualidad, el trabajo de uno de los autores (Espadaler & Gómez 2003) la cita de todo el litoral mallorquín. Citas no publicadas de los autores confirman su presencia en prácticamente todas las poblaciones del interior. Nuestra impresión actual es que la hormiga ha alcanzado la práctica totalidad de la isla, excepto ciertas zonas en altitud (Randa, Es Teix), o excesivamente secas (zonas no regadas de Es Plá). Tratando de analizar si la situación de la hormiga argentina en Mallorca ha llegado a un equilibrio, se ha hecho un análisis de los datos bibliográficos disponibles. Analizando el número de cuadrículas de 10×10 Km donde se ha confirmado la presencia de la hormiga argentina a lo largo de los años nos encontramos un gráfico como el siguiente:

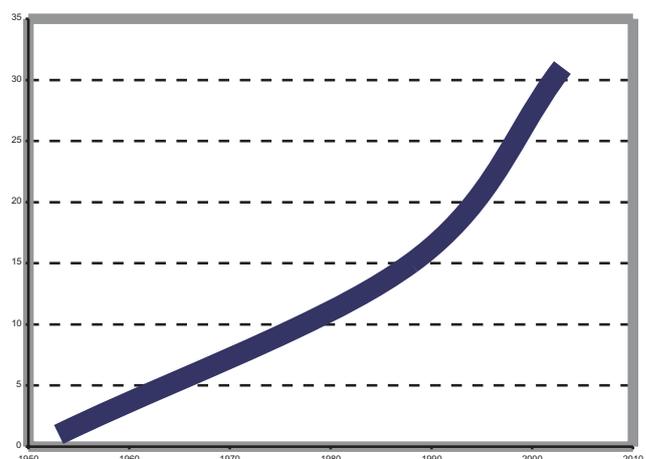


Figura 13.- Número de cuadrículas de 10 * 10 Km donde se ha confirmado la presencia de la hormiga argentina a lo largo del tiempo en Mallorca. El número total de cuadrículas de 10 * 10 para la isla es de 56. Fuente: Elaboración propia.



Se puede apreciar claramente la tendencia expansiva de la hormiga argentina en la Isla de Mallorca, muy lejos del equilibrio y claramente en fase de expansión. Estos resultados cobran mayor

valor al tener en cuenta que el exhaustivo trabajo de Comín (Comín 1988) no la cita en las zonas Sur y Este de la isla, presencia confirmada en nuestros muestreos de manera inequívoca y abundante.

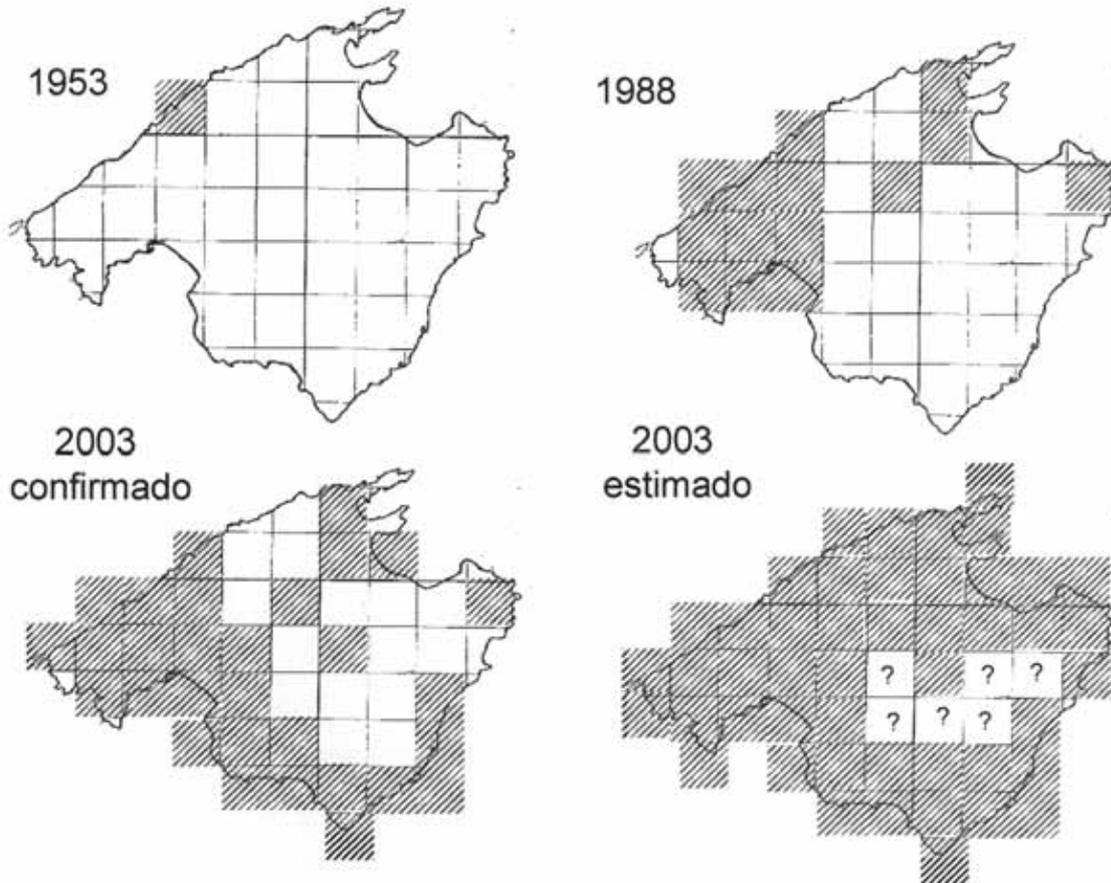


Figura 14 .- Evolución histórica de la hormiga argentina en la isla de Mallorca basado en la presencia o ausencia en cuadrículas de 10×10 Km. No se incluyen las poblaciones de Cabrera. Fuente: Elaboración propia

(Alcaufar, Barranco de San Joan, Binisermenya, Cala Galdana, Ciutadella, Ciudad de Maó, Na Vermella, Sant Felip y San Simón) (Comín, 1977).

6.2. Menorca

La primera presencia de esta hormiga en Menorca proviene de la tesina de licenciatura del Dr. Pascual Comín del Río, del año 1977 (Comín 1977), citas recogidas el artículo de 1980 sobre la fauna de hormigas de Menorca (Comín & De Haro 1980). En dicha tesina se aporta la idea de que *“las consultas realizadas con los naturales y el arraigo que tiene nos hacen suponer que con toda seguridad fue introducida, como en Mallorca, entre 1950 y 1955”*. La introducción se produjo a través del puerto de Maó (Comín & De Haro 1980). Es citada de varias localidades dispersas por toda la isla

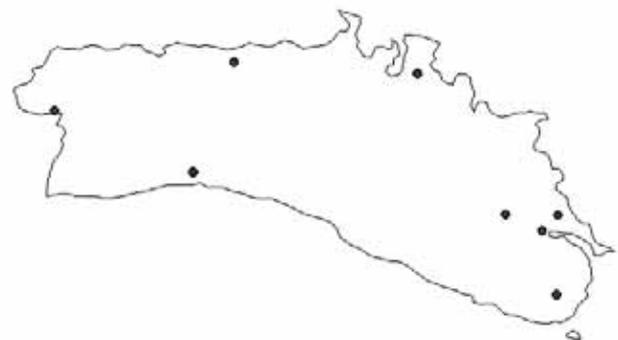


Figura 15.- Distribución de la hormiga argentina en Menorca en 1976. Elaborado a partir de datos de Comín, 1977.

Ya en dicho trabajo el Dr. Comín hace un diagnóstico que desgraciadamente se ha revelado muy acertado. Citando textualmente: “En Menorca no parece resistírsele ninguna de las especies allí presentes y pasado cierto tiempo queda sola y dominando todo el biotopo, como sucede ya en el Barranco de San Juan, Puerto de Maón, Alcaufar, desembocadura del Torrente de Algendar en Cala Galdana. En otros biotopos, como San Felipe, Fuente de San Simón y Binisermenya, contemporiza con otras poblaciones, pero muy pronto las desplazará.” (Comín 1977). Nuestros muestreos realizados en Octubre de 2004 confirman los peores temores expresados en el párrafo anterior. Ha sido hallada en todas las localidades muestreadas (tabla 1) excepto en una zona de cultivos en el Prat de Tirant.

Alaior	Urbano y jardines
Binisafüller	Urbanización
Hotel Mediterrani (Cala Blanca)	Jardines
Cala En Bosc	Urbanización
Cala En Forcat	Urbanización
Cala Galdana	Cañaverales y pastos adyacentes
Cala Morell	Urbanización
Cala'n Porter	Urbanización y Cañaverales
Campo de Golf "Son Parc"	Campo de golf y jardines adyacentes
Ciudadella	Urbano
Es Grao	Urbano
Es Mercadal	Urbano y jardines
Ferreríes	Urbano, césped en jardines
Mahó	Urbano
Puerto Addaia	Urbanización y puerto deportivo
S'Albufera d'Es Grao	Dunas, zonas húmedas y pinares
S'Algar	Urbanización
Sant Lluís	Urbano, césped en jardines
Son Bou	Dunas y zonas húmedas

Tabla 1.- Localidades muestreadas en Menorca (2004) con presencia de hormiga argentina y biotopos en los que se ha encontrado.

En todos los casos, la presencia de la hormiga argentina implica la ausencia de otras especies de hormigas, y su particular modo de dispersión genera situaciones como la encontrada en Ferreríes, con la argentina saturando los jardines de la entrada del pueblo, mientras que en la rotonda distante unos metros del jardín está libre de ella, presentando una elevada abundancia de *Lasius grandis*. La causa, sin duda, es la presencia de la barrera de la carretera que impide, hasta ahora, la migración de las reinas hacia la rotonda.

Todas las zonas urbanas o con presencia de urbanizaciones cercanas, tanto en el centro de la isla como en la costa, están invadidas por la

argentina. En conversaciones mantenidas con vecinos de la zona toda la gente entrevistada reconocía la presencia de la hormiga argentina en sus hogares y calificaban a la misma como una plaga. Esta situación se repite en el centro de interpretación del Parque de S'Albufera d'Es Grao, donde los guardas reconocen su presencia masiva en las instalaciones.

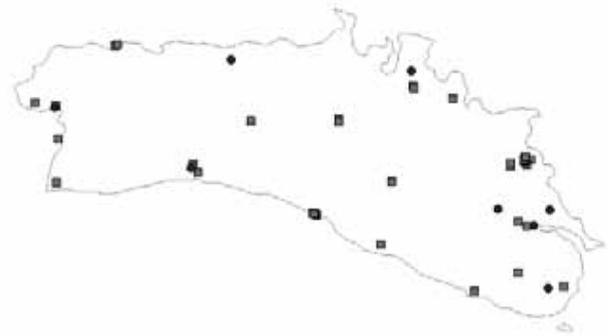


Figura 16.- Mapa de distribución de la hormiga argentina en Menorca según los muestreos realizados por los autores en 2004 (cuadrados) comparados con los datos de Comín, 1977 (en círculos).

Estas zonas urbanas o modificadas sirven de focos de invasión desde la que se invaden las zonas aledañas. Se ha verificado este tipo de expansión en los pinares adyacentes a diversas urbanizaciones, como la del “Golf Son Parc”, Es Castell o Cala en Bosc. Las zonas húmedas de la isla han sido objeto de unos muestreos especialmente intensos debido tanto a su importancia ecológica como a que representan el hábitat preferido por la hormiga argentina. Nuestra experiencia nos dice que ambos factores combinados suelen devenir en invasiones masivas en este tipo de biotopos, dañando muy gravemente los ecosistemas invadidos. La desembocadura del Torrente de Algendar en Cala Galdana ya fue denunciada por el Dr. Comín en su tesis como una zona invadida donde la argentina había desplazado a las especies locales. Nuestros muestreos confirman que es prácticamente la única hormiga presente. Muestreos aleatorios bajo piedras tanto de la zona de prados como en las zonas cercanas a los cañaverales muestran que un muy elevado porcentaje bajo las piedras se encuentran nidos maduros muy desarrollados, con presencia de miles de obreras y varias decenas de reinas, además de masas de huevos y larvas en grandes



cantidades. No se halló ninguna otra especie de hormiga en la zona. El Arenal de Son Bou es una zona de elevado interés ecológico, con una gran variedad de aves nidificantes en las zonas de cañaverales, y presencia de vegetación y fauna singulares. Se realizaron diferentes transectos, abarcando amplias zonas tanto en las urbanizaciones cercanas como en la zona de dunas y marismas. En todos los casos la presencia de la hormiga argentina es conspicua y masiva. Es común observar la presencia de las típicas hileras de cientos de obreras acarreamo alimentos y larvas entre nidos y de éstos a las zonas de forrajeo. No se ha detectado la presencia de ninguna otra especie de hormiga.

S'Albufera d'Es Grao es otra zona de elevado interés ecológico ubicado al Nordeste de la isla, con una amplia zona de marismas y zonas inundadas, así como dunas y pinares. Su presencia es masiva en todas las zonas muestreadas. No se ha encontrado ninguna otra especie de hormiga salvo un nido de *Plagiolepis pygmaea* bajo una piedra en un pequeño barranco cercano al centro de interpretación. La zona de pinares fue intensivamente muestreada, hallándose sólo hormiga argentina de forma masiva y continuada. Como ejemplo de esta afirmación, en uno de los transectos realizados se muestrearon las bases de 50 pinos, entre las raíces y hasta una altura de unos 25 cm. sobre el terreno, lugar escogido para nidificar por numerosas especies de hormigas. En todos los casos se encontró sólo hormiga argentina, con nidos maduros y fuertemente establecidos, siendo común la presencia de "autopistas" excavadas en la arena comunicando los diferentes nidos. En estas vías de comunicación se aprecia la presencia de entre cientos a miles de obreras realizando un trasiego continuo de alimento, obreras y larvas entre los diferentes nidos. En los troncos de los pinos se apreció la presencia masiva de hormiga argentina forrajeando en las copas de los pinos.

1977 no se detectó la presencia de la hormiga argentina en ninguna de las dos zonas mencionadas. Este hecho, unido a la elevada dispersión alcanzada por la hormiga argentina en la isla en el transcurso de unos 25 años nos hace ser pesimistas acerca de las previsiones de futuro. Las condiciones de humedad de la isla -sector seco-subhúmedo, con una pluviometría media de 576 mm y una humedad relativa entre el 60 y el 75%- (Comín 1977) y sus temperaturas suaves -10,5 °C en Enero de media y 24,5 °C de media en Agosto- (Comín 1977) hacen

que este hecho no parezca suponer un factor limitante para la hormiga argentina. Es de suponer que su expansión se irá incrementando, afectando a zonas de bosque y zonas relativamente húmedas donde todavía no se haya implantado. Esta expansión se verá favorecida en las zonas en las que se produzcan alteraciones al hábitat (desarrollos urbanísticos, campos de golf, etc.).

La valoración final de la afección es de MUY GRAVE en toda la isla, especialmente en las zonas cercanas a desarrollos urbanísticos y zonas húmedas o frecuentemente visitadas.

6.3. Ibiza y Formentera

Las primeras y únicas citas de la hormiga argentina hasta el presente trabajo para las Pitiusas son de Octubre de 1976 para la ciudad de Ibiza y de Agosto de 1980 para la ciudad de Jesús (Comín & Espadaler 1984).



Figura 17.- Distribución de la hormiga argentina en Ibiza y Formentera en 1986.

En nuestros muestreos aportamos un total de 15 localidades distribuidas en su totalidad por el litoral de la isla, y siempre asociado a urbanizaciones o ambientes medioambientalmente degradados. En Formentera se ha hallado en el puerto de La Sabina. La lista completa de localidades donde se ha hallado la hormiga argentina en Ibiza en 2004 es: Cala Codolar, Cala Salada,

Cala Tarida, Cala Vedella, Coll Portinatx, Es Canyard, Puerto de Ibiza, Ses Feixes de Talamanca (Ibiza), Na Xamena, Platja des Figueral, Santa Eularia des Riu, Urbanización “Vista Alegre” y Urbanización “Cala Llenya”. Todas las localidades muestreadas con presencia de hormiga argentina están ubicadas en la costa y asociadas a asentamientos humanos. Además de estas localidades, en Ibiza se han muestreado diferentes localidades urbanas o alteradas donde no se ha hallado la hormiga argentina. Éstas se pueden agrupar en cinco tipos:

1. Zona al Sur del Aeropuerto de Ibiza: Es Codolar, Sa Caleta y Ses Salines.
2. Costa Norte en el entorno de la bahía de Sant Miquel: Cala Benirrás, Port de Sant Miquel y Sant Miquel.
3. Localidades litorales aisladas: Puerto de Sant Antoni de Portmany, Cala de Sant Vicenç.
4. Localidades urbanas interiores: Sant Mateu, Santa Agnès
5. Localidades no modificadas por el hombre: Coll entre Sant Joan y Portinatx, Sa Talaia de Sant Josep.

Como ya se ha comentado, todos los ambientes donde se ha encontrado la hormiga argentina en la isla de Ibiza son asentamientos humanos, y siempre zonas muy regadas (césped y jardines). En varios de los asentamientos se han realizado muestreos en las zonas de pinar aledañas a las urbanizaciones, habiéndose detectado una presencia incipiente de la hormiga argentina, si bien coexistiendo todavía con diversas especies.



Figura 18.- Distribución de la hormiga argentina en Ibiza y Formentera en 2004. Con cuadrados las localidades donde se ha hallado en el presente trabajo, con círculos las localidades de Comín & Espadaler, 1984

Es de resaltar, por su importancia ecológica, la elevada densidad de hormiga argentina encontrada en las inmediaciones de Ses Feixes de Talamanca. Esta concentración es tanto mayor cuanto más deteriorado está el paisaje. Así, en los barrios cercanos al litoral su presencia es masiva y continua a lo largo de un transecto realizado a lo largo de la carretera en un tramo de unos 2 km. Su presencia ha sido detectada por nosotros también en el interior de las marismas, si bien en número significativamente menor.

Las distribuciones expuestas ponen de manifiesto que, a pesar de haber sido introducida recientemente, la hormiga argentina ha sido capaz de colonizar los ambientes modificados por la acción humana a lo largo y ancho de la isla. Recalcar que esta expansión se ha producido en unos 25 años y en un clima relativamente seco y caluroso que no es el más adecuado para su desarrollo. Lamentablemente, es probable que en un futuro la especie continúe su expansión asociada a los diversos asentamientos humanos, perviviendo en los ambientes regados que le son favorables, y que una vez firmemente establecida intentará la expansión hacia los ambientes naturales cercanos. Está por ver si las condiciones climáticas de la isla,



con un grado de humedad claramente inferior al de las islas de Menorca y Mallorca (en sus sectores climáticos húmedo y subhúmedo), permiten su expansión generalizada. Nuestra experiencia en las zonas del Sur de la isla de Mallorca, con un clima también seco, no nos permiten ser demasiado optimistas al respecto, y opinamos que esta expansión se realizará en las zonas con un mínimo de humedad disponible y no demasiado soleados (pinos, marismas, dunas de playas, etc.) si bien a un ritmo tanto menor cuanto mayor sea la aridez del territorio y su estado de conservación.



Figura 19.- Muestreos realizados en Ibiza y Formentera en 2004. Con círculos las zonas donde no hemos hallado la hormiga argentina. Con cuadrados zonas donde sí se ha detectado su presencia.

En Formentera solamente la hemos encontrado en las inmediaciones del puerto de La Sabina, en los parterres de las palmeras, y nunca en números considerables ni formando columnas de forrajeo densas. Esta baja densidad de obreras podría deberse a que la presencia en esta zona es extremadamente reciente, con nidos todavía muy jóvenes, o quizá más probablemente que la aridez del terreno esté frenando el desarrollo de las colonias.

6.4. Supercolonias presentes en las Islas Baleares.

Ya se ha comentado que las colonias introducidas de hormiga argentina se organizan en supercolonias, cada una contando con miles de nidos esparcidos a lo largo de cientos o miles de km. En nuestros muestreos hemos realizado diferentes test de pertenencia a una u otra supercolonia con el fin de catalogar la composición de las mismas, tanto por su puro interés como conocimiento de base como para un posible futuro tratamiento de la plaga. El test estándar que se realiza consiste en disponer de diez recipientes pequeños de plástico (placas Petri) donde se coloca en cinco de ellas una obrera perteneciente a la colonia "Principal" y en las cinco restantes una de la "Catalana" y se añade en cada placa una obrera de la colonia a probar. Se anota si hay o no hay agresividad entre cada par de obreras.

En las islas de Ibiza y Formentera se realizaron los experimentos en el campo, con obreras transportadas a tal efecto desde la Universidad Autónoma de Barcelona. Las colonias de Menorca fueron recolectadas en el campo y transportadas en botes mantenidos con la humedad suficiente hasta el laboratorio, donde les fue realizado el test de agresividad.



Figura 20.- Montaje de los test de agresividad en el campo. Las cinco placas de Petri superiores corresponden a los test con colonia "Principal", mientras que los cinco inferiores corresponden a la colonia "Catalana".

La elevada agresividad mostrada entre ambas supercolonias así como la falta de la misma dentro de obreras de una misma deviene en que los resultados que se obtienen son de 5-0 en la mayoría de los casos, esto es, cinco combates (generalmente a muerte e instantáneos en cuanto las obreras se encuentran) para una supercolonia y cinco casos de no agresión en la otra. Para que una muestra sea asignada a una u otra supercolonia el resultado debe ser de 4-1 ó 5-0.

Los resultados obtenidos para la isla de Menorca fueron que todas las muestras estudiadas (un total de 14) pertenecen a la supercolonia "Principal". Éstas proceden de: Alaior, Binisafüller, Cala Blanca, Cala Galdana, Cala Morell, Cala'n Porter, Ciutadella, Es Mercadal, Ferreries, Maó, S'Albufera d'Es Grao, Sant Lluís y Son Bou. Hay que comentar, sin embargo, el caso de las dos muestras estudiadas en las inmediaciones del campo de Golf de Son Parc. En ambos casos los resultados de los test de agresividad no fueron concluyentes, resultando de 4-4 en una y de 8-5 en la otra. Para definir la pertenencia de estas colonias a una u otra supercolonia (o a una tercera), se enviaron muestras de obreras al laboratorio de Ecología de la Universidad de Zürich (V. Vogel) para la realización de los pertinentes análisis genéticos, donde se nos ha confirmado la pertenencia de esta colonia a la supercolonia "Principal". Es de resaltar este caso de agresividad indistinta a una u otra supercolonia a pesar de su perfil genético, caso que solamente ha sido hallado otra vez por uno de los autores (X. E.) en una colonia de Barcelona y que merecerá un estudio más detallado de las causas de este comportamiento diferenciado.

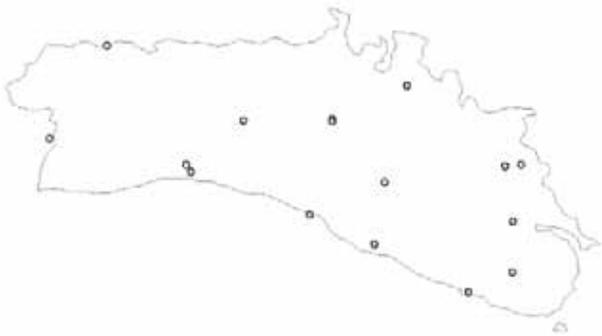


Figura 21.- Mapa de distribución de las supercolonias analizadas en la isla de Menorca. Todas las muestras pertenecen a la colonia "Principal".

En Ibiza se ha detectado la presencia de ambas supercolonias en una proporción similar a la obtenida en Cataluña (3 colonias "Principal" por cada colonia de "Catalana"). Se han hallado colonias pertenecientes a la supercolonia "Principal" en Cala Codolar, Cala Portinatx, Cala Salada, Cala Vedella, Na Xamena, Santa Eulària des Riu y en las Urbanizaciones de Cala Llenya y Vista Alegre. Representantes de la supercolonia "Catalana" se han encontrado en Cala Tarida y S'Estanyol en Ibiza y en el muelle de Punta Sabina en Formentera.

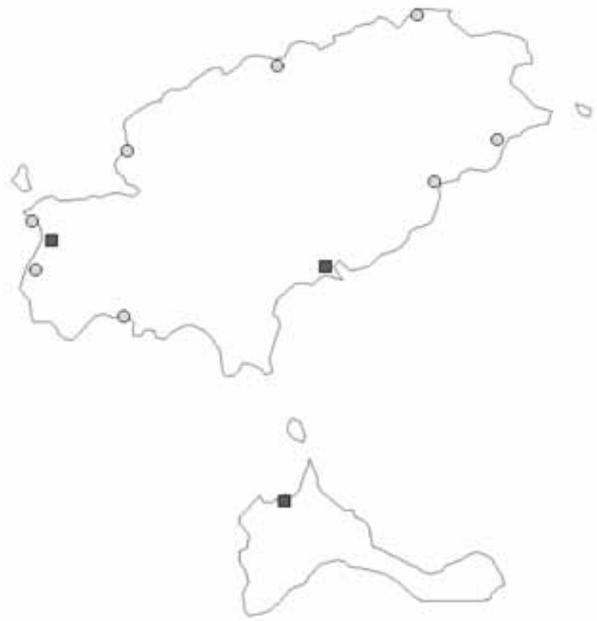


Figura 22.- Mapa de distribución de las supercolonias analizadas en el archipiélago de las Pitiusas. Con cuadrados las colonias pertenecientes a la colonia "Catalana", y con círculos las pertenecientes a la colonia "Principal".

No se tiene ningún dato (tipo, frecuencia, distribución) sobre las supercolonias que se encuentran en Mallorca.

6.5. Resumen de la situación actual en las Islas Baleares

La hormiga argentina está presente en las islas de Menorca y Mallorca desde finales de los años 50, y en las Pitiusas desde los años 80. El desarrollo urbanístico al que se han visto sometidas las islas en este periodo de tiempo ha favorecido enormemente la dispersión de esta especie invasora



acompañando a las diferentes urbanizaciones y zonas regadas.

En la isla de Menorca la afección se puede considerar de muy grave, habiendo colonizado por completo y arrasado zonas de un muy importante valor ecológico como el Arenal de Son Bou o S'Albufera d'Es Grao, donde se convierte en prácticamente la única hormiga presente, de manera muy abundante. Está presente en todas las poblaciones de la isla aprovechando jardines y zonas regadas, y se ha confirmado la irrupción en pinares cercanos a estas urbanizaciones, con colonias perfectamente asentadas y en expansión. Las condiciones de humedad de la isla no hacen prever una estabilización de la situación, sino más bien todo lo contrario, es de esperar una progresiva colonización de las zonas más húmedas y modificadas por el hombre.

En la isla de Mallorca la expansión se ha producido desde el Puerto de Sóller y ha procedido hacia el Sur de la isla. También aquí ha colonizado las zonas húmedas estudiadas, especialmente S'Albufera, donde se ha convertido en prácticamente la única hormiga presente. Se ha detectado su presencia en todas las poblaciones de la isla analizadas y es una plaga doméstica muy común y de muy difícil erradicación. En las zonas más húmedas está colonizando también ambientes naturales, como en el bosque mixto de madroño y pino de Port d'Es Canonge, donde es la única hormiga terrestre detectada en nuestros muestreos. En la zona Sur de la isla es muy común en urbanizaciones y zonas regadas, desde la cual tiende a invadir los ambientes vecinos, como en el caso de los pinares de Es Trenc, donde la invasión se está produciendo desde las poblaciones vecinas de La Colonia de Sant Jordi y de Ses Covetes. En esta zona las condiciones de humedad hacen que esta invasión sea más lenta que en otras zonas más húmedas, y el hecho de que se haya detectado en esta fase tan incipiente nos hace albergar esperanzas acerca de la posible erradicación o contención de la misma en ciertas zonas determinadas de elevado interés ecológico.

En las islas de Ibiza y Formentera su introducción es más reciente y se ha difundido con rapidez en las poblaciones costeras y las urbanizaciones con presencia de riego abundante. Sin embargo todavía existen amplias zonas de la

isla donde no se ha detectado y es de esperar que aparezca en los próximos años en localidades como Sant Miquel o Sant Antoni de Portmany, zonas en la que nosotros no hemos detectado su presencia. En Formentera no parece que se haya establecido por completo y solamente hemos detectado una colonia en las proximidades del puerto de La Sabina. Las condiciones de aridez de esta isla, sin embargo, hacen más probable que la expansión comience en las diferentes urbanizaciones con presencia de zonas regadas.

7. Problemas ocasionados en las Islas Baleares.

7.1. Problemas generales

No hemos encontrado ninguna referencia bibliográfica en la que se aluda a la problemática presente o futura de la hormiga argentina en las Islas Baleares. Tan sólo el trabajo de Comín vaticina en los años 80 el presente en las islas donde dice “[...] en unos 10-20 años, es posible que sea la única hormiga en las proximidades del hábitat humano. [...] tiene asegurado el éxito en nuestras islas. [...] los biotopos originales profundamente alterados por complejos turísticos [...] favorece aún más el oportunismo de esta plaga. [...] No hay hábitat que se le resista”. Estas palabras parecen proféticas en la mayoría de las zonas urbanas de las islas, en zonas de la Sierra de la Tramuntana (Es Port des Canonge, por ejemplo) y sobre todo en las zonas húmedas como S'Albufera en Mallorca o el Arenal de Son Bou en Menorca.

Las afecciones esperadas son las mismas que en el resto del mundo. La fauna de hormigas está profundamente alterada en las zonas invadidas. En el Parque de S'Albufera, en dos días de búsqueda no hemos encontrado ninguna especie aparte de la hormiga argentina, en una zona donde se habían citado hasta 22 especies diferentes. El grado de infestación del parque es realmente espectacular, con unas densidades por metro cuadrado muy elevadas. En el Arenal de Son Bou en Menorca la hormiga argentina fue la única hormiga localizada. En muestreos realizados en Es Port des Canonge sólo se encontraron especies arborícolas, mientras que la fauna del suelo se reducía a la hormiga argentina. Es muy probable que estas afecciones se hayan generalizado a otras especies de artrópodos debido a la predación directa o indirecta al monopolizar las fuentes de alimento. En el Parc de

S'Albufera los autores encontraron una paloma muerta en el pinar completamente cubierta por obreras de hormiga argentina; en el cadáver no se encontró ningún otro tipo de artrópodo, ni siquiera moscas.

Otras plagas forestales pueden verse afectadas. Los autores han identificado como hormiga argentina una muestra obtenida en los pinares de Alcudia predando sobre orugas jóvenes de procesionaria (*Thaumetopoea pityocampa*), por lo que puede estar disminuyendo la afección de esta grave plaga forestal en las zonas invadidas. Los apicultores de las islas tienen que prevenir los ataques de la hormiga argentina elevando las colmenas y pintando las patas con aceite de soja⁽¹⁴⁾ (José Matas com. pers.).

Las poblaciones de lagartijas de las islas podrían verse afectadas en mayor o menor medida dependiendo de su dieta. Un listado de las citadas hasta la fecha serían (Barbadillo et al. 1999, Salvador 1998, Daniel Cejudo com. pers.):

- Lagartija balear: Lagartija de Marruecos (*Lacerta perspicillata* Duméril y Bibron 1839). Especie citada de Menorca y del Norte de África con hábitos alimenticios desconocidos.
- Lagartija balear (*Podarcis lilfordi* Günther, 1874). Endemismo de Cabrera y los islotes circundantes de Mallorca y Menorca. Se alimenta de hormigas y otros artrópodos, carroña, vegetales, polen etc.
- Lagartija de las Pitiusas (*Podarcis pityusensis* Boscá 1883). Endemismo de Ibiza y Formentera. Alimentación omnívora, si bien más del 50% de su dieta en Ibiza lo componen las hormigas.
- Lagartija Italiana (*Podarcis sicula Rafinesque*, 1810). Citada de Menorca, es de alimentación insectívora.

Es muy probable que la invasión afecte a ciertos procesos de los ecosistemas. Hemos querido reseñar dos a título de ejemplo. El primero es la existencia en las islas de endemismos que precisan

de las hormigas para la dispersión de sus semillas y que podrían ser erradicadas de las zonas invadidas. Hemos constatado la presencia en la isla de especies mirmecócoras como *Naufraga balearica* o las del género *Helleborus*, tanto *Helleborus foetidus*, de distribución Ibérica y balear como del endemismo balear *Helleborus lividus*, del que sólo se conoce su distribución, pero no las especies de hormigas que intervienen en la dispersión de las semillas. El segundo está relacionado con el reciclaje de los excrementos de los herbívoros. En una de las visitas al Parque de S'Albufera encontramos una cantidad inusual de estas deposiciones. Muchas de ellas estaban colonizadas por la hormiga argentina, anidando en su interior. Las que no lo estaban sí poseían una composición normal de fauna detritívora.



Figura 23.- Excrementos de herbívoro del Parque Natural de S'Albufera (octubre 2003), donde se aprecian las larvas de coleóptero indicadas con flechas en rojo. Foto: X. Espadaler

Una causa posible de esta asimetría sería la predación directa sobre las larvas de coleóptero por parte de la hormiga argentina. Su habilidad para trasladar los nidos cerca de las fuentes de alimento y las condiciones de temperatura y humedad en el interior del excremento favorecerían la mudanza de nidos de argentina al interior de los excrementos. De corroborarse estas hipótesis, el efecto secundario sería claro al dificultar el reciclaje de las deposiciones de los herbívoros en los prados destinados a la cría.

(14) Ver fotografías y descripción en <http://www.isapro.com/ecologia/abeja01.htm>.



En las zonas urbanas las infestaciones son comunes, si bien no existen datos. En la casa de uno de los autores son visitantes habituales a pesar de vivir en la zona Sur de la isla, teóricamente la zona menos infestada. En una de sus incursiones atacaron y destruyeron varios nidos de diferentes especies de hormigas que estaban siendo estudiados, e incluso se detectó una migración de argentinas, con reinas incluidas, atravesando la cocina. Deben ser importantes también las infestaciones en empresas de manipulación de alimentos, hoteles u hospitales. En Son Dureta tuvo que cerrarse un quirófano por infestación de hormiga argentina, y en el Parque Natural de S'Albufera llegaron a cortar el teléfono. Su papel como vectores de diferentes enfermedades hace que deban extremarse las precauciones en caso de infestación. Sin menosprecio de estos problemas, nuestros estudios se han centrado principalmente en la posible afección de la hormiga argentina a las poblaciones de diferentes especies de hormigas de las Islas Baleares, cuyos resultados se detallan en el punto siguiente.

7.2. Afección de la hormiga argentina a diferentes especies de hormigas.

En la actualidad, basándonos en los diversos datos de distribución conocidos para las islas Baleares y nuestras propias recolecciones en el campo, se pueden considerar en grave peligro las especies *Aphaenogaster gemella*, y *Myrmica aloba* ssp. *albuferensis* y posiblemente amenazada *Temnothorax* sp (antiguamente citada como *Leptothorax racovitzai*).

De las tres especies analizadas, dos (*Aphaenogaster gemella* y *Myrmica aloba* ssp. *albuferensis*) ya se encontraban en franca retirada de las islas a partir la década de los 60, coincidiendo con la expansión de la hormiga argentina en las islas. Muy posiblemente las causas de su recesión sean complejas incluyendo una especial sensibilidad a la contaminación y pérdida del hábitat o una variación de las condiciones ambientales que la hagan más vulnerable, pero esta coincidencia en el tiempo y en los biotopos induce a pensar que la competencia directa con la hormiga argentina ha sido una de las principales causas de su desaparición, sino la principal.

7.2.1. *Aphaenogaster gemella*

Hormiga descrita originalmente con ejemplares de Mallorca (Roger 1826), y relativamente abundante en décadas anteriores. Citando literalmente de la tesis doctoral de Comín: “[...] especie que debió ser muy corriente en las Baleares durante las últimas décadas [...] pero que actualmente está a punto de desaparecer [...] actualmente se halla en franca retirada de las islas [...]” (Comín 1988). En realidad se trata de una especie introducida de origen norteafricano (Cagniant et al. 1991). A pesar de las observaciones de (Bernard 1958), que la define como vegetariana (si bien con un régimen no demasiado estricto), observaciones de los autores confirman que comparte la dieta típica del género *Aphaenogaster*, que se caracteriza por ser carroñera y cazadora de otros artrópodos. Estos hábitos alimenticios, unido a sus hábitos epigeos, la harían entrar en competencia directa con la hormiga argentina.



Figura 24.- *Aphaenogaster gemella*. Notar el escaso desarrollo de las espinas propodeales característico de esta especie y que la diferencia del resto de *Aphaenogaster* de Baleares. Foto: K. Gómez

Ha sido citada de diversas localidades del archipiélago.

Isla	Localidad	Referencia	Leg-Fecha
Ibiza	Puerto de Ibiza	Wheeler, 1926	Wheeler-13/08/1926
Mallorca	Claustro del Monasterio de San Francisco (Palma)	Wheeler, 1926	Wheeler-23/08/1926
Mallorca	Inca	Comín 1988	Comín-07/12/1978
Mallorca	Inca (Aceras centro)	Comín 1988	Comín-24/07/1982, 11/09/1983
Mallorca	Inca (Parque Infantil)	Comín 1988	Comín-15/05/1979; 11/10/1981
Mallorca	Inca (Plaza Patines)	Comín 1988	Comín-11/10/1981; 02/11/1981; 20/07/1982, 05/1982
Mallorca	Loma de la Galga?	Wheeler, 1926	Wheeler-22/08/1926
Mallorca	Mallorca	Roger, 1862	-
Mallorca	Palma	Menozzi, 1926 Eidmann, 1927	Eidmann-28/08 a 19/09/1925 Eidmann-28/08 a 19/09/1925
Mallorca	Palma (Cementerio)	Lomnicki, 1925	S. Tenenbaum-08/06/1913
Mallorca	Porto Pi (Palma)	Lomnicki, 1925 Menozzi, 1926 Eidmann, 1927	S. Tenenbaum-08/06/1913 Eidmann 29/08/1925- 18/09/1925 Eidmann-28/08 a 19/09/1925
Menorca	-	Collingwood&Yarrow, 1969	-
Menorca	Puerto de Maón	Wheeler, 1926	Wheeler-24/08/1926
Especímenes examinados por los autores			
Mallorca	Palma	Col. X. Espadaler	S.C.S. Brown-08/1957, det A. C. Collingwood (1 obrera)
Mallorca	“Palma de Mallorca, 6 kil fr to Porto Pi”	Col Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid	A. H. Hamm.-12/07/1901, det Saunders 1904 (2 obreras.)

Tabla 2.- Datos de distribución histórica de *Aphaenogaster gemella* en las Islas Baleares.



Resumiendo los datos de la tabla superior, hace décadas fue citada de diversas localidades de Palma, Porto Pi y Loma de la Galga? en Mallorca, el Puerto de Maón en Menorca y el Puerto de Ibiza en Ibiza (Comín 1988). Sin embargo Comín del Río en sus intensivas recolecciones llevadas a cabo a finales de los 70 y década de los 80 sólo la encuentra en Inca. Estos datos de distribución nos ofrecen un perfil de posible especie oportunista asociada a las actividades humanas. Esta suposición se ve apoyada por los hábitos alimenticios carroñeros y cazadores de este género. Este mismo fenómeno se está repitiendo en la actualidad para otra especie del género (*Aphaenogaster ibérica* Emery) que se está expandiendo en la zona portuaria de la ciudad de Palma (Gómez & Espadaler, en preparación) proveniente de la Península Ibérica. Este perfil haría que *Aphaenogaster gemella* fuese muy vulnerable a la invasión de la hormiga argentina, al convertirse en una competidora directa.

La última recolección de esta hormiga la realizó el Dr. Comín en dicha localidad en octubre del año 1983 en las calles y aceras “entre columnas de *Iridomyrmex humilis* (15)” (Comín 1988).

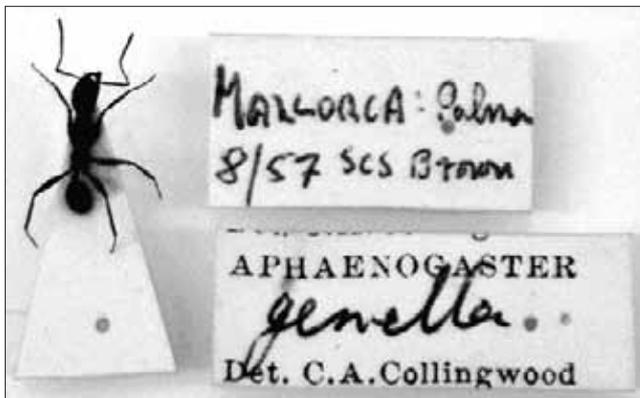


Figura 25.- *Aphaenogaster gemella* recogida en Mallorca, Palma, 8/1957, S.C.S. Brown. Foto: X. Espadaler

Los muestreos realizados en Inca por los autores no han ofrecido resultados positivos, por lo que, probablemente, deba considerarse eliminada de la fauna de Mallorca. Hemos visitado prácticamente todas las localidades donde se citó esta especie, incluido el Claustro del Monasterio de San Francisco, en Palma, donde se constató la

presencia de hormiga argentina en grandes cantidades.



Figura 26.- Presencia de la hormiga argentina en el Claustro del Monasterio de San Francisco (Palma. Foto: Xavier Espadaler).

En Ibiza no ha vuelto a ser hallada desde las citas de W. M. Wheeler en 1926, mientras que en Menorca se ha citado en el mismo trabajo y por C. A. Collingwood y A. Yarrow en 1969 a partir de ejemplares recolectados por H. Franz (Collingwood & Yarrow 1969). Diferentes trabajos realizados por los Dres. Collingwood, Comín, De Haro y Espadaler (Comín 1977, Comín & De Haro 1980, Comín & Espadaler 1984, De Haro et al. 1986, Comín 1988), así como los realizados explícitamente para este trabajo no la han vuelto a descubrir.

(15)Nombre de la hormiga argentina hasta 1992.

Pensamos que debe considerarse eliminada de la fauna de las Islas Baleares y muy posiblemente la causa de su desaparición se deba a la fuerte competencia que se está desarrollando entre las especies introducidas en los ambientes antropizados del archipiélago, por especies como la hormiga argentina desde hace años o por *Pheidole teneriffana* más recientemente (De Haro et al. 1986, Gómez 2004). Esta hormiga sigue estando presente en el Norte de África.

7.2.2. *Myrmica aloba* ssp. *albuferensis*

Especie muy interesante desde un punto de vista mirmecológico. Su posición taxonómica es controvertida, y podría tratarse de una especie endémica para las Islas Baleares muy cercana a *Myrmica aloba* de la Península Ibérica y con la cual está sinonimizada en la actualidad. Fue descrita como una nueva especie por Lomnicki como *Myrmica albuferensis* (Lomnicki 1925). Posteriormente fue sinonimizada con *Myrmica rolandi* y *Myrmica scabrinodis* (detalles en Comín 1988).



Figura 27.- *Myrmica aloba* ssp. *albuferensis*. (S'Albufera de Alcudia). Foto: X. Espadaler.

Ha sido citada de Mallorca, Menorca, Ibiza y Formentera. En la isla de Mallorca Comín la considera en regresión, ya que habiendo sido citada de zonas de encinar y zonas húmedas de la isla, él sólo la encuentra en S'Albufera. Literalmente "Parece como si se hubiera refugiado en este biotopo tan singular en las Baleares" (Comín 1988). Acerca de su futuro, Comín se expresa así: "se halla en peligro de desaparecer. Ya no está en los encinares,

ha desaparecido de Sa Porrassa y si la destrucción de las zonas húmedas y de las barras litorales continúa, sus días están contados" (Comín 1988). En su tesis Comín la considera como "una variedad genética de *Myrmica aloba*, favorecida por el aislamiento geográfico insular" (Comín 1988), si bien considera que "nos hallamos ante una especie muy interesante y que requiere un estudio comparativo en profundidad. No descartamos en un futuro un estudio más exhaustivo" (Comín 1988).

En la misma tesis se comenta que se envían ejemplares para la revisión de las *Myrmica paleárticas* publicada en 1988. En esta revisión, Seifert ya trata de manera diferenciada las muestras de las Islas Baleares, comentando que él las engloba dentro de *M. aloba*, si bien con ciertas diferencias morfológicas que no justifican su diferenciación como especie nueva (detalles en Seifert 1988:30). Seifert realiza este análisis basándose únicamente en muestras compuestas por obreras y reinas, sin realizar análisis comparativos entre los machos de ambas especies. Los autores de este documento pretendíamos realizar dicho análisis para zanjar la cuestión de su sinonimia con *Myrmica aloba*.



Históricamente ha sido citada de las siguientes localidades:

Isla	Localidad	Referencia	Leg-Fecha
Formentera	-	Seifert 1988	-
Mallorca	-	Seifert 1988	-
Mallorca	Sa Porrassa	Menozzi 1926	Menozzi-29/08-18/09/1925
Formentera	Estany Pudent (La Sabina)	De Haro et al. 1986	De Haro/Comín/ Collingwood- 22-27/04/1985
Ibiza	-	Collingwood&Yarow 1969	-
Ibiza	Ibiza	Collingwood&Yarow 1969	-
Ibiza	Ciudad de Ibiza	De Haro et al. 1986	De Haro/Comín/ Collingwood- 22-27/04/1985
Mallorca	S'Albufera (Pont I.)	Comín 1988	Comín-15/08/1986, 02/05/1987
Mallorca	S'Albufera de Alcudia	Comín 1988	Comín-06/07/1976, 22/09/1982
Mallorca	Hotel Gaviotas (S'Albufera de Alcudia)	Comín 1988	Comín-05/07/1976, 17/07/1976, 15/12/1976
Mallorca	Sóller	Bernard 1956	Bernard-16-24/05/1956
Mallorca	Barra Litoral (S'Albufera de Alcudia)	Comín 1988	Comín-06/08/1981
Mallorca	Murterar (S'Albufera de Alcudia)	Comín 1988	Comín-10/05/1980
Mallorca	-	Goetsch 1942	-
Mallorca	S'Albufera	Eidmann 1927	Eidmann-28/08 a 19/09/1925
Mallorca	Sa Porrassa	Eidmann 1927	Eidmann-28/08 a 19/09/1925
Mallorca	Palma	Bernard 1956	Bernard-16-24/05/1956
Menorca	S'Albufera d'Es Grao	Comin 1977	Comín 1976
Menorca	S'Albufera d'Es Grao	Comin & De Haro 1980	Comín 04/1977
Especímenes examinados por los autores			
Mallorca	Murterar (S'Albufera de Alcudia)	Col. X. Espadaler	Comín-10/05/1980

Tabla 3.- Datos de distribución histórica de *Myrmica aloba* ssp. *albuferensis* en las Islas Baleares.

Se deduce de la tabla superior que esta hormiga presenta una afinidad muy elevada por zonas húmedas y con frecuencia encharcadas, habiendo sido localizada en este hábitat en diversas lagunas y albuferas en Mallorca (Sa Porrassa y S'Albufera), Menorca (S'Albufera d'Es Grao) y Formentera (Estany Pudent). Se han realizado búsquedas intensivas de esta hormiga en la zona de S'Albufera en Mallorca y en los humedales de el Arenal de Son Bou, la desembocadura del Torrent de Algendar y S'albufera d'Es Grao en Menorca, con resultados negativos. En todas las visitas realizadas a la zona sólo se ha encontrado en la zona *Linepithema humile*, en una zona de donde se habían listado diferentes especies de hormigas (hasta 22 en S'Albufera [Conselleria de Medi Ambient 2002]), si bien algunas especies son de costumbres hipogeas y de difícil localización. En las albuferas y salinas de Ses Salines en Ibiza y Estany Pudent en Formentera tampoco la hemos encontrado en nuestros muestreos, si bien estos dos humedales parecen encontrarse libres de la invasión de la hormiga argentina por el momento. Nuestros muestreos, por tanto, no deben considerarse concluyentes y sería en estas zonas en las únicas en las que esta especie podría continuar existiendo en las Islas Baleares. El hecho de que no la encontrásemos a pesar de la intensidad de los muestreos nos hace pensar que en el caso de estar presente no es una hormiga abundante.

En resumen, se han realizado búsquedas intensivas de esta hormiga en todas las zonas donde se había citado y en otras de similares características, con resultados negativos. Los muestreos realizados en los humedales de Menorca y Mallorca presentan una elevadísima infestación por parte de la hormiga argentina donde prácticamente se convierte en la única hormiga presente por lo que consideramos que *Myrmica aloba* está extinguida en estas zonas. En caso de que futuros muestreos en los humedales de Ibiza y Formentera den resultados positivos, deberían adoptarse medidas específicas de protección y conservación de los ecosistemas en los que esté presente, así como un plan activo de detección y protección contra la invasión de la hormiga argentina en dichas zonas. En paralelo, debería analizarse el estatus de la especie mediante análisis morfológicos de los machos y análisis genéticos entre diferentes poblaciones de *Myrmica aloba* y la ssp. *albuferensis*.

7.2.3. *Temnothorax* n sp

En las Islas Baleares se han citado cinco especies de *Temnothorax* (16) (Comín 1988, Comín & Espadaler 1984), de las cuales el estatus de dos de ellas está en revisión por parte de los autores. De estas dos especies, en la tesis de Comín de 1988 se cita por primera vez a *Temnothorax racovitzai* Bondroit 1918. La distribución dada por el Dr. Comín en su tesis de 1988 se restringe a los pinares del Salobrar de Campos. Recientemente hemos ampliado su zona de distribución a los pinares de Es Trenc en las cercanías de Ses Covetes por lo que está presente en los pinares costeros que bordean el complejo dunar de Es Trenc y Es Salobrar de Campos. Análisis morfológicos preliminares nos hacen pensar que se trata en realidad de una nueva especie, la primera endémica para la Isla de Mallorca en particular y para las Islas Baleares en general. Parece ser una especie relativamente abundante, que vive bajo la corteza de los pinos (obs. pers.) o bajo costras arenosas con musgos bajo matas de lentisco (Comín 1988).

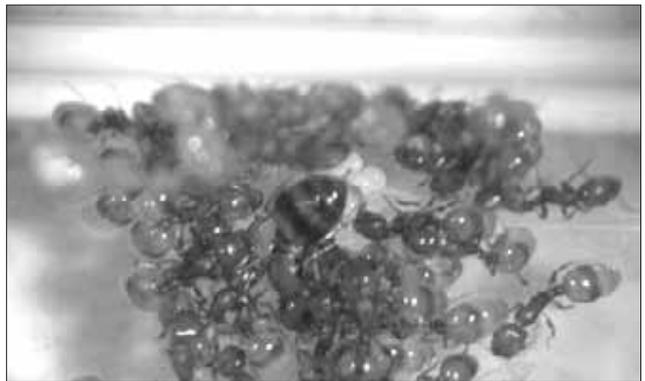


Figura 28.- *Temnothorax* sp. Nido en cautividad donde se aprecia la reina en el centro de la imagen con el gastero rayado, junto a huevos recién puestos. Foto: X. Espadaler

(16) Todas las especies de las Islas Baleares citadas como *Leptothorax* han cambiado su nombre genérico a *Temnothorax* tras los trabajos de Bolton (2003), nomenclatura que seguimos en este trabajo.



A pesar de que en 1988 no se citaba a la hormiga argentina en la zona Sureste de la isla (Comín 1988), en nuestros muestreos aparece de manera abundante. Si nos restringimos a la zona de pinar entre Ses Covetes y la Colonia de Sant Jordi la invasión parece estar en sus primeras fases. Es muy abundante en ambas zonas urbanas, encontrándose de manera continua formando columnas en las aceras, y es más que probable que sea una plaga doméstica considerable. Se está expandiendo lentamente hacia las zonas de pinar limítrofes.

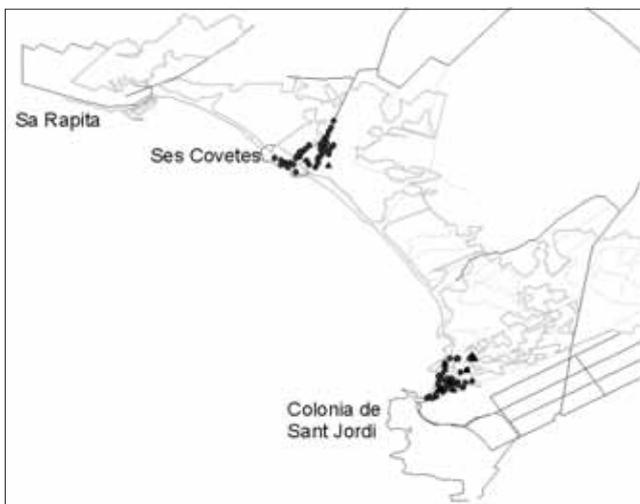


Figura 29.- Zona de estudio con distribuciones de Hormiga argentina (círculos en negro) y de *Temnothorax n. sp.* (triángulos en gris). Datos válidos para 2004.

En la zona Norte (Ses Covetes), se han realizado diferentes muestreos manuales para delimitar el alcance de la invasión. La conclusión principal es que la hormiga se está expandiendo a partir de las colonias presentes en el pueblo, donde es muy abundante en las zonas pobladas, para desaparecer en la zona de primera línea de costa, donde es reemplazada por las especies autóctonas *Messor bouvieri* y *Monomorium salomonis*, mucho más adaptadas a estas zonas más áridas. Se extiende desde esta zona aprovechando la carretera, siendo muy abundante en los bordes de la misma y alcanza hasta un kilómetro hacia el interior. Una vez establecida en estas zonas se expande lentamente hacia la zona de pinares. En la zona limítrofe con el pueblo se ha adentrado hasta 200 metros hacia el interior, mientras que en la zona norte (a una distancia de un kilómetro y medio de la costa aproximadamente), más alejada y presumiblemente colonizada hace menos tiempo, se adentra unos

100 metros en los pinares. Se han detectado asimismo colonias dispersas en la finca de S'Avall, siempre en los bordes de los caminos o penetrando a lo largo de la costa desde las casas cercanas.

La zona Sur, lindante con la Colonia de Sant Jordi, se ha estudiado de forma intensiva tratando de analizar primero la extensión de la invasión y en segundo lugar la posible afección de la hormiga argentina en las especies existentes, particularmente en *Temnothorax n. sp.* Para ello se hicieron muestreos manuales intensivos en la finca de "Ses Arenes" en transectos que abarcaron desde la línea de costa hasta 2 km en el interior del pinar (zona limítrofe con la carretera Campos-Sant Jordi) y un kilómetro desde el camino limítrofe con la colonia de Sant Jordi hacia el interior de la playa. Se realizaron diferentes tipos de muestreos. El principal fue la colocación de cebos de atún y agua azucarada tanto en el suelo como en diferentes árboles (en un total de 50 pinos y más de 200 cebos en el suelo) y se colocaron un total de 50 trampas de caída que se dejaron actuando 48 horas. El resultado obtenido se resume en la ilustración siguiente.

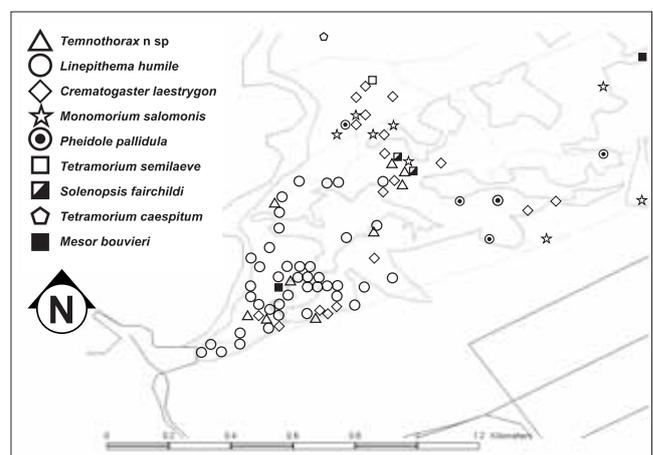


Figura 30.- Afección de la hormiga argentina en la zona Sur del Pinar.

La hormiga argentina está realizando su expansión a partir de la zona más suroeste (la zona del hotel y la entrada a la playa desde el pueblo), y desde ahí se expande en dos direcciones, hacia el norte siguiendo la línea de costa y hacia el Noreste siempre dentro de la zona de pinar. No se expande (como en el caso Norte) en paralelo a la ciudad, ya

que los campos cultivados de las granjas limítrofes parecen estar actuando como barreras, tanto en las zonas limítrofes como en el interior de los pinares. Los tratamientos químicos a los que se ven sometidos los convierten en “desiertos” de hormigas. Las trampas de caída ubicadas en estos biotopos no recogieron ningún ejemplar, mientras que sí existen nidos abundantes de *Monomorium*, *Messor* y *Crematogaster* en los límites de los mismos.

Una conclusión esperada, y confirmada con nuestros muestreos, es que la presencia de la hormiga argentina implica necesariamente la desaparición de casi todas las demás especies de hormigas, especialmente si son hormigas dominantes. En la zona no invadida son muy abundantes especies como *Pheidole pallidula*, *Monomorium salomonis*, *Monomorium subopacum*, *Messor bouvieri*, *Crematogaster scutellaris*, *Crematogaster laestrygon*, *Tetramorium caespitum*, *Tetramorium semilaeve*, *Solenopsis* sp., además de la ya citada *Temnothorax* n. sp. En la zona invadida todas estas especies desaparecen. Sólo se encuentran algunos nidos dispersos de la arborícola y dominante *Crematogaster scutellaris* en las zonas limítrofes y unos metros hacia el interior de estas zonas. La única hormiga que se encuentra regularmente dentro de la zona invadida es *Temnothorax* n. sp., habiendo aparecido en diversas trampas de caída coexistiendo con la hormiga argentina. Hay que destacar que en las zonas dunares en primera línea de costa y en los caminos y zonas abiertas del interior del pinar es muy abundante *Monomorium salomonis*, con nidos fuertemente poligínicos y gran abundancia de obreras. En las zonas invadidas desaparece por completo. Lo mismo sucede dentro del pinar con *Pheidole pallidula*, fuertemente dominante en las zonas bajo cubierta de pinos, que desaparece por completo en las zonas invadidas.

Las causas de la aparente supervivencia de *Temnothorax* n. sp. en las zonas invadidas hay que buscarlas en el carácter furtivo y poco conspicuo de este género. Sus nidos suelen estar compuestos por una sola reina y varias decenas de obreras, siendo raro el que supera el centenar de individuos. Los nidos suelen aparecer en el interior de las cortezas de los pinos, en grietas minúsculas y pequeñas oquedades. Las necesidades de alimentación no suelen ser elevadas, y presentan un carácter de especie “insinadora” (Hölldobler y Wilson 1990) que suele forrajear los alimentos que el resto de hormigas dominantes no encuentran.

Estas características están haciendo pervivir esta especie en las zonas invadidas. Estudios a medio y largo plazo deberían estudiar si esta pervivencia es pasajera (y la presión continuada de la hormiga argentina termina extinguiéndola) o si por el contrario consiguen sobrevivir permanentemente en las zonas invadidas.

Este perfil de especies poco conspicuas se confirma en diversos muestreos realizados en zonas invadidas por *Lasius neglectus*, una hormiga invasora recientemente citada para la Península Ibérica (Espadaler 1999) con un perfil similar al de la hormiga argentina. En estas zonas se han encontrado varias especies de *Temnothorax* sp corticícolas sobreviviendo dentro del territorio invadido por la hormiga invasora. Este hecho, sin embargo, no debe hacernos menospreciar el efecto que la hormiga argentina está teniendo en el ecosistema. Ha eliminado de su zona de influencia a prácticamente todas las especies de hormigas presentes habitualmente y es más que probable que esté afectando a otras especies de artrópodos.

Cabe resaltar que ezona de dunas, pinares y salobres presenta un valor ecológico muy elevado, por la presencia de varias especies de gran interés, reconocido con la figura de protección de Área Natural de Especial Interés (ANEI), por la Ley de Espacios Naturales (LEN) autonómica del año 1991, quedando su suelo calificado como no urbanizable. Destacar que esta LEN estipula que el Govern de les Illes Balears promoverá la creación de un espacio natural protegido en esta área de acuerdo con lo que prevé la Ley estatal 4/1989, de conservación de los espacios naturales y de la flora y fauna silvestre (17). Esta zona fue declarada oficialmente como Miembro asociado perteneciente a la “Living Lakes network” el día 22 de Marzo de 2004, con ocasión de la celebración del día del agua de las Naciones Unidas. Además, esta zona ostenta la figura de ZEPA según la directiva 79/409/EEC para la conservación de Aves Salvajes y Lugar de Importancia Comunitaria (LIC), de acuerdo con la directiva 92/43/EEC para la conservación de los hábitats naturales de la fauna y flora salvajes. (18)

(17) <http://www.mallorcaweb.com/mallorca/trenc-salobrar-campos/esp/>, con acceso 20/12/2004

(18) http://www.globalnature.org/docs/02_vorlage.asp_id~20203_sp~E_m1~11089_m2~11103_m3~18849_m4~20203_m5~_domid~1011_suchm~SM.htm, con acceso 20/12/2004, con acceso 20/12/2004.



7.2.4. *Pheidole megacephala*

En la isla de Mallorca se citó a *Pheidole megacephala* a principios de siglo (Saunders 1904) si bien Comín pasa estas citas a *Pheidole pallidula*, común en la isla al considerarlas una mala identificación (Comín 1988). Otra opción posible sería la eliminación de esta hormiga por parte de la hormiga argentina, si bien no disponemos de más datos que sustenten esta hipótesis.

8. Experiencias de control de la especie, y propuestas para las Islas Baleares.

8.1. Prevención

Por desgracia, el único método efectivo de lucha contra la hormiga argentina es la prevención. Su manera bimodal de dispersarse, a través de nuevos propágulos dispersados por el hombre en lugares alejados, seguida por una rápida expansión en la zona hace que la pronta detección de dichos propágulos y su eliminación antes de que se disperse sea la única manera efectiva de controlarla (Krushelnycky & Joe 1997, Suarez et al. 2001). Debe ponerse especial atención en no crear zonas de vertederos, humedales, etc. que den cobijo a estas colonias incipientes. Este tipo de hábitats alterados, si bien no parecen afectar a la velocidad de dispersión de la hormiga (Holway 1998), sí puede ofrecer fuentes de comida a las especies oportunistas (Hobbs 1989 en Holway 1998) o bien decrecen la resistencia biológica del lugar invadido al eliminar competidores directos o predadores no adaptados a estos ambientes (Elton 1958 en Holway 1998).

Ya se ha comentado la ligazón existente entre la hormiga argentina y los asentamientos humanos y su uso por parte de la hormiga para expandirse en los ecosistemas a través de las fronteras de éstos, limitándose la invasión a estas zonas limítrofes si las condiciones de humedad no son óptimas (Human et al. 1998). Debido a esta causa, una medida preventiva propuesta para preservar reservas naturales de la invasión es el aumentar la relación área/perímetro en la reservas naturales y evitar la invasión de estos ecosistemas por las actividades humanas (Human et al. 1998, Carpintero et al. 2003). En los hogares debe evitarse todo tipo de posibles fuentes de comida. Nunca se deben dejar alimentos sin proteger tanto en interior

como en el exterior y deben limpiarse cuidadosamente las posibles fuentes de insectos muertos, como las juntas de las ventanas o los bajos de los muebles. Debe también prevenirse el acceso a fuentes de alimentación en el exterior, sobre todo en los árboles y arbustos, pintando las bases con cal u otros repelentes de modo que no puedan acceder a los áfidos (Swoboda & Miller 2003).

8.2. Control

La técnica común para la eliminación de hormigas en zonas infestadas consiste en localizar los diferentes nidos y eliminarlos con insecticidas. Debido a su estructura social, este método es claramente ineficiente en el caso de la hormiga argentina, y NUNCA debe rociarse los nidos con insecticida, ya que se puede provocar el que los nidos se disgreguen y empeorar la infestación (Swoboda & Miller 2003). En las urbanizaciones tampoco se recomienda el control mediante insecticidas repelentes como las piretrinas, ya que las hormigas podrían quedar atrapadas en las zonas de jardín y se verían forzadas a forrajear en el interior de los domicilios (Swoboda & Miller 2003). Hoy por hoy el control biológico de la especie no es posible (Krushelnycky & Joe 1997).

En el pasado se han empleado campañas masivas de fumigación con la intención de erradicar la hormiga de amplias zonas de Australia, llegando a eliminarla en 1954 de 31.000 Ha empleando DDT, dieldrin, y otros compuestos químicos. En campañas posteriores se continuaron empleando este tipo de compuestos, que si bien no eliminaban la hormiga sí la reducían a números aceptables (Van Schagen et al. 1994). La mayoría de estos compuestos fueron posteriormente prohibidos debido a su toxicidad y sus afecciones a la fauna.

Otra forma en la que se ha luchado contra la especie en los cultivos de cítricos es indirectamente, mediante el empleo de Diazinon y Lorsban líquidos en la base de los árboles, para prevenir que pudiesen explotar los recursos de los áfidos y homópteros. Este método logró controlar hasta un 97% de los nidos existentes en la zona (Haney 1984). Siguiendo este tipo de estrategias, se han empleado feromonas para dificultar el forrajeo de las obreras de hormiga argentina, siendo el Farnesol el más efectivo (Shorey et al. 1992). Este método funciona como los repelentes

anteriormente citados, evitando que las obreras forrajeen sobre ciertos objetivos como árboles frutales (Krushelnycky & Joe 1997).

La forma más efectiva para controlarlas es mediante cebos envenenados de efecto retardado. La difusión de la comida a través de la colonia implica una elevada mortandad en los nidos. La base para estas disoluciones es mejor que sea acuosa que en forma de gel al ser consumida en mayor cantidad por las obreras de argentina (Silverman & Roulston 2001). Recordar el hecho de que el 99% de la comida que penetra en los nidos de hormiga argentina lo hace en forma líquida (Markin 1970). La composición de estas soluciones debe ser muy azucarada (Baker et al. 1985). El veneno activo puede ser cualquiera de los típicos presentes en los productos comerciales, como el ácido bórico, el hydramethylon, el aceite de cedro rojo (*Juniperus virginiana*) o la sulfluramida (Meissner & Silverman 2001; Silverman & Roulston 2001, Swoboda & Miller 2003). Este método se está empleando en la erradicación de propágulos si son detectados a tiempo y se ha rociado con esos cebos en forma granular los frentes de invasión en diferentes zonas de Australia (Krushelnycky & Joe 1997).

Dentro de los hogares la estrategia que mejor parece funcionar es la de una combinación de cebos envenenados (disoluciones de agua, azúcar y un veneno de efecto lento –ácido bórico al 1-2%-) con la de barreras repelentes de hormigas en spray rodeando la casa.

8.3. Erradicación

Se están desarrollando numerosas investigaciones en todo el mundo para aportar soluciones al problema de la invasión de la hormiga argentina, desde el tradicional empleo de pesticidas hasta posibles nuevas vías de control gracias a parasitoides o la genética de poblaciones.

Una forma de enfocar la lucha biológica contra la hormiga argentina es analizar las poblaciones nativas y las introducidas, tratando de descubrir similitudes o diferencias entre ambas poblaciones que abran caminos a nuevas formas de control. En el caso de la hormiga argentina este análisis está arrojando grandes sorpresas y quizá futuras soluciones. Dentro del campo del control

biológico o lucha biológica, se está investigando el empleo de fóridos (*Diptera: Phoridae*) como agentes reguladores de las poblaciones invasoras de hormiga argentina. Este hecho viene motivado por las observaciones de ataques de estos dípteros a diferentes especies de *Linepithema* en Brasil, así como de experimentos donde se muestra que estas hormigas abandona fuentes de comida en presencia de los fóridos, negándose a abandonar el nido y forrajear (Borgmeier 1938 y 1968 en Orr et al. 2001). Estos estudios, sin embargo, no han ofrecido resultados satisfactorios. En prospecciones realizadas en Brasil y Argentina sí se detectaron especies de fóridos que atacan a una especie muy similar de *Linepithema* (*L. piliferum*), pero que ha demostrado no ser efectiva en el caso de la hormiga invasora (Orr et al. 2001). Búsquedas realizadas en la zona de donde provienen las invasiones (Rosario, Argentina) han ofrecido hasta el momento resultados negativos (Tsutsui et al. 2001).

Otro camino que se está estudiando es el de la manipulación de los factores que condicionan la baja agresividad entre los nidos integrantes de las supercolonias. En este aspecto son muy interesantes las conclusiones de un estudio (Chen & Nonacs 2000), donde se mostraba que la agresividad entre los nidos, además de genéticamente, parece estar influenciada por condiciones ambientales. Manipulando estas condiciones de modo que se fomente la agresividad podría llegar a que las poblaciones de hormiga argentina redujesen significativamente su número (Chen & Nonacs 2000) Este estudio, sin embargo, ha sido puesto en entredicho, y la mayoría de los autores reconocen que la base genética es la clave de la baja competencia intraespecífica (Tsutsui et al. 2001, Tsutsui & Case 2000, Giraud et al. 2002).

Este camino genético es el que se está analizando más profundamente y se intenta dinamitar la base genética que subyace en el éxito de la hormiga argentina. Debe recalcarse que ha sido probado que el grado de agresión intraespecífica y la similitud genética están correlacionados negativamente y que esta correlación es la misma tanto para las colonias nativas como para las introducidas (Tsutsui et al. 2000). Se ha propuesto que la introducción de machos de diferentes poblaciones genéticamente diversas podría llegar a modificar sustancialmente la base genética de la falta de agresión entre nidos, reduciendo así su densidad de población (Suarez et al. 1999). Sin



embargo, esta propuesta no parece tener posibilidades de llegar a intentarse ya que se ha demostrado la ausencia absoluta de flujo genético entre ambas supercolonias, incluso entre colonias tan cercanas como 27 m (Jaquiéry, 2004).

8.4. Conclusiones

Las poblaciones establecidas de hormiga argentina todavía no son controlables ni por métodos de lucha biológica ni por métodos químicos o de ninguna otra clase. La única manera efectiva en la que se puede combatir es mediante la prevención, la detección rápida de las colonias incipientes y la erradicación de las mismas mediante cebos envenenados. Pensamos que la estrategia a seguir sería la de definir las zonas de elevado interés ecológico presentes en las islas y analizar la presencia o no de la hormiga argentina evaluando la intensidad de la afección. En caso de ser posible su erradicación se llevaría a cabo un tratamiento mediante cebos y se realizarían controles periódicos anuales o bianuales para detectar su posible presencia. El perímetro de estas zonas debería controlarse de manera especialmente cuidadosa, así como los caminos y carreteras que accedan al interior de dichas zonas.

La estrategia a seguir sería entonces de prevención y contención hasta el momento en el que se desarrollen nuevas formas de lucha biológica que permitan establecer nuevos y eficientes métodos para combatir esta plaga. Por ahora sólo se ha producido un intento exitoso de erradicación de hormiga argentina en todo el mundo y ha sido en la isla de Tiritiri Matangi en Nueva Zelanda (19), en el año 2001. En las zonas donde se había detectado la presencia de hormiga argentina se consiguió erradicar mediante la colocación de cebos cada 2-3 metros con una densidad de unos 3-6 kg/ha. Mediante la realización de muestreos realizados con anterioridad y posterioridad a la colocación de los cebos se demostró la erradicación de la hormiga de las diversas zonas tratadas. Pensamos que este mismo tipo de tratamiento sería factible restringiéndose a diversas zonas, de superficie reducida, de las islas Baleares, sobre todo si éstas son de invasión reciente. Proponemos la realización de una prueba en la zona Sur de los pinares de Es Trenc, con un protocolo similar al empleado en Tiritiri Matangi. En caso de que el resultado fuese positivo sería aplicable a otras zonas

de la isla. Este método combinado con la monitorización de diversas zonas de elevado interés dificultaría enormemente la progresión de la hormiga argentina en las islas.

Recientemente (Krushelnycky et al. 2004), se ha probado otro enfoque del mismo método en el parque natural de Haleakala, en Hawaii, donde se ha conseguido frenar el avance de la hormiga argentina en ciertas zonas mediante la colocación de cebos envenenados en el frente de invasión. Este método ha demostrado ser plenamente eficaz en cuanto a la contención de la invasión en una zona determinada, y podría ser una alternativa en el caso de detectarse focos localizados de invasión y de difícil tratamiento. Esta contención permitiría ganar tiempo hasta que se desarrollasen métodos eficaces de erradicación de las zonas invadidas.

Estas y otras medidas, (como la realización de estudios mas específicos de afección sobre aspectos determinados de los ecosistemas, seguimiento de las infestaciones en edificios públicos o de viviendas, etc.) tendrían cabida dentro de un Plan General de Actuación contra la hormiga argentina en las Islas Baleares, que debería abordar aspectos como:

- La difusión de información y prevención, educando a la población acerca de los riesgos asociados a la hormiga argentina, tal y como se viene haciendo con otras especies invasoras.
- La vigilancia, estableciendo sistemas de alerta temprana ante nuevos focos de invasión, particularmente en zonas de elevado interés o estableciendo sistemas de notificación de infestación en edificios.
- La erradicación o contención en zonas de elevado interés ya infestadas o en vías de estarlo.
- La coordinación de futuros estudios de afección a componentes o procesos concretos en los ecosistemas de las Baleares.

(19)http://www.issg.org/database/species/reference_files/lihum/Tiritiri.pdf

9. Otras especies invasoras

Además de la hormiga argentina es de esperar la próxima aparición en las islas Baleares de otras especies de hormigas invasoras ya presentes en diversas zonas de la Península Ibérica, especialmente en el litoral mediterráneo. Debe prestarse especial atención a dos especies de hormigas: *Lasius neglectus* y *Solenopsis invicta*.

La primera es una invasora de zonas regadas cuya llegada a Europa, proveniente de Turquía, es reciente (Seifert 2000) y se localiza casi exclusivamente en zonas urbanas. Por su poliginia (Espadaler et al. 2004), capacidad de fundación por escisión (Espadaler & Rey 2001) y ausencia de agresividad intracolonia (obs. pers.) muestra un perfil biológico sumamente similar al de la argentina, lo cual indica su potencial para causar problemas. Véase <http://www.creaf.uab.es/xeg/Lasius/> para información detallada sobre su aspecto y características biológicas más destacadas.

La segunda es una especie que ha invadido diversas zonas del globo, dañando gravemente los estados del Sur de los Estados Unidos. Un estudio reciente (Morrison et al. 2004) analiza su distribución potencial, señalando toda la cuenca mediterránea como posiblemente afectada. Esta especie todavía no ha sido detectada en Europa, aunque sí se ha expandido en fechas recientes a zonas como Australia (<http://www.dpi.qld.gov.au/fireants/>), donde su gobierno avanzó 4.3×10^6 AUS\$ para empezar su control, o Nueva Zelanda, lugar en el que, después de su detección en 2001, se consiguió su erradicación completa después de un programa de tres años (difusión de información, control de la hormiga y monitorización)

(<http://www.biosecurity.govt.nz/pests-diseases/animals/fire-ants/response-update-ak11.htm>)

10. La fauna de formícidos de las Illes Balears

Los autores estamos efectuando en la actualidad una revisión de la fauna de hormigas de las Islas Baleares. Hasta el momento se han citado las siguientes especies. Se denota con un asterisco las citas nuevas para las islas recolectadas por nosotros y en fase de publicación.

<i>Especie</i>	<i>Mallorca</i>	<i>Menorca</i>	<i>Ibiza</i>	<i>Formentera</i>	<i>Cabrera</i>
Subfamilia Dolichoderinae					
<i>Linepithema humile</i> (Mayr 1868)	X	X	X	X	X
<i>Tapinoma erraticum</i> (Latreille 1798)	X	X	X	X	
<i>Tapinoma nigerrimum</i> (Nylander 1856)	X	X	X	X	
<i>Tapinoma simrothi</i> Krausse 1911	X		X	X	
Subfamilia Formicinae					
<i>Camponotus lateralis</i> (Olivier 1792)	X	X	X		
<i>Camponotus sicheli</i> Mayr 1866	X	X	X	X	
<i>Camponotus truncatus</i> (Spinola 1808)	X	X	X		
<i>Lasius alienus</i> (Schenck 1852) (a confirmar)	X	X	X	X	X
<i>Lasius grandis</i> Forel 1909	X	X	X		
<i>Lasius lasioides</i> (Emery, 1869)	X				
<i>Lasius níger</i> (Linnaeus 1758) (a confirmar)	X	X	X		



<i>Especie</i>	<i>Mallorca</i>	<i>Menorca</i>	<i>Ibiza</i>	<i>Formentera</i>	<i>Cabrera</i>
<i>Lepisiota frauenfeldi</i> (Mayr 1885)	X				
<i>Paratrechina flavipes</i> (Smith, F. 1874)	X(*)				
<i>Paratrechina jaegerskioeldi</i> (Mayr, 1904)			X(*)		
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802)			X(*)		
<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latreille 1798)	X	X			
<i>Plagiolepis schmitzii</i> Forel 1895	X	X	X	X	
<i>Plagiolepis xene</i> Stärcke 1936	X				
Subfamilia Myrmicinae					
<i>Aphaenogaster gemella</i> Roger 1862	?	?	?		
<i>Aphaenogaster iberica</i> Emery 1908	X (*)			X	
<i>Aphaenogaster senilis</i> Mayr 1853	X	X			
<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latreille 1798)	X	X			
<i>Cardiocondyla batesii</i> Forel 1894	X		X(*)		
<i>Cardiocondyla mauritanica</i> Forel 1890	X(*)	X(*)	X(*)		
<i>Crematogaster auberti</i> Emery 1869	X	X	X	X	
<i>Crematogaster laetrygon</i> Emery 1869	X				
<i>Crematogaster scutellaris</i> (Olivier 1792)	X	X	X	X	X
<i>Crematogaster sordidula</i> (Nylander 1849)	X		X		
<i>Messor bouvieri</i> Bondroit 1918	X	X	X	X	X
<i>Messor capitatus</i> (Latreille 1798)	X		X		
<i>Messor structor</i> (Latreille 1798)	X		X	X	
<i>Monomorium andrei</i> (Saunders, 1890)	X				
<i>Monomorium exiguum</i> Forel, 1894			X(*)		
<i>Monomorium pharaonis</i> (Linnaeus 1758)			X		
<i>Monomorium salomonis</i> (Linnaeus 1758)	X	X	X		
<i>Monomorium subopacum</i> (F. Smith 1858)	X	X	X	X	X
<i>Myrmecina graminicola</i> (Latreille 1802)	X	X			
<i>Myrmica aloba</i> Forel 1909	¿?	¿?	¿?	¿?	
<i>Pheidole pallidula</i> (Nylander 1849)	X	X	X		X
<i>Pheidole teneriffana</i> Forel, 1893	X		X		
<i>Pyramica baudueri</i> (Emery 1875)	X				
<i>Pyramica membranifera</i> (Emery, 1869)	X (*)		X(*)		
<i>Solenopsis fairchildi</i> Wheeler 1926	X	X			

<i>Especie</i>	<i>Mallorca</i>	<i>Menorca</i>	<i>Ibiza</i>	<i>Formentera</i>	<i>Cabrera</i>
<i>Solenopsis latro</i> Forel 1894	X	X			X
<i>Temnothorax algericus</i> (Forel 1894)	X				
<i>Temnothorax lichtensteini</i> (Bondroit, 1918)			X		
<i>Temnothorax rabaudi</i> (Bondroit 1918)	X				
<i>Temnothorax recedens</i> (Nylander 1856)	X	X	X		
<i>Temnothorax</i> (20)	X				
<i>Temnothorax specularis</i> (Emery 1916)	X	X	X	X	X
<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus 1758)	X	X	X	X	
<i>Tetramorium caldarium</i> Roger, 1857	X(*)		X(*)		
<i>Tetramorium meridionale</i> Emery 1870	X	X	X		
<i>Tetramorium hispanicum</i> Emery 1909	X				
<i>Tetramorium semilaeve</i> André 1883	X	X	X	X	X
Subfamilia Ponerinae					
<i>Hypoponera eduardi</i> (Forel 1894)	X	X	X(*)		
<i>Hypoponera punctatissima</i> (Roger 1859)	X				
<i>Ponera coarctata</i> (Latreille 1802)	X	X	X		

(20) Nueva especie en análisis, citada anteriormente (Comín 1988) como *Leptothorax racovitzai*





0. Bibliografía consultada

- Agosti, D., Ed. (2000). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Biological diversity handbook series. Washington, D.C. 280 p., Smithsonian Institution Press.
- Anónimo (1987). 100 trillion ants drop acid. *Discover* 8(9): 8.
- Aron, S.; Passera, L.; Keller, L. (1994). Queen-worker conflict over sex ratio: a comparison of primary and secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 7: 403-418
- Aron, S.; Keller, L.; Passera, L. (2001). Role of resource availability on sex, caste and reproductive allocation ratios in the Argentine ant *Linepithema humile*. *Journal of Animal Ecology*, 70: 831-839
- Baker, T. C., Van Vorhis Key, S. E.; Gaston, L. K. (1985) Bait preference tests for the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *J. Econ. Entomol.* 78: 1083-1088
- Barbadillo L. J.; Lacomba, J. I.; Pérez Mellado, V.; Sancho, V.; López Jurado, L. F. (1999) Anfíbios y Reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. Editorial Geo Planeta. 419 pp.
- Barber, E. R. (1916). The Argentine ant: distribution and control in the United States, United States Department of Agriculture Bulletin no. 377 23 p.
- Barquín, J. (1981). Las hormigas de Canarias. Taxonomía, ecología y distribución de los Formicidae. Secretariado de publicaciones de la Universidad de La Laguna, Colección Monografías N° 3: 584 pp.
- Bartels, P. J. (1983). Polygyny and the reproductive biology of the Argentine ant. Ph. D. Thesis, University of California at Santa Cruz
- Bayliss, J.; Fielding, A. (2002). Termitophagous foraging by *Pachycondyla analis* (Formicidae: Ponerinae) in a Tanzanian coastal dry forest. *Sociobiology*, 39 (1): 103-122
- Benois, A. (1973). Incidence des facteurs écologiques sur le cycle annuel et l'activité aisonnière de la fourmi d'Argentine, *Iridomyrmex humilis* Mayr (Hymenoptera, Formicidae), dans la région d'Antibes. *Insectes Sociaux* 20: 267-295
- Bernard, F. (1956). Remarques sur le peuplement des Baléares en fourmis. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 47: 254-266
- Bernard, F. (1959 ("1958")). Résultats de la concurrence naturelle chez les fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord: évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 49: 302-356
- Bernard, F. (1983). Les Fourmis et leur milieu en France Méditerranéenne. Éditions Lechevalier S.A.R.L., Encyclopédie Entomologique-XLV: 149 pp
- Bernays, E. A.; Cornelius, M. L. (1989). Generalist caterpillar prey are more palatable than specialists for the generalist predator *Iridomyrmex humilis*. *Oecologia* (Berlin), 79: 427-430
- Berndt, K. P. Eichler, W. (1987). Die Pharaoameise, *Monomorium pharaonis* (L.) (Hym., Myrmicidae). *Mitteilungen aus den Zoologischen Museum in Berlin*, 63: 3-186
- Bolger, D. T.; Suarez, A. V.; Crooks, K. R.; Morrison, S. A.; Case, T. J. (2000). Arthropods in urban habitat fragments in Southern California: Area, age and edge effects. *Ecological Applications*, 10 (4): 1230-1248
- Bolton, B. (2000). The ant tribe Dacetini. *Memoirs of the American Entomological Institute* 65: 1-1028
- Bolton, B. (2003). Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, Volume 71: 370 pp.
- Bond, W.; Slingsby, P. (1984). Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology*, 65: 1031-1037
- Borgmeier, T. (1938). Phorideos parasitas da formiga argentina (Dipt. Phoridae). *Revista de Entomologia* (Rio de Janeiro), 9: 260-262
- Borgmeier, T. (1968). A catalogue of the Phoridae of the world (Diptera, Phoridae). *Studia Entomologica* 11: 1-367
- Bristow, C. M. (1991). Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? *Oleander* aphids and Argentine ants. *Oecologia* (Berlin), 87: 514-521
- Brown, J.H., Reichman, O.J., Davidson, D.W. (1979). Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 201-227.
- Buys, B. (1990). Relationships between Argentine ants and honeybees in South Africa. *Applied myrmecology, a world*



- perspective. R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno. Boulder, CO. 741 p., Westview Press: 519-524.
- Cagniant, H., Espadaler, X.; Colombel, P. (1991). Biométrie et répartition de quelques populations d'*Aphaenogaster* (suprasp.) *senilis* (Hymenopteres Formicidae) du Bassin Méditerranéen Occidental et du Maroc. *Vie Milieu*, 41: 61-71.
- Cammell, M. E.; Way, M. J.; Paiva, M. R. (1996). Diversity and structure of ant communities associated with oak, pine, eucalyptus and arable habitats in Portugal. *Insectes Sociaux*, 43: 37-46
- Carpintero, S.; Reyes-López, J.; Arias de Reyna, L. (2003). Impact of human dwellings on the distribution of the exotic Argentine ant: a case study in the Doñana National Park, Spain. *Biological Conservation*, 115: 279-289
- Chen, J. S. C.; Nonacs, P. (2000). Nestmate recognition and intraspecific aggression based on environmental cues in Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 1333-1337
- Cole, F. R.; Medeiros, A. C.; Loope, L. L.; Zuehlke, W. W. (1992). Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology*, 73: 1313-1322
- Collingwood, C. A. (1979). The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica* 8: 1-174
- Collingwood, C. A., Yarrow, I. H. H. (1969). A survey of Iberian Formicidae (Hymenoptera). *EOS (Revista española de entomología)*, 44: 53-101
- Comín del Río, P. (1977). Los Formícidos de Menorca. Contribución al estudio taxonómico, geográfico y biológico. Tesina de licenciatura, Universidad de Salamanca: 135 pp
- Comín del Río, P.; de Haro, A. (1980). Datos iniciales para un estudio ecológico de las hormigas de Menorca. *Bolletí de la Societat d'Historia Natural de les Balears* 24: 23-48
- Comín del Río, P.; Espadaler, X. (1984). Ants of the Pityusic Islands. *Biogeography and ecology of the Pityusic Islands*, Kuhnert, H., Alcover, J. A. & Guerau d'Arellano (eds.): 287-301
- Comín del Río, P. (1988). Estudio de los formícidos de Baleares: Contribución al estudio taxonómico, geográfico y biológico. Ph. D. Thesis, Universidad de las Islas Baleares, Palma de Mallorca: 1-457
- Conselleria de Medi Ambient. (2002). Catàleg de Biodiversitat del Parc Natural de S'Albufera de Mallorca. Conselleria de Medi Ambient. Direcció General de Biodiversitat.
- De Haro, A.; Collingwood, C.A.; Comín, P. (1986). Prospección mirmecológica por Ibiza y Formentera (Balears). *Orsis* 2: 115-120
- De Kock; A. E.; Giliomee, J. H. (1989). A survey of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr), (Hymenoptera: Formicidae) in South African fynbos. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 52: 157-164
- De Kock; A. E.; J. H. Giliomee, K. L. Pringle, J. D. Majer (1992). The influence of fire, vegetation age and Argentine ants (*Iridomyrmex humilis*) on ant communities in Swartboskloof. En: *Fire in South African fynbos: ecosystem, community, and species response at Swartboskloof*. B. W. van Wilgen, D. M. Richardson, F. J. Kruger and H. J. van Hensbergen. Berlin. xxi + 325 p., Springer-Verlag: 203-215
- Donnelly, D.; Giliomee, J. H. (1985). Community structure of epigeic ants (Hymenoptera: Formicidae) in fynbos vegetation in the Jonkershoek Valley. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* 48: 247-257.
- Dreistadt, S. H.; Hagen, K. S.; Dahlsten, D. L. (1986). Predation by *Iridomyrmex humilis* [Hym.: Formicidae] on eggs of *Chrysoperla carnea* [Neu.: Chrysopidae] released for inundative control of *Illinoia liriodendri* [Hom.: Aphididae] infesting *Liriodendron tulipifera*. *Entomophaga*, 31: 397-400
- Edwards, J. P. (1986). The biology, economic importance, and control of the pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). In: S. B. Vinson [Ed.] *Economic Impact and Control of Social Insects*, Praeger, New York: 257-271
- Edwards, J. P. (1987). Caste regulation in the pharaoh's ant *Monomorium pharaonis*: the influence of queens on the production of new sexual forms. *Physiological Entomology*, 12: 31-39
- Eidmann, H. (1927). Zur Kenntnis der Insektenfauna der Balearischen Inseln. *Entomologische Mitteilungen*, 16: 24-37
- Elton, C. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen. London
- Erickson, J. M. (1971 (1972)). The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche (Cambridge)*, 78: 257-266
- Espadaler, X. (1999). *Lasius neglectus* Van Loon, Boosma & Andrésfalvy, 1990 a potential pest ant in Spain. *Orsis*, 14: 43-46.

- Espadaler, X., Rey, S. (2001). Biological constraints and colony founding in the polygynic invasive ant *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes soc.* 48: 159-164.
- Espadaler, X.; Gómez, C.. (2003). The argentine ant, *Linepithema humile*, in the Iberian Peninsula. *Sociobiology*, 42 (1): 187-192
- Espadaler, X., Rey, S., Bernal, V. (2004). Queen number in a supercolony of the invasive garden ant, *Lasius neglectus*. *Insectes soc.* 51: 232-238.
- Espadaler, X., López-Soria, L. (1991). Rareness of certain Mediterranean ant species: fact or artifact? *Insect. Soc.* 38: 365-377.
- Fellers, J.H. (1987). Interference and exploitation in a guild of woodland ants." *Ecology* 68: 1466-1478.
- Gambino, P. (1990). Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae) predation on yellowjackets (Hymenoptera: Vespidae) in California. *Sociobiology* 17: 287-298
- Giraud, L. (1982). Contribution à l'étude de la biologie d'*Iridomyrmex humilis* (Hym. Dolichoderinae). Principe d'une lutte intégrée. Thèse 3eme cycle, Université de Paris V
- Giraud, T.; Pedersen, J. S.; Keller, L. (2002). Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 99: 6075-6079
- Gómez, K.; (2004). Citas nuevas o interesantes de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para la isla de Mallorca (Baleares, España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, n° 34: 107-108
- Gómez, C., Oliveras, J. 2003. Can the Argentine ant (*Linepithema humile* Mayr) replace native ants in myrmecochory? *Acta Oecologica* 24: 47-53.
- Gordon, D. M.; Moses, L.; Falkovitz-Halpern, M.; Wong, E. H. (2001). Effect of weather on infestation of buildings by the invasive Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). *American Midland Naturalist* 146: 321-328
- Graedel, T. E.; Eisner, T. (1988). Atmospheric formic acid from formicine ants: a preliminary assessment. *Tellus*, ser B., 40 (5): 335-339
- Haines, B. L. (1978). Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*, 10: 270-277
- Haines, I. H.; Haines, J. B. (1978). Pest status of the crazy ant, *Anoplolepis longipes* (Jerdon) (Hymenoptera: Formicidae), in the Seychelles Man and domestic animals. *Bulletin of Entomological Research*, 68: 627-638
- Handel, S.N., Fisch, S.B., Schatz, G.E. (1981). Ants disperse a majority of herbs in a mesic forest community in New York State. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 108: 430-437.
- Haney, P. (1984). A different approach to the Argentine ant problem. *Citrograph* 69(6): 140-146
- Haney, P. B.; Luck, R. F.; Moreno, D. S. (1987). Increases in densities of the citrus red mite, *Panonychus citri* [Acarina: Tetranychidae], in association with the argentine ant, *Iridomyrmex humilis* [Hymenoptera: Formicidae], in southern California citrus. *Entomophaga*, 32: 49-57
- Harada, A. Y. (1990). Ant pests of the Tapinomini tribe. En: Vander Meer, R. K., Jaffe, K., Cedeno, A. (eds.) *Applied myrmecology: a world perspective*, Boulder: Westview Press, xv + 741 pp.: 298-315
- Harris, R. J. (2002). Potential impact of the Argentine Ant (*Linepithema humile*) in New Zealand and options for its control. *Science for Conservation*, 196: 36 pp
- Haskins, C. P.; Haskins, E. F. (1965). *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda--equilibrium or slow replacement?. *Ecology*, 46: 736-740
- Haskins, C. P.; Haskins, E. F. (1988). Final observations on *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda. *Psyche* (Cambridge), 95: 177-184
- Hee, J. J.; Holway, D. A.; Suarez, A. V.; Case, T. J. (2000). Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. *Conservation Biology* 14: 559-563
- Hobbs, R. J. (1989). The nature and effects of disturbance relative to invasions. En Drake et al. (eds) *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester, pp 389-405
- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. (1990). *The Ants*. Belknap - Harvard, 732 pp
- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. (1996). *Viaje a las hormigas*. Ed. Crítica, Barcelona.
- Holway, D. A. (1995). Distribution of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in northern California. *Conservation Biology*, 9: 1634-1637



- Holway, D. A. (1998). Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia* (Berlin) 115: 206-212
- Holway, D. A. (1998b). Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia* (Berlin) 116: 252-258
- Holway, D. A. (1999). Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*, 80: 238-251
- Holway, D.; Case, T. (2000). Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Animal Behaviour*, 59: 433-441
- Holway, D.; Suarez, A. V. (2004). Colony-structure variation and interspecific competitive ability in the invasive ant *Linepithema humile*. *Oecologia*, 138: 216-222
- Holway, D.A., Suarez, A.V. & Case, T.J. (1998). Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science* 282: 949-952.
- Holway, D. A.; Suarez, A. V.; Case, T. J. (2002). Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: A test with Argentine ants. *Ecology*, 83 (6): 1610-1619
- Horton, J. R. (1918). The Argentine ant in relation to citrus groves. *USDA Bull.*, 647: 1-73
- Horstmann, K. (1972). Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichenwald. II. Abhängigkeit vom Jahresverlauf und vom Nahrungsangebot. *Oecologia* (Berlin), 8: 371-390
- Horstmann, K. (1974). Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichenwald. III. Jahresbilanz. *Oecologia* (Berlin), 15: 187-204
- Human, K. G.; Gordon, D. M. (1996). Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* (Berlin), 105: 405-412
- Human, K. G.; Gordon, D. M. (1997). Effects of Argentine ants on invertebrate biodiversity in northern California. *Conservation Biology* 11: 1242-1248
- Human, K. G.; Gordon, D. M. (1999). Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes Sociaux*, 46: 159-163
- Human, K. G.; Weiss, S.; Weiss, A.; Sandler, B.; Gordon, D. M. (1998). Effects of abiotic factors on the distribution and activity of the invasive Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) and native ant species. *Environmental Entomology* 27: 822-833
- Huxel, G. R. (2000). The effect of the Argentine ant on the threatened valley elderberry longhorn beetle. *Biological Invasions* 2: 81-85
- Ipinza Regla, J.; Figueroa, G.; Osorio, J. (1981). *Iridomyrmex humilis* 'hormiga argentina', como vector de infecciones intrahospitalarias. I. Estudio bacteriológico. *Folia Entomológica Mexicana*, 50: 81-96
- Ipinza Regla, J.; Figueroa, G.; Moreno, I. (1984). *Iridomyrmex humilis* (Formicidae) y su papel como posible vector de contaminación microbiana en industrias de alimentos. *Folia Entomológica Mexicana*, 62: 111-124
- Jaquiéry, J. (2004). Multilevel genetic analyses of two supercolonies of the Argentine ant *Linepithema humile*. Diploma work, Université de Lausanne.
- Keller, L.; Passera, L. (1988). Energy investment in gynes of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr) in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, 13: 31-38
- Keller, L., Passera, L. (1989). Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera; Formicidae). *Oecologia* (Berl.), 80: 236-240
- Keller, L.; Passera, L. (1989). Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Animal Behaviour*, 37: 733-740
- Keller, L.; Passera, L. (1992). Mating system, optimal number of matings and sperm transfer in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31: 359-366
- Keller, L.; Passera, L. (1990). Fecundity of ant queens in relation to their age and the mode of colony founding. *Insectes Sociaux*, 37: 116-130
- Keller, L.; Passera, L. (1993). Incest avoidance, fluctuating asymmetry, and the consequences of inbreeding in *Iridomyrmex humilis*, an ant with multiple queen colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 191-199
- Keller, L.; Passera, L.; Suzzoni, J. P. (1989). Queen execution in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *Physiological Entomology* 14: 157-163

- Kennedy, T. A. (1998). Patterns of an invasion by Argentine ants (*Linepithema humile*) in a riparian corridor and its effects on ant diversity. *American Midland Naturalist* 140: 343-350
- Kinomura, K.; Yamauchi, K. (1987). Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni*. *Journal of Ethology*, 5: 75-81
- Kipyatkov, V. E.; Lopatina, E. B. (1997). Seasonal cycle and winter diapause induction in ants of the genus *Myrmica* in the Polar Circle region. *Proc. Int. Coll. Social Insects*, St. Petersburg, 3-4: 277-286
- Koptur, S. (1979). Facultative mutualism between weedy vetches *Vicia* spp. bearing extrafloral nectaries and weedy ants *Iridomyrmex humilis* in California. *American Journal of Botany*, 66: 1016-1020
- Kretzschmar, K. (1973). Untersuchungen zur Biologie der Pharaoameise (*Monomorium pharaonis* L.) an Laborkolonien im Hinblick auf Bekämpfungsmöglichkeiten. Diss. A, Pad. Hochschule Potsdam (Citado en Passera 1994)
- Krieger, M. J. B.; Keller, L. (1999). Low polymorphism at 19 microsatellite loci in a French population of Argentine ants (*Linepithema humile*). *Molecular Ecology*, 8: 1078-1080
- Krieger, M. J. B.; Keller, L. (2000). Mating frequency and genetic structure of the Argentine ant *Linepithema humile*. *Molecular Ecology*, 9: 119-126
- Krushelnycky, P. D.; Hodges, C. S. N.; Medeiros, A.C.; Loope, L.L. (2001). Interaction between the Hawaiian Dark-rumped petrel and the Argentine ant in Haleakala National Park, Maui, Hawaii. *Studies in Avian Biology* 22: 243-246.
- Krushelnycky, P.; Loope, L.L.; Joe, S. (2004). Limiting spread of a unicolonial invasive insect and characterisation of seasonal patterns of range expansion. *Biological Invasions*, 6: 47-57
- Krushelnycky, P.; Joe, S. (1997). HNIS report for *Linepithema humile*. Hawaiian Ecosystems at Risk Project, HNIS: 1-8
- Lieberburg, I.; Kranz, P. M.; Seip, A. (1975). Bermudian ants revisited: the status and interaction of *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis*. *Ecology*, 56: 473-478
- Lomnicki, J. (1925). Une contribution à la connaissance de la faune des fourmis des îles Baléares. *Polskie Pismo Entomologiczne -Bulletin Entomologique de Pologne*, 4:1-3
- Lubin, Y. D. (1984). Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21: 229-242
- Luque García, G.; Reyes López, J. L.; Fernández Haeger, J. (2002). Estudio faunístico de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la cuenca del río Guadiamar: Primeras aportaciones. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 30: 153-159
- Lupo, A.; Galil, J. (1985). Nesting habits of *Cardiocondyla wroughtoni* Forel (1890) (Hymenoptera: Formicidae). *Israel Journal of Entomology*, 19: 119-125
- Lyford, W. H. (1963). Importance of ants to brown podzolic soil genesis in New England.. *Harvard Forest Paper* (Petersham, Mass.), 7: 18 pp
- Majer, J. D. (1994). Spread of Argentine Ants (*Linepithema humile*), with Special Reference to Western Australia. *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. D. F. Williams. Boulder, CO. 332 p., Westview Press: 163-173
- Markin, G. P. (1968). Nest relationship of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 41: 511-516
- Markin, G. P. (1970). The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in southern California. *Annals of the Entomological Society of America*, 63: 1238-1242
- Martínez, M. D. (1987). Las hormigas de la Sierra de Guadarrama. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 11: 385-394
- Martínez, M. D.; Ormosa, C.; Gamarra, P. (1997). *Linepithema humile* (Mayr 1868) (Hymenoptera: Formicidae) en las viviendas de Madrid. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 21 (3-4): 275-276
- Meissner, H. E.; Silverman, J. (2001). Effects of aromatic cedar mulch on the Argentine ant and the odorous house ant. *Journal of Economic Entomology*, 94 (6): 1526-1531
- Menzio, C. (1926). Zur Kenntnis der Ameisenfauna der Balearen. *Zoologischer Anzeiger*, 66: 180-182
- Miyake, K. S.; Kameyama, T.; Sugiyama, T.; Ito, F. (2002). Effect of Argentine ant invasions on Japanese ant fauna in Hiroshima Prefecture, western Japan: a preliminary report (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 39: 465-474
- Morrison, L.M., Porter, S.D., Daniels, E., Korzukhin, M.D. (2004). Potential Global Range Expansion of the Invasive Fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Biological Invasions* 6: 183-191



- Newell, W.; Barber, T. C. (1913). The Argentine Ant. USDA Bureau Entomol. Bull. 122: 1-98
- Orr, M. R.; Seike, S. H.; Benson, W. W.; Dahlsten, D. L. (2001). Host specificity of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids that attack *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Environmental Entomology*, 30: 742-747
- Paiva, M. R.; Way, M. J.; Cammell, M. E. (1990). Estudo preliminar sobre a distribuição das formigas nos sistemas florestais em Portugal. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, 119: 197-205
- Paiva, M. R., Way, M. J., Cammell, M. (1998). A Formiga Argentina *Linepithema* (*Iridomyrmex*) *humile* (Mayr) - factores ecológicos restritivos da sua expansão em Portugal Continental. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, 185: 17-25
- Passera, L. (1994). Characteristics of tramp species. Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species, D. F. Williams. Boulder, CO. 332 p., Westview Press: 23-43
- Passera, L.; Keller, L. (1992). The period of sexual maturation and the age at mating in *Iridomyrmex humilis*, an ant with intranidal mating. *Journal of Zoology (London)* 228: 141-153
- Passera, L.; Keller, L. (1994). Mate availability and male dispersal in the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) (= *Iridomyrmex humilis*). *Animal Behaviour*, 48: 361-369
- Passera, L.; Keller, L.; Suzzoni, J. P. (1988). Queen replacement in dequeened colonies of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Psyche (Cambridge)*, 95: 59-65
- Peacock, A. D ; Baxter, A. T. (1950). Studies in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.), 3: Life history. *Entomologists' Monthly Magazine*, 86: 171-178
- Peacock, A. D.; Sudd, J. H.; Baxter, A. T. (1955). Studies in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). 12. Dissemination. *Entomologists' Monthly Magazine*, 91: 130-133
- Petal, J. M. (1978). Adaptation of ants to industrial pollution. *Memorabilia Zoologica*, 29: 99-108
- Petersen Braun, M. (1975). Untersuchungen zur sozialen Organisation der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). I. Der Brutzyklus und seine Steuerung durch populationseigene Faktoren. *Insectes Sociaux*, 22: 269-291
- Petersen, M.; Buschinger, A. (1971). Das Begattungsverhalten der Pharaoameise, *Monomorium pharaonis* (L.). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 68: 168-175
- Reuter, M., Balloux, F.; Lehmann, L.; Keller, L. (2001). Kin structure and queen execution in the Argentine ant *Linepithema humile*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 954-958
- Roger, J. (1862). Beiträge zur Kenntniss der Ameisenfauna der Mittelmeerländer. II. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 6: 255-262
- Roura-Pascual, N.; Suarez, A.V.; Gómez, C.; Pons, P.; Touyama, Y.; Wild, A.L.; Peterson, A.T. (2004). Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 2527-2535
- Rust, M. K.; Haagsma, K.; Reiersen, D. A. (1996). Barrier sprays to control Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, 89: 134-137
- Salvador, A. (Coordinador), diversos autores. (1998) Fauna Ibérica Vol 10: Reptiles. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 705 pp.
- Sanders, N. J.; Barton, K. E.; Gordon, D. M. (2001). Long-term dynamics of the distribution of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant taxa in northern California. *Oecologia* 127: 123-130
- Sanders, N. J.; Gotelli, N. J.; Heller, N. E.; Gordon, D. M. (2003). Community disassembly by an invasive species. *Ecology*, vol. 100, nº 5: 2474-2477
- Saunders, E. (1904). Hymenoptera aculeata from Majorca and Spain. I Majorca. *Transactions of the Entomological Society of London*, 597-598
- Savage, J. M. (1982). Ecological aspects of development in the humid tropics. National Academy Press, Washington D. C.: ix+297 pgs.
- Seifert, B. (1988). A taxonomic revision of the *Myrmica* species of Europe, Asia Minor, and Caucasia. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Goerlitz*, 62(3): 1-75
- Seifert, B. (2000). Rapid range expansion in *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae)—an asian invader swamps Europe. *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl. Dtsch. entomol. Z.* 47: 173-179.
- Silva Dias, J. C. (1955) Biología e ecologia da formiga argentina (*Iridomyrmex humilis* Mayr)- Notas para o seu estudo em Portugal. Separata do Boletim da Junta Nacional das Frutas (Lisboa) 117 pp.

- Silverman, J.; Nsimba, B. (2000). Soil-free collection of Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae) based on food-directed brood and queen movement. *Florida Entomologist*, 83: 10-16
- Silverman, J.; Roulston, T. H. (2001). Acceptance and intake of gel and liquid sucrose compositions by the Argentine ant. *Journal of Economic Entomology*, 94 (2): 511-515
- Shorey, H. H.; Gaston, L. K.; Gerber, R. G.; Phillips, P. A.; Wood, D. L. (1992). Disruption of foraging by Argentine ants, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae), in citrus trees through the use of semiochemicals and related chemicals. *Journal of Chemical Ecology* 18: 2131-2142
- Skaife, S. H. (1955). The Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 34: 355-377
- Stoll, O. (1898). Zur Kenntniss der geographischen Verbreitung der Ameisen. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft or Bulletin de la Societe Entomologique Suisse*, 10: 120-126
- Strokov, V. V. (1956). Techniques of using fauna for forest protections. [En Ruso, citado en Hölldobler & Wilson 1990]
- Suarez, A. V.; Bolger, D. T.; Case, J. T. (1998). Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology* 79: 2041-2056.
- Suarez, A. V.; Tsutsui, N. D.; Holway, D. A.; Case, T. J. (1999). Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biological Invasions* 1: 43-53
- Suarez, A. V.; Richmond, J. Q.; Case, T. J. (2000). Prey selection in horned lizards following the invasion of Argentine ants in southern California. *Ecological Applications* 10: 711-725
- Suarez, A. V.; Holway, D. A.; Case, T. J. (2001). Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 1095-1100
- Suarez, A. V.; Case, T. J. (2002). Bottom-up effects on persistence of a specialist predator: ant invasions and horned lizards. *Ecological Applications* 12 (1): 291-298
- Swoboda, L.; Miller, D. (2003). Argentine Ant. *Virginia Cooperative Extension: Entomology, Publication 445-285*: 1-2
- Tinaut, A.; Año, J. L. (2000). *Paratrechina longicornis* (Latreille, 1802) nueva cita para la Península Ibérica (Hymenoptera: Formicidae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 24: 253-254
- Trager, J. C. (1984). A revision of the genus *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) of the continental United States. *Sociobiology*, 9: 49-162
- Tremper, B. S. (1976). Distribution of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr, in relation to certain native ants of California: Ecological, physiological, and behavioral aspects. Ph.D. dissert., University of California at Berkeley 268 p. (No leído, ref en ward82)
- Tsutsui, N. D.; Suarez, A. V. (2003). The colony structure and population biology of invasive ants. *Conservation Biology*, 17 (1): 48-58
- Tsutsui, N. D.; Suarez, A. V.; Holway, D. A.; Case, T. J. (2000). Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences U. S. A.*, 97: 5948-5953
- Tsutsui, N. D.; Case, T. J. (2001). Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. *Evolution*, 55: 976-985
- Tsutsui, N. D.; Suarez, A. V.; Holway, D. A.; Case, T. J. (2001). Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Molecular Ecology* 10: 2151-2161
- Ulloa Chacón, P. (1990). Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera: Formicidae). Thèse, Lausanne
- Ulloa Chacón, P.; Cherix, D. (1988 (1987)). Quelques aspects de la biologie de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes des Colloques Insectes Sociaux*, 4: 177-184
- Van Loon, A. J.; Boomsma, J. J.; Andrasfalvy, A. (1990). A new polygynous *Lasius* species from central Europe. I. Description and general biology. *Insectes Sociaux*, 37 (4): 348-362
- Van Schagen, J. J., Davis, P. R.; Widmer, M. A. (1994). Ant Pests of Western Australia with Particular Reference to the Argentine Ant (*Linepithema humile*). *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. D. F. Williams. Boulder, CO. 332 p., Westview Press: 174-180.
- Vargo, E. L.; Passera, L. (1991). Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behavioral Ecology and*



Sociobiology 28: 161-169

Vargo, E. L.; Passera, L. (1992). Gyne development in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*: role of overwintering and queen control. *Physiological Entomology* 17: 193-201

Ward, P. S. (1987). Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55 (2): 1-16

Way, M. J.; Cammell, M. E.; Paiva, M. R. (1992) Studies on egg predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) especially on the eucalyptus borer *Phoracanta semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) in Portugal. *Bulletin of Entomological Research* 82: 425-432

Way, M. J.; Cammel, M. E.; Paiva, M. R.; Collingwood, C. A. (1997). Distribution and dynamics of the Argentine ant *Linepithema (Iridomyrmex) humile* (Mayr) in relation to vegetation, soil conditions, topography and native competitor ants in Portugal. *Insectes Sociaux*, 44: 415-433

Way, M. J.; Paiva, M. R.; Cammell, M. E. (1999). Natural biological control of the pine processionary moth *Thaumetopoea pityocampa* (Den. & Schiff.) by the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr) in Portugal. *Agricultural & Forest Entomology* 1: 27-31

Wheeler, W. M. (1926). Ants of the Balearic Islands. *Folia Myrmecologica et Termitologica* 1: 1-6

Wilson, E. O. (1951). Variation and adaptation in the imported fire ant. *Evolution*, 5: 68-79

Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. Cambridge, Massachusetts. Harvard University Press, 548 pp.

Wilson, E. O. (2003). *Pheidole in the New World*. Cambridge, Massachusetts. Harvard University Press, 794 pp.

Wong, T. T. Y.; McInnis, D. O.; Nishimoto, J. I.; Ota, A. K.; Chang, V. C. S. (1984). Predation of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) by the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 77: 1454-1458

Zimmerman; E. C. (1941). Argentine ant in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 11: 108