

ANALES DE BIOLOGÍA, 15 (Biología Animal, 4), (1988) 1989: 75-82
SECRETARIADO DE PUBLICACIONES - UNIVERSIDAD DE MURCIA

INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA ACTIVIDAD DIARIA DE RECOLECCIÓN DE LA HORMIGA CATAGLYPHIS IBERICA (EM.) (HYM.: FORMICIDAE)

X. Cerdá* y J. Retana**

Recibido: 11 noviembre 1988

Aceptado: 11 mayo 1989

SUMMARY

Environmental factors affecting daily foraging activity of the ant *Cataglyphis iberica* (EM.) (Hym.: Formicidae)

Daily foraging activity of the desert ant *Cataglyphis iberica* and its relationship with some environmental factors (ground temperature at different levels, air temperature, relative humidity, light intensity) were studied in Bellaterra (Barcelona, NE Spain) during the summer of 1983. This is a strictly diurnal and highly thermophilic species: ground surface temperature is the environmental factor that is best correlated with foraging activity ($R = 0.727$), and greatest activity takes place at midday, when the temperature is maximum. This species, which nests in arid zones, begins foraging activity when the outside temperature rises above 30 °C, while the upper thermal limit has not been found at the study site (where the highest temperature registered was 51 °C). Light intensity also influences *C. iberica* foraging activity, and its effect seems to be greatest in the hottest days. Rain stops the exits of foragers completely.

Two multiple regression equations (the first one with all summer data and the other only with data of the hottest days) have been obtained in order to describe foraging activity of the species as a function of environmental factors. Ground surface temperature and light intensity are included in both equations, but their relative importance is different in each one of them.

Key words: ant, *Cataglyphis iberica*, foraging activity, environmental factors, thermophilic.

RESUMEN

Se ha estudiado el ritmo diario de actividad de recolección de la hormiga *Cataglyphis iberica* en relación con los factores ambientales (temperaturas a diferentes niveles, humedad relativa e iluminación). Esta especie tiene una actividad exclusivamente diurna y es marcadamente termófila: la temperatura del suelo al sol es el factor ambiental mejor correlacionado con la actividad recolectora ($R = 0.7273$), la máxima actividad (y también el mayor aporte de presas) se da a mediodía, coincidiendo con las máximas temperaturas. Esta hormiga, que nidifica en zonas áridas, es activa a partir de los 30 °C de temperatura del suelo al sol, sin que en la zona de estudio (Bellaterra, Barcelona) se haya observado una temperatura superior que limite su actividad (se han alcanzado los 51 °C). La iluminación también influye en la actividad de *C. iberica*, siendo mayor la correlación entre actividad-iluminación los días de verano con las temperaturas más altas ($R = 0.793$). La lluvia detiene por completo las salidas recolectoras de las obreras de la especie.

Se han elaborado dos ecuaciones de regresión múltiple de la actividad de *C. iberica* en función de los factores ambientales, una con todos los datos del verano y la otra sólo con los nueve días más calurosos. Temperatura del suelo al sol e iluminación son los dos parámetros que entran en ambas ecuaciones, aunque su importancia relativa varía en cada una de ellas.

Palabras clave: hormiga, *Cataglyphis iberica*, actividad recolectora, factores ambientales, termofilia.

* C.I.D. (C.S.I.C.), J. Girona 18-26, 08034 Barcelona (España).

** CREAF, Universidad Autónoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona, España).

INTRODUCCIÓN

Las hormigas, por su biomasa y diversidad, desempeñan un importante papel en la mayoría de los ecosistemas terrestres, aunque sea escasa la información que se tiene sobre su impacto en dichos ecosistemas. Uno de los primeros pasos a la hora de analizar el papel ecológico de las hormigas es el estudio de sus patrones de actividad. Sobre estos patrones influyen, principalmente, factores ambientales (AYRE, 1958; DELYE, 1968; NIELSEN, 1981; MARSH, 1985a) y factores bióticos tales como la presencia de larvas o la disponibilidad de alimento (BERNSTEIN, 1979; MABELIS, 1979; BRIESE & MACAULEY, 1980; BOSCH *et al.*, 1987).

El objetivo del presente trabajo es analizar la influencia de los principales factores ambientales sobre la actividad recolectora de la hormiga *Cataglyphis iberica* (Emery, 1906) en verano (época de máxima actividad de la especie).

Cataglyphis iberica es una especie endémica de la Península Ibérica que nidifica siempre en lugares muy secos, soleados y con escasa vegetación. Constituye sociedades monogónicas y policálicas compuestas de varios nidos, relacionados por transporte mutuo, de los que solamente uno alberga a la reina (DE HARO & CERDÁ, 1984). Las obreras de la especie desarrollan tres tipos de labores en el exterior: limpieza y mantenimiento del nido (extracción de tierra, cadáveres y restos de alimento), transporte mutuo (intercambio de obreras de un nido a otro) y recolección de alimento. Como este estudio se limita a esta última labor, el término «actividad» será aquí utilizado para referirse exclusivamente a la actividad de recolección de alimento.

MATERIAL Y MÉTODOS

La zona de estudio está situada en las proximidades del campus de la Universidad Autónoma de Barcelona (Bellaterra, Barcelona, NE España). Se trata de un terreno calcáreo, de tipo xerorthent, con una vegetación dominada por la especie arbustiva *Inula viscosa* (asociación *Inulo-Oryzopsidetum miliacea*) y caracterizada por la ausencia de estrato arbóreo.

Durante el verano de 1983 se realizaron un total de 24 días de medida (entre el 26 de julio y 30 de septiembre) en dos nidos de la misma colonia policálica (la distancia entre ambos era de 22m). Una vez finalizado el estudio, los nidos fueron desenterrados (noviembre 1983) para conocer la composición de la colonia: el nido 1 contenía 840 obreras y el nido 2, 1.200 obreras y la reina.

Para la toma de datos de actividad se contó el número de hormigas que entraban (anotándose si llevaban o no presa) y salían del nido en períodos de cinco minutos cada media hora a lo largo de todo el día (desde que el nido era abierto por las obreras hasta que lo cerraban). Se consideraron salidas recolectoras aquellas en las que la obrera se alejaba más de 20 cm del nido (así se evitó la interferencia de las salidas de obreras encargadas del mantenimiento del nido).

Asimismo, cada hora (entre las dos medidas de actividad), se registraron los siguientes factores ambientales en la proximidad de cada nido:

1. Temperatura del suelo a diferentes niveles (0.5 cm; en superficie al sol; -5 y -10 cm de profundidad). Se utilizaron termistores encapsulados en vidrio conectados a un multímetro digital (Univolt mod. DT-830).
2. Temperatura del aire a la sombra y humedad relativa. Medidas con un psicrómetro situado a 1 m de altura.
3. Intensidad lumínica: se midió la luz reflejada por una hoja de papel blanco con un luxómetro (Kyoritsu mod. 5200) situado perpendicularmente a 0.95 m.

Como índice de actividad de recolección (ACT) en este trabajo se tomará la semisuma de entradas (E) y salidas (S), para obtener el valor global de cada momento: $ACT = (E + S)/2$. La eficacia de recolección (ER) será considerada como el número de obreras que regresan al nido con una presa evidente entre sus mandíbulas (P) respecto al número total de obreras que entran en el nido (E) en dicho período de tiempo: $ER = (P / E) \cdot 100$.

El análisis de la influencia de los factores ambientales sobre la actividad se ha realizado mediante el procedimiento de regresión múltiple paso a paso («stepwise selection») del paquete estadístico SPSS* (Statistical Package for the Social Sciences).

RESULTADOS

RITMO DIARIO DE ACTIVIDAD

La figura 1 muestra una curva ilustrativa de la actividad diaria de un nido de *C. iberica* en

FIGURA 1. Curva diaria de actividad de recolección de *Caraglyphis iberica* (E: entradas; S: salidas; P: entradas con presa) y de los factores ambientales (temperatura del aire a la sombra (T_{aire}), de la superficie del suelo al sol ($T_{\text{superficie}}$), a 0.5 cm de altura ($T_{0.5}$), a 5 cm de profundidad (T_5) y a 10 cm de profundidad (T_{10}); HR: humedad relativa; ILM: intensidad lumínica) el día 1 de agosto de 1983 en nido 1.

Daily foraging activity of *Caraglyphis iberica* and environmental factors curves on August 1, 1983. T_{aire} : air temperature in the shade; $T_{\text{superficie}}$: ground surface temperature in the sun; $T_{0.5}$: ground temperature at 0.5 cm height; T_5 : ground temperature at 5 cm deep; T_{10} : ground temperature at 10 cm deep; HR: relative humidity; ILM: light intensity; E: entries of workers; S: exits; P: entries with load.

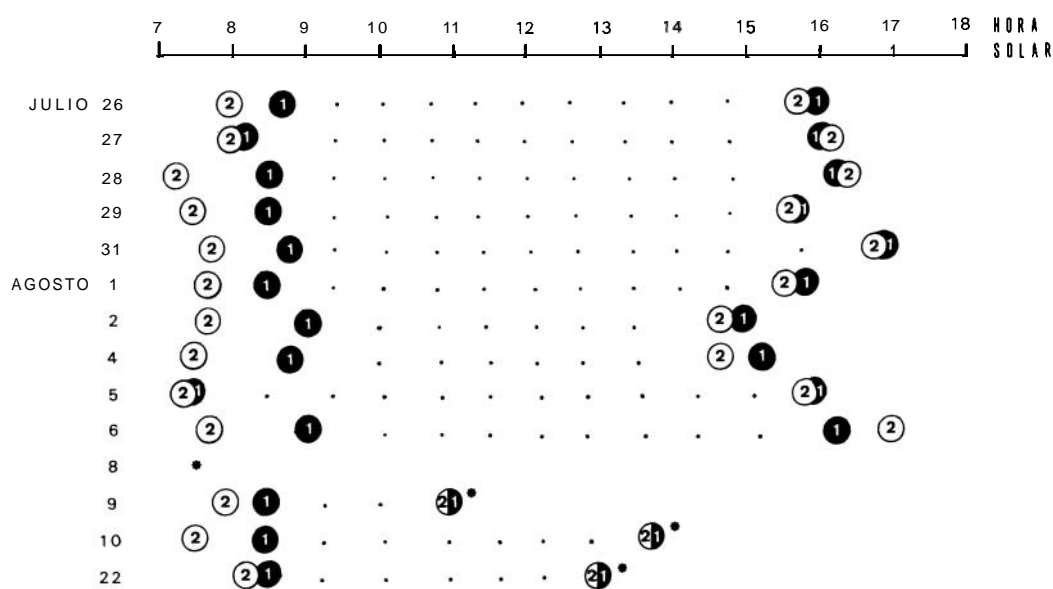


FIGURA 2. Horas de apertura y cierre de la entrada de los nidos 1 y 2 de *C. iberica* en distintos días del verano. El asterisco indica la aparición de lluvia.

Nest opening and closing times in two *C. iberica* nests (1 and 2) from Bellaterra (Barcelona, NE Spain). Asterisk indicates the beginning of rain. X-axis: solar time. Y-axis: date.

verano (nido 1; 1 de agosto) así como la variación de los factores ambientales en el mismo período. A primeras horas de la mañana el nido permanece inactivo (su entrada está cerrada con pequeñas piedras y tierra); la actividad exterior se inicia entre 7 y 8 h. (hora solar) de la mañana; aunque en principio es escasa la actividad de recolección (las obreras están ocupadas en tareas de limpieza del nido), luego va aumentando hasta alcanzar su máximo al mediodía (coincidiendo con los máximos de temperatura e iluminación); a partir de entonces disminuye (al igual que iluminación y temperatura), hasta cesar por completo a las 16 h. (hora en que las obreras han cerrado de nuevo la entrada del nido). Este modelo, con un máximo de actividad que coincide con las horas de más calor, se repite a lo largo de todo el período de estudio.

La comparación de la actividad de dos nidos estudiados muestra unas ciertas diferencias, principalmente en las horas de apertura y cierre del nido (fig. 2), ya que el nido 2 inicia, habitualmente, su actividad antes que el nido 1. Esto se debe a unas diferencias microclimáticas concretas, ya que por su orientación el nido 2 recibe la insolación antes que el nido 1. De cualquier manera, las curvas de actividad de

arribos nidos son similares, aunque ligeramente desplazadas la una con respecto a la otra, a causa de las mencionadas diferencias de insolación.

En cuanto a la eficacia de recolección diaria (% de obreras que regresan con éxito de sus recorridos de búsqueda de alimento), ésta es muy variable, siendo la media del nido 1 28.5% (SD = ± 26 ; N = 24 días) y la del nido 2, 15.6% (SD = ± 18.8 ; N = 24 días). El mayor aporte de presas se da en las horas centrales del día, coincidiendo con la máxima actividad (y por tanto con la máxima temperatura).

INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES

Los distintos factores ambientales influyen de forma diferente sobre la actividad de *Cataglyphis iberica*. En la tabla 1 se muestra la correlación entre estos factores y la actividad recolectora: la temperatura del suelo y la iluminación son los más correlacionados positivamente (ya se ha citado antes la coincidencia de la máxima actividad de la especie con las horas de mayor insolación y temperatura), mientras que

TABLA 1. Coeficientes de correlación lineal (R de Pearson, $P < 0.0001$) entre los factores ambientales (cuyas abreviaturas son las mismas que en la figura 1) y la actividad de recolección de *C. iberica*, distinguiéndose: ACT1, valores de nueve días muy calurosos (26, 27, 28 y 31 de julio; 1, 2, 5, 6 y 10 de agosto); ACT2, datos de todo el verano (24 días de medida).

Correlation coefficients (Pearson's R, $P < 0.0001$) between some environmental factors (abbreviations as in Figure 1) and foraging activity of *C. iberica* (ACT), distinguishing: ACT1, only with the hottest days of the summer (July 26, 27, 28, 31; August 1, 2, 5, 6, 10); ACT2, all summer data (24 days).

| | T _{aire} | T ₋₁₀ | T ₋₅ | T _{suelo} | T _{0,5} | ILUM | HR |
|------------------|-------------------|------------------|-----------------|--------------------|------------------|--------|---------|
| ACT ₁ | 0.6618 | 0.5722 | 0.4808 | 0.7553 | 0.6540 | 0.7932 | -0.4702 |
| ACT ₂ | 0.6857 | 0.6471 | 0.7273 | 0.7832 | 0.7314 | 0.6500 | -0.6466 |

la humedad relativa muestra una correlación negativa.

A continuación se comentará el efecto de cada uno de los principales factores ambientales sobre la actividad de *C. Iberica*:

TEMPERATURA

Las diferentes medidas de temperatura realizadas (del aire, del suelo, a 0.5 cm, a -5 y -10 cm de profundidad) están altamente correlacionadas entre sí, con coeficientes de Pearson que oscilan entre $R = 0.769$ y $R = 0.955$ ($P < 0.0001$), lo que hace difícil discernir el efecto de cada una. De todas ellas, la más correlacionada con la actividad es la temperatura del suelo: $R = 0.7832$ (tabla 1).

En la figura 3A se observa que hasta los 30 °C de temperatura del suelo, la actividad de *C. iberica* es escasa o nula, aumentando considerablemente a partir de esta temperatura y alcanzando los máximos valores de actividad para temperaturas del suelo al sol superiores a 45 °C.

ILUMINACIÓN

La figura 3B nos muestra la relación entre la actividad recolectora de *C. iberica* y la iluminación en los días de más calor: las obreras de la especie son activas entre valores de 9000 y 31000 lux, coincidiendo la máxima actividad con los valores más elevados de intensidad lumínica. La correlación entre este factor y la actividad (tabla 1) puede llegar a ser, en estos días calurosos, de $R = 0.793$, aunque si se consideran los datos de todo el verano esta correlación disminuye ligeramente ($R = 0.650$).

HUMEDAD RELATIVA

La correlación de este factor con la actividad recolectora de *C. iberica* es baja y de carácter

negativo ($R = -0.6466$, $P < 0.0001$), lo que era de esperar dado que su relación con la temperatura también es negativa: R entre -0.632 y -0.616 ($P < 0.0001$) según la medida de temperatura. Su efecto es difícilmente separable del de la temperatura, por lo que la influencia de este factor sobre la actividad no se puede conocer con certeza en un estudio de campo.

LLUVIA

La lluvia detiene por completo la actividad de esta especie: en tres ocasiones a lo largo del verano (días 9, 10 y 22 de agosto) comenzó a llover una vez la colonia había iniciado su actividad, el resultado fue que ésta cesó por completo en pocos minutos (figura 2). Cuando llovía en las horas de inicio de la actividad, los nidos no llegaban a abrir, tal como sucedió el día 8.

El hecho de que la influencia de la temperatura del suelo y la iluminación sobre la actividad (influencia valorada por las correlaciones) cambie según se analicen los días más calurosos (tabla 1: ACT₁) o todo el verano (tabla 1: ACT₂), hace pensar que la actividad puede estar influida por más de un parámetro ambiental a la vez. Para intentar contrastar la importancia de todas las variables ambientales conjuntamente se ha realizado un análisis de regresión múltiple. En el resultado del análisis (tabla 2) se observa que únicamente entran en la ecuación de regresión la iluminación y la temperatura del suelo, invirtiéndose la importancia de estas dos variables en los días más calurosos (ACT₁) y en todo el verano (ACT₂) (ver las BETAS en cada caso). Las demás medidas de temperatura no entran en la ecuación por estar demasiado correlacionadas con la temperatura del suelo.

DISCUSIÓN

Cataglyphis iberica se manifiesta como una hormiga de actividad estrictamente diurna y de carácter marcadamente termófilo, ya que su

TABLA 2. Ecuaciones y principales estadígrafos obtenidos mediante el análisis de regresión múltiple («stepwise selection», $PIN \leq 0.05$, $POUT = 0.10$) entre la actividad recolectora del nido 1 de *C. iberica* y los factores ambientales. Abreviaturas igual que en figura 1 y tabla 1

Multiple regression equations and main statistics obtained with stepwise selection ($PIN \leq 0.05$, $POUT = 0.10$) between foraging activity of *C. iberica* and some environmental factors. Abbreviations as in Figure 1 and table 1

| ACT ₁ = 0.007284·ILUM + 3.627000·T _{suelo} - 201.487702 | | | | | |
|---|--------------------|----------------|-------|-------------|----------|
| paso | variable | R ² | SIGF | B | BETA |
| 1 | ILUM | 0.6291 | 0.000 | 0.007284 | 0.552111 |
| 2 | T _{suelo} | 0.6491 | 0.000 | 3.627000 | 0.280053 |
| | constante | | | -201.487702 | |

| ACT ₂ = 5.831351·T _{suelo} + 0.002682·ILUM - 196.115068 | | | | | |
|---|--------------------|----------------|-------|-------------|----------|
| paso | variable | R ² | SIGF | B | BETA |
| 1 | T _{suelo} | 0.6134 | 0.000 | 5.831351 | 0.614517 |
| 2 | ILUM | 0.6446 | 0.000 | 0.002682 | 0.244120 |
| | constante | | | -196.115068 | |

máxima actividad tiene lugar a las horas de más calor; todo ello es habitual en las especies del género *Cataglyphis* (DELYE, 1968; SCHENEIDER, 1971; HARKNESS, 1977; BARONI-URBANI & AKTAÇ, 1981; WEHNER *et al.*, 1983; CERDÁ *et al.*, en prensa).

Esta especie muestra un patrón de actividad muy uniforme a todo lo largo del verano hasta los primeros días de otoño, siendo poco importantes las diferencias entre nidos causadas por las diferencias microclimáticas. Los factores que mayor influencia tienen sobre la actividad son la temperatura y la iluminación, influyendo más la iluminación en aquellos días que las temperaturas son muy altas (y por tanto no son limitantes de la actividad). En este sentido AYRE (1957) considera que el factor que más influye sobre la actividad de *Formica subnitens* es la temperatura, pero cuando ésta se mantiene constante, el factor determinante pasa a ser la luz. También DEYLE (1968), al estudiar las *Cataglyphis* saharianas, señala la influencia de la radiación solar, independientemente de su acción sobre la temperatura del suelo. Y ACKONOR (1984) observa que la iluminación es el factor más fluctuante e importante en el establecimiento del patrón de actividad de *Cataulacus guineensis*.

Asimismo, en numerosas especies de hormigas se ha observado que sus períodos diarios de recolección están relacionados con la temperatura (ver revisiones en BERNSTEIN, 1979 y MARSH, 1985b), lo que ha hecho que diversos autores la consideren como el factor crítico que determina la actividad de recolección (GRAY,

1971; NIELSEN, 1981; KLOTZ, 1984). En este sentido es particularmente interesante el estudio realizado por PORTER & TSCHINKEL (1987) sobre la influencia de los factores ambientales en la actividad de recolección de *Solenopsis invicta*. Estos autores observan que el factor ambiental mejor correlacionado con dicha actividad es la temperatura a 2 cm de profundidad, mientras que no lo es tanto la temperatura en superficie. Una explicación a esta diferencia con respecto a lo que sucede en *C. iberica* (en la que la temperatura en superficie es la más correlacionada con la actividad) puede encontrarse en el hecho de que *S. invicta* posee un extenso sistema de galerías superficiales (de 2 a 7 cm de profundidad) por las que circulan las obreras, sin salir al exterior hasta que se hallan en la proximidad de la fuente de alimento, mientras que las obreras de *C. iberica* realizan todo el recorrido de recolección por la superficie (y por tanto, expuestas a la temperatura del suelo a este nivel).

En la mayoría de las hormigas mediterráneas, la actividad está limitada por una temperatura superior, tal como ocurre en *Proformica nasuta* (CROS, 1986), *Aphaenogaster senilis* (CERDÁ *et al.*, 1988), *Camponotus sylvaticus* (RETANA *et al.*, 1988) o *Camponotus foreli* (RETANA, *et al.*, 1987), todas ellas especies que conviven en simpatría con *C. iberica* en Bellaterra; pero no se ha encontrado una temperatura superior que limite la actividad de esta última, ya que es activa a las máximas temperaturas del suelo observadas en la zona de estudio (51 °C). Esta termofilia le permite recolectar alimento a horas en que las demás

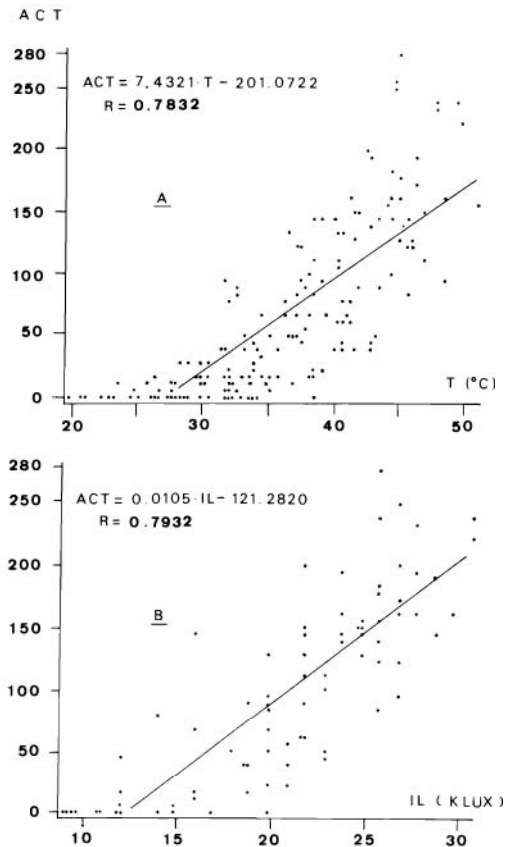


FIGURA 3. Influencia sobre la actividad recolectora (ACT) de *C. iberica* de: A) la temperatura del suelo al sol (T); B) la iluminación (IL). En ambos casos $P < 0.0001$.

Relationship between foraging activity of *C. iberica* (ACT) and: A) open ground surface temperature; B) light intensity. In both cases, $P < 0.0001$.

especies de la zona deben refugiarse del calor. MARSH (1985a) señala que las especies del género *Ocymyrmex*, que ocupan un nicho similar, tienen la ventaja de poder recolectar presas que han muerto a causa de estas elevadas temperaturas y a las que los competidores difícilmente pueden acceder; también en el caso de *C. iberica* en estas horas de fuerte calor es mayor el aporte de presas al nido. A pesar de esta ventajosa termofilia, la eficacia de recolección de *C. iberica* puede parecer baja (entre el 15% y el 28%) si se compara con la de especies granívoras: hasta el 75% en *Pogonomyrmex* (JORGENSEN & PORTER, 1982) o el 82% en *Messor* africanas (LEVIEUX & DIOMANDE, 1978), pero en las hormigas insectívoras

esta eficacia es mucho menor (GOTWALD, 1974; LEVIEUX, 1983), así en *Cataglyphis cursor* se observa una eficacia de recolección que oscila entre el 13% y el 27% (CERDÁ *et al.*, en prensa), valores muy similares a los aquí obtenidos con *C. iberica*.

AGRADECIMIENTOS

Debemos agradecer al doctor Andrés de Haro la dirección de este trabajo. También deseamos agradecer a Dolors Company su ayuda en la toma de datos sobre el terreno y a Xavier Espadaler todos sus consejos. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la CAICYT, ayuda n.º 1366182.

BIBLIOGRAFÍA

- ACKNOR, J.B. 1984. The activity pattern of the ant *Cataglyphis guineensis* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae) in a ghanaiian cocoa farm. *Insect. Sci. Applic.*, 5 (4): 307-324.
- AYRE, G.L. 1957. Ecological notes on *Formica subnitens* Creighton. *Insect. Soc.*, 4 (3): 173-176.
- 1958. Some meteorological factors affecting the foraging of *Formica subnitens* Creighton. *Insect. Soc.*, 5 (2): 147-157.
- BARONI-URBANI, C. & AKTAÇ, N. 1981. The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative anatolian semi-steppic environment. *Bull. Soc. Entom. Suisse*, 54: 33-56.
- BERNSTEIN, R.A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *J. Anim. Ecol.*, 48: 921-930.
- BOSCH, J., ALSINA, A., CERDÁ, X. & RETANA, J. 1987. Incidence du cycle biologique et de la disponibilité des ressources alimentaires sur le régime trophique d'une Fourmi. *Vie Milieu*, 37 (314): 237-242.
- BRIESE, D.T. & MACAULEY, B. 1980. Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Aust. J. Ecol.*, 5: 121-134.
- CERDÁ, X., BOSCH, J., ALSINA, A. & RETANA, J. 1988. Dietary spectrum and activity patterns of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 24 (1): 69-75.
- (en prensa). Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Vie Milieu*.
- CROS, S. 1986. Contribució al coneixement de l'etologia i l'ecologia de *Proformica nasuta* (Nylander, 1856) (Hymenoptera: Formicidae). Tesina de Licenciatura. Universidad Autònoma de Barcelona, 131 p.
- DE HARO, A. & CERDÁ, X. 1984. Communication entre nids a travers le transport d'ouvrières chez *Cataglyphis iberica*. In: DE HARO, A. & ESPADALER, X. (Eds.), *Processus d'acquisition précoce. Les communications*: 227-236. Serv. Publ. UAB-SFECA.
- DELYE, G. 1968. Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara. Tesis Doctoral. Universidad Aix-Marseille. 155 p.
- GOTWALD, W.H.Jr. 1974. Predatory behavior and

- food preferences of driver ants in selected african habitats. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 67 (6): 877-886.
- GRAY, B. 1971. Notes on the field behaviour of two ant species, *Myrmecia desertorum* and *Myrmecia dispar*. *Insect. Soc.*, 18 (2): 81-94.
- HARKNESS, R.D. 1977. Quantitative observations on the foraging of nests of an ant (*Cataglyphis bicolor*) in Greeze. *Acta Entom. Jugsl.*, 13 (1/2): 21-33.
- JORGENSEN, C.D. & PORTER, S.D. 1982. Foraging behavior of *Pogonomyrmex owyheeii* in Southeast Idaho. *Environ. Entomol.*, 11 (2) 381-384.
- KLOTZ, J.H. 1984. Diel differences in foraging in two ant species (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entom. Soc.*, 57 (1): 111-118.
- LEVIEUX, J. 1983. Mode d'exploitation des ressources alimentaires épigées de savanes africaines par la fourmi *Myrmecaria eumenoides* Gerstaecker. *Insect. Soc.*, 26 (4): 279-294.
- LEVIEUX, J. & DIOMANDE, T. 1978. La nutrition des fourmis granivores. I-Cycle d'activité et régime alimentaire de *Messor galla* et *Messor regalis*. *Insect. Soc.*, 25 (2): 127-139.
- MABELIS, A.A. 1979. Wood ant wars. The relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Forst). *Nerh. J. Zool.*, 29 (4): 451-620.
- MARSH, A.C. 1985a. Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Insect. Soc.*, 32 (3): 286-296.
- 1985b. Thermal responses and temperature tolerance in a diurnal desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Physiol. Zool.*, 58 (6): 629-636.
- NIELSEN, M.G. 1981. Diurnal foraging activity of two ant species, *Myrmica schencki* Emery and *Formica rufibarbis* F., in a sandy heath area. *Natura Jutlandica*, 19: 49-52.
- PORTER, S.D. & TSCHINKEL, W.R. 1987. Foraging in *Solenopsis invicta* (Hym. Formicidae): effects of weather and season. *Environ. Entomol.* 16(3), 802-808.
- RETANA, J., CERDA, X., ALSINA, A. & BOSCH, J. 1988. Field observations of the ant *Camponotus sylvaticus* (Hym. Formicidae): diet and activity patterns. *Acta Oecologica: Oecol. Gener.*, 9 (1): 101-109.
- RETANA, J., BOSCH, J., ALSINA, A. & CERDA, X. 1987. Foraging ecology of the nectarivorous ant *Camponotus foreli* (Hymenoptera, Formicidae) in a savanna-like grassland. *Miscel-l. Zool.*, 11: 187-193.
- WEHNER, R., HARKNESS, R.D. & SCHMID-HEMPEL, P. 1983. Foraging strategies in individually searching ants *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). In: LINDAUER, M. (Ed.), Information Processing in Animals, vol. 1. Akad. Wissench. und Liter. Mainz. 79 p.