

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PARMA

Dottorato di ricerca in "Biologia del Comportamento"

Ciclo XXI



[Eto-ecologia di specie simpatriche di formiche mietitrici
del genere *Messor* (Hymenoptera: Formicidae).
Sfruttamento delle risorse, rapporti interspecifici, nicchia
ecologica]



Coordinatore:
Chiar.mo Prof. Stefano Parmigiani

Tutor:
Chiar.mo Prof. Donato A. Grasso, Alessandra Mori, Alberto Fanfani

Dottorando: Luigi Solida

[2008]

Capitolo 1. Introduzione

1.1	La nicchia ecologica.....	2
1.2	Lo shift di nicchia.....	3
1.3	Le formiche mietitrici.....	5
1.4	Scopi della ricerca.....	7

Capitolo 2. Area di studio.....9

Capitolo 3. Le due specie

3.1	Introduzione.....	13
3.2	Morfologia.....	19
3.2.1	Aspetti generali	
3.2.2	Materiali e Metodi	
3.2.3	Risultati	
3.2.4	Conclusioni	

Capitolo 4. La nicchia spaziale

4.1	Introduzione.....	28
4.1.1	La distribuzione delle colonie	
4.1.2	Microhabitat	
4.1.3	Territori di foraggiamento	
4.2	Materiali e Metodi.....	32
4.2.1	La distribuzione delle colonie	
4.2.2	Microhabitat	
4.2.3	Territori di foraggiamento	
4.3	Risultati.....	39
4.3.1	La distribuzione delle colonie	
4.3.2	Microhabitat	
4.2.3	Territori di foraggiamento	
4.4	Conclusioni.....	45
4.4.1	La distribuzione delle colonie	
4.4.2	Microhabitat	
4.4.3	Territori di foraggiamento	

Capitolo 5. La nicchia trofica

5.1	Introduzione.....	50
5.2	Materiali e Metodi.....	52
5.2.1	Morfometria	
5.3	Risultati.....	55
5.3.1	Morfometria	
5.4	Conclusioni.....	60

Capitolo 6. La nicchia temporale

6.1	Introduzione.....	64
6.2	Materiali e Metodi.....	65
6.3	Risultati.....	66
6.4	Conclusioni.....	70

Capitolo 7. Conclusioni generali.....73

Bibliografia.....79

Ringraziamenti.....91

CAPITOLO 1. INTRODUZIONE



1.1 La nicchia ecologica

L'insieme delle esigenze cui una specie deve far fronte per sopravvivere in un determinato ambiente possono essere riassunte tramite il concetto di nicchia ecologica, definita come "il ruolo funzionale che una specie occupa in un determinato ecosistema" e rappresentata a livello modellistico da un ipervolume o spazio multidimensionale (Hutchinson, 1957; Chase e Leibold, 2003). In questo modo la specie può essere caratterizzata dalla sua posizione lungo una serie di dimensioni riferite a variabili ambientali come spazio, cibo, e tempo (Fig. 1). La nicchia, dunque, racchiude l'insieme delle interrelazioni tra la specie ed il suo ambiente e ne comprende gli intervalli di sopravvivenza rispetto a ciascuna dimensione considerata.

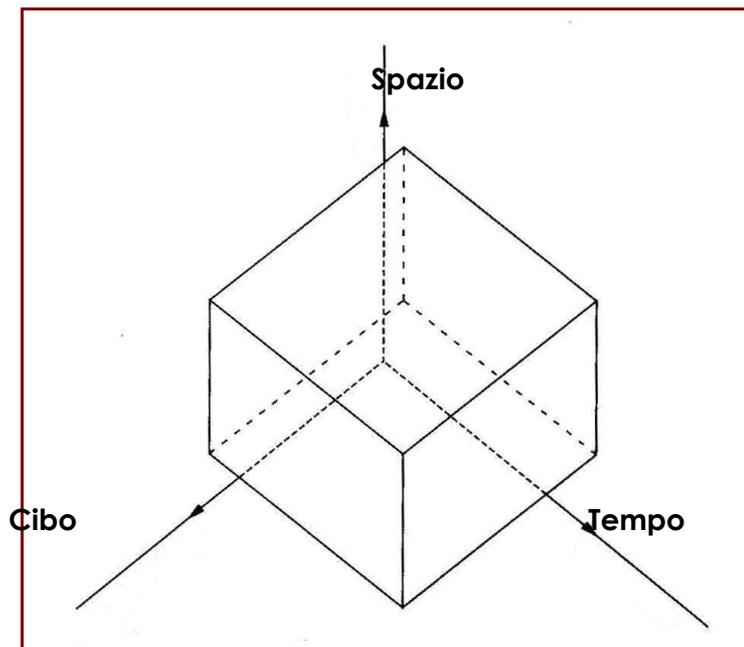


Figura 1: Rappresentazione grafica dello spazio multidimensionale rispetto a tre variabili ecologiche quali spazio, tempo e cibo (modificato da: Bullini, 1998).

Le variabili con cui viene descritta la nicchia ecologica di una specie possono essere analizzate separatamente. Se si prendono in considerazione le risorse trofiche che la specie utilizza otterremo la sua nicchia trofica, come se si tiene conto dello spazio che occupa avremo la nicchia spaziale e così via. Alla luce di quanto detto si può facilmente dedurre quanto risulti complesso riuscire

a descrivere la nicchia "totale" o "occupata" da una specie, poiché bisognerebbe riuscire a misurarne simultaneamente tutti i parametri che la caratterizzano. Se si considera un parametro alla volta, l'ampiezza di nicchia rispetto a questo indice viene rappresentata da una curva con distribuzione normale, la cui ampiezza corrisponde al grado di specializzazione della specie rispetto all'indice medesimo (Feinsinger *et al.*, 1981).

1.2 Lo shift di nicchia

Se, in seguito all'assenza di competitori, una specie fosse libera di sfruttare l'intera gamma di risorse che l'ambiente mette a disposizione, questa sarebbe in grado di realizzare la sua nicchia fondamentale (o fisiologica). Le interazioni competitive tra i residenti di una data area costringono ciascuna specie ad occupare una porzione più limitata di quella che è la nicchia fondamentale, la cosiddetta nicchia realizzata (o ecologica) (Smith e Smith, 2007). Quando due o più specie utilizzano simultaneamente una porzione della stessa risorsa, sia essa spazio, cibo o tempo, si parla di sovrapposizione di nicchia (Fig. 2) (Horn, 1966). Si assume che l'estensione della sovrapposizione sia proporzionale al grado di competizione e a quello di somiglianza funzionale tra le specie. Secondo il "Principio di esclusione competitiva" (Gause, 1934), due specie che insistono su una medesima risorsa limitante non possono coesistere stabilmente. Tale condizione può essere risolta tramite uno "shift di nicchia" (MacArthur, 1962): in presenza di un competitore le specie possono modificare il loro comportamento e/o ridurre la varietà di risorse utilizzate al fine di diminuire la pressione competitiva (Fig. 3) (MacArthur e Levins, 1967; Levins *et al.*, 1973; Schoener, 1974; Doledec, 2000). Ad esempio, due specie che insistono sulla medesima risorsa trofica possono riuscire a coesistere utilizzandola in tempi differenti (alloccronia) (Albrecht e Gotelli, 2001).

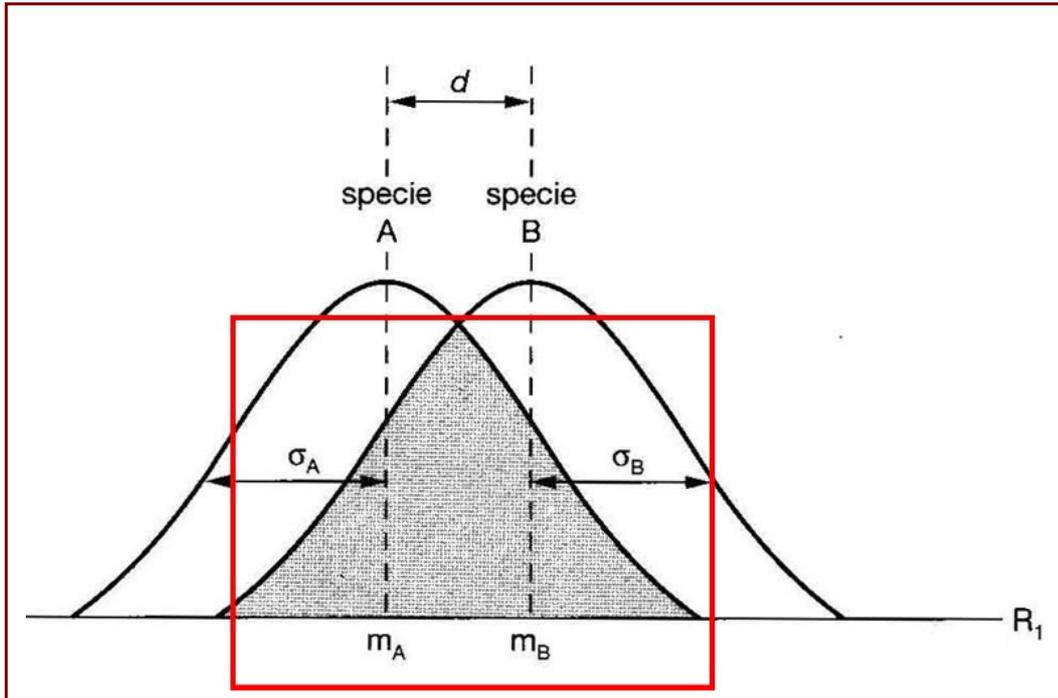


Figura 2. Sovrapposizione della nicchia (riquadro rosso) occupata da due specie rispetto ad una generica variabile ambientale R_1 (modificato da: Bullini, 1998).

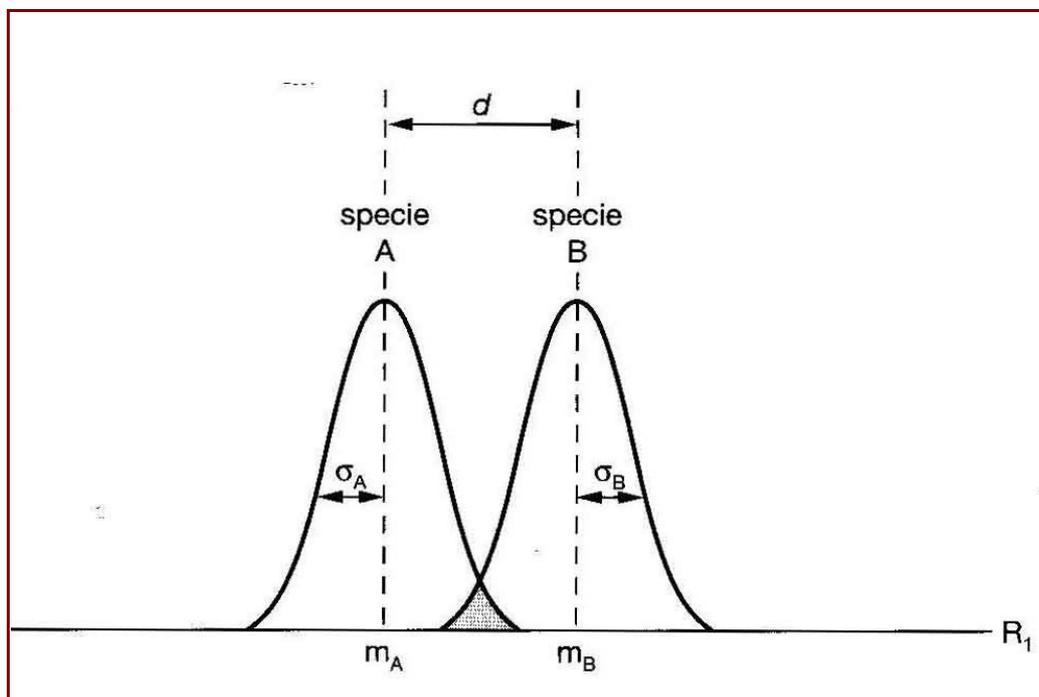


Figura 3. Diversificazione della nicchia occupata da due specie, A e B, in seguito agli effetti della competizione per una stessa risorsa R_1 (modificato da: Bullini, 1998).

La sovrapposizione per una singola risorsa non necessariamente impedisce la coesistenza delle specie: queste, infatti, potrebbero comunque trovare un equilibrio stabile differenziandosi rispetto ad altre. In questo caso la sovrapposizione tra le nicchie occupate risulterà solo parziale.

Vi sono casi, come in condizioni di abbondanza di cibo, in cui l'assenza di competizione permette alle nicchie di specie coesistenti di sovrapporsi (Knaden e Wehner, 2005).

Lo studio della ripartizione delle risorse tra le specie risulta un approccio fondamentale al fine di analizzare i possibili meccanismi che ne permettono la coesistenza.

1.3 Le formiche mietitrici

Con il termine generico di formiche granivore, si raggruppano tutte quelle specie la cui dieta è composta per la quasi totalità da semi e/o da altre porzioni vegetali. In modo più specifico, il termine mietitrici è legato alla capacità delle operaie di arrampicarsi sulla vegetazione per asportarne porzioni commestibili grazie all'utilizzo delle mandibole come cesoie (Fig. 4). Le varie porzioni che le formiche mietitrici prelevano dalle piante o raccolgono al suolo prendono in letteratura il termine generico di semi (seeds), ma tale definizione include una gamma più ampia di risorse come semi, frutti, fiori, steli etc. (Hölldobler e Wilson, 1990). Utilizzeremo di seguito la stessa approssimazione riscontrata in letteratura, specificando ove richiesto la porzione di provenienza del frammento.

La sottofamiglia Myrmicinae, con al suo interno generi come *Messor*, *Veromessor*, *Pheidole* e *Pogonomyrmex*, racchiude la maggior parte di tali specie. Componenti principali della mirmecofauna di ambienti aridi e semi-aridi, la loro distribuzione si estende dal Nuovo al Vecchio Mondo (Carroll e Janzen, 1973; Hölldobler e Wilson, 1990). Insieme a specie strettamente granivore, come *Messor* (= *Veromessor*) *pergadei* presente nelle zone desertiche del nord America, se ne riscontrano altre, come *Atopomyrmex* *mocquerysi* diffusa in Africa, che utilizzano occasionalmente questa risorsa.

Bisogna considerare che i semi hanno un elevato valore nutrizionale, sia in lipidi che in azoto, ed il loro potere nutritivo può essere paragonabile a quello di una preda animale, come ad esempio un insetto (Kelrick *et al.*, 1986; Pizo e Oliveira, 2000; Kay, 2002).



Figura 4. Operaie mietitrici impegnate nell'attività di foraggiamento. Le mandibole vengono utilizzate da queste come cesoie per staccare dalle piante porzioni di interesse alimentare che verranno successivamente trasportate all'interno della colonia d'appartenenza per essere consumate.

In generale esiste una preferenza delle specie granivore verso quei semi presenti con maggiore abbondanza nell'ambiente, poiché in termini di costi/benefici l'investimento energetico impiegato per la raccolta di questi è basso (Davidson, 1980; Crist e MacMahon, 1992; Wilby e Schachak, 2000). In alcuni casi, però, alcune caratteristiche dei semi come forma, dimensioni e/o peso, ne possono promuovere un utilizzo preferenziale da parte delle specie (Pulliam e Brand, 1975; Baroni-Urbani, 1992; Andersen *et al.*, 2000; Detrain e Pasteels, 2000; Willott *et al.*, 2000; Azcárate *et al.*, 2005).

Per ciò che concerne le modalità di foraggiamento delle formiche mietitrici, si osserva sia il foraggiamento solitario che il reclutamento di massa. Nel primo caso, le operaie compiono delle esplorazioni nell'ambiente alla

ricerca del cibo senza avvalersi della collaborazione di nessuna compagna di nido. Nel secondo invece, le operaie sfruttano risorse stabili nel tempo avvalendosi dello sforzo contemporaneo di molteplici operaie che si muovono lungo le cosiddette "piste di foraggiamento". Il reclutamento e la mobilitazione delle compagne, nonché l'organizzazione delle colonne di foraggiamento, avviene tramite l'utilizzo di feromoni di traccia generalmente emessi dalla ghiandola di Dufour o dalla ghiandola del veleno (Grasso *et al.*, 1998, 1999). A volte le due strategie di foraggiamento (individuale o di gruppo) possono alternarsi all'interno della stessa colonia in accordo con il fabbisogno energetico di questa e allo sforzo di foraggiamento richiesto (Hölldobler e Wilson, 1990; Fernández-Escudero e Tinaut, 1998). In diverse specie l'attività di foraggiamento delle operaie risulta strettamente legata alla temperatura (Cerdá *et al.*, 1998a).

1.4 Scopi della ricerca

Poiché, come vedremo meglio nel capitolo 3, le due specie di formiche mietitrici prese in esame, *M. wasmanni* (Krausse, 1909) e *M. minor* (André, 1881), condividono una serie di caratteristiche comuni tra cui lo spazio, lo scopo di questa ricerca è quello di evidenziare differenze comportamentali in grado di promuoverne una coesistenza stabile.

A tal proposito, le specie sono state caratterizzate in base alla loro posizione lungo i tre principali assi di nicchia: spaziale, trofica e temporale. La presenza delle due specie in simpatria quindi, presuppone l'esistenza di uno shift di nicchia. Allo scopo di caratterizzare questo shift, abbiamo indagato in dettaglio gli aspetti fondamentali che rendono possibile la coesistenza tra le due specie:

- Nell'ambito della nicchia spaziale: la divisione dello spazio utilizzato dalle colonie delle due specie sia per la fondazione del nido sia per lo svolgimento dell'attività di foraggiamento.

- Nell'ambito della nicchia trofica: l'utilizzo da parte delle operaie delle due specie di risorse alimentari che differiscono sia qualitativamente che quantitativamente.
- Nell'ambito della nicchia temporale: l'utilizzo da parte delle operaie delle due specie di finestre orarie differenti al fine di limitare la possibilità di dispendi energetici dovuti alla competizione diretta per l'accesso alle risorse.

CAPITOLO 2. AREA di STUDIO



La Tenuta Presidenziale di Castelporziano è stata dichiarata Riserva Naturale Statale nel 1999. Situata alla periferia sud-ovest di Roma, la Tenuta si estende per circa 6200 ettari dalla costa verso l'interno raggiungendo un'altitudine massima di circa 80 m sul livello del mare (Fig. 5). Insieme alla pineta di Castelfusano costituisce una testimonianza dell'ambiente costiero che in passato caratterizzava l'Italia centrale e le sponde del fiume Tevere (Pignatti *et al.*, 2001). Il clima è di tipo mesomediterraneo, con temperature medie che variano dai 4° C, nei mesi di gennaio e febbraio, ai 30° C di luglio ed agosto. Le precipitazioni annue vanno dai 128,8 mm in ottobre e novembre ai 12,2 mm in luglio. Il terreno è prevalentemente sabbioso e di natura alluvionale con dune di antica e recente formazione (Pinzari *et al.*, 2001). Dal punto di vista naturalistico l'importanza dell'area risiede nella varietà di ambienti che essa ospita al suo interno, come la tipica macchia mediterranea ed i boschi di latifoglie caducifogli e sempreverdi. Il fatto che le specie botaniche presenti al suo interno contino all'incirca il 19% di tutte quelle censite sul territorio nazionale è un indice della ricchezza naturalistica di questo sito. Anche un recente studio, condotto dal nostro gruppo di ricerca all'interno di ambienti rappresentativi della varietà ambientale di quest'area, ha messo in evidenza come la mirmecofauna sia ampiamente rappresentata rispetto alla scala territoriale nazionale. Sono presenti infatti in Tenuta, secondo un interessante parallelo con le piante, circa il 20% delle specie di formiche italiane (Castracani *et al.*, 2008).

Un altro ecosistema caratteristico della Tenuta è rappresentato dalle aree aperte adibite a zone di pascolo e alla coltivazione del foraggio per il bestiame. Le specie botaniche prevalenti in queste aree sono *Dasypyrum villosum* (Poaceae) e *Vulpia ligustica* (Poaceae) ed una varietà di altre associazioni vegetali caratteristiche di ambienti aridi e semi-aridi, sottoposti al pascolo e allo sfruttamento da parte dell'uomo (Fanelli, 1998). In alcuni casi questi ambienti sono direttamente sottoposti alla coltivazione di specie, quali *Medicago ssp.* o *Trifolium ssp.*, utilizzate come foraggio per il bestiame.

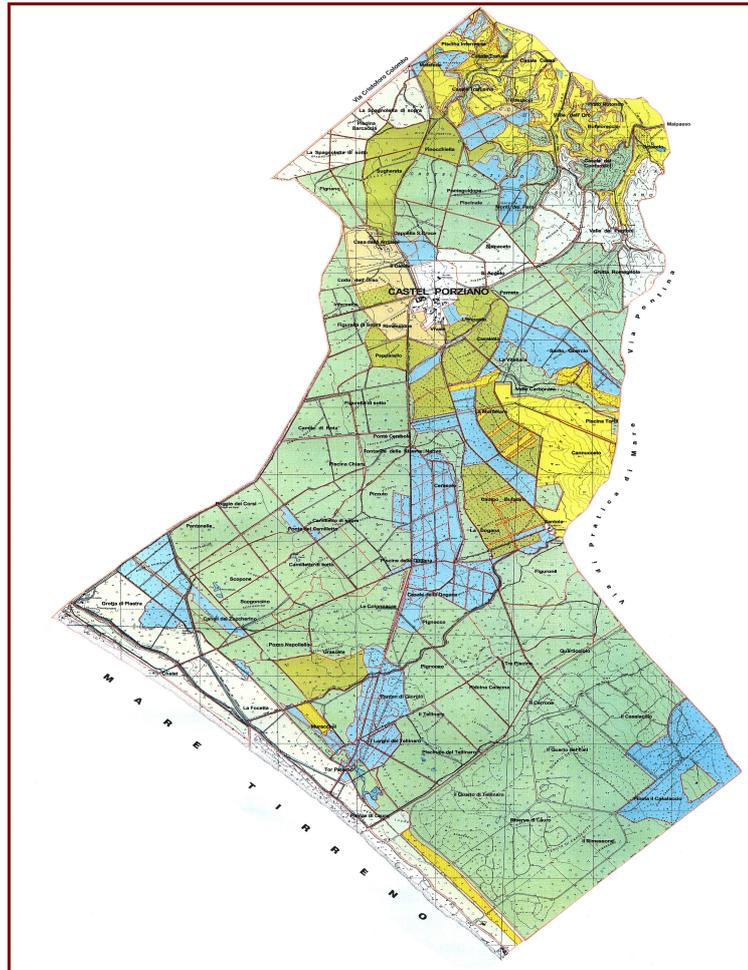


Figura 5. Cartina digitalizzata della Tenuta di Castelporziano. I diversi colori stanno ad indicare la varietà degli ambienti botanici che la Tenuta ospita al suo interno.

CAPITOLO 3. Le due SPECIE



3.1 Introduzione

Le due specie di formiche mietitrici da noi studiate, *M. wasmanni* e *M. minor* (Fig. 6), trovano all'interno delle aree coltivate della Tenuta di Castelporziano un habitat ottimale dove nidificare (Fig. 7). Per tale motivo, il nostro lavoro si è concentrato su una di queste aree dal toponimo "Coltivati nord" (Fig. 8).



Figura 6. Operaia di *M. wasmanni* e *M. minor* durante il trasporto di un frammento vegetale al nido d'appartenenza.



Figura 7. Particolare dell'area d'ingresso ad un nido della specie *M. minor* (a sinistra) e *M. wasmanni* (a destra).



Figura 8. Visione dell'area dei "Coltivati nord" durante il mese di agosto. Le specie erbacee caratteristiche delle aree aperte sono in questo periodo dell'anno al termine del loro ciclo vitale annuale. Come testimonianza di questo, al suolo sono presenti i semi che vengono raccolti attivamente dalle due specie in questione.

L'alto grado di somiglianza morfologica e funzionale tra le specie fa sì che queste condividano una serie di tratti comportamentali. Lo sfruttamento, ad esempio, di un sito di alimentazione avviene tramite reclutamento di massa in seguito alla formazione di piste di foraggiamento di lunghezza e ramificazioni variabili (Reyes-López e Fernández-Haeger, 1999; Willott *et al.*, 2000; Reyes-López e Fernández-Haeger, 2001; Azcárate *et al.*, 2005). Le piste, "trunk trails", sono dei solchi lasciati al suolo dal continuo passaggio delle operaie; queste provvedono ulteriormente a mantenerle libere, asportando eventuali ostacoli, e alla deposizione della sostanza di traccia dalla ghiandola di Dufour (Grasso *et al.*, 1999). Questa rappresenta per le foraggiatrici un input a percorrere la pista fino al suo termine, per poi disperdersi alla ricerca del cibo nell'area circostante, ventaglio di foraggiamento o "fan" (Brown e Gordon, 2000) (Fig. 9, 10 e 11).

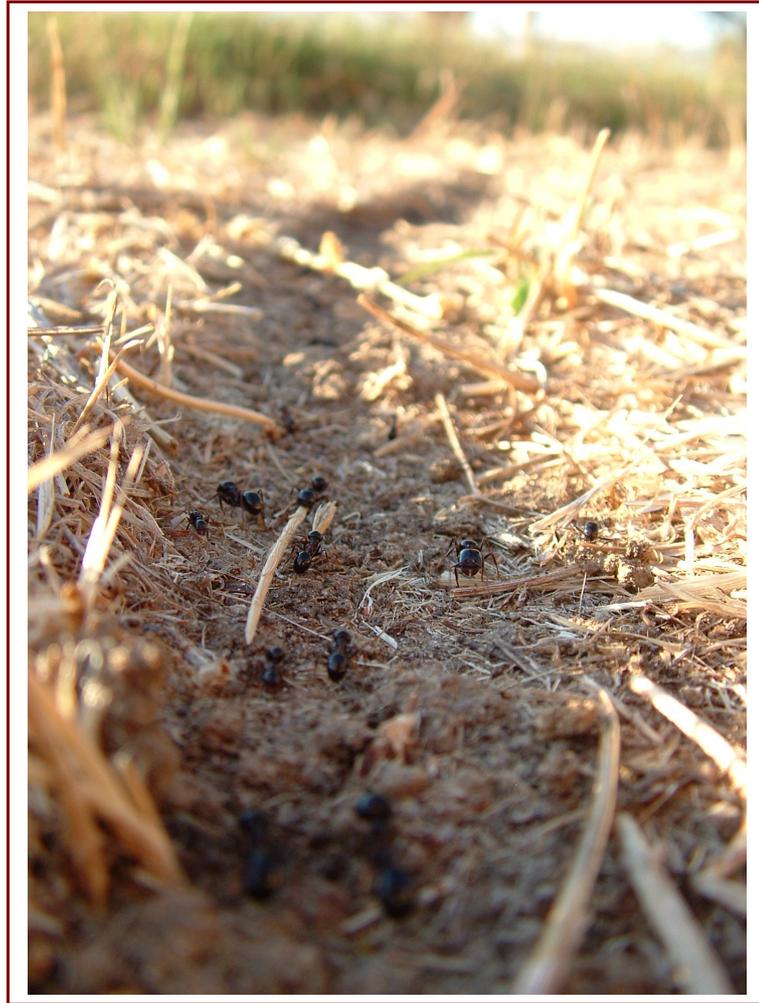


Figura 9. Particolare di una pista di foraggiamento di una colonia di *M. wasmanni*.

Il trasporto al nido dei frammenti vegetali viene effettuato, sempre lungo le piste, generalmente da operaie singole, ma per quei semi le cui dimensioni eccedono un certo range dimensionale si può occasionalmente osservare il fenomeno del “co-trasporto”, la collaborazione cioè tra un gruppo di queste nel sollevare e trascinare il frammento verso la colonia d'appartenenza (Fig. 12) (Traniello, 1987). Il trasferimento cooperativo del cibo al nido può inoltre portare alla formazione delle cosiddette “catene di trasporto”. Questa strategia, volta a incrementare l'efficienza di foraggiamento di una colonia, ad esempio riducendo i tempi richiesti per coprire la distanza tra la fonte trofica e il nido, prevede una cooperazione sequenziale delle operaie. Il carico prelevato da queste presso i fan viene successivamente abbandonato lungo la pista per

poi essere nuovamente raccolto da altre foraggiatrici che completeranno il tratto mancante fino al nido (Reyes-López e Fernández-Haeger, 1999).

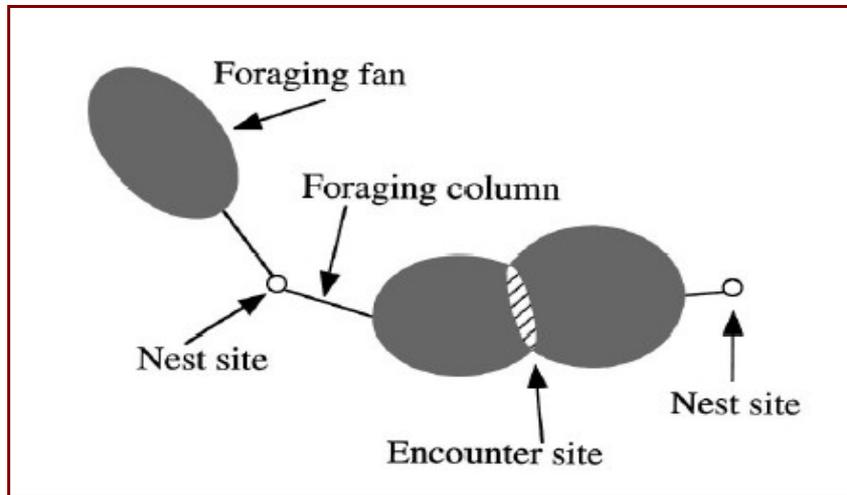


Figura 10. Schema grafico per riassumere la modalità di foraggiamento adottata dalle specie di formiche che effettuano il reclutamento di massa. In figura è inoltre evidenziata una zona di contatto (Encounter site) tra le aree di foraggiamento (Foraging fan) di due differenti colonie (da: Brown e Gordon, 2000).



Figura 11. Particolare di un fan frequentato dalle operaie di *M. minor*.



Figura 12. Trasporto di un frammento vegetale da parte di una singola operaia di *M. wasmanni* (sopra) e fenomeno del co-trasporto (sotto), nell'ambito della stessa specie, per eccesso di dimensioni della risorsa, in un esperimento con esche artificiali.

Durante i mesi in cui l'attività delle colonie si svolge a pieno regime e gli sforzi sono concentrati soprattutto per la raccolta delle risorse trofiche da

investire nella produzione di reali e di nuove operaie, le due specie mostrano di condividere un'ulteriore caratteristica, un'attività bi-modale legata alla temperatura (Fig. 13) (Cerdá *et al.*, 1997). Sin dalle prime ore del mattino, subito dopo il sorgere del sole, le operaie cominciano a muoversi lungo le piste per raggiungere le aree di interesse alimentare. L'attività, definita come il totale delle operaie impiegate in mansioni esterne al nido, tende a crescere con il progressivo incremento della temperatura al suolo, per poi arrestarsi quando questa raggiunge il cosiddetto "limite termico letale" e le operaie fanno ritorno in massa al nido che viene in tal modo sigillato e isolato dall'ambiente esterno (O'Neill e Kemp, 1990; Cerdá *et al.*, 1998a, b). Passate le ore più calde della giornata all'interno della colonia, le operaie ne fuoriescono solo a tardo pomeriggio, quando le temperature hanno subito un progressivo decremento. Un intero capitolo sarà successivamente dedicato a tale argomento.

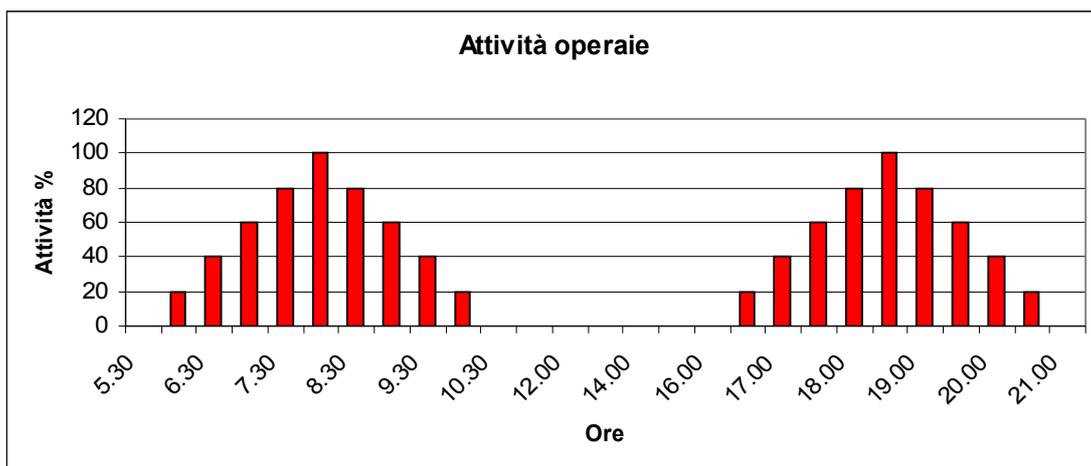


Figura 13. Esempio teorico dell'attività bi-modale che caratterizza le due specie. Come si può notare dal grafico il foraggiamento si interrompe durante le ore più calde della giornata per eccesso termico.

3.2 Morfologia

3.2.1 Aspetti generali

Le dimensioni corporee degli individui rappresentano una limitazione alla quantità e qualità dei compiti che questi possono svolgere (Hölldobler e Wilson, 1990). Nelle formiche, la produzione di operaie di differenti forme e/o dimensioni è un fenomeno ben documentato che prende il nome di "polimorfismo" (Fig. 14) (Wilson, 1953; Oster e Wilson, 1978; Heredia e Detrain, 2000).



Figura 14. Insieme di operaie omo-coloniali appartenenti alla specie *M. wasmanni*. È possibile notare all'interno di questo piccolo gruppo la presenza di individui che differiscono nelle proprie dimensioni, seguendo un polimorfismo di tipo continuo.

Nei casi in cui il polimorfismo è stato descritto, si è osservato come questo sia invariabilmente legato all'attitudine delle operaie di taglie differenti a svolgere compiti differenti ("Division of labour" e "Caste specialization") (Baroni-Urbani, 1998; Retana e Cerdá, 1994; Gordon, 1996; Traniello e Rosengaus, 1997; Ratnieks e Anderson, 1999; Anderson *et al.*, 2002; Sanders e Gordon, 2002; Kay e Rissing, 2005; Billick e Carter, 2007). All'aumentare delle dimensioni complessive dei singoli individui non sempre si assiste ad una crescita proporzionale delle differenti porzioni del corpo; si parla in tal caso di accrescimento allometrico.

Wilson (1953), descrisse la tipologia di accrescimento delle operaie di una specie introducendo una semplice formula matematica:

$$y = bx^a$$

dove i termini x e y rappresentano due parti del corpo di un individuo, come ad esempio capo e femore. La distribuzione dei punti di intersezione tra le variabili considerate porta, su un doppio piano logaritmico, ad una linea retta di equazione:

$$\log(y) = \log(b) + (a) \log(x)$$

Il coefficiente angolare della retta (a) viene definito "costante allometrica" e la sua pendenza è data dal grado di divergenza delle variabili x e y considerate. All'aumentare della dimensione totale degli individui, se a è pari a 1, capo e femore crescono in modo proporzionale e si parla di "accrescimento isometrico". Quando invece il valore della costante allometrica si discosta significativamente da un valore unitario, individui di taglia differente saranno caratterizzati da parti del corpo che sono cresciute in modo non proporzionale (accrescimento allometrico) (Fig. 15).

Un esempio marcato di tale fenomeno è fornito dalle formiche legionarie africane del genere *Dorylus*, in questo gruppo di specie il gigantismo del capo è tanto marcato da poter far distinguere una casta fittizia, definita come "soldati", non più dedita al foraggiamento, ma unicamente dedita alla difesa della colonia (Fig. 16)

Il polimorfismo è inoltre considerato un adattamento volto ad ampliare l'utilizzo che le specie fanno delle risorse trofiche, espandendo lo spettro d'ampiezza della dieta. La presenza di una relazione positiva tra le dimensioni delle operaie e quella dei carichi che esse trasportano al nido o "size-matching" è un esempio di come le specie possano incrementare l'efficienza di foraggiamento di una colonia tramite la produzione di individui di dimensioni differenti (Fig. 17) (Davidson, 1978; Rissing e Pollock, 1984; Traniello e Beshers, 1991; López e Haeger, 1999).

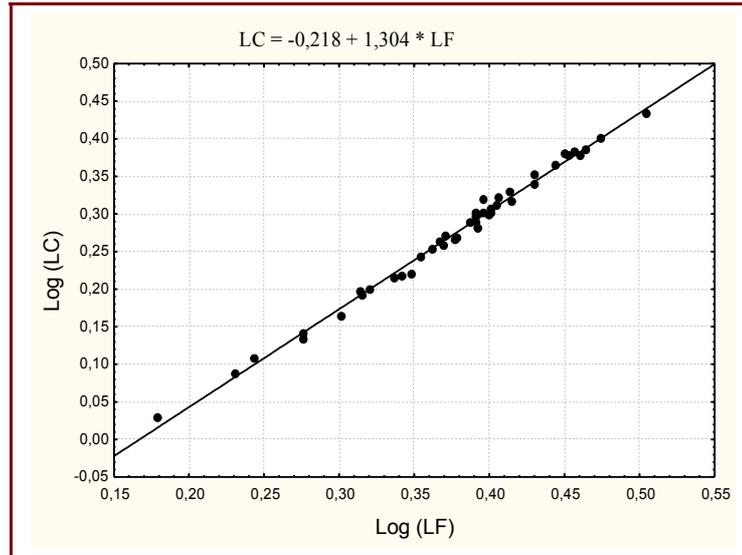


Figura 15. Esempio di retta di regressione tra la larghezza del capo (LC) e la lunghezza del femore del terzo paio posteriore destro di zampe. Il coefficiente angolare della retta (α), significativamente maggiore al valore atteso pari a 1 per una tipologia di accrescimento isometrico, indica come le parti scelte del corpo delle operaie crescano in modo non proporzionale all'aumentare delle dimensioni totali dell'individuo (allometria).



Figura 16. Esempio di "soldato" del genere *Dorylus*, in difesa della colonna di operaie in spostamento.



Figura 17. Particolare di due operaie appartenenti alla specie *M. wasmanni* durante il trasporto del cibo alla colonia d'appartenenza. Si può notare come ad una differente taglia delle operaie corrisponda un carico proporzionale secondo il fenomeno del size-matching.

La descrizione delle caratteristiche morfologiche delle due specie, tipologia di accrescimento e fenomeno del size-matching, ha rappresentato il primo step di indagine della nostra ricerca (2006). Tale caratterizzazione, come vedremo meglio in seguito, fornirà un importante base per la comprensione di altri aspetti legati allo shift di nicchia tra le due specie.

3.2.2 Materiali e Metodi

Al fine di descrivere la tipologia di accrescimento delle operaie e la presenza del fenomeno del size-matching, un campione di 50 foraggiatrici, comprensivo dei carichi che trasportavano al nido, è stato prelevato lungo le piste di foraggiamento da un totale di 4 colonie per specie. Le operaie raccolte sono state conservate singolarmente in etanolo al 95% e successivamente misurate. I due parametri morfologici presi in considerazione per caratterizzare la tipologia di accrescimento sono: la larghezza del capo (LC) alla distanza interoculare e la lunghezza del femore (LF) del terzo paio posteriore destro di zampe (Fig. 18).



Figura 18. Porzioni del corpo di un'operaia della specie *M. minor*, a sinistra il capo e a destra il terzo paio posteriore destro di zampe. Questi tratti morfologici sono stati utilizzati per caratterizzare la tipologia di accrescimento delle due specie e la presenza del fenomeno del size-matching.

Questi sono generalmente considerati indicativi delle dimensioni totali di un individuo così come delle sue abilità competitive e di foraggiamento (Hölldobler e Wilson, 1990; Kaspari e Weiser, 1999; Burd, 2000). Il t-test è stato utilizzato per valutare statisticamente il distacco del valore della costante allometrica da quello atteso pari a 1 per una tipologia di accrescimento isometrico (Breed, 2002).

I campioni alimentari trasportati al nido da ciascuna operaia sono stati invece posti in stufa per 24 ore alla temperatura costante di 60 °C e successivamente pesati (peso secco). Questa misurazione è genericamente considerata indicativa delle dimensioni dei frammenti, poiché indipendente dalla morfologia di questi (Powell e Franks, 2006). La presenza di una correlazione positiva tra il peso secco dei semi e le dimensioni delle operaie che li trasportavano al nido è indicativa del fenomeno del size-matching. La variabile morfologica utilizzata a tal proposito è nuovamente la larghezza del capo delle foraggiatrici. Il t-test è stato nuovamente utilizzato per valutare la significatività della correlazione tra le due variabili considerate.

3.2.3 Risultati

Le operaie appartenenti al totale di 8 nidi delle due specie sono caratterizzate invariabilmente da una tipologia di accrescimento allometrico. In tutti i casi infatti, la pendenza delle rette di regressione è risultata essere significativamente superiore al valore atteso pari a 1 per una tipologia di accrescimento isometrico degli individui (Tab. 1). Operaie più grandi in dimensione assoluta possiedono quindi capsule cefaliche più larghe rispetto a quanto ci si potrebbe attendere dal confronto con foraggiatrici di taglia inferiore per una tipologia di accrescimento isometrico.

Nido	<i>M. wasmanni</i>			<i>M. minor</i>		
	a	t-test	p	a	t-test	p
1	1.30	17.67	< 0.001	1.25	10.50	< 0.001
2	1.29	14.16	< 0.001	1.20	9.90	< 0.001
3	1.38	15.34	< 0.001	1.16	6.20	< 0.001
4	1.36	26.72	< 0.001	1.14	4.10	< 0.001

Tabella 1. Livelli di significatività associati al t-test nel distaccamento del valore della costante allometrica a da quello atteso pari a 1 per una tipologia di accrescimento isometrico delle operaie.

Anche la correlazione tra il peso secco dei semi (mg) e la larghezza del capo delle foraggiatrici (mm) è risultata per tutti i nidi delle due specie significativa (Tab. 2). Le operaie quindi, secondo il fenomeno del size-matching, tendono a massimizzare l'apporto energetico dell'attività di foraggiamento raccogliendo semi proporzionali alle proprie dimensioni. A operaie più grandi corrispondono quindi frammenti alimentari più grandi.

Nido	<i>M. wasmanni</i>		<i>M. minor</i>	
	r^2	p	r^2	p
1	0.31	< 0.001	0.15	< 0.01
2	0.27	< 0.001	0.19	< 0.01
3	0.19	< 0.01	0.17	< 0.01
4	0.33	< 0.001	0.15	< 0.01

Tabella 2. Livelli di significatività associati al coefficiente di regressione (r^2) nella correlazione tra il peso secco dei semi e la larghezza del capo delle operaie delle due specie. Le foraggiatrici di tutti i nidi quindi mostrano di essere legate al fenomeno del size-matching.

3.2.4 Conclusioni

I risultati di questa indagine preliminare, effettuata durante il primo anno di campionamento (2006) e incentrata su alcuni aspetti inerenti la morfologia delle due specie, mostrano per la prima volta la presenza di un accrescimento allometrico per le operaie di *M. wasmanni* e *M. minor* (almeno per quelle interessate all'attività di foraggiamento). Nelle formiche, la presenza di questa tipologia di accrescimento porta alla produzione di operaie differenti morfologicamente che possono essere inserite all'interno di distinte "caste funzionali", solitamente soggette a differenti mansioni (Wilson, 1953; Oster e Wilson, 1978; Sudd e Franks, 1987; Hölldobler e Wilson, 1990; Baroni-Urbani, 1998; Billick e Carter, 2007). Anche la correlazione tra le dimensioni dei frammenti vegetali trasportati al nido e la larghezza del capo delle rispettive operaie mostra in entrambe le specie la presenza del fenomeno del size-matching (Traniello, 1989). Come suggerito da diversi Autori, questa potrebbe essere una prima indicazione del fatto che un "sistema di ottimizzazione di casta" interessa le due specie. Ad esempio, le colonie potrebbero massimizzare la propria fitness impiegando efficientemente operaie di differenti dimensioni in differenti attività sia esterne sia interne al nido (Oster e Wilson, 1978; Rissing e Pollock, 1984; Hölldobler e Wilson, 1990; Ratnieks e Anderson, 1999; Anderson *et al.*, 2002; Sanders e Gordon, 2002).

Le future ricerche che interessano questo campo si concentreranno proprio su tale aspetto, comprendere cioè se a differenti taglie/forme delle operaie

corrispondono differenti compiti "task" di queste volti a massimizzare il rapporto costi/benefici di una colonia.

CAPITOLO 4. La NICCHIA SPAZIALE



4.1 Introduzione

4.1.1 La distribuzione delle colonie

Uno degli stratagemmi adottati da organismi riuniti in nidi, come nel nostro caso, o più in generale da individui sessili per limitare gli effetti dovuti alla competizione per lo spazio e le risorse in esso contenute, è quello di aumentare le distanze che intercorrono tra i residenti. Clark e Evans (1954) proposero un modello per valutare la disposizione spaziale degli organismi sessili che prende il nome di "Nearest Neighbor Analysis (NNA)". Tale modello restituisce la misura, definita dall'indice di dispersione R , del grado con il quale la distribuzione delle colonie in un'area campione si discosta da una di tipo random.

Quando la distribuzione delle risorse nell'ambiente risulta non omogenea, è facile osservare una distribuzione spaziale delle colonie di tipo aggregato, con i vari nidi che si concentreranno ove le risorse sono più abbondanti. La stessa situazione è osservabile per quelle specie che possiedono peculiari strategie riproduttive come la formazione nelle formiche di colonie policliche, in cui l'unità funzionale, la colonia, è formata da più nidi satelliti distribuiti a breve distanza. Tale strategia riproduttiva è considerata un adattamento per monopolizzare porzioni più ampie di spazio e conseguenti risorse (Cerdá *et al.*, 2002). Quando invece la competizione tra i residenti è elevata, le colonie tendono ad incrementare le distanze che separano ciascuna entità funzionale, più le risorse sono limitate, maggiore sarà la distanza (Clark e Evans, 1954; Ryfi e Case, 1986; Knaden e Wehner, 2005).

Nel presente lavoro quindi, l'analisi della distribuzione delle colonie mediante l'applicazione della NNA sarà utilizzata per comprendere se, per effetto della competizione a livello intra- ed inter-specifico, le colonie delle due specie adottano una distribuzione di tipo regolare (overdispersion).

4.1.2 Microhabitat

Uno shift nell'utilizzo dello spazio a disposizione può essere inoltre dovuto all'attitudine delle specie a frequentare microhabitat che differiscono nelle rispettive caratteristiche ambientali (Talbot, 1934; Dunson e Travis, 1991; Johnson, 1992, 2000a; Fisher, 1997). Questo può verificarsi sia a livello dei siti di nidificazione, sia delle aree di foraggiamento frequentate (Knaden e Wehner, 2005).

Per quanto concerne i primi, in varie specie di formiche è stata registrata una determinata preferenza verso alcuni tipi di suolo rispetto ad altri. Ciò è dovuto a una combinazione di caratteristiche come la facilità a scavare il terreno o la capacità del suolo a trattenere l'acqua (Johnson, 1998, 2000b). Questa preferenza potrebbe già essere espressa durante le fasi iniziali della fondazione di una colonia, quando regine appena accoppiate selezionano il sito in cui nidificare (Wagner *et al.*, 2004). Inoltre, l'attività delle specie che costruiscono il proprio nido al suolo può provocare un'alterazione nelle caratteristiche chimico-fisiche di questo (Culver e Beattie, 1983; Laundré, 1990; Wagner *et al.*, 1997, 2004; Boulton *et al.*, 2003; Boulton e Amberman, 2006). Di conseguenza, eventuali differenze nelle caratteristiche del microhabitat di nidificazione tra due o più specie potrebbero essere il risultato di due distinti processi:

- Scelta da parte delle regine neo-fecondate di siti di nidificazione differenti.
- Differente attitudine delle specie a modificare il microhabitat in cui si sono insediate le colonie.

Anche nel caso delle aree di foraggiamento, specie coesistenti possono manifestare una preferenza, in termini di probabilità di far ritorno ripetutamente ad uno stesso sito, verso alcune aree anziché altre. Tale preferenza potrebbe rispecchiare la necessità delle specie a foraggiare in porzioni dell'ambiente che differiscono nelle caratteristiche del suolo, così come nella fitocenosi presente (Bestelmeyer e Schooley, 1999; Wang *et al.*, 2001; Ribas *et al.*, 2003; Lassau e Hochuli, 2004; Boulton *et al.*, 2005; Ríos-Casanova *et al.*, 2006).

Gli obiettivi di questa parte della ricerca riguardante lo studio del microhabitat sono quindi:

- Comprendere se i nidi delle due specie sono situati in siti che differiscono per le caratteristiche del microhabitat.
- Comprendere se eventuali differenze sono da imputare alla differente attitudine delle colonie delle due specie a modificare il microhabitat di nidificazione.
- Comprendere se lo shift spaziale tra le nicchie occupate dalle due specie è facilitato dalla frequentazione di aree di foraggiamento che differiscono per le caratteristiche ambientali.

Per rispondere ai tre punti precedenti ci siamo avvalsi dell'applicazione del "Modello a bioindicazione di Ellenberg" (Ellenberg, 1979). Tale modello fornisce una descrizione dell'ambiente considerato tramite la determinazione dei valori associati a una serie di indicatori ambientali (pH, temperatura, umidità, azoto, luce e continentalità del clima), i cosiddetti indicatori di Ellenberg. Questi rappresentano in altre parole degli indicatori dello stato dell'ecosistema, in modo analogo a come la temperatura è una variabile che indica lo stato termodinamico di un sistema fisico, per esempio di un gas.

Dal rilevamento della flora è possibile ricavare indicazioni sull'habitat, senza ricorrere a misure fisico-chimiche dirette. In linea di massima c'è una buona corrispondenza tra misurazioni fisico-chimiche e indicatori di Ellenberg di un dato habitat o di un'associazione vegetazionale; tuttavia in alcuni casi possono esservi delle discordanze. I limiti e l'efficacia di questo modello sono stati ampiamente discussi in numerosi studi che mostrano una buona corrispondenza tra indicatori e variabili ambientali (Böcker *et al.*, 1983; Schaffer e Sykora, 2000; Ewald, 2003; Schmidtlein e Ewald, 2003; Southall *et al.*, 2004; Kaiser e Käding, 2005). Dal Centro-Europa, il modello di Ellenberg è stato esteso alla Gran Bretagna (Hill *et al.*, 2000), alla Polonia (Zarzycky, 1984), all'Ungheria (Borhidi, 1995), e all'Italia. Per estendere il modello di Ellenberg alla flora italiana, Pignatti e collaboratori hanno preparato un data-base che ha richiesto un lungo arco di tempo per raccogliere una gran quantità di misure ambientali (Pignatti *et al.*, 2001; Pignatti *et al.*, 2005).

4.1.3 Territori di foraggiamento

Le strategie adottate dalle specie per usufruire dello spazio possono portare alla formazione di territori assoluti o spazio-temporali. Nel primo caso, le specie difendono costantemente lo spazio conquistato mediante l'aggressione diretta o ritualizzata di eventuali intrusi; nel secondo, la difesa attiva dello spazio conquistato è limitata a un ristretto periodo di tempo (Hölldobler e Wilson, 1990; Fernández-Escudero e Tinaut, 1998; Tanner, 2008).

Le dimensioni di un territorio possono dipendere da diverse variabili come: la distanza del confine dal centro d'azione della colonia, la distribuzione delle risorse, le abilità competitive dei residenti o in un'ottica energetica, dal rapporto tra costi/benefici cui la specie deve far fronte per monopolizzare un'area (Gordon, 1995; Tschinkel *et al.*, 1995; Brown e Gordon, 2000; Adams e Tschinkel, 2001; Adams, 2003; Adler e Gordon, 2003). A tal proposito sono stati sviluppati diversi modelli volti a predire la forma e la dimensione dei territori, tramite ad esempio la previsione della posizione dei confini tra colonie limitrofe o la quantificazione delle abilità competitive dei residenti (Adams, 1998; Stamps e Krishnan, 2001; Adler e Gordon, 2003; Both e Visser, 2003; Morrell e Kokko, 2003, 2005).

Come visto in precedenza, le due specie hanno un sistema di foraggiamento tramite reclutamento di massa che prevede lo spostamento delle operaie lungo le cosiddette piste di foraggiamento. Queste rappresentano un valido sistema in grado di facilitare l'orientamento delle operaie su lunghe distanze e lo sfruttamento di risorse temporalmente stabili (Detrain *et al.*, 2001). Ugualmente, la costruzione di tali strutture garantisce una migliore partizione dello spazio disponibile, veicolando la grande massa di foraggiatrici provenienti da colonie differenti verso differenti direzioni (López *et al.*, 1994; Brown e Gordon, 2000; Stamps e Krishnan, 2001). In natura infatti, l'incontro tra piste provenienti da colonie diverse, sia a livello intra- che interspecifico, è un evento che porta ad aspre dispute tra le operaie, che proseguono fino quando le piste non tornano a dirigersi verso aree differenti (Hölldobler, 1974; Acosta *et al.*, 1995).

Lo studio dei territori di foraggiamento, quindi dell'area monopolizzata a livello giornaliero da ciascuna colonia ai fini alimentari, avrà come obiettivo quello di comprendere se esiste una partizione dello spazio tra le colonie delle due specie considerate. In altri termini ciò a cui intendiamo rispondere è se le colonie formino territori assoluti o spazio-temporali sia a livello giornaliero, sia stagionale. Per far ciò utilizzeremo il modello dell' "Asymmetrical Weighted Overlap Values" (Smith e Dobson, 1994). La sua applicazione richiede la mappatura delle aree di foraggiamento, costituite dall'insieme delle piste e dei fan, frequentate dalle colonie delle due specie nel corso della stagione d'attività di questi animali.

4.2 Materiali e Metodi

All'inizio del secondo anno di campionamento (Marzo 2007), un'area scelta in modo casuale di estensione pari a 900 m², un quadrato di 30 m di lato, è stata delimitata all'interno dei Coltivati nord (Fig. 19). Il quadrato a sua volta è stato suddiviso, mediante l'utilizzo di spago bianco e picchetti, in un sistema a griglia costituito da 900 riquadri, ciascuno delle dimensioni di 1 m², che da qui in avanti chiameremo "plot". Tramite accurata ispezione visiva dei diversi plot abbiamo segnato la presenza all'interno della griglia di 15 colonie per la specie *M. wasmanni* e 18 per la specie *M. minor*. Mentre quelle della prima potevano occupare più di un riquadro causa la dimensione dei nidi, quelle della seconda sono sempre rientrate all'interno di un singolo plot (Fig. 19). In tutti i casi si trattava di colonie mature (vari anni di età) vista la dimensione del "mound" esterno e della entità della attività di foraggiamento registrata nel corso dello studio.

4.2.1 La distribuzione delle colonie

Per l'applicazione della "Nearest Neighbor Analysis" (Clark e Evans, 1954) è sufficiente misurare la distanza che separa ciascuna colonia da quella più prossima, limitatamente all'area interessata. Tali misurazioni possono essere

effettuate sia a livello intra- che inter-specifico, prendendo in esame cioè tutti i nidi delle singole specie (intra-) oppure considerando questi come facenti tutti parte della stessa entità o specie.

L'indice di dispersione R è dato dal rapporto tra una misurazione osservata (r_{oss}), ed una attesa (r_{att}) per una distribuzione delle colonie di tipo casuale (random). Il valore di r_{oss} è fornito dalla media delle distanze che separano ciascuna colonia da quella più prossima. Quando tale rapporto fornisce un risultato significativamente superiore al valore di 1, la distribuzione delle colonie risulta regolare (overdispersed), mentre per valori inferiori all'unità la distribuzione risulta aggregata (clumped). Infine, una distribuzione di tipo casuale (random) si riscontra, per valori di R non differenti da 1, quando la posizione di ciascun nido è indipendente da quella di tutti gli altri (Clark e Evans, 1954; Pielou, 1960; Warburg e Steinberger, 1997). L'intervallo in cui è compreso l'indice R è pari a: $0 \leq R \leq 2.15$.

L'applicazione del modello della NNA ha richiesto l'introduzione della correzione proposta da Donnelly (1978) per un numero totale di colonie all'interno dell'area censita inferiore alle 100 unità (33 colonie totali nel nostro caso) e per limitare il cosiddetto "effetto margine", ossia il disturbo introdotto da quelle colonie che trovandosi al margine della griglia potrebbero avere nelle proprie vicinanze nidi esterni all'area campione, non inclusi nell'analisi.

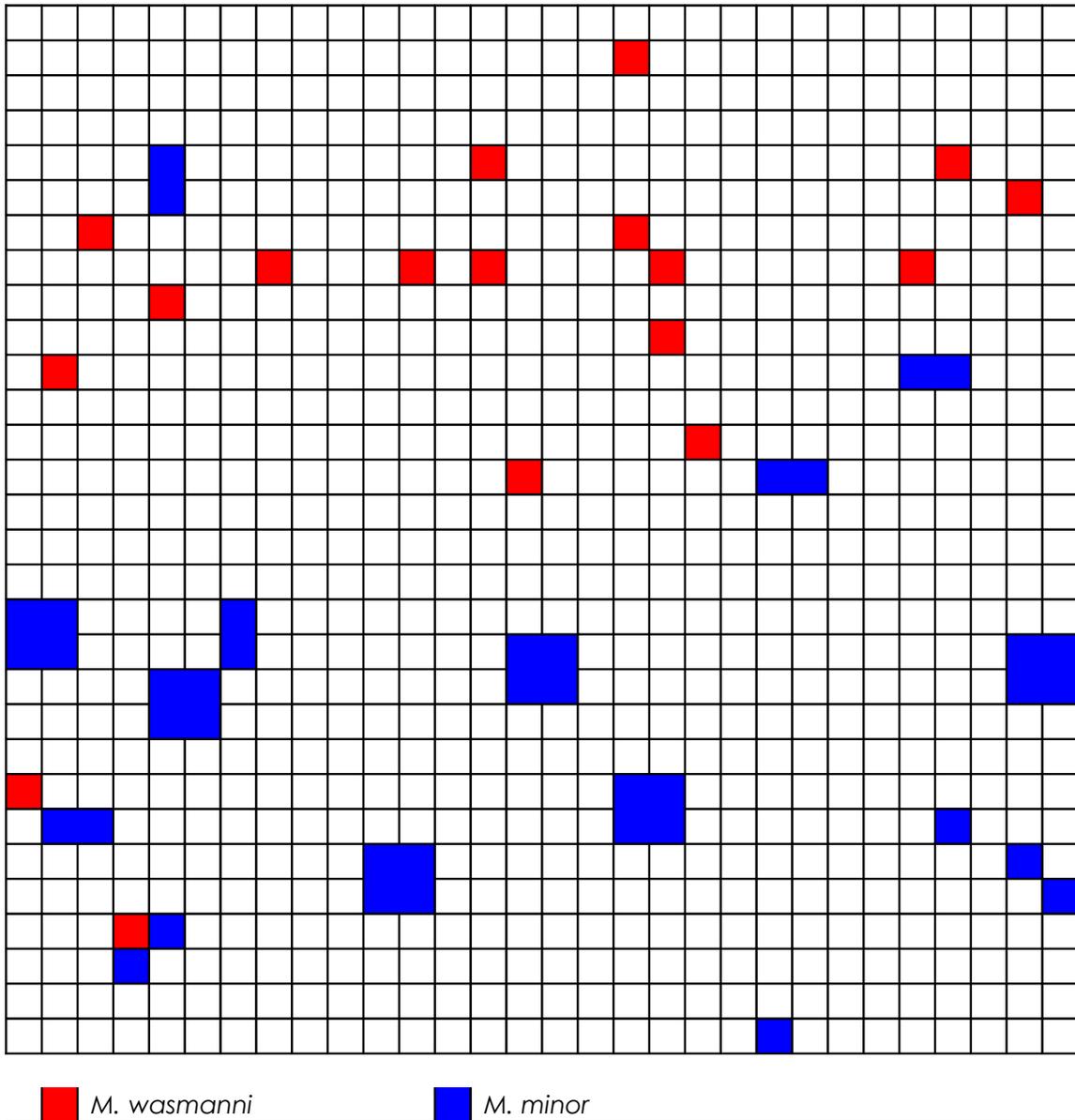


Figura 19. Distribuzione delle colonie di *M. wasmanni* (rosso) e *M. minor* (blu) all'interno della griglia.

4.2.2 Microhabitat

La caratterizzazione del microhabitat associato ai siti di nidificazione e alle aree di foraggiamento frequentate dalle due specie si è resa possibile grazie all'impiego del "Modello a bio-indicazione di Ellenberg (MBE) (Ellenberg, 1979). Questo richiede per ciascuna area censita il rilievo della comunità botanica presente, caratterizzata in termini di diversità di specie e abbondanza

(copertura percentuale) di ciascuna pianta. Ad ogni specie il modello attribuisce un valore, denominato "Valore di bioindicazione di Ellenberg (VBE)", a una serie di parametri ambientali (indicatori di Ellenberg): pH, temperatura, umidità, azoto, luce e continentalità del clima. Nel presente studio, vista la piccola scala di osservazione, l'ultimo parametro è stato escluso dall'analisi poiché non avrebbe fornito delle variazioni sufficientemente sensibili dei suoi valori. Per ciascun plot al quale è stato applicato il modello, questo restituisce la media pesata di ogni valore di bioindicazione, calcolato sulla base della seguente formula:

$$\sum (i * x_i) / \sum x_i$$

dove il valore di x_i è dato dalla copertura percentuale della pianta nel plot considerato e quello di i dal rispettivo valore di bioindicazione definito da Ellenberg.

Il modello è stato applicato a un totale di 227 plot interni alla griglia che corrispondono ai riquadri occupati dalle 33 colonie appartenenti alle due specie, ad un ugual numero di siti di controllo e ad un sub campione di aree di foraggiamento frequentate durante l'intera stagione di attività (148 plot).

Ciascuno rilievo va considerato come una replica indipendente di campionamento.

Per rispondere al primo obiettivo, se le due specie nidifichino in siti che differiscono per le caratteristiche complessive del microhabitat, i valori medi dei 5 indicatori di Ellenberg associati ai nidi di ciascuna specie sono stati confrontati mediante la Detrended Correspondence Analysis. Questa restituisce graficamente la distribuzione di una serie di punti, la posizione dei quali all'interno di un piano bidimensionale è definita dai valori degli indicatori di Ellenberg. Il fatto che i punti possano costituire sulla base delle singole specie degli insiemi più o meno disgiunti, non sovrapposti, viene testato mediante l'associato test statistico "R" (Clarke e Warwick, 1994). Per passare dalle caratteristiche complessive del microhabitat associato ai nidi delle due specie al peso dei singoli parametri di Ellenberg, è stata applicata l'analisi

multivariata della varianza (MANOVA). Con questa intendiamo evidenziare eventuali differenze nei valori medi degli indicatori tra le due specie.

Per comprendere il punto successivo, se l'attività delle operaie delle due specie associata alla costruzione e manutenzione del nido alteri in modo differente il microhabitat dei siti di nidificazione, sono stati effettuati dei confronti a coppie (t-test per dati indipendenti) tra i valori dei 5 indicatori di Ellenberg presso i nidi delle due specie e un numero pari di siti di controllo, che per definizione rappresentano delle aree distanti 3-4 metri dal centro del nido e non alterate dall'attività di questo (Whitford e DiMarco, 1995; Dean e Yeaton, 1993).

Infine, per comprendere se lo shift spaziale tra le nicchie occupate dalle due specie è facilitato dalla frequentazione di aree di foraggiamento che differiscono per le caratteristiche ambientali, il modello di Ellenberg è stato applicato ad un sub-campione dei fan frequentati dalle due specie durante l'intera stagione di campionamento (89 plot per *M. wasmanni* e 59 per *M. minor*). Data l'alta variabilità dei dati e lo sbilanciamento dei campioni, le medie degli indici di Ellenberg associati alle aree di foraggiamento frequentate dalle due specie saranno confrontate mediante statistica non-parametrica (Kolmogorov-Smirnov e Mann-Whitney U Test).

4.2.3 Territori di foraggiamento

Per comprendere se le due specie utilizzino territori assoluti o spazio-temporali, sia a livello giornaliero che stagionale, ci siamo avvalsi dell' "Asymmetrical weighted overlap values" (Smith e Dobson, 1994). I due Autori definirono il grado di overlap nell'utilizzo di una risorsa, in questo caso lo spazio racchiuso in ciascun plot, da parte di due specie grazie alla seguente formula:

Overlap = [utilizzo (in giorni) di tutti i plot che la specie 1 condivide con la specie 2 / [utilizzo (in giorni) di tutti i plot occupati dalla specie 1]

Il conteggio dei plot occupati dalle colonie nei diversi giorni di campionamento è stato possibile grazie all'ispezione visiva degli spostamenti

effettuati dalle operaie all'interno della griglia. Nello specifico, un plot veniva considerato come facente parte dell'area di foraggiamento giornaliera di una colonia se attraversato da una colonna di foraggiamento o interessato dalla presenza di un fan. Le 33 colonie presenti nella griglia sono state osservate per un totale di 10 giorni all'interno di ciascun mese di campionamento (maggio, luglio e ottobre), durante le ore mattutine quando l'attività delle colonie raggiungeva il suo picco. Per evitare di sottostimare l'area totale coperta dalle diverse colonie a livello giornaliero, ciascuna veniva seguita due volte nell'arco della mattinata. In tal modo, alla fine dell'anno di campionamento (2008) abbiamo ottenuto un totale di 30 mappe contenenti l'area di foraggiamento giornaliera occupata da ciascuna colonia (Fig. 20). Il protocollo seguito per la descrizione dei territori di foraggiamento rappresenta una modifica di quello introdotto da Brown e Gordon (2000) per la sola specie *Messor andrei*. Gli Autori considerarono l'area di foraggiamento giornaliera di una singola colonia come quella individuata unicamente dalla posizione dei fan, escludendo quindi quella delle piste. Con questa modifica il nostro scopo è quello di ottenere una visione più dettagliata dell'area totale monopolizzata dalle colonie nell'arco di una giornata.

Lo studio dei territori di foraggiamento ha inoltre previsto il confronto, mediante analisi della varianza (ANOVA) delle dimensioni medie delle aree giornaliere frequentate dalle due specie nei tre mesi di campionamento.

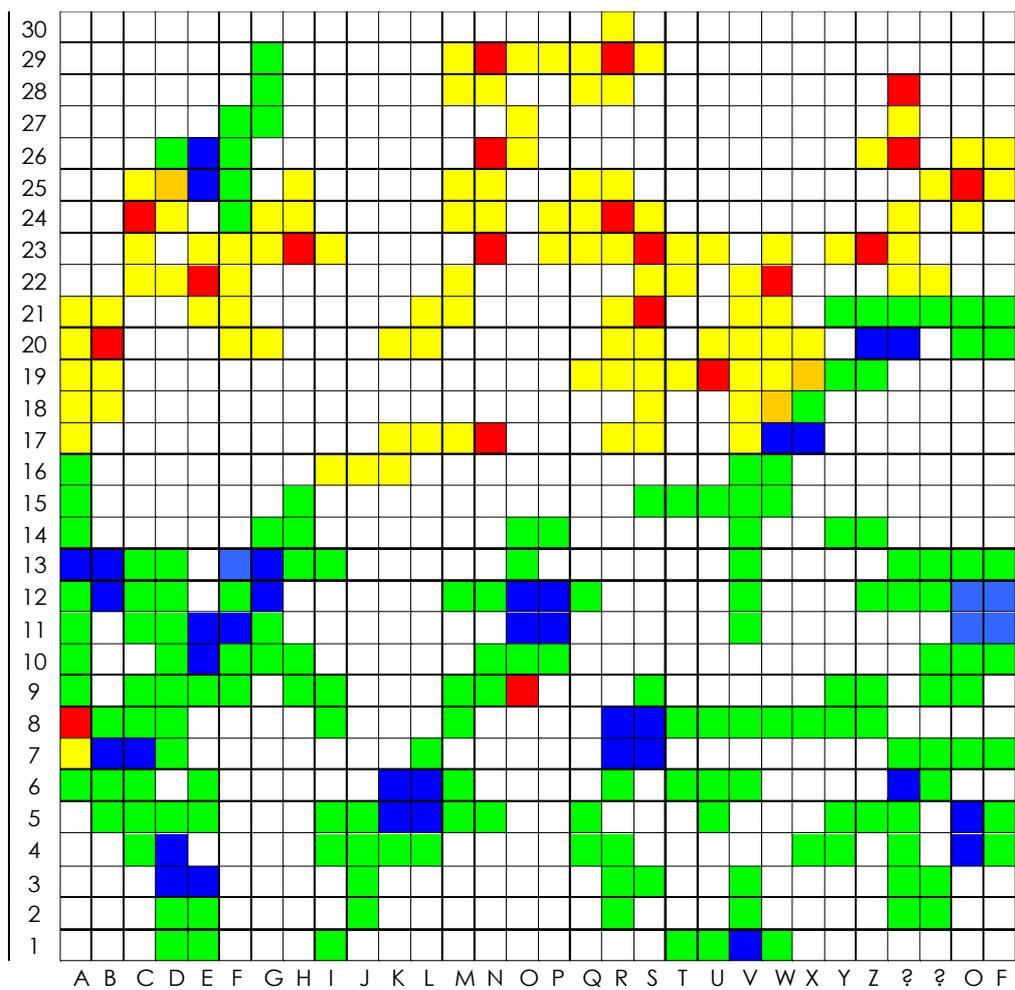


Figura 20. Esempio di mappa delle aree di foraggiamento giornaliero effettuata durante uno dei campionamenti in luglio. Nuovamente, in blu le colonie di *M. wasmanni* e in rosso quelle di *M. minor*. In verde e in giallo, la posizione dell'insieme dei fan e delle piste di foraggiamento appartenenti alle rispettive colonie. In arancione (caselle W18 e X19) overlap spaziale tra due colonie etero-specifiche.

4.3 Risultati

4.3.1 La distribuzione delle colonie

I valori dell'Indice di dispersione R relativi alla distribuzione spaziale delle colonie, sono stati calcolati sia a livello della singola specie, sia eliminando tale distinzione (Tab. 3). La significatività esprime il distacco del valore di R da quello atteso, pari a 1, per una distribuzione delle colonie di tipo random.

Il fatto che la distribuzione di un gruppo di soggetti appartenenti ad una specie, quando correlata con quella di un altro gruppo etero-specifico, esprima la tendenza verso l'incremento della distanza che separa i singoli individui per effetto della competizione, è una prima indicazione del fatto che essi scelgano di limitare la sovrapposizione delle proprie nicchie a favore della coesistenza; tutto ciò, relativo alla distribuzione spaziale delle colonie di entrambe le specie da noi studiate, è in accordo con quanto visto nel lavoro di Clark e Evans (1954).

Specie	R	p	Distribuzione
<i>M. wasmanni</i>	1.12	0.41	random
<i>M. minor</i>	0.86	0.26	random
Totale	1.18	0.049	overdispersed

Tabella 3. Distribuzione delle 33 colonie presenti all'interno dei Coltivati nord. Il valore di R associato alle colonie di entrambe le specie non risulta essere significativamente diverso da quello atteso pari a 1 per una distribuzione di tipo random. Solo quando la distribuzione delle colonie è considerata come indipendente dalla specie (Totale) i nidi si distribuiscono nello spazio in modo regolare.

4.3.2 Microhabitat

L'applicazione del modello di Ellenberg al totale di 227 plot interni alla griglia ha portato all'individuazione di 48 specie botaniche (Tab. 4).

La Detrended Correspondence Analysis (DCA. Fig. 21) mostra come i cerchietti a sfondo nero e a sfondo bianco, relativi rispettivamente alla specie *M. wasmanni* e *M. minor*, si distribuiscono nel piano formando due insiemi quasi completamente separati. Il test statistico R associato alla DCA ($R= 0.33$, $p < 0.01$) conferma il fatto che le due specie nidifichino in siti nel complesso differenti per le caratteristiche introdotte dagli indicatori di Ellenberg.

<i>Anagallis arvensis</i>	<i>Medicago arabica</i>
<i>Anthemis arvensis</i>	<i>Medicago hispida</i>
<i>Anthemis mixta</i>	<i>Ornithopus compressus</i>
<i>Bromus racemosum</i>	<i>Pallenis spinosa</i>
<i>Bunias erucago</i>	<i>Poa annua</i>
<i>Capsella rubella</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Polycarpon tetraphyllum</i>
<i>Cerastium glomeratum</i>	<i>Raphanus raphanistrum</i>
<i>Cerastium ligusticum</i>	<i>Rumex acetosella</i>
<i>Coleostephus myconis</i>	<i>Rumex pulcher</i>
<i>Crepis setosa</i>	<i>Silene gallica</i>
<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Stachys ocymastrum</i>
<i>Cynosurus echinatus</i>	<i>Trifolium glomeratum</i>
<i>Dasypyrum villosum</i>	<i>Trifolium nigrescens</i>
<i>Draba muralis</i>	<i>Trifolium repens</i>
<i>Echium plantagineum</i>	<i>Trifolium resupinatum</i>
<i>Erodium moschatum</i>	<i>Trifolium subterraneum</i>
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Trifolium squarrosum</i>
<i>Gaudinia fragilis</i>	<i>Trifolium vesiculosum</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Veronica arvensis</i>
<i>Hordeum leporinum</i>	<i>Vulpia ciliata</i>
<i>Lolium multiflorum</i>	<i>Vulpia geniculata</i>
<i>Lotus tenuis</i>	<i>Vulpia ligustica</i>
<i>Lupinus angustifolius</i>	<i>Vulpia myuros</i>

Tabella 4. Elenco delle specie botaniche presenti all'interno delle 227 aree da 1 m² situate nell'area aperta dei Coltivati nord.

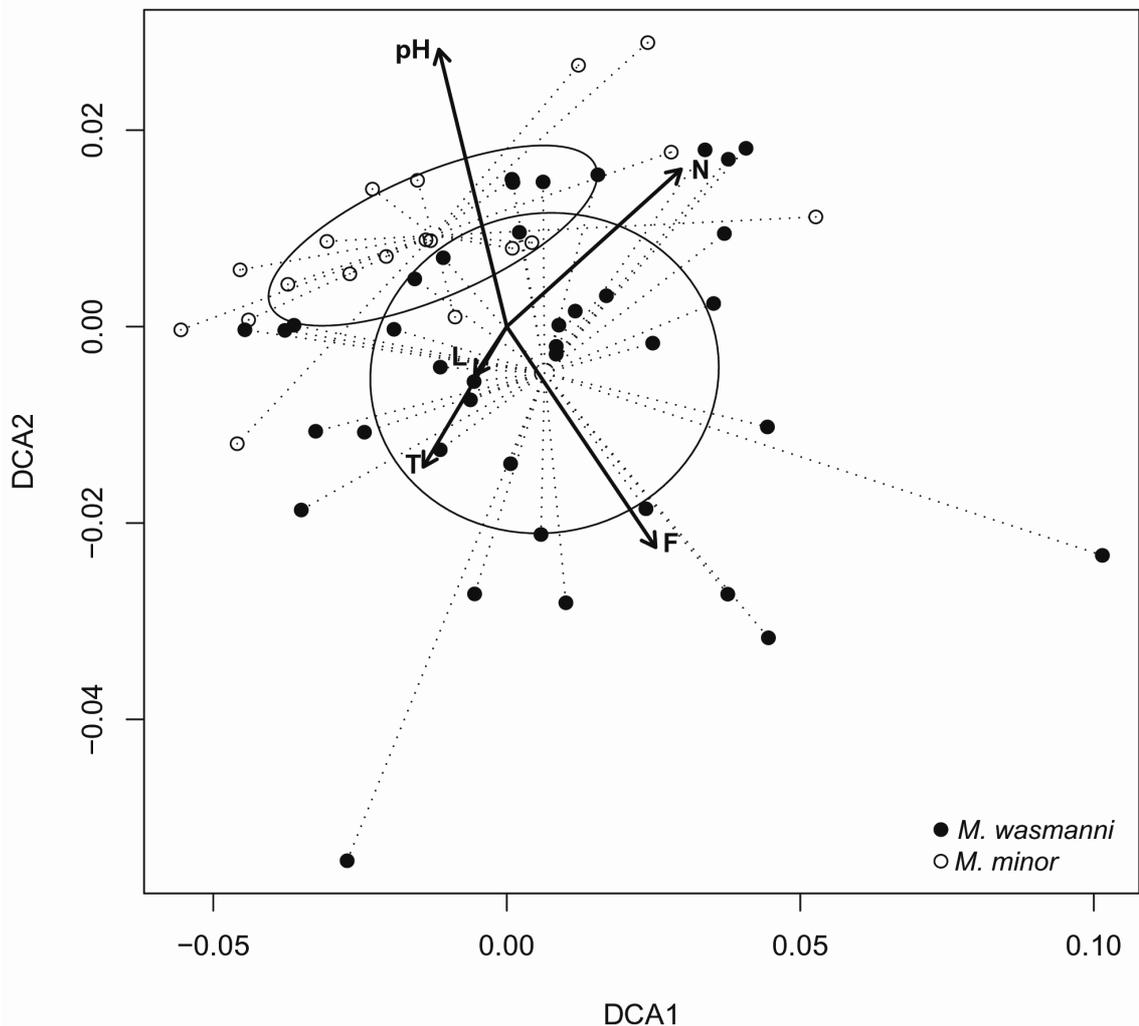


Figura 21. Risultato della DCA nel confronto tra i 5 indicatori d Ellenberg associati alle caratteristiche ambientali dei siti di nidificazione delle due specie: pH, umidità (F), temperatura (T), azoto (N) e luce (L).

L'analisi multivariata della varianza (MANOVA), utilizzata per far emergere la presenza di differenze statisticamente significative tra le medie dei valori dei 5 indicatori di Ellenberg associati ai nidi delle due specie, ha messo in risalto la presenza di differenze per soli 3 parametri: pH, umidità, luce (MANOVA: $F=0.655$, $p<0.001$).

Essendo quindi i siti di nidificazione delle due specie differenti nelle caratteristiche complessive del microhabitat abbiamo cercato di rispondere alla successiva domanda: le due specie mostrano una differente attitudine a

modificare le proprietà dei suoli di nidificazione in seguito all'insediamento di una colonia adulta? Il t-test per dati appaiati tra la media dei valori di ciascuna delle 5 variabili di Ellenberg associate ai siti di nidificazione delle due specie e tra le medie dei valori associati ai siti di controllo mostra l'esistenza di differenze statisticamente significative solo nella specie *M. wasmanni*, per i due parametri pH e luce. La crescita di colonie della specie *M. wasmanni* provoca quindi una leggera acidificazione del suolo, favorendo la crescita di piante eliofile (Tab. 5).

Parametro	SN	SC	p
pH	5.67 ± 0.04	5.81 ± 0.04	< 0.01
Luce	8.08 ± 0.02	8.01 ± 0.01	< 0.001

Tabella 5. Media ± deviazione standard dei valori di pH e luce per i siti di nidificazione (SN) della specie *M. wasmanni* rispetto ai siti di controllo (SC). La p indica la significatività nella differenza tra le medie dei due gruppi calcolata mediante l'utilizzo del t-test per dati appaiati.

Il confronto tra siti di nidificazione e di controllo mostra quindi come le differenze osservate tra il microhabitat dei nidi delle due specie (pH, umidità e luce) sia imputabile unicamente per 2/3 alla diversa attitudine delle specie di alterare i parametri del suolo. Rimane quindi aperta una domanda, se siano le regine delle due specie durante le fasi iniziali di fondazione di una colonia a scegliere siti che differiscono nei livelli di umidità.

Altro aspetto molto interessante, riguarda il fatto che le due specie frequentino aree di foraggiamento che, sulla base dei parametri di Ellenberg, risultano differenti per ciascuno di essi (Tab. 6).

Parametri

Kolmogorov-Smirnov

Mann-Whitney U test

di Ellenber	D	p	U	p
pH	0,091	$p < .001$	34222,00	$p < .001$
N	0,218	$p < .001$	36909,00	$p < .01$
F	0,163	$p < .001$	34791,50	$p < .001$
T	0,058	$p < .001$	34271,50	$p < .001$
L	0,137	$p < .01$	36948,00	$p < .01$

Tabella 6. Livelli di significatività associati ai due test statistici nelle differenze dei valori degli indicatori di Ellenberg associati alle aree di foraggiamento frequentate dalle due specie durante l'intera stagione (maggio-ottobre).

4.2.3 Territori di foraggiamento

La mappatura dei plot attraversati dalle colonne di foraggiamento, con fan annessi, ha messo in luce come le colonie delle due specie formino a livello giornaliero territori assoluti. Nonostante queste possano trovarsi a breve distanza tra loro, sono stati rari i casi in cui uno stesso plot fosse attraversato da più di una pista proveniente da colonie differenti, sia a livello specifico che interspecifico. Per i singoli periodi di campionamento, i livelli di sovrapposizione nelle aree di foraggiamento frequentate dalle colonie delle due specie, calcolate mediante l'applicazione dell' Asymmetrical weighted overlap values, hanno fornito i seguenti risultati: la percentuale dell'area di foraggiamento totale occupata dalla specie *M. wasmanni* e condivisa con *M. minor* è, rispettivamente ai mesi di campionamento, del 2.73% in maggio, del 12.52% in luglio e del 7.53% in ottobre; per quanto riguarda la sovrapposizione tra l'area occupata da *M. minor* e condivisa con *M. wasmanni* questa è pari al 5.86% in maggio, al 22.79% in luglio e al 14.49% in ottobre. *M. minor* quindi, condivide invariabilmente con la prima una quantità maggiore dello spazio che riesce ad monopolizzare, all'incirca il doppio in tutti i mesi di campionamento.

Si può notare come il mese in cui si assiste, in entrambi i casi, alla maggiore sovrapposizione delle aree frequentate è in luglio, mese in cui la dimensione media a livello giornaliero dei territori conquistati dalle colonie è la maggiore per entrambe le specie (Tab. 7).

	<i>M. wasmanni</i> (m²)	<i>M. minor</i> (m²)
maggio	4.08 ± 0.77	1.54 ± 0.18
luglio	13.21 ± 0.87	6.43 ± 0.56
ottobre	4.82 ± 0.45	3.53 ± 0.34

Tabella 7. Dimensione media ± deviazione standard delle aree di foraggiamento giornaliere frequentate dalle due specie.

Esistono delle differenze nella dimensione media delle aree di foraggiamento frequentate dalle due specie (ANOVA: $F_{specie} = 170.22$, $p < 0.001$) e tra i diversi mesi di campionamento (ANOVA: $F_{mese} = 326.69$, $p < 0.001$). A livello della singola specie, *M. wasmanni* occupa aree di pari dimensione media solo in maggio e ottobre ($p = 0.131$). *M. minor* invece occupa in tutti i mesi territori di dimensioni significativamente differenti. Tra le specie infine, il confronto a livello dello stesso mese fa emergere in tutti i casi differenze significative (Scheffé post-hoc test) (Tab. 8).

Specie	Mese	1	2	3	4	5	6
1 <i>M. minor</i>	maggio		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
2 <i>M. minor</i>	luglio	< 0.001		< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.639
3 <i>M. minor</i>	ottobre	< 0.001	< 0.001		0.979	< 0.001	0.026
4 <i>M. wasmanni</i>	maggio	< 0.001	< 0.001	0.979		< 0.001	0.131
5 <i>M. wasmanni</i>	luglio	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001		< 0.001
6 <i>M. wasmanni</i>	ottobre	< 0.001	0.639	0.026	0.131	< 0.001	

Tabella 8. Elenco completo delle significatività legate alle differenze tra le dimensioni medie dei territori di foraggiamento conquistati dalle due specie. Il confronto prevede l'interazione tra le variabili specie e mese.

4.4 Conclusioni

4.4.1 La distribuzione delle colonie

La distribuzione spaziale delle colonie può essere considerato come il risultato delle interazioni tra le specie (Clark e Evans, 1954). Quando la competizione tra i residenti è intensa, questi tendono a massimizzare la media delle distanze che intercorrono tra le colonie (Cushman *et al.*, 1988). Poiché la distribuzione totale dei nidi, escludendo il fattore specie, per l'area considerata è risultata di tipo regolare (*overdispersed*), possiamo concludere che una prima strategia adottata dalle specie per ridurre gli effetti della competizione di nicchia e favorire la coesistenza è quella di incrementare la distanza che intercorre tra colonie inter-specifiche. Questo permette inoltre alle singole colonie di monopolizzare una quantità di spazio, e conseguenti risorse, maggiore (Cerdá *et al.*, 2002).

A livello delle singole specie la distribuzione spaziale delle colonie è risultata essere di tipo random. Di conseguenza, le interazioni tra i singoli nidi non sembrano influire su quella che è la loro distribuzione osservata.

3.4.2 Microhabitat

Lo studio del microhabitat rappresenta un approccio integrativo tra diverse discipline. Le interazioni tra formiche e piante sono molto forti ed agiscono ad una piccola scala di osservazione (Culver e Beattie, 1983; López *et al.*, 1994; Brown e Human, 1997; Wang *et al.*, 2001; Boulton *et al.*, 2005; Ríos-Casanova *et al.*, 2006). Lo sviluppo di una colonia, ad esempio, potendo alterare le proprietà del suolo, può determinare condizioni microclimatiche che permettono l'insediamento di peculiari fitocenosi (Dean e Yeaton, 1993; Whitford e DiMarco, 1995; Retana e Cerdá, 2000; Boulton *et al.*, 2003; Wagner *et al.*, 2004).

Sebbene la vegetazione dell'area di studio possa essere considerata come una singola associazione, il modello di bioindicazione di Ellenberg si è rilevato uno strumento valido in grado di far emergere piccole eterogeneità nelle

caratteristiche ambientali, cruciali per la coesistenza e lo shift di nicchia tra specie coesistenti. Il modello può essere considerato come equivalente al concetto di "nicchia ecologica" adottato in studi di ecologia animale (May, 1976) poiché descrive ugualmente uno spazio multidimensionale partendo dall'osservazione della comunità di piante presenti nell'area (Ellenberg, 1979; Pignatti *et al.*, 2005).

Come suggerito dai risultati, la specie *M. wasmanni* è capace di alterare le proprietà chimico-fisiche del suolo. I siti in cui sono presenti i nidi di tale specie sono dominati dalla presenza di piante acidofile, come ad esempio *Vulpia myuros*.

Una possibile spiegazione dell'attitudine della specie ad acidificare il suolo di nidificazione è legata al comportamento delle operaie. Queste potrebbero, durante la costruzione del nido, trasportare in superficie sabbie acide presenti negli orizzonti inferiori del suolo, creando un microhabitat favorevole all'insediamento di piante acidofile.

L'attitudine invece delle colonie di *M. minor* a lasciare inalterate le caratteristiche del suolo di nidificazione può dipendere da due comportamenti. Primo, le operaie di questa specie potrebbero costruire nidi meno profondi, che non vanno quindi ad intaccare gli strati inferiori del suolo. Secondo, dobbiamo richiamare il concetto di "re-location", ossia la capacità delle colonie di spostarsi nello spazio a disposizione al fine di diminuire le pressioni competitive tra i residenti, incrementando quindi le distanze che separano i diversi nidi (Brown, 1999). Questa strategia è stata più volte osservata durante gli anni di campionamento (2006-2008) per la specie *M. minor*. La maggiore mobilità delle colonie di questa specie potrebbe quindi avere l'effetto di lasciare inalterate le caratteristiche del suolo.

Tra le due specie esistono quindi differenze significative in 3 indicatori associati ai nidi (pH, luce e umidità). Mentre i primi due possono essere spiegati sulla base della diversa attitudine delle due specie a modificare il microhabitat di nidificazione (pH e luce), per il terzo dei parametri rimane la questione aperta se siano le regine delle due specie a scegliere durante le fasi iniziali di fondazione di una colonia siti con un differente gradiente di umidità (Johnson, 1998, 2000b; Wagner *et al.*, 2004).

La segregazione spaziale è inoltre favorita dalla frequentazione di aree di foraggiamento che differiscono nelle caratteristiche descritte dagli indicatori di Ellenberg. Il modello sottintende il fatto che, aree con in media valori statisticamente differenti dei propri indicatori, possiedono una composizione botanica differente. Le differenze riscontrate allora, oltre a indicare una preferenza delle due specie verso alcune piante che potrebbero essere sfruttate ai fini alimentari, lasciano supporre che le operaie per soddisfare tale predilezione debbano dirigersi su aree differenti, favorendo quindi uno shift tra le specie.

4.4.3 Territori di foraggiamento

Gli organismi terrestri possono adottare differenti strategie spaziali che ai due estremi prevedono o la formazione di territori assoluti/esclusivi o la completa sovrapposizione dello spazio a disposizione (Hölldobler e Wilson, 1990).

Nei dieci giorni di osservazione effettuati all'interno di ciascun mese di campionamento, abbiamo evidenziato differenti livelli di overlap nello spazio occupato dalle colonie delle due specie. Perciò le colonie non formano a livello stagionale territori esclusivi da difendere contro eventuali competitori, ma piuttosto tendono a sfruttare le risorse contenute in un'area per poi abbandonarla, momento in cui tornerà ad essere utilizzabile da parte di colonie intra- ed interspecifiche.

In linea di massima, le dimensioni delle aree di foraggiamento frequentate dalle specie di formiche sono positivamente correlate con la popolosità, numero di individui, delle colonie (Tschinkel *et al.*, 1995; Gordon e Kulig, 1996).

Il fatto che in tutti gli step del campionamento le dimensioni medie delle aree di foraggiamento giornaliero dei nidi di *M. wasmanni* siano risultate più estese rispetto a quelle del competitore, sembra poter esser messo in relazione con la maggiore popolosità di questi e con le dimensioni dei relativi chaff piles (osservazione personale). È più probabile quindi, come confermato dai nostri dati, per *M. minor* condividere con *M. wasmanni* un numero maggiore di aree.

Il valore di overlap dello spazio raggiunge il suo massimo durante il mese di luglio, quando l'attività delle due specie raggiunge il suo picco. Questo dato concorda, a livello mensile, con quello ottenuto applicando l'Indice di Pianka (1973) all'overlap della dieta (§ 5.3). Come esposto nei risultati del paragrafo 5.3, luglio è il mese in cui la disponibilità di risorse alimentari è massima. In questo periodo quindi, visto l'abbondanza di cibo, i bassi livelli di competizione che ne conseguono permettono alle nicchie delle due specie di sovrapporsi (Gause, 1934; MacArthur, 1962; Whitford, 1978; Hölldobler e Wilson, 1990; Knaden e Wehner, 2005).

CAPITOLO 5. La NICCHIA TROFICA



5.1 Introduzione

Specie con esigenze ecologiche simili possono apparentemente mostrare la medesima tendenza ad insistere su una fonte di cibo, ma risultare differenziate nel comportamento utilizzato per foraggiare a livello di scala temporale, distribuzione spaziale, reclutamento, modalità di raccolta (Baroni-Urbani, 1991; Perfecto, 1994; Knaden e Wenher, 2005).

La competizione per il cibo e le caratteristiche legate alle risorse alimentari possono essere importanti nel determinare le strategie di foraggiamento adottate da una specie (Traniello, 1989; Hölldobler e Wilson, 1990; Tanner, 2008). Nelle formiche si distinguono due modalità di competizione per le fonti trofiche: per interferenza e per sfruttamento (Hölldobler, 1982; Davidson, 1998). La prima strategia è adottata da specie, anche denominate "estirpatrici", in grado di monopolizzare le risorse conquistate a discapito di eventuali competitori. La seconda strategia è propria delle specie "opportuniste", più rapide rispetto alle prime nello scovare e nel consumare le risorse, ma che devono abbandonare queste, in qualità di competitori inferiori, in presenza delle estirpatrici. Una terza strategia fu introdotta da Wilson (1971) per descrivere il comportamento di quelle specie, definite "insinuatrici", abili a sottrarre furtivamente una parte delle risorse conquistate dai competitori (Morrison, 1996; Davidson, 1998; Delsinne *et al.*, 2007; Tanner, 2008). Il compromesso tra le strategie competitive adottate dalle specie porta a differenti modalità di foraggiamento e può facilitare la coesistenza (Fellers, 1987; Savolainen e Vepsäläinen, 1989; Davidson, 1998; Adler *et al.*, 2007).

Nell'ambito della stessa specie le diverse strategie possono alternarsi in risposta alle esigenze delle colonie e alla diversità ambientale. Nella specie *Formica integroides* ad esempio, ciascuna colonia può sfruttare una duplice fonte di cibo: alcune operaie foraggiano a terra alla ricerca di prede animali come artropodi morti, altre sugli alberi sfruttando gli essudati zuccherini degli afidi. Nel foraggiamento a terra, le operaie mostrano un atteggiamento non territoriale, adottando una strategia da opportuniste, rimuovendo quindi rapidamente le fonti trofiche scovate nell'ambiente. Le operaie arboricole invece, mostrano comportamenti territoriali rispetto a quelle di un'altra specie,

Formica xerophila. Incrementando il numero e la dimensione medie delle operaie presenti in prossimità della risorsa, *F. integroides* è in grado di sottrarre questa al competitore, adottando quindi una strategia dominante da estirpatrice (Tanner, 2008).

Gli effetti della competizione possono anche essere limitati dalle specie modificando lo spettro di utilizzo delle fonti trofiche. Quando queste sono abbondanti e numerose ad esempio, la sovrapposizione tra le nicchie delle specie può aumentare in conseguenza all'ampliamento della gamma di risorse foraggiate, senza che la pressione competitiva si inasprisca. Al contrario, quando le risorse cominciano a scarseggiare, le specie tenderanno a restringere l'ampiezza della dieta, promuovendo uno shift tra le nicchie trofiche occupate (Whitford, 1978; Hölldobler e Wilson, 1990; Dietrich e Wehner, 2003; Knaden e Wehner, 2005).

Ugualmente, la pressione competitiva può essere ridotta grazie alla capacità delle specie di insistere su risorse che possiedono caratteristiche differenti (Schoener, 1974). Nel caso delle formiche granivore ad esempio, la scelta del cibo, "seed preference", è influenzata dalla morfologia, dal peso, dalle dimensioni dei semi, dalla loro relativa abbondanza nell'ambiente ed, in alcuni casi, dal loro contenuto calorico (Carroll e Janzen, 1973; Fewell e Harrison, 1991; Andersen *et al.*, 2000; Wilby e Shachak, 2000; Reyes-López e Fernández-Haeger, 2001; Kay, 2002; Heredia e Detrain, 2005; Tanner, 2008). La raccolta di semi che presentano o meno brattee, ad esempio, può risultare determinante per la separazione della dieta di specie simpatriche che insistono sulle medesime risorse (Pirk e Lopez de Casenave, 2006). Come detto in precedenza, le dimensioni dei semi, lunghezza, larghezza e spessore, possono promuovere un diverso utilizzo del cibo da parte di specie coesistenti (Detrain *et al.*, 2000; Willott *et al.*, 2000; Azcárate *et al.*, 2005). La relazione tra le dimensioni delle operaie e delle risorse raccolte, "size-matching", è considerata uno specifico adattamento delle specie per meglio sfruttare l'ampiezza e la diversità delle risorse disponibili nell'ambiente (Rissing e Pollock, 1984; Traniello e Beshers, 1991; Retana e Cerdá, 1994; Kaspari, 1996; Waser, 1998; Reyes-López e Fernández-Haeger, 1999; Clark, 2006). Nelle specie tagliatrici di foglie del genere *Atta* ad esempio, il size-matching è determinato dal rapporto tra la

dimensione della formica ed il frammento di foglia da tagliare. A formica di dimensioni maggiori corrisponde un'ampiezza di taglio maggiore e di conseguenza un frammento più grande da trasportare (Wetterer, 1991). In generale, dunque, specie che contano individui di dimensioni differenti, pur insistendo su risorse apparentemente uguali qualitativamente, possono coesistere differenziando le dimensioni della risorsa foraggiata (Davidson, 1978; Knaden e Wehner, 2005).

Lo studio della nicchia trofica ha dunque come obiettivi:

- La caratterizzazione dei livelli di overlap nella dieta delle due specie nei diversi periodi della stagione di attività.
- La descrizione di eventuali preferenze da parte delle due specie, in termini di percentuale di semi trasportati al nido, verso differenti piante o verso differenti caratteristiche dei semi, come la porzione botanica di provenienza del frammento.
- Comprendere se eventuali differenze nelle dimensioni medie delle operaie delle due specie, sulla base del fenomeno del size-matching, promuovano un diverso utilizzo dei semi in base al peso, alla lunghezza e alla larghezza massima dei frammenti.

5.2 Materiali e Metodi

Per la caratterizzazione della dieta delle due specie ci siamo avvalsi della "Hand collection technique", cioè la raccolta diretta dei frammenti vegetali trasportati dalle foraggiatrici al nido d'appartenenza. A tal proposito sono state prese in esame un totale di 6 colonie, 3 per specie, presenti all'interno della griglia utilizzata per lo studio della nicchia spaziale e distanziate tra loro da non meno di 10 m. Per ciascuna colonia il campionamento è stato effettuato in concomitanza con quello dei territori di foraggiamento, nei tre mesi quindi di maggio, luglio e ottobre per la stagione 2008. Nell'ambito del singolo mese sono stati prelevati da ciascuna colonia un totale di 100 campioni alimentari. Un recente lavoro (Pirk *et al.*, 2007), in cui vengono poste a confronto diverse tecniche di campionamento utilizzate per caratterizzare la dieta di specie

granivore, ha messo in evidenza una limitazione della hand collection technique rispetto alle altre, il fatto cioè di sottostimare l'abbondanza dei campioni di piccole dimensioni. Per evitare tale distorsione abbiamo posto particolare attenzione nella procedura di raccolta dei frammenti vegetali: le operaie, comprensive del loro carico, venivano fatte entrare all'interno di provette Eppendorf e forzate a lasciare il carico all'interno, in modo da non perdere campioni di piccole dimensioni. Inoltre abbiamo incrementato notevolmente il numero di campioni raccolti da ciascuna colonia rispetto a quanto suggerito in letteratura: infatti, da un numero di riferimento di 20 siamo passati ad uno di 100 per colonia. Per randomizzare ulteriormente il campionamento, dal totale di 100 è stato estratto un sub-campione di 40 semi, identificati in seguito a livello di specie botanica, quando possibile, o di famiglia d'appartenenza. I campioni sono stati inoltre attribuiti a una serie di classi botaniche d'appartenenza: semi, frutti, fiori, parti vegetative, materiale non vegetativo (altro) e misurati in termini di peso, larghezza e lunghezza massima del frammento.

Per rispondere al primo obiettivo legato all'individuazione di differenze nella nicchia trofica occupata dalle due specie, abbiamo quantificato i livelli di overlap nella dieta di queste in diversi periodi dell'anno (maggio, luglio e ottobre) grazie all'utilizzo dell'Indice di Pianka (1973):

$$P_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n P_{ik} P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^n P_{ik}^2 \sum_{k=1}^n P_{jk}^2}}$$

I termini P_{ik} e P_{jk} rappresentano rispettivamente le percentuali di utilizzo che la specie i e j fanno della risorsa k . Quest'equazione è simmetrica e restituisce un singolo valore di sovrapposizione per le nicchie di due specie poste a confronto; l'intervallo di sovrapposizione calcolato ha un valore compreso tra 0, nel caso di completa separazione, e 1, che indica invece totale sovrapposizione nell'utilizzo delle risorse.

La descrizione di eventuali preferenze da parte delle due specie, espresse come percentuale di semi trasportati al nido, verso differenti piante o verso

alcune caratteristiche dei semi, come la porzione botanica di provenienza del frammento, è stata possibile grazie all'applicazione del χ^2 test.

5.2.1 Morfometria

Per comprendere se eventuali differenze nelle dimensioni medie delle operaie delle due specie, sulla base del fenomeno del size-matching, promuovano un diverso utilizzo dei semi in termini di peso, lunghezza e larghezza massima dei frammenti, abbiamo effettuato lo scavo completo di 6 colonie che si trovavano all'esterno della griglia (Fig. 22). Il prelievo delle operaie presenti all'interno del nido garantisce di prendere a campione l'intera "working force" di una colonia e non solo le foraggiatrici presenti sulle piste, descrivendo così in modo più dettagliato quelle che sono le dimensioni medie delle operaie di una specie. Da ciascuna delle 6 colonie (3 per specie) scavate, abbiamo estratto un campione casuale di 100 operaie, sottoposte in seguito a misurazioni morfometriche tramite stereoscopio e vetrino micrometrico con sensibilità al decimo di millimetro.

Per ciascuna delle operaie sono stati presi in considerazione gli stessi tratti morfologici utilizzati per la caratterizzazione della tipologia di accrescimento nelle due specie: la larghezza del capo alla distanza inter-oculare e la lunghezza del femore del terzo paio posteriore destro di zampe (Fig. 18). Questi tratti vengono considerati rappresentativi delle abilità di foraggiamento di una specie o della capacità che un individuo ha nello spostarsi nell'ambiente, nonché delle dimensioni totali delle foraggiatrici (Kaspari e Weiser, 1999; Burd, 2000).

Le dimensioni medie delle operaie (il fattore nido è escluso dall'analisi), così come quelle delle tre variabili associate ai semi (peso, lunghezza e larghezza massima), sono state poste a confronto mediante analisi della varianza (ANOVA) quando l'ipotesi di omogeneità dei dati è stata rispettata. In alternativa, i dati sono stati trattati mediante l'applicazione del t-test che, in qualità di test "robusto", fornisce una risposta attendibile anche quando le varianze dei dati associati alle due specie risultano essere statisticamente differenti.



Figura 22. Scavo di una colonia di *M. minor*. Le camere di accumulo dei semi, così come la cella reale, possono trovarsi ad una profondità superiore al metro.

5.3 Risultati

I livelli di overlap nella dieta delle due specie, calcolati mediante l'Indice di Pianka (1973), sono pari a 0.35 in maggio, a 0.49 in luglio e 0.12 in ottobre. Il mese di luglio è quindi quello in cui le due specie diversificano meno la loro dieta. Sebbene non sia stata effettuata una quantificazione diretta dell'abbondanza delle risorse trofiche nei diversi mesi di campionamento, è possibile affermare con un buon margine di sicurezza che luglio rappresenti il momento della stagione in cui tali risorse sono più abbondanti e diversificate, dal momento che la quasi totalità delle piante ha già fruttificato (osservazione personale). Le risorse quindi non dovrebbero rappresentare per le due specie di formiche una risorsa limitante, o quantomeno in modo inferiore rispetto a maggio e ottobre. In questo mese quindi, la dieta delle due specie può sovrapporsi maggiormente senza comportare un aumento delle interazioni

competitive. Pertanto, il fatto che in ottobre la dieta di queste tenda a differenziarsi al massimo rispecchia la carenza di risorse presenti al suolo in questo mese. Anche in questa occasione quindi, i dati sembrano confermare il principio dello shift di nicchia, secondo il quale le pressioni competitive interspecifiche sono alleggerite mediante un diverso utilizzo che le specie fanno delle risorse a disposizione.

Dai dati emerge che esistono effettivamente delle preferenze da parte delle operaie delle due specie a raccogliere semi provenienti da piante differenti. Tali differenze si evincono sia a livello dei singoli mesi di campionamento, sia dell'intera stagione (da maggio a ottobre) (Tab. 9).

Sono state evidenziate differenze riguardo l'utilizzo che le specie fanno delle 6 classi botaniche alle quali sono stati assegnati i più generici "semi" (semi, fiori, frutti, involucri, tessuti, altro). Come in precedenza, tale differenza è significativa sia a livello dei singoli mesi di campionamento sia dell'intera stagione (Tab. 10).

Mese	χ^2	p
Maggio	41,73	< 0.001
Luglio	28,15	< 0.01
Ottobre	140,43	< 0.001
Totale	154,99	< 0.001

Tabella 9. Sono messe a confronto le frequenze di utilizzo, in termini di numero di semi trasportati al nido, delle diverse piante raccolte dalle due specie a livello dei singoli mesi di campionamento o dell'intera stagione.

Mese	χ^2	p
Maggio	26,45	< 0.001
Luglio	11,46	0.043
Ottobre	138,61	< 0.001
Totale	139,20	< 0.001

Tabella 9. Sono messe a confronto le frequenze di utilizzo, in termini di numero di semi raggruppati in ciascuna classe botanica (seme, fiore, frutto, involucro, tessuto, altro), delle diverse piante raccolte dalle due specie a livello dei singoli mesi di campionamento o dell'intera stagione.

5.3.1 Morfometria

Una delle ipotesi da noi chiamata in causa per spiegare un utilizzo preferenziale da parte delle specie delle risorse trofiche a disposizione, riguarda la presenza di differenze significative nelle dimensioni medie delle operaie appartenenti a *M. wasmanni* e *M. minor*. Poiché il test di omogeneità della varianza applicato sia alle misurazioni del capo (Barlett test= 29.44, $p < 0.001$) sia a quelle del femore (Barlett test= 18.89, $p < 0.001$) ha dato esito significativo, la variabilità all'interno di ciascun gruppo è molto elevata. Possedendo le due specie, come detto in precedenza, un polimorfismo di tipo continuo, un'alta variabilità dei dati era da noi attesa. Questi quindi, dopo trasformazione logaritmica, sono stati analizzati mediante l'utilizzo del t-test per dati indipendenti (Tab. 10). Come si può notare, la specie di maggiori dimensioni nei riguardi di entrambe le due variabili (media \pm deviazione standard), capo e femore, è *M. wasmanni*.

Per comprendere se tale differenza morfologica tra le specie promuova un differente utilizzo delle risorse, in termini di peso e dimensioni (lunghezza e larghezza massima), siamo andati a confrontare i semi raccolti dalle due specie sulla base delle variabili considerate. Per tutte queste è stata applicata la trasformazione logaritmica dei dati.

Mese	Media Mw	Media Mm	t	p	DS Mw	DS Mm	F	p
Capo	0.56	0.36	13.31	< 0.001	0.21	0.15	1.88	< 0.001
Femore	0.56	0.49	5.67	< 0.001	0.16	0.12	1.66	< 0.001

Tabella 10. t-test per dati indipendenti. I risultati mettono in evidenza come le dimensioni medie del capo e del femore delle due specie siano tra loro differenti. Il distacco del valore di F (rapporto tra le varianze dei due gruppi) dall'unità, risultato in entrambi i casi significativo, indica come la variabilità dei dati all'interno di ciascun gruppo sia elevata.

Per quanto concerne il peso dei semi, abbiamo nuovamente dovuto applicare il t-test per dati indipendenti (Barlett test= 693.54, $p < 0.000$); questo mostra come le due specie raccolgano semi di peso differente solo nei mesi di luglio e ottobre. Il fatto che *M. wasmanni* possieda operaie in dimensioni medie più grandi rispetto a *M. minor*, promuove un utilizzo di semi più pesanti per entrambi i mesi dove le differenze sono significative (Tab. 11).

Mese	Media Mw	Media Mm	t	p	DS Mw	DS Mm	F	p
maggio	-7.57	-7.31	-1.42	0.156	1.39	1.39	1.01	0.948
luglio	-5.39	-6.26	3.52	< 0.001	1.91	1.93	1.02	0.896
ottobre	-6.36	-7.71	4.86	< 0.001	2.53	1.67	2.31	< 0.001

Tabella 11. t-test per dati indipendenti per il confronto della variabile "peso semi" tra le specie. Differenze significative sono emerse solo nei mesi di luglio e ottobre, con *M. wasmanni* la specie che raccoglie risorse di peso maggiore.

Per quanto riguarda la variabile larghezza semi, si può notare come le specie si concentrino a raccogliere semi di dimensioni differenti solo nel mese di ottobre. Anche in questo caso, le maggiori dimensioni delle operaie appartenenti a *M. wasmanni* hanno come effetto quello di far preferire alla specie, rispetto al competitore, semi più larghi, probabilmente più difficili da afferrare (Barlett test= 47.10, $p < 0.000$) (Tab. 12).

Mese	Media Mw	Media Mm	t	p	DS Mw	DS Mm	F	p
Maggio	0.28	0.34	-0.71	0.478	0.62	0.58	1.14	0.459
Luglio	0.91	0.80	1.09	0.274	0.75	0.74	1.03	0.876
ottobre	0.65	0.18	4.95	< 0.001	0.60	0.46	1.75	< 0.01

Tabella 12. t-test per dati indipendenti per il confronto della variabile "larghezza semi" tra le specie. Differenze significative sono emerse solo nel mese di ottobre, con *M. wasmanni* la specie che raccoglie risorse di larghezza maggiore.

Per l'ultima delle variabili considerate, la lunghezza dei semi, abbiamo potuto trattare i dati mediante l'ANOVA poiché il test di omogeneità della varianza è stato in questo caso rispettato (Barlett test= 5.98, $p=0.11$). L'analisi della varianza mostra come a livello dell'intera stagione di campionamento le due specie non scelgano semi differenti in lunghezza ($F_{specie}=2.46$, $p=0.117$); differenze significative tra le dimensioni dei semi raccolti emergono quando il fattore considerato diventa il mese di campionamento ($F_{mese}=69.57$, $p<0.001$). Inoltre, a risultare significativo è l'effetto del mese sul comportamento delle specie ($F_{specie*mese}=9.02$, $p<0.001$) (Tab. 13).

Mese	gl	SS	MS	F	p
Specie	1	0.86	0.86	2.46	0.117
Mese	2	48.46	24.23	69.57	< 0.001
Specie * Mese	2	6.28	3.14	9.02	< 0.001
Errore	714	248.67	0.35		

Tabella 13. ANOVA per le differenze nelle dimensioni medie della variabile dipendente "lunghezza semi" tra le specie, i mesi di campionamento e per l'interazione tra questi fattori.

Le differenze nella scelta dei semi tra i vari mesi sono state messe in evidenza mediante l'applicazione del Tukey post-hoc test (Tab. 14). Come nel caso precedente, le due specie si concentrano a raccogliere semi di differente

lunghezza solo durante il mese di ottobre, con ancora *M. wasmanni* a prelevare risorse che in media possiedono maggiori dimensioni (media \pm deviazione standard lunghezza semi: 1.41 ± 0.60 per *M. wasmanni*; 1.16 ± 0.46 per *M. minor*).

	Mese	Specie	1	2	3	4	5	6
1	Maggio	<i>M. wasmanni</i>		0.130	< 0.001	< 0.001	0.992	0.082
2	Maggio	<i>M. minor</i>	0.130		< 0.001	< 0.01	0.406	< 0.001
3	Luglio	<i>M. wasmanni</i>	< 0.001	< 0.001		0.375	< 0.001	< 0.001
4	Luglio	<i>M. minor</i>	< 0.001	< 0.01	0.375		< 0.001	< 0.001
5	Ottobre	<i>M. wasmanni</i>	0.992	0.406	< 0.001	< 0.001		< 0.05
6	Ottobre	<i>M. minor</i>	0.082	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.05	

Tabella 14. Livelli di significatività delle differenze nelle dimensioni medie della lunghezza dei semi raccolti dalle due specie di formiche nei confronti tra fattore specie e mese (Tukey post-hoc test).

5.4 Conclusioni

Gli animali granivori, attraverso il consumo dei semi possono avere un importante influenza sull'abbondanza, distribuzione e composizione delle specie botaniche (Heske *et al.*, 1993; Guo *et al.*, 1995; Mull e MacMahon, 1996; Brown e Human, 1997). Per le formiche mietitrici, la frazione del consumo totale di semi prodotti dall'ambiente si attesta all'incirca al di sotto del 10%. La situazione cambia radicalmente quando si prende in considerazione lo sfruttamento compiuto da questi animali nei confronti delle specie botaniche preferite. La rimozione selettiva dei semi dall'ambiente può causare un'alterazione dell'abbondanza relativa delle piante e portare a cambi nella struttura delle fitocenosi (Pulliam e Brand, 1975; Whitford, 1978; Brown *et al.*, 1979; Inouye *et al.*, 1980; Crist e MacMahon, 1992). D'altra parte è noto come

le formiche granivore possano agire da dispersori dei semi (Gómez e Espadaler, 1998; Retana *et al.*, 2004).

Diversi Autori riportano come le interazioni competitive tra specie simpatriche di formiche granivore promuovano uno shift spazio-temporale nell'utilizzo delle risorse o conducano a differenti strategie di foraggiamento (Davidson, 1977; Whitford, 1978; Hölldobler, 1982; Mehlhop e Scott, 1983; Hölldobler e Wilson, 1990; Perfecto, 1994; Delsinne *et al.*, 2007; Tanner, 2008). La coesistenza può ugualmente essere il risultato di differenze nel comportamento di manipolazione dei semi (food-handling behaviour); bisogna infatti considerare che i frammenti vegetali possono comprendere parti non commestibili. In seguito alla raccolta di un frutto, ad esempio, le operarie potrebbe consumarne unicamente i semi. Tutte le porzioni non utilizzate ai fini alimentari sono trasportate attivamente all'esterno dei nidi ed accumulate in prossimità di questi, nei cosiddetti "chaff piles" (Steinberger *et al.*, 1991). L'assenza di tali depositi è dovuta alla completa rimozione delle parti non appetibili prima che i semi vengano immagazzinati all'interno delle camere di raccolta dei nidi. Le specie che adottano tale comportamento, anziché la formazione degli chaff piles, dovrebbero mostrare una preferenza per quei semi sprovvisti di appendici, poiché il tempo e quindi il costo di manipolazione conseguente risulterebbe inferiore (Taber, 1998; Pirk e Lopez de Casenave, 2006; Pirk *et al.*, 2007). Anche se il nostro studio della dieta non ha previsto l'analisi degli chaff piles, la manipolazione dei semi, ossia la rimozione delle componenti non commestibili, avviene all'interno dei nidi e porta alla formazione di tali accumuli per entrambe le specie.

Per ovviare alle critiche evidenziate da Pirk e collaboratori (2007) riguardo l'utilizzo di una singola tecnica di campionamento nello studio della dieta, il nostro protocollo ha previsto un incremento del numero di frammenti alimentari raccolti rispetto a quanto suggerito in letteratura. La tecnica utilizzata inoltre, ha previsto l'impiego di provette Eppendorf in cui far entrare attivamente animale e carico, in modo tale da garantire la sicura presenza di semi di piccole dimensioni.

Un evidente shift nell'utilizzo delle risorse trofiche sia a livello mensile sia dell'intera stagione di attività è emerso tra le specie. Queste concentrano la

propria attenzione sia su piante differenti, sia su porzioni differenti delle piante. A cosa sia legata tale preferenza è un aspetto che sarà indagato nelle future ricerche. A tal proposito, alcune caratteristiche dei semi, come il contenuto energetico o la loro abbondanza/distribuzione nell'ambiente, potrebbero essere di fondamentale importanza nel generare le preferenze osservate (Carroll e Janzen, 1973; Crist e Wiens, 1994; Andersen *et al.*, 2000; Detrain *et al.*, 2000; Wilby e Shachak, 2000; Willott *et al.*, 2000; Reyes-López e Fernández-Haeger, 2001; Kay, 2002; Azcárate *et al.*, 2005; Pirk e Lopez de Casenave, 2006).

Nonostante non sia stato rilevato un comportamento univoco nei diversi mesi di campionamento, le specie, in ottobre, concentrano sempre la propria attenzione verso risorse che differiscono per le tre variabili dimensionali considerate (peso, lunghezza e larghezza massima dei semi). Lo studio dell'overlap della dieta mediante l'indice di Pianka aveva messo in evidenza come sempre nello stesso mese le due specie abbiano i più bassi livelli di sovrapposizione nell'utilizzo delle risorse. Nonostante la nostra ricerca non abbia previsto una misurazione diretta della biomassa vegetale nelle diverse stagioni, le osservazioni sul campo suggeriscono che proprio l'ottobre sia il potenziale mese in cui le risorse trofiche sono meno abbondanti e diversificate, poiché l'insieme delle specie erbacee presenti all'interno dell'area di studio sono nella fase di riposo del ciclo vitale. È in ottobre quindi che le due specie debbono limitare i costi legati alla competizione diversificando al massimo la propria dieta (Schoener, 1974).

Le differenze morfologiche tra le specie potrebbero quindi essere importanti quando gli effetti della competizione si fanno più intensi e le nicchie occupate dalle due specie devono diversificarsi al massimo al fine di garantire la coesistenza di queste (Davidson, 1978; Knaden e Wehner, 2005; Tanner, 2008). Nei restanti mesi, la maggiore abbondanza di risorse consentirebbe una maggiore sovrapposizione tra le nicchie realizzate senza per altro che gli effetti della competizione diventino più severi.

CAPITOLO 6. La NICCHIA TEMPORALE



6.1 Introduzione

Nelle società di formiche, una specie che grazie alle proprie abilità competitive è in grado di assicurarsi la priorità di accesso al cibo viene definita come "dominante sociale" (Morse, 1974; Cerdá *et al.*, 1998b). In varie specie l'attività di foraggiamento delle operaie risulta strettamente legata alla temperatura (Bestelmeyer, 2000; Detrain *et al.*, 2001). Specie subordinate possono così trovare spazio per la realizzazione della propria nicchia adattandosi a foraggiare in finestre termiche esclusive. Negli ambienti mediterranei ad esempio, caratterizzati da ampie fluttuazioni climatiche a livello giornaliero e stagionale, le specie subordinate possiedono solitamente un range termico vitale più ampio rispetto alle dominanti (Cerdá *et al.*, 1997; Cerdá, 2001). Questo garantisce loro la possibilità di foraggiare per un tempo sufficientemente ampio in assenza del competitore, cercando quindi di massimizzare, secondo il "Principio del foraggiamento ottimale", l'apporto energetico in rapporto al tempo speso (Baroni-Urbani e Nielsen, 1990; Cerdá *et al.*, 1998; Detrain *et al.*, 2000; Sanders e Gordon, 2000; Kay, 2002; Krebs e Davies, 2002). È stato dimostrato ad esempio la tendenza delle operaie di alcune specie ad incrementare la selettività nei confronti delle risorse alimentari in assenza di competitori (Delsinne *et al.*, 2007).

Anche per le comunità di formiche dell'area mediterranea è stata verificata una correlazione tra le abilità competitive di una specie e le modalità di accesso al cibo. Specie subordinate sono solitamente attive durante il giorno, quando le condizioni termiche risultano più proibitive, ma la pressione competitiva risulta minore per l'assenza delle dominanti. Queste tendono ad essere attive durante le ore pomeridiane, quando le temperature sono meno stressanti. Le specie subordinate si sono quindi adattate a foraggiare in periodi del giorno in cui la temperatura è prossima ai limiti termici letali, mentre le dominanti possono essere attive quando le temperature risultano ottimali (Cerdá *et al.*, 1998b; Retana e Cerdá, 2000). Il limite termico letale rappresenta la temperatura alla quale la locomozione di un operaie si arresta causa l'eccessivo calore (O'Neill e Kemp, 1990).

Sebbene quindi la partizione temporale nell'attività di foraggiamento delle specie sia considerata una delle conseguenze della competizione interspecifica, tale shift può essere il risultato di una differente tolleranza fisiologica delle specie alle condizioni ambientali (Fellers, 1989; De Bie e Hewitt, 1990; Cerdá *et al.*, 1998a; Cerdá, 2002).

Per il presente studio quindi, il nostro scopo è quello di indagare sull'esistenza di differenze significative nella distribuzione dei livelli di attività tra le specie dovute ad esempio a una differente preferenza di queste nei confronti delle finestre termico/temporali.

6.2 Materiali e Metodi

Lo studio della nicchia temporale è stato effettuato tramite videoriprese girate posizionando una videocamera lunga la pista di foraggiamento da un totale di 12 nidi (6/specie) situati all'esterno della griglia. Visto la descritta attività bi-modale delle specie, 6 nidi (3/specie) sono state utilizzati per lo studio dei ritmi di attività durante l'arco della mattinata (2007) e i restanti 6 per il campionamento pomeridiano (2008). Le videoriprese, ciascuna della durata di 3 min, sono state utilizzate per il conteggio del numero totale di operaie che, nell'arco del tempo considerato, attraversavano il campo d'azione della videocamera in entrambe le direzioni.

Causa il diverso andamento della temperatura nell'arco della giornata, abbiamo utilizzato un protocollo di campionamento differente tra mattina e pomeriggio (Fig. 23). Durante la prima, le videoriprese venivano effettuate prendendo la temperatura come riferimento, due riprese mentre la temperatura attraversava in crescita un range termico pari a 2°C. La scala utilizzata (scelta arbitrariamente) ha come intervallo le due classi 20-22°C e 32-34°C, in grado di racchiudere il range termico entro il quale le operaie delle due specie sperimentano una temperatura adatta all'attività di foraggiamento. Nel pomeriggio invece, per ottenere un numero confrontabile di riprese ed eliminare lunghi tempi di attesa, il protocollo ha previsto di effettuare riprese seguendo una scala temporale e non termica, partendo alle

ore 17, terminando alle 21 ed effettuando ogni 30 min due riprese per i 6 nidi censiti. Per ogni colonia sono stati effettuati 3 giorni di videoriprese in giugno, luglio e agosto, mattina e pomeriggio, anche se in giorni indipendenti.

La media di tutti i valori registrati all'interno di un intervallo di temperatura oppure di orario fornisce l'indice di attività della specie, mese dipendente. I tre mesi scelti rappresentano quelli dove l'attività delle due specie è massima. Su tutta la scala termica oppure oraria è possibile confrontare i vari indici di attività associati alle due specie, percentualizzati rispetto al valore massimo registrato nella scala. Se l'attività fosse espressa come numero totale di operaie che si muovono in entrambe le direzioni lungo una pista non sarebbe più possibile mettere a confronto le due specie; le differenze tra queste sarebbero infatti il risultato della diversa popolosità delle colonie. Il confronto mediante gli indici di attività percentuale (IA%) permette invece di comprendere se esistano differenze nella distribuzione dei livelli di attività delle due specie.

Il test statistico da noi utilizzato per far emergere tali differenze è il Kruskal-Wallis. Tale test da esito positivo nel caso in cui le differenze tra i valori degli IA% risultino, per tutti gli intervalli di registrazione, statisticamente significative.

6.3 Risultati

L'analisi della distribuzione dei ritmi di attività, dell'energia quindi spesa dalle operaie in mansioni esterne alla colonia, ha messo in evidenza differenze significative tra le due specie a livello dei due step d'indagine considerati, mattino e pomeriggio (Tab. 15).

A livello grafico, il Kruskal-Wallis test mette in evidenza come le differenze tra i valori degli indici di attività, temperatura e orario dipendenti, siano nel complesso significative (Fig. 24).

Sembrerebbe quindi che per effetto della coesistenza, ciascuna specie tenda ad incrementare la propria attività in termini di operaie inviate all'esterno della colonia quando la presenza del competitore al suolo è significativamente inferiore.

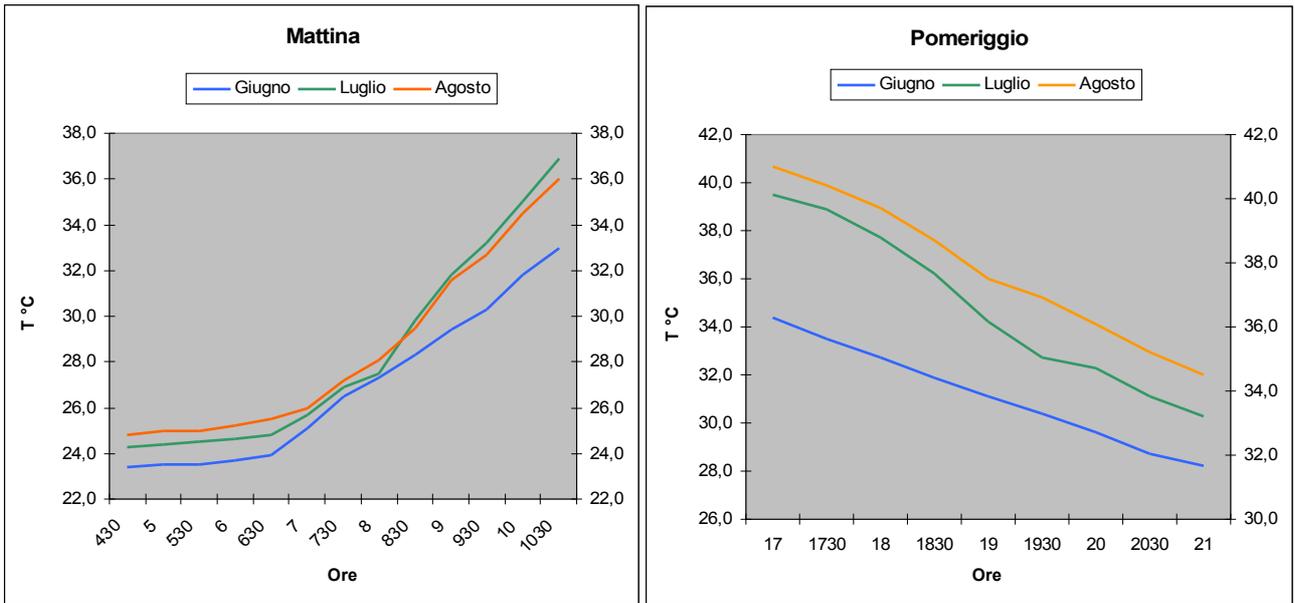
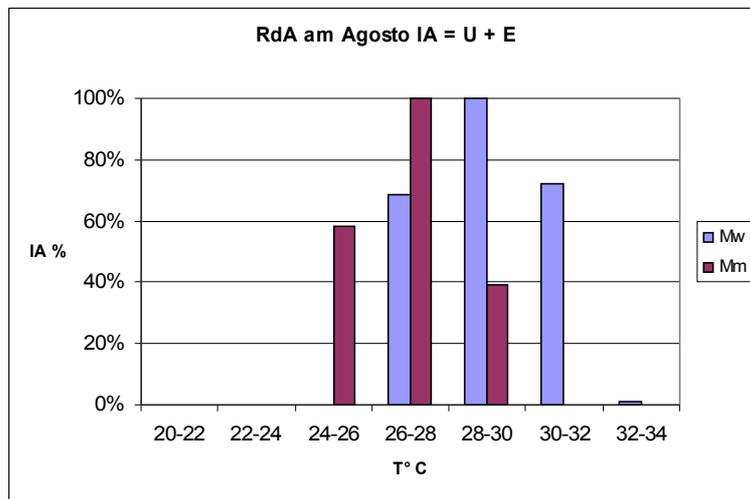
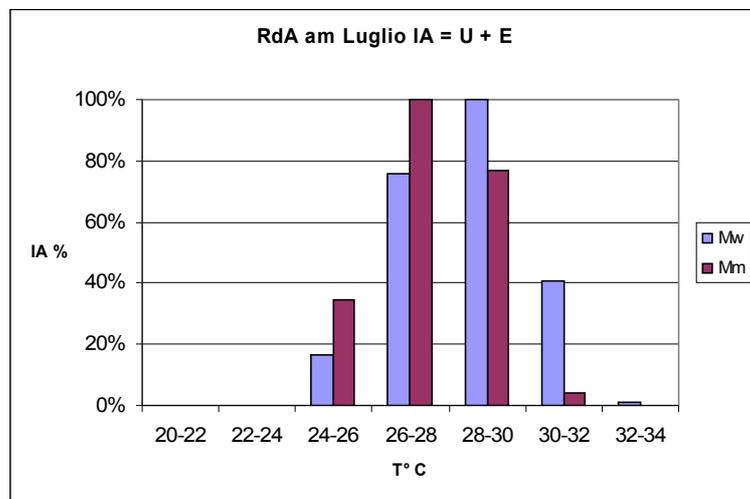
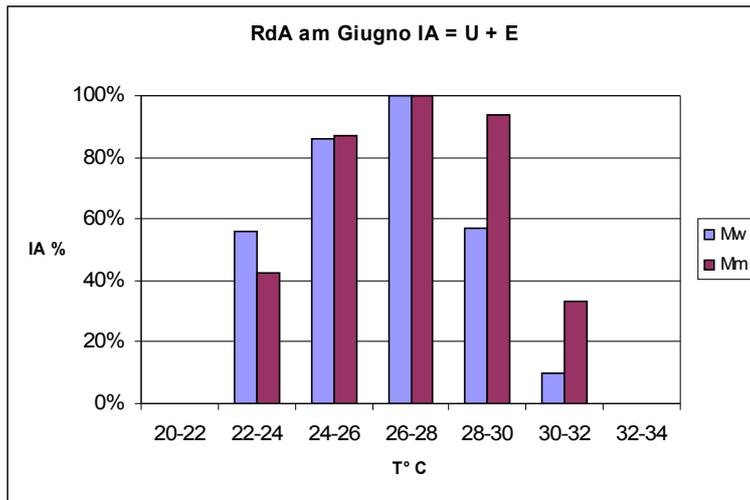


Figura 23. Andamento della temperatura all'interno di una generica giornata di campionamento nei 3 diversi mesi di videoriprese, giugno, luglio, agosto.

Mese	<i>M. wasmanni</i> mattina		<i>M. minor</i> pomeriggio	
	H	p	H	p
giugno	14.89	< 0.001	34.02	< 0.001
luglio	35.86	< 0.001	158.18	< 0.001
agosto	156.81	< 0.001	259.13	< 0.001

Tabella 15. Significatività delle differenze osservate, mediante l'applicazione del Kruskal-Wallis test, nella distribuzione dei livelli di attività delle due specie per mese di campionamento (giugno, luglio e agosto) e per diverso protocollo di campionamento (mattina e pomeriggio).

Capitolo 6 - La nicchia temporale. Introduzione



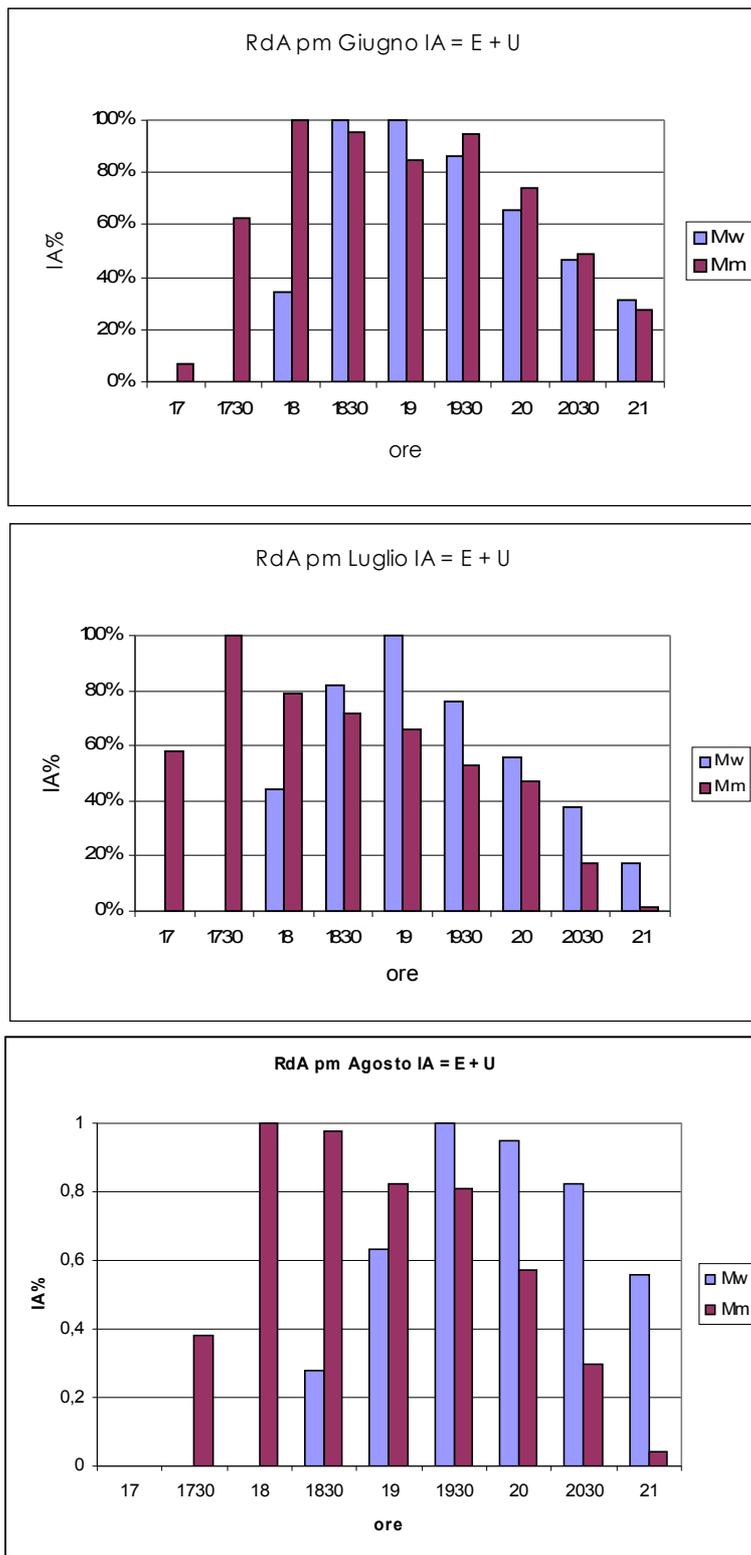


Figura 24. Istogrammi degli indici di attività percentuali associati alle due specie, ai diversi mesi di campionamento e ai due step di indagine, mattino e pomeriggio. Il Kruskal-Wallis test mette in evidenza come le differenze tra i valori degli istogrammi a livello dell'intera scala di misurazione, siano in ogni caso significative.

L'analisi degli istogrammi mette in evidenza che durante la mattina, tranne per il mese di giugno, l'attività delle operaie della specie *M. minor* si concentra maggiormente in prossimità delle temperature più basse. In agosto ad esempio, la classe termica 24-26 °C è sfruttata unicamente da questa specie, mentre *M. wasmanni* comincia a inviare operaie all'esterno della colonia solo quando la temperatura raggiunge la classe termica successiva (26-28 °C). A fine mattinata ugualmente, si riscontra la stessa tendenza, con le operaie della seconda specie a preferire temperature superiori anche di due classi. Durante il campionamento della mattina sembra quindi essere *M. wasmanni* la specie più termofila. Se l'analisi degli istogrammi viene invece effettuata a livello giornaliero, ci si accorge di come sia *M. minor* la specie più euriterma. Nel pomeriggio infatti è questa a cominciare invariabilmente l'attività dei propri nidi in anticipo rispetto al competitore, quando quindi le temperature al suolo sono superiori.

6.4 Conclusioni

La segregazione temporale nell'attività di foraggiamento di specie simpatriche può avvenire su scala giornaliera o stagionale (Fellers, 1989; Cros *et al.*, 1997; Kronfeld-Schor e Dayan, 2003). All'orario è legata una serie di differenti fattori abiotici, quali temperatura, condizioni meteorologiche, umidità, che possono influire sulle modalità di foraggiamento di una specie. Alcuni studi hanno evidenziato come la temperatura sia il principale fattore che influenza la scelta della preda (Traniello *et al.*, 1984) ed il comportamento di foraggiamento (Cerdá *et al.*, 1998; Crist e MacMahon, 1991; Sanders e Gordon, 2000). Specie che utilizzano feromoni per reclutare le compagne, variano la loro strategia di foraggiamento, da gregarie a solitarie, con l'aumentare della temperatura, allorché le sostanze lasciate come segnale divengono volatili e si disperdono, perdendo la loro efficacia nel trasferire l'informazione (Ruano *et al.*, 2000).

La competizione a livello interspecifico è considerata come uno dei fattori in grado di alterare la struttura di comunità delle formiche (Savolainen e

Vepsäläinen, 1988, 1989; Andersen, 1992). Sulla base delle abilità competitive, le varie specie vengono raggruppate all'interno di una "Gerarchia lineare o transitiva" (Buss e Jackson, 1979), con i competitori superiori (specie dominanti) in grado di escludere le specie subordinate dall'accesso alle risorse (Fellers, 1987; Savolainen e Vepsäläinen, 1988; Pisarski e Vepsäläinen, 1989; Paulson e Akre, 1991; Andersen e Patel, 1994; Cerdá *et al.*, 1998b). Le abilità competitive possono essere modificate da una differente tolleranza delle specie alla temperatura che garantisce alle subordinate una maggiore probabilità di accesso al cibo quando le condizioni ambientali sono più stressanti (Cerdá *et al.*, 1997; Cerdá *et al.*, 1998a; Bestelmeyer, 2000; Retana e Cerdá, 2000; Cerdá, 2001).

Anche lo studio dell'ultimo asse di nicchia, quello temporale, mette in evidenza differenze nel comportamento delle specie in grado di promuoverne una coesistenza stabile. Le differenze nei ritmi di attività potrebbero limitare il "sovraffollamento" delle aree di foraggiamento, diminuendo la probabilità di dispendi energetici dovuto a scontri tra operaie etero-specifiche (Brown e Gordon, 2000).

Non disponendo al momento di dati sulle abilità di accesso e monopolizzazione delle risorse alimentari da parte delle due specie, non siamo in grado di stabilire se le differenze riscontrate nei ritmi di attività siano il risultato delle interazioni competitive tra queste. Nonostante ciò, dall'interpretazione dei dati sembrerebbe essere *M. minor* la specie ad adottare una strategia subordinata, essendo il relativo spettro di attività più ampio se confrontato a livello giornaliero con quello realizzato da *M. wasmanni* (Cerdá *et al.*, 1997). Ciò è in accordo anche con precedenti ricerche riguardante fenomeni di interferenza coinvolgenti *M. minor* e un'altra specie congenere, *M. capitatus*, in cui è emersa la inferiore capacità competitiva della prima (Grasso *et al.*, 2004).

Infatti, in qualità di specie subordinata, *M. minor* sembra essersi adattata a foraggiare in un range termico più ampio e stressante (euriterma) rispetto alla dominante, *M. wasmanni*, che può così essere attiva quando le temperature risultano più ottimali (stenoterma) (Cerdá *et al.*, 1998a; Cerdá, 2001).

Questo comportamento, rischioso e dispendioso in termini di investimento energetico, garantirebbe a *M. minor* un accesso diretto al cibo in assenza del

competitore; quanto detto accade all'interno di una doppia finestra temporale, sia alle basse che alle alte temperature.

Infine, la possibilità che esista il descritto comportamento di dominanza/subordinazione tra le due specie sembra essere suffragato dalle differenze morfologiche tra le dimensioni medie delle operaie appartenenti alle due specie (Knaden e Wehner, 2005).

Capitolo 7. Conclusioni generali

L'insieme interconnesso di concetti come nicchia ecologica, ripartizione o shift delle risorse e competizione esclusiva è fondamentale per spiegare la coesistenza delle specie nelle comunità animali (McArthur e Levins, 1967; Schoener, 1974; Giller, 1984; Chase e Leibold, 2003). L'assunto condiviso tra gli "ant ecologists" è che la permanenza di una specie all'interno di una comunità ecologica si avrà fino a quando la nicchia realizzata da questa non verrà a sovrapporsi eccessivamente con quella delle specie coesistenti (Levins *et al.*, 1973).

Esistono sostanziali evidenze del fatto che la ripartizione di nicchia giochi un ruolo fondamentale nel promuovere la coesistenza. Le varie specie delle comunità di formiche mostrano, ad esempio, marcate differenze nella scelta, a livello giornaliero e stagionale, delle finestre temporali in cui foraggiare (Whitford, 1978; Bries e Macauley, 1980; Andersen, 1983; Herbers, 1985). La segregazione temporale è oltremodo caratteristica degli ambienti aridi e semi-aridi, dove specie capaci di foraggiare in prossimità di temperature letali per altre si assicurano l'accesso esclusivo alle risorse (Kay e Whitford, 1978; Cerda *et al.*, 1989; De Bie e Hewitt, 1990; Christian e Morrton, 1992). Sebbene la separazione di nicchia sia univocamente considerata fondamentale nel processo di coesistenza, meccanismi alternativi in grado di limitare l'esclusione competitiva sono stati indagati per spiegare la particolare ricchezza di specie che si osserva in diverse comunità di formiche australiane (Andersen, 2008).

Il nostro studio sui meccanismi coinvolti nella coesistenza di specie simpatriche di formiche mietitrici del genere *Messor*, ha mostrato delle chiare differenze nelle strategie comportamentali da esse adottate riguardo ai seguenti aspetti:

1. Distribuzione "regolare" delle colonie o di massima spaziatura.
2. Nidificazione in aree con caratteristiche differenti.
3. Formazione di territori di foraggiamento "assoluti", non condivisi, su scala giornaliera.
4. Scelta di aree di foraggiamento o "fan" con caratteristiche differenti.

5. Raccolta preferenziale di differenti specie botaniche o di porzioni di esse.
6. Differente distribuzione delle frequenze di attività tra le specie.

Le modificazioni dell'habitat in seguito al pascolo del bestiame, soprattutto la conseguente riduzione dell'eterogeneità strutturale, possono indirettamente favorire le caratteristiche biologiche di specie ben adattate ai climi caldi (hot-climate specialists) (Bestelmeyer e Wiens, 2001; Boulton *et al.*, 2005).

Una descrizione qualitativa e su larga scala dell'habitat che caratterizza l'area di studio (Coltivati nord) evidenzia un ambiente molto omogeneo, oltremodo sottoposto all'influenza dell'uomo. Tuttavia, l'utilizzo di un sistema di rilevazione ambientale molto sottile applicabile su piccola scala, il modello di Ellenberg (Ellenberg, 1979), ha permesso di evidenziare differenze tra le specie a livello del microhabitat di nidificazione e delle aree di foraggiamento frequentate.

Quindi, lo shift nell'utilizzo dello spazio tra le specie sembra essere garantito da una serie di strategie che sinergicamente portano a far diminuire la pressione competitiva (Johnson, 2000a; Palmer, 2003; Knaden e Wehner, 2005; Sarty *et al.*, 2006; Andersen, 2008).

Secondo il principio del "Caro-nemico" (Fisher, 1954; Gordon, 1989; Langen *et al.*, 2000), operaie provenienti da colonie differenti dovrebbero limitare la frequenza degli incontri al fine di ridurre i costi legati alla competizione. Il foraggiamento tramite piste (trunk trails) ben si adatta a tale principio, garantendo una migliore e sicura ripartizione dello spazio disponibile veicolando la grande massa di foraggiatrici provenienti da colonie differenti verso differenti direzioni (López *et al.*, 1994; Brown e Gordon, 2000; Stamps e Krishnan, 2001).

Allo stesso modo, poiché lo studio della dieta mostra come le due specie abbiano preferenze alimentari diverse, è plausibile che queste insistano su aree di foraggiamento separate spazialmente in risposta a una distinta abbondanza relativa delle specie botaniche preferite (Mehlhop e Scott, 1983; Traniello, 1989; Detrain e Pasteels, 2000; Sanders e Gordon, 2002).

La competizione può promuovere uno shift spaziale quando, ad esempio, una specie subordinata viene forzata da quella dominante ad occupare

porzioni dell'habitat qualitativamente inferiori. Le maggiori abilità competitive della specie dominante dovrebbero costringere il rivale a foraggiare su piante meno nutrienti oppure che richiedono un alto investimento energetico per essere utilizzate, ed ad adottare quindi una strategia di foraggiamento sub-ottimale (Detrain *et al.*, 2000; Kay, 2002; Krebs e Davies, 2002; Dietrich e Wehner, 2003).

Altro fattore che potrebbe influire sulla presenza e distribuzione dei nidi delle due specie è la scelta da parte delle regine neo-fecondate di siti di fondazione differenti per le caratteristiche ambientali. Tale argomento, non affrontato in questa ricerca, merita certamente indagini future poiché di grande interesse e forse cruciale per spiegare molti comportamenti di coesistenza delle due specie. In queste, l'evento riproduttivo si concentra all'interno di un numero molto ristretto di giorni racchiusi nel mese di settembre, in seguito a forti piogge. Affinché i riproduttori abbandonino in volo il nido, la quantità di acqua caduta al suolo deve essere tale da limitare la probabilità di disidratazione e renderlo facilmente scavabile alle regine neo-accoppiate (Johnson, 1998, 2000b). Osservazioni preliminari durante questa fase della fondazione (lo scavo della prima nicchia di nidificazione da parte delle femmine neo-fecondate) sembrano non indicare un preciso pattern di ricerca del sito in cui nidificare da parte delle numerosissime regine delle due specie. Queste cominciano spesso a scavare il proprio nido molto vicine le une alle altre e in prossimità di colonie mature sia a livello intra- sia interspecifico (Fig. 25). Ulteriori osservazioni compiute successivamente ai voli nuziali confermano questa tendenza. In seguito allo scavo di alcune aree in cui insistono i nidi delle due specie, abbiamo trovato infatti, nuove regine insediate negli interspazi che separano i tunnel sotterranei di colonie mature (osservazione personale). In tal modo, se la scelta del sito di nidificazione segue un modello di ricerca casuale, meccanismi successivi, oltre alla predazione, potrebbero intervenire nel selezionare la grande massa di riproduttori fuoriusciti da ciascuna colonia (strategia r). Ad esempio, potrebbero superare le fasi critiche della fondazione solo quelle regine che si sono insediate dove le caratteristiche ambientali del microhabitat ricoprono lo spettro di esigenze di quella specie, oppure

fenomeni di competizione delle colonie incipienti limitrofe potrebbe ridisegnare il pattern della loro distribuzione (Grasso *et al.*, 2002).



Figura 25. Particolare di due regine omo-specifiche durante la fase iniziale di fondazione di una colonia, lo scavo del nido

Le differenze in umidità riscontrate a livello dei siti di nidificazione tra *M. wasmanni* e *M. minor* potrebbero in tal modo rispecchiare una differente tolleranza delle specie a questo parametro ambientale. Una conferma a questa ipotesi, viene dal campionamento effettuato in altre zone rappresentative della diversità botanica della Tenuta (Castracani *et al.* In prep.). La specie *M. wasmanni* è la sola in grado di insediarsi all'interno di ambienti, a bassa vegetazione come quello dei Coltivati nord, caratterizzati da un tenore idrico più alto e chiamati pertanto "Praterie umide".

Anche lo shift trofico tra le specie sembra essere garantito da una serie di strategie sinergiche. Queste sembrano essere maggiormente coinvolte quando le due specie, a fronte di una diminuzione dell'abbondanza delle risorse in ottobre, si trovano a dover allentare gli effetti della competizione limitando la sovrapposizione tra le nicchie realizzate. Le differenze, ad esempio, tra le

dimensioni medie delle operaie promuovono invariabilmente nel mese considerato l'utilizzo di semi diversificati in termini di peso, lunghezza e larghezza massima.

Le differenze morfologiche tra le specie potrebbero essere ulteriormente importanti nel caratterizzare le abilità competitive di queste, garantendone ad esempio una diversa priorità di accesso al cibo (Fig. 26) (Dietrich e Wehner, 2003; Knaden e Wehner, 2005).



Figura 26. Esempio particolarmente eclatante delle differenze nelle dimensioni medie delle operaie delle due specie. In particolare, si osserva un'operaia di *M. wasmanni* mentre tiene bloccata tra le mandibole un individuo dell'altra specie.

Il fatto che *M. minor* sia tra le due la specie più euriterma sembrerebbe confermare questa ipotesi. Essendo svantaggiata dalle inferiori dimensioni medie delle sue operaie, il fatto di possedere una maggiore tolleranza termica le permette di bilanciare, almeno parzialmente, questo gap.

Esistono infatti finestre temporali nelle quali *M. minor* può foraggiare in assenza del competitore. Per la maggior parte del tempo restante invece, le due specie si trovano a foraggiare contemporaneamente. In questa fase, i dati

sembrano suggerire che le operaie tendano a diminuire gli effetti della competizione mostrando una differente distribuzione delle frequenze di attività.

Tuttavia, la ricerca ha evidenziato che le due specie, oltre a mostrare una serie di differenze fondamentali, manifestano una serie di tratti condivisi, ossia un'area di sovrapposizione tra le nicchie occupate. Dal momento che è improbabile che il contributo dello shift di un singolo fattore nell'utilizzo delle risorse sia in grado di assicurare il rispetto del principio di esclusione competitiva (McArthur e Levins, 1967; Levins *et al.*, 1973; Schoener, 1974; Doledec, 2000), è possibile che sia il contributo cumulativo di tutte le differenze riscontrate in questo lavoro tra le specie a promuovere un sufficiente shift tra le nicchie realizzate da queste, portando ad una coesistenza stabile nel tempo e caratteristica di ambienti aperti sottoposti a stressanti livelli termici e idrici.

Bibliografía

- Acosta F.J., López F. e Serrano J.M., 1995. Dispersed versus central-place foraging: intra- and intercolonial competition in the strategy of trunk trail arrangement of a harvester ant. *American Naturalist*, 145: 389-411.
- Adams E.S., 1998. Territory size and shape in fire ants: a model based on neighbourhood interactions. *Ecology*, 79: 1125-1134.
- Adams E.S., 2003. Experimental analysis of territory size in a population of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology*, 14: 48-53.
- Adams E.S. e Tschinkel W.R., 2001. Mechanisms of population regulation in the fire ant *Solenopsis invicta*: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 70: 335-369.
- Adler F.R. e Gordon D.M., 2003. Optimization, conflict, and nonoverlapping foraging ranges in ants. *American Naturalist*, 162: 529-543.
- Adler F.R., LeBrun E.G. e Feener D.H., 2007. Maintaining diversity in an ant community: modelling, extending, and testing the dominance-discovery tradeoff. *American Naturalist*, 169: 323-333.
- Albrecht M. e Gotelli N.J., 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126: 134-141.
- Andersen A.N., 1983. Species diversity and temporal distribution of ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology*, 8: 127-137.
- Andersen A.N., 1995. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, 22: 15-29.
- Andersen A.N., 2008. Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology*, 33: 211-220.
- Andersen A.N., Azcárate F.M. e Cowie I.D., 2000. Seed selection by an exceptionally rich community of harvester ants in the Australian seasonal tropics. *Journal of Animal Ecology*, 69: 975-984.
- Andersen A.N. e Patel A.D., 1994. Meat ants as dominant members of Australian communities: an experimental test of their influence on the foraging success and forager abundance of other species. *Oecologia*, 98: 15-24.
- Anderson C., Boomsma J.J e Bartholdi J.J., 2002. Task partitioning in insect societies: bucket brigades. *Insectes Sociaux*, 49: 171-180.
- Azcárate F.M., Arqueros L., Sanchez A.M. e Peco B., 2005. Seed and fruit by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology*, 19: 273-283.

- Azcárate F.M. e Peco B., 2003. Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux*, 50: 120-126.
- Baroni-Urbani C., 1990. Evolutionary aspects of foraging efficiency and niche shift in two sympatric seed-harvesting ants (*Messor*) (Hymenoptera Formicidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 1: 75-79.
- Baroni-Urbani C., 1992. Factors affecting seed preference among Old World harvester ants of the genus *Messor*. *Ethology Ecology & Evolution*, 2: 73-80.
- Baroni-Urbani C., 1998. The number of castes in ants, where major is smaller than minor and queens wear the shield of the soldier. *Insectes Sociaux*, 45: 315-333.
- Baroni-Urbani C. e Nielsen M.G., 1990. Energetics and foraging behaviour of the European seed harvesting ant *Messor capitatus*. II. Do ants optimize their harvesting? *Physiological Entomology*, 15: 449-461.
- Bestelmeyer B.T., 2000. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, 69: 998-1009.
- Bestelmeyer B.T. e Schooley R.L., 1999. The ants of the southern Sonar desert: community structure and the role of trees. *Biodiversity and Conservation*, 8: 643-657.
- Bestlmeyer B.T. e Wiens J.A., 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications*, 11: 1123-1140.
- Billick I. E Carter C., 2007. Testing the importance of the distribution of worker sizes to colony performance in the ant species *Formica obscuripes* Forel. *Insectes Sociaux*, 54: 113-117.
- Böcker R., Kowarik I. e Bornkamm R., 1983. Untersuchungen zur Anwendung der Zeigerwerte nach Ellenberg. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, 11: 35-56.
- Borhidi A., 1995. Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica*, 39: 97-181.
- Both C. e Visser M.E., 2003. Density dependence, territoriality, and divisibility of resources: from optimality models to population processes. *American Naturalist*, 161: 326-336.
- Boulton A.M. e Amberman, K.D., 2006. How ant nests increase soil biota richness and abundance: a field experiment. *Biodiversity and Conservation*, 15: 69-82.
- Boulton A.M., Davies K.F. e Ward P.S., 2005. Species richness, abundance, and composition of ground-dwelling ants in northern California grassland: role of plants, soil, and grazing. *Community and Ecosystem Ecology*, 34: 96-104.
- Boulton A.M., Jaffe B.A. e Scow K.M., 2003. Effects of a common harvester ant (*Messor andrej*) on richness and abundance of soil biota. *Applied Soil Ecology*, 23: 257-265.
- Breed M.D., 2002. Allometry in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Insectes Sociaux*, 49: 125-128.

- Briese D.T. e Macauley B.J., 1980. Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. *Australian Journal of Ecology*, 5: 121-134.
- Brown J.H., Reichman O.J. e Davidson D.W., 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 231-257.
- Brown M.J.F., 1999. Nest relocation and encounters between colonies of the seed-harvesting ant *Messor andrei*. *Insectes Sociaux*, 46: 66-70.
- Brown M.J.F. e Gordon D.M., 2000. How resources and encounters affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47: 195-203.
- Brown M.J.F. e Human K.G., 1997. Effects of harvester ants on plant species distribution and abundance in a serpentine grassland. *Oecologia*, 112: 237-243.
- Bullini L., Pignatti S. e Virzo De Santo A., 1998. *Ecologia generale*, UTET: 1- 519.
- Burd M., 2000. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology*, 11: 125-131.
- Carroll C.R. e Janzen D.H., 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 231-257.
- Castracani C. e Mori A., 2006. The role of permanent grasslands on ant community structure: Ants (Hymenoptera: Formicidae) as ecological indicators in the agro-ecosystems of the Taro River Regional Park (Italy). *Myrmecological News*, 9: 47-54.
- Castracani C., Grasso D.A., Fanfani A., Le Moli F. e Mori A., 2008. Ant-fauna as ecological indicator in the Mediterranean ecosystems of the Castelporziano Presidential Reserve (Rome, Italy). *Proceedings of the 4th European Meeting of IUSSI, La Roche-en-Ardenne (Belgium) 30 August - 4 September 2008*: 25.
- Cerdá X., Dahbi A. e Retana J., 2002. Spatial patterns, temporal variability, and the role of multi-nest colonies in a monogynous Spanish desert ant. *Ecological Entomology*, 27: 7-15.
- Cerdá X., Retana J., Bosh J. E Alsina A., 1989. Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae). *Vie Milieu*, 39: 207-212.
- Cerdá X., Retana J. e Cros S., 1997. Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, 66: 363-374.
- Cerdá X., Retana J. e Cros S., 1998a. Critical thermal limits in the Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12: 45-55.
- Cerdá X., Retana J. e Manzaneda A., 1998b. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, 117: 404-412.
- Chase J.M. e Leibold M.A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, London.

- Christian K.A. e Morton S.R., 1992. Extreme thermophilia in a Central Australian ant, *Melophorus bagoti*. *Physiological Zoology*, 65: 885-905.
- Clark E., 2006. Dynamic matching of forager size to resources in the continuously polymorphic leaf-cutter ant, *Atta colombica* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecological Entomology*, 31: 629-635.
- Clark P.J. e Evans F.C., 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in population. *Ecology*, 35: 445-453.
- Clarke K.R. e Warwick R.M., 1994. Similarity-based testing for community pattern: the 2-way layout with no replication. *Marine Biology*, 118: 167-176.
- Crist T.O. e MacMahon J.A., 1991. Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails and seed resources. *Environmental Entomology*, 28: 659-668.
- Crist T.O. e MacMahon J.A., 1992. Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology*, 73: 1678-1779.
- Cros S., Retana J. e Cerdá X., 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, 4: 269-278.
- Culver D.C. e Beattie A.J., 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology*, 64: 485-492.
- Cushman J.H., Martinsen G.D. e Mazeroll A.I., 1988. Density- and size-dependent spacing of ant nests: evidence for intraspecific competition. *Oecologia*, 77: 522-525.
- Davidson D.W., 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58: 711-724.
- Davidson D.W., 1978. Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist*, 112: 523-532.
- Davidson D.W., 1980. Some consequences of diffuse competition in a desert ant community. *American Naturalist*, 116: 92-105.
- Davidson D.W., 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology*, 23: 484-490.
- De Bie G. e Hewitt P.H., 1990. Thermal responses of the semi-arid zone ants *Ocymyrmex weitzeckeri* (Emery) and *Anoplolepis custodiens* (Smith). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 53: 65-73.
- Dean W.R.J. e Yeaton R.I., 1993. The effects of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds on the physical and chemical properties of soils in the southern Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environment*, 25: 249-260.
- Delsinne T., Roisin Y. e Leponce M., 2007. Spatial and temporal foraging overlaps in a Chacoan ground-foraging ant assemblage. *Journal of Arid Environment*, 71: 29-44.

- Detrain C., Natan C. e Deneubourg J.L., 2001. The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants. *Naturwissenschaften*, 88: 171-174.
- Detrain C. e Pasteels J.M., 2000. Seed preferences of the harvester ant *Messor barbarus* in a Mediterranean mosaic grassland (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 35: 35-48.
- Detrain C., Tasse O., Versaen M. e Pasteels J. M., 2000. A field assessment of optimal foraging in ants: trail patterns and seed retrieval by the European Harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 47: 56-62.
- Dietrich B. e Wehner R., 2003. Sympatry and allopatry in two desert ant sister species: how do *Cataglyphis bicolor* and *C. savignyi* coexist? *Oecologia*, 136: 63-72.
- Doledec S., Chessel D e Gimaret-Carpentier C., 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81: 2914-2927.
- Donnelly K., 1978. Simulations to determine the variance and edge-effect of total nearest neighbour distance. In: Krebs C.I., 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row, New York, USA.
- Dunson W.A. e Travis J., 1991. The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist*, 138: 1067-1091.
- Herbers J.M., 1985. Seasonal structuring of a north temperate ant community. *Insectes Sociaux*, 32: 224-240.
- Ellenberg H., 1979. *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas (Indicator values of vascular plants in Central Europe)*. *Scripta Geobotanica*, 9, (2° edition). Göttingen.
- Ewald J., 2003. The sensitivity of Ellenberg indicator values to the completeness of vegetation relevés. *Basic and Applied Ecology*, 4: 507-513.
- Fanelli G., 1998. *Dasypyrum villosum* vegetation in the territory of Rome. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Rendiconti Lincei. Scienza Fisiche e Naturali*, 9: 155-176.
- Feinsinger P., Spears E.E. e Poole R.W., 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*, 62: 27-32.
- Fellers J.H., 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68: 1466-1478.
- Fellers J.H., 1989. Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia*, 78: 69-76.
- Fernández-Escudero I. e Tinaut A., 1998. Foraging strategies and dietary preferences of high mountain ant (Hymenoptera: Formicidae). *Polish Journal of Ecology*, 46: 23-31.
- Fewell J.H e Harrison J.F., 1991. Flexible seed selection by individual harvester ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 28: 377-384.
- Fisher J.B., 1954. Evolution and bird sociality. In: Huxley J., Hardy A.C. and Ford E.B. (Eds.). *Evolution as a process*. Allen & Unwin, London, pp. 71-83.

- Fisher B.L., 1997. A comparison of ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) on serpentine and non-serpentine soils in northern California. *Insectes Sociaux*, 44: 23-33.
- Gause G.F., 1934. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore: 1-163.
- Giller P.S., 1984. *Community structure and the niche*. Chapman & Hall, London.
- Gómez C. e Espadaler X., 1998. Seed dispersal curve of a Mediterranean myrmecochores: influence of ant size and the distance to nests. *Ecological Research*, 13: 347-354.
- Gordon D.M., 1989. Ants distinguish neighbors from strangers. *Oecologia*, 81: 198-200.
- Gordon D.M., 1995. The development of ant colony's foraging range. *Animal Behaviour*, 49: 649-659.
- Gordon D.M., 1996. The organization of work in social insect colonies. *Nature*, 380: 121-124.
- Gordon D.M. e Kulig A.W., 1996. Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology*, 77: 2393-2409.
- Grasso D.A., Mori A., Giovannotti M. e Le Moli F., 2004. Interspecific interference behaviours by workers of the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 16: 197-207.
- Grasso D.A., Mori A. e Le Moli F., 1998. Chemical communication during foraging in the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 45: 85-96.
- Grasso D.A., Mori A. e Le Moli F., 1999. Recruitment and trail communication in two species of *Messor* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Italian Journal of Zoology*, 66: 373-378.
- Grasso D.A., Mori A. e Le Moli F., 2002. Competizione intra- ed interspecifica tra colonie incipienti di formiche mietitrici del genere *Messor* (Hymenoptera Formicidae). *Atti XIX CNIE*, 301-304.
- Guo Q., Thompson D.B., Valone T.J. e Brown J.H., 1995. The effects of vertebrate granivores and folivores on plant community structure in the Chihuahuan desert. *Oikos*, 73: 251-259.
- Heredia A. e Detrain C., 2000. Worker size polymorphism and ethological role of sting associated glands in the harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 47: 383-389.
- Heredia A. e Detrain C., 2005. Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. *Behavioural Processes*, 70: 289-300.
- Heske E.J., Brown J.H. e Guo Q., 1993. Effects of kangaroo rat exclusion on vegetation structure and plant species diversity in the Chihuahuan desert. *Oecologia*, 195: 520-524.
- Hill M.O., Roy D.B., Owen Mountford J. e Bunce R.G.H., 2000. Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology*, 37: 315.
- Hölldobler B., 1974. Home range orientation and territoriality in harvesting ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA*, 71: 3274-3277.

- Hölldobler B., 1982. Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera: Formicidae) during foraging. *Oecologia*, 52: 208-213.
- Hölldobler B. e Wilson E.O., 1990. *The Ants*. Belknap Press, Cambridge, MA: 1-732.
- Hutchinson G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*: 415-427.
- Inouye R.S., Byers G. e Brown J.H., 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology*, 61: 1344-1351.
- Johnson R.A., 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Ponomymex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia*, 89: 118-124.
- Johnson R.A., 1998. Foundress survival and brood production in the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 45: 255-266.
- Johnson R.A., 2000a. Habitat segregation based on soil texture and body size in the seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *P. barbatus*. *Ecological Entomology*, 25: 403-412.
- Johnson R.A., 2000b. Water loss in desert ants: caste variation and the effect of cuticle abrasion. *Physiological Entomology*, 25: 48-53.
- Kaiser Th. e Käding H., 2005. Proposal for a transformation scale between bioindicatively determined water supplu levels of grassland sites and mean moisture indicator values according to Ellenberg. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 51: 241-246.
- Kaspary M., 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia*, 105: 397-404.
- Kaspary M. e Weiser M.D., 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology*, 13: 530-538.
- Kay A., 2002. Applying optimal foraging theory to assess nutrient availability ratios for ants. *Ecology*, 83: 1935-1944.
- Kay A. e Rissing S.W., 2005. Division of foraging labour in ants can mediate demands for food and safety. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 165-174.
- Kay A. e Whitford W.G., 1978. Critical thermal limits of desert honey ants: possible ecological implications. *Physiological Zoology*, 62: 1232-1256.
- Kelrick M.I., MacMahon J.A., Parmenter R.R. e Sisson D.V., 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia*, 68: 327-337.
- Knaden M. e Wehner R., 2005. The coexistence of two large-sized thermophilic ants: the question of niche differentiation in *Cataglyphis bicolor* and *Cataglyphis mauritanica* (Hymenoptera: Formicidae). *Mymecologische Nachrichten*, 7: 31-42.

- Krebs J.R. e Davies N.B., 2002. Ecologia e comportamento animale. Bollati Boringhieri: 1-438.
- Kronfeld-Schor N. E Dayan T., 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34: 153-181.
- Langen T.A., Tripet F. e Nonacs P., 2000. The red ant the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48: 285-292.
- Lassau S.A. e Hochuli D.F., 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, 27: 157-164.
- Laundré J.W., 1990. Soil moisture patterns below mounds of harvester ants. *Journal of Range Management*, 43: 10-12.
- Levins R., Pressick M.L. e Heatwole H., 1973. Coexistence patterns in insular ants. *American Scientist*, 61: 463-472.
- López F., Acosta F.J. e Serrano J.M., 1994. Guerilla vs. phalanx strategies of resource capture: growth and structural plasticità in the trunk trail system of the harvester ant *Messor barbarus*. *Journal of Animal Ecology*, 63: 127-138.
- López F., Serrano J.M. e Acosta F.J., 1994. Parallels between the foraging strategies of ants and plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 150-153.
- López J.R. e Haeger J.F., 1999. Sequential co-operative load transport in the seed-harvesting ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 46: 1-7.
- MacArthur R.H., 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 48: 1893-1897.
- MacArthur R.H. e Levins R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101: 377-385.
- May R.M., 1976. Competition and niche theory. In: May. R.M. (Ed.). *Theoretical Ecology*. Blackwell: 114-141.
- Mehlhop P. e Scott N.J., 1983. Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecological Entomology*, 8: 69-85.
- Morrell L.J. e Kokko H., 2003. Adaptive strategies of territory formation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 385-395.
- Morrell L.J. e Kokko H., 2005. Bridging the gap between mechanistic and adaptive explanations of territory formation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 381-390.
- Morrison L.W., 1996. Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. *Oecologia*, 107: 243-256.
- Morse D.H., 1974. Niche breadth as a function of social dominance. *American Naturalist*, 108: 818-830.

- Mull J.F. e MacMahon J.A., 1996. Factors determining the spatial variability of seed densities in a shrub-steppe ecosystem: the role of harvester ants. *Journal of Arid Environment*, 32: 181-192.
- O'Neill K.M. e Kemp W.P., 1990. Worker response to thermal constraints in the ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Thermal Biology*, 15: 133-140.
- Oster G.F. e Wilson E.O., 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton NJ: 1-348.
- Palmer T.M., 2003. Spatial habitat heterogeneity influences competition and coexistence in an African acacia ant guild. *Ecology*, 84: 2843-2855.
- Paulson G.S. e Akre R.D., 1991. Behavioural interactions among formicid species in the ant mosaic of an organic pear orchard. *Pan-Pacific Entomologist*, 67: 288-297.
- Perfecto I., 1994. Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, 98: 184-192.
- Pianka E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pielou E.C., 1960. A single mechanism to account for regular, random and aggregated. *The Journal of Ecology*, 48: 575-584.
- Pignatti S., Bianco P. M., Tescarollo P. e Scarascia G. T., 2001. La vegetazione della Tenuta Presidenziale di Castelporziano. In: *Il Sistema Ambientale della Tenuta di Castelporziano*. Accademia Nazionale delle Scienze detta dei Quaranta, 2: 441-709.
- Pignatti S., Menegoni P. e Pietrosanti S., 2005. Bioindicazione attraverso le piante vascolari. Valori di indicazione secondo Ellenberg (Zeigerwerte) per le specie della Flora d'Italia. *Braun-Blanquetia*, 39 : 1-97. Camerino.
- Pinzari F., Trinchera A., Benedetti A. e Sequi P., 2001. Defining soil quality in Mediterranean forest systems: microbial biomass activity. In: *Il Sistema Ambientale della Tenuta Presidenziale di Castelporziano*. Accademia delle Scienze, "Scritti e Documenti" XXVI, Vol. I: 45-58.
- Pirk G.I. e Lopez de Casenave J., 2006. Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes Sociaux*, 53: 119-125.
- Pisarski B. e Vepsäläinen K., 1989. Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, 42: 321-329.
- Pizo M.A. e Oliveira P.S., 2000. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Biotropica*, 32: 851-861.
- Powell S. e Franks N.R., 2006. Ecology and the evolution of worker morphological diversity: a comparative analysis with *Eciton army* ants. *Functional Ecology*, 20: 1105-1114.
- Pulliam H.R. e Brand M.R., 1975. The production and utilization of seeds in plains grasslands of southeastern Arizona. *Ecology*, 56: 1158-1166.

- Ratnieks F.L.W. e Anderson C., 1999. Task partitioning in insect societies. *Insectes Sociaux*, 46: 95-108.
- Retana J. e Cerdá X., 1994. Worker size polymorphism conditioning size matching in two sympatric seed-harvesting ants. *Oikos*, 71: 261-266.
- Retana J. e Cerdá X., 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, 123: 436-444.
- Retana J., Picó F.X. e Rodrigo A., 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, 105: 377-386.
- Reyes-López J.L. e Fernández-Haeger J., 1999. Sequential co-operative load transport in the seed-harvesting ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 46: 119-125.
- Reyes-López J.L. e Fernández-Haeger J., 2001. Some factors determining size-matching in the harvester ant *Messor barbarus*: food type, transfer activity, recruitment rate and size-range. *Insectes Sociaux*, 48: 118-124.
- Ribas C.R., Schoereder J.H., Pic M. e Soares S.M., 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale process regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology*, 28: 305-314.
- Ríos-Casanova L., Valiente-Banuet A. e Rico-Gray V., 2006. Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecologica*, 29: 316-323.
- Rissing S.W. e Pollock G.B., 1984. Worker size variability and foraging efficiency in *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15: 121-126.
- Ruano F., Tinaut A. e Soler J.J., 2000. High surface temperatures select for individual foraging in ants. *Behavioral Ecology*, 11: 396-404.
- Ryti R.T. e Case T.J., 1986. Overdispersion of ant colonies: a test of hypotheses. *Oecologia*, 69: 446-453.
- Sanders N.J. e Gordon D.M., 2000. The effects of interspecific interactions on resource use and behaviour in a desert ant. *Oecologia*, 125: 436-443.
- Sanders N.J. e Gordon D.M., 2002. Resources and the flexible allocation of work in the desert ant, *Aphaenogaster cockerelli*. *Insectes Sociaux*, 49: 371-379.
- Sarty M., Abbott K.L. e Lester P.J., 2006. Habitat complexity facilitates coexistence in a tropical ant community. *Oecologia*, 149: 456-473.
- Savolainen R. e Vepsäläinen K., 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resources partitioning and community structure. *Oikos*, 51: 135-155.
- Savolainen R. e Vepsäläinen K., 1989. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ants *Formica polyctena*. *Oecologia*, 125: 436-443.

- Schaffer A.P. e Sykora K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science*, 11: 225-244.
- Schmidtlein S. e Ewald J., 2003. Landscape patterns of indicator plants for soil acidity in the Bavarian Alps. *Journal of Biogeography*, 30: 1493-1503.
- Schoener T.W., 1974 Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Smith A.T. e Dobson S., 1994. A technique for evaluation of spatial data using asymmetrical weighted overlap values. *Animal behaviour*, 48: 1285-1292.
- Smith T.M. e Smith R.L., 2007. *Elementi di ecologia*. Pearson Paravia Bruno Mondadori S.p.A.: 1-706.
- Solida L., Grasso D.A., Celant A., Fanfani A., Mori A. e Le Moli F., 2007. Foraging activity in two species of *Messor* harvester ants: preliminary data on size-matching and diet breadth. *Redia*, XC: 71-73.
- Southall E.J., Dale M.P. e Kent M., 2004. Spatial and temporal analysis of vegetation mosaics for conservation: poor fen communities in a Cornish valley mire. *Journal of Biogeography*, 30: 1427-1443.
- Stamps J.A. e Krishnan V.V., 2001. How territorial animals compete for divisible space: a learning-based model with unequal competitors. *American Naturalist*, 157: 154-169.
- Steinberger Y., Leschner H. e Shmida A., 1991. Chaff piles of harvester ant (*Messor* spp.) nests in a desert ecosystem. *Insectes Sociaux*, 38: 241-250.
- Sudd J.H. e Franks N.R., 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie & Son, London: 1-206.
- Taber S.W., 1998. *The world of harvester ants*. Texas A & M University Press, College Station: 1-213.
- Talbot M., 1934. Distribution of ant species in the Chicago region with reference to ecological factors and physiological toleration. *Ecology* 15: 416-439.
- Tanner C.J., 2008. Resource characteristics and competition affect colony individual foraging strategies of the wood ant *Formica integroides*. *Ecological Entomology*, 33: 127-136.
- Traniello J.F.A., 1987. Comparative foraging ecology of north temperate ants: the role of worker size and cooperative foraging in prey selection. *Insectes Sociaux*, 34: 118-130.
- Traniello J.F.A., 1989. Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34: 191-210.
- Traniello J.F.A. e Beshers S.N., 1991. Polymorphism and size-paring in the harvester ants *Pogonomyrmex badius*: a test of the ecological release hypothesis. *Insectes Sociaux*, 38: 121-127.
- Traniello J.F.A., Fujita M.S. e Bowen R.V., 1984. Ant foraging behaviour: ambient temperature affects prey selection. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 15: 65-68.

- Traniello J.F.A. e Rosengaus R.B., 1997. Ecology, evolution and division of labour in social insects. *Animal Behaviour*, 53: 209-213.
- Tschinkel W.R., Adams E.S. e Macom T., 1995. Territory area and colony size in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Journal of Animal Ecology*, 64: 473-480.
- Wang C., Strazanac J.S. e Butler L., 2001. Association between ants (Hymenoptera: Formicidae) and habitat characteristics in oak-dominated mixed forests. *Environmental Entomology*, 30: 842-848.
- Wagner D., Brown M.J.F. e Gordon D.M., 1997. Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia*, 112: 232-236.
- Wagner D., Jones J.B. e Gordon D.M., 2004. Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. *Soil Biology and Biochemistry*, 36: 797-804.
- Warburg I. e Steinberger Y., 1997. On the spatial distribution of nests of the ants *Messor arenarius* and *Messor ebeninus*. *Journal of Arid Environments*, 36: 671-676.
- Waser N.M., 1998. Task-matching and short-term size shifts in foragers of the harvester ant, *Messor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 11: 451-462.
- Wetterer J.K., 1991. Source distance has no effect on load size in leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Psyche*, 98: 355-359.
- Whitford W.G., 1978. Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology*, 59: 185-189.
- Whitford W.G. e DiMarco R., 1995. Variability in soils and vegetation associated with harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on a Chihuahuan Desert watershed. *Biology and fertility of soils: Journal of International Society of Soil Science*, 20: 169-173.
- Wilby A. e Shachak M., 2000. Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia*, 125: 495-503.
- Willott S.J., Compton S.G. e Incoll L.D., 2000. Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia*, 125: 35-44.
- Wilson E.O., 1953. The origin and evolution of polymorphism in ants. *Quarterly Review of Biology*, 28: 136-156.
- Wilson E.O., 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press: 1- 548.
- Zarzycky K., 1984 . Indicator values of vascular plants in Poland (in polish). *Publicationes Instituti Botanici Universitatis Jagellonicae Cracoviensis et Academiae Scientiarum Polonae*.

Ringraziamenti

Per aver ricevuto ospitalità nella foresteria della Tenuta e il permesso allo svolgimento di questo lavoro desidero ringraziare: il Segretariato Generale della Presidenza della Repubblica, il Direttore della Tenuta dott. Alessandro Demichelis, il responsabile dell'Osservatorio Centro Multidisciplinare degli Ecosistemi Costieri Mediterranei Ing. Aleandro Tinelli, per aver dato ospitalità nella foresteria della Tenuta e aver per permesso lo svolgimento di questo lavoro.

Il mio ringraziamento va a Cristina Castracani, per i suoi saggi consigli da chi è passato prima di te e ha la possibilità di aiutarti insegnandoti qualcosa, ma anche alle tante risate, cene e chiacchierate....

Al Vitto, grande spalla per ottima parte del percorso e per quella chiacchierata....

Al Visicchio, fantastica partita a calcetto, o forse sei contro sei..non importa, grande intrattenitore, apprezzabile la sua competenza, insieme al Romano e al Lugli, un terzetto indimenticabile....

Al Professor Francesco Le Moli. Racconterò ora un piccolo aneddoto che non mi son mai sentito di raccontare prima. Già tante parole erano state spese dalla Prof e da Donato. Stavo effettuando delle fotocopie quando il Professore venne a parlarmi. Mi dimostrò grande affetto, grande interesse e partecipazione alla mia ricerca...spero Gli piaccia....

Ai miei tre pupilli, Simona, Dario e Valentina, per il tanto tempo trascorso insieme in Tenuta e fuori....ognuno in modo diverso, ognuno mi ha arricchito di qualcosa, grazie....

A Cristina Tabolacci e i vari parmigiani che mi hanno fatto compagnia nel viaggio....

Ad Anna Testi e Giuliano Fanelli per avermi fatto addentrare, comunicando passione, nel campo della fitosociologia...

Ad Alessandra Celant, non solo per la sua enorme competenza in campo botanico, ma per avermi sempre dimostrato un affetto incondizionato....

Alla Prof. Alessandra Mori che mi ha sempre fatto sentire parte integrante del gruppo di ricerca....

Al mio Tutor Donato, lunghe conversazioni scientifiche e non, i congressi, la vacanza nella grande "Apple", tante risate insieme....grande maestro e fonte di ispirazione....

Al mio mentore, il Prof. Alberto Fanfani, circa dal 2001 gomito a gomito, per aver sopportato la mia testa dura, le varie più o meno gite passate insieme, ma soprattutto per i tanti insegnamenti scientifici e di vita vissuta....

Alla Prof. "Lella" Mura per le varie correzioni del mio pessimo inglese...

Ai miei amici che remano insieme a me nella stessa direzione....

Alla mia adorata famiglia, Benderino compreso, soluzione tampone della mia vita....

A me che mi preparo una bella colonna sonora da mettere per le riproduzioni personali !!!!!

"C'è solo la strada su cui puoi contare,
la strada è l'unica salvezza...."

Giorgio Gaber