

## ESTRATEGIAS DE RECOLECCIÓN DE CÁDAVERES DE INSECTOS EN UNA COMUNIDAD DE HORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

X. Cerdá & J. Retana

### SUMMARY

*Foraging strategies for insect corpses in an ant community (Hymenoptera: Formicidae).*

In this paper, strategies of exploitation and interference for insect corpses' collection in an ant community have been analyzed.

*Cataglyphis cursor* and *Aphaenogaster senilis* are two diurnal species that find and transport insect corpses to the nest very quickly. The other species, *Tapinoma nigerrimum*, *Pheidole pallidula* and *Tetramorium semilaeve*, follow an interference strategy that allows them to dominate most food sources, due to their aggressiveness.

### RESUMEN

En este trabajo se analizan las estrategias de explotación e interferencia que siguen las hormigas de una comunidad mediterránea en la recolección de cadáveres de artrópodos.

*Cataglyphis cursor* y *Aphaenogaster senilis* son dos especies diurnas que siguen una estrategia explotativa, encontrando y transportando los restos de insectos rápidamente al nido. Las restantes especies, *Tapinoma nigerrimum*, *Pheidole pallidula* y *Tetramorium semilaeve*, siguen una estrategia de interferencia, ya que son especies muy agresivas que dominan en la mayoría de interacciones con otras especies en las fuentes de alimento.

Key words: Ant; **Formicidae**; exploitation; interference; foraging strategy; arthropod corpses.

Xim Cerdá, CID (CSIC), Jorge Girona Salgado 18-26, 08034 Barcelona, España.

Javier Retana, CREA, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, España.

### INTRODUCCIÓN

En las comunidades animales el alimento es considerado como un factor limitante por el que se establece intensa competencia (SCHOENER, 1974). Por ello, las especies con dietas más similares tienden a competir más intensamente entre sí. En hormigas generalistas de zonas templadas, el elevado grado de similitud en la dieta es un patrón más común que la especialización por el

alimento (LEVINGS & TRANIELLO, 1980; LYNCH *et al.*, 1980). Esto hace que la competencia interespecífica aparezca como un importante agente de selección en la evolución de la conducta social asociada con la recolección (TRANIELLO, 1983).

Uno de los recursos por los que las hormigas establecen una competencia más intensa son los cadáveres de insectos. En otro estudio realizado por los autores en la misma zona (RETANA *et al.*, en prensa), se ha confirmado el corto lapso de tiempo que los cadáveres de insectos permanecen disponibles en el campo (menos de cinco minutos de media), siendo las hormigas los principales recolectores de este tipo de alimento. Este y otros trabajos similares (JEANNE, 1979; FELLERS & FELLERS, 1982) confirman de manera indirecta la escasez o, al menos, poca disponibilidad de estos recursos.

En los estudios de repartición de recursos entre varias especies, la cuestión no es tanto si éstas compiten o no, sino el modo en que esta repartición influye en las interacciones entre ellas y el grado en el cual estructura la comunidad. El punto de partida debe ser examinar los métodos específicos de utilización de estos recursos como medio para establecer las relaciones dentro de la comunidad (PRICE, 1986; FELLERS, 1987).

En la comunidad objeto del presente estudio habitan trece especies de hormigas de las que cinco utilizan en cantidad considerable los cadáveres de artrópodos como alimento: *Cataglyphis cursor*, *Aphaenogaster senilis*, *Pheidole pallidula*, *Tapinoma nigerrimum* y *Tetramorium semilaeve* (CERDÁ & RETANA, 1988). En este trabajo se analizan los mecanismos que emplean estas especies en la explotación de dichos recursos alimenticios.

## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio de campo se realizó desde 1985 hasta 1988 en Canet de Mar, una localidad de la costa mediterránea cercana a Barcelona (España), en un prado situado a 50 metros sobre el nivel del mar y a 750 metros de la costa (descrito en CERDÁ & RETANA, 1988).

Para estimar el tiempo y la eficacia de las diferentes especies en encontrar los cadáveres de insectos sobre el terreno, a lo largo de ocho días de observación entre los meses de mayo de 1986 y octubre de 1987, se colocaron presas en el campo desde primera hora de la mañana hasta la noche. Las presas que se ofrecían eran cadáveres de insectos de pequeño tamaño que podían ser recogidos individualmente por las obreras. En cada caso se registraba el tiempo que transcurría desde que la presa era colocada en el campo hasta que era encontrada por una hormiga, así como la especie que la recogía.

La densidad de hormigas en la superficie del suelo se estimó colocando seis cuadrados de un metro de lado, en los que se contaba cada dos horas el número de obreras de cada especie que había. La densidad para cada hora y para cada especie se obtuvo sumando los valores obtenidos en los diferentes cuadrados.

También se colocaron en la zona de estudio 30 cebos con diferentes reclamos (jamón, queso, tocino, galleta, chorizo y miel), que se iban reponiendo conforme eran consumidos. En ellos se contaba el número de obreras de cada especie

presentes cada hora y se observaban las interacciones producidas al encontrarse obreras de especies distintas.

## RESULTADOS

Como se ha dicho en la introducción, son cinco las especies de hormigas que recogen cadáveres de insectos en la zona de estudio: *Cataglyphis cursor*, *Aphaenogaster senilis*, *Tapinoma nigerrimum*, *Pheidole pallidula* y *Tetramorium semilaeve*. Sin embargo, tal como se puede apreciar en la tabla 1, lo hacen a diferentes horas del día: *A. senilis* recoge gran parte de estos restos por la mañana y a primeras horas de la tarde, *C. cursor* lo hace principalmente al mediodía y las otras tres especies durante el crepúsculo y la noche. Esta repartición coincide con sus ritmos de actividad habituales: *C. cursor* tiene un ritmo de actividad exclusivamente diurno y centrado durante las horas de más calor; *A. senilis* también lo tiene diurno, pero prolongándose desde el amanecer hasta últimas horas de la tarde con una disminución al mediodía; y las restantes especies son activas principalmente de noche durante las épocas de máxima actividad (de mayo a septiembre).

En la tabla 1 también se da el tiempo medio que tardan en ser recogidos estos restos a las diferentes horas del día. Este tiempo es mínimo a mediodía,

Hora Solar	Densidad	N	Tiempo (seg)	Especies recolectoras
8	15,7	5	710 ± 463	Apha
9		17	226 ± 217	Apha, Cata, Phei
10	4,5	25	334 ± 377	Apha, Cata
11		18	223 ± 206	Apha, Cata
12	1,2	37	260 ± 241	Cata
13		20	160 ± 111	Cata
14	0,7	10	250 ± 173	Cata
15		31	283 ± 253	Apha, Cata
16	2,3	33	276 ± 244	Apha, Cata, Phei
17		25	318 ± 290	Apha, Cata, Phei
18	10,8	10	900 ± 307	Apha, Tapi
19		19	314 ± 300	Apha, Phei, Tetra, Tapi
20	5,5	12	312 ± 298	Phei, Tetra

**Tabla 1.** Recolección de cadáveres de insectos en el campo a las diferentes horas (hora solar) del día 28 de julio de 1987. Para cada hora se indica la densidad de hormigas (en número de individuos por metro cuadrado), el número de observaciones cada hora (N), el tiempo medio de desaparición de las presas y su desviación típica (en segundos), y las principales especies implicadas en la recolección, con las siguientes abreviaturas: *Aphaenogaster senilis* (Apha); *Cataglyphis cursor* (Cata); *Pheidole pallidula* (Phei); *Tetramorium semilaeve* (Tetra); *Tapinoma nigerrimum* (Tapi).

cuando hay una densidad total inferior a dos hormigas por metro cuadrado (principalmente son obreras de *C. cursor* y, en menor medida, de *A. senilis*). Por contra, a primeras horas de la tarde y al anochecer, la densidad de hormigas en el campo es mucho mayor (superior a cinco e incluso diez ó quince obreras por metro cuadrado), pero el tiempo que transcurre hasta que encuentran los restos de insectos es superior. Ello indica que las dos especies diurnas, *C. cursor* y *A. senilis*, recogen más rápidamente los cadáveres que las otras tres especies, aunque su densidad en el campo sea mucho menor.

La estrategia de *A. senilis* a la hora de encontrar el alimento se pone de manifiesto en la tabla 2, donde se indica, para los diferentes días de observación, el % de cebos que ha ocupado al transcurrir la primera y la segunda hora después de ser colocados. En la mayoría de los casos ocupa un mayor porcentaje de cebos la primera hora que la segunda; calculando el promedio de los días se ve que durante la primera hora ocupan más del 50% de los cebos, pero que en la segunda este valor desciende hasta el 32%, lo que quiere decir que al cabo de una hora pierde una tercera parte de los cebos.

En lo que respecta a *C. cursor*, en la figura 1 se representa el tiempo que tarda en encontrar los cadáveres a las diferentes horas del día. Se aprecia que su nicho térmico le confiere una importante ventaja frente a otras especies a la hora de recoger cadáveres: cuando la temperatura es elevada, invierte un tiempo mínimo en la recolección de las presas, tanto por su marcada termofilia (su máxima actividad coincide con las máximas temperaturas), como porque en ese intervalo es cuando hay un menor número de posibles competidores (el porcentaje de obreras de *C. cursor* respecto al total de hormigas es mayor).

Día de observación	% Cebos ocupados	
	Primera hora	Segunda hora
20 abril	30,0	26,6
19 mayo	63,3	36,6
1 junio	26,6	23,3
1 julio	33,3	20,0
13 julio	50,0	3,3
24 julio	56,6	3,3
7 agosto	59,9	26,6
21 agosto	56,6	53,3
17 septiembre	56,6	63,3
14 octubre	73,3	63,3
Total:	50,6	32,0

**Tabla 2.** Porcentaje de cebos ocupados por *Aphaenogaster senilis* al cabo de una y dos horas de ser colocados, en cada uno de los días de observación.

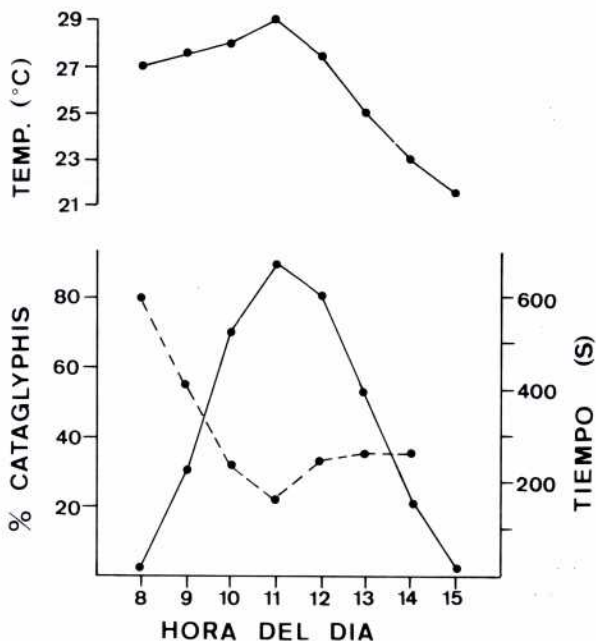


Fig. 1. Explotación de los cadáveres de insectos por parte de *Cataglyphis cursor*. En abcisas se indica la hora del día (hora solar). En ordenadas, en la escala de la izquierda arriba se indica la temperatura en °C; en la escala de la izquierda abajo se indica en línea continua el porcentaje de las hormigas encontradas en el exterior que pertenecen a la especie; en la escala de la derecha se indica en línea discontinua el tiempo medio (en segundos) que tardan en recoger los restos.

Cuando las presas son de gran tamaño y no pueden ser transportadas individualmente al nido, el encontrarlas rápidamente es una ventaja menor, ya que la presa permanece en el campo bastante tiempo, y es necesario protegerla de la rapiña de otras especies hasta que ha sido explotada completamente. Entonces es determinante la estrategia de recolección de cada especie, reclutando más o menos obreras para la defensa del alimento. Esto se pone en evidencia en la tabla 3, donde se indica el número medio de obreras de cada especie que han sido encontradas en los cebos alimenticios (tomando conjuntamente los datos de todas las horas y días de observación):

- El valor más bajo es el de *C. cursor* (3,5 obreras por cebo), ya que siempre aparece en escaso número en los cebos, pues recolecta individualmente y no recluta compañeras hacia las fuentes de alimento.
- Sigue *A. senilis* (12,8 obreras por cebo), que realiza un reclutamiento en grupo por el cual la exploradora conduce a un cierto número de obreras (normalmente entre 10 y 50) hacia el alimento y entre todas intentan transportarla al nido mediante transporte cooperativo (CERDÁ *et al.*, 1988).
- Finalmente están las otras tres especies (*T. nigerrimum*, *P. pallidula*, *T.*

Especie	Nº Obreras/Cebo	N
<i>Cataglyphis cursor</i>	3,5	545
<i>Aphaenogaster senilis</i>	12,8	721
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	45,4	1596
<i>Pheidole pallidula</i>	58,1	1633
<i>Tetramorium semilaeve</i>	63,7	269

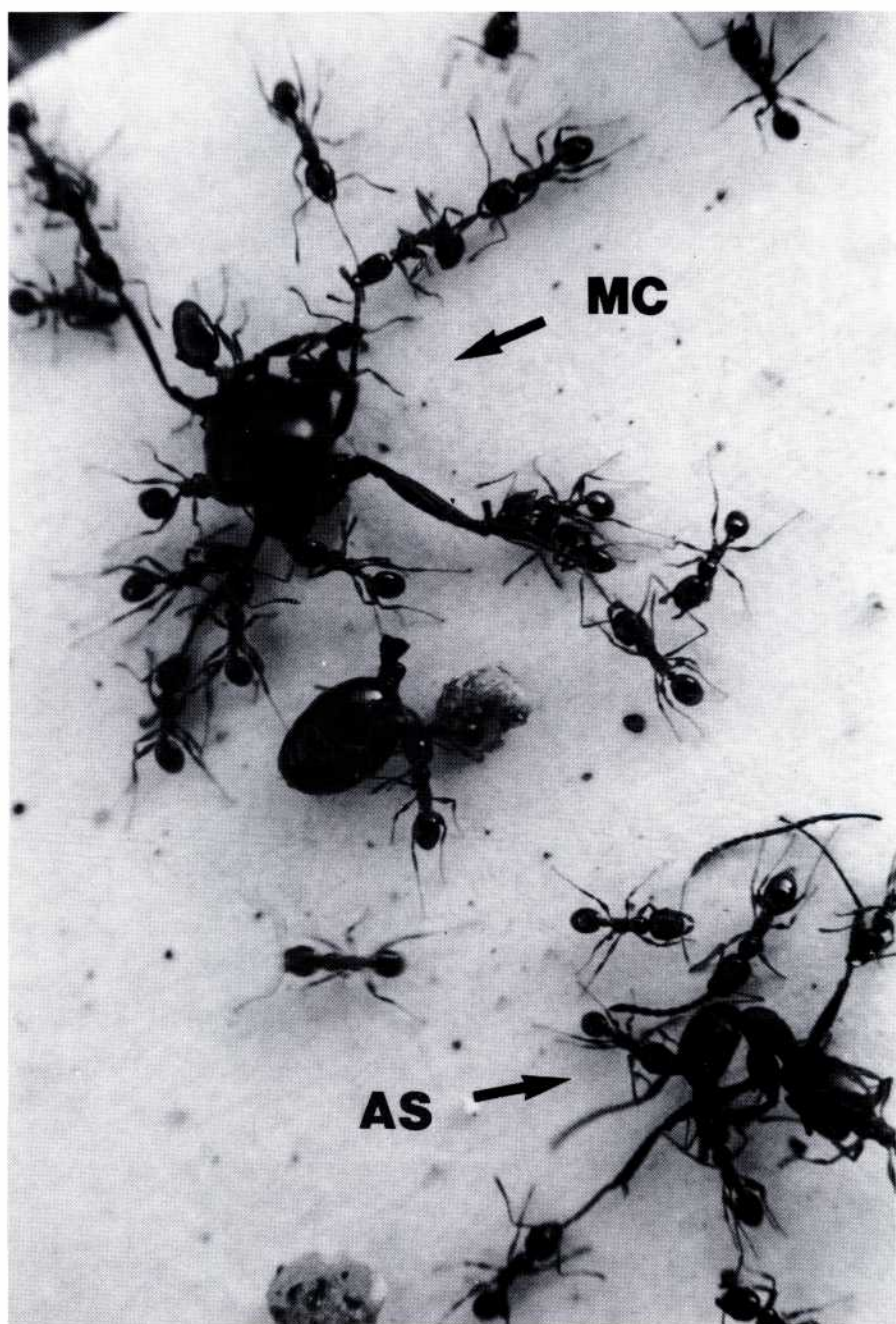
**Tabla 3.** Número medio de obreras de cada especie por cebo alimenticio. N es el número total de cebos en los que ha sido observada cada especie.

Especie	N	% Dominancia en cebos
<i>Tetramorium semilaeve</i>	11	73,4
<i>Pheidole pallidula</i>	106	69,8
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	77	50,6
<i>Aphaenogaster senilis</i>	146	6,8
<i>Cataglyphis cursor</i>	48	0,0

**Tabla 4.** Interferencia de las diferentes especies en los cebos. Se indica el porcentaje de dominancia en los cebos y el número total de observaciones para cada especie (N).

*semilaeve*), que tienen valores medios que oscilan entre 45 y 63 obreras por cebo. Todas siguen una estrategia de reclutamiento en masa con la que llevan gran número de obreras (más de 100 en muchos casos) hacia el alimento, que acaban dominando completamente (CERDÁ *et al.*, en prensa y obs. pers.).

Para estudiar el comportamiento de interferencia de cada especie se observaron las pautas agresivas que se producían en los cebos alimenticios. En la tabla 4 se indica el porcentaje de casos en los que cada especie acabó dominando el cebo (respecto al total de interacciones producidas en todos los días de observación). Se observa que *P. pallidula*, *T. semilaeve* y *T. nigerrimum* dominan en más del 50% de los cebos en los que interaccionan con otras especies; esto es debido a su elevada agresividad, que se pone en evidencia en la figura 2, donde obreras de *P. pallidula* están descuartizando a una obrera de *A. senilis* y otra de *Messor capitatus*, ambas de un tamaño mucho mayor. Por su parte, *A. senilis* es expulsada de la mayoría de los cebos cuando se produce una interacción, dominando únicamente en un 6,8% del total. Finalmente, *C. cursor*, hormiga muy poco agresiva, nunca expulsa a las otras especies de los cebos, sino que suele coexistir pacíficamente con ellas, por lo que, a su vez, raramente es expulsada.



**Figura 2.** Interacción agresiva en un cebo: descuartizamiento de una obrera de *Aphaenogaster senilis* (AS) y otra de *Messor capitatus* (MC) por parte de obreras de *Pheidole pallidula*.

## DISCUSIÓN

La coexistencia en una misma comunidad de especies que explotan recursos alimenticios similares es posible mediante la utilización de mecanismos distintos por parte de cada una. FELLERS (1987) distingue dos tipos de estrategias en la competencia por los recursos:

- 1) Explotación: es la capacidad de una especie para encontrar y utilizar antes que las otras los recursos potencialmente limitantes, impidiendo así su utilización por otros competidores.
- 2) Interferencia: es la capacidad de una especie para evitar que las otras aprovechen los recursos, bien directamente por agresión, bien indirectamente por otros medios como la territorialidad.

Según esta clasificación, las especies del presente estudio se pueden agrupar, en cuanto a la recolección de cadáveres de insectos, en dos grupos: *A. senilis* y *C. cursor* por un lado, y *T. nigerrimum*, *P. pallidula* y *T. semilaeve* por otro.

*A. senilis* y *C. cursor* son dos especies de tamaño relativamente grande y actividad diurna, que siguen en la recolección de restos animales una estrategia explotativa, ya que los encuentran rápidamente en el campo y los transportan también en seguida al nido. Sin embargo, cuando las presas son muy grandes y no pueden conducir las enteras al nido, ninguna de ellas es capaz de monopolizarlas y defenderlas frente a otras especies. Hay varias características que distinguen a estas dos especies entre sí y que favorecen que la competencia entre ellas sea menor:

- Por una parte está el hecho de que *C. cursor* recoge el alimento de manera completamente individual, sin cooperación en el transporte de las presas, mientras que las obreras de *A. senilis* cuando no pueden transportar individualmente una presa, reclutan un cierto número de compañeras y entre todas la transportan al nido. Esto hace que, aunque las obreras de *C. cursor* son más grandes y transportan individualmente presas más pesadas, el rango de tamaños de presas que recoge *A. senilis* se amplíe hacia los tamaños mayores gracias a la cooperación entre varias obreras (CERDÁ *et al.*, 1988).
- Además, los ritmos de actividad de ambas especies también difieren. *A. senilis* es activa desde primera hora de la mañana hasta última de la tarde, pero su actividad descende al mediodía. Por ello, aunque su intervalo de actividad de recolección es mayor, también encuentra más competidores, ya que a esas horas hay otras especies de hormigas en el exterior. En cambio, *C. cursor* concentra su máxima actividad a las horas centrales del día, cuando hace mucho calor y son muy pocas las obreras de otras especies que se encuentran fuera del nido. Esto la coloca en una posición única entre todas las especies de la zona, ya que es la única que puede recoger los cadáveres de insectos que aparecen en ese momento. A esta exclusividad une una gran eficacia en la recolección de los restos a estas horas del mediodía, ya que tarda menos tiempo en recogerlos que por la mañana o por la tarde.



El otro grupo, según las características en la explotación de los cadáveres de insectos, está formado por *P. pallidula*, *T. semilaeve* y *T. nigerrimum*. Las tres son especies pequeñas, de actividad principalmente nocturna y que tardan bastante en encontrar las presas. Todas realizan reclutamiento en masa, conduciendo gran cantidad de obreras hacia los cebos. Su principal característica es su fuerte agresividad, que les permite dominar los cebos frente a otras especies previamente presentes o monopolizar los que ya ocupan durante largo tiempo. Entre las obreras de estas especies no se establece cooperación en el transporte de presas grandes, por lo que este mecanismo de interferencia (agresividad y defensa del alimento) les permite aprovecharlas mediante el troceamiento y transporte individual de los pedazos al nido.

En cuanto a las características que separan a estas tres especies, una de ellas es la presencia de una casta de soldados en *P. pallidula*. Estos soldados son obreras de mayor tamaño, muy agresivas, con una gran cabeza portadora de unas fuertes mandíbulas y que cumplen un papel muy importante en la defensa del alimento frente a otros competidores.

*T. nigerrimum* se distingue de las otras dos especies de este grupo porque su principal fuente de alimento es la melaza de los áfidos, que recoge estableciendo pistas permanentes entre las plantas donde se encuentran y el nido (CERDÁ *et al.*, en prensa). Por ello los cadáveres de insectos no son una parte tan esencial de su dieta como de la de las otras dos especies.

El que tengan ventaja las especies que siguen una estrategia explotativa o las que siguen una estrategia de interferencia depende, entre otros factores, del tamaño del alimento. La estrategia explotativa es eficaz cuando hay muchos restos pequeños que pueden ser transportados individualmente por la primera obrera que los encuentra (FELLERS, 1987). Sin embargo, la relación entre el tamaño de la presa y la probabilidad de interferencia es sigmoideal, de manera que las presas de pequeño tamaño son recogidas con elevado éxito, y a medida que aumenta el tamaño también aumenta la probabilidad de pérdida (OSTER & WILSON, 1978). CARROLL (1988) ha observado que el robo de presas a las hormigas pequeñas por parte de recolectoras solitarias puede ser una conducta importante de algunas especies de mayor tamaño (*Aphaenogaster* spp, *Myrmica* spp.); estas especies recogen incluso más presas grandes quitándoselas a las especies pequeñas que encontrándolas ellas solas.

Cuando aumenta el tamaño del alimento también aumenta el riesgo para las especies que siguen una estrategia explotativa, ya que especies más agresivas pueden encontrar el alimento y expulsarlas de él. Por ello, *A. senilis* ocupa la mayoría de los cebos tras ser colocados, ya que es la primera en encontrarlos, pero posteriormente es expulsada de muchos de ellos por no poder defenderlos. Este fenómeno también ha sido observado por TRANIELLO (1983) en el caso de *Lasius neoniger*, especie que pierde casi la mitad de los cebos que encuentra inicialmente frente a otros competidores más agresivos.

En conclusión, entre las distintas hormigas de esta comunidad hay una relación inversa entre la dominancia en las fuentes alimenticias y la velocidad en su localización. Dado que cada especie desarrolla una de estas dos estrategias alternativas pero no ambas, de alguna manera se equilibran las ventajas de cada una, y se consigue una coexistencia estable de las diferentes especies en la misma comunidad.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su más sincero agradecimiento a Xavier Espadaler, Jordi Bosch y Anna Alsina por su colaboración en la toma de datos en el campo, y a Dolors Company por su continuo apoyo en todo momento.

## BIBLIOGRAFÍA

- CARROLL, J.F., 1988. Worker size and piracy in foraging ants. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 90 (4): 495-500
- CERDA, X. & RETANA, J., 1988. Descripción de la comunidad de hormigas de un prado sabanoide en Canet de Mar (Barcelona). *Ecología*, 2: 333-341.
- CERDA, X., BOSCH, J., ALSINA, A. & RETANA, J., 1988. Dietary spectrum and activity patterns of *Aphaenogaster senilis*. *Annl. Soc. ent. Fr.*, 24 (1): 69-75.
- CERDA, X., RETANA, J., BOSCH, J. & ALSINA, A., en prensa. Exploitation of food resources by the ant *Tapinoma nigerrimum* (Hym. Formicidae). *Acta Ecologica, Oecol. Gener.*, 10.
- FELLERS, J.H., 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68 (5): 1466-1478.
- FELLERS, G.M. & FELLERS, J.H., 1982. Scavenging rates of invertebrates in an eastern deciduous forest. *American Midland Naturalist*, 107: 389-392.
- JEANNE, R.L., 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, 60: 1211-1224.
- LYNCH, J., BALINSKY, E. & VAIL, S., 1980. Foraging patterns in three sympatric forest ant species: *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis*. *Ecol. Entomol.*, 5: 353-371.
- OSTER, G. & WILSON, E.O., 1978. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton, Princeton University Press.
- PRICE, M.V., 1986. Structure of desert rodent communities: a critical review of questions and approaches. *American Zoologist*, 26: 39-49.
- RETANA, J., CERDA, X. & ESPADALER, X., en prensa. Arthropod corpses in a temperate grassland: a limited supply?. *Holarctic Ecology*.
- SCHOENER, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- TRANIELLO, J.F.A., 1983. Social organization and foraging success in *Lasius neoniger*: behavioural and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia*, 59: 94-100.