

Distancias de forrajeo, áreas de forrajeo y distribución espacial de nidos de *Aphaenogaster senilis* Mayr (Hym. Formicidae)

C. Gómez & X. Espadaler

Gómez, C. & Espadaler, X., 1996. Distancias de forrajeo, áreas de forrajeo y distribución espacial de nidos de *Aphaenogaster senilis* Mayr (Hym. Formicidae). *Misc. Zool.*, 19.2: 19-25.

Foraging distances, foraging areas and nest distribution in Aphaenogaster senilis Mayr (Hym. Formicidae).— The spatial pattern of nest distribution in *Aphaenogaster senilis* was studied in two western Mediterranean sclerophyllous areas. Mean distance to the nearest-neighbour nest was 3.3 m (range 1.7-6.3 m) in both areas. In one of the areas the pattern was more dispersed than expected (Clark & Evans' $R = 1.34$, $z = 5.26$), while in the other it was at random ($R = 1.25$, $z = 1.75$). Mean (\pm s.d.) foraging distances were 1.71 ± 0.12 m (range 0.30-4.94 m) and 1.65 ± 0.24 m (range 0.46-3.93 m). Nests showed broadly overlapping foraging areas. The correct term for the space used in this species is home range.

Key words: Foraging distance, Foraging area, Spatial distribution, Ant, *Aphaenogaster senilis*.

(*Rebut: 29 XI 95; Acceptació condicional: 6 III 96; Acc. definitiva: 22 X 96*)

Crisanto Gómez, Dept. de Ciències Ambientals, Univ. de Girona, Plaça Hospital 6, 17071 Girona, Espanya (Spain).— Xavier Espadaler, C.R.E.A.F., Univ. Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Espanya (Spain).

Este trabajo se ha realizado en el marco del proyecto PB91-0482.

Introducción

La distribución espacial de los nidos de hormigas ha sido explicada como resultado de la competencia intra e interespecífica (LEVINGS & TRANIELLO, 1981; RYTI & CASE, 1992), y el

mecanismo regulador más simple que suele aducirse es la presencia de diversos tipos de comportamiento territorial (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Sin embargo la simple información espacial no puede ser usada, por sí sola, como prueba de interacciones compe-

titivas (PIELOU, 1960; BROWN & ORIAN, 1970; RYTI & CASE, 1992). La afirmación o no de la existencia de territorio, depende más de la demostración de diferentes mecanismos conductuales que de un tipo u otro de distribución espacial (HÖLLDOBLER & LUMSDEN, 1980). LEVINGS & TRANIELLO (1981) recogieron información sobre el patrón de distribución intraespecífica en nidos de 136 especies de hormigas. El patrón mayoritario encontrado fue un espaciamiento regular de los nidos. Una revisión posterior de sus datos realizada por RYTI & CASE (1992) ratificó este patrón mayoritario. La confirmación de esta relación, entre un patrón de distribución regular de nidos de una especie y un comportamiento territorial, implica conocer diversos parámetros de su biología: sistema y distancias de forrajeo, régimen alimentario, abundancia y distribución de las presas, interacciones entre individuos de nidos distintos, etc.

En este trabajo se presentan datos sobre la distribución de nidos de *Aphaenogaster senilis* Mayr, 1853, sobre distancias de forrajeo de las obreras y áreas de forrajeo en dos zonas de vegetación esclerófila del Mediterráneo occidental y se discute su significado en relación con la presencia o no de territorio en esta especie.

Material y métodos

Zonas de estudio

Las observaciones se llevaron a cabo en dos localidades. La primera, Can Llavallol, en el Parque de Collserola, es un área protegida cercana a Barcelona (NE España, 41° 25' N, 2° 6' E, altitud 315 m); la zona de estudio, situada en una pendiente orientada al este, es un campo abandonado que no se cultiva desde hace 16 años, cuya vegetación corresponde a una comunidad de *Inulo-Oryzopsietum miliaceae* (BOLÓS, 1962). La segunda localidad se sitúa en el valle de Sant Daniel, cercano a Girona (41° 59' N, 2° 50' E). Está situada en una pendiente suave orientada al sudeste, cuya vegetación corresponde a una comunidad herbácea de *Rosmarino-Lithospermetum* (BOLÓS, 1962).

Especie estudiada

Aphaenogaster senilis es una especie mediterráneo-occidental (CAGNIANT et al., 1991), monomórfica (6,4-7,7 mm) de preferencias termoxerófilas (COMÍN, 1988; SOMMER & CAGNIANT, 1988). Sus hábitos alimentarios son omnívoros y el sistema de forrajeo es por obreras solitarias o con reclutamiento de grupo pequeño (CAGNIANT & LEDOUX, 1974; RIASOL et al., 1986; COMÍN, 1988; CERDÁ et al. 1988). Sus nidos tienen una única entrada, son monogínicos y la fundación es dependiente, por fisión colonial (LEDOUX, 1971). El número mínimo de obreras censado en nidos excavados en el campo es de 200 (CAGNIANT & LEDOUX, 1974). El período de actividad comienza en febrero, llega a un máximo a finales de primavera y principios de verano y termina en noviembre (CERDÁ et al., 1992).

Patrón de distribución espacial

Los nidos se detectaron realizando una inspección directa del terreno, siguiendo a obreras que volvían al nido y ofreciendo cebos, semillas de *Euphorbia characias* L. a las obreras que se encontraban forrajeando y siguiéndolas al nido. *E. characias* es una planta mirmecócora cuyas semillas presentan un elaiosoma, atractivo para esta especie (GÓMEZ & ESPADALER, 1994). Las observaciones se realizaron en junio y julio de 1993. En Collserola se estudió un área de 75 x 24 m (1800 m²) y de 21 x 18,5 m (388 m²) en Sant Daniel. Una vez detectados todos los nidos se midieron las distancias al nido vecino más próximo. Como medida de la distribución se usó el índice de agregación R de CLARK & EVANS (1954); su significado se probó usando la transformación de Z, incluyendo la corrección de Donnelly para el efecto de borde (SINCLAIR, 1985). La superficie externa alrededor de las áreas estudiadas fueron inspeccionadas para confirmar que se habían detectado todos los nidos y evitar un efecto de borde que afectase a las distancias entre nidos vecinos más próximos medidas. Las distancias entre nidos de ambas zonas se compararon con el test t de Student.

Distancias de forrajeo

Se obtuvieron colocando como cebo una semilla aislada para evitar la generación de reclutamientos que provocarían un sesgo en el registro de distancias. Cada punto de colocación de cebos se designó cambiando aleatoriamente sobre seis direcciones y una distancia aleatoria elegida entre uno y seis metros a partir del punto previo de colocación de cebos. Cada vez que una obrera de *A. senilis* cogía una semilla era seguida hasta su nido, midiendo la distancia en línea recta entre el punto donde se depositó la semilla y el nido. Las observaciones se realizaron desde las 8:30 hasta las 19:30 (hora local) durante tres días en Collserola (junio 1993) y dos en Sant Daniel (julio 1993). Las distancias fueron analizadas con pruebas no paramétricas ya que no siguen una distribución normal.

Área de forrajeo

A partir de los datos de distancias de forrajeo se estimaron las áreas de forrajeo para los nidos en ambas zonas. Como estimación de ésta se calculó la media de las áreas circulares cuyos radios fueron las diferentes distancias de forrajeo medidas en cada zona. La estimación propuesta se compara con la propuesta por BERNSTEIN & GOBBEL (1979). Ambas se basan en la siguiente premisa: el área de forrajeo de las colonias cuyas obreras forrajean independientemente de las demás -como ocurre en el caso de *A. senilis*- generalmente es circular. Así, BERNSTEIN & GOBBEL (1979), proponen que el tamaño del área media de forrajeo de una colonia se puede calcular como el área de un círculo, cuyo radio es la suma de la distancia media de forrajeo observada más la desviación estándar.

El solapamiento de las áreas de forrajeo entre nidos vecinos más próximos se estimó a partir de las distancias de forrajeo y las distancias entre nidos vecinos más próximos. Los datos de distancias de forrajeo y distancias entre nidos vecinos más próximos se usaron como distribuciones de probabilidad; de forma que se obtuvieron todas las combinaciones posibles de las marcas de clase de distancias en-

tre nidos vecinos más próximos y distancias de forrajeo. Cada combinación estaba formada por una distancia entre un nido y su vecino más próximo y dos distancias de forrajeo; la primera distancia de forrajeo se adjudicaba al nido del que se calculaba el área solapada y la segunda al nido vecino cuya área solapa al primero. Ambas distancias pertenecen al mismo conjunto de distancias de forrajeo medidas, ya que se trata de solapamientos entre nidos de la misma especie de hormiga. De esta manera se obtuvieron combinaciones de tres distancias (NNab, Dfa, Dfb), siendo NNab la distancia entre el nido 'a' y su vecino más próximo, nido 'b', Dfa la distancia de forrajeo adjudicada al nido 'a' y Dfb la distancia de forrajeo adjudicada al nido 'b'. El porcentaje del área de forrajeo del nido 'a' solapada (S) por el área de forrajeo del nido 'b' para cada combinación es:

si $NNab \geq Dfa + Dfb$; $S = 0$

si $Dfa \geq NNab + Dfb$; $S = (Dfb^2) \cdot 100 / Dfa^2$

si $Dfb \geq NNab + Dfa$; $S = 100$

si $NNab < Dfa + Dfb$; $S = ((Dfa^2 (\theta a - \text{sen } \theta a) + Dfb^2 (\theta b - \text{sen } \theta b)) / 2\pi Dfa^2) \cdot 100$

En este último caso el área solapada es la suma de los segmentos de los círculos de radio Dfa y Dfb, donde a es el ángulo del sector centrado en el nido 'a' del área de forrajeo de este nido definido entre los puntos de corte de las áreas circulares de los nidos y b el equivalente para el nido 'b'. El valor de los ángulos a y b se deducen y calculan a partir de la relación entre dos formulas geométricas para el cálculo del área de un triángulo (SPIEGEL, 1970); en nuestro caso el triángulo formado por los segmentos (distancias) NNab, Dfa, Dfb. El área de este triángulo definido por las tres distancias medidas es:

Área triángulo = $\frac{1}{2} (NNab)(Dfa) \text{ sen } (\theta a/2) = \sqrt{(Sp (Sp - Dfa)(Sp - NNab)(Sp - Dfb))}$, y

Área triángulo = $\frac{1}{2} (NNab)(Dfb) \text{ sen } (\theta b/2) = \sqrt{(Sp (Sp - Dfa)(Sp - NNab)(Sp - Dfb))}$, donde Sp es el semiperímetro del triángulo. De aquí:

$\theta a = 2 \arcsen \{ \frac{2\sqrt{(Sp (Sp - Dfa)(Sp - NNab)(Sp - Dfb))}}{Dfa NNab} \}$, y

$\theta b = 2 \arcsen \{ \frac{2\sqrt{(Sp (Sp - Dfa)(Sp - NNab)(Sp - Dfb))}}{Dfb NNab} \}$.

Una vez obtenido el porcentaje de solapamiento de cada situación (tripleto de

datos) se multiplicó por la probabilidad de que ocurriera la situación definida por la distancia al nido vecino más próximo y las dos distancias de forrajeo. Finalmente el sumatorio de los productos de los porcentajes de solapamiento y la probabilidad de que ocurra cada situación ofrece una estima del porcentaje de área de forrajeo de un nido solapada por el área de forrajeo del nido vecino más próximo.

Resultados

Patrón de distribución de nidos

En Collserola se contabilizó un total de 79 nidos (densidad 0,044 nidos/m²). En Sant Daniel se localizaron 17 nidos (densidad 0,0438 nidos/m²). La distancia media (\pm s.e.) entre vecinos más próximos (Collserola 3,35 \pm 0,1 m; Sant Daniel 3,33 \pm 0,26 m) no difiere significativamente entre ambas zonas (t = 0,073; p = 0,47). Los valores de R indican una distribución regular en Collserola (R = 1,34; Z = 5,26; p < 0,001) y aleatoria en Sant Daniel (R = 1,25; Z = 1,75). En ambas zonas la distancia mínima de separación entre nidos fue similar (1,72 m en Collserola y 1,70 m en Sant Daniel).

Distancias de forrajeo

La distancia media (\pm s.e.) en Collserola fue de 1,71 (\pm 0,12) m y la mediana de 1,74 m (n = 57), registrándose un máximo de 4,94 m (fig. 1). En Sant Daniel la distancia media fue de 1,65 (\pm 0,25) m, la mediana de 0,30 m (n = 20), y se registró un máximo de 3,93 m. Las distancias medias de forrajeo de ambas zonas no difieren significativamente (test de Mann-Whitney, z = 0,42; p = 0,34). Las distribuciones de frecuencias (fig. 1) tampoco difieren de forma significativa (test Kolmogorov-Smirnov, Dmax = 0,176; p = 0,34).

Áreas de forrajeo

El área de forrajeo media estimada para los nidos de *A. senilis* en Collserola fue de 12,67 m² (s.d. = 15,59) y de 11,59 m² (s.d. = 13,36)

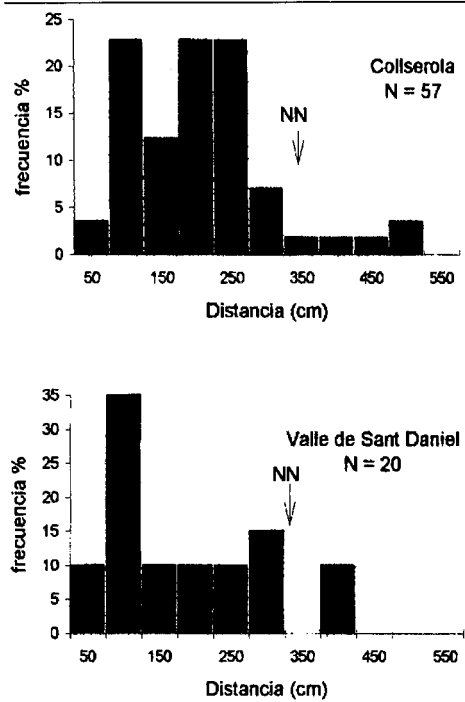


Fig. 1. Distribución de frecuencias de las distancias de forrajeo: NN. Valor de la distancia media entre nidos vecinos más próximos.

Frequency distribution of foraging distances: NN. Mean nearest neighbour distance between nest entrances.

en Sant Daniel. El solapamiento de las áreas de forrajeo calculado entre un nido y su nido vecino más próximo representa el 12,30% y el 10,62% del área de forrajeo de un nido en Collserola y en Sant Daniel respectivamente.

Utilizando la metodología propuesta por BERNSTEIN & GOBBEL (1979) la estima del área de forrajeo para los nidos de *A. senilis* en Collserola sería de 23,59 m² y de 23,76 m² en Sant Daniel. Asimismo el porcentaje del área de forrajeo de un nido solapada por la de su vecino más próximo sería del 26,6% y el 27,2% en Collserola y Sant Daniel respectivamente.

Discusión

La mayoría de datos en la literatura ofrecen la imagen de que las hormigas presentan una distribución regular en relación a los nidos de su misma especie y de otras especies (LEVINGS & TRANIELLO, 1981; RYTI & CASE, 1992). Nuestros resultados para *A. senilis* indican el mismo patrón en una de las áreas de estudio.

La densidad de nidos en ambas zonas parece ser muy elevada: otros estudios encuentran densidades entre 0,11 y 2,5 nidos/100 m² (COMÍN, 1988; LOMBARTE et al., 1989; TINAUT, 1981; SUÑER, 1991). La gran densidad encontrada ya puede, en principio, producir una distribución regular, ya que la densidad influye en el espaciamiento (RYTI & CASE, 1992). Pero esto no permite afirmar nada sobre el mecanismo que genera esta regularidad (competencia interespecífica o intraespecífica). La competencia interespecífica podría aducirse como variable en la generación de dicho patrón; sin embargo, en la zona estudiada sólo *Pheidole pallidula* podría intervenir en ello ya que ha sido detectada interferencia competitiva con *A. senilis* (ESPADALER et al., 1996); pero, ha sido demostrado que las presas en ambas especies difieren sensiblemente en tamaño (RETANA et al., 1992; CERDÁ et al., 1988). En todo caso, se ha de tener en cuenta que la competencia interespecífica ha sido puesta en duda como factor organizativo en comunidades de insectos (SHORROCKS et al., 1984).

Las distancias de forrajeo encontradas en relación al patrón de espaciamiento y las distancias entre nidos, sugieren un grado bastante elevado de solapamiento de las áreas de forrajeo entre nidos vecinos. Hay que tener presente que las distancias de forrajeo medidas son subestimadas del valor real, ya que al fijar el punto de colocación de las semillas se trunca el trayecto de la hormiga, que podría ser más largo. LYNCH et al. (1980) encontraron un grado elevado de solapamiento en las áreas de forrajeo para *Aphaenogaster rudis*. LEVINGS & TRANIELLO (1981) incluyen al género *Aphaenogaster* junto a otros géneros de hormigas generalistas con patrón de comportamiento de defensa de los recursos a corto plazo y un patrón regular de distri-

bución de nidos. Todo ello se adjudica a especies cuya fuente de recursos no es constante, estos persisten cortos periodos de tiempo y son defendidos durante el transporte al nido.

El tipo de fundación de nuevas colonias en *A. senilis*, por fisión colonial, sumamente infrecuente en hormigas, dificulta considerar a la competencia entre colonias adultas y recién formadas -todas parten de un número elevado de individuos- como factor determinante del espaciamiento de las colonias. Podría haber interferencia entre sociedades juveniles y adultas. Pero, como tienen tamaños similares, esta diferencia entre sociedades adultas y juveniles no debería ser importante. RYTI & CASE (1992) sugieren que cuando la competencia ocurre entre colonias establecidas, el espaciamiento entre ellas es aleatorio con tendencia a la regularidad. Los resultados obtenidos en Sant Daniel concuerdan con ello, pero el patrón significativamente regular de Collserola difiere del modelo. Una posible hipótesis para las diferencias encontradas entre ambas zonas puede ser la diferencia en la disponibilidad de recursos. *Aphaenogaster cockerelli*, en periodos de menor cantidad de comida, aumenta el área de forrajeo y sus nidos presentan una distribución más regular (BYRON et al., 1980). Aunque la explicación más sencilla de una distribución regular de nidos es asociándola a la existencia de diferentes formas de territorialidad (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), en nuestro caso no podemos aplicar esta solución. Los solapamientos entre nidos vecinos alejan la posibilidad de existencia de un territorio, entendido como área defendida, que coincida con el área de forrajeo. HÖLLDOBLER & LUMSDEN (1980) sugieren que los animales que se enfrentan a pulsos periódicos de presas deberían eliminar los límites territoriales y dejar que las áreas de forrajeo se solaparan. Si usamos la clasificación de usos del espacio propuesta por WILSON (1975), *A. senilis* muestra un área de campeo (home range) pero solo defiende el espacio estricto del lugar de nidificación (obs. per.) y no debería hablarse de territorio en esta especie. SMALLWOOD (1982b) encuentra igualmente un bajo nivel de agresividad intercolonial y ausencia de territorio en

A. rudis. Proponemos dos hipótesis para explicar la regularidad observada en Collserola:

a) por el mecanismo peculiar de formación de nuevas colonias, que, por tanteo de las obreras exploradoras antes de una fisión, encuentran los espacios vacíos adecuados, alejados lo máximo posible de otras colonias. Una forma de probar esta hipótesis sería estudiar el patrón espacial en diferentes zonas y comprobar si a determinada escala las colonias resultan agregadas, sugiriendo que se forman manchas de alta densidad separadas por zonas con baja densidad de nidos. Podría predecirse un aumento de la mancha con el tiempo y no un aumento de la densidad en su interior en las zonas de mayor densidad; mientras que habría un aumento de densidad en el interior de las segundas. LEDOUX (1976) sugiere que es necesario un mínimo de 2,5 m para que pueda darse el fenómeno de fisión colonial en *A. senilis* y que 'varios metros' separan las colonias en general. La distancia media entre nidos observada (3,3 m) permite sugerir que en ambas zonas se está llegando a niveles máximos de densidad.

b) por efecto de la reubicación de nidos (SMALLWOOD, 1982a), que también podría actuar como mecanismo en el caso de que existiera una aversión activa entre colonias, que emigrarían hasta estar lo más alejadas de nidos vecinos. No puede excluirse esta posibilidad en *A. senilis*, ya que esta especie demuestra una gran facilidad en la recolocación de nidos: siete de 10 nidos marcados habían abandonado su emplazamiento inicial al cabo de 100 días (obs. per.).

Los resultados sugieren que *A. senilis*, en las zonas estudiadas, presenta una ocupación espacial sin el componente territorial.

La metodología propuesta por BERNSTEIN & GOBBEL (1979) genera unas estimas del área de forrajeo y del solapamiento de estas áreas entre nidos vecinos más próximos superiores a las estimas calculadas con la metodología propuesta en este trabajo. El método propuesto evita posibles sobreestimaciones si los datos de distancias de forrajeo no siguen una distribución normal.

Agradecimientos

Agradecemos a la familia Sangrá y a Josep Morera por permitirnos el acceso a sus propiedades. David Suñer, Gabriel Genové, Xavier Roig, Sandra Martínez y Jordi Sala colaboraron en la toma de datos. F. López, con sus acertados comentarios, mejoró sensiblemente una primera versión del manuscrito.

Referencias

- BERNSTEIN, R. A. & GOBBEL, M., 1979. Partitioning of space in communities of ants. *J. Anim. Ecol.*, 48: 931-942.
- BOLÓS, O. DE., 1962. *El paisaje vegetal barcelonés*. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- BROWN, J. L. & ORIANI, G. H., 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 239-262.
- BYRON, P. A., BYRON, E. R. & BERNSTEIN, R. A., 1980. Evidence of competition between two desert ants. *Insectes Sociaux*, 27: 351-360.
- CAGNIANT, H., ESPADALER, X. & COLOMBEL, P., 1991. Biométrie et répartition de quelques populations d'*Aphaenogaster senilis* (Hyménoptères Formicidae) du Bassin méditerranéen occidental et du Maroc. *Vie Milieu*, 41: 61-71.
- CAGNIANT, H. & LEDOUX, A., 1974. Nouvelle description d'*Aphaenogaster senilissur* des exemplaires de la région de Banyuls-sur-Mer (P.-O), France. *Vie Milieu*, 24: 97-10.
- CERDÁ, X., BOSCH, J., ALSINA, A. & RETANA, J., 1988. Dietary spectrum and activity pattern of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annls. Soc. ent. Fr.*, 24: 69-75.
- CERDÁ, X., RETANA, J., BOSCH, J. & CROS, S., 1992. Estrategias alternativas en el ciclo de vida de tres hormigas mediterráneas. *Orsis*, 7: 87-96.
- CLARK, P. J. & EVANS, F. C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35: 445-453.
- COMIN, P., 1988. Estudio de los Formicidos de Baleares. Tesis doctoral, Universitat de les Illes Balears.
- ESPADALER, X., GÓMEZ, C. & SUÑER, D., 1996. Seed robbing between ant species intervenes in the myrmecochory of *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Psyche*, 102: 19-25.

- GÓMEZ, C. & ESPADALER, X., 1994. Curva de dispersión por hormigas en *Euphorbia characias* L. y *Euphorbia nicaeensis* (All.) (Euphorbiaceae). *Ecol. Med.*, 20: 51-59.
- HÖLDOBLER, B. & LUMSDEN, C. J., 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, 210: 732-739.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O., 1990. *The ants*. Springer, Berlin.
- LEDoux, A., 1971. Un nouveau mode de bouturage de société chez *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 273(D): 83-85.
- 1976. Bouturage expérimental de colonie chez la fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 283(D): 1061-1063.
- LEVINGS, S. C. & TRANIELLO, F. A., 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche*, 88: 265-319.
- LOMBARTE, A., ROMERO, S. & DE HARO, A., 1989. Contribución al conocimiento faunístico de los formicidos de la Sierra de Collserola (Barcelona). *Orsis*, 4: 125-140.
- LYNCH, J., BALINSKY, E. C. & VAIL, S. G., 1980. Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi* and *Aphaenogaster rudis*. *Ecol. Entom.*, 5: 353-371.
- PIELOU, E. C., 1960. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *J. Ecol.*, 48: 575-584.
- RETANA, J., CERDÁ, X. & ESPADALER, X., 1992. Coexistence of two sympatric ant species, *Pheidole pallidula* and *Tetramorium semilaeve* (Hymenoptera, Formicidae). *Entomol. Gener.*, 17: 29-40.
- RIASOL, J. M., ESPADALER, X. & DE HARO, A., 1986. Données sur le comportement alimentaire chez *Aphaenogaster senilis* Mayr, 1853 (Hymenoptera, Formicidae). *Sess. Entom. ICHN-SCL.*, 4: 131-138.
- RYTI, R. T. & CASE, T. J., 1992. The role of neighborhood competition in the spacing and diversity of ant communities. *Am. Nat.*, 139: 55-74.
- SHORROCKS, B., ROSEWELL, J. & EDWARDS, K., 1984. Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. *Nature*, 310: 310-312.
- SINCLAIR, D. F., 1985. On test of spatial randomness using mean nearest neighbor distance. *Ecology*, 63: 1084-1085.
- SMALLWOOD, J., 1982a. Nest relocation in ants. *Insectes Sociaux*, 29: 138-147.
- 1982b. The effect of shade and competition on emigration rate in the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology*, 6: 124-134.
- SOMMER, F. & CAGNIANT, H., 1988. Étude des peuplements de fourmis des Albères Orientales (Pyrénées-Orientales, France). *Vie Milieu*, 38: 321-329.
- SPIEGEL, M. R., 1970. *Manual de fórmulas y tablas matemáticas*. McGraw-Hill, Méjico.
- SUÑER, D., 1991. Contribució al coneixement mirmecològic de Gavarres, Montgrí, Guilleries i la Serrelada Transversal. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.
- TINAUT, A., 1981. Estudio de los Formicidos de Sierra Nevada. Tesis doctoral, Universidad de Granada.
- WILSON, E. O., 1975. *Sociobiology*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.