

COMPARACIÓN DE VARIOS MÉTODOS DE ESTUDIO DE RITMOS DE ACTIVIDAD RECOLECTORA EN HORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Javier Retana,* Xim Cerdà,* Jordi Bosch** y Anna Alsina**

Rebut: maig de 1987

SUMMARY

Rhythms of activity in ants (Hymenoptera: Formicidae): a methodological comparison

Results obtained with five methods of study of activity rhythms in ants are described. The methods are: observation at the nest entry, counting the ants on the trails, observation of the workers at the food sources, baits and pitfall traps. Advantages and disadvantages of each one of these methods have been analyzed.

RESUM

Comparació d'alguns mètodes d'estudi dels ritmes d'activitat recollectora en formigues (Hymenoptera: Formicidae)

En aquest treball es descriuen els resultats obtinguts amb cinc mètodes d'estudi de ritmes d'activitat de les colònies de formigues: seguiment a l'entrada del niu, recompte en pistes, registre d'obreres en fonts d'aliment, esquers i trampes de caiguda. S'analitzen els avantatges i inconvenients de cada un dels mètodes.

RESUMEN

En este trabajo se describen los resultados del estudio de los ritmos de actividad de distintas especies de hormigas obtenidos mediante cinco métodos distintos: seguimiento en la entrada del nido, recuento en pistas, registro de obreras en las fuentes de alimento, cebos y trampas de caída. Se analizan las ventajas e inconvenientes de cada uno de ellos.

KEYWORDS: ants, methods of study, foraging activity, activity rhythm

MOTS CLAU: formigues, mètodes d'estudi, activitat de recollecció, ritme d'activitat

PALABRAS CLAVE: hormigas, métodos de estudio, actividad de recolección, ritmo de actividad

* Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona. 08193 Bellaterra (Barcelona).

** Departament de Biologia Animal. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, número 645. 08028 Barcelona.

INTRODUCCIÓN

Al estudiar la ecología de una comunidad de hormigas, uno de los principales factores que pueden explicar el éxito de las especies simpátricas en la explotación del medio es la complementariedad de los ritmos de actividad (LEVIEUX & LENOIR, 1985). Aunque en el exterior de un hormiguero las obreras desempeñan diversas labores como vigilancia, extracción de restos o recolección de alimento, es en esta última actividad en donde más se manifiesta la distribución del tiempo entre unas especies y otras, ya que es la que está relacionada con la explotación de los recursos disponibles, uno de los factores que originan la competencia interespecífica.

Según las especies hay grandes diferencias en los sistemas de búsqueda y recolección de alimento: unas realizan una búsqueda al azar y una recolección individual, otras utilizan sistemas de reclutamiento en grupo o en masa, y otras más forman pistas hasta las fuentes de alimento. También hay diferencias en lo que respecta al tipo de alimento que recogen: desde cadáveres de artrópodos o semillas hasta recursos líquidos como néctar de flores o melaza de áfidos. Esta gran variedad de caracteres específicos hace que sean muchos y muy diversos los posibles métodos a aplicar en los estudios de la actividad de recolección en hormigas.

Desde hace varios años, los autores están estudiando en Canet de Mar (Barcelona) una comunidad de hormigas compuesta por trece especies distintas. El hecho de ser varios observadores ha permitido aplicar simultáneamente diferentes métodos de medida de la actividad de recolección en muchas de estas especies: se ha medido la actividad en la entrada de los nidos, en las pistas, en las fuentes de alimento naturales, en los cebos y el número de obreras caídas en trampas.

El método utilizado habitualmente para estimar la actividad de las colonias de hormigas es la medida de ésta en la entrada del nido (HARKNESS, 1977; NIELSEN, 1981; KLOTZ, 1984; MARSH, 1985a), aunque según los autores varíen el período de medida, el número de medidas por día y el objeto de dichas medidas (pueden contarse entradas, salidas o ambas). Cuando la especie forma pistas para recolectar

alimento es más adecuado contar el número de obreras que pasan por un determinado punto (a cierta distancia del nido para evitar interferencias entre varias pistas) durante un cierto período de tiempo que, según los autores, puede oscilar entre un minuto (GREENAWAY, 1981) y diez minutos (TOHME, 1975) (el tiempo debe ser breve porque el elevado número de obreras que circulan por la pista puede provocar cansancio del observador y, consecuentemente, errores).

El recuento de las obreras presentes en las fuentes de alimento es un método utilizado principalmente para especies que recogen recursos alimenticios localizados, tales como néctar de flores o melaza de áfidos (GOTWALD, 1968; RETANA *et al.*, 1988). Junto a estos recursos naturales, también se pueden emplear reclamos alimenticios artificiales (cebos) para estimar los ritmos diarios y/o estacionales de hormigas (CHEW, 1977; LYNCH *et al.*, 1980; BARONI-URBANI & AKTAÇ, 1981). Para que este método sea efectivo, el número de tipos de cebos distintos debe ser elevado, a fin de poder abarcar el espectro alimentario de las diferentes especies (ya que algunas son muy selectivas en este sentido). Además, hay que colocar un número suficiente de cebos, a fin de tener muchas muestras que permitan estimar la actividad recolectora de varios nidos de cada especie.

Las trampas de caída han sido utilizadas por numerosos autores para estudiar diversos aspectos de la ecología de hormigas (MAJER, 1978; MARSH, 1985b; ANDERSEN, 1986), aunque algunos consideran que no es un método adecuado para describir la estructura de una comunidad porque hay numerosos factores que alteran la captura de los distintos grupos (GREENSLADE, 1973; PEDROCCHI, 1985). De hecho, MARSH (1984) ha demostrado en una comunidad de hormigas del desierto que hay diferencias entre especies en cuanto a la probabilidad de encontrar las trampas y a la vulnerabilidad a las mismas.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se realizó en Canet de Mar (Maresme, Barcelona), en un prado sabanoide situado a 50 m sobre el nivel del mar, con una extensión total de 1.800 m²

de los que se controlaban 500 m². La toma de datos con los diferentes métodos la llevaron a cabo cuatro-cinco observadores durante un total de 20 días de observación, desde febrero de 1985 hasta noviembre de 1986. En cada jornada de medida se siguieron, en períodos variables a lo largo de 24 horas, los ritmos de actividad de las principales especies de hormigas con cinco métodos diferentes:

1. *Medidas en la entrada del nido.* La actividad en el nido a lo largo del día se estimó, en uno o dos nidos de cada especie, contando el número de obreras que entraban y salían del nido en los primeros diez minutos de cada hora. A partir de estos datos se obtuvieron los resultados totales para cada hora y, sumando los de todas ellas, los de cada día de observación.

2. *Medidas en las pistas.* En el caso de hormigas que forman pistas exteriores de recolección o de unión entre distintos nidos de la misma colonia, se contó el número de obreras que atravesaban un punto determinado de la pista durante tres minutos.

3. *Medidas en las fuentes de alimento naturales.* Para estimar las fluctuaciones de obreras de las diferentes especies sobre las principales fuentes de alimento naturales (flores y grupos de áfidos), se seleccionaron una serie de plantas, situadas en la proximidad de los nidos seguidos con el método 1, en las que se registraba cada dos horas el número de obreras de cada especie que tomaban néctar o melaza sobre ellas.

4. *Medida en los cebos.* En la zona de estudio, pero alejados de los nidos seguidos con el método 1, se colocaron aleatoriamente un total de 30 cebos con diferentes reclamos (miel, galleta, jamón, queso, tocino y chorizo) que actuaban como atrayentes cualquiera que fuese el régimen alimentario de la especie (miel diluida para las que prefieren líquidos azucarados, galletas para las granívoras, y una serie de reclamos proteicos o lipídicos para las polífagas). Cada hora durante las 24 del día se contaba el número de obreras de las diferentes especies que ocupaban cada uno de los cebos. Éstos

se reponían a medida que eran consumidos. Al estar muy repartidos en la zona de estudio, los cebos reflejaban simultáneamente la actividad de distintos nidos de la misma especie.

5. *Medida en las trampas.* En cada jornada de trabajo se dispusieron aleatoriamente en la zona de estudio, desde primeras horas de la mañana, un total de 16 trampas de caída (de seis centímetros de diámetro y siete de profundidad). El contenido de las mismas era recogido a la mañana siguiente a la misma hora (permanecían 24 horas en el campo). De esta manera se obtuvo una estimación de la abundancia de las distintas especies en cada día de medida.

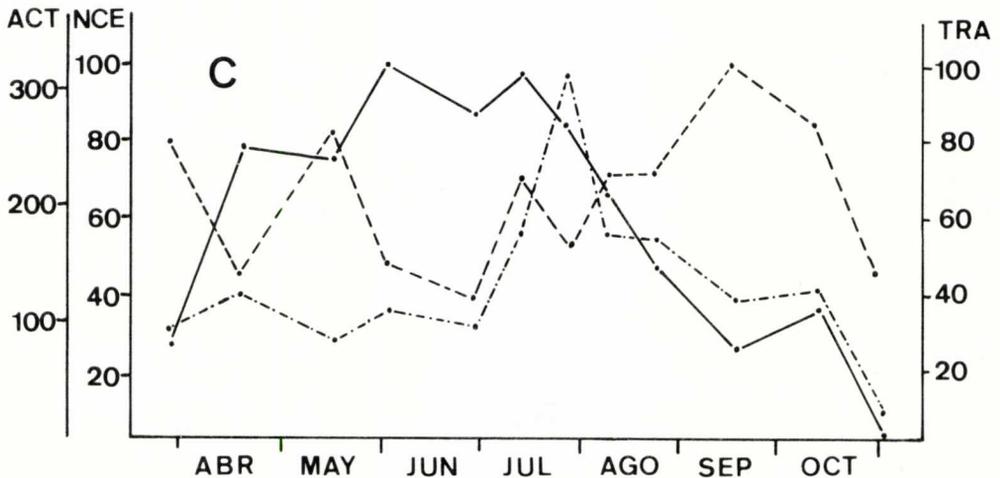
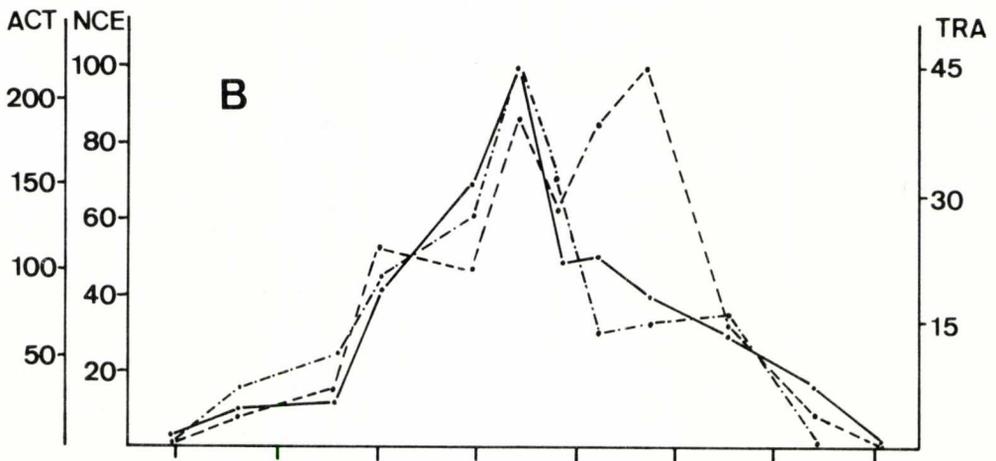
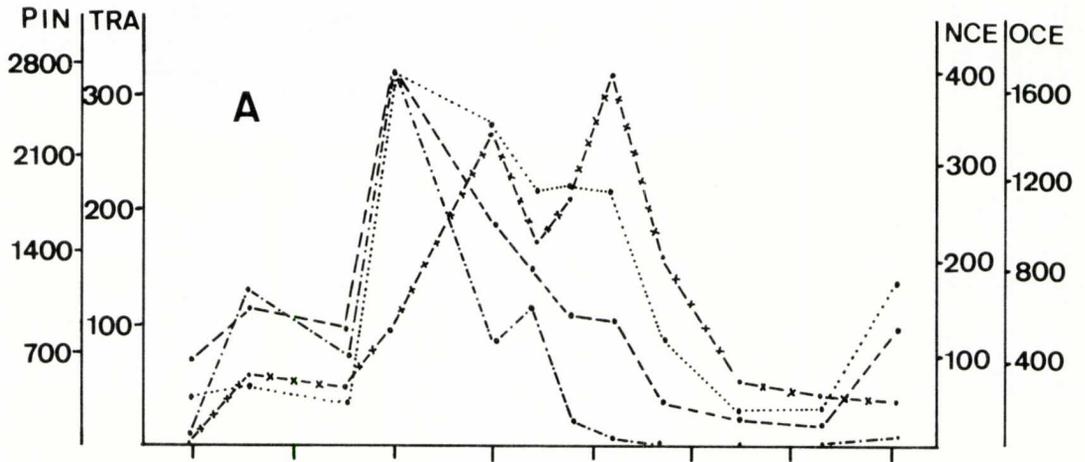
RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Es muy amplia la información obtenida con los diferentes métodos para todas las especies y días de observación, pero no es el objetivo de este trabajo un análisis ecológico de esta comunidad de hormigas, sino el comentario de los resultados obtenidos con diferentes métodos para el estudio de los ritmos de actividad, tanto diarios como estacionales, por lo que a continuación se expondrán aquellos resultados que aportan una mayor información a la hora de dicha comparación.

La figura 1 representa las curvas de actividad estacional de tres de las principales especies de la zona de estudio obtenidas con métodos diferentes.

La curva de actividad estacional de *Tapinoma nigerrimum* con cuatro métodos distintos aparece en la figura 1A. Los resultados del método de las trampas y el de los cebos (tanto en número de cebos ocupados como en el de obreras presentes en ellos) están bien correlacionados ($r = 0,8796$ y $r = 0,6317$, respectivamente, con $p < 0,005$ en ambos casos), mientras que la medida del número de obreras cuidando áfidos en las ramas de los pinos da resultados menos parecidos (r inferior a 0,4 en todos los casos).

Las curvas de actividad estacional de *Cataglyphis cursor* estimada en la entrada del nido, en las trampas de caída y en los cebos también son similares (fig. 1B), con una correlación muy buena: entre la actividad en la entrada del nido y en tram-



pas, $r = 0,9278$ ($p = 0,001$); entre la actividad en la entrada del nido y en cebos $r = 0,774$ ($p = 0,001$); entre la actividad en cebos y en trampas $r = 0,6981$ ($p = 0,05$).

En cambio, los resultados con estos tres mismos métodos son muy heterogéneos en el caso de *Aphaenogaster senilis* (fig. 1C). La correlación entre los datos de trampas y los de la entrada del nido es baja ($r = 0,4968$, $p = 0,05$) y entre los resultados de los cebos y los dos restantes métodos es aún menor.

En la figura 2 se representan las curvas diarias de actividad de cuatro de las especies de hormigas de Canet de Mar.

Las curvas diarias de actividad de *T. nigerrimum* obtenidas contando el número de obreras que pasan por una pista y el de las que ocupan los cebos son, a grandes rasgos, similares (fig. 2A), aunque la correlación entre los valores no sea muy buena ($r = 0,5616$, $p = 0,002$) debido a que los cebos son ocupados de manera más constante durante la noche.

También se parecen mucho las curvas obtenidas para *C. cursor* con tres métodos distintos (fig. 2B), lo cual es debido a que el ritmo diario de actividad de esta especie está muy definido, pues es activa a las horas de más calor, cuando las restantes hormigas prácticamente cesan su actividad.

En el caso de *Camponotus cruentatus* (fig. 2C) la curva de actividad exterior de una colonia difiere si se mide en la entrada del nido o en las fuentes de alimento. En este día (16-9-85) la actividad de la colonia de *C. cruentatus* cesó durante la noche, pero no sucedió lo mismo con la actividad sobre los ácidos, que se mantuvo a lo largo de las 24 horas del día.

En el ritmo diario de *A. senilis* también se aprecian importantes diferencias según el método (fig. 2D): esta especie tiene una curva de actividad continua durante

el día cuando se registra ésta en la entrada del nido, pero presenta una curva bimodal cuando se cuenta el número de cebos que ocupa o el número de obreras presentes en ellos. Ello está en relación con características etológicas de la especie, que encuentra los cebos antes que las otras hormigas, cuando son colocados por la mañana, pero que es expulsada cuando otras hormigas más agresivas llegan a ellos. Más tarde, a mediodía, estas especies no pueden resistir el calor y abandonan los cebos, a los que regresan las obreras de *A. senilis*.

Estos resultados permiten hacer diversas consideraciones acerca de los diferentes métodos utilizados.

Los métodos se pueden agrupar en dos categorías: los que estiman la presencia en el exterior de las obreras de una colonia (recuento en la entrada de los nidos o en las pistas) o de varias al mismo tiempo (trampas de caída, en el caso de la actividad estacional al menos, ya que no se han utilizado en la medida de la actividad diaria) y los que miden la explotación de los recursos alimentarios por parte de las distintas especies (presencia de obreras en las fuentes de alimento naturales y en los cebos).

En Canet de Mar, el método de seguir la actividad en la entrada del nido es el apropiado para medir los ritmos de especies que tienen un nido con una entrada única, que recolectan individualmente y que no forman pistas, como es el caso de *A. senilis*, *C. cursor* o *C. cruentatus*. Por el contrario, es difícilmente aplicable cuando el nido tiene varias entradas, cuando la actividad en ellas es muy grande o cuando es imposible contar todas las entradas y salidas, como sucede en el caso de *Messor bouvieri* o *Tapinoma nigerrimum*. Para estas especies, el registro de la actividad en las pistas da una información equivalente a la anterior, a pesar

◀ FIG. 1. Curvas de actividad a lo largo del año de tres especies de hormigas en Canet de Mar: A) *Tapinoma nigerrimum*; B) *Cataglyphis cursor*; C) *Aphaenogaster senilis*. En el eje X se indican los meses del año. En el eje Y se indica la actividad medida con los diferentes métodos: — ACT, actividad en la entrada del nido (media de entradas y salidas); —.— TRA, número de obreras en las trampas; — — NCE, número de cebos ocupados por la especie; ... OCE, número de obreras en los cebos; — x — PIN, número de obreras sobre las ramas controladas de los pinos. Activity curves throughout the year of three ant species in Canet de Mar: A) *Tapinoma nigerrimum*; B) *Cataglyphis cursor*; C) *Aphaenogaster senilis*. On the X-axis, months of the year. On the Y-axis, activity measured with different methods: — ACT, activity at the nest entry (average mean of entries and exits); —.— TRA, number of workers in pitfall traps; — — NCE, number of baits occupied by the species; ... OCE, number of workers on baits; — x — PIN, number of workers on pine tree branches.

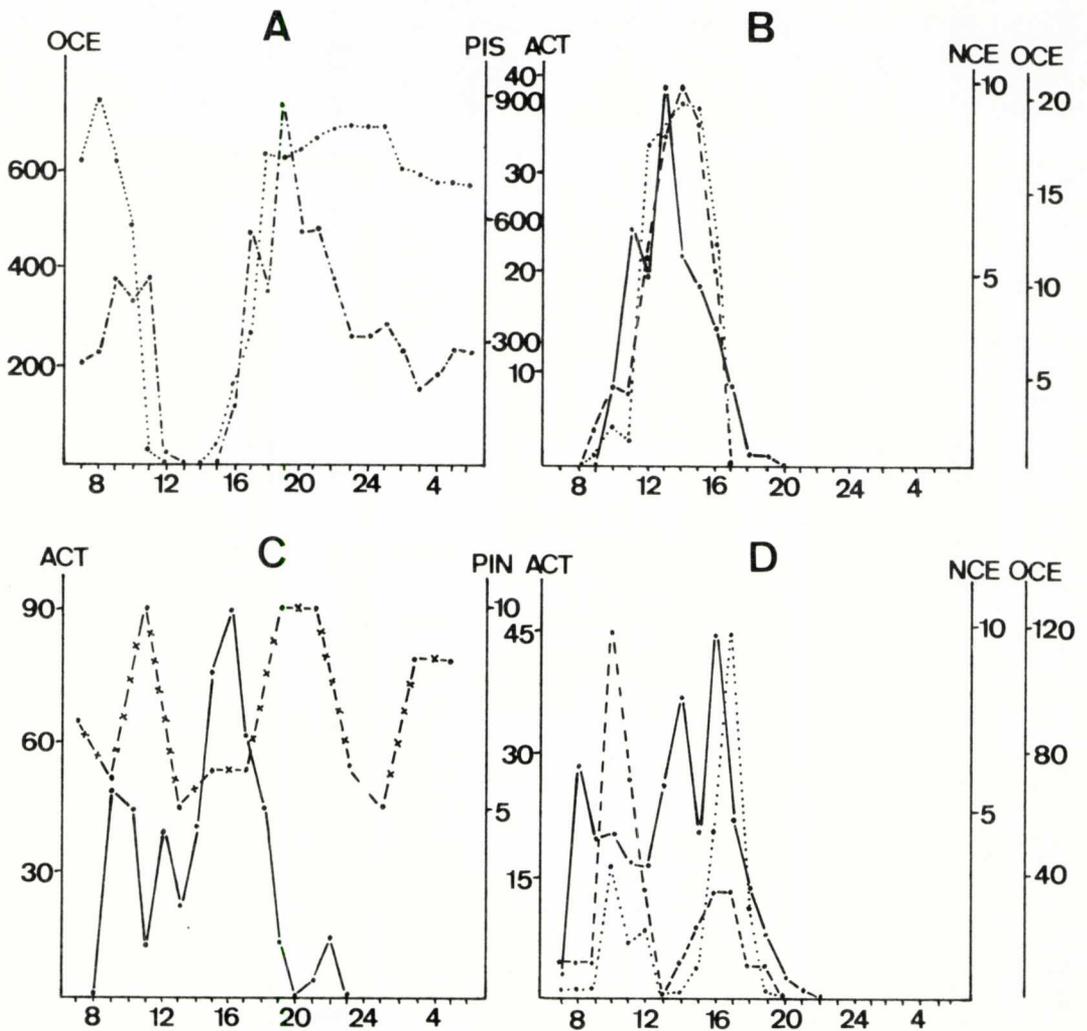


FIG. 2. Curvas de actividad diaria de cuatro especies de hormigas en Canet de Mar: A) *Tapinoma nigerrimum* (día 7/8/1985); B) *Cataglyphis cursor* (día 1/7/1985); C) *Camponotus cruentatus* (16/9/1985); D) *Aphaenogaster senilis* (1/7/1985). En el eje X se indica la hora del día (hora local). En el eje Y se indica la actividad medida con los diferentes métodos: — ACT, actividad en la entrada del nido (media de entradas y salidas); — — — NCE, número de cebos ocupados por la especie; ... OCE, números de obreras en los cebos; — x — PIN, número de obreras sobre las ramas controladas de los pinos; — — — PIS, número de obreras en las pistas.

Daily activity curves of four ant species in Canet de Mar: A) *Tapinoma nigerrimum* (on August 7, 1985); B) *Cataglyphis cursor* (on July 1, 1985); C) *Camponotus cruentatus* (on September 16, 1985); D) *Aphaenogaster senilis* (on July 1, 1985). On the X-axis, the hours of the day. On the Y-axis, activity measured with different methods: — ACT, activity at the nest entry (average mean of entries and exits); — — — NCE, number of baits occupied by the species; ... OCE, number of workers on baits; — x — PIN, number of workers on pine tree branches; — — — PIS, number of workers on the trails.

de que estas especies forman pistas de características distintas: las obreras de *T. nigerrimum* se desplazan en superficie por pistas de conexión entre una zona y otra de la colonia que pueden considerarse equivalentes a las pistas interiores de

otras especies; por su parte, *M. bouvieri* es una hormiga granívora que forma realmente pistas de recolección hasta sus fuentes de alimento, en este caso plantas con semillas.

Puede ser criticable la generalización

de los resultados obtenidos con uno o pocos nidos por especie al total de la comunidad. Sin embargo, y de acuerdo con observaciones propias y con otras de la literatura (BERNSTEIN, 1974), se puede aceptar que, aunque la actividad de los nidos de una misma especie varía ligeramente según su microclima concreto, la mayoría de las colonias de un área relativamente pequeña tienen un ritmo de actividad similar.

La estimación de la actividad de varios nidos de cada especie al mismo tiempo sí se consigue con el registro de la actividad en los cebos. Dado que la explotación de los cebos viene condicionada por la distancia a la que se encuentran los diferentes nidos (ya que cada nido monopoliza los que tiene más cerca), con este método se refleja no tanto la actividad de las especies como su abundancia en la zona. Este método no es igualmente válido para todas las especies, ya que en la ocupación de los cebos influyen otros factores además de los ritmos de actividad de las hormigas. El principal es la existencia de interferencias entre las distintas especies: en el caso de especies oportunistas y poco agresivas, como *A. senilis*, los resultados de actividad en cebos no se corresponden con los de la especie en el exterior del nido, ya que su presencia en ellos depende del ritmo de actividad de especies más agresivas, como *T. nigerrimum* o *Pheidole pallidula*, que pueden expulsarla de dichos cebos; para estas especies agresivas sí coinciden, ya que casi siempre ocupan y mantienen los cebos que encuentran, por lo que su presencia en los mismos depende casi únicamente de sus ritmos de actividad.

Otro problema de este método es que exagera la actividad normal de las hormigas, pues es un hecho conocido que la presencia de una importante fuente de alimento puede prolongar la actividad de las especies fuera de sus límites normales (WHITFORD *et al.*, 1980). En Canet de Mar esto también se ha observado en ocasiones: así, aunque la actividad normal de los nidos de *A. senilis* es estrictamente diurna, algunas veces las obreras de la especie pueden permanecer sobre cebos próximos a sus nidos durante toda la noche.

Como ya se ha dicho antes, la presencia de obreras en las fuentes de alimento se

estima en especies que recogen recursos localizados, como néctar de las flores o melaza de los áfidos. Para especies que recogen restos de artrópodos u otros recursos distribuidos al azar por el campo, la actividad de recolección no puede estimarse de esta manera. Ya se ha visto en el caso de *C. cruentatus* (y sucede lo mismo en otras especies como *T. nigerrimum* o *Camponotus sylvaticus*) que éste es un método peligroso a la hora de estimar el ritmo diario de actividad de las colonias, ya que las obreras pueden permanecer en las flores o en los grupos de áfidos (donde las condiciones ambientales son más benignas) cuando la actividad en la entrada del nido cesa completamente, bien por la elevada temperatura del suelo a mediodía, bien por la llegada de la noche.

Las trampas de caída son un método apropiado para estimar el tráfico de obreras en el exterior, aunque no para especies poco abundantes, ya que el número de obreras que aparecen es muy escaso y no es posible estimar diferencias estacionales. Esto sucede en la zona de estudio con *C. cruentatus*, especie de la que sólo se ha localizado un nido y que aparece esporádicamente en las trampas. En el caso de especies que forman pistas, otro problema diferente es que éstas cambian de un día a otro, y que cuando coincide una de ellas con una trampa, las caídas suelen aumentar considerablemente. En general, los resultados que se obtienen a partir de las trampas vienen influidos por muchos factores, entre otros por el tamaño de cada especie, su distribución espacial y comportamiento, los ritmos diarios de actividad y las variaciones climáticas. Por ello, este método no puede utilizarse para analizar comunidades, pues altera las proporciones entre las distintas especies, pero sí puede ser útil en el estudio autoecológico comparado de especies concretas en distintas épocas del año o distintos biotopos (PEDROCCHI, 1985).

A la hora de seleccionar un método de trabajo en el estudio de una especie en el campo hay que tener en cuenta dos aspectos:

- 1) Los resultados obtenidos dependen de la especie de hormiga estudiada en cada caso, por lo que es necesario conocer a fondo su biología para no hacer interpretaciones precipitadas. En la figu-

ra 2 se ve un claro ejemplo de ello: mientras las curvas de actividad diaria de *C. cursor* obtenidas con cebos, trampas y en la entrada del nido son muy similares, no sucede lo mismo con las de *A. senilis*, cuya presencia en el exterior, como se ha dicho, no queda reflejada en los datos de cebos, al ser expulsado de ellos por especies más agresivas.

2) Dentro de la diversidad de métodos, cada uno permite estimar aspectos diferentes de la actividad general de recolección, aunque el grado de similitud de los resultados obtenidos por unos y otros no es siempre evidente. En realidad, la idoneidad o no de los métodos que se utilizan en cada caso concreto se establece con un criterio arbitrario, pues es difícil precisar con exactitud cuál es el que mejor estima la actividad exterior de las colonias. De acuerdo con HEINRICH (1979), lo que sucede a menudo es que el método empleado para investigar un problema determina el resultado que se obtiene, tendiéndose a aceptar o rechazar este resultado según pruebe o no la hipótesis previa, esto es, que se está prejuzgando tanto por los métodos como por las hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a dos correctores anónimos sus valiosos consejos para la redacción definitiva de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

ANDERSEN, A. N. 1986. Patterns of ant community organization in mesic southeastern Australia. *Australian J. Ecol.*, 11: 87-97.

BARONI-URBANI, C. & AKTAÇ, N. 1981. The competition for food and circadian succession in the ant fauna of a representative Anatolian semi-steppe environment. *Bull. Soc. Entom. Suisse*, 54: 33-56.

BERNSTEIN, R. A. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *American Naturalist*, 108 (962): 490-498.

CHEW, R. M. 1977. Some ecological characteristics of the ants of a Desert-shrub community in Southeastern Arizona. *Am. Midl. Natur.*, 98 (1): 44-49.

GOTWALD, W. H. JR. 1968. Food gathering behavior of the ant *Camponotus noveboracensis* (Fitch) (Hymenoptera: Formicidae). *J. New York Entom. Soc.*, 76 (4): 278-296.

GREENAWAY, P. 1981. Temperature limits to trail-ing activity in the Australian arid-zone meat ant *Iridomyrmex purpureus* form *viridiaeneus*. *Australian J. Zool.*, 29: 434-444.

GREENSLADE, P. J. M. 1973. Sampling ants with pitfall traps: digging in effects. *Insect. Soc.*, 20 (4): 343-353.

HARKNESS, R. D. 1977. Quantitative observations on the foraging of nests of an ant (*Cataglyphis bicolor*) in Greece. *Acta Entom. Jugsl.*, 13 (1/2): 21-33.

HEINRICH, B. 1979. *Bumblebees economics*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

KLOTZ, J. H. 1984. Diel differences in foraging in two ant species. *J. Kansas Entom. Soc.*, 57 (1): 111-118.

LEVIEUX, J. & LENOIR, A. 1985. Modalités d'exploitation des ressources du milieu par les insectes sociaux terricoles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 110 (4): 377-393.

LYNCH, J. F., BALINSKY, E. C. & VAIL, S. G. 1980. Foraging patterns in three sympatric forest ant species. *Ecol. Entomol.*, 5: 353-371.

MAJER, J. D. 1978. Preliminary survey of the epigeic invertebrate fauna with particular reference to ants, in areas of different land use in Dwellingup, Western Australia. *For. Ecol. Manag.*, 1 (1977): 321-334.

MARSH, A. C. 1984. The efficacy of pitfall traps for determining the structure of a desert ant community. *J. ent. soc. Sth. Afr.*, 47 (1): 115-120.

MARSH, A. C. 1985a. Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant *Ocymyrmex barbiger*. *Insect. Soc.*, 32 (3): 286-296.

MARSH, A. C. 1985b. Forager abundance and dietary relationships in a Namib Desert ant community. *S. Afr. J. Zool.*, 20: 197-203.

NIELSEN, M. G. 1981. Diurnal foraging activity of two ant species *Myrmica schencki* and *Formica rufibarbis*, in a sandy heath area. *Natura Jutlandica*, 19: 49-52.

PEDROCCHI-RENAULT, C. 1985. Los artrópodos epigeos del macizo de San Juan de la Peña (Jaca, Huesca). *Pirineos*, 124: 5-52.

RETANA, J., CERDÀ, X., ALSINA, A. & BOSCH, J. 1988. Field observations of the ant *Camponotus sylvaticus* (Hym.: Formicidae): diet and activity patterns. *Acta Oecologica/Oecol. Gener.*, 9 (1): 101-109.

TOHME, G. 1975. Ecologie, biologie de la reproduction et éthologie de *Messor ebeninus*. *Bull. Biol.*, 109 (3/4): 171-251.

WHITFORD, W. G., DEPRÉE, E. & JOHNSON, P. 1980. Foraging ecology of two Chihuahuan desert ant species: *Novomessor cockerelli* and *Novomessor albisetosus*. *Insect. Soc.*, 27 (2): 148-156.