

MARIO ZUNINO, GABRIELLA SALERNO, ERNESTO RAGUSA, LETIZIA BONASERA

LA RICOLLOCAZIONE DELL'ALIMENTO DEI COLEOTTERI
TENEBRIONIDI: UN APPROCCIO SPERIMENTALE
(*Coleoptera: Tenebrionidae*)*

RIASSUNTO

In natura la ricollocazione dell'alimento — attiva separazione spaziotemporale fra l'acquisizione del cibo e la sua utilizzazione — è un comportamento sporadico nei Tenebrionidi. Una prima serie di indagini sperimentali condotte su *Pimelia rugulosa sublaevigata* Sol., *P. grossa* F. e *Tentyria laevigata* Stev. indica che in condizioni di carenza alimentare e di alta densità tale comportamento è scatenato con frequenza dal semplice affollamento sulla fonte di cibo, e soprattutto dalle interazioni fra individui per il possesso di un frammento alimentare. La frequenza degli episodi di ricollocazione è in relazione con le preferenze alimentari. La postura ed i movimenti di ricollocazione corrispondono a quelli della normale attività di alimentazione; la semplice trazione all'indietro viene tuttavia amplificata dalla deambulazione a ritroso.

Tali risultati corroborano l'ipotesi che la ricollocazione evolva a partire da una semplice tattica comportamentale tendente a ridurre la competizione per spazio e alimento, e consentono di sostenere il valore euristico dell'analisi sperimentale dei comportamenti «aberranti» negli studi di etologia evolutiva.

SUMMARY

Food Relocation Behaviour in Tenebrionid Beetles: an experimental approach (Coleoptera: Tenebrionidae).

Food Relocation is a behavioural tactics, widespread among land animals. It implies at least

* Alcuni risultati di questa ricerca sono stati presentati in occasione del XV Congresso della Società Italiana di Etologia (Castiglione della Pescaia, settembre 1992). Per una succinta sintesi preliminare cfr. Zunino et al., *Ethol., Ecol., Evol.* (in stampa).

the separation in space and time of two different actions: the acquisition of food, and its utilization. It is a constant behavioural characteristic, or an occasional one, depending on the taxonomic group we take into account. In field conditions Tenebrionid beetles show such a behaviour only occasionally.

An experimental analysis of the feeding of *Pimelia rugulosa sublaevigata* Sol., *P. grossa* F., and *Tentyria laevigata* Stev. was carried out in laboratory conditions, with the aim to put in evidence possible external factors motivating Food Relocation Behaviour.

In conditions of previous starving, and above all of crowding, a high frequency of relocations was observed, also correlated with the food nature. A very high percentage of relocations was provoked by the interaction of two homo or heterospecific individuals on the same foodstuff. In the observed species Food Relocation does not involve very specialized behaviours: it is accomplished by the same movements that beetles show while they are feeding and walking backwards.

If we postulate that the condition where food is consumed on the spot is the primitive one, our results agree with the hypothesis that Food Relocation Behaviour originates as a simple tactics, whose meaning is basically tied to competition for food and feeding space. At the same time, our research can suggest the heuristic value of the experimental analysis of some «aberrant» behaviours in evolutionary ethology.

INTRODUZIONE

Il termine Food Relocation — che traduciamo con «ricollocazione dell'alimento» — fu utilizzato da HALFFTER & EDMONDS (1982) per i Coleotteri Scarabaeinae, nel senso di «burying of a temporary food supply». In seguito ZUNINO (1989, 1991) applicando il concetto all'analisi del comportamento dei Coleotteri nel loro insieme, e più in generale, degli animali terrestri, definisce la ricollocazione come «the removal of food from the source, followed by its transportation to a place suitable for its utilization». Tale comportamento viene inteso in questa sede in senso assai ampio: il trasporto di almeno una porzione di cibo dal luogo in cui viene acquisita ad un luogo diverso, dove verrà utilizzata immediatamente o dopo un periodo più o meno lungo. Non implica quindi necessariamente l'accumulazione (Hoarding) e neppure l'occultamento (Caching) del cibo stesso, benché questi più complessi comportamenti le siano spesso associati.

La ricollocazione dell'alimento è relativamente diffusa negli animali terrestri, dove si presenta come elemento *costante* del comportamento di numerosi gruppi di Mammiferi, Uccelli, Artropodi. Tale comportamento assume significati biologici diversi, che vanno dalla riduzione della competizione per cibo e spazio, alla manipolazione, alla conservazione o all'incremento del valore energetico dell'alimento, dalla riduzione dell'incidenza della predazione alle cure parentali. L'analisi del ruolo della ricollocazione, delle caratteristiche dell'alimento ricollocato e del contesto ecologico in cui il fenomeno si verifica è alla base delle diverse ipotesi sinora formulate in ordine alla sua origine ed alla sua evoluzione (cfr. HALFFTER & MATTHEWS, 1966; HALFFTER &

EDMONDS, cit.; SMITH & REICHMAN, 1984; ZUNINO, 1989; VANDER WALL, 1990; ZUNINO, 1991). In linea generale tali ipotesi sono state elaborate in base a dati relativi ad organismi il cui comportamento comprende la ricollocazione dell'alimento come caratteristica *significativa e costante*, anche se alcuni Autori (HALFFTER & MATTHEWS, cit.; HALFFTER & LÓPEZ G., 1972; HALFFTER *et al.*, 1974) discutono casi in cui tale comportamento, pur relativamente frequente, non rappresenta la norma nelle specie studiate e tantomeno nel gruppo di appartenenza. Le ipotesi in questione, comunque, postulano sempre, in modo più o meno esplicito, che la condizione primitiva del comportamento alimentare sia quella in cui il cibo viene consumato immediatamente, dove è stato acquisito. Pur considerandolo altamente probabile, riteniamo che tale postulato in realtà debba essere considerato un'*ipotesi*, e che pertanto il problema dell'origine e dell'evoluzione del comportamento di ricollocazione possa ricevere contributi chiarificatori dallo studio, anche sperimentale, di organismi che almeno in natura non effettuano tale comportamento se non in modo sporadico e rudimentale.

MATERIALI E METODI

In base alle premesse, in questa fase della ricerca si è scelto di operare su tre specie di Coleotteri Tenebrionidi, frequenti in ambienti arenosi della Sicilia occidentale: *Pimelia rugulosa sublaevigata* Sol., *P. grossa* F. e *Tentyria laevigata* Stev. Sono stati utilizzati in laboratorio 30 individui della prima specie e 40 dell'ultima, provenienti dalle popolazioni delle dune costiere di Alcamo, e 40 individui di *P. grossa* catturati in ambiente analogo, in prossimità della foce del fiume Belice. Tale scelta è stata dettata sia da motivi circostanziali, sia soprattutto dal fatto che si tratta di organismi dallo spettro trofico amplissimo (per *P. grossa* cfr. ALICATA *et al.*, 1979), che comprende in pratica ogni detrito, vegetale o animale, in qualunque fase di degradazione (fig. 1). Tenuto conto anche della relativa semplicità delle comunità di Coleotteri degli ambienti in questione (ALICATA *et al.*, 1979) e del fatto che la risorsa trofica è sovrabbondante e distribuita in modo uniforme nello spazio e nel tempo, sembra possibile ritenere che l'alimento non costituisca un fattore limitante di rilievo. Il comportamento in natura delle specie indagate implica solo eccezionalmente trasporti di frammenti di cibo (fig. 1): un totale di 24 ore di osservazione in entrambe le aree, coinvolgente oltre 130 individui in attività, ha permesso di rilevare soltanto 2 episodi di ricollocazione, entrambi nei confronti di alimenti di origine animale.

In laboratorio gli animali sono stati mantenuti in condizioni climatiche ambientali, in terrari di legno a sviluppo orizzontale di cm 100 × 100 × 30 a

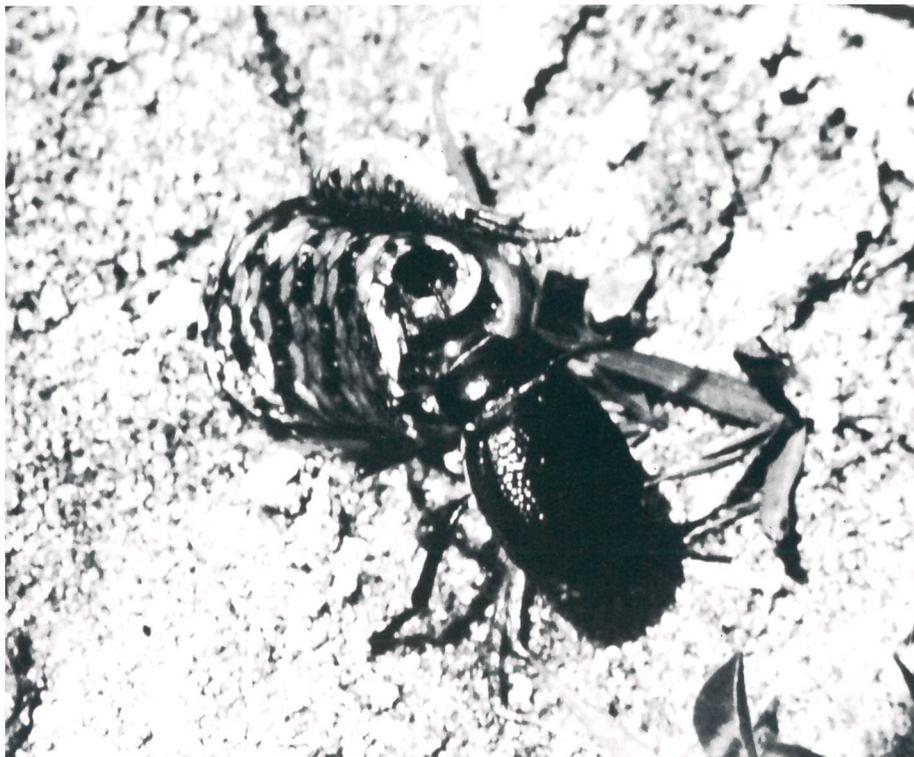


Fig. 1 — *Pimelia grossa* F. in alimentazione su un frammento di cadavere di *Chalcides ocellatus* Forsk. Foce del Belice, NW Sicilia, maggio 1992 (foto F. Lo Valvo).

fondo drenante in materiale plastico, riempiti per metà con sabbia di duna costiera ed equipaggiati con ricoveri naturali. In accordo con le condizioni di campo *P. r. sublaevigata* e *T. laevigata* sono state ospitate in un unico terrario, separate da *P. grossa*. Come cibo di mantenimento è stato somministrato quotidianamente pane in eccesso. Un digiuno di 48 h è stato imposto preliminarmente ad ogni esperimento.

Preferenze trofiche

Tre diversi alimenti sono stati proposti contemporaneamente agli animali, in quantità sovrabbondante: polpa di mela (a prevalente contenuto in carboidrati), fave fresche (con alto tenore in proteine vegetali), carne bovina (proteine animali). Porzioni pesate (10 g ca.) di ciascun alimento sono state disposte regolarmente su un supporto piano di cm 20 × 20 (fig. 2) situato al centro del terrario, in modo che all'inizio dell'esperimento le due metà speculari del supporto si presentassero l'una illuminata e l'altra in ombra. L'esperi-

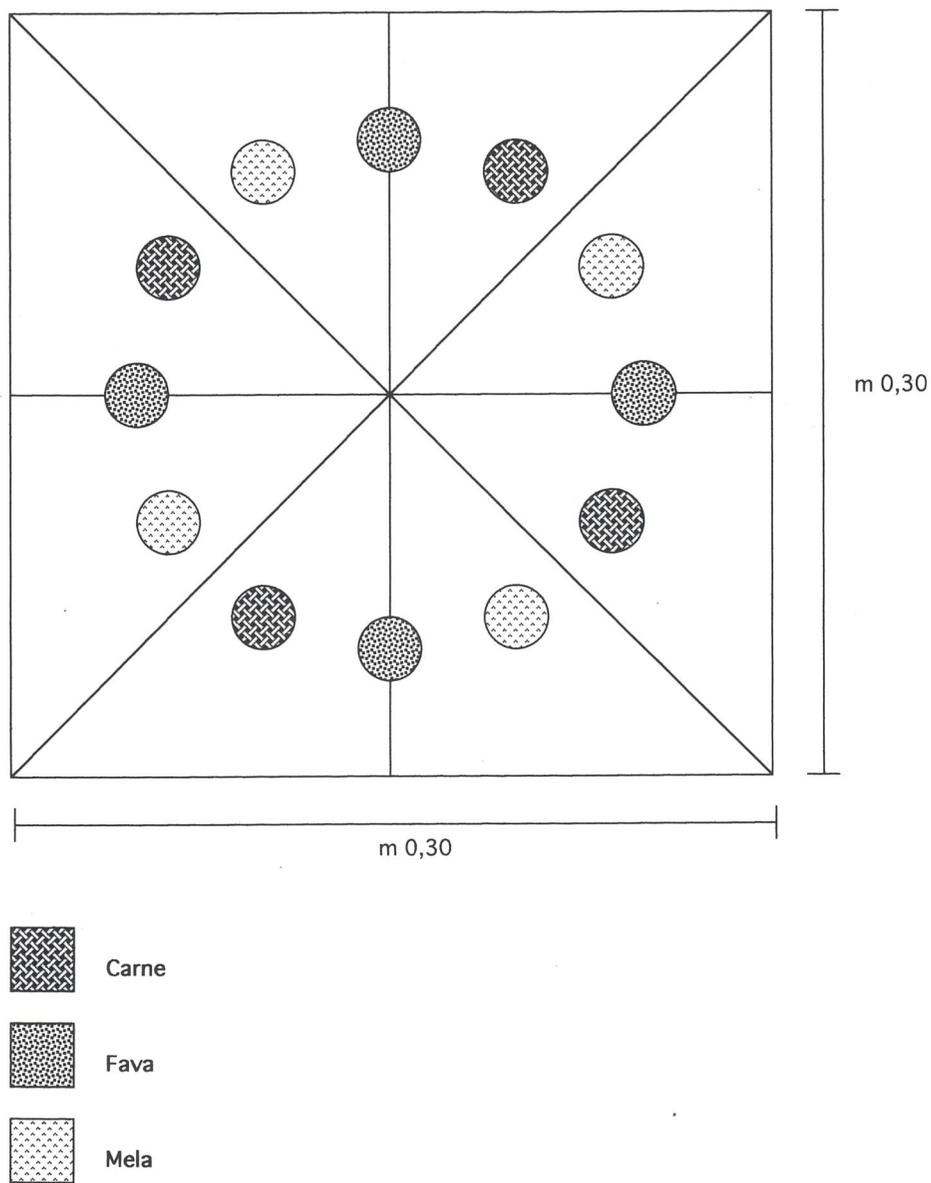


Fig. 2 — Schema della disposizione degli alimenti utilizzato negli esperimenti di scelta trofica.

mento è stato ripetuto tre volte per ogni terrario, a distanza di tre giorni, per una durata variabile e per complessive 30 ore di osservazione. Sono stati rilevati in complesso oltre 250 episodi di approccio al cibo e alimentazione.

Ricollocazione dell'alimento

Una serie di esperimenti è stata condotta fornendo agli animali a digiuno una porzione unica di un solo alimento (8-12 g), posta al centro del terrario, e sostituita quindi con un'uguale quantità dello stesso cibo, previamente suddivisa in 20-30 frammenti subeguali. La sostituzione avveniva dopo 5-10 minuti, quando un numero minimo di 10 individui si era già raccolto attorno all'alimento. Per ognuno dei quattro tipi di cibo (incluso il pane) sono state effettuate tre ripetizioni per ogni terrario.

Un ulteriore esperimento è stato realizzato utilizzando campioni di popolazioni non simpatriche di *P. r. sublaevigata* e *P. grossa*. In un'arena di cm 60 x 40 con fondo ricoperto di sabbia 8 individui per ciascuna specie, sempre digiuni, venivano disposti ai quattro angoli sotto contenitori capovolti. Al centro veniva deposta una quantità di carne sminuzzata come nell'esperimento precedente. Gli individui venivano liberati dopo 5' e l'osservazione si protraeva per 5'. L'esperimento è stato ripetuto tre volte, con individui diversi.

RISULTATI

Per quanto concerne le preferenze alimentari, la scelta si è diretta nel 61-68% dei casi verso la fonte di proteine animali (carne). Nel 20-23% dei casi è stato scelto il cibo ricco di proteine vegetali (fava), e soltanto nel 12-16% i carboidrati (mela). 32 episodi di trasporto dell'alimento sono stati osservati nelle condizioni dell'esperimento (28 su carne, 4 su fava, 0 su mela), dei quali 26 conseguenti ad interazioni omo- o eterospecifiche su uno stesso frammento di cibo.

Gli esperimenti riguardanti la ricollocazione hanno fornito i seguenti risultati: è stato osservato un totale di oltre 160 episodi di ricollocazione, in ordine decrescente a carico di carne, fava, pane, mela. Il tragitto percorso dagli individui ricollocanti variava dai 5 ai 90 cm. Quasi il 90% degli episodi di ricollocazione era conseguente all'interazione di almeno due individui sullo stesso frammento alimentare. In questi casi di norma il comportamento di ricollocazione cessa pochi istanti dopo che è venuta a cessare l'interazione stessa. La ricollocazione non avviene secondo particolari orientamenti spaziali; negli episodi che seguono immediatamente la sostituzione del cibo nei primi esperimenti gli individui si allontanano radialmente dalla fonte di cibo (fig. 3).



Fig. 3 — Fasi diverse della ricollocazione dell'alimento da parte di *Pimela rugulosa sublaevigata* Sol. in condizioni sperimentali.

La ricollocazione non comporta l'assunzione di posture particolari, né movimenti *ad hoc*: gli animali si limitano ad effettuare movimenti simili a quelli della normale alimentazione, sostituendo tuttavia quasi immediatamente la deambulazione a ritroso alla sola trazione all'indietro che viene abitualmente utilizzata per separare una porzione dalla massa di cibo.

DISCUSSIONE

Riteniamo che i risultati riferiti indichino con sufficiente chiarezza quanto segue:

a) la capacità di sviluppare comportamenti di ricollocazione dell'alimento — almeno nell'accezione ammessa in questa sede — è presente anche in organismi come quelli studiati, che in natura non realizzano tale comportamento se non in casi eccezionali.

b) nella sua più semplice espressione la ricollocazione dell'alimento può

effettuarsi tramite la sola associazione di normali movimenti di presa del cibo e locomozione. Non implica necessariamente movimenti né posture *ad hoc*, e neppure la scelta di un sito preferenziale costante dove ricollocare il cibo per consumarlo.

c) la competizione intra- ed interspecifica, sia per l'alimento che per l'uso dello spazio, sono fattori di rilievo nello scatenare tale comportamento, come già indicato da Halffter e Matthews sin dal 1966 per organismi troficamente generalisti come quelli studiati, almeno in condizioni di possibilità di scelta sembra esistere una certa relazione fra la qualità dell'alimento e la sua ricollocazione.

Quanto sopra depone a favore dell'ipotesi che la ricollocazione dell'alimento si *origini* come tattica comportamentale opportunistica, legata per lo più alla competizione per le risorse trofiche e spaziali. Ciò non esclude, evidentemente, l'intervento di altri fattori, ma consente di ribadire l'importanza di quelli di tipo strettamente interattivo.

Riteniamo altresì che i risultati ora ottenuti rafforzino l'idea, già espressa in altra sede (ZUNINO, 1990) dell'importanza dello studio e dell'analisi sperimentale, anche negli Artropodi dei comportamenti «aberranti» o rari: in etologia evolutiva, infatti, questi sembrano assumere un valore euristico assai più rilevante di quanto la loro incidenza in natura lasci sospettare.

Ringraziamenti — Al Dr. Gonzalo Halffter (Xalapa, Messico) per le acute osservazioni critiche ad una prima versione del testo. Al Dr. Maurizio Sarà (Palermo) per l'assistenza prestata durante le fasi preliminari del lavoro. Al Prof. Giovanni Costa (Catania) per l'invio di bibliografia e per preziosi consigli. La ricerca è stata finanziata con fondi MURST (40% «Componenti extrapaleartiche della fauna italiana e mediterranea», r. l. «Comunità animali in habitat mediterranei: problemi di speciazione, adattamento e biogeografia»).

BIBLIOGRAFIA

- ALICATA P., CARUSO D., COSTA G., MARCELLINO I., MOTTA S., PETRALIA A., 1979 — Comportamento, distribuzione spaziale e ritmi di attività di *Pimelia grossa* Fabr. (Coleoptera, Tenebrionidae). — *Animalia*, 6 (1-3): 33-48.
- HALFFTER G. & MATTHEWS E.G., 1966 — The natural history of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). — *Folia Ent. Mex.*, 12-14: 1-132.
- HALFFTER G. & LÓPEZ G.Y., 1972 — Nidificación y comportamiento sexual en *Phanaeus* (Coleoptera, Scarabaeidae). — *Folia Ent. Mex.*, 23-24: 105-108.
- HALFFTER G., HALFFTER V., LÓPEZ G.Y., 1974 — *Phanaeus* behavior: food transportation and bisexual cooperation. — *Environm. entomol.*, 3 (2): 341-345.
- HALFFTER G. & EDMONDS W.D., 1982 — The nesting behavior of Dung Beetles (Scarabaeini). An ecological and evolutive approach. — *Inst. Ecología México Publ.*, 10: 176 pp.
- SMITH C.C. & REICHMAN O.J., 1984 — The evolution of food caching by birds and mammals. — *Ann. rev. Ecol. Syst.*, 15: 329-351.
- VANDER WALL S.B., 1991 — Food hoarding in animals. — *The University of Chicago Press*. 445 pp.

- ZUNINO M., 1989 — Food Relocation Behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. — *Abstr. Vol. Internat. Congr. Coleopterology*: 148-149. AEC, Barcelona.
- ZUNINO M., 1990 — Los comportamientos «aberrantes» son verdaderos errores etológicos? — *Res. XII Congr. Entomol.*: 64, Valparaiso.
- ZUNINO M., 1991 — Food relocation Behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. *In* Zunino M. *et al.*, Eds., *Advances in Coleopterology*: 297-314. AEC, Barcelona.
- ZUNINO M., BARBERO E., MONTERESINO E., 1991 — La recolocación del alimento por adultos de *Omorgus pastillarius* (Blanchard) (Coleoptera Scarabaeoidea: Trogidae) — Libro Resúmenes II Congr. Argentino Entomol., La Cumbre, Cba.: 262.
- ZUNINO M., SALERNO G., RAGUSA E., BONASERA L., in stampa. — Experimentally induced Food Relocation Behaviour in Tenebrionid Beetles. — *Ethol., Ecol., Evol.*, Firenze.

Nota presentata nella riunione scientifica del 12.XII.1992

Indirizzo degli Autori — Istituto di Zoologia, Via Archirafi 18 - 90123 Palermo (I).