



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE *PACHYCONDYLA MARGINATA* (ROGER)
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE): PREDACÃO EM GRUPO E HÁBITO
MIGRATÓRIO

INARA ROBERTA LEAL 423

*Paulo Sérgio
27/01/94*

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) INARA ROBERTA LEAL e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada à Universidade Estadual de Campinas, como requisito parcial à obtenção do título de MESTRE em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ECOLOGIA).

Orientador:
Prof. Dr. PAULO SÉRGIO OLIVEIRA

Maria Carolina de

CAMPINAS

1994



9402605

Aos meus pais, irmãs e meu namorado
Marcello, "meus portos seguros",
pelo incentivo, carinho e
compreensão que, apesar da minha
ausência, não deixaram de me amar.

Agradecimentos

Como é de se esperar durante a realização de uma tese, muitas pessoas são envolvidas tornando tudo mais fácil e prazeroso. A elas agradeço:

Ao meu querido amigo e orientador Prof. Dr. Paulo S. Oliveira, pela orientação, apoio e paciência sem os quais não seria possível a realização deste trabalho.

A minha grande amiga Sirayama, pela inestimável companhia e ajuda na coleta de dados, sugestões no manuscrito, utilização do computador, apoio durante os momentos difíceis e divertimento com seu "humor cáustico".

Aos meus tios Airton e Ivone, pela hospitalidade e convívio agradável durante estes anos.

Aos Professores, Dr. Arício Xavier Linhares, Dr. Carlos Fernando S. de Andrade e Dra. Fosca Pedini P. Leite, membros da pré-banca e da banca, pelas leituras críticas do trabalho e oportunas sugestões.

Aos amigos Luciano, Valdivino, Cibele, Leinha, Maris e Galego, pela ajuda no trabalho de campo.

Aos primos Márcio, Tato, Tite e Gisele e aos amigos Renato, Zê e Tereza, pelas caronas até a Santa Genebra.

Ao Prof. Dr. Arício Xavier Linhares e às amigas mineiras Tereza e Andréa, pela ajuda na análise dos dados.

Aos amigos Mauro, Sirayama, Tereza, Andréa e Emerson, pelas dicas nos programas utilizados.

Ao Prof. Dr. Keith S. Brown Jr., pela leitura e sugestões no abstract.

A Profa. Dra. Eliana Cancello (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), pela identificação dos cupins e informações sobre *Neocapritermes opacus*.

Ao amigo Marcelo Gordo (Laboratório de Ecologia, Departamento de Biologia da Universidade Federal do Amazonas), pelas informações sobre *Pachycondyla commutata*.

Aos amigos Paulinho, Sabino e Pira, pela apresentação visual da tese.

Aos queridos amigos guardas da Santa Genebra: Srs. Francisco, Isidoro, João, Joaquim e Valdivino, pela companhia durante muitos dias e noites na Santa Genebra e por tantas informações sobre *Pachycondyla marginata*.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas de estudo concedidas.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino e Pesquisa (FAEP/FUNCAMP), pelo auxílio financeiro para compra de material.

A Professora e amiga Fosca, a quem centenas de vezes recorri, e sempre prontamente me atendeu.

Aos meus professores da Universidade Federal de Santa Catarina, em especial, Benê, Tânia e Verinha, que me apresentaram a Ecologia e tanto incentivaram a minha vinda à UNICAMP.

Ao Departamento de Zoologia da UNICAMP, pelas dependências e facilidades na realização deste trabalho.

A todos os amigos, professores, funcionário e alunos da UNICAMP cujos nomes não foram citados, mas que direta ou indiretamente contribuíram para esta tese e tornaram mais agradável a minha vida em Campinas.

Resumo

Este estudo investigou a predação em grupo e o hábito migratório da formiga neotropical *Pachycondyla marginata*. O trabalho de campo foi realizado em floresta semidecídua, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. Um total de 202 incursões em grupo a cupinzeiros foi observado de fevereiro de 1991 a setembro de 1993. *Pachycondyla marginata* predou exclusivamente cupins da espécie *Neocapritermes opacus* (Termitidae). As incursões ocorreram de dia e à noite, numa frequência aproximada de uma vez a cada duas semanas, podendo durar de duas a mais de 24 horas. As colônias de *P. marginata* tiveram de 500 a 1500 operárias, 20% das quais estiveram envolvidas na caça. A atividade de caça na estação chuvosa foi mais intensa durante a noite. Por outro lado, o pico desta atividade na estação seca ocorreu por volta das 16:00 h. As formigas capturaram cupins operários e soldados, numa proporção média de 13:1. A distância entre o ninho de *P. marginata* e o cupinzeiro atacado variou de 0,12 a 38 m e foi maior na estação seca. A remoção de partículas de solo do interior do ninho foi frequentemente observada nas colônias de *P. marginata*. Esta atividade foi constante ao longo do dia na estação chuvosa, mas apresentou um pico em torno das 16:00 h na estação seca. A porcentagem de colônias engajadas na caça ao longo do ano foi mais alta na estação seca. A limpeza dos ninhos, entretanto, foi mais intensa na estação chuvosa. Migrações

em colônias de *P. marginata* foram observadas em 48 ocasiões; a relocação dos ninhos levou de um a dois dias e compreendeu distâncias de 2 a 97 m. As colônias migraram por distâncias maiores durante a estação seca. O tempo de residência das colônias de *P. marginata* foi de aproximadamente 150 dias. Algumas colônias apresentaram mais que uma fêmea dealada, podendo ocorrer fissões de colônias quando estas estiverem maduras. O sucesso na fundação de novas colônias foi de aproximadamente 43%. A predação em grupo e o nomadismo são considerados padrões comportamentais diagnósticos de formigas de correição. Os hábitos predatório e migratório de *P. marginata* provavelmente representam um estágio evolutivo inicial dos padrões comportamentais típicos das verdadeiras formigas de correição.

Abstract

This study investigates the group-raiding behavior and migratory habit of the neotropical ant *Pachycondyla marginata*. Field work was carried out in the semideciduous forest of the Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP. A total of 202 group-raids of termite nests was observed from February 1991 to September 1993. *Pachycondyla marginata* preyed exclusively on the termite *Neocapritermes opacus* (Termitidae). Raids on termite nests can occur both by day and by night, approximately every two weeks, lasting two to 24 hours. Colonies of *P. marginata* contained 500 to 1500 workers, 20% whom were engaged in hunting activity. In the rainy season, hunting activity was more intense during the night. On the other hand, the peak of hunting activity in the dry season was around 16:00 h. Worker and soldier termites were captured by the ants in an approximate proportion of 13:1. The distance between a colony of *P. marginata* and a target termite nest varied from 0.12 to 38 m. The removal of soil particles from the interior of the nest was frequently observed in colonies of *P. marginata*. This activity was constant throughout the day in the rainy season, being more frequent at 16:00 h during the dry season. The proportion of colonies engaged in hunting activity was higher during the dry season. Cleaning activity, however, was more frequent in the rainy season. Migration by colonies of *P. marginata* was recorded on 48

occasions; nest relocations lasted 1-2 days and covered distances of 2 to 97 m. Colonies relocated their nests to greater distances during the dry season. The approximate residence time of ant colonies at a given location was 150 days. Some colonies of *P. marginata* had more than one dealated female and colony fission could occur when these reached maturity. Success of colony foundation was approximately 43%. Group-raiding and nomadism are considered diagnostic behavioral patterns of army-ants. The predatory and migratory behaviors of *P. marginata* probably represent an early stage in the evolution of the true army-ant habit.

Índice

Introdução.....	1
Material e Métodos.....	8
1 - Área de Estudo.....	8
2 - Métodos.....	13
2.1 - Comportamento de caça.....	13
2.2 - Comportamento migratório.....	17
2.3 - Padrão de atividade diária e anual.....	19
2.4 - Demografia.....	20
3 - Análise dos dados.....	20
Resultados.....	21
1 - Comportamento de caça.....	21
2 - Comportamento migratório.....	30
3 - Padrão de atividade diária e anual.....	46
4 - Demografia.....	55
5 - Dinâmica da população.....	57
Discussão.....	60
Conclusões.....	75
Referências Bibliográficas.....	77
Anexo.....	87

Introdução

As formigas exibem quase todos os graus de especialização em presas, desde as que se alimentam de vários tipos de artrópodes, até aquelas especializadas em algum grupo taxonômico em particular. A subfamília Ponerinae apresenta um grande número de espécies com hábitos alimentares especializados e suas presas são normalmente artrópodes que vivem no solo, incluindo colêmbolas, centípedes, milípedes, isópodes, outras formigas ou cupins (Hölldobler & Wilson, 1990). Muitos destes artrópodes possuem sistemas requintados de defesa, e poneríneos especializados evoluíram diversos mecanismos morfológicos e comportamentais para aumentar a eficiência de captura de suas presas (Lepage, 1981; Maschwitz, 1981; Maschwitz & Schönegege, 1983; Mill, 1984; Attygalle et al., 1988; Diniz & Brandão, 1989).

Se tiver oportunidade, a maioria das espécies de formigas preda cupins. Traniello (1981) divide a predação de cupins por formigas em três categorias principais:

- 1) predação facultativa por forrageadoras solitárias, tais como algumas espécies de *Pachycondyla* (exceto as descritas anteriormente como *Termitopone*), *Odontomachus* e *Ectatomma*;
- 2) predação facultativa através de ataques organizados em que há um grande esforço de trabalho num curto espaço de tempo, através de recrutamento em massa (como em *Pheidole* e *Solenopsis*);

3) predação por espécies termitófagas obrigatórias, as quais alimentam-se exclusivamente de cupins, com o desenvolvimento de comportamentos sofisticados para tal hábito predatório.

Foucos gêneros de formigas são especializados na predação de cupins (termitofagia obrigatória). São eles: *Pachycondyla* (= *Termitopone*), *Acanthostichus* e *Cilindromyrmex* nas Américas do Sul e Central; *Megaponera*, *Ophtalmopone*, *Paltothyreus* e *Decamorium* na África tropical e *Leptogenys* (grupo *processionalis*) e *Centromyrmex* na Ásia tropical (Wheeler, 1936; Brown, 1975; Longhurst et al., 1979; Overal & Bandeira, 1985; Hölldobler & Wilson, 1990).

Embora possam forragear solitariamente, operárias de *Paltothyreus tarsatus* realizam incursões em grupos a cupinzeiros do gênero *Cubitermes* (Termitidae: Termitinae) (Hölldobler, 1984). Quando caçam em grupo, as operárias de *P. tarsatus* organizam-se em coluna única com pouco mais de dez indivíduos e, para tal, utilizam secreções da glândula externa (Hölldobler, 1984). O comportamento de caça de *P. tarsatus* parece representar uma versão mais primitiva quando comparado com outras espécies termitófagas de poneríneos (Wheeler, 1936). *Paltothyreus tarsatus* realiza migrações frequentes de curta distância, principalmente depois de chuvas fortes, as quais destroem partes do sistema de túneis de seus ninhos. O recrutamento das operárias durante uma migração, no entanto, é feito através de secreções da glândula pigidial (Hölldobler, 1984).

Megaponera foetens é a formiga caçadora de cupins mais bem estudada. Esta espécie preda cupins dos gêneros *Macrotermes* e *Odontotermes* (Termitidae: Macrotermitinae) (Longhurst & House, 1979; Lepage, 1981). Uma formiga líder localiza os cupinzeiros, retorna ao ninho delimitando sua trilha com secreções da glândula de veneno e recruta companheiras até o local indicado (Fletcher, 1973; Longhurst et al., 1979a). As operárias recrutadas paralisam os cupins e os levam à superfície do cupinzeiro, retornando às galerias em seguida. Depois de um tempo, reúnem-se fora do cupinzeiro e retornam para o ninho carregando três a quatro cupins entre as mandíbulas (Longhurst et al., 1978 e 1979a). As colônias de *M. foetens* podem mudar a localização de seus ninhos em intervalos regulares, de acordo com a disponibilidade de cupins (Wheeler, 1936; Longhurst & Howse, 1979).

A maioria das espécies de *Leptogenys* são predadoras especializadas (Maschwitz, 1981), sendo que *L. chinensis* e outras espécies do grupo *processionalis* são termitófagas obrigatórias e caçam cupins dos gêneros *Odontotermes* e *Hypotermes* (Termitidae: Macrotermitinae). Em *L. chinensis* a localização dos cupinzeiros e o recrutamento das companheiras é também realizado por uma formiga líder, através de secreções da glândula pigidial (Maschwitz & Schönege, 1983). *Leptogenys chinensis* reloca seus ninhos numa frequência média de uma vez a cada duas semanas, tendo sido observado em algumas colônias até duas migrações na

mesma semana, por distâncias pequenas (Maschwitz & Schönegge, 1983).

Pachycondyla commutata é uma das três espécies Neotropicais de *Pachycondyla* que apresentam termitofagia obrigatória, e para as quais Wheeler (1936) propôs a criação do novo gênero *Termitopone*. Apesar de muito semelhantes entre si, tanto morfológicamente quanto em hábitos, estudos posteriores colocaram-nas dentro do gênero *Pachycondyla* devido a sua grande semelhança, principalmente no clipeo, peciolo e tíbias, com as demais espécies deste gênero (Hölldobler & Wilson, 1990). As operárias de *P. commutata* realizam incursões a cupinzeiros de várias espécies do gênero *Syntermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) (Wheeler, 1936; Mill, 1982). As formigas não invadem os cupinzeiros. Elas deslocam-se em coluna única, formam um círculo ao redor dos cupins enquanto estes saem à superfície do solo para forragear, e em seguida iniciam o ataque (M. Gordo, comunicação pessoal). Estas formigas atacam preferencialmente cupins operários, mas podem atacar também cupins soldados, anestesiando-os e levando-os em seguida para o formigueiro (Wheeler, 1936; Mill, 1984; M. Gordo, comunicação pessoal). Mill (1982) descreveu a migração de uma colônia de *P. commutata*, a qual levou cerca de cinco dias para completar o processo, sendo dividida em duas etapas: (1) a construção do ninho novo (ca. três dias) e (2) a migração propriamente dita (ca. dois dias).

Em *Pachycondyla laevigata* as incursões a cupinzeiros são muito bem organizadas, e as colunas de forrageadoras podem atingir de 500 a 1700 operárias (Downing, 1978). Estudos em laboratório revelam que apenas um cupim é suficiente para induzir o recrutamento. Isto ocorre porque o cupim indica uma galeria aberta do cupinzeiro, facilitando assim o acesso das formigas ao seu interior (Hölldobler & Traniello, 1980a). *Pachycondyla laevigata* preda uma variedade de cupins, incluindo espécies dos gêneros *Coptotermes* (Rhinotermitidae), *Neocapritermes* e *Microcapritermes* (Termitidae: Termitinae) e *Armitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) (Wheeler, 1936; Downing, 1978; Hölldobler & Wilson, 1990). As colônias de *P. laevigata* também mudam a localização de seus ninhos periodicamente e o comportamento migratório é muito semelhante ao descrito para *P. commutata* (Downing, 1978). A comunicação entre as operárias de *P. laevigata* durante a caça em grupo e a migração é feita também através de secreções da glândula pigidial (Hölldobler & traniello, 1980a; Hölldobler & Wilson, 1990).

Por fim, *Pachycondyla marginata* é a terceira termitófaga obrigatória deste gênero (Wheeler, 1936). Esta espécie distribui-se na América do Sul, especialmente no Brasil, onde já foi registrada em vários Estados (MT, GO, MG, ES, RJ, SP, PR e RS) (Kempf, 1972). *Pachycondyla marginata* difere de *P. laevigata* por possuir a face externa de suas mandíbulas marginada (característica que deu nome à

espécie), e estas duas espécies diferem de *P. commutata* por serem menores e apresentarem uma distribuição mais austral (Wheeler, 1936).

Pachycondyla marginata é uma das espécies de formigas mais abundantes na Reserva Municipal de Santa Genebra, em Campinas - SP. Observações preliminares revelaram que *P. marginata* realiza incursões em grupo a cupinzeiros e também reloca seus ninhos. Durante estes dois processos, a comunicação entre as operárias é feita através do ferômonio produzido pela glândula pigidial (B. Hölldobler; I.R. Leal & P.S. Oliveira, dados não publicados).

Das três espécies termitófagas de *Pachycondyla*, *P. marginata* é a menos conhecida, não havendo nenhum estudo de campo sobre os comportamentos de caça e migratório nesta espécie.

O objetivo principal deste estudo foi investigar em detalhe a predação em grupo e o hábito migratório de *P. marginata*. As seguintes perguntas foram investigadas na Reserva Municipal de Santa Genebra:

- 1) Quais espécies de cupins são predadas por *P. marginata*?
- 2) Quantos cupins são capturados numa incursão? Qual a proporção de soldados e operários capturados?
- 3) Colônias diferentes de *P. marginata* podem explorar um mesmo cupinzeiro? Ou ainda, uma mesma colônia pode explorar mais de um cupinzeiro simultaneamente?
- 4) Quanto tempo dura e qual a frequência das incursões numa dada colônia?

- 5) Qual a distância média entre um ninho de *P. marginata* e o cupinzeiro explorado? Esta distância varia entre as estações do ano?
- 6) Como é a composição demográfica das colônias de *P. marginata*? E qual a porcentagem de formigas engajadas na atividade de caça?
- 7) Quanto tempo dura uma migração e qual é o tempo médio de residência das colônias de *P. marginata* em um dado local?
- 8) Qual a distância média percorrida em uma migração para um ninho novo? Esta distância varia entre as estações do ano?
- 9) Como varia a atividade de caça diária e anual das colônias de *P. marginata*?

Material e Métodos

1) Área de Estudo

Este estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra (RMSG) localizada no município de Campinas - SP (22° 49'S, 47° 06'W; 670 m de altitude) (Figuras 1 e 2). A reserva foi fragmentada durante os anos 50 e circundada por plantações de algodão, milho e soja e, mais recentemente, por habitações humanas (Galetti, 1992).

A RMSG possui 250 ha de floresta estacional latifoliada (Fernandes & Bezerra, 1990) ou floresta mesófila semidecídua (Rizzini, 1963). Segundo Holdridge (1967) a vegetação é classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana ou floresta tropical semidecídua conforme Logman & Jenik (1987). Apesar de poder ser considerada como floresta Atlântica *sensu lato*, a RMSG e as demais florestas semidecíduas do planalto paulista diferem da floresta Atlântica *sensu stricto* por apresentarem muitas espécies decíduas (Leitão-Filho, 1992). A vegetação da RMSG é composta por áreas bastante perturbadas onde predominam trepadeiras e plantas invasoras, áreas secundárias em sucessão avançada com predomínio de árvores e arbustos, e áreas pouco alteradas com árvores de grande porte (Galetti, 1992). Mais detalhes sobre a vegetação da RMSG são fornecidos em Castellani (1986), Morellato (1991) e Matthes (1992)

Figura 1. Localização da Reserva Municipal de Santa Genebra,
Campinas - SP no sudeste do Brasil.

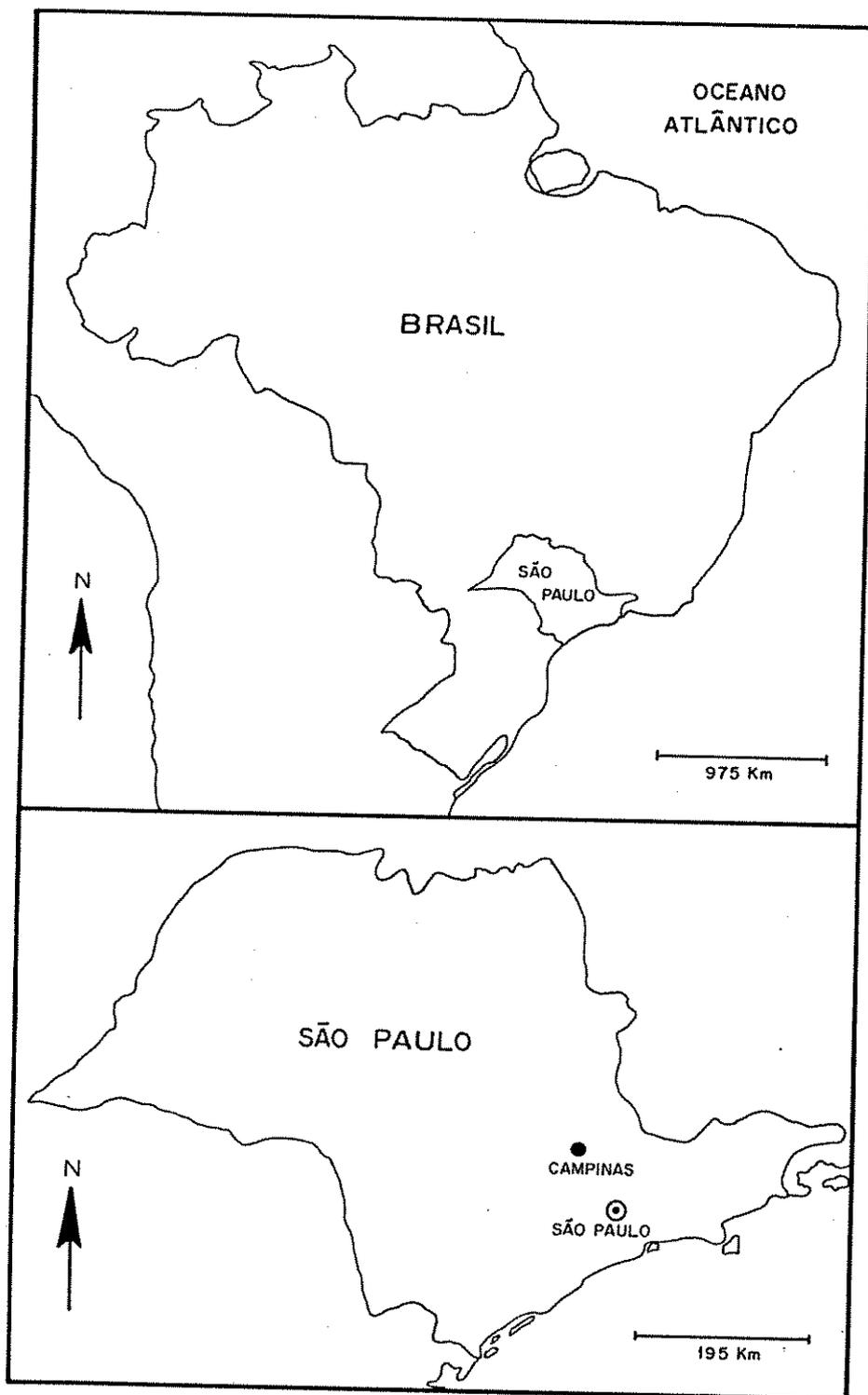
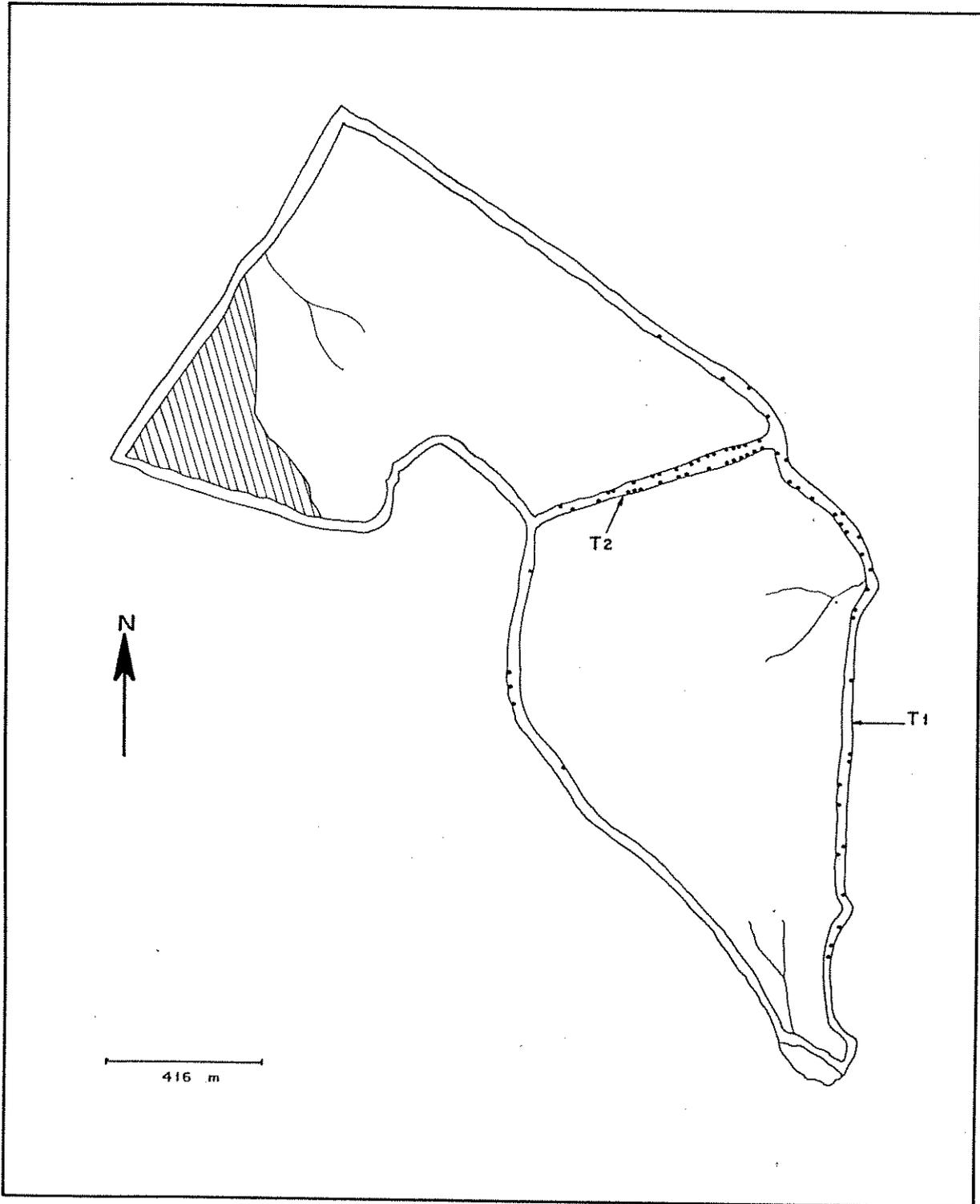


Figura 2. Mapa da Reserva municipal de Santa Genebra, Campinas - SP, mostrando a distribuição espacial das 66 colônias de *Pachycondyla marginata*, marcadas entre outubro de 1992 e setembro de 1993. T1 = trilha que contorna a reserva e T2 = trilha que atravessa o meio da reserva. A área hachurada corresponde a vegetação secundária.



O clima da região é caracterizado por verão úmido e quente (novembro - fevereiro), inverno seco com temperaturas baixas (maio - agosto) e duas estações de transição (março - abril e setembro - outubro). A pluviosidade média anual é de 1360 mm e a temperatura média de 20,6° C. O solo é argiloso e o relevo é plano (Galetti, 1992). Para este estudo a estação chuvosa foi considerada o período de outubro a março, e a estação seca o de abril a setembro.

2) Métodos

2.1) Comportamento de caça

Foram realizadas visitas a RMSG de fevereiro de 1991 a setembro de 1993, sendo marcadas 83 colônias de *P. marginata*. No início do estudo foram procurados ninhos de *P. marginata* no interior da mata. Como não houve registro, optou-se por marcar somente as colônias cujos ninhos localizavam-se na borda da mata (T1 = trilha que rodeia a reserva e T2 = trilha que atravessa o meio da reserva) (Figura 2).

A cada visita a RMSG foi anotado o comportamento das operárias em todas as colônias marcadas. Quando uma colônia estava caçando, este comportamento foi detalhadamente descrito. Foram registradas as distâncias entre o ninho de *P. marginata* e o cupinzeiro atacado, bem como as direções da trilha de forrageamento em relação ao Norte magnético.

Alguns espécimes de operários e soldados dos cupins capturados pelas formigas foram coletados para posterior identificação taxonômica.

Para melhor descrever a distribuição espacial das operárias de *P. marginata* durante a caça, foram feitas amostragens instantâneas da trilha de forrageamento durante uma incursão (Lehner, 1979). A trilha de forrageamento foi dividida em intervalos de um metro onde foi anotado o número de formigas deslocando-se até o cupinzeiro, bem como o número de formigas voltando ao ninho (com ou sem cupins). A cada duas horas foi feita uma amostragem instantânea da trilha de forrageamento no sentido formigueiro - cupinzeiro, e outra no sentido cupinzeiro - formigueiro.

A existência de divisão de tarefas durante uma incursão e a porcentagem de formigas engajadas na caça, foram investigadas durante incursões de três colônias diferentes. Todas as formigas que transportavam cupins foram marcadas com tinta para aeromodelismo (Enamel Paint®, Testors, Rockford, IL, USA), com uma pinta no mesotórax. A marcação foi feita em intervalos de uma hora, até que não houvessem mais formigas sem marcas percorrendo a trilha de forrageamento. No dia seguinte os ninhos destas colônias foram abertos e o número de operárias marcadas e não marcadas foi anotado. O procedimento de abertura dos ninhos foi o seguinte:

- 1) Delimitou-se um círculo ao redor da entrada principal do ninho, com diâmetro de um a dois metros, dependendo da idade e do tamanho da colônia.
- 2) Escavou-se um sulco no círculo de cerca de um metro de profundidade, que poderia ser mais profundo caso a colônia fosse muito grande.
- 3) Iniciou-se então uma cuidadosa escavação em direção ao centro do círculo, ou seja, da entrada principal do ninho.
- 4) Em cada câmara atingida foram coletadas operárias, machos, fêmeas e formas jovens. As formigas foram colocadas numa bandeja plástica revestida com fluon nas laterais para evitar sua fuga.
- 5) Depois que toda a área delimitada havia sido escavada, certificou-se de que não havia nenhuma galeria dando acesso a outras câmaras.
- 6) Os indivíduos foram então contados durante a sua transferência para outra bandeja e depois devolvidos próximos ao ninho.

A quantidade de cupins capturados e a proporção de soldados e operários foram obtidas através da contagem de cupins destas duas castas sendo trazidos pelas formigas ao longo de três incursões diferentes. Os registros foram feitos a cada hora, em intervalos de 15 minutos. O total de cupins capturados neste tempo foi multiplicado por quatro (total de captura para uma hora) e posteriormente pelo número total de horas destas incursões, estimando-se assim o número total de cupins capturados. Além da proporção de

soldados e operários capturados nas três incursões, tomou-se esta proporção no t_0 e t_1 , quando os primeiros e últimos cupins soldados foram trazidos para o formigueiro, respectivamente.

O tempo médio de duração de uma incursão foi calculado através do acompanhamento de todas as colônias marcadas, a cada duas horas ao longo de 24 horas, em três dias durante a estação chuvosa e três durante a estação seca.

De outubro de 1992 a setembro de 1993 foram realizadas visitas sistemáticas a RMSG, normalmente a cada dois dias, totalizando-se 107 visitas. Ao longo deste período foram marcadas 66 colônias de *P. marginata*, cuja distribuição espacial na reserva é mostrada na Figura 2. A frequência média de caça para *P. marginata* foi baseada em 18 colônias, as quais foram as únicas acompanhadas nas 107 visitas. A frequência para cada colônia foi calculada através da relação entre o número de vezes em que a colônia foi visitada e o número de vezes em que ela estava caçando.

Foi calculado ainda o número de incursões de *P. marginata* por dia para um ano (outubro de 1992 a setembro de 1993, 107 visitas), para a estação chuvosa (outubro de 1992 a março de 1993, 54 visitas) e para a estação seca (abril de 1993 a setembro de 1993, 53 visitas). O número de incursões por dia foi obtido pela relação entre o número de incursões observadas (utilizando todas as colônias marcadas) e o número de visitas realizadas.

O total de cupins capturados por *P. marginata* durante o período de um ano, e durante as estações chuvosa e seca foi calculado utilizando-se a seguinte equação (cf. Longhurst et al., 1979b):

$$CT = CH \times DI \times (NI \times 365)$$

onde:

CT = total de cupins capturados;

CH = número médio \pm desvio padrão de cupins capturados por hora por incursão;

DI = duração média \pm desvio padrão das incursões;

NI = número de incursões por dia de observação.

2.2) Comportamento migratório

Em setembro de 1992 as operárias de sete colônias de *P. marginata* foram marcadas da mesma forma descrita anteriormente, com cores distintas para cada colônia. Foram escolhidas colônias adultas (colônias que já haviam passado por pelo menos um período reprodutivo) e que não fossem muito próximas entre si. A partir de outubro de 1992 até setembro de 1993, foi elaborado um mapa contendo todas as migrações e incursões a cupinzeiros destas sete colônias, com a localização exata dos ninhos após cada migração. Esta marcação foi refeita a cada dois meses para garantir que sempre houvesse uma proporção grande de operárias marcadas em relação ao número total de operárias de cada colônia. Deste modo, as colônias foram mais facilmente encontradas após as migrações. Entre fevereiro de 1991 e setembro de

1993, outras colônias acompanhadas, cujas operárias não estavam marcadas, também migraram, mas nem sempre foi possível achar a nova localização do ninho quando o processo não foi acompanhado.

Foram feitas amostragens instantâneas da trilha de migração de uma colônia de *P. marginata*. Como o fluxo de formigas durante uma migração foi muito grande, as amostragens instantâneas foram feitas a cada hora, sendo registrado o número de operárias percorrendo a trilha nos dois sentidos. O transporte de imaturos (ovos, larvas e pupas), bem como a migração das formas sexuais foram também registradas nestas amostragens.

O tempo de residência médio das colônias de *P. marginata* foi calculado através da seguinte equação, segundo Smallwood (1982):

$$R = \frac{\sum (T/M)}{C}$$

onde:

R = tempo de residência médio das colônias;

T = tempo em que cada colônia permaneceu em um dado local;

M = número de migrações da colônia (M > 1).

C = número de colônias observadas. Para calcular o tempo de residência médio, foi utilizado somente seis das sete colônias em que as operárias estavam marcadas (uma das colônias migrou apenas uma vez).

2.3) Padrão de atividade diária e anual

A atividade diária das colônias de *P. marginata* foi estimada para a estação chuvosa (nos dias 17/18, 24/25 e 30/31 de março de 1993) e seca (nos dias 7/8, 16/17 e 30/31 de julho de 1993). Durante as três amostragens de cada estação, todas as colônias marcadas de *P. marginata* foram monitoradas a cada duas horas ao longo de 24 horas, e enquadradas em três categorias: (1) caçando, (2) limpando o ninho e (3) nenhuma atividade do lado de fora dos ninhos. No início e final de cada ronda foi tomada a temperatura do ar, a um metro do chão, e a do solo com o bulbo do termômetro enterrado neste. Os dados de umidade relativa do ar foram obtidos junto ao Centro de Ensino e Pesquisa em Agricultura (CEPAGRI - UNICAMP).

A atividade anual das colônias de *P. marginata* foi estimada através do acompanhamento de todas as colônias marcadas na RMSG (N = 66 colônias), durante outubro de 1992 e setembro de 1993. As temperaturas do ar e do solo foram medidas no início e final de cada visita, sendo obtida a porcentagem média mensal de colônias caçando e limpando o ninho e a temperatura média mensal ao longo do ano. As visitas foram realizadas frequentemente no final da tarde, a fim de diminuir o efeito de outras variáveis sobre a atividade das colônias. Os dados de pluviosidade total mensal foram conseguidos junto ao CEPAGRI - UNICAMP.

2.4) Demografia

Foram abertos, conforme descrito anteriormente, os ninhos de nove colônias de *P. marginata* para coleta dos dados demográficos. As colônias foram abertas nos seguintes dias: N3 - 10/12/91, N4 - 14/12/91, N7 - 16/01/92, N26 - 19/01/92, N32 - 19/02/92, N1 - 14/10/92, N8 - 30/12/92, N12 - 29/04/93 e N13 - 30/04/93.

3) Análise dos Dados

As diferenças entre médias das variáveis foram investigadas utilizando o teste t de Student, com nível de significância de 5%. A correlação entre as atividades de caça e limpeza dos ninhos de *P. marginata* com os dados climáticos, foi obtida através da Matriz de Correlação de Pearson, também com nível de significância de 5%. Todos os testes foram calculados utilizando o programa Systat (pertencente ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas).

Resultados

1) Comportamento de caça

Foram acompanhadas etapas de 202 incursões de *P. marginata*, 26 das quais do início ao fim. O comportamento das operárias ao longo deste processo foi o seguinte:

Um grupo de dez a 40 operárias ($28,73 \pm 17,33$; $N = 8$ incursões) deixou o ninho, marcando trilha numa dada direção, normalmente beirando a mata. As formigas deslocaram-se uma atrás da outra, tocando o solo com a ponta do abdômen e, assim, marcando sua trilha de forrageamento com feromônio produzido pela glândula pigidial (B. Hölldobler, I.R. Leal & P.S. Oliveira; dados não publicados). Enquanto se deslocaram as formigas também tocaram o chão com as antenas, provavelmente para captar o feromônio depositado na trilha e possivelmente para localizar o cupinzeiro.

Este primeiro grupo de operárias deslocou-se lentamente e frequentemente desfez a formação. Uma vez encontrado um cupinzeiro, as formigas começaram a cavar pequenos buracos e penetrar no seu interior. Em seguida (ca. 20 minutos depois) algumas formigas retornaram ao ninho sem presas, também marcando trilhas, provocando a saída de outros grupos de formigas, as quais seguiram a trilha marcada. No trajeto para o cupinzeiro estas formigas podiam encontrar companheiras retornando ao ninho, ocorrendo forte antenação nestes encontros. Formigas que chegaram no ninho induziram a

saída de mais companheiras à caça. Toda esta etapa foi muito demorada, variando de duas a quatro horas ($3,44 \pm 1,02$ h; $N = 8$ incursões).

Em duas ocasiões o primeiro grupo de formigas deixando o ninho foi marcado individualmente e não foi constatada a existência de uma formiga líder.

As primeiras formigas começaram a retornar ao ninho com presas. O número de formigas que retornou ao ninho ($14,95 \pm 4,88$; $N = 8$ incursões) foi significativamente inferior ($T = 7,13$; $GL = 14$; $P < 0,0001$) àquele que saiu à caça ($35,58 \pm 6,57$; $N = 8$ incursões), indicando que algumas formigas permaneceram dentro do cupinzeiro, provavelmente anestesiando os cupins. A partir de então, grupos coesos ("pulsos") de dez a 30 formigas ($23,33 \pm 20,67$; $N = 8$ incursões), chegaram ao cupinzeiro, pegaram os cupins já anestesiados e retornaram ao ninho (Figura 3). As formigas trouxeram um ou dois cupins entre as mandíbulas e estes podiam ser soldados ou operários (Figuras 3 e 4), numa proporção média de $1:12,70 \pm 3,15$ ($N = 3$ incursões). Esta proporção variou temporalmente ao longo da incursão. No primeiro pulso em que foram trazidos cupins soldados (ca. de duas horas após o início do ataque ao cupinzeiro), a proporção soldado:operário foi de $1:27,83 \pm 4,80$ ($N = 3$ incursões), enquanto que no último pulso ela foi de $1:1,68 \pm 0,44$ ($N = 3$ incursões).

A velocidade de deslocamento das formigas do ninho ao cupinzeiro sem presas ($1,50 \pm 0,37$ m/min), e do cupinzeiro

Figura 3. Amostragens instantâneas da distribuição espacial de operárias de *Pachycondyla marginata* durante uma incursão na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. Dados de 25/03/93; colônia N2. Símbolos: F = formigueiro; C = cupinzeiro; → = sentido das formigas; ● = formigas; ○ = formigas carregando um cupim operário; △ = formigas carregando dois cupins operários; □ = formigas carregando um cupim soldado.

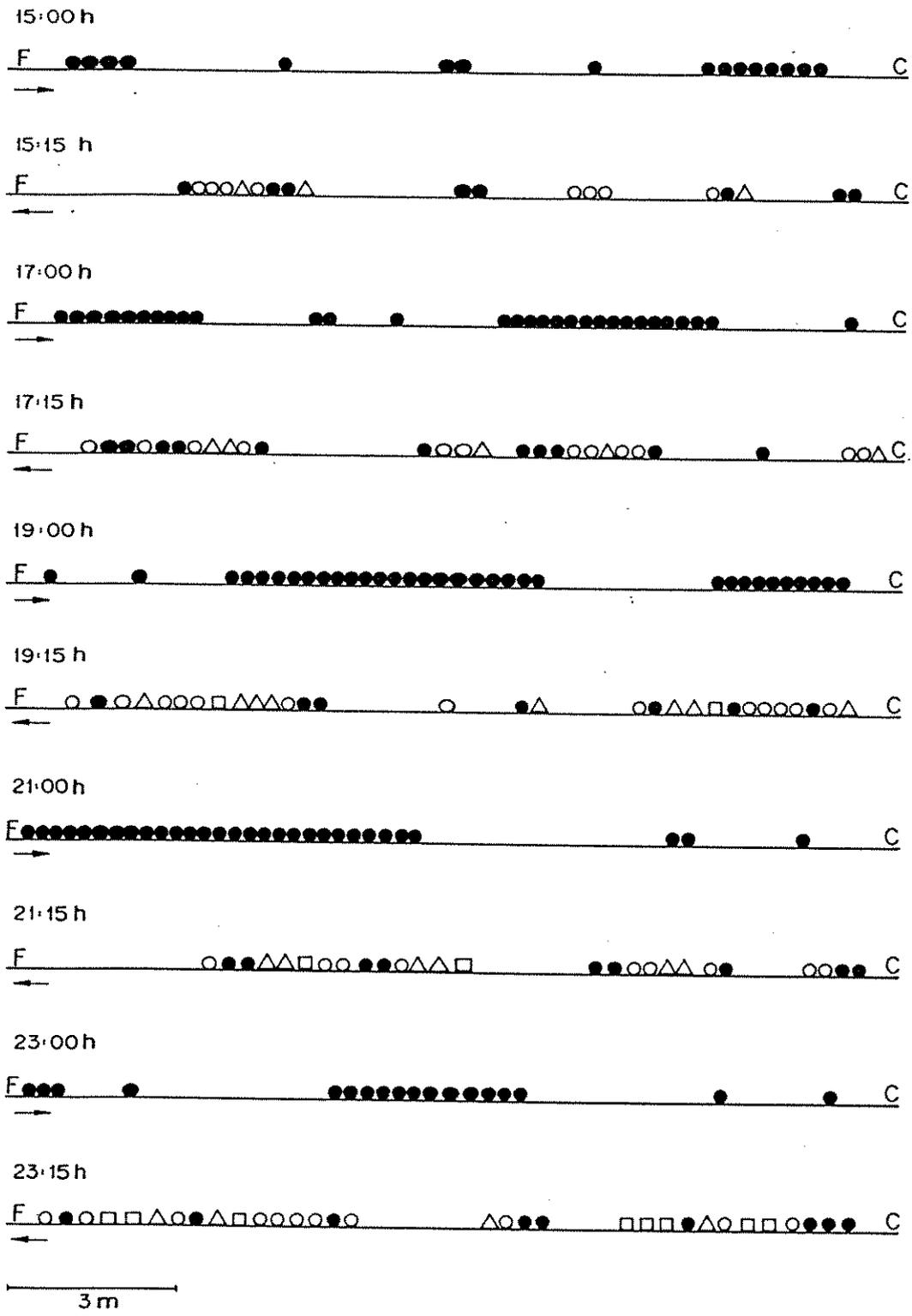


Figura 4. Aspecto externo de um ninho de *Pachycondyla marginata* mostrando duas entradas principais e as operárias em atividade de limpeza (acima). Operária de *Pachycondyla marginata* carregando um soldado de *Neocapritermes opacus*, durante uma incursão (meio). Chegada ao ninho de uma operária de *Pachycondyla marginata* carregando um cupim soldado, seguida por uma companheira (abaixo).



de volta ao ninho carregando presas ($1,47 \pm 0,35$ m/min), não foi significativamente diferente ($T = 0,19$; $GL = 14$; $P > 0,8$), indicando que o transporte de presas não dificulta o deslocamento das formigas. No entanto, a velocidade com que um pulso de formigas se deslocou até o cupinzeiro no t_1 (primeira viagem da primeira hora) e no t_2 (primeira viagem da quarta hora) foi significativamente diferente (vel $T_1 = 1,64 \pm 0,39$ m/min; vel $T_2 = 4,49 \pm 0,62$ m/min; $T = -11,09$; $GL = 14$; $P < 0,0001$). Isto provavelmente foi devido ao acúmulo de feromônio depositado na trilha, facilitando o deslocamento das formigas ao longo do trajeto até o cupinzeiro. Nestas últimas viagens, o número de formigas que retornou ao formigueiro ($20,19 \pm 6,55$; $N = 8$ incursões) foi significativamente superior ($T = -5,42$; $GL = 9,5$; $P < 0,001$) ao que saiu deste ($6,51 \pm 2,83$; $N = 8$ incursões), apoiando a idéia de que algumas formigas permaneceram dentro do cupinzeiro anestesiando os cupins. A porcentagem de formigas engajadas na caça foi de $20,86 \pm 3,5\%$ ($N = 3$ colônias).

A menor distância observada entre um ninho de *P. marginata* e o cupinzeiro atacado foi de 0,12 m e a máxima de 38 m ($12,62 \pm 8,62$ m; $N = 202$ incursões). Esta distância diferiu significativamente ($T = -3,21$; $GL = 200$; $P < 0,002$) entre as estações chuvosa ($10,60 \pm 7,86$ m; $N = 107$ incursões) e seca ($14,42 \pm 8,90$ m; $N = 95$ incursões) (Anexo 1).

Todos os cupins capturados nas 202 incursões observadas de fevereiro de 1991 a setembro de 1993 (Anexo 1) pertencem

a espécie *Neocapritermes opacus* (Hagen) (Termitidae: Termitinae). Em oito ocasiões diferentes foi observada uma mesma colônia de *P. marginata* explorando até dois cupinzeiros simultaneamente (Anexo 1). Por outro lado, em nenhuma ocasião foram observadas duas colônias de *P. marginata* caçando no mesmo cupinzeiro.

As incursões duraram de quatro a, excepcionalmente, mais de 24 horas ($9,11 \pm 5,31$ h; N = 26 incursões; para o cálculo da média, o valor máximo considerado foi 24 horas). A duração média das incursões diferiu significativamente ($T = 2,23$; GL = 24; $P < 0,04$) entre as estações chuvosa ($11,2 \pm 6,35$ h; N = 15 incursões) e seca ($7,03 \pm 2,27$ h; N = 11 incursões) (Anexo 1).

Durante outubro de 1992 a setembro de 1993 (em 107 visitas a RMSG), foram observadas 178 incursões (1,66 incursões por dia), sendo 95 (1,76 incursões por dia) na estação chuvosa e 83 (1,57 incursões por dia) na estação seca (Anexo 1). O número médio de cupins capturados em uma hora de incursão foi $194,25 \pm 23,12$ (N = 3 incursões), e em uma incursão inteira foi $1617,24 \pm 274,53$ (N = 3 incursões). Do total de cupins capturados em uma incursão, $213,35 \pm 36,29$ foram cupins soldados e $1403,89 \pm 248,89$ operários (N = 3 incursões).

A frequência com que uma mesma colônia caça foi de uma vez a cada $14,89 \pm 5,89$ dias (N = 18 colônias), não havendo variação significativa ($T = 0,14$; GL = 34; $P > 0,3$) entre as

estações chuvosa (uma vez a cada $14,50 \pm 3,27$ dias) e seca (uma vez a cada $14,89 \pm 3,62$ dias).

Através dos dados mostrados acima, foi estimado que a população de *P. marginata* na RMSG ao longo de outubro de 1992 e setembro de 1993 tenha capturado $1.072.211,24 \pm 74.384,65$ cupins, sendo $609.888,19 \pm 47.026,82$ durante a estação chuvosa e $392.344,07 \pm 15.078,72$ durante a estação seca.

No dia 19/02/93 foram marcadas das 02:15 às 05:45 h as operárias transportando presas na incursão da colônia N38. Ao final deste período e até às 07:10 h, todas as formigas que percorriam a trilha de forrageamento estavam marcadas. A partir de então foram feitas as seguintes observações:

- 1) 07:10 h - apareceram as primeiras formigas sem marcação. Três formigas saíram do cupinzeiro e percorreram a trilha até o ninho, a primeira delas carregando um cupim soldado e as outras duas sem cupins.
- 2) 7:35 h - mais seis formigas não marcadas deixaram o cupinzeiro, uma delas com um cupim soldado, três com um cupim operário e quatro sem cupins.
- 3) 07:50 h - outras quatro formigas também não marcadas saíram do cupinzeiro, todas sem cupins.
- 4) 08:10 h - cupins não foram mais trazidos e só restavam algumas operárias não marcadas do lado de fora do ninho.
- 5) 08:40 h - a colônia já estava em atividade de limpeza, com algumas formigas saindo esporadicamente do ninho com grãos de areia.

Estes dados corroboram a idéia que algumas operárias permanecem dentro do cupinzeiro, provavelmente anestesiando os cupins, enquanto as demais percorrem a trilha.

2) Comportamento migratório

De fevereiro de 1991 a setembro de 1993 foram observadas 48 migrações em 83 colônias de *P. marginata* marcadas durante este período (Tabela 1). As distâncias entre o ninho antigo e novo variaram de dois a 97 m ($24,79 \pm 22,67$ m; N = 48 migrações). Houve diferença significativa ($T = -2,35$; GL = 46; $P < 0,03$) entre estas distâncias nas estações chuvosa ($17,96 \pm 20,16$ m; N = 26 migrações) e seca ($32,86 \pm 23,76$ m; N = 22 migrações).

Durante o período de outubro de 1992 a setembro de 1993 foi observado (para as sete colônias de *P. marginata* em que as operárias estavam marcadas) que uma mesma colônia pode migrar de uma (colônia N20) até quatro vezes (colônias N2 e N33). O tempo de residência médio destas colônias foi de $150,97 \pm 91,48$ dias (N = 6 colônias). A Figura 5 mostra as rotas tomadas durante as migrações e incursões destas sete colônias. Como o comportamento migratório foi pouco frequente e muito imprevisível, não foi observada uma migração do início ao fim, não sendo possível saber o tempo médio de duração das migrações para *P. marginata*. Entretanto, através das observações destas migrações, acredita-se que o processo migratório inteiro leva de um a dois dias.

Tabela 1. Distâncias e direções de todas as migrações das 83 colônias de *Pachycondyla marginata*, marcadas entre fevereiro de 1991 e setembro de 1993, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. As colônias codificadas por letras são colônias marcadas antes de outubro de 1992.

Data da migração	Colônia	Distância (m)	Direção (°N)
09/04/91	A	31	?
11/05/91	B	39	?
27/05/91	C	57	?
17/12/91	D	3	?
20/01/92	F	3	?
06/01/92	H	3	?
14/02/92	G	8	?
14/02/92	L	2	?
18/02/92	I	8	?
23/10/92	9	17	150
26/10/92	27	5	90
07/11/92	15	9	325
07/11/92	12	11	315
27/11/92	26	3	280
27/11/92	8	8	135
28/11/92	33	16	350
13/01/93	31	13	5

Tabela 1. Continuação.

Data da migração	Colônia	Distância (m)	Direção (°N)
13/01/93	5	37	10
26/01/93	2	40	18
31/01/93	6	38	60
01/02/93	33	7	290
19/02/93	37	6	230
08/03/93	2	97	20
08/03/93	20	35	260
10/03/93	38	11	100
22/03/93	43	17	20
24/03/93	5	18	22
24/03/93	6	35	30
02/04/93	9	32	280
19/04/93	13	5	180
05/05/93	6	27	10
15/05/93	31	5	350
31/05/93	2	95	180
23/06/93	33	71	10
01/08/93	19	31	160
09/09/93	9	3	190
14/09/93	15	58	15
14/09/93	38	7	90

Tabela 1. Continuação.

Data da migração	Colônia	Distância (m)	Direção (°N)
27/09/93	1	14	70
27/09/93	33	30	25
27/09/93	61	17	205
27/09/93	62	25	220
29/09/93	2	42	10
29/09/93	36	21	190
29/09/93	63	64	240
29/09/93	64	25	280
29/09/93	65	32	180
29/09/93	66	19	160

Figura 5. Rotas de migração e caça das sete colônias de *Pachycondyla marginata* cujas operárias foram marcadas de outubro de 1992 a setembro de 1993, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. Símbolos: C = cupinzeiro invadido; Ni = ninho antes da migração; NA, B, C... = ninhos após as migrações; N' = parte da colônia N15 após a sua fissão; setas contínuas = uma incursão a um cupinzeiro; setas duplas = duas incursões ao mesmo cupinzeiro e setas tracejadas = migração.

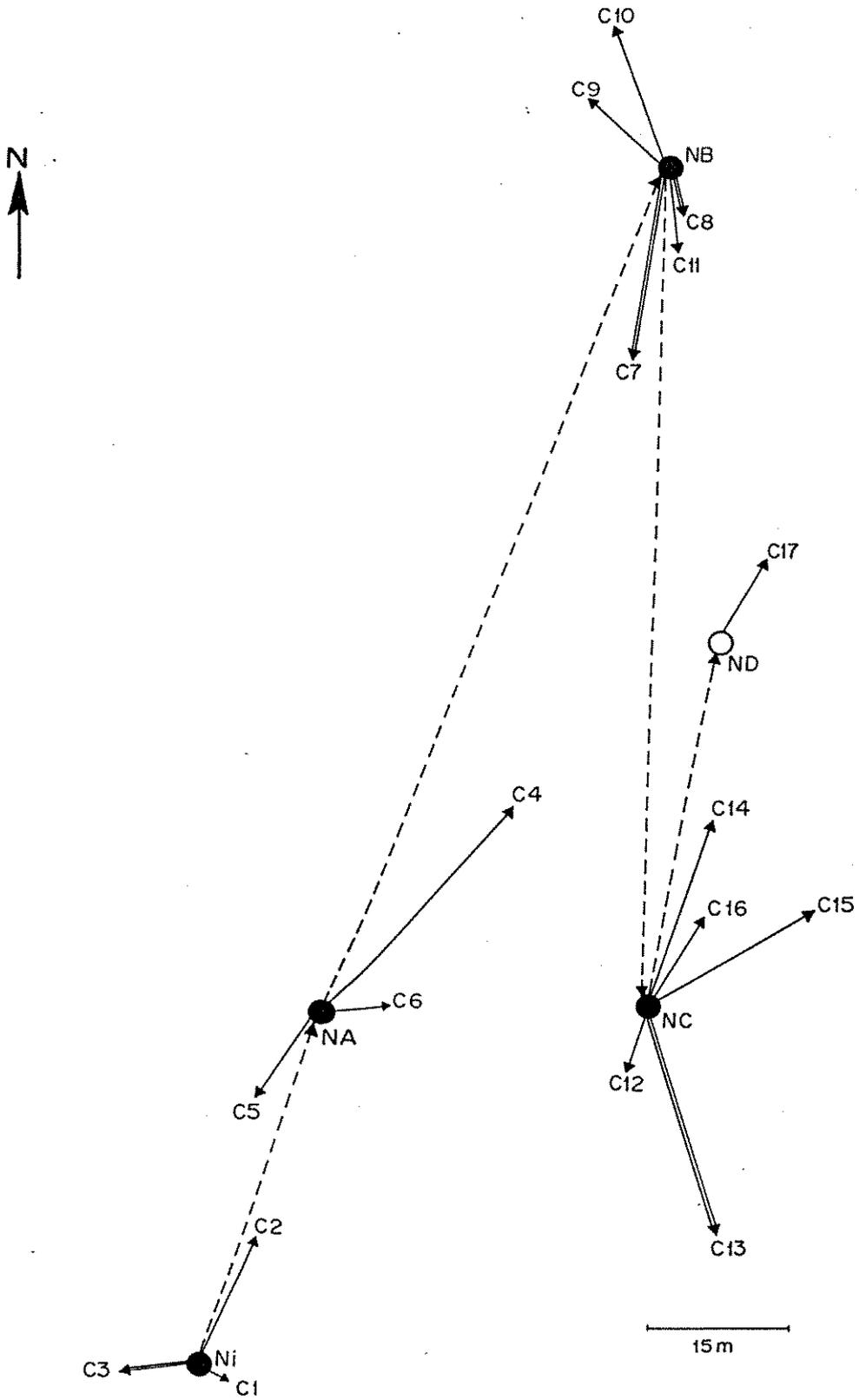


Figura 5A. Colônia N2.

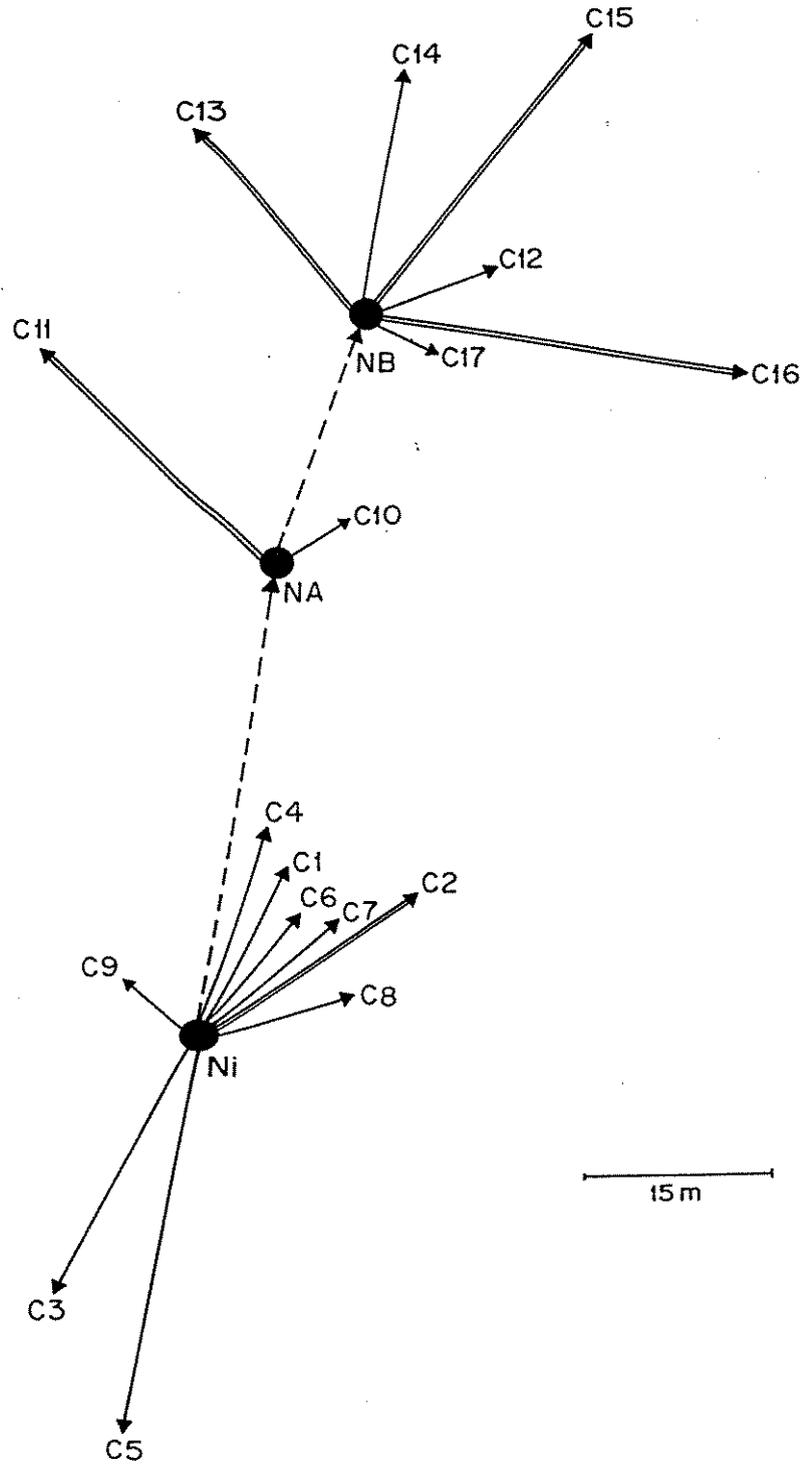


Figura 5B. Colônia N5.

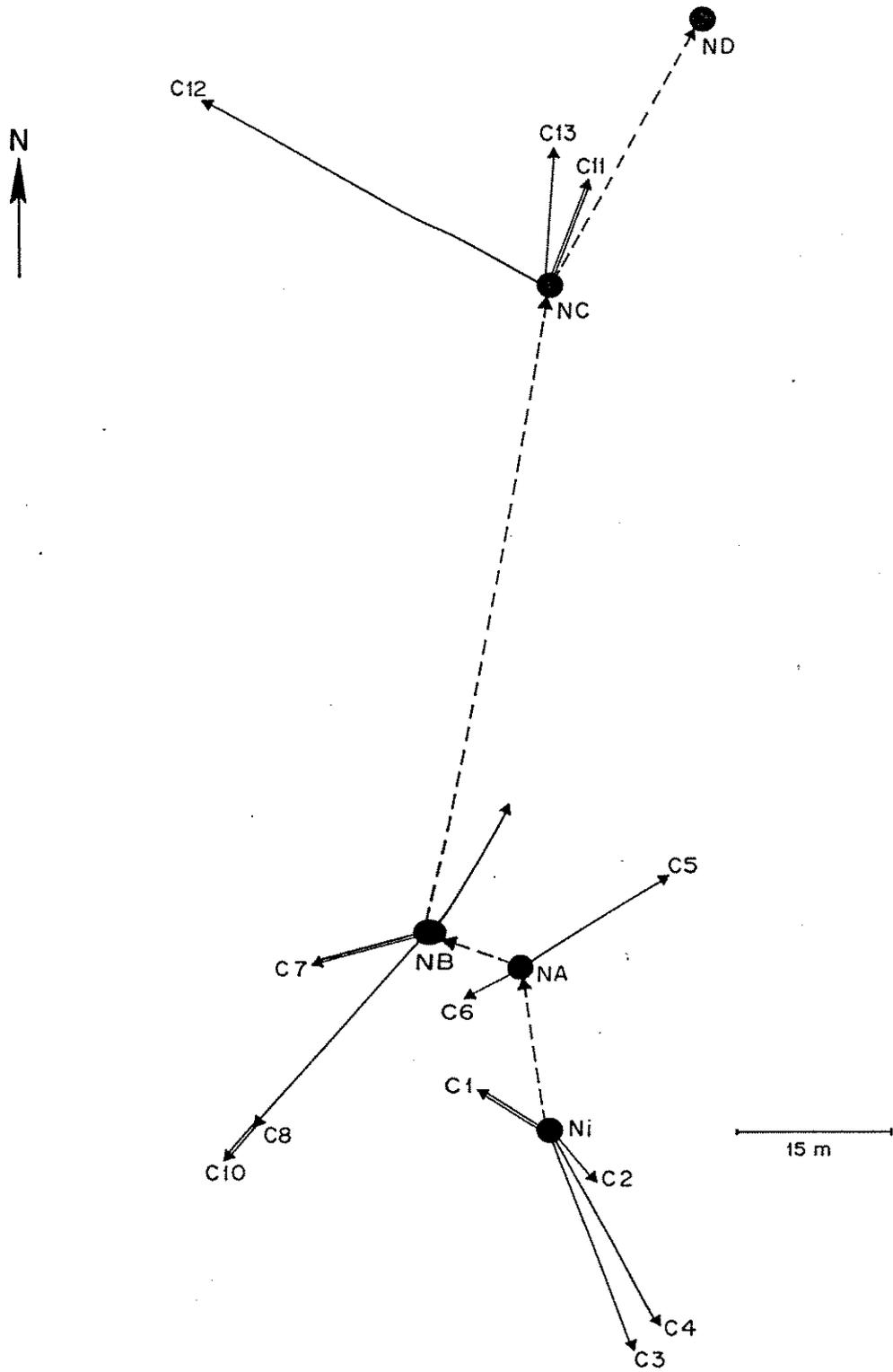


Figura 5C. Colônia N33.

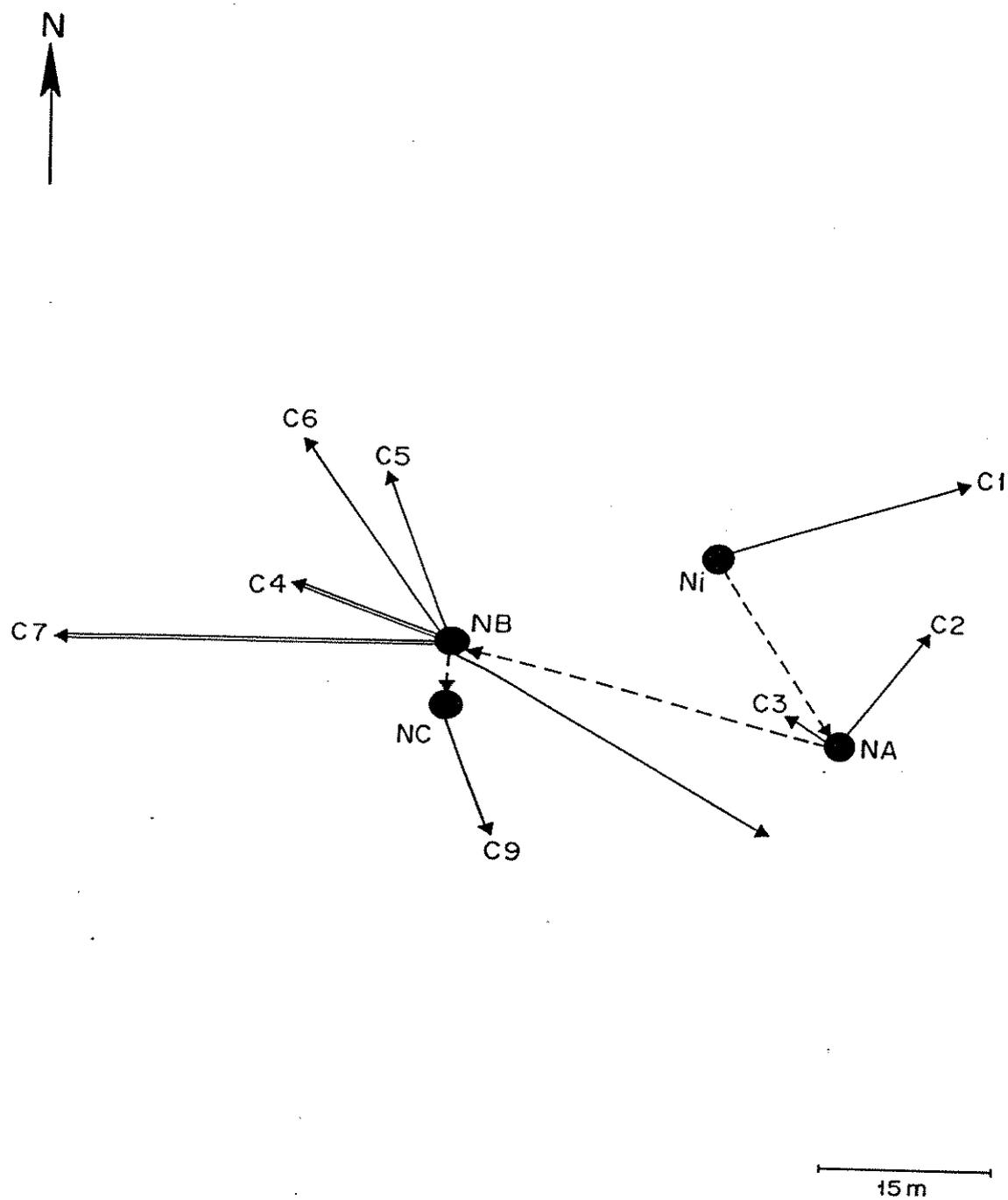


Figura 5D. Colônia N9.

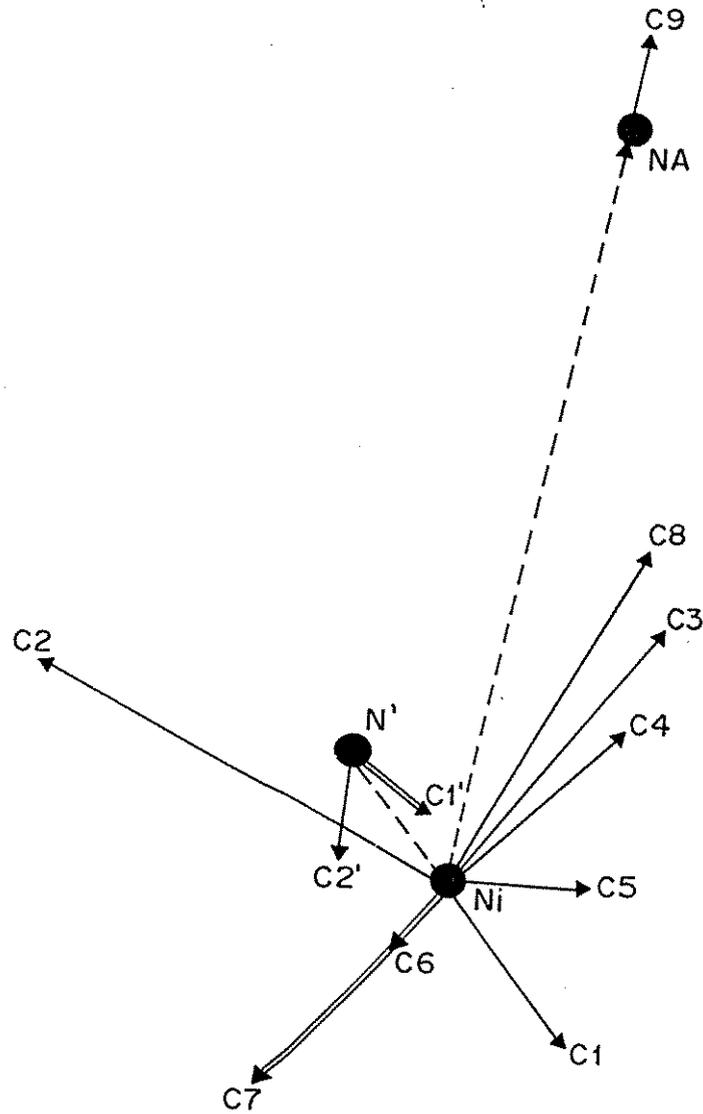


Figura 5E. Colônia N15.

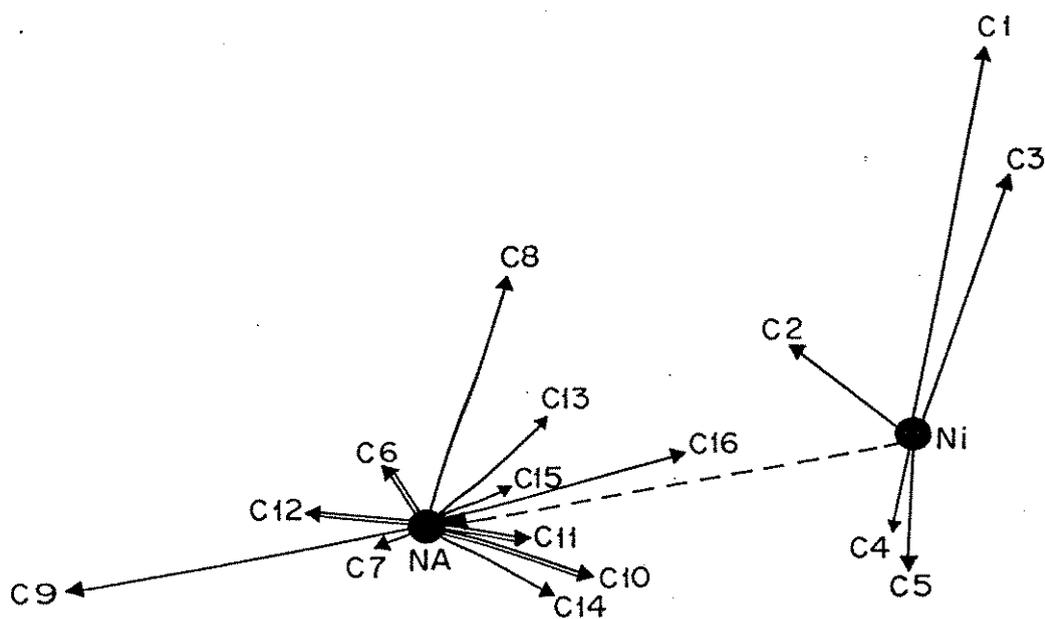


Figura 5F. Colônia N20.

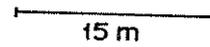
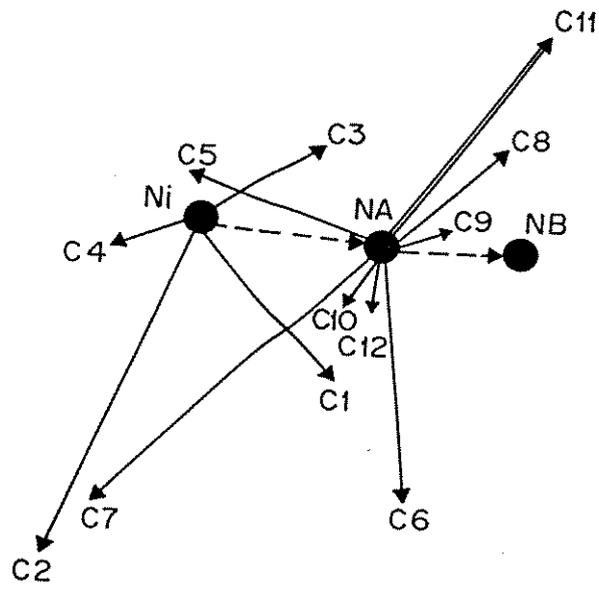


Figura 56. Colônia N38.

Em 17 ocasiões foram observadas etapas de migrações. As migrações iniciaram-se no final da tarde e continuaram ao longo da noite, podendo ser interrompidas no meio do dia e reiniciadas no final da tarde seguinte, continuando novamente ao longo da noite. Operárias carregaram formas jovens, enquanto as formas aladas e a(s) fêmea(s) dealada(s) deslocaram-se sozinhas mas acompanhadas de muitas operárias. Partes de algumas migrações observadas no campo são descritas a seguir:

No dia 28/11/92 a colônia N33 foi observada relocando seu ninho. O novo ninho foi construído a 16 m do ninho antigo, na direção 15° N. Um grupo de 23 operárias começou a sair do ninho às 16:15 h, com o mesmo comportamento de marcação de trilha descrito para a caça. Elas caminharam lentamente, também em fila indiana. Quando chegaram no local onde o novo ninho seria construído, 25 minutos depois, as formigas escavaram por aproximadamente duas horas. Em seguida, outros grupos com $26 \pm 12,79$ operárias ($N = 8$ grupos), chegaram neste local e também começaram a construir o novo ninho. As 18:40 h um primeiro grupo de 31 operárias deixou o ninho antigo. Onze operárias carregaram larvas de diferentes estádios, enquanto que as demais marcavam a trilha andando nos dois sentidos desta. As formigas nesta etapa já se deslocaram mais rapidamente e de maneira mais organizada. As primeiras operárias carregando ovos e pupas deixaram o ninho antigo às 19:00 h. Eventualmente, também saíram do ninho antigo formigas carregando cupins, os quais

foram levados para o ninho novo. As formas jovens, bem como os cupins, foram depositados num pequeno buraco protegido perto da entrada principal do novo ninho. Alados começaram a deixar o ninho antigo por volta das 20:00 h, sendo acompanhados por muitas operárias. Alguns deles entraram nas aberturas do ninho, enquanto outros permaneceram aglomerados no lado de fora. As observações foram interrompidas às 21:00 h, mas a migração continuou através da noite. Não foi registrado o momento em que a(s) rainha(s) deslocou-se de um ninho para outro. As 07:00 h, quando as observações recomeçaram, algumas operárias ainda percorriam a trilha em direção ao novo ninho, sendo que poucas carregavam larvas. O ninho novo já estava pronto, pois as formas jovens e cupins não mais se encontravam do lado de fora deste. Por volta das 10:30 h não havia mais fluxo de formigas entre o ninho antigo e o novo. No total, a colônia N33 levou 18 horas para completar a migração. O ninho antigo foi aberto e só foram encontrados cupins aparentemente mortos no seu interior.

Nos dias 27 e 29 de setembro de 1993, dez colônias foram observadas em processo de migração. Destas, seis eram colônias novas (não marcadas), e estavam migrando do interior da mata para a borda. Por isto, apesar de grandes e provavelmente adultas, eram colônias não marcadas (Tabela 1).

A migração da colônia N2 foi acompanhada através de amostragens instantâneas, como representada na Figura 6. A distância entre o ninho antigo e novo foi de 42 m, sendo a

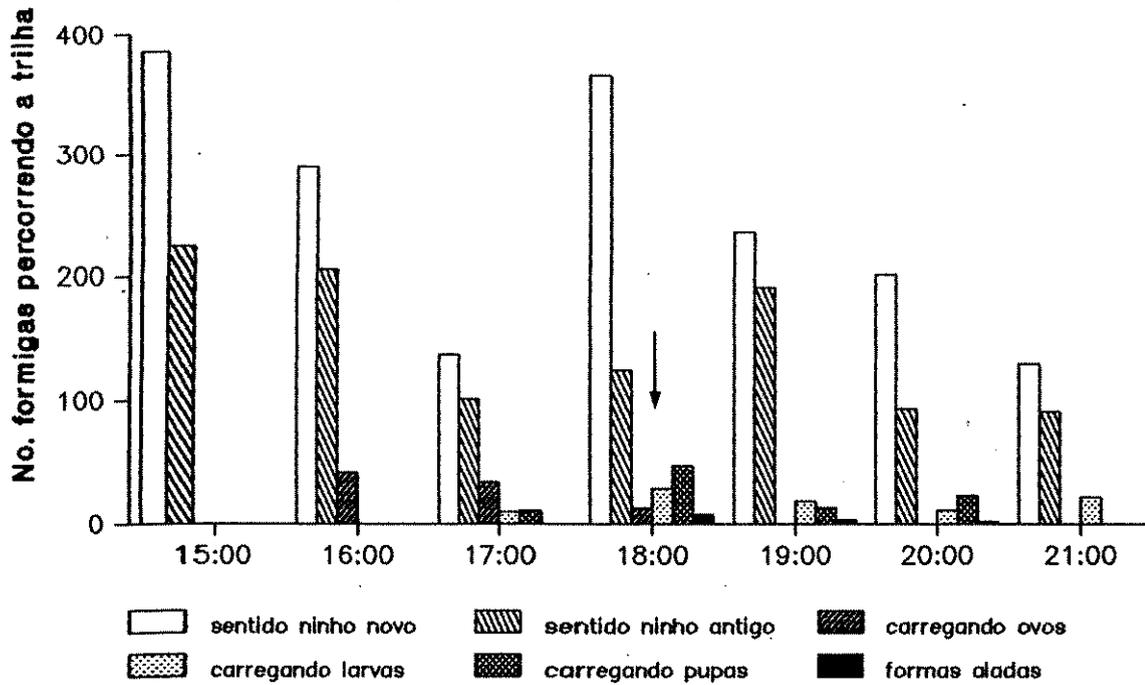


Figura 6. Amostragens instantâneas do processo migratório da colônia N38 de *Pachycondyla marginata*, em 27/09/93, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. A seta indica o momento em que a rainha se deslocou.

migração direcionada para 10^o N. Quando as observações iniciaram (às 15:00 h) a migração já havia começado e muitas formigas estavam construindo o ninho novo. Neste momento, somente operárias percorriam a trilha. Na amostragem das 16:00 h, as formigas trouxeram grupos de dois a cinco ovos ($3,7 \pm 2,5$ ovos por formiga; N = 41 formigas) entre as mandíbulas. Os ovos foram depositados próximos ao ninho em construção. As 17:00 h as formigas trouxeram ovos ($3,33 \pm 2,67$ ovos por formigas; N = 33 formigas), larvas e pupas e depositaram-nos junto às demais formas jovens. Na amostragem seguinte (18:00 h) deslocaram-se sozinhos machos e fêmeas alados, além de uma fêmea dealada. A fêmea não foi carregada pelas operárias, mas estas rodearam-na durante o seu deslocamento e a formação característica de fila indiana se desfez. O número de formigas percorrendo a trilha neste momento foi o maior observado. Nas amostragens seguintes o número de formigas na trilha foi se reduzindo (Figura 6). A migração foi acompanhada por sete horas, mas quando as observações foram interrompidas o processo continuou. Na manhã do dia seguinte, às 09:00 h, as formigas já estavam no ninho novo e o ninho antigo foi aberto, não sendo encontrado nenhum indivíduo, adulto ou jovem.

Em uma ocasião foi observada a fissão de uma colônia de *P. marginata*. Parte da colônia N15 migrou nove metros da colônia natal e ficou sendo chamada de N15' (Tabela 1 e Figura 5E).

3) Padrão de atividade diária e anual

A atividade de caça das colônias de *P. marginata* ao longo do dia apresentou um padrão modal (Figura 7). Na estação chuvosa poucas colônias caçaram ao longo do dia, quando as temperaturas do ar e do solo estavam mais altas e a umidade relativa do ar mais baixa. Ao anoitecer mais colônias começaram a caçar, atingindo um pico em torno das 24:00 h. Durante este horário as temperaturas do ar e do solo estavam mais baixas e a umidade do ar mais alta. O número de colônias limpando o ninho manteve-se relativamente constante ao longo do dia (Figura 7).

As correlações entre a porcentagem de colônias caçando e limpando o ninho com as temperaturas do ar ($r = -0,99$ e $0,68$), do solo ($r = -0,98$ e $0,77$) e umidade relativa do ar ($r = 0,41$ e $-0,97$), não foram significativas.

Durante a estação seca o padrão modal para a atividade de caça se repetiu, sendo que o pico ficou em torno das 16:00 h, quando as temperaturas do ar e do solo estavam mais altas (Figura 8). Quando a temperatura ficou em torno de 10° C, depois das 22:00 h, não foi observado nenhuma colônia caçando durante os três dias. A umidade relativa do ar, apesar de mais baixa que na estação chuvosa, apresentou um padrão muito semelhante, sendo alta no início do dia, diminuindo ao longo deste e novamente aumentando durante a noite. Uma menor proporção de colônias foi observada limpando o ninho na estação seca. O padrão desta atividade,

Figura 7. Atividade diária de caça e limpeza do ninho das colônias de *Pachycondyla marginata* (N = 38), ao longo de três dias na estação chuvosa (março de 1993), na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. Os dados de umidade relativa do ar foram obtidos junto ao CEPAGRI - UNICAMP e os de temperatura medidos durante as rondas.

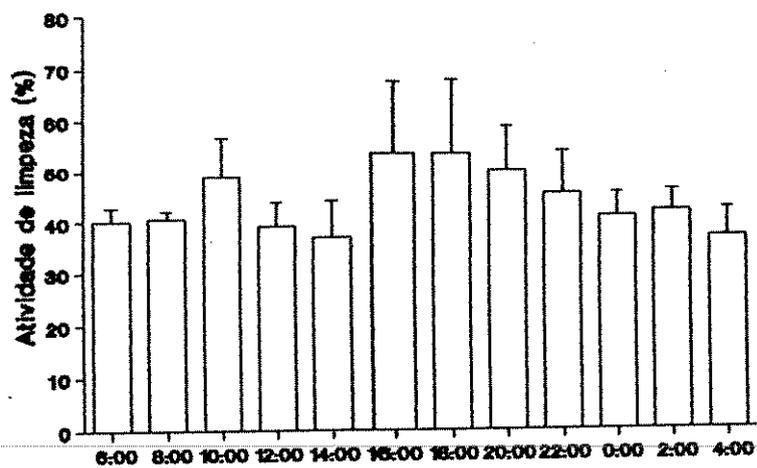
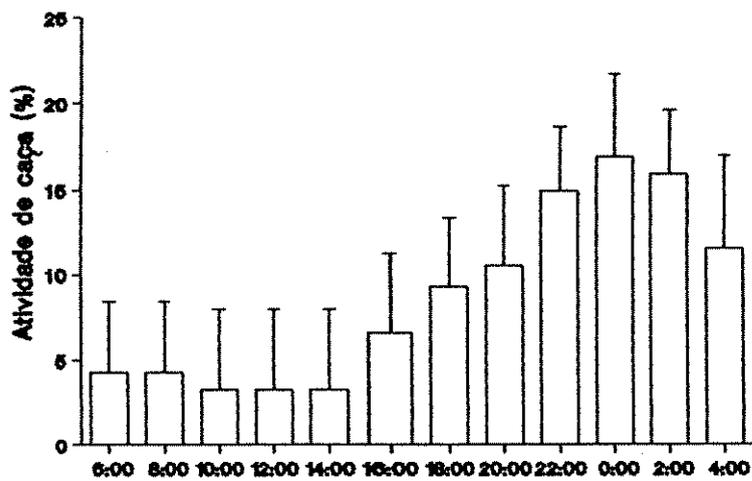
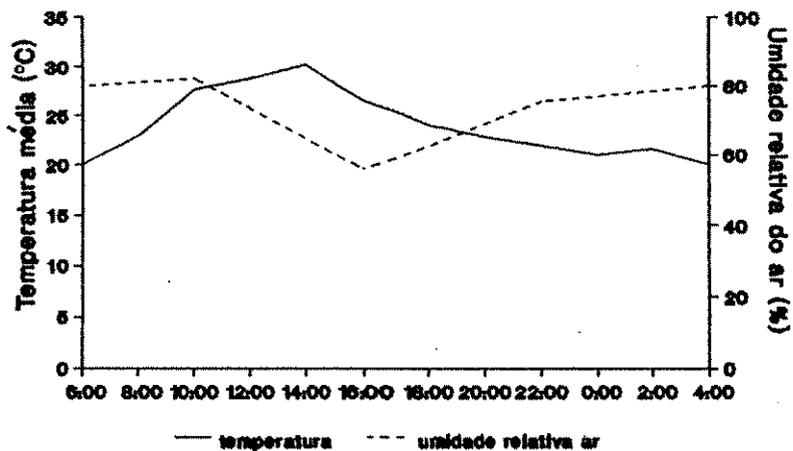
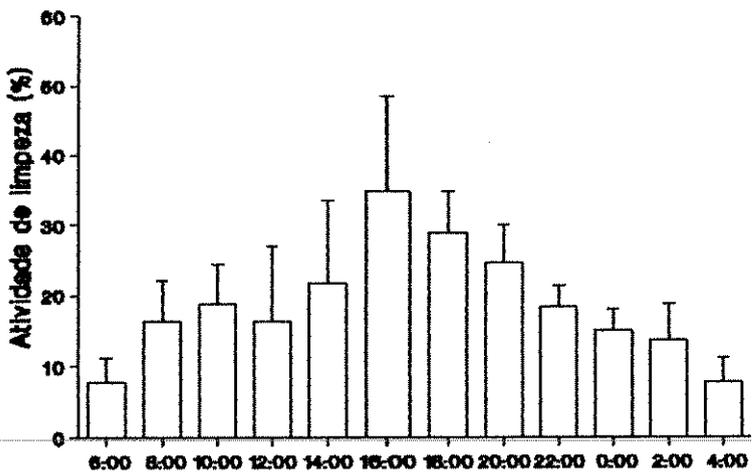
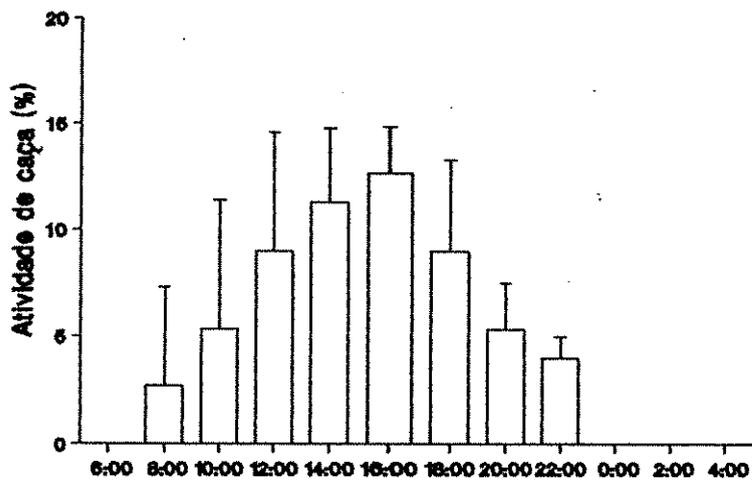
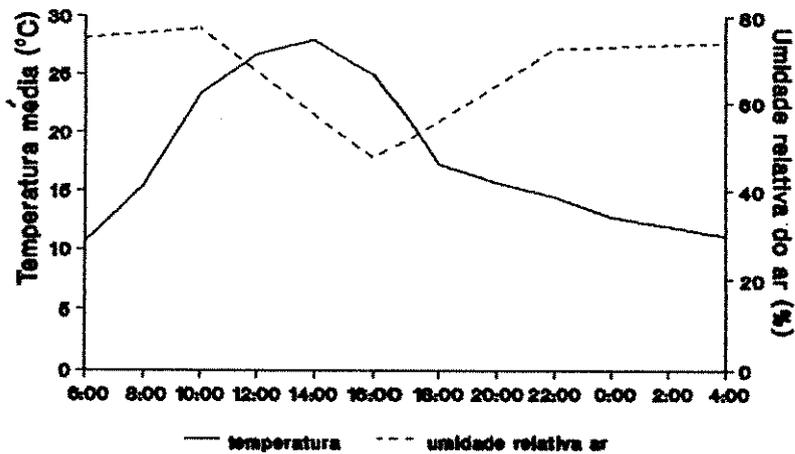


Figura 8. Atividade diária de caça e limpeza do ninho das colônias de *Pachycondyla marginata* (N = 24), ao longo de três dias na estação seca (julho de 1993), na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. Os dados de umidade relativa do ar foram obtidos junto ao CEPAGRI - UNICAMP e os de temperatura medidos durante as rondas.



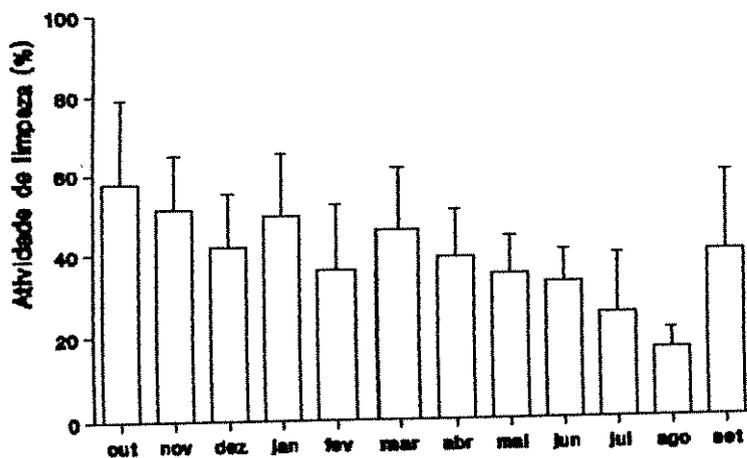
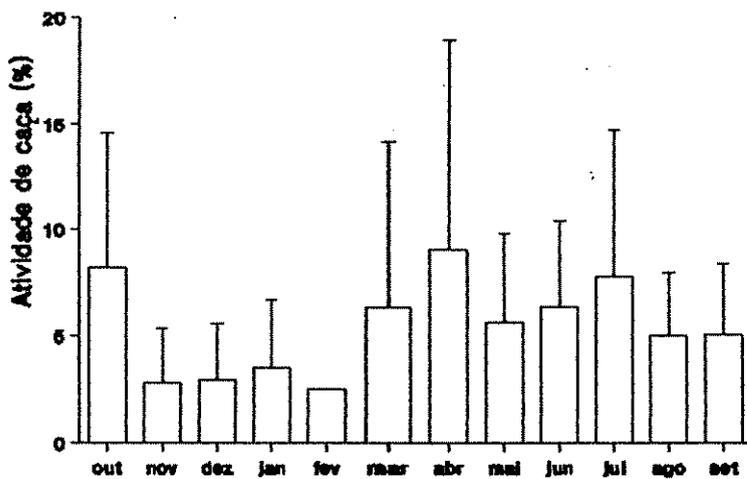
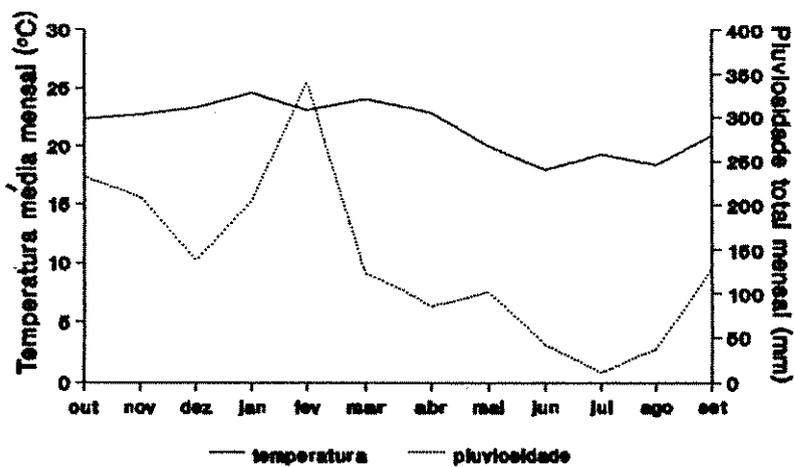
assim como a de caça, foi modal, com pico por volta das 16:00 h (Figura 8).

Da mesma forma que para a estação chuvosa, apesar dos coeficientes de correlação terem sido altos, as correlações entre a porcentagem de colônias em atividade de caça e limpeza com a temperatura do ar ($r = 0,73$ e $0,64$), com a temperatura do solo ($r = 0,74$ e $0,66$) e com a umidade relativa do ar ($r = -0,96$ e $-0,97$) não foram significativas.

A Figura 9 mostra a atividade de caça e limpeza dos ninhos das colônias de *P. marginata* ao longo do ano. Durante a estação chuvosa o número de colônias caçando foi baixo, enquanto que o de colônias limpando o ninho foi alto. Isto foi devido ao padrão diário de atividade de caça mostrado na Figura 7. As colônias foram mais ativas à noite e as observações foram realizadas no final da tarde. Desta forma, esta atividade foi subestimada. Quanto a limpeza dos ninhos, esta foi alta porque a pluviosidade foi também alta, destruindo constantemente partes dos ninhos e havendo necessidade de retirada dos grãos de areia do seu interior (Figura 9).

Quando a temperatura e a pluviosidade foram abaixando na estação seca, o número de colônias caçando aumentou e o de colônias limpando o ninho diminuiu. Isto aconteceu porque o pico diário da atividade de caça na estação seca coincidiu com os horários em que estas foram visitadas, ou seja, no final da tarde (Figura 8). Já a atividade de limpeza dos ninhos diminuiu porque, ao contrário da estação chuvosa,

Figura 9. Atividade anual de caça e limpeza dos ninhos das colônias de *Pachycondyla marginata*, de outubro de 1992 a setembro de 1993, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. O número de colônias observados em cada mês está fornecido na Tabela 3. Os dados de pluviosidade foram obtidos junto ao CEPAGRI - UNICAMP e os de temperatura medidos durante as visitas.



a precipitação foi baixa e os ninhos não foram destruídos. Além disto, a terra ficou muito mais compacta, dificultando este tipo de comportamento.

As correlações entre a porcentagem média mensal de colônias caçando e a temperatura média mensal ($r = -0,30$) e pluviosidade total mensal ($r = -0,52$) não foram significativas. No entanto, a porcentagem de colônias limpando o ninho foi correlacionada com a temperatura ($r = 0,74$; $P < 0,01$) e com a pluviosidade ($r = 0,62$; $P < 0,04$).

A partir de novembro de 1992 a remoção de cascas de pupas de dentro do ninho passou a ser muito frequente. Este comportamento indica o final da fase de crescimento das colônias, quando a maioria das pupas já eclodiram. Além disso, a partir de dezembro, começaram a aparecer alados do lado de fora dos ninhos, marcando o início da fase reprodutiva das colônias.

No dia 26/01/93, 17 das 40 colônias visitadas estavam se reproduzindo. Havia um número muito grande de operárias e alados do lado de fora dos ninhos. Machos e fêmeas alados voavam até cerca de dois metros de altura. A cópula ocorria no ar e no chão. Fêmeas dealadas acompanhadas de muitas operárias escavavam buracos, em sua maioria próximos aos ninhos natais. Em cada colônia onde foi observado este comportamento, havia formigas num raio de dois a cinco metros do ninho. Este comportamento não foi observado em nenhuma outra colônia em qualquer outro dia.

Cascas de pupas foram observadas do lado de fora dos ninhos até maio de 1993, e alados até março deste ano. Estas observações indicam o final da fase reprodutiva e início de uma nova fase de crescimento das colônias. Durante o mês de setembro de 1993, a retirada de cascas de pupa de dentro dos ninhos foi reiniciada, porém em pouca quantidade. Isto provavelmente ocorreu devido à precipitação relativamente alta deste mês, quando comparada aos meses anteriores, fazendo com que eclodissem as primeiras operárias. Até setembro não foram observados alados do lado de fora dos ninhos.

4) Demografia

Os ninhos de *P. marginata* abertos foram superficiais, compostos por várias câmaras interligadas por galerias. Nas câmaras com prole havia só ovos, só larvas de estádios iguais ou diferentes, só pupas ou todos estes juntos. Sempre havia adultos com a prole. Em duas das nove colônias cujos ninhos foram abertos, foram observados cupins dentro de algumas câmaras, também acompanhados por operárias. As câmaras de um ninho podiam ser bem superficiais (ca. 0,5 m abaixo do nível do solo) ou mais profundas (ca. um metro do nível do solo).

A Tabela 2 mostra os dados demográficos das nove colônias escavadas. Nas duas colônias abertas durante a estação seca, a N12 e a N13, não foram encontrados alados e, na colônia N12, nem pupas. Isto ocorreu, provavelmente,

Tabela 2. Dados demográficos das nove colônias de *Pachycondyla marginata* escavadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas-SP.

Colônia	Operárias	Fêmeas dealadas	Fêmeas aladas	Machos	Pupas	Larvas
N3	1073	1	4	24	253	53
N4	930	2	2	5	130	41
N7	756	3	1	5	ca.60	ca.20
N26	642	3	-	3	ca.20	ca.10
N32	673	2	1	8	ca.50	ca.20
N1	561	1	8	13	ca.30	ca.40
N8	1115	3	21	36	ca.100	ca.80
N12	602	2	-	-	-	ca.70
N13	1581	-	-	-	ca.30	ca.280

porque os seus ninhos foram abertos depois da fase reprodutiva, quando as colônias perderam grande parte da sua população de operárias, devido ao seu tipo de reprodução por enxameamento e fundação de novas colônias por pleometrose, onde mais de uma fêmea dealada inicia uma nova colônia, acompanhada por operárias. Nesta etapa do ciclo de vida das colônias, os ovos estão novamente sendo postos e as larvas estão sendo alimentadas pelas operárias remanescentes. Talvez por isso, nestas duas colônias, foram coletadas muito mais larvas que pupas. As demais colônias foram abertas durante a estação chuvosa e estavam na fase reprodutiva, sendo coletados além de muitos alados, mais pupas que larvas (com exceção da colônia N1; Tabela 2).

Na maioria das colônias de *P. marginata* abertas, foram encontradas mais que uma fêmea dealada (Tabela 2). A poliginia (mais de uma rainha reprodutiva na colônia) quase sempre está relacionada com a reprodução por enxameamento e a fundação de novas colônias pleometroticamente, ambos observados em *P. marginata*. Esta poliginia, ainda que potencial, possibilitaria a fissão de colônias quando estas ficam muito grandes, como aconteceu com a N15 (Tabela 1 e Figura 5E).

5) Dinâmica da população

Na Tabela 3 estão sumarizados os resultados referentes a dinâmica populacional de *P. marginata* na RMSG, de outubro de 1992 a setembro de 1993 (N = 66 colônias marcadas).

Tabela 3. Dinâmica populacional de *Pachycondyla marginata* de outubro de 1992 a setembro de 1993 (N = 66 colônias), na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas-SP.

Mês	No. inicial de colônias	Colônias novas	Colônias que desapareceram*	No. final de colônias
OUT	21	15	2(D)	34
NOV	34	5	4(D)	35
DEZ	35	7	4(D)	38
JAN	38	6	2(D)	42
FEV	42	0	2(M)	40
MAR	40	0	10(6D; 4M)	30
ABR	30	0	0	30
MAI	30	0	3(1M; 2C)	27
JUN	27	1	2(M)	26
JUL	26	1	3(M)	24
AGO	24	2	2(M)	24
SET	24	8	2(M)	30

* D = colônias destruídas; M = colônias que migraram e a nova localização do ninho não foi encontrada; C = colônias coletadas

Quando foi iniciado o acompanhamento da população de *P. marginata*, em outubro de 1992, 21 colônias estavam marcadas. A medida que começaram as chuvas, este número foi aumentando até janeiro de 1993, quando a população dobrou de tamanho (no final de colônias = 42; Tabela 3). Este aumento foi devido a fase reprodutiva coincidir com a estação chuvosa. Das 33 colônias consideradas em início de fundação, isto porque foram vistas fêmeas dealadas, algumas solitárias, mas a maioria acompanhada de operárias, em início de escavação do ninho, 18 delas foram destruídas, principalmente por chuvas fortes. Portanto, o sucesso na fundação de novas colônias de *P. marginata* foi de aproximadamente 43% (Tabela 3).

Ao início da estação seca a população de *P. marginata* foi se reduzindo, e em julho de 1993 havia somente 24 colônias marcadas. Nesta época, algumas colônias antigas migraram e a nova localização dos ninhos não foi encontrada. Provavelmente estas colônias migraram para o interior da mata. Além disto, novas colônias não foram marcadas. Com as chuvas do mês de setembro de 1993, oito colônias migraram do interior da mata para a borda, fazendo com que o número de colônias marcadas tornasse a aumentar (Tabela 3).

Discussão

O comportamento de caça descrito neste estudo para *Pachycondyla marginata* é similar ao descrito para outras espécies termitófagas obrigatórias. Uma diferença marcante foi a inexistência de uma formiga líder desencadeando a incursão ao cupinzeiro em *P. marginata*. A localização dos cupinzeiros, e posterior recrutamento das companheiras por uma formiga líder, foi descrito para *Megaponera foetens* (Fletcher, 1973; Longhurst & House, 1979; Lepage, 1981), *Leptogenys chinensis* (Maschwitz & Schönege, 1983), *Decamorium uelense* (Longhurst et al., 1979b) e *Pachycondyla commutata* (Mill, 1984). Já em outras espécies como *Pachycondyla laevigata* (Hölldobler & Traniello, 1980a), novamente *Pachycondyla commutata* (Wheeler, 1936; M. Gordo, comunicação pessoal), duas outras espécies de *Leptogenys* do grupo *processionalis* (Maschwitz et al., 1989) e *Paltothyreus tarsatus* (Hölldobler, 1984), existem grupos de formigas líderes as quais organizam todo o processo de caça em grupo. As observações de campo indicam ser este o padrão comportamental de *P. marginata*.

Outra diferença básica é que, ao contrário de *P. marginata*, a maioria de formigas termitófagas inclui várias espécies de cupins na sua dieta, inclusive de gêneros e famílias diferentes. *Pachycondyla marginata* só invadiu cupinzeiros de *Neocapritermes opacus* (N = 202 incursões). Esta observação pode indicar alta especificidade de presas

por parte de *P. marginata*. No entanto, podem não existir outras espécies de cupim na RMSG ou, se existirem, suas abundâncias devem ser tão baixas que a sua caça implicaria num alto custo para as colônias de *P. marginata*.

Neocapritermes opacus é uma espécie pouco estudada (Dra. E. Canello, comunicação pessoal), mas parece ser abundante na RMSG (observação pessoal). A pouca quantidade de informação a respeito desta espécie talvez seja devida ao seu padrão de nidificação. Segundo Constantino (1992), *N. opacus* contrói ninhos abaixo da superfície do solo, fato este que dificulta a sua localização através de simples observação no campo. Um maior conhecimento a respeito da biologia de *N. opacus*, bem como uma estimativa da diversidade de cupins na RMSG, ainda se fazem necessários para qualquer conclusão mais sólida sobre a especificidade de presas por parte de *P. marginata*.

O aumento da proporção de cupins soldados capturados à medida que avança uma incursão, talvez seja resultado da menor abundância desta casta no cupinzeiro. Além disto, soldados de cupins são mais difíceis de capturar que operários (Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990) e talvez permaneçam mais tempo no cupinzeiro como resultado de captura seletiva pelas formigas. O gênero *Neocapritermes*, segundo Hölldobler & Wilson (1990), apresenta somente defesa mecânica contra ataques de seus predadores. Todavia, parece que este tipo de defesa retarda mas não evita o seu ataque,

pelo menos por parte de grandes poneríneos como *P. marginata*.

A observação de cupins dentro das câmaras dos ninhos de *P. marginata* pode indicar armazenamento destes após incursões. Como os cupins são anestesiados e trazidos para os ninhos ainda vivos, estes poderiam ser armazenados, pelo menos por pequenos períodos, antes de morrerem e começarem a apodrecer.

Muitas espécies de formigas paralizam e depois armazenam suas presas (Hölldobler & Wilson, 1990). Espécies de formigas da tribo Cerapachini (Ponerinae) possuem denticulos no pigídio que, segundo Hölldobler (1982), são estruturas mecanoreceptoras que controlam a penetração do ferrão e a quantidade de veneno inoculado nas presas. Portanto, ao invés de matar suas presas, estas formigas as manteriam vivas por mais tempo, podendo assim armazená-las.

Espécies de *Cerapachys* do grupo *turneri* realizam incursões a ninhos de *Pheidole* spp, e Hölldobler (1982) observou que as larvas capturadas por *Cerapachys* são mantidas vivas por mais de dois meses, numa espécie de "metabolismo estático". Operárias de *Paltothyreus tarsatus* ferroam os cupins antes de atacá-los com suas mandíbulas (Hölldobler, 1984). Este comportamento é também apresentado por outras espécies de formigas termitófagas, e possibilita o armazenamento dos cupins capturados (Hölldobler & Wilson, 1990). Segundo estes autores, o armazenamento dos cupins

tornaria as formigas menos vulneráveis a instabilidades climáticas que poderiam afetar o sucesso da caça.

Parece haver uma marcada divisão de tarefas em colônias de *P. marginata*. Cerca de 20% das formigas estão envolvidas na atividade de caça e estas forrageadoras aparentemente têm funções diferentes. Alguns indivíduos permanecem dentro do cupinzeiro apenas para anestésiar os cupins, enquanto outros são encarregados de transportá-los até o formigueiro. Muitas espécies de formigas termitófagas seguem este padrão (Longhurst et al., 1978 e 1979b; Hölldobler & Traniello, 1980a).

Em *Pachycondyla commutata* e *Megaponera foetens* todas as forrageadoras atacam os cupins de uma só vez, levando-os para o formigueiro somente após imobilizá-los (Hölldobler & Wilson, 1990). Em *P. commutata* o ataque é muito rápido, podendo durar de dois a dez minutos, envolvendo de oito a 300 formigas (M. Gordo, comunicação pessoal). O tempo e o sucesso do ataque depende muito do comportamento das forrageadoras individualmente. Se alguma destas forrageadoras se antecipa e os cupins soldados percebem-na, eles rapidamente secretam feromônios de alarme e iniciam um comportamento de "batuque" que faz com que os cupins operários (presas preferidas de *P. commutata*) rapidamente entrem nos ninhos, diminuindo a taxa de captura (M. Gordo, comunicação pessoal).

As observações de que durante a estação seca as colônias de *P. marginata* caçam e relocam seus ninhos a

maiores distâncias podem ser devidas à maior dificuldade de localização e/ou menor disponibilidade de cupinzeiros nesta estação (Wilson, 1971). *Decamorium uelense* caça cupins do gênero *Microtermes* (Termitidae), mas durante a estação seca quando estes cupins são menos abundantes, esta espécie pode incluir outros insetos de corpo mole na sua dieta (Bolton, 1976; Longhurst et al., 1979b). Este tipo de variação na dieta é muito comum em espécies termitófagas facultativas (Hölldobler & Wilson, 1990).

A orientação de *P. marginata*, tanto para a atividade de caça quanto para a relocação do ninho, é feita através de pistas de odor e a glândula utilizada é a pigidial (B. Hölldobler, I.R. Leal & P.S. Oliveira; dados não publicados), conforme também descrito para *P. laevigata* e para outras espécies de *Pachycondyla* (Hölldobler & Traniello, 1980a e b). Em *P. obscuricornis* as operárias forrageiam isoladamente ou pareadas uma atrás da outra, predando vários artrópodes, inclusive cupins (Traniello & Hölldobler, 1984). Recrutamento de muitas formigas em coluna única, entretanto, só foi observado em *P. obscuricornis* durante a relocação do ninho, o mesmo ocorrendo com *P. apicalis*. Nestes dois casos a glândula envolvida no recrutamento de companheiras é também a pigidial. Experimentos preliminares com *P. crassa* e *P. harpax*, cujas operárias forrageiam também em coluna única mas que não são termitófagas obrigatórias, também indicam a glândula

pidial como responsável pelo recrutamento das forrageadoras (Hölldobler & Traniello, 1980b).

Outros gêneros de poneríneos também recrutam companheiras através das secreções da glândula pidial (Oliveira & Hölldobler, 1989). Além do recrutamento para fonte de alimento e organização de ataques em grupo, as secreções da glândula pidial também são potentes feromônios de atração sexual (Hölldobler & Haskins, 1977). Sendo assim, Hölldobler & Traniello (1980b) sugerem que esta glândula tenha funções para poneríneos semelhante àquelas da glândula de veneno para mirmicíneos. Por exemplo, no gênero mirmicíneo *Leptothorax*, a glândula de veneno produz o feromônio utilizado no recrutamento de operárias durante o forrageamento em grupo e atração sexual na época reprodutiva (Möglich, et al., 1974). Estes modos similares de recrutamento parecem ter evoluído independentemente nas subfamílias Ponerinae e Myrmicinae (Hölldobler & Traniello, 1980b).

O processo migratório em *P. marginata* parece ser semelhante ao descrito para outras espécies de *Pachycondyla* (= *Termitopone*) (Hölldobler & Traniello, 1980a; Mill, 1982), *Paltothyreus tarsatus* (Hölldobler, 1984), *Megaponera foetens* (Longhurst & House, 1979), várias espécies de *Leptogenys* (Maschwitz & Schönegege, 1983; Maschwitz et al., 1989) bem como outras espécies com hábitos predatórios especializados

(Fletcher, 1973). No entanto, este comportamento em *P. marginata* é menos frequente do que o relatado para outras espécies.

Pachycondyla marginata tem colônias relativamente grandes (Tabela 2) quando comparadas a outros poneríneos. Além disto, a arquitetura dos seus ninhos é bastante elaborada. Segundo Smalwood (1982) colônias com ninhos grandes têm maior facilidade em manter constantes a temperatura e umidade dentro do ninho e, por causa disto, apresentam menores taxas de migração.

Além disto, durante o processo de migração, as colônias de *P. marginata* gastam um tempo considerável (ca. de um dia) na escavação do novo ninho, e esta tarefa é praticamente simultânea com o processo de migração. Talvez por isto as migrações de *P. marginata* não são tão frequentes como em algumas espécies de *Leptogenys* que, além de utilizarem cavidades pré-formadas para nidificar, relocalam seus ninhos em poucas horas, numa frequência de até duas vezes por semana (Maschwitz & Schönegege, 1983; Maschwitz et al., 1989).

É interessante notar que algumas colônias de *P. marginata* migraram até quatro vezes durante o período do estudo, enquanto outras nunca migraram. Provavelmente, esta variação é devida ao local em que as colônias construíram seus ninhos. Locais com grande quantidade de cupinzeiros e que não são facilmente alagados ou não proporcionem às colônias de *P. marginata* algum tipo de pressão negativa como

predação, parasitismo, infecções por fungos e bactérias, entre outros, talvez possibilitem às colônias um tempo de residência maior.

A relocação frequente dos ninhos em Formicidae parece ser mais comum do que se tem registrado até o momento (Smallwood & Culver, 1979; Maschwitz *et al.*, 1989). Segundo Smallwood (1982) seis grupos de formigas realizam migrações frequentes:

- 1) Espécies "fugitivas" que possuem ninhos com estruturas frágeis em habitats instáveis, como *Monomorium pharaonis* (Wilson, 1971).
- 2) Espécies "vagueantes" que dependem dos movimentos das colônias para se reproduzirem porque perderam parcial ou totalmente o vôo nupcial. As migrações podem incluir a colônia toda ou partes dela, como em *Linepithema* (= *Irydomyrmex*) *humilis* (Wilson, 1971).
- 3) Espécies que possuem ninhos de inverno e verão como *Formica uralensi* (Rosengren, 1977).
- 4) Predadoras especializadas as quais relocalam seus ninhos a procura de novas fontes de alimento como as espécies de *Leptogenys* (Maschwitz, 1981; Maschwitz & Schönegge, 1983; Maschwitz *et al.*, 1989), *Megaponera* (Longhurst & House, 1979).
- 5) Migradoras obrigatórias que exibem um regular, se não estereotipado, comportamento migratório como *Dolichoderus cuspidatus* (Maschwitz & Hänel, 1985).

6) Formigas de correição (subfamílias Ecitoninae e Dorylinae), onde este comportamento é desenvolvido ao máximo (Schneirla & Reis, 1966; Chadab & Rettenmeyer, 1975; Topoff *et al.*, 1980).

A maioria dos autores propõe que a procura por novas fontes de alimento seja um dos principais estímulos para a relocação de ninhos em espécies predadoras especializadas (Shneirla & Reyes, 1966; Gotwald, 1982; Smallwood, 1982; Maschwitz & Hänel, 1985; Maschwitz *et al.*, 1989). No caso de *P. marginata*, este não parece ser o único estímulo. Algumas colônias migraram por distâncias muito pequenas (Tabela 1, Figuras 5E e 5G), muitas vezes menores que as distâncias entre os ninhos e os cupinzeiros atacados. Como em muitas ocasiões foram observadas formigas retirando cupins de dentro dos ninhos, principalmente depois de chuvas, um outro motivo para a relocação dos ninhos poderia ser o apodrecimento de cupins armazenados, pelo menos para aquelas migrações de curta distância. As formigas poderiam gastar menos energia relocando o ninho em uma distância pequena, do que retirando uma grande quantidade de cupins armazenados. Além disto elas evitariam uma possível contaminação por fungos e bactérias presentes nos cupins em putrefação.

Quando as distâncias percorridas durante a relocação do ninho são menores que as distâncias percorridas durante o forrageamento, alguns autores têm sugerido outras causas

que não a procura por novas fonte de alimento: (1) flutuações ambientais como inundações, secas, sombreamento pela vegetação (Cole, 1940; Talbot, 1946; Brian, 1965); (2) acúmulo de lixo nos ninhos, com conseqüente crescimento de fungos e bactérias (Brian, 1965; Brian et al., 1966) e (3) diminuição das chances dos ninhos serem descobertos por parasitas e predadores (Brian, 1952; Brian, 1956).

O padrão da atividade de forrageamento de uma espécie de formiga é conseqüência, em primeira instância, de fatores endógenos como características morfológicas, fisiológicas e comportamentais particulares das forrageadoras. Entretanto, o sucesso reprodutivo da colônia depende em grande parte de da quantidade de alimento coletado pelas forrageadoras (Brian, 1965). A eficiência relativa com que é feita esta coleta, seja ao longo do dia ou do ano, seria o principal fator determinante do período de atividade (Bernstein, 1979;).

O padrão de atividade das forrageadoras tem sido relacionado com a temperatura da superfície do solo para muitas espécies de formigas (Creighton & Creighton, 1959; Brian et al., 1965; Bernstein, 1976 e 1979). Temperaturas particulares podem determinar, além do início e término da atividade das forrageadoras numa colônia ao longo do dia, a época do ano em que esta é máxima (Sudd, 1967; Bernstein, 1974)

Quanto à preferência por umidades particulares pelas formigas forrageadoras, poucos estudos têm sido

desenvolvidos (Hölldobler & Wilson, 1990). Foi observada maior atividade de forrageamento com aumento da umidade em regiões com altas temperaturas em *Pheidole militicida* (Hölldobler & Möglich, 1980), *Formica polyctena* (Rosengren, 1977), *Prenolepis imparis* (Talbot, 1946), e em muitas outras espécies de formigas de desertos.

A atividade de caça de *P. marginata*, apesar de obviamente parecer relacionada com a temperatura e umidade ou pluviosidade, as correlações não foram significativas. Mesmo existindo uma faixa de temperatura, de 35 a 10 °C, acima ou abaixo da qual a atividade praticamente inexistente, as forrageadoras podiam caçar cupins ao longo de todo o dia e de todo o ano.

Estes resultados podem ser devidos ao número pequeno de observações (N = 3 dias para a atividade diária e N = 12 meses para a atividade anual). Quando a atividade de caça e limpeza dos ninhos foi correlacionada com os dados climáticos utilizando os 107 dias em que as colônias foram observadas, todas as correlações foram significativas.

Por outro lado, é sabido que, na ausência de espécies de formigas competidoras, as forrageadoras de uma espécie em particular podem expandir seu período de forrageamento (Hölldobler & Wilson, 1990). Apesar de outras espécies termitófagas obrigatórias já terem sido coletadas no estado de São Paulo (Kempf, 1972; Brown, 1975; P.S. Oliveira, comunicação pessoal), nunca houve registros destas espécies para a RMSG. Assim, a atividade de caça de *P. marginata*

podendo ocorrer ao longo de todo dia e de todo ano poderia ser devida à ausência de outras espécies competidoras.

Foi observada mais de uma fêmea dealada na maioria das colônias abertas de *P. marginata*. No entanto, não foi possível saber se todas estas fêmeas punham ovos. Apesar disto, a ocorrência conjunta de reprodução por enxameamento, fundação de novas colônias por pleometrose e presença de mais de uma fêmea dealada numa mesma colônia, indicam a ocorrência de poliginia, ainda que facultativa, em colônias de *P. marginata*.

A poliginia é uma interessante e pouco conhecida característica dos insetos sociais (Craig & Croizier, 1979; Pamilo, 1981). O número de rainhas nas colônias pode mudar em função de fatores ambientais como escassez de sítios de nidificação (Herbers, 1986), limitação de sua população a ambientes marginais (Janzen, 1973), maior fragilidade dos seus ninhos (Hölldobler & Wilson, 1977), ou por fatores bióticos como aumento ou redução do tamanho da população de operárias (Wilson, 1963; Herbers, 1986).

Para o caso de *P. marginata*, segere-se que a maior pressão para a evolução da poliginia seja o seu hábito predatório especializado. A maioria das espécies com hábitos restritos necessita de frequentes relocações dos seus ninhos à procura de novas fontes de alimento (Wheeler, 1936; Smallwood, 1982; Maschwitz & Schönegege, 1983; Maschwitz et al., 1989). De fato, segundo Hölldobler & Wilson (1990),

existe uma forte seleção para a poliginia em espécies que frequentemente relocalam seus ninhos.

Além disto, o fato das colônias de *P. marginata* possuírem mais que uma fêmea dealada, diminuiria o risco em uma migração. Caso uma destas fêmeas dealadas morresse durante o processo migratório, rainhas adicionais evitariam que a colônia fosse destruída.

Apesar da raridade de dados precisos sobre o número de fêmeas férteis em Formicidae, Hölldobler & Wilson (1990) acreditam que as colônias maduras da maioria das espécies sejam estritamente monogínicas. A poliginia, bem como a reprodução por enxameamento e a fundação de colônias pleometroticamente, são possivelmente condições derivadas de algum hábito particular, que no caso de *P. marginata* poderia ser o hábito migratório associado à predação especializada.

Wilson (1958) descreve o comportamento legionário das formigas de correição ("army ants") como sendo a combinação de duas características diagnósticas: o nomadismo ou comportamento migratório e a predação em grupo, ambos desenvolvidos ao máximo nas subfamílias Dorylinae e Ecitoninae. Este autor coloca ainda uma série de evidências indicando que um comportamento similar, pelo menos de maneira rudimentar, foi desenvolvido independentemente nas subfamílias Ponerinae, Leptanillinae e Myrmicinae. Através de informações fragmentadas da biologia e comportamento de várias espécies, Wilson (1958) propõe uma teoria de como

evoluiu o comportamento legionário, mais tarde modificada por Hölldobler & Wilson (1990):

1) A predação em grupo teria se desenvolvido inicialmente como uma coadaptação à alimentação especializada de insetos sociais. Neste caso, seriam necessários muitos indivíduos para levarem as presas ao ninho. Este comportamento é apresentado por espécies de *Leptogenys*, *Pachycondyla* (= *Termitopone*), *Cerapachys* e *Megaponera*.

2) Uma predação mais autônoma, sem o envolvimento de um grupo recrutante, teria resultado da necessidade de predar grandes artrópodos e outros insetos sociais, cobrindo uma grande área de caça. Aqui encaixariam-se algumas espécies de *Pheidologeton* e, possivelmente, alguns outros poneríneos.

3) O nomadismo se desenvolveria secundariamente para uma exploração mais eficiente destes recursos de dispersão relativamente ampla (legionárias funcionais). Outras espécies de poneríneos como *Leptogenys* da Malásia, *Simopelta*, *Onychomyrmex* e *Ophthalmopone*, possuem tais hábitos.

4) Como a predação em grupo é muito eficiente, o tamanho das colônias pôde se expandir como observado em espécies de *Aenictus*, *Neivamyrmex* e *Eciton*.

5) Por último, as dietas passariam a incluir insetos não sociais, pequenos artrópodos, pequenos vertebrados e matéria vegetal. Isto possibilitaria o aumento das colônias até o estágio alcançado por espécies de *Dorylus*, *Labidus*, *Eciton burckellii* (verdadeiras formigas de correição), espécies de

Leptanilla (Leptanillinae), e *Pheidologeton silenus* e *P. diversus* (Myrmicinae).

Chadab e Rettenmeyer (1975) e Topoff et al., (1980), concordam com a idéia de Wilson, mas ressaltam que as "verdadeiras formigas de correição" seriam as espécies de Ecitoninae e Dorylinae, que possuem os padrões comportamentais de caça em grupo e nomadismo desenvolvidos ao máximo. Espécies de poneríneos e outras espécies com hábitos similares, poderiam possuir apenas algumas destas características e, ainda assim, incompletamente desenvolvidas.

Sem dúvida, *Pachycondyla marginata* encaixa-se no grupo de poneríneos proposto por Wilson como apresentando os comportamentos de formigas de correição, ainda que de maneira rudimentar. *Pachycondyla marginata* apresenta predação em grupo a insetos sociais (item 1, p. 73) e relocações dos ninhos (item 3, p. 73), ainda que a frequência de suas migrações não seja tão alta como as descritas para as outras espécies de formigas encaixadas neste item.

Assim, os padrões comportamentais relatados neste estudo para *P. marginata* possivelmente representam um estágio primitivo daqueles apresentados pelas verdadeiras formigas de correição. Mais estudos de campo são necessários com outras espécies de formigas, para um melhor entendimento da evolução da caça em grupo e do hábito nômade entre os Formicidae.

Conclusões

- 1) *Pachycondyla marginata* realiza incursões em grupo exclusivamente a cupinzeiros de *Neocapritermes opacus*.
 - 2) Cerca de 1600 cupins são predados numa incursão, com uma proporção aproximada de 13 operários para cada soldado capturado. Esta proporção é resultada da menor abundância e maior dificuldade de captura dos cupins soldados quando comparados aos cupins operários.
 - 3) Uma mesma colônia pode preda dois cupinzeiros simultaneamente, mas duas colônias não atacam um mesmo cupinzeiro ao mesmo tempo.
 - 4) A distância entre o ninho de *P. marginata* e o cupinzeiro atacado é significativamente maior na estação seca em função da menor disponibilidade de cupins à caça.
 - 5) *Pachycondyla marginata* caça em média uma vez a cada duas semanas e as incursões duram de duas a mais de 24 horas. Durante a estação seca a duração de uma incursão é significativamente menor que na estação chuvosa, ocasionada pelas baixas temperaturas.
 - 6) As colônias apresentam de 500 a 1500 operárias aproximadamente, 20% das quais estão engajadas na caça com diferentes tarefas.
 - 7) As colônias de *P. marginata* apresentam frequentes migrações. O processo leva cerca de um a dois dias e o tempo de residência num dado local é de aproximadamente 150 dias.
-

- 8) As relocações de ninho em *P. marginata* são significativamente maiores na estação seca, provavelmente devido a menor disponibilidade de cupins nesta estação.
- 9) Na estação chuvosa a atividade diária de *P. marginata* é maior durante a noite, enquanto que na estação seca o pico de atividade é durante a tarde. Este padrão é devido as altas temperaturas ao longo do dia na estação chuvosa.
- 10) A atividade de caça de *P. marginata* é mais frequente na estação seca que na chuvosa porque as observações foram realizadas durante o dia e as colônias nesta estação são mais ativas durante a noite. Por outro lado, a atividade de limpeza dos ninhos é maior na estação chuvosa devido a maior pluviosidade.
- 11) A existência de mais que uma fêmea dealada facilita o processo migratório e possibilita a fissão de colônias quando estas se tornam maduras.

Referências Bibliográficas

- Attygalle, A.B.; D. Vostrowsky; H.J. Bestman; S. Steghaus-Kovac & U. Maschwitz. 1988. (3R,4S)-4-Methyl-3-heptanol, the trail pheromone of the ant *Leptogenys diminuta*. *Naturwissenschaften*, 75:315-317.
- Bernstein, R.C. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ant. *American Naturalist*, 108:490-498.
- Bernstein, R.A. 1976. The adaptative value of polymorphism in an alpine ant, *Formica neurufibarbis gelida* Wheeler. *Psyche*, 83:180-184.
- Bernstein, R.A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology*, 48:921-930.
- Bolton, B. 1976. The tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae): constituent genera, review of smaller genera and revision of *Triglyphothrix* Forel. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology*, 34:281-378.
- Brian, M.V. 1952. The structure of a dense natural ant population. *Journal of Animal Ecology*, 21:12-24.
- Brian, M.V. 1956. Segregation of species of the ant genus *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology*, 25:319-337.
- Brian, M.V. 1965. *Social Insects Populations*. Academic Press, London, Eng. 135 pp.
-

- Brian, M.V.; J. Hibble & D.J. Stradling. 1965. Ant pattern and density in a southern English heath. *Journal of Animal Ecology*, 34:545-555.
- Brian, M.V.; J. Hibble & A.F. Kelly. 1966. The dispersion of ant species in a southern English heath. *Journal of Animal Ecology*, 35:281-290.
- Brown, W.L. 1975. Contribution toward a reclassification of the Formicidae, V: Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search-Agriculture, Entomology*, 5:1-116.
- Castellani, T.T. 1986. *Sucessão secundária inicial em mata, após perturbação pelo fogo, Santa Genebra, Campinas, SP.* Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Cole, A.C.Jr. 1940. A guide to the ants of the Great Smoky Mountains National Park, Tennessee. *American Midland Naturalist*, 24:1-88.
- Constantino, R. 1992. Abundance and diversity of termites (Insecta: Isoptera) in two sites of primary rain forest in Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 24:420-430.
- Chadab, R. & C.W. Rettenmeyer. 1975. Mass recruitment by army ants. *Science*, 188:1124-1125.
- Craig, R. & R.H. Croizier. 1979. Relatedness in the polygynous ant *Myrmecia pilosula*. *Evolution*, 33:335-341.

- Creighton, W.S. & M.P. Creighton. 1959. The habits of *Pheidole militicida* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 66:1-12.
- Diniz, J.L.M. & C.R.F. Brandão. 1989. Feeding behavior of *Thaumatomyrmex*. *Notes from Underground*, 2:13.
- Downing, H. 1978. *Foraging and migratory behavior of the ponerine ant Termitopone laevigata*. B. A. thesis, Smith College, Northampton, Eng.
- Galetti, M. 1992. *Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Fernandes, A. & P. Bezzerá. 1990. *Estudo fitogeográfico do Brasil*. Stylus Comunicações, Fortaleza, CE. 279 pp.
- Fletcher, D.J.C. 1973. "Army ant" behaviour in the ponerine: a re-assessment. *Proceedings of the seventh Congress of International Union for the Study of Social Insects*, Londres, Eng. 116-121 pp.
- Gotwald, W.H. 1982. Army ant. In: H.R. Hermann (ed.). *Social insects*, pp. 157-254. Academic Press, New York, NY.
- Herbers, J.M. 1986. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinodis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19:115-122.

- Holdridge, L.R. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center, San Jose, CA. 200 pp.
- Hölldobler, B. 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 89:3-23.
- Hölldobler, B. 1984. Communication during foraging and nest relocation in the African stink ant, *Paltothyreus tarsatus* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65:40-52.
- Hölldobler, B. & C.P. Haskins. 1977. Sexual calling behavior in primitive ants. *Science*, 195:783-794.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64:8-15.
- Hölldobler, B. & J.F.A. Traniello. 1980a. The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla* (=Termitopone) *laevigata*. *Journal of Chemical Ecology*, 6:883-893.
- Hölldobler, B. & J.F.A. Traniello. 1980b. Tandem Running Pheromone in Ponerinae ants. *Naturwissenschaften*, 67:360.
- Hölldobler, B. & M. Möglich. 1980. The foraging system of *Pheidole militicida* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes sociaux*, 27:237-264.

- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 732 pp.
- Janzen, D.H. 1973. Evolution of polygynous obligate acacia ants in western Mexico. *Journal of Animal Ecology*, 42:727-750.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica*, 15:3-344.
- Leitão-Filho, H.F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In: L.P.C. Morellato (org.). *História natural da Serra do Japi*, pp. 40-63. Editora da Unicamp, Campinas, SP.
- Lehner, P.N. 1979. *Handbook of Ethological Methods*. Garland S.T.P.M., New York, NY. 403 pp.
- Lepage, M.G. 1981. étude de la predation de *Megaponera foetens* (F.) sur les populations récoltantes de Macrotermitidae dans un écosystème semi-aride (Kajiado-Kenya). *Insectes Sociaux*, 28:297-308.
- Logman, K.A. & J. Jenik. 1987. *Tropical forest and its environments*. Logman Scientific & Technical, New York, NY. 347 pp.
- Longhurst, C.; R.A. Johnson & T.G. Wood. 1978. Predation by *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae) on termites in the Nigerian southern Guinea savanna. *Oecologia*, 32:101-107.

- Longhurst, C. & P.E. House. 1979. Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Insectes Sociaux*, 26:204-215.
- Longhurst, C.; R. Baker & P.E. House. 1979a. Termite predation by *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae): coordination of raids by glandular secretions. *Journal of Chemical Ecology*, 5:703-725.
- Longhurst, C.; R.A. Johnson & T.G. Wood. 1979b. Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Santschi) (Formicidae: Myrmicinae) on termites in southern Guinea savanna, Nigeria. *Oecologia*, 38:83-91.
- Maschwitz, U. 1981. Predatory behavior and its correlation to recruitment behavior, morphologic ant nesting habits in three species of ponerinae ants. In: F.G. Bart (ed.). *Neurobiology and strategies of adaptation* (Joint Symposium, Hebrew University of Jerusalem and Johann-Wolfgang-Goethe-Universität), Frankfurt, Ger. pp. 52-59.
- Maschwitz, U. & P. Schönegge. 1983. Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine *Leptogenys Chinensis*. *Oecologia*, 57:175-182.

- Maschwitz, U. & H. Hänel. 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17:171-184.
- Maschwitz, U.; S. Steghaus-Kovac; R. Gaube & H. Hänel. 1989. A South East Asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hym., Form.) with army ant life habits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24:305-316.
- Matthes, L.A.F. 1992. *Dinâmica da sucessão secundária em mata, após ocorrência de fogo, Santa Genebra, Campinas, SP*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Mill, A.E. 1982. Emigration of a colony of the giant termite hunter, *Pachycondyla commutata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologist's monthly Magazine*, 118:243-245.
- Mill, A.E. 1984. Predation by ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *Journal of Natural History*, 18:405-410.
- Möglich, M.; U. Maschwitz & B. Hölldobler. 1974. Tandem calling: a new kind of signal in ant communication. *Science*, 186:1046-1047.

Morellato, L.P.C. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

Oliveira, F.S. & B. Hölldobler. 1989. Orientation and communication in the neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 83:154-166.

Overal, W.L. & A. G. Bandeira. 1985. Nota sobre hábitos de *Cylindromyrmex striatus* Mayr, 1870, na Amazônia (Formicidae, Ponerinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 29:521-522.

Pamilo, P. 1981. Genetic organizations of *Formica sanguinea* populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9:45-50.

Rizzini, C.T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*, 25:3-84.

Rosengren, R. 1969. Notes regarding the growth of polycalic nest system in *Formica uralensis* Ruzsky. *Noctulae Entomologicae*, 49:211-230.

Schneirla, T.C. & A. Reyes. 1966. Raiding and related behavior in two surface-adapted species of the Old World doryline ant, *Aenictus*. *Animal Behavior*, 14:132-148.

- Smallwood, J. 1982. Nest relocation in ants. *Insectes Sociaux*, 29:138-147.
- Smallwood, J. & D.C. Culver. 1979. Colony movement of some North American ants. *Journal of Animal Ecology*, 48:373-382.
- Sudd, J. H. 1967. *An introduction to the Behavior of ants*. St. Martin's Press, New York, NY. 213 pp.
- Talbot, M. 1946. Daily fluctuation in aboveground activity of three species of ants. *Ecology*, 27:65-70.
- Topoff, H.; J. Miranda; R. Droual & S. Herrick. 1980. Behavioral ecology of mass recruitment in the army ant *Neivamyrmex nigrenscens*. *Animal Behavior*, 28:779-789.
- Traniello, J.F.A. 1981. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: Soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proceedings of the United States National Academy of Sciences*, 78:1978-1979.
- Traniello, J.F.A. & B. Hölldobler. 1984. Chemical communication during tandem running in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Chemical Ecology*, 10:783-794.
- Wheeler, W.M. 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proceeding of the American Academy of Arts and Science*, 71:159-243.
-

Wilson, E.O. 1958. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution*, 12:24-36.

Wilson, E.O. 1963. Social modifications related to rareness in ant species. *Evolution*, 17:249-253.

Wilson, E.O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. 548 pp.

Anexo 1. Distâncias e direções de todas as incursões das 83 colônias de *Pachycondyla marginata*, marcadas entre fevereiro de 1991 e setembro de 1993, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas - SP. As colônias codificadas por letras são colônias marcadas anteriormente a outubro de 1992.

Dia da incursão	Colônia	Distância (m)	Direção (°NO)
20/03/91	A	13	?
21/05/91	C	11	?
30/05/91	F	6	?
30/05/91	F	8	?
14/06/91	D	18	?
15/06/91	A	0,12	?
15/06/91	C	11	?
20/06/91	A	0,12	?
17/12/91	D	21	?
17/12/91	B	19	?
17/12/91	B	14	?
18/12/91	D	21	?
14/01/92	H	3	?
15/01/92	H	3	?
06/02/92	L	2	?
07/02/92	B	16	?
07/02/92	A	3	?
11/02/93	M	11	?
19/02/92	N	6	?
29/04/92	Q	29	?
06/05/92	G	22	?
06/05/92	E	15	?
06/05/92	J	20	?
06/05/92	I	13	?
05/10/92	19	5	120
05/10/92	14	4	135
05/10/92	5	16	20
09/10/92	2	4	130
09/10/92	1	15	15
09/10/92	9	18	80
09/10/92	15	13	150
13/10/93	5	21	70
14/10/92	25	3	280
19/10/92	5	22	205

Anexo 1. Continuação

Data da incursão	Colônia	Distância (m)	Direção (°N)
19/10/92	20	28	10
19/10/92	33	7	315
19/10/92	33	4	150
19/10/92	5	16	20
19/10/92	11	2	135
19/10/92	3	4	18
19/10/92	3	6	150
23/10/92	33	7	310
23/10/92	26	11	120
26/10/92	15	37	300
26/10/92	33	23	165
26/10/92	1	15	120
28/10/92	6	11	340
30/10/92	31	12	75
30/10/92	15	25	40
02/11/92	8	4	20
07/11/92	29	14	270
07/11/92	29	7	115
07/11/92	38	15	140
13/11/92	13	8	200
20/11/92	33	22	155
27/11/92	20	10	310
28/11/92	5	32	190
29/11/92	6	8	110
30/11/92	6	8	110
30/11/92	38	23	200
02/12/92	5	11	38
02/11/92	6	2	15
14/12/92	5	13	50
14/12/92	33	14	60
16/12/92	2	16	20
16/12/92	36	6	220
18/12/92	9	11	40
18/12/92	15	16	50
21/12/92	5	11	80
21/12/92	20	8	20
28/12/92	8	6	120
03/01/93	20	5	280
08/01/93	2	6	260
10/01/93	2	6	260
10/01/93	5	5	310
10/01/93	9	3	300
10/01/93	38	8	60
13/01/93	45	3	180

Anexo 1..Continuação.

Data da incursão	Colônia	Distância (m)	Direção(°N)
26/01/93	2	30	40
28/01/93	33	5	240
29/01/93	5	5	60
31/01/93	2	8	210
01/02/93	20	8	180
19/02/93	38	4	250
28/02/93	2	5	80
08/03/93	6	11	200
17/03/93	54	5	100
17/03/93	12	5	90
17/03/93	20	5	330
18/03/93	54	1	100
18/03/93	12	5	90
18/03/93	20	5	330
20/03/93	46	8	180
20/03/93	38	15	290
24/03/93	5	25	320
24/03/93	2	18	185
24/03/93	54	3	40
24/03/93	29	1	160
24/03/93	43	2	220
24/03/93	15'	5	130
25/03/93	5	25	320
25/03/93	2	16	185
25/03/93	54	3	40
25/03/93	29	1	160
25/03/93	43	2	220
25/03/93	15'	5	130
29/03/93	15	8	90
30/03/93	2	3	160
30/03/93	31	1	20
30/03/93	15	5	220
30/03/93	9	13	290
30/03/93	33	11	250
30/03/93	5	10	70
31/03/93	2	3	160
31/03/93	31	1	20
31/03/93	15	5	220
31/03/93	9	13	290
31/03/93	33	11	250
31/03/93	5	10	70
02/04/93	29	5	240
03/04/93	29	5	240
10/04/93	36	30	10

Anexo 1. Continuação.

Data da incursão	Colônia	Distância (m)	Direção (°N)
20/04/93	5	20	320
25/04/93	2	10	320
29/04/93	33	23	220
29/04/93	13	6	140
05/05/93	15	5	270
07/05/93	2	14	340
07/05/93	37	3	200
07/05/93	20	2	240
15/05/93	2	6	160
15/05/93	37	8	160
15/05/93	38	19	170
27/05/93	1	27	160
27/05/93	1	13	180
28/05/93	9	15	250
28/05/93	14	8	150
31/05/93	5	20	10
31/05/93	38	30	220
07/06/93	33	13	40
07/06/93	9	20	240
07/06/93	38	12	50
21/06/93	33	28	220
21/06/93	9	32	270
22/06/93	9	32	270
22/06/93	33	28	220
23/06/93	55	11	130
24/06/93	38	4	80
25/06/93	20	18	20
25/06/93	20	25	260
28/06/93	1	8	200
29/06/93	55	6	70
29/06/93	3	26	20
30/06/93	56	19	100
30/06/93	56	17	90
30/06/93	2	5	190
30/06/93	38	3	200
08/07/93	55	7	80
08/07/93	2	23	160
08/07/93	20	11	120
09/07/93	55	7	80
09/07/93	2	23	160
09/07/93	20	11	120
16/07/93	30	18	130
16/07/93	20	5	100
16/07/93	5	29	35

Anexo 1. Continuação.

Data da incursão	Colônia	Distância (m)	Direção (°N)
16/07/93	38	20	40
17/07/93	30	18	130
17/07/93	20	5	100
17/07/93	5	29	35
17/07/93	38	20	40
27/07/93	38	7	180
30/07/93	31	14	210
30/07/93	33	16	25
30/07/93	5	29	100
30/07/93	20	7	280
31/07/93	31	14	210
31/07/93	33	16	25
31/07/93	5	29	100
31/07/93	22	7	280
01/08/93	9	30	120
02/08/93	2	20	20
18/08/93	15	18	220
18/08/93	1	20	160
28/08/93	33	38	300
29/08/93	5	5	125
29/08/93	15	15	120
30/08/93	2	19	70
30/08/93	20	11	50
09/09/93	58	14	150
11/09/93	2	11	30
11/09/93	15	28	30
11/09/93	20	9	130
14/09/93	60	22	340
18/09/93	15	5	10
19/09/93	33	13	5
19/09/93	20	5	70
20/09/93	9	11	150
20/09/93	20	18	80
28/09/93	2	8	30
28/09/93	31	24	270
29/09/93	64	17	10