



**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO SOCIAL DA FORMIGA ARBORÍCOLA
ODONTOMACHUS HASTATUS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE: PONERINAE)**

Rafael Xavier de Camargo

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) Rafael Xavier de Camargo	e aprovada pela Comissão Julgadora. 
---	---

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira

Campinas
2002

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

C14e **Camargo, Rafael Xavier de**
Ecologia e comportamento social da formiga arborícola *Odontomachus*
hastatus (hymenoptera: formicidae: ponerinae)/Rafael Xavier de Camargo.--
Campinas, SP:[s.n.], 2002

Orientador: Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia

1.Comportamento social. 2.Formiga - Ecologia. I. Oliveira, Paulo Sérgio
Moreira Carvalho de. II. Universidade Estadual de Campinas.Instituto de Biologia. III. Título.

UNIDADE BC
Nº CHAMADA T/UNICAMP
C14e
V _____ EX _____
TOMBO BCI 49482
PROC 06.837100
C _____ DX _____
PREÇO R\$ 11,00
DATA _____
Nº CPD _____

CM00168385-1

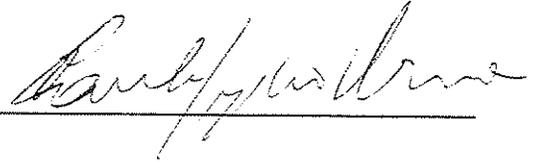
IB ID 242817

Data da Defesa: 26/02/2002

BANCA EXAMINADORA:

Orientador:

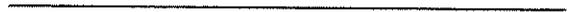
Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira



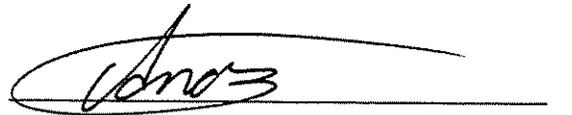
Prof. Dr. Arício Xavier Linhares



Prof. Dr. Kleber Del-Claro



Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas



Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte



70225234

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

Índice

Introdução Geral.....	1
Referências Bibliográficas.....	5
Capítulo I - História natural e ecologia da formiga arborícola <i>Odontomachus hastatus</i> (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae).....	8
Resumo.....	8
Abstract.....	9
Introdução.....	10
Materiais e Métodos.....	13
Resultados.....	17
Discussão.....	20
Tabelas e Figuras.....	26
Referências Bibliográficas.....	33
Capítulo II - Poliginia funcional, dominância hierárquica e divisão de trabalho em colônias da formiga <i>Odontomachus hastatus</i> (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae).....	38
Resumo.....	38
Abstract.....	39
Introdução.....	40
Materiais e Métodos.....	42
Resultados.....	46
Discussão.....	50
Tabelas e Figuras.....	55
Referências Bibliográficas.....	62
Considerações Finais.....	66

AGRADECIMENTOS

Ao professor Paulo Oliveira pela orientação proferida durante todos esses anos que passei como seu aluno de iniciação científica e de mestrado.

Aos Drs. Arício X. Linhares (Parasitologia/UNICAMP), Kleber Del-Claro (Inst. Biociências/UFU), André Victor (Museu História Natural/UNICAMP) e Luis Francisco Lembo Duarte (Zoologia/UNICAMP), membros da pré-banca e da banca, pela leitura e sugestões feitas no trabalho.

Ao Dr. Carlos Roberto F. Brandão (MZ – USP) pela identificação da formiga *Odontomachus hastatus*.

Ao Dr. José Lino Neto (Biologia - Viçosa) por ter me ensinado as técnicas de dissecação das formigas.

Ao Dr. Vincent Fourcassié (Montpellier/França) pelo trabalho em conjunto no campo e pelas discussões que melhoraram substancialmente a qualidade dos capítulos.

À minha mãe pelo apoio moral, afetivo e financeiro, e pela confiança depositada em mim durante todo o tempo em que permaneci fisicamente distante. Sou grato também por sempre estar ao meu lado no momento certo e na hora certa, dirigindo-me palavras de consolo e de incentivo.

À Tatiana (minha “namorada-esposa”) agradeço pelos anos de companhia e pelo amor dedicado. Obrigado pela paciência e compreensão dos momentos em que estive ausente cuidando de assuntos relacionados à tese.

A toda família da Tatiana que me acolheu como um filho durante esses anos de convivência, o que facilitou significativamente não só o desenvolvimento desse trabalho, mas também o desenvolvimento de grande parte de minha carreira profissional.

Aos amigos do laboratório Tiago Quental, Humberto Dutra, Rodrigo Cogni, Luciana Passos e Glauco Machado que sempre estiveram dispostos a me ajudar quando precisei. Agradeço especialmente aos amigos Tiago e Glauco pelas discussões e excelentes dicas que só aumentaram a qualidade da dissertação, bem como pela ajuda dispensada na coleta das colônias de formigas no campo.

Aos amigos Vinícius Bonato, Bete Canela, Estevão (Veio), Arthur, Eduardo (Baleia), e Humberto Dutra pela amizade e pelos apoios intelectual, logístico e braçal.

Ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo pelo suporte técnico e permissão para desenvolver o trabalho no Parque Estadual da Ilhado Cardoso.

Ao Emerson do Departamento de Botânica (UNICAMP) por ter identificado as espécies de bromélias coletadas na restinga durante o estudo.

Aos moradores e funcionários da Ilha do Cardoso pela colaboração e atenção prestados no campo.

À FAPESP pela bolsa concedida.

Introdução Geral

Formigas figuram entre os organismos de maior abundância e sucesso ecológico de todo o reino animal. Tal sucesso foi atribuído por Wilson (1987) à grande diversidade de adaptações desses insetos sociais aos mais variados tipos de ambientes terrestres e à complexa organização social apresentada pelo grupo. Tendo em vista essas características, as formigas exercem papéis importantes na maioria dos ecossistemas, tornando-se muito interessantes como objeto de estudo para etologia e ecologia, pois vários princípios destas duas disciplinas podem ser testados utilizando-se as formigas como modelo (Hölldobler & Wilson 1990).

Dentre os estudos ligados à ecologia das formigas, destacam-se aqueles que analisam os itens alimentares apreendidos por diferentes espécies de formigas, os quais representam uma força seletiva importante e da qual depende o sucesso das colônias (Carroll & Janzen 1973). Nesse sentido, a família Formicidae apresenta um espectro de itens alimentares em sua dieta absolutamente incomum quando comparada com outras famílias de insetos (Hölldobler & Wilson 1990). Desta forma, pode-se encontrar espécies de formigas com hábitos especializados, como aquelas que cultivam fungos (Wilson 1980) ou predam sementes (Davidson et al. 1980) e determinados grupos específicos de animais (e. g. cupins, Leal & Oliveira 1995; isópodes, Freitas 1995; anelídeos, Dejean et al. 1999). Existem ainda espécies com hábitos alimentares generalizados, incluindo em suas dietas secreções açucaradas de plantas (Beattie 1985, Oliveira e Leitão-Filho 1987), exudações de homópteros (Del-Claro & Oliveira 1999), recursos de larvas de lepidópteros (De Vries 1984), ou até mesmo resto de alimentos dos seres humanos (Dejean et al. 1999).

Outro aspecto ecológico interessante que tem recebido muita atenção nos últimos anos é a diversidade de estratégias de forrageamento das formigas. De acordo com Hölldobler & Wilson (1990) todas as espécies conhecidas de formigas têm padrões diversificados para busca, descoberta e manipulação do alimento desejado. Geralmente, em espécies de subfamílias consideradas filogeneticamente basais (e. g. Ponerinae e Amblyoponinae), encontram-se mecanismos poucos

elaborados de obtenção do item alimentar desejado. Porém em subfamílias mais derivadas são comuns ataques elaborados em grupos, como no caso das formigas de correição (e. g. Ecitoninae e Dorylinae), e trilhas químicas durante o forrageamento ou migração do ninho (Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, essa relação entre estratégia de forrageamento e posição filogenética da subfamília nem sempre é verdadeira, sendo que muitas vezes, estratégias simples ou complexas independem das relações filogenéticas (Peeters & Crewe 1987).

As estratégias de forrageamento também podem ser influenciadas por fatores bióticos e abióticos, os quais moldam os ritmos diários de atividade das formigas. Entre os fatores abióticos mais comuns estão: temperatura, umidade, fotoperíodo e chuva (e. g. Bernstein 1974, 1979; García-Pérez 1994; Hölldobler & Wilson 1990; Rosengren 1977; Rosengren & Fortelius 1986, Skinner 1980), enquanto que dentre os fatores bióticos figuram competição inter e intraespecíficas (Bernstein 1979; Hölldobler & Wilson 1990) e parasitóides (e. g. Orr 1992 e citações incluídas). Sendo assim, as diferenças encontradas no comportamento de recrutamento e forrageamento das formigas refletem adaptações adquiridas ao nível individual e da colônia em relação às condições ambientais (Traniello 1989; Baroni Urbani et al. 1992; Peeters 1997).

Junto às considerações ecológicas acima, o número de operárias parece ser um importante fator ligado ao sucesso e desenvolvimento das colônias de formigas (Becker et al. 1989). Em geral, colônias pequenas não são capazes de forragear em grupo ou apresentar elaborados sistemas de caça e recrutamento, enquanto que colônias com grandes números de operárias possuem complexos sistemas de caça e subjugação de presas (porém, ver Ito 1993).

O número de operárias, ou seja, a força de trabalho de uma colônia de formiga depende diretamente do número de rainhas funcionais (fecundas) e da fecundidade dessas fêmeas (Peeters 1993, 1997; Bourke & Franks 1995). Desta forma, existem espécies de formigas em que as colônias apresentam uma ou mais rainhas funcionais (colônias poligínicas) e outras que possuem apenas uma única fêmea fecundada por colônia (monoginia). Na poliginia primária a colônia é fundada por várias

rainhas (pleometrose), enquanto que na poliginia secundária ocorre adoção de rainhas ao longo do desenvolvimento da colônia fundada inicialmente por uma única rainha (haplometrose) (Hölldobler & Wilson 1977, 1990; Keller 1993; Bourke & Franks 1995).

Ambas as síndromes (poliginia primária ou secundária) podem ser favorecidas por diferentes fatores ecológicos, genéticos ou sociais, mas trazem conseqüências muito similares à estrutura e organização social das colônias (Herbers 1993; Bourke & Franks 1995). Em relação aos fatores causadores das associações pleometróticas podem-se destacar: relações mutualísticas entre as co-fundadoras no combate a fungos e parasitas (Waloff 1957, Bourke & Franks 1995), grau de parentesco entre as rainhas que se associam (Nonacs 1988; Pamilo 1991) ou ainda a obtenção de um número superior de operárias em menos tempo e com menos esforço por rainha em relação à fundação haplométrica (e. g. Bartz & Hölldobler 1982; Sommer & Hölldobler 1992). Similarmente, a adoção de novas rainhas inseminadas por uma colônia já estabelecida acontece geralmente quando existem fortes pressões na fundação de colônias por apenas uma rainha. Assim, novas fêmeas fecundas podem ser adotadas quando existe forte predação sobre os sexuais durante ou após o vôo nupcial (Rosengren & Pamilo 1983), quando há grande especialização de habitat (Herbers 1986, 1993), ou quando há limitação ou saturação de habitat (Herbers 1986, 1993; Bourke & Franks 1995).

No âmbito da etologia, existem muitos trabalhos realizados com as conseqüências trazidas pela poliginia no interior de colônias de formigas. Em geral, a ocorrência simultânea de muitas fêmeas férteis numa mesma colônia gera conflitos reprodutivos entre as mesmas. Esses conflitos podem ser mediados por comportamentos (e. g. Medeiros et al. 1992; Heinze 1993; Powell & Tschinkel 1999; Monnin & Peeters 1998;) ou por feromônios (e. g. Heinze 1993), e quase sempre levam a uma condição de hierarquia dentro do grupo, em que somente a fêmea no topo da hierarquia (Hölldobler & Carlin 1985; Heinze & Lipski 1990; Heinze & Smith 1990, Ito 1990) ou o grupo de fêmeas fecundas mais altas na hierarquia adquirem vantagens (Medeiros et al. 1992; Monnin & Peeters 1998; Powell &

Tschinkel 1999). As vantagens da liderança hierárquica podem ser tanto em número de ovos colocados, quanto em termos de cuidados recebidos das operárias no interior das colônias.

No presente trabalho são analisadas as causas e conseqüências da poliginia facultativa presente em colônias de *Odontomachus hastatus*, uma formiga da subfamília Ponerinae. O estudo está dividido em duas partes representadas pelos capítulos que se seguem.

No **Capítulo 1** são relatados aspectos da história natural e da ecologia de *O. hastatus*, dando especial atenção a alguns fatores ambientais relacionados às bromélias que são utilizadas como sítios de nidificação. Estes aspectos são discutidos como possíveis influenciadores na causa da poliginia de *O. hastatus*.

O **Capítulo 2** relata as conseqüências decorrentes da convivência de várias rainhas no interior das colônias de *O. hastatus*. Essa parte do estudo investiga as interações entre rainhas e/ou entre rainhas e operárias, bem como os efeitos destas relações na organização social das colônias.

Referências Bibliográficas

- Baroni Urbani C., B. Bolton & P. S. Ward 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Syst. Entomol.*, 17: 301-329.
- Bartz S. H. & B. Hölldobler 1982. Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Weeler (Hymenoptera: Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10: 137-147.
- Beattie A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Becker R., S. Goss, J. L. Deneubourg & J. M. Paeteels 1989. Colony size, communication and foraging strategy. *Psyche*, 96 (3-4): 239-256.
- Bernstein R. A. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *Am. Natur.*, 108 (962): 490-498
- Bernstein R. A. 1979. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56: 213-219.
- Bourke A. F. G. & N. R. Franks 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 509.
- Carroll C. R. & D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 231-257.
- Davidson D. W., J. H. Brown & R. S. Inoye 1980. Competition and the structure of granivore communities. *BioScience*, 30 (4): 233-238.
- De Vries P J. 1984. Of crazy-ants and Curetinae: are *Curetis butterflies* tended by ants? *Zool. J. Linn. Soc.*, 80 (1): 59-66.
- Dejean A., B. Schatz, J. Orivel & G. Beugnon 1999. Prey capture behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a specialist predator of earthworms (Annelida). *Sociobiology*, 34 (3): 545-554.
- Del-Claro K & P. S. Oliveira 1999. Ant-Homoptera interactions in a neotropical savanna: The honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica*, 31(1): 135-144.
- Freitas A. V. L. 1995. Nest relocation and prey specialisation in the ant *Leptogenys propefalcigera* Roger (Formicidae: Ponerinae) in urban area in South-eastern Brazil. *Ins. Soc.*, 42: 453-546.
- García-Pérez J. A., A. Rebeles – Manríquez & R. Peña – Sánchez 1994. Seasonal changes in trails and the influence of temperature in foraging activity in a nest of the ant *Pogonomyrmex barbatus*. *South. Entomol.*, 19 (2): 181-187.
- Heinze J. 1993. Queen-queen interactions in polygynous ants. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford University Press, Oxford, pp. 334-361.

- Heinze J & T. A. Smith 1990. Dominance and fertility in a functionally monogynous ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 1-10.
- Heinze J. & N. Lipski 1990. Fighting and usurpation in colonies of the Palaearctic ant *Leptothorax gredleri*. *Naturwissenschaften*, 77: 493-495.
- Herbers J. M. 1986. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19: 115-122.
- Herbers J. M. 1993. Ecological determinants of queen number in ants. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford University Press, Oxford, pp. 262-293.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64 (1): 8-15.
- Hölldobler B. & N. F. Carlin 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 18: 45-58.
- Ito F 1990. Functional monogyny of *Leptothorax acervorum* in northern Japan. *Psyche*, 97: 203-211.
- Ito F. 1993. Observation of group recruitment to prey in a primitive ponerinae ant, *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 40: 163-167.
- Keller L. 1993. *Queen number and sociality in insects*. Oxford University Press, Oxford.
- Leal I. R. & P. S. Oliveira, 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (=termitopone) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37: 373-383.
- Medeiros F. N. S., L. E. Lopes, P. R. S. Moutinho, P. S. Oliveira & B. Hölldobler 1992. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 91: 134-146.
- Monnin T. & C. Peeters 1998. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Anim. Behav.*, 55: 299-306.
- Nonacs P 1988. Queen number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation. *Evolution*, 42 (3): 566-580.
- Oliveira P. S. & H. F. Leitão-Filho. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*. 19(2): 140-148.
- Orr M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30: 395-402.

- Pamilo P. 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. II. Number of reproductive individuals. *Am. Natur.*, 137: 83-107.
- Peeters C. & R. M. Crewe 1987. Foraging and recruitment in Ponerinae ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 94: 201-214
- Peeters C. 1993. Monogyny and Polygyny in Ponerinae ants with or without queens. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford University Press, Oxford, pp. 234-261.
- Peeters C. 1997. Morphologically “primitive” ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: *The evolution of the social behavior in insects and arachnids* (J. Choe & B. Crespi, eds). Cambridge, Cambridge University Press. 372-391.
- Powell S. & W. R. Tschinkel 1999. Ritualised conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. *Anim. Behav.*, 58: 965-972.
- Rosengren R. 1977. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group), II: nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zool. Fenn.*, 150: 1-30.
- Rosengren R. & P. Pamilo 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fenn.*, 42: 65-77.
- Rosengren R. & W. Fortelius 1986. Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group – hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Ins. Soc.*, 33 (3): 306-337.
- Skinner G. J. 1980. Territory, trail structure and activity patterns in the wood ant, *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in limestone woodland in north-west England. *J. Anim. Ecol.*, 49: 417-433.
- Sommer K. & B. Hölldobler 1992. Pleometrosis in *Lasius niger*. In: *Biology and Evolution of Social Insect* (J. Billen, ed.). Leuven University Press, Leuven, Belgium, pp. 47-50.
- Traniello J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. *Ann. Rev. Entomol.*, 34: 118-130.
- Waloff N. 1957. The effect of the number of queens of the ant *Lasius flavus* (Fab.) (Hym., Formicidae) on their survival and on the rate of development of the first brood. *Ins. Soc.*, 4: 391-408.
- Wilson E. O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*), I: The overall pattern in *Atta sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7 (2): 143-156.
- Wilson E. O. 1987. Causes of ecological success: the case of the ants (The Sixth Tansley Lecture). *J. Anim. Ecol.*, 56(1): 1-9.

CAPÍTULO I

História natural e ecologia da formiga arborícola *Odontomachus hastatus* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae)

Resumo

Odontomachus hastatus é uma espécie de Ponerinae comum na vegetação de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (São Paulo – Brasil) que apresenta poliginia facultativa em suas colônias. A espécie possui ninhos construídos entre as raízes de bromélias epífitas, os quais podem estar associados a uma ou mais plantas. A composição das colônias, dieta, ritmo de atividade e características dos sítios de nidificação (diâmetro da base de fixação da(s) bromélia(s), espécie e número de bromélias presentes nos ninhos) foram aspectos estudados para a espécie. Em 19 colônias coletadas, o número médio de rainhas e de operárias foi, respectivamente, 3,74 ($\pm 3,66$ DP) e 291,21 ($\pm 163,03$ DP), sendo que o número de rainhas foi positivamente correlacionado com o de operárias e ambos estão fortemente relacionados com o diâmetro da área ocupada pelas formigas na base de fixação da(s) bromélia(s). A atividade das operárias de *O. hastatus* foi essencialmente noturna e sobre os galhos da vegetação, com baixo número de forrageadoras durante o dia. *Odontomachus hastatus* caracterizou-se por ser predadora generalista e os itens alimentares coletados pelas operárias em forrageamento revelaram grande quantidade de insetos e aranhas. Os ninhos ocorrem mais freqüentemente em locais com diâmetros da base de fixação da(s) bromélia(s) superior(es) ($\bar{X} = 0,55 \pm 0,23$ DP) àquele(s) da(s) bromélia(s) epífita(s) encontrados sistematicamente na restinga ($\bar{X} = 0,22 \pm 0,12$ DP). Dois fatores podem estar associados às causas desse aspecto: 1) Mortalidade diferencial das colônias, pois pode ser que haja uma maior sobrevivência das colônias em ninhos maiores; 2) Escolha do sítio ideal de nidificação, sugerindo que as rainhas escolhem as bromélias maiores após o vôo nupcial. Ambos os fatores podem estar afetando a composição demográfica das colônias e influenciando a poliginia facultativa na espécie. Esse trabalho relata pela primeira vez aspectos da biologia e da história natural de *O. hastatus*, apresentando fortes evidências de que características dos sítios de nidificação da espécie podem afetar o número de rainhas fecundadas no interior de suas colônias.

Abstract

Odontomachus hastatus is a facultative polygynous species of the sandy plain forest (locally called “restinga” forest) of the Parque Estadual da Ilha do Cardoso (São Paulo – Brazil). The nests are constructed among epiphytic bromeliad roots, and can be associated with one or two individual plants. The colony composition, diet, activity rhythm, and nest characteristics were some of the aspects that were investigated in this species. Colonies (N = 19) contained on average 3.74 (\pm 3.66 SD) queens and 291.21 (\pm 163.03 SD) workers. Queen number was positively correlated with worker number and both were strongly associated with the diameter of the area occupied by the ants in the support basis of the bromeliad(s). *O. hastatus* activity was mainly nocturnal and occurred on foliage, with small number of foragers during the day. The species is a generalist predator and the food items collected by the workers include large quantities of insects and spiders. *O. hastatus* nests occur more frequently in bromeliad(s) with a larger support (\bar{X} = 0,55 \pm 0,23 SD) than in bromeliads with small support (\bar{X} = 0,22 \pm 0,12 SD). The cause of the higher occurrence of the ant in these nest sites can be explain by two factors: 1) Differential mortality of the colonies because of the higher survival of the colonies in large nests; 2) Choice of the ideal nest site, suggesting that the queens chose the bromeliads with large support after their nuptial fly. Both factors may affect the demographic composition of the colonies causing the facultative polygyny in the species. This study provides the first link between polygyny and nests site characteristics in a ponerine species.

Introdução

Formigas são insetos sociais que exercem grande influência na dinâmica dos mais variados tipos de ecossistemas terrestres e que têm recebido a atenção de muitos pesquisadores nos últimos anos.

As formigas possuem hábitos alimentares e estratégias de forrageamento extremamente diversificadas e podem ser classificadas como “generalistas” ou “especialistas”. Embora a maior parte das espécies seja considerada “generalista”, pois utiliza uma ampla gama de itens alimentares em suas dietas (ver Hölldobler & Wilson 1990, Pratt 1994, Duncan & Crewe 1994), existem inúmeras outras que apresentam uma dieta muito especializada. Como exemplos dessa especialização, destacam-se as formigas da tribo Attini, que se alimentam basicamente de fungos cultivados sobre o estrato vegetal, e muitas espécies consideradas predadoras *sensu stricto*, tais como algumas Ponerinae do gênero *Pachycondyla* (= *Termitopone*), caçadoras exclusivas de cupins (Leal & Oliveira 1995), *Leptogenys* especialista em isópodes (Freitas 1995) e *Psalidomyrmex* especialistas em anelídeos (Dejean et al. 1999). Em geral as espécies de Ponerinae são armadas com ferrão e caçam artrópodes para compor a maior parte de suas dietas (Peeters 1993), embora existam espécies nessa subfamília que utilizam também sementes e frutos como recurso alimentar. *Odontomachus chelifer* e *Pachycondyla striata*, por exemplo, afetam a distribuição de sementes de *Cabralea canjerana* (Meliaceae) na Mata Atlântica do Sudeste do Brasil, ao incluírem esse recurso em suas dietas (Pizo & Oliveira 1998).

Dentro das estratégias de forrageamento das formigas, os padrões de atividade diária e a área disponível para desempenhar tal comportamento destacam-se como uns dos principais fatores responsáveis pelo sucesso de caça. Segundo Bernstein (1979), umas das características mais conspícuas na qual as espécies de formigas diferem entre si é o horário do dia no qual as forrageadoras estão em atividade. Cada espécie de formiga possui um horário ideal de forrageamento, sendo que em muitos casos existe uma substituição de espécies visitando um mesmo recurso (Wilson 1971; Bernstein 1979). Essa troca de turnos é bem documentada em alguns trabalhos em que o foco do estudo está centrado em interações entre formigas e plantas (e. g. Oliveira et al. 1987; Oliveira & Brandão 1991; Del-Claro &

Oliveira 1999). Além disso, formigas forrageiam diariamente em ciclos determinados, que podem estar freqüentemente sujeitos a variações causadas por fatores como: temperatura, umidade e fotoperíodo (e. g. Rosengren 1977, Rosengren & Fortelius 1986), chuva (Skinner 1980), e competição com outras espécies (Bernstein 1979). Segundo Hölldobler & Wilson (1990) estes ciclos diferenciais de forrageamento podem estar relacionados a ritmos circadianos ou simplesmente a fatores ambientais. Assim, diferentes espécies de formigas apresentam ritmos de atividades distintos, sendo eles curtos, longos, durante o dia ou à noite, conforme a amplitude de tolerância suportada por cada espécie. Além das oscilações diárias, as variações nos ciclos de atividades das formigas também ocorrem ao longo do ano, de acordo com as estações climáticas (Dejean & Lachaud 1994, García-Pérez 1994).

Outro fator ligado a diversidade de adaptações das formigas é o número de castas reprodutivas (rainhas) e não-reprodutivas (operárias) presentes em cada colônia. Variações substanciais na composição demográfica ocorrem em colônias de diferentes espécies de distintas subfamílias de formigas (Hölldobler & Wilson 1990). Em geral, espécies de subfamílias mais derivadas possuem grandes colônias contendo milhares de operárias (Hölldobler & Wilson 1990), enquanto que colônias de subfamílias consideradas mais basais na filogenia, como é o caso das espécies de Ponerinae, tendem a ser menores possuindo no máximo poucas centenas de operárias (Hölldobler & Wilson 1990; Peeters 1993, 1997). Essas variações dependem em parte do número de rainhas funcionais (fêmeas fecundadas que realizam oviposições) presentes na colônia, que demonstra ser uma característica bastante variável e importante na organização destes insetos (Wilson 1971, Hölldobler & Wilson 1977, Bourke & Franks 1995). Desta forma, existem colônias que apresentam apenas uma rainha (monoginia) e outras que possuem duas ou mais rainhas funcionais (poliginia). A poliginia pode ser primária, no caso da colônia ser fundada por várias rainhas (pleometrose) ou secundária, em que ocorre adoção de rainhas ao longo do desenvolvimento de uma colônia fundada inicialmente por uma única rainha (haplometrose) (Hölldobler & Wilson 1977, 1990; Peeters 1993; Bourke & Franks 1995).

Seja primária ou secundária, a poliginia em formigas tem recebido a atenção de muitos pesquisadores nos últimos anos devido às implicações com a teoria de seleção de parentesco proposta por Hamilton (1964). Isso porque, em geral, colônias poligínicas possuem rainhas dividindo a reprodução com outras rainhas e operárias cuidando de prole menos aparentada que suas irmãs verdadeiras (e. g. Nonacs 1988; Pamilo 1991; Keller 1993; Bourke & Franks 1995). Diante desta aparente desvantagem, Hölldobler & Wilson (1977) foram os primeiros a propor a existência de certas condições ecológicas que podem favorecer o surgimento da poliginia. Esses autores sugeriram que as adaptações para a poliginia são: 1) utilização de sítios de nidificação de vida curta (fragilidade de ninho) ou 2) monopolização de habitats inteiros através de extrema especialização. No primeiro caso a poliginia é favorecida quando há divisão da colônia em vários fragmentos, pois cada pedaço da colônia tem a chance de ficar com pelo menos uma fêmea reprodutiva. No segundo, espécies com colônias grandes e com várias rainhas teriam vantagens sobre aquelas de colônias monogínicas, pois em caso de morte de uma rainha a colônia não morre porque tem outras rainhas para continuar a colocar ovos, o que faz com que a espécie poligínica se especialize em um determinado habitat e se torne dominante na comunidade.

Segundo Herbers (1986, 1993), estas duas explicações não são suficientes para explicar o surgimento da poliginia, e dois outros determinantes ecológicos principais estariam ligados ao favorecimento desta característica em colônias de formigas: i) a limitação ou saturação de sítios de nidificação; ii) o alto custo envolvido durante o processo de fundação da colônia. Evidências de que a limitação de sítios de nidificação é um fator importante na determinação da poliginia foram encontradas por Herbers (1986) em uma população de *Leptothorax longispinosus*. Nesse trabalho, a autora encontrou que aumentando a disponibilidade de ninhos artificiais para a população natural diminuía o número médio de rainhas por ninho. Resultados semelhantes também foram obtidos recentemente por Foitzik & Heinze (1998) com colônias de *Leptothorax nylanderi* na Alemanha. Com relação ao alto custo de fundar uma colônia sozinha, destaca-se a forte pressão de predação existente

sobre alados sexuais de muitas espécies de formigas e/ou qualquer outro fator responsável pelo aumento da mortalidade das futuras rainhas (Rosengren & Pamilo 1983, Bourke & Franks 1995). Embora existam fortes evidências de que um fator ou outro possa causar a poliginia em colônias de populações naturais de formigas, Nonacs (1988) coloca que vários fatores ecológicos atuando em conjunto devem influenciar o surgimento da característica, mas que a seleção de parentesco é a principal explicação do aparecimento e da manutenção de muitas rainhas em colônias de formigas.

Odontomachus hastatus é uma espécie pouco estudada que apresenta poliginia facultativa em suas colônias. Seus ninhos são construídos entre as raízes de bromélias epífitas da vegetação de restinga da Ilha do Cardoso (Sudeste do Brasil) e podem ser grandes ou pequenos dependendo do diâmetro da área ocupada pelas formigas e do número de bromélias utilizadas. Sendo assim, o principal objetivo desse trabalho foi a investigação da história natural e ecologia da espécie, dando especial atenção a alguns fatores ecológicos ligados aos sítios de nidificação de *O. hastatus*, os quais supostamente poderiam exercer influência sobre o número de rainhas funcionais encontradas no interior das colônias.

Materiais e Métodos

ÁREA DE ESTUDO

O trabalho de campo foi realizado entre agosto de 1999 e outubro de 2001 na floresta de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) (25° 03' S e 47° 53' W). A ilha contém 22.500 ha, altitude variando entre 0-800 metros e está localizada na costa do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. As florestas de restingas são caracterizadas por copas abertas, baixa estatura das árvores e por um abundante número de bromélias epífitas (Joly et al. 1999, Oliveira-Filho & Fontes 2000). No PEIC, a floresta de restinga apresenta-se bem preservada, com uma alta abundância de bromélias terrestres e epífitas, e com árvores possuindo entre 5 e 15 metros de altura. A região apresenta uma temperatura média anual é de 20,9°C e uma precipitação média anual de 3000 mm (Barros et al. 1991). O clima é

geralmente quente e úmido ao longo de todo o ano, mas pode ser dividido em duas estações: a estação fria que ocorre de abril a agosto, quando a temperatura pode cair a 13 °C, e a estação quente de Setembro a março de cada ano, quando a temperatura pode chegar a 32 °C (Funari et al. 1987, Oliveira-Filho & Fontes 2000).

COLETA E CARACTERIZAÇÃO DOS SÍTIOS DE NIDIFICAÇÃO

Dezenove colônias de *O. hastatus* foram coletadas no local entre agosto de 1999 e outubro de 2001. A coleta das colônias foi realizada retirando-se as bromélias das árvores e manipulando as formigas com o auxílio de pinças. A composição demográfica das colônias foi determinada imediatamente após a coleta no campo.

Todas as colônias coletadas foram transportadas para o laboratório e instaladas em caixas plásticas contendo tubos de ensaio com água presa no fundo com algodão. As rainhas de sete colônias foram dissecadas uma semana após a coleta no campo para verificar a presença ou ausência de espermatozóides na espermateca e o grau de desenvolvimento ovariano.

Antes de se retirar os ninhos das árvores, as seguintes medidas dos locais de nidificação foram registradas para 16 das 19 colônias coletadas: altura da base da(s) bromélia(s) em relação ao solo; diâmetro da maior área ocupada pelas formigas na base de fixação da(s) bromélia(s); o número e a espécie da(s) bromélia(s) associada(s) ao ninho (Figura 1).

RITMO DE ATIVIDADE E DIETA

Monitorou-se a atividade de forrageamento das operárias em dois ninhos de *O. hastatus* (A e B) na estação seca (agosto de 2000) e chuvosa (fevereiro de 2001). A entrada e saída de operárias (com ou sem item alimentar entre suas mandíbulas) foram registradas em sessões de 40 minutos a cada 2 horas, por um período de 24 horas. Para a visualização das formigas à noite, fez-se o uso de uma lanterna com um filtro vermelho para diminuir a perturbação aos insetos. Paralelamente ao monitoramento das

operárias, foram registradas medidas da temperatura do ar visto que esta variável pode influenciar fortemente o padrão de atividade das formigas.

Itens alimentares trazidos por operárias que voltavam para o ninho foram coletados entre os meses de fevereiro e março de 2001. A coleta se deu nos ninhos A e B no período de maior atividade das forrageadoras, das 17:30 às 23:00 horas. Depois de fixados em álcool a 70 % no campo e identificados em lupa no laboratório, os itens alimentares foram secos na estufa a 70°C por 3 horas para a determinação do peso seco.

SÍTIOS DE NIDIFICAÇÃO

A densidade dos ninhos de *O. hastatus* foi estimada numa área de 13.350 m² demarcada na restinga da Ilha do Cardoso. Dentro dessa área, foram conduzidos dois tipos de amostragem sobre os locais contendo bromélia(s) epífita(s):

1. Todas as bromélias epífitas da vegetação foram vistoriadas a procura de ninhos de *O. hastatus*. Quando um ninho era encontrado, as seguintes medidas dos locais de nidificação eram registradas: altura da base da(s) bromélia(s) em relação ao solo; diâmetro da maior área ocupada pelas formigas na base de fixação da(s) bromélia(s); o número e a espécie da(s) bromélia(s) associada(s) ao ninho (Figura 1).
2. Após todos os ninhos terem sido amostrados, as mesmas medidas citadas acima (Figura 1) também foram tomadas sistematicamente de locais contendo bromélia(s) epífita(s) ao longo de dois transectos de 350 metros de comprimento traçados dentro da área demarcada. Ao longo dos dois transectos foram registradas, de 10 em 10 metros, medidas da(s) bromélia(s) encontrada(s) de cada lado da trilha.

O objetivo dessas duas amostragens foi de, primeiramente, verificar o padrão dos sítios de nidificação com bromélia(s) utilizado por *O. hastatus*, tomando-se como parâmetro as medidas estabelecidas na Figura 1. Posteriormente, comparar o padrão destes sítios com bromélia(s) utilizados

por *O. hastatus* com o padrão dos locais com bromélia(s) que estão disponíveis na restinga e que foram amostrados de forma sistemática (item 2). Desta forma, esses dados supostamente poderiam apontar se *O. hastatus* estaria utilizando locais com bromélia(s) que são caracteristicamente comuns na restinga, ou se os sítios com as características requeridas por estas formigas são raros na vegetação.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para os dados obtidos das colônias coletadas na Ilha do Cardoso foram realizadas correlações não-paramétricas de Spearman entre os números de rainhas e operárias de cada colônia (N = 19). Para se verificar a existência de uma relação entre o número de rainhas e de operárias com o diâmetro da área ocupada pelas formigas em cada ninho foram realizadas análises de regressão linear simples entre os valores da composição demográfica (número de rainhas e operárias) e os valores do maior diâmetro da base de fixação da(s) Bromélia(s) (N = 15 colônias). Uma vez que os dados não eram normais foi realizada a transformação logaritimica dos valores ($\text{Log}(n+1)$) antes da realização do teste.

Um Teste-t foi usado para comparar a média obtida dos diâmetros da base de fixação da(s) bromélia(s) que continham ninhos (N = 45 ninhos) com a média obtida da base de fixação dos locais com bromélia(s) amostrados sistematicamente na restinga (N = 214). Para esses dados também foi feita uma correlação de Spearman entre os valores do número de bromélias por local amostrado e o diâmetro encontrado para cada base de fixação da(s) bromélia(s), tanto para os dados obtidos na amostragem dos ninhos de *O. hastatus*, quanto para aqueles encontrados na amostragem sistemática ao longo dos transectos. Além disso, testes qui-quadrado foram utilizados para determinar se as frequências dos diâmetros encontradas nos locais com ninhos diferiam daquelas encontradas para os diâmetros amostrados sistematicamente. Os mesmos testes foram utilizados para determinar se as frequências do número de bromélias encontradas em cada local com ninho eram diferentes daquelas onde os números de bromélias foram amostrados sistematicamente. Testes “G” foram utilizados quando não era permitido o uso de qui-quadrado.

Resultados

TAMANHO DOS NINHOS E DEMOGRAFIA DAS COLÔNIAS

A Tabela 1 apresenta a composição demográfica das 19 colônias de *O. hastatus* coletadas na Ilha do Cardoso. Em aproximadamente 52% das colônias foi encontrada mais de uma rainha ($\bar{X} = 3,74 \pm 3,66$), sendo o número máximo de 12 rainhas por colônia. A média do número de operárias foi de $291,21 \pm 163,03$ e o número total de operárias foi positivamente correlacionado com o número de rainhas de cada colônia ($r_s = 0,73$; $p = 0,0003$; $n = 19$ colônias). Em agosto de 2000 foi coletada uma colônia incipiente com apenas 3 operárias, 6 ovos e uma única rainha. Tal fato sugere que *O. hastatus* estabelece novas colônias por haplometrose.

Todas as rainhas dissecadas continham dois ovários com 7 ou 6 ovários cada e uma espermateca (Tabela 2). Apesar da variação entre indivíduos, nunca foram encontradas diferenças nos números de ovários em um mesmo par de ovários. Das 28 rainhas dissecadas, 82,14% estavam inseminadas e desse total, a maioria possuía ovócitos com depósito de vitelo, sugerindo que as colônias de *O. hastatus* com mais de uma rainha apresentam poliginia funcional. O desenvolvimento ovariano variou bastante entre as rainhas inseminadas, mesmo dentro de uma mesma colônia, em que se notou diferenças no número de ovócitos em desenvolvimento e também na quantidade de corpos amarelos. Os ovários das rainhas virgens apresentaram poucos ovócitos em desenvolvimento sem corpos amarelos e vitelo (Tabela 2).

Através das medidas efetuadas no campo durante a coleta das colônias, constatou-se que o número de rainhas e de operárias de *O. hastatus* das diferentes colônias está relacionado com o diâmetro amostrado para cada ninho coletado, mostrando que ninhos maiores suportam um maior número de rainhas (Figura 2).

RITMO DE ATIVIDADE E DIETA

A atividade de forrageamento das operárias de *O. hastatus* acontece somente sobre os galhos da

vegetação em direção à copa das árvores, sendo que nunca foram observadas operárias buscando alimento no chão da mata. O forrageamento, de um modo geral, teve início no crepúsculo por volta das 17:30 h, passou por um pico às 20:00 h, declinou durante a madrugada e cessou ao amanhecer entre 6:00 e 8:00 h. O padrão de atividade das operárias foi similar para os ninhos A e B, tanto no inverno quanto no verão (Figura 3). Entretanto, nos censos do verão foi possível notar uma pequena atividade das operárias durante o período do dia. Diferenças entre os censos do verão e inverno foram notadas no número total de operárias em atividade para os dois ninhos. O número total de operárias em atividade e de operárias retornando com item alimentar foi superior nos censos do verão tanto para o ninho A quanto para o ninho B (Figura 3).

A dieta de *O. hastatus* foi relativamente diversificada. No total foram coletados 102 itens alimentares, sendo que aproximadamente 59% foram retirados de operárias voltando no ninho “A” e o restante no ninho “B” (Tabela 3). *Odontomachus hastatus* demonstrou ser uma espécie tipicamente predadora, pois cerca de 88% das presas trazidas (n = 94 itens animais identificados) foram capturadas vivas. Os dois grupos de insetos mais representativos na dieta de *O. hastatus* foram Diptera (~25%, n = 23) e Lepidoptera (9 %, n = 18). Em termos de biomassa seca, os grupos de animais mais significativos para a dieta de *O. hastatus* foram Hymenoptera, Dictyoptera, e Arachnida (8,89 mg, 5,07 mg e 4,37 mg, respectivamente). Cinco itens não puderam ser identificados e três foram considerados matéria vegetal (dois não identificados e uma semente) (Tabela 3).

DENSIDADE DE NINHOS E O PADRÃO DOS SÍTIOS DE NIDIFICAÇÃO

Foram encontrados 45 ninhos dentro da área demarcada de 13.350 m², resultando em uma densidade de 33,7 ninhos por hectare. A altura média dos ninhos foi de 2,16 ± 1,21 m com máxima e mínima de 4,6 e 1,54 m, respectivamente. Na amostragem aleatória feita na área demarcada, foram tomadas medidas de 214 locais potenciais para construção de ninhos que continham bromélia(s), sendo que destes apenas dois possuíam ninhos de *O. hastatus*.

As espécies de bromélias epífitas encontradas nas amostragens foram as mesmas para os dois conjuntos de dados: *Aechmea* sp.1 e sp.2, *Aechmea cylindrada* Lindman, *Aechmea nudicaulis*, *Quesnelia arvensis* (Vell.) Mez., *Vriesea procera* (Mart. ex. Schott. F.) e *Vriesea* sp. Ninhos de *O. hastatus* foram comumente encontrados em bromélia(s) do gênero *Vriesea* (~80% dos ninhos, n = 36), que compreende a maioria dos sítios potenciais de nidificação da formiga (~88% dos locais com bromélia(s) amostrados aleatoriamente, n = 188). A espécie de bromélia *Vriesea procera* também foi a mais abundante, estando presente em cerca de 70% (n = 33) dos ninhos e em aproximadamente 80% (n = 172) dos locais com bromélia(s) amostrados na restinga.

As características dos sítios de nidificação que continham ninhos de *O. hastatus* foram diferentes dos locais com bromélia(s) amostrados sistematicamente na restinga. O número de bromélias por local amostrado variou de 1 a 15 indivíduos em ambos conjuntos de dados, mas a amostragem mostrou que ninhos de *O. hastatus* ocorrem mais frequentemente em locais cujo diâmetro da base de fixação da(s) bromélia(s) é superior àqueles diâmetros da base de fixação da(s) bromélia(s) que são mais comumente encontrados para o estabelecimento de ninhos na restinga (Figura 4). A média dos diâmetros amostrados da base de fixação dos ninhos ($\bar{X} = 0,55 \pm 0,23$) foi estatisticamente diferente da média encontrada para o conjunto de dados referente aos diâmetros da base de fixação da(s) bromélias encontrados nos locais amostrados sistematicamente ($\bar{X} = 0,22 \pm 0,12$) (Test-t, t = 9,06; gl = 49,33; p < 0,0001). Além disso, existe uma forte correlação entre o número de bromélias e o diâmetro da base de fixação da(s) bromélia(s), tanto para os dados dos ninhos de *O. hastatus*, quanto para os dados coletados de forma sistemática ($r_s = 0,56$; p < 0,0001, n = 45 e $r_s = 0,60$; p < 0,0001; n = 214, respectivamente). Desta forma, os ninhos de *O. hastatus* estão ocupando de fato sítios com bromélias epífitas maiores do que os sítios disponíveis no ambiente, isto é, *O. hastatus* é encontrada mais frequentemente em locais com maior diâmetro da base de fixação da(s) bromélia(s) e, conseqüentemente, nos locais com mais de uma única bromélia (Figura 5).

Discussão

A composição demográfica de colônias é uma característica estudada em muitos trabalhos de biologia e história natural de formigas. Em geral, estudos dessa natureza têm demonstrado que as espécies da subfamília Ponerinae possuem colônias pequenas em termos de número de operárias (ver revisões em Hölldobler & Wilson 1990, Peeters 1993, 1997). Como o esperado, *Odontomachus hastatus* apresentou colônias relativamente pequenas, com um número de operárias e de rainhas semelhantes a outros resultados relatados na literatura dentro do gênero (Colombel 1972, Medeiros et al. 1992, Brandão 1983; Peeters 1993, Ito et al. 1996). Além disso, *O. hastatus* apresentou poliginia em suas colônias, uma característica já encontrada para outras espécies de *Odontomachus* (ver Ledoux 1952; Colombel 1970; Peeters 1987; Medeiros et al. 1992; Ito et al. 1996). No entanto, até agora há poucos relatos de outras espécies da subfamília Ponerinae que possuem poliginia com rainhas morfologicamente diferenciadas em suas colônias, sendo somente encontrada para espécies dos gêneros *Odontomachus* (Colombel 1970, Medeiros et al. 1992), *Amblyopone* (Traniello 1982), *Ectatomma* (Paiva & Brandão 1989), *Brachyponera* (Dejean & Lachaud 1994) e *Gnamptogenys* (Blatrix & Jaisson 2001).

Algumas espécies de formigas possuem uma relação direta entre o número dos indivíduos reprodutivos e o tamanho da colônia em termos de número de operárias. Segundo Colombel (1972), o número de operárias encontradas em colônias de *O. troglodytes* está associado ao fato da colônia ser poliginica ou monoginica. O autor sugere que as colônias grandes adicionam mais rainhas com o passar do tempo, adquirindo assim poliginia secundária na fase de colônia madura. Correlações positivas entre número de operárias e de rainhas também foram encontradas em populações de *Gnamptogenys striatula* e *Myrmica sulcinodis*, respectivamente por Blatrix & Jaisson (2001) e Pedersen & Boomsma (1999). Da mesma forma, o número de operárias encontradas em colônias de *Odontomachus hastatus* foi positivamente correlacionado com o número de rainhas. No entanto, esse tipo de associação nem sempre é verdadeiro. Ito et al. (1996) não encontraram correlação entre o número de operárias e o de

rainhas em colônias de *O. rixosus*, uma espécie da Malásia que apresenta poliginia funcional em suas colônias. Embora as causas da poliginia em *O. hastatus* ainda sejam desconhecidas, a colônia incipiente coletada na Ilha do Cardoso com apenas uma rainha sugere que haplometrose pode ocorrer inicialmente e que rainhas possivelmente sejam adicionadas às colônias com o passar do tempo.

O espaço utilizado por *O. hastatus* para nidificação na base de fixação da(s) bromélia(s) parece influenciar fortemente a composição demográfica das colônias. Trabalhos da literatura já demonstraram que o diâmetro ou o volume da cavidade utilizada por formigas como sítios de nidificação afetam o número de indivíduos presentes nas colônias (e. g. Hahn & Tschinkel 1997; Foitzik & Heinze 1998). Assim, o número de rainhas e de operárias encontrado nas colônias de *O. hastatus* relacionado com o diâmetro da área ocupada pelas formigas nos ninhos (ver Figura 2). O fato de *O. hastatus* ser encontrada mais freqüentemente em locais maiores pode estar associado a dois principais motivos: 1) Escolha do sítio ideal de nidificação: locais maiores (com o diâmetro grande e com grande número de bromélias) podem significar uma fonte maior de recursos para a colônia de *O. hastatus* instalada, pois nesses locais há um maior acúmulo de matéria orgânica e provavelmente de potenciais presas para a espécie. 2) Sobrevivência diferencial das colônias: os resultados obtidos permitem considerar a hipótese de que colônias de *O. hastatus* estejam tendo uma sobrevivência maior em locais com diâmetros maiores e com grande número de bromélias, ou uma mortalidade maior em bromélias solitárias com pequeno diâmetro. De fato, bromélias solitárias e com pequenos diâmetros freqüentemente caem das árvores na época das chuvas mais intensas (*obs. pess.*), supostamente por não agüentarem seus próprios pesos. Sendo assim, isso sugere que estes locais podem estar sendo utilizados pela(s) rainha(s) no momento da fundação da colônia, mas a colônia não sobrevive por muito tempo em um local contendo uma ou poucas bromélias com pequeno diâmetro na base de fixação. Considerando esses fatores, pode-se imaginar que talvez os sítios ideais para *O. hastatus* sejam escassos ou mesmo limitantes. Assim, uma vez que nunca foram vistos ninhos de *O. hastatus* em outro lugar que não nas bromélias epífitas, pode-se acreditar que o diâmetro da base de fixação da(s) bromélia(s) é um fator que

pode estar influenciando: 1) a união de rainhas para a fundação pleométrica de uma colônia, dando origem a poliginia primária; ou 2) a adoção de rainhas após uma fase de vôo nupcial, causando assim a poliginia secundária.

Limitação de sítios de nidificação já foi relatado como o principal causador da poliginia em algumas espécies de formigas (Herbers 1986; Herbers 1993; Foitzik & Heinze 1998; Pedersen & Boomsma 1999). Em estudos com *Leptothorax longispinosus* (Herbers 1986) e *L. nylanderi* (Foitzik & Heinze 1998) a oportunidade de nidificação foi manipulada adicionando ninhos artificiais no local de ocorrência das populações naturais. Em ambos os casos, as colônias responderam ao tratamento dividindo-se em várias subunidades, dando origem a inúmeros ninhos, numa situação chamada de polidomia, fazendo com que a média do número de rainhas por ninho diminuísse (Herbers 1986; Foitzik & Heinze 1998). Em um outro trabalho, Pedersen & Boomsma (1999) estudando populações de *Myrmica sulcinodis* em dois locais distintos, encontraram que a falta de locais para a instalação de novas colônias provoca um aumento da adoção de novas rainhas e conseqüentemente diminui o parentesco entre as operárias da população desse local. Assim, mais uma vez é possível considerar que as características da(s) bromélia(s) utilizada(s) por *O. hastatus* como sítio de nidificação estejam associadas com a poliginia facultativa nesta espécie.

Uma única bromélia em uma árvore pode ser considerada um local pouco seguro para *O. hastatus* construir ninhos, pois freqüentemente estes indivíduos solitários se desprendem das árvores caindo no chão (*obs. pess.*). Fragilidade de habitat foi indicado por Hölldobler & Wilson (1977) como um possível fator causador da poliginia em formigas. Apesar desta hipótese ter pouca credibilidade e ser de difícil comprovação (ver Herbers 1993), Foitzik & Heinze (1998) demonstraram que fragilidade de habitat é um fator importante na composição demográfica de colônias da formiga *Leptothorax nylanderi*. Os autores encontraram que o tempo de vida médio das cavidades utilizadas como ninho é muito pequeno, o que causa uma constante troca de sítio de nidificação na área estudada e, conseqüentemente, aumenta a competição entre colônias por sítios vagos. Com a baixa disponibilidade

de locais para nidificação, as colônias acabam se fundindo, ou então, novas rainhas fertilizadas são adotadas por colônias outrora estabelecidas (Foitzik & Heinze 1998). O fato de *O. hastatus* ocorrer com maior frequência em bromélia(s) com diâmetros da base de fixação grandes pode significar que esses locais sejam mais estáveis do que outros sítios com apenas uma bromélia e pequeno diâmetro. Isso porque, possivelmente, a associação de raízes de várias bromélias suportaria melhor o peso adicional decorrente do acúmulo de água da chuva, ou mesmo de ventos fortes. No entanto, embora existam evidências de fragilidade e instabilidade de habitat, *O. hastatus* pode utilizar sítios de nidificação com maior diâmetro por uma questão simplesmente espacial, pois as raízes de uma única bromélia numa árvore podem constituir pouco espaço para suportar uma colônia dessa espécie. Os fatores apresentados acima suportam ainda mais a hipótese de sobrevivência diferencial das colônias de *O. hastatus* na restinga da Ilha do Cardoso.

O. hastatus caracterizou-se por ser uma espécie de hábitos noturnos e os padrões de atividade registrados para os dois ninhos foram relativamente iguais em termos de horário de forrageamento das operárias, com maior número total de operárias forrageando no verão que no inverno. *Ectatomma tuberculatum* também forrageia mais intensamente à noite na Ilha de Barro Colorado (Panamá) e como visto para *O. hastatus*, a atividade desse poneríneo mantém-se baixa ao longo de todo o dia (Pratt 1989). Entretanto, em La Pacifica, Costa Rica, *E. tuberculatum* mostrou outro padrão de atividade forrageando tanto durante o dia quanto durante a noite (Wheeler 1986). Variações no horário de forrageamento de diferentes populações da mesma espécie podem ser influenciadas por fatores morfológicos, fisiológicos e comportamentais das operárias respondendo às condições ambientais do local, ou ainda, a população pode ser afetada pela presença de outras espécies que competem pelos mesmos recursos (Bernstein 1979). Pratt (1989) encontrou que *E. ruidum* e *E. tuberculatum* possuem picos de atividades em horários diferentes muito provavelmente devido ao fato das duas espécies explorarem os mesmos recursos no ambiente. Numa relação um pouco diferente, Orr (1992) encontrou que o ritmo de atividade de *Atta cephalotes* é fortemente influenciado pela atividade de seu parasitóide

Neodohrniphora curvinervis (Diptera: Phoridae). Variações ocorrem também de acordo com as mudanças climáticas que acontecem ao longo do ano. Bernstein (1974) relatou grandes variações sazonais no ritmo de atividade de *Pogonomyrmex rugosus*, *P. californicus* e *Veromessor pergandei*. Diferenças sazonais na atividade das formigas também foram demonstradas para a espécie de Ponerinae *Brachyponera sennarensis*, numa floresta tropical da África (Dejean & Lachaud 1994). Assim como o ocorrido com a atividade de *O. hastatus*, *B. sennarensis* também apresentou maior ritmo de atividade das operárias forrageadoras na estação quente e úmida.

Segundo Peeters (1997), poneríneos são quase que na totalidade predadores de insetos e outros artrópodes, e algumas espécies são morfológicamente adaptadas à característica da predação. Espécies do gênero *Odontomachus* possuem mandíbulas com pêlos sensitivos que se abrem 180° graus e se fecham numa velocidade surpreendente para capturar suas presas (Gronenberg et al. 1993), porém, as mandíbulas das espécies desse gênero também são usadas como um excelente mecanismo de defesa (Carlin & Gladstein 1989). Da mesma forma, espécies de *Pachycondyla* possuem mandíbulas dentadas que são muito eficientes na apreensão e captura de presas (Wheeler 1936). *Odontomachus hastatus* caracterizou-se por ser uma espécie predadora generalista, possuindo em sua dieta grandes quantidades de insetos e aranhas que foram efetivamente capturados ainda vivos pelas operárias. Ehmer & Hölldobler (1995) encontraram que a espécie *O. bauri* também possui uma dieta relativamente diversificada, mas com uma certa especialização em cupins do gênero *Nasutitermes*. Espécies especializadas em determinados tipos de presa são comuns entre as Ponerinae. *Gnamptogenys horni* da tribo Ectatommini (Pratt 1994), *Pachycondyla striata* (Medeiros 1997) e diversas outras espécies (Wilson 1958, 1959, Hölldobler & Wilson 1990) possuem uma dieta constituída principalmente de outras espécies de formigas. Espécies de *Pachycondyla* possuem diferentes graus de especialização sobre soldados e operários de cupins (Dejean 1991, Leal & Oliveira 1995, Medeiros 1997). Fowler (1980) encontrou no Paraguai que *Odontomachus chelifer* exibe uma certa especialização na predação de cupins, no entanto, Medeiros (1997) relata que esta espécie alterna predação e coleta de itens

mortos, de acordo com o que se encontra disponível no ambiente. Existem ainda espécies de Ponerinae que são especialistas em predação de anelídeos (Pratt 1989, Dejean et al. 1999), ovos de aranha (Brown 1979, Dejean & Dejean 1998) e quilópodos (Hölldobler & Wilson 1986, Traniello 1982). Embora haja espécies de *Odontomachus* com certo grau de especialização em determinados itens alimentares (Fowler 1980, Ehmer & Hölldobler 1995), o gênero é considerado essencialmente generalista (Brown 1976, Levings & Franks 1982, Medeiros 1997). Sendo assim, espécies de *Odontomachus* não se alimentam somente de presas animais, mas também já foram observadas coletando e dispersando sementes com elaiossomo ou arilo (Horvitz & Beattie 1980, Pizo & Oliveira 1998). Pizo & Oliveira (1998) demonstraram que *Odontomachus chelifera* altera consideravelmente a distribuição das sementes de *Cabralea canjerana*, uma planta tipicamente ornitocórica com sementes cobertas por um arilo rico em lipídios, encontrada na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil. Na floresta de restinga da Ilha do Cardoso, Passos (2001) também encontrou que *O. chelifera*, que diferentemente de *O. hastatus* nidifica e forrageia essencialmente no chão da mata, altera a distribuição de sementes de uma espécie arbórea primariamente dispersa por aves, *Clusia criuva* (Clusiaceae). Dos 102 itens coletados na dieta de *O. hastatus* um era semente, o que permite imaginar que esta espécie pode ser apta a consumir esse tipo de alimento, mas não o faz com muita frequência.

O presente estudo relatou alguns aspectos da biologia e história natural de *Odontomachus hastatus*, os quais puderam ser comparados com outros trabalhos já disponíveis na literatura de espécies da mesma subfamília ou do mesmo gênero. Trabalhos futuros com essa espécie poderão buscar, a partir do conhecimento agora já existente, entender melhor as relações entre a poliginia facultativa desta espécie e fatores ecológicos que possam estar determinando essa característica.

Tabelas e Figuras

Tabela 1. Composição demográfica das colônias e a caracterização dos sítios de nidificação da formiga *O. hastatus*. Os hífens (-) indicam que tais medidas não foram registradas. H solo = altura da base da(s) bromélia(s) em relação ao solo; ϕ ninho = diâmetro da maior área ocupada pelas formigas na base de fixação da(s) bromélia(s). Medidas dadas em centímetros. Todas as rainhas compreendidas entre as colônias 13 e 19 foram dissecadas para checar a condição reprodutiva e presença de espermatozóide.

Data da Coleta	Colônia	Rainhas (*)	Número de Indivíduos										ϕ ninho	Espécie de Bromélia (n)	
			Operárias	Fêmeas Aladas	Machos	Pupas	Larvas	Ovos	H solo						
24.08.99	1	5	320	4	0	1	10	17	-	-	-	-	-	-	-
25.08.99	2	1	76	0	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-
26.08.99	3	12	420	20	2	0	3	0	-	-	-	-	-	-	-
04.04.00	4	3	306	0	1	95	52	0	183	30,7	Quesnelia arvensis (1)				
05.04.00	5	1	100	0	0	30	8	10	158	41,8	Vriesea procera (3)				
06.04.00	6	1	437	15	1	57	14	1	170	51,4	Vriesea procera (3)				
06.04.00	7	1	356	0	1	45	21	0	80	32,3	Vriesea procera (2)				
17.08.00	8	2	256	10	0	0	0	0	200	35,8	Vriesea procera (2)				
18.08.00	9	10	536	0	0	0	2	57	182	52,2	Vriesea procera (2)				
19.08.00	10	7	440	0	1	3	0	0	140	44	Vriesea sp. (1)				
21.02.01	11	0	35	0	2	10	11	0	160	15	Vriesea procera (2)				
21.02.01	12	1	275	0	4	105	20	0	190	25	Aechmea sp. 2 (3)				
05.10.01	13	7 (6)	532	2	0	3	18	20	81	48	Vriesea procera (4)				
06.10.01	14	8 (4)	502	1	0	46	13	26	75	54	Aechmea sp. 1 (19)				
06.10.01	15	1 (1)	170	0	0	8	11	20	120	30	Vriesea procera (3)				
06.10.01	16	1 (1)	123	0	0	9	2	0	160	28	Vriesea procera (6)				
06.10.01	17	8 (8)	282	0	0	14	17	0	104	43	Aechmea cylindrata (8)				
07.10.01	18	1 (1)	52	0	0	0	3	10	265	28	Vriesea procera (1)				
07.10.01	19	2 (2)	315	0	0	22	33	22	95	38	Vriesea procera (3)				
Média		3,74	291,21	2,74	0,63	23,63	12,53	9,63	147,69	35,30					
Desvio Padrão		3,66	163,03	5,79	1,07	32,21	13,04	14,79	52,56	12,05					

(*) número de rainhas inseminadas.

Tabela 2. Condição reprodutiva das rainhas de *O. hastatus* uma semana após as colônias serem instaladas no laboratório.

Colônia	Rainhas	Fecundação ^{a, c}	Ovócitos maduros	Nº ovócitos imaturos			Corpos amarelos ^{b, c}	Ovariolos/ovário
13	A	+	0	4	6	23	+++	7
	B	-	0	0	0	3	-	6
	C	+	0	0	3	12	++	7
	D	+	0	3	6	19	++	7
	E	+	0	0	4	10	+	7
	F	+	0	0	0	20	+	7
	G	+	0	4	2	21	+	7
14	H	-	0	0	1	2	-	6
	I	+	0	0	2	5	-	7
	J	-	0	0	3	5	-	7
	K	-	0	0	1	3	-	7
	L	-	0	0	0	2	-	7
	M	+	0	2	4	12	+	7
	N	+	0	7	5	18	++	7
O	+	1	3	7	16	+++	7	
15	P	+	0	2	10	17	+	7
16	Q	+	1	7	11	20	++	7
17	R	+	0	3	4	13	+++	7
	S	+	1	4	5	11	+++	7
	T	+	0	4	7	12	+++	7
	U	+	0	4	3	8	++	6
	V	+	0	3	8	15	++	7
	X	+	1	5	5	9	++	7
	Y	+	0	2	7	14	+	6
Z	+	0	3	3	19	+++	7	
18	α	+	1	4	7	14	++	7
19	β	+	1	4	8	16	+++	7
	γ	+	1	5	13	21	+++	7

a: + = presença de espermatozóides

b: + = poucos corpos amarelos

++ = quantidade média de corpos amarelos

+++ = grande quantidade de corpos amarelos

c: - = sem registro

Tabela 3. Itens alimentares coletados de operárias forrageando em dois ninhos na Ilha do Cardoso, São Paulo, Brasil. Dieta amostrada no verão entre os meses de fevereiro e março de 2001. Os valores estão expressos em porcentagens e entre parênteses estão os números absolutos.

		Ninho A (N= 60)	Ninho B (N= 42)	Biomassa Seca média (mg)
Arachnida	Araneae	8,33 (5)	4,76 (3)	1,04
	Salticidae	3,33 (2)	2,38 (1)	3,33
Coleoptera		6,67 (4)	2,38 (1)	0,66
Collembola		-	9,52 (4)	0,06
Dictyoptera	Blaberidae	3,33 (2)	2,38 (1)	3,10
	Blatidae	3,33 (2)	11,9 (5)	1,97
Diptera	Nematocera	26,67 (16)	11,9 (5)	0,18
	Psicodidae	1,67 (1)	-	0,40
	Pupa	1,67 (1)	-	0,19
Emsifera	Gryllidae	1,67 (1)	4,76 (2)	3,37
Hemiptera	Reduviidae		2,38 (1)	0,15
Homoptera	Cicadellidae	1,67 (1)	11,9 (5)	0,78
Hymenoptera	Formicidae	1,67 (1)	4,76 (2)	1,75
	Piesmidae		2,38 (1)	3,35
	Alado <i>Pheidole</i> sp.	13,33 (8)		3,79
Lepidoptera	Mariposa	21,67 (13)	11,9 (4)	0,71
	Larva		2,38 (1)	0,11
Psocoptera			2,38 (1)	0,27
Material Vegetal		1,67 (1)	4,76 (2)	0,26
Não identificado		3,33 (2)	7,14 (3)	-

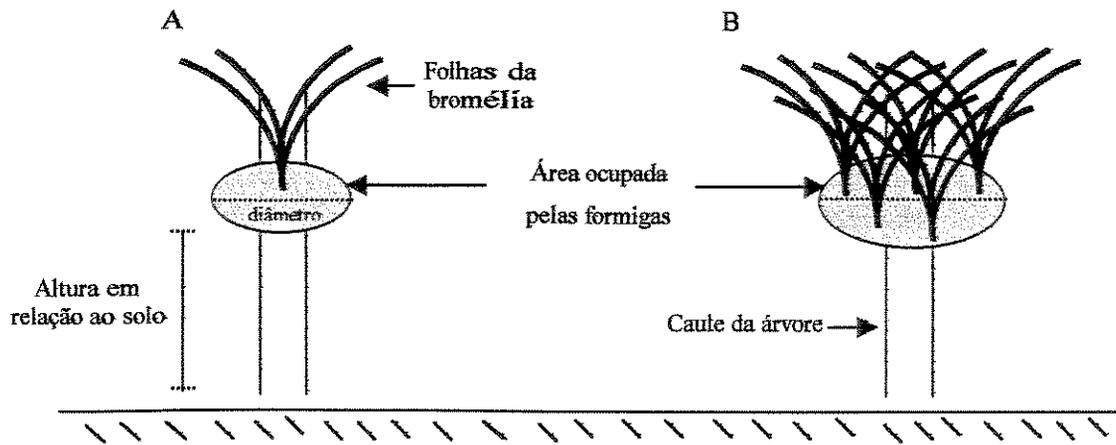


Figura 1. Desenho esquemático ilustrando as medidas que foram tomadas dos sítios de nidificação utilizados por *O. hastatus*: altura da(s) bromélia(s) em relação ao solo; diâmetro da maior área ocupada pelas formigas na base de fixação da(s) bromélia(s); número e espécie(s) da(s) bromélia(s) associada(s) aos ninhos. Na figura A, esquema de um ninho de *O. hastatus* com apenas uma bromélia. Na figura B, várias plantas podem estar presentes em único ninho. Os parâmetros ilustrados também foram tomados de potenciais sítios de nidificação contendo bromélia(s) na restinga. O diâmetro também correspondia a maior medida da base de fixação da(s) bromélia(s). O traço vermelho na foto abaixo da figura ilustra o diâmetro da maior área ocupada por *O. hastatus* num sítio de nidificação na restinga. A área cinza na ilustração representa o local ocupado pelas formigas.

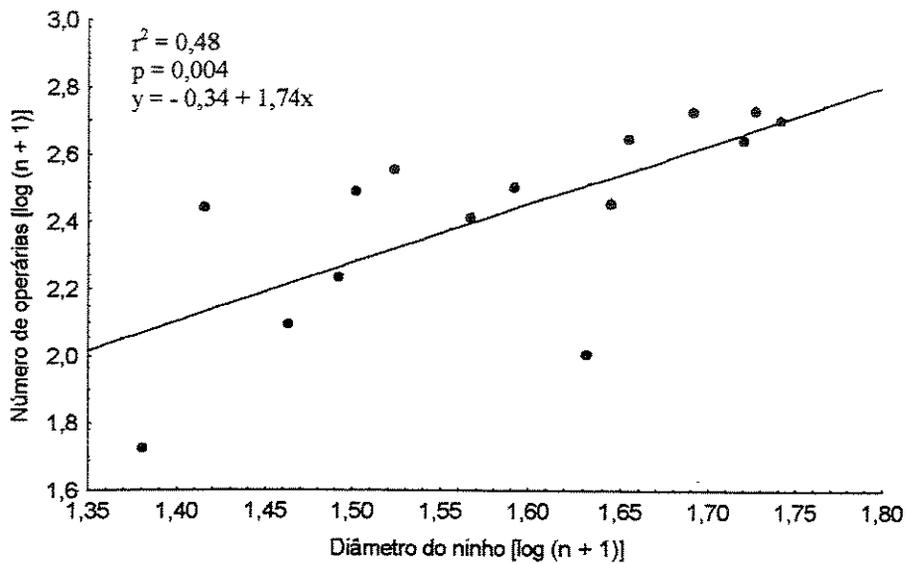
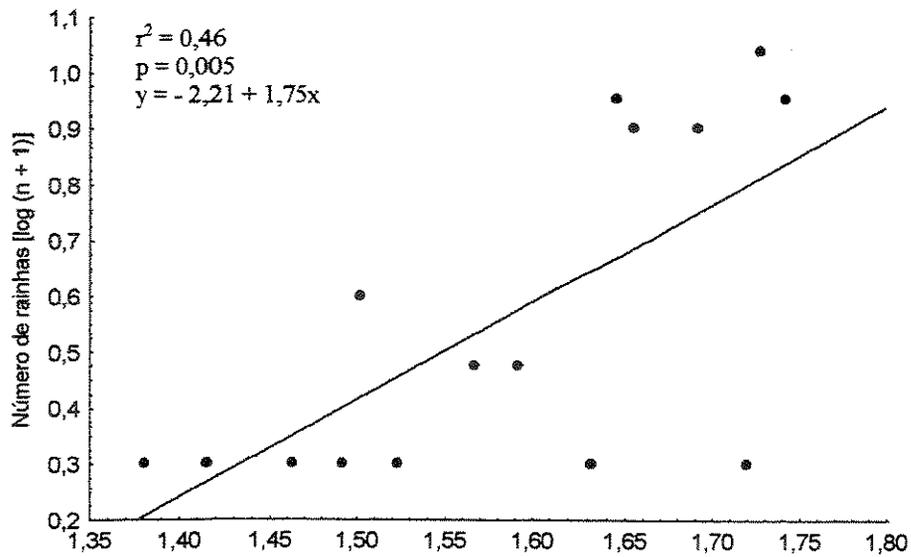


Figura 2. Relação do número de rainhas e de operárias das colônias de *O. hastatus* com a área ocupada pelas formigas nos ninhos (diâmetro do ninho). Os diâmetros dos ninhos foram amostrados antes de efetuar a coleta das colônias. N = 15 colônias.

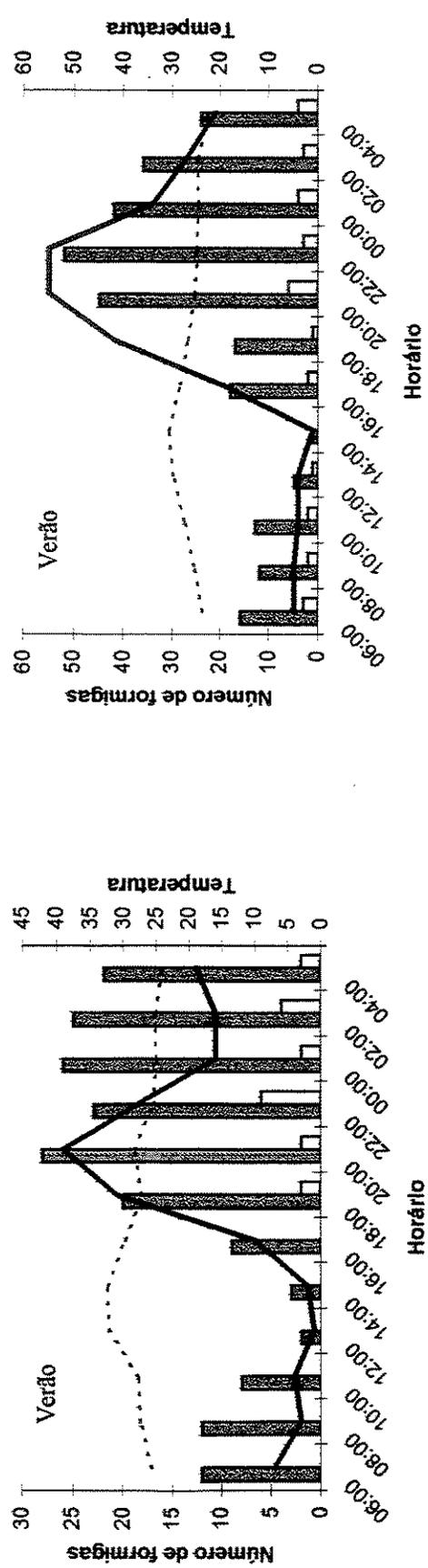
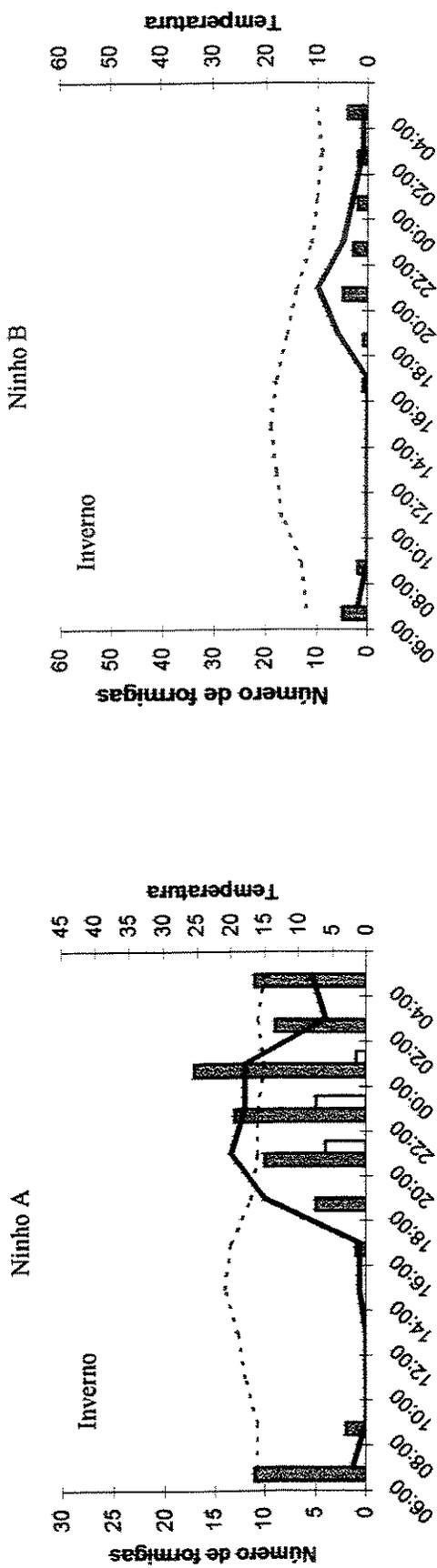


Figura 3. Atividade de forrageamento das operárias de *O. hastatus* registrada em censos de 24 horas. Os censos foram realizados em dois ninhos (A e B) presentes na área de estudo, durante o inverno de 2000 e o verão de 2001. Legenda: barras cinza - operárias entrando sem item alimentar; barras brancas - operárias entrando com itens alimentares; Linha escura - operárias saindo para forragear; linha tracejada - temperatura.

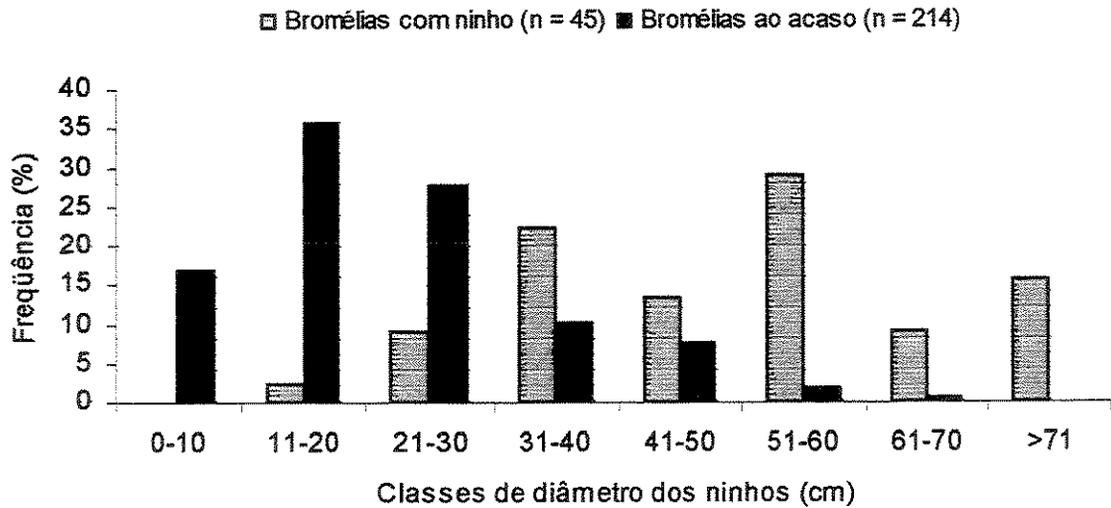


Figura 4. Distribuição das classes dos diâmetros da maior área da base de fixação da(s) bromélia(s). Medidas tiradas dos ninhos de *O. hastatus* e dos locais com bromélia(s) (tidos como potenciais para a construção de ninhos e escolhidos ao acaso na restinga). As frequências encontradas foram estatisticamente diferentes ($\chi^2 = 108,68$; $p < 0,0001$; $gl = 7$).

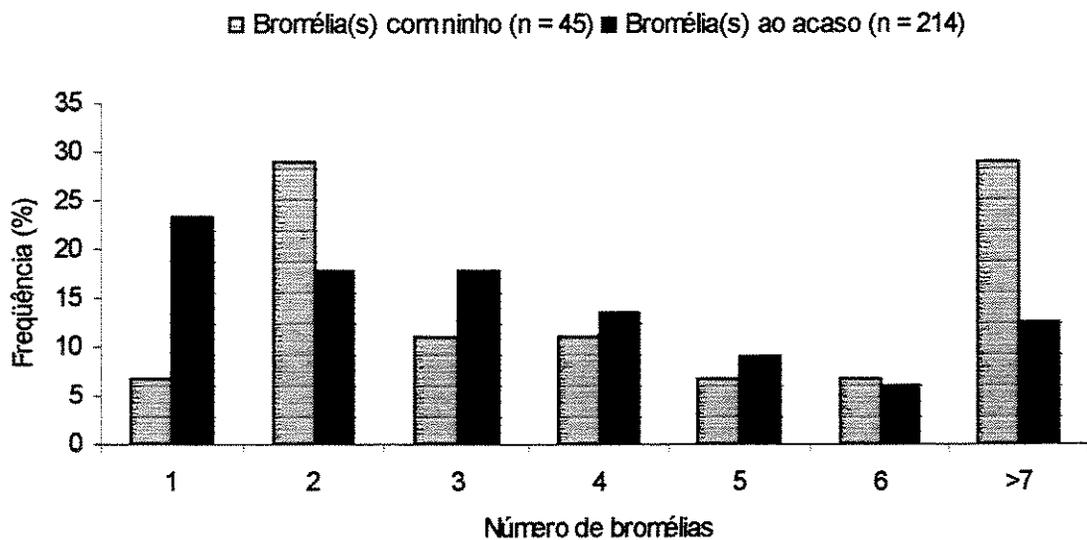


Figura 5. As frequências do número de bromélias encontradas para os locais onde os ninhos de *O. hastatus* foram procurados ativamente e para os locais onde os dados foram coletados sistematicamente ao longo de dois transectos de 350 m na restinga. As frequências dos dois conjuntos de dados são estatisticamente diferentes ($\chi^2 = 20,43$; $p = 0,0023$; $gl = 6$).

Referências Bibliográficas

- Barros F., M. Melo, M. R. F., M. G. L. Wanderley, M. Kirizawa, S. L. Jung-Mendonçolli. & S. A. C. Chiea 1991. *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso*. Instituto de Botânica, São Paulo, Brasil.
- Bernstein R. A. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *Am. Natur.*, 108 (962): 490-498
- Bernstein R. A. 1979. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56: 213-219.
- Blatrix R. & P. Jaisson 2001. Reproductive strategy of the Ponerinae ant *Gnamptogenys striatula* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 37 (1): 147-161.
- Bourke A. F. G. & N. R. Franks 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, pp. 509.
- Brandão C. R. 1983. Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* Guerin (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Ins. Soc.*; 30: 193-203.
- Brown W. L. 1976. Contribution toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae. Tribe Ponerini. Subtribe Odontomachini. Section A. Introduction, subtribal characters, genus *Odontomachus*. *Stud. Entomol.*, 19: 67-173.
- Brown W. L. 1979. A remarkable new species of *Proceratium*, with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 86 (4): 337-346.
- Carlin N. F. & D. S. Gladstein 1980. The “bouncer” defense of *Odontomachus ruginodis* and other odontomachine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 96 (1-2): 1-19.
- Colombel P. 1970. Recherches sur l'éthologie et la biologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). Etude des populations dans leur milieu naturel. *Ins. Soc.*; 17: 183-198.
- Colombel P. 1972. Recherches sur l'éthologie et la biologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). Biologie des ouvrières. *Ins. Soc.* 19: 171-194.
- Dejean A. 1991. Le comportement prédateur de *Pachycondyla soror*. *Entomol. Exp. Appl.*, 58: 123-135.
- Dejean A.; J.-P. Lachaud & G. Beugnon 1993. Efficiency in the exploration of pathy environments by the Ponerinae ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.*, 11: 43-53.
- Dejean A. & J. -P. Lachaud 1994. Ecology and behavior of the seed-eating ponerinae ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). *Ins. Soc.*, 41: 191-210.

- Dejean A. & A. Dejean 1998. How a ponerinae ant acquired the most evolved mode of colony foundation. *Insectes Soc.*, 45: 343-346.
- Dejean A., B. Schatz, J. Orivel & G. Beugnon 1999. Prey capture behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a specialist predator of earthworms (Annelida). *Sociobiology*, 34 (3): 545-554.
- Del-Claro K. & P. S. Oliveira 1999. Ant-Homoptera interactions in a neotropical savanna: The honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica*, 31(1): 135-144.
- Duncan F. D. & R. M. Crewe 1994. Field study on the foraging characteristics of the ponerinae ant, *Hagensia havilandi* Forel. *Ins. Soc.*, 41: 85-98.
- Ehmer B. & B. Hölldobler 1995. Foraging behavior of *Odontomachus bauri* on barro Colorado island, Panama. *Psyche*, 102 (3): 3-4.
- Foitzik S. & J. Heinze 1998. Nest site limitation and colony takeover in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Behav. Ecol.*, 9 (4): 367-375.
- Fowler H. G. 1980. Populations, prey capture and sharing, and foraging of the Paraguayan Ponerinae *Odontomachus chelifer* Latreille. *J. Nat. Hist.*, 14: 79-84.
- Freitas A. V. L. 1995. Nest relocation and prey specialisation in the ant *Leptogenys propofalcigera* Roger (Formicidae: Ponerinae) in urban area in South-eastern Brazil. *Ins. Soc.*, 42: 453-546.
- Funari F. L., Y. Struffaldi-De Vuono & S. T. Salum 1987. Balanço hídrico duas áreas de Mata Atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo). Pp. 95-101 in Pereira, M. F. A. & Massei, M. A. S. (eds). *Anais do Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Sociedade Botânica de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- García-Pérez J. A., A. Rebeles – Manríquez & R. Peña – Sánchez 1994. Seasonal changes in trails and the influence of temperature in foraging activity in a nest of the ant *Pogonomyrmex barbatus*. *South. Entomol.*, 19 (2): 181-187.
- Gronenberg W., J. Tautz & B. Hölldobler 1993. Fast trap jaws and giant neurons in the *Odontomachus*. *Science*, 262: 561-563.
- Hahn D. A. & W. R. Tschinkel 1997. Settlement and distribution of colony-founding queens of the arboreal. *Insectes Soc.*, 44: 323-336.
- Hamilton W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I. *J. Theor. Biol.*, 7: 1 – 16.
- Herbers J. M. 1986. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19: 115-122.

- Herbers J. M. 1993. Ecological determinants of queen number in ants. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford University Press, Oxford, pp. 262-293.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64 (1): 8-15.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson 1986. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 33 (1): 45-58.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson 1990. *The Ants*. Cambridge, Harvard University Press.
- Horvitz C. C. & A. J. Beattie 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical forest. *Am. J. Bot.*, 67 (3): 321-326.
- Ito F., N. R. Yusoff & A. H. Idris 1996. Colony composition and queen behavior in polygynous colonies of the Oriental Ponerinae ant *Odontomachus rixosus* (Hymenoptera: Ponerinae). *Ins. Soc.*, 43: 77-86.
- Joly C. A., M. P. M. Aidar, C. A. Klink, D. G. McGrath, A. G. Moreira, P. Moutinho, D. Nepstad, A. A. Oliveira, A. Pott, M. J. N. Rodal & G. V. S. B. Sampaio 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura*, 51: 331-348
- Keller L. 1993. *Queen number and sociality in insects*. Oxford University Press, Oxford.
- Leal I. R. & P. S. Oliveira 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (=termitopone) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37: 373-383.
- Ledoux A. 1952. Recherches préliminaires sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Sci. Nat. Zool.*; 11: 231-248.
- Levings S. & N. R. Franks 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, 63 (2): 338-344.
- Medeiros F. N. S. 1997. Ecologia comportamental da formiga *Pachycondyla striata* FR. Smith (Formicidae: Ponerinae) em uma floresta do sudeste do Brasil. *Tese de Mestrado*, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- Medeiros F. N. S., L. E. Lopes, P. R. S. Moutinho, P. S. Oliveira & B. Hölldobler 1992. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 91: 134-146.
- Nonacs P. 1988. Queen number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation. *Evolution*, 42 (3): 566-580.

- Oliveira-Filho A. T. & M. A. L. Fontes 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira P. S., A. F. Da Silva & A. B. Martins 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Volchysiaceae) in cerrado vegetation – ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia*, 74 (2): 228-230.
- Oliveira, P. S. & C. R. F. Brandão 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: *Ant-plant interactions* (C. R. Huxley & D. F. Cutler, eds). Oxford, Oxford University Press, pp. 198-212.
- Orr M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30: 395-402.
- Paiva R. V. S. & C. R. F. Brandão 1995. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerinae ant *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. & Evol.*, 7: 297-312.
- Pamilo P. 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. II. Number of reproductive individuals. *Am. Natur.*, 137: 83-107.
- Passos L. C. 2001. Ecologia da interação entre formigas, frutos e sementes em solo de mata de restinga. *Tese de doutorado*. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- Pedersen J. S. & J. J. Boomsma 1999. Effect of habitat saturation on the number and turnover of queens in the polygynous ant, *Myrmica sulcinodis*. *J. Evol. Biol.*, 12: 903-917.
- Peeters C. 1987. The diversity of reproductive systems in ponerinae ants. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & Rembold, eds.). Verlag J. Peperny, München.
- Peeters C. 1993. Monogyny and Polygyny in Ponerinae ants with or without queens. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford University Press, Oxford, pp. 234-261.
- Peeters C. 1997. Morphologically “primitive” ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: *The evolution of the social behavior in insects and arachnids* (J. Choe & B. Crespi, eds). Cambridge, Cambridge University Press. 372-391.
- Pizo M. A. & P. S. Oliveira 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Am. J. Bot.*, 85 (5): 669-674.
- Pizo M. A. & P. S. Oliveira 1999. Removal of seeds from vertebrate faeces by ants: effects of seed species and deposition site. *Can. J. Zool.*, 77 (10): 1595-1602.

- Pratt S. C. 1989. Recruitment ant other communication behavior in the Ponerinae ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, 81: 313-331.
- Pratt S. C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). *Ins. Soc.*, 41: 255-262.
- Rosengren R. 1977. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group), II: nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zoologica Fennica*, 150: 1-30.
- Rosengren R. & P. Pamilo 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fennica*, 42: 65-77.
- Rosengren R. & W. Fortelius 1986. Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group – hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Ins. Soc.*, 33 (3): 306-337.
- Skinner G. J. 1980. Territory, trail structure and activity patterns in the wood ant, *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in limestone woodland in north-west England. *J. Anim. Ecol.*, 49: 417-433.
- Traniello J. F. A. 1982. Population structure and social organization in the primitive ant *Amblyopone pallipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 89: 65-80.
- Wheeler D. E. 1986. *Ectatomma tuberculatum*: foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79: 300-303.
- Wheeler W. M. 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proc. Am. Acad. Arts Sciences*, 71: 159-253.
- Wilson E. O. 1958. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerinae ants. *Evolution*, 12: 24-36.
- Wilson E. O. 1959. Some ecological characteristics of the ants in New Guinea rain forests. *Ecology*, 40 (3): 437-447.
- Wilson E. O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Belknap Press.

CAPÍTULO II

Poliginia funcional, dominância hierárquica e divisão de trabalho em colônias da formiga *Odontomachus hastatus* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae)

Resumo

A poliginia (ocorrência de mais de uma rainha numa mesma colônia) é muito comum em formigas e pode trazer conseqüências à estrutura e organização social das colônias. Porém, entre as espécies da subfamília Ponerinae o fenômeno ainda é relativamente pouco estudado. Quatro colônias de *Odontomachus hastatus* (três poligínicas e uma monogínica) provenientes da vegetação de restinga da Ilha do Cardoso (São Paulo, Brasil) foram estudadas quanto aos aspectos comportamentais de suas rainhas e operárias. Comportamentos de dominância entre rainhas e/ou entre rainhas e operárias foram registrados e quantificados durante 50 horas de observações para cada colônia. Os resultados mostraram uma relação de dominância entre os indivíduos, em que sempre uma rainha destacava-se como sendo mais dominante disparando um maior número de comportamentos de dominância contra suas co-habitantes. As relações de dominância nas colônias poligínicas trouxeram vantagens comportamentais e fisiológicas para as rainhas dominantes, que em geral receberam mais cuidados de limpeza das operárias e ficaram mais próximas à pilha de ovos, realizaram um maior número de oviposições e apresentaram uma melhor condição ovariana. Porém, estas vantagens não foram muito pronunciadas para uma das colônias (colônia 10 com seis rainhas), possivelmente por ainda não apresentar uma hierarquia estabelecida. Todas rainhas observadas apresentaram espermatozóides em suas espermatecas e efetuaram oviposições, confirmando a poliginia funcional em *O. hastatus*. Na colônia monogínica, a rainha exibiu interações agonísticas para com suas operárias, e comparativamente ficou mais imóvel próximo à pilha de ovos que as rainhas das colônias poligínicas. O presente estudo é o primeiro a relatar a organização social em colônias monogínicas e poligínicas de *O. hastatus*, e trata-se do segundo relato de poliginia funcional regulada por interações agonísticas em uma espécie de formiga da subfamília Ponerinae.

Abstract

Polygyny (occurrence of one or more queens in the same colony) is a common phenomenon in ants and can affect the social structure and organization of the colonies. However, in the subfamily Ponerinae this phenomenon remains relatively poorly studied. This paper examines the behavior of queens and workers of four *Odontomachus hastatus* colonies (three polygynous and one monogynous) from the sandy plain forest of the Ilha do Cardoso (São Paulo – Brazil). Behavioral interactions between queens, and/or between queens and workers, were registered and quantified during 50 observation hours for each colony. The interactions result in a dominance relationship among the individuals, in which one queen stood out as being the most dominant, triggering a greater number of dominant behaviors against her nestmates. The dominance structure in the polygynous colonies results in behavioral and physiological advantages to the dominant queens which, in general, received more grooming care from the workers, were more frequent near the egg pile, laid more eggs, and had better developed ovaries than subordinate queens. However, these advantages were clear-cut in Colony #10 (six queens), probably because the hierarchic structure was not established yet. All egg-laying queens presented spermatozooids in their spermateca, thus confirming the functional polygyny in *O. hastatus*. In the monogynous colony the queen and workers exhibited agonistic interactions, and the queen remained for longer periods close to the egg pile as compared to queens of polygynous colonies. This is the first study to document the social organization in monogynous and polygynous colonies of *O. hastatus*, and the second report of functional polygyny regulated by agonistic interactions in an ant species of the subfamily Ponerinae.

Introdução

A ocorrência de duas ou mais rainhas inseminadas no interior de colônias de formigas é um fenômeno comum denominado de poliginia e que pode trazer conseqüências à organização social desses insetos sociais (Wilson 1971, Hölldobler & Wilson 1977, 1990, Keller 1993, Bourke & Franks 1995). Ninhos poligínicos podem ser originados de duas formas distintas: poliginia primária ou secundária. A poliginia primária é formada durante a fundação da colônia, na qual muitas rainhas se unem (pleometrose) e começam a colocar seus ovos (Hölldobler & Wilson 1977). No entanto, na maioria das vezes essa condição é instável, pois após a eclosão da primeira geração de operárias o número de rainhas pode ser reduzido devido a lutas entre estas (Rissing & Pollock 1987; Peeters & Andersen 1989; Balas & Adams 1996), ou por ataques seletivos das operárias às rainhas (Bartz & Hölldobler 1982). Mesmo com essa instabilidade, existem vantagens ligadas à associação pleométrica. Primeiro, uma colônia fundada pela união de rainhas pode produzir mais operárias em menos tempo e com menor esforço por rainha do que uma colônia com apenas uma rainha fundadora (Rissing & Pollock 1987; Balas & Adams 1996, Trunzer et al. 1998). Segundo, a colônia fundada pleométricamente pode ter vantagem sobre os padrões de sobrevivência ao nível da colônia, especialmente para aquelas espécies que apresentam caça de imaturos ("brood raiding") entre colônias incipientes (Tschinkel & Howard 1983, Rissing & Pollock 1988). Além disto, existem outros fatores genéticos, ecológicos e sociais que podem levar uma rainha a fundar uma colônia em colaboração com outras fêmeas fecundadas (para maiores detalhes, ver Hölldobler & Wilson 1977, 1990; Herbers 1993; Bourke & Franks 1995).

Por outro lado, a poliginia secundária acontece quando colônias inicialmente fundadas por uma única rainha (haplometrose) incorporam rainhas posteriormente. Em geral, esse mecanismo é determinado pela adoção de novas rainhas fecundadas em colônias maduras já estabelecidas (Hölldobler & Wilson 1977, 1990; Keller 1991; Herbers 1993, Bourke & Franks 1995). Diferentemente da poliginia primária, a poliginia secundária não é tão facilmente compreendida. Quando colônias já

estabelecidas aceitam novas rainhas fecundadas, não se sabe ao certo quais as vantagens envolvidas nesse processo, tanto para as rainhas que tentam a adoção, quanto para as fêmeas (rainhas e operárias) da colônia que as recebem. Dentre as possíveis explicações, estão alguns fatores ecológicos, tais como, a limitação/saturação de sítios de nidificação, as fortes pressões de predação e parasitismo sobre rainhas em fase de fundação de colônia (Herbers 1986 a, b; Herbers 1993, Bourke & Franks 1995), e a seleção de parentesco (Wilson 1974; Nonacs 1988; Pamilo 1991).

Seja poliginia primária ou secundária, a presença de muitas rainhas funcionais coexistindo numa mesma colônia pode gerar conflitos reprodutivos, os quais muitas vezes são regulados através de interações agonísticas. Em algumas sociedades, estes conflitos podem levar a formação de hierarquias e somente a fêmea reprodutiva mais alta na hierarquia consegue colocar ovos (Hölldobler & Carlin 1985; Heinze & Lipski 1990; Heinze & Smith 1990, Ito 1990), levando assim a uma condição de monoginia secundária ou monoginia funcional. No entanto, em outras espécies as fêmeas consideradas mais dominantes dentro da hierarquia têm um melhor desenvolvimento reprodutivo (Medeiros et al. 1992). Desta forma, os padrões de dominância, normalmente, refletem habilidades competitivas de cada indivíduo, sendo a aptidão destes fortemente influenciada por sua posição hierárquica dentro do grupo (Hölldobler & Wilson 1990).

Muitos trabalhos têm demonstrado a existência de uma hierarquia de dominância entre indivíduos reprodutivos em colônias poligínicas de formigas (Hölldobler & Carlin 1985; Ito & Higashi 1991; Medeiros et al. 1992; Ito 1993 a e b; Monnin & Peeters 1998, 1999; Powell & Tschinkel 1999). Dentro da subfamília Ponerinae, a construção de hierarquias entre indivíduos reprodutivos já foi demonstrada entre operárias (Oliveira & Hölldobler 1990), gamergates (operárias reprodutivas) (Ito & Higashi 1991; Ito 1993 a, b; Paiva & Brandão 1995; Monnin & Peeters 1999), rainhas virgens sem asa (Oliveira & Hölldobler 1991) e entre rainhas inseminadas (Medeiros et al. 1992). No entanto, Medeiros et al. (1992) apresentaram o único caso de poliginia funcional verdadeira em Ponerinae com rainhas morfologicamente diferenciadas de *Odontomachus chelifer*. Neste caso, a atividade reprodutiva é

regulada através de interações agonísticas, havendo correlação entre desempenho reprodutivo e fecundidade nas rainhas de *O. chelififer*. Na tentativa de encontrar um padrão para o gênero, Ito et al. (1996) também registraram correlações entre atos comportamentais e o desenvolvimento ovariano individual de rainhas de *Odontomachus rixosus*, embora não tenham observado nenhum tipo de comportamento agressivo entre elas. Nesse trabalho, os autores também demonstraram que rainhas com melhor desenvolvimento ovariano ficavam mais próximas à pilha de ovos. Por outro lado, rainhas com um menor número de ovócitos assemelham-se comportamentalmente a operárias, ficando próximas à entrada do ninho e forrageando. Fêmeas dominantes com vantagens reprodutivas e outras submissas que atuam como se fossem operárias, já foi relatado em outros trabalhos da literatura e parece ser bastante comum entre as formigas (Oliveira & Hölldobler 1990, 1991; Oliveira et al. 1998; Monnin & Peeters 1999; Powell & Tschinkel 1999)

Uma vez que *O. hastatus* apresenta poliginia facultativa e é relativamente comum na região sudeste do Brasil, esta espécie representa um excelente modelo para estudos de organização social em formigas, com especial atenção à coexistência de rainhas inseminadas numa mesma colônia. O presente estudo descreve a organização social em colônias monogínicas e poligínicas de *O. hastatus*, e investiga a estrutura hierárquica das rainhas em situação de poliginia. O trabalho apresenta o segundo caso de poliginia funcional na subfamília Ponerinae sendo regulada através de interações agonísticas.

Materiais e Métodos

ÁREA DE ESTUDO

O trabalho de campo foi realizado entre agosto de 1999 e outubro de 2001 na floresta de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) (25° 03' S e 47° 53' W). A ilha contém 22.500 ha, altitude variando entre 0-800 metros e está localizada na costa do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. As florestas de restingas são caracterizadas por copas abertas, baixa estatura das árvores e por um abundante número de bromélias epífitas (Joly et al. 1999, Oliveira-Filho & Fontes 2000). No PEIC,

a floresta de restinga apresenta-se bem preservada, com uma alta abundância de bromélias terrestres e epífitas, e com árvores possuindo entre 5 e 15 metros de altura. A região apresenta uma temperatura média anual é de 20,9°C e uma precipitação média anual de 3000 mm (Barros et al. 1991). O clima é geralmente quente e úmido ao longo de todo o ano, mas pode ser dividido em duas estações: a estação fria que ocorre de abril a agosto, quando a temperatura pode cair a 13 °C, e a estação quente e úmida de Setembro a março de cada ano, quando a temperatura pode chegar a 32 °C (Funari et al. 1987, Oliveira-Filho & Fontes 2000).

MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS

Foram utilizadas 4 colônias de *O. hastatus*, sendo 3 poligínicas e 1 monogínica, contendo em média $5,25 \pm 4,03$ rainhas e $409,5 \pm 100,84$ operárias. As colônias instaladas no laboratório foram identificadas com números de acordo com a seqüência de coleta no campo. As colônias poligínicas 4, 9, e 10 possuíam 2, 2 e 6 rainhas, respectivamente, e a colônia de código 7 possuía apenas uma rainha. No laboratório, as colônias foram acomodadas em galerias de gesso dentro de caixas plásticas (30 x 20 x 8 cm), as quais foram cobertas com placas de vidro com o objetivo de manter uma alta umidade no interior. Sobre o vidro foi colocado um plástico vermelho translúcido quadriculado (malha de 1 cm²) de forma a causar o mínimo de perturbação possível às formigas, mas por outro lado possibilitando que os comportamentos e as localizações dos indivíduos pudessem ser amostrados. Cupins, larvas de *Tenebrio molitor*, *Drosophila* sp. e uma dieta artificial (de acordo com Bhatkar & Whitcomb 1970) fizeram parte da alimentação oferecida às colônias de *O. hastatus*.

INTERAÇÕES AGONÍSTICAS E DOMINÂNCIA HIERÁRQUICA ENTRE RAINHAS

Todas as rainhas das quatro colônias observadas se envolveram em interações agonísticas com outras rainhas ou com operárias. Os comportamentos apresentados pelas rainhas durante as interações foram descritos e acompanhados durante 50 horas de observações para cada colônia entre os meses de

outubro e dezembro de 2000. As observações foram sempre conduzidas durante o dia e em sessões contínuas de 1 a 4 horas. Para permitir o reconhecimento individual das rainhas, as mesmas foram pintadas com diferentes códigos de cores, utilizando-se tinta para aeromodelismo (Enamel, Testors, Rockford, IL, USA). Para padronizar a coleta dos dados, as observações foram iniciadas somente depois de registrada a presença de prole (ovos e larvas) produzida em laboratório, o que ocorre aproximadamente um mês após instalação.

Construiu-se uma matriz de relações de dominância a partir das interações entre as rainhas de cada colônia. A probabilidade de linearidade da hierarquia na colônia 10 (6 rainhas) foi calculada de acordo com o método de Appleby (1983).

COMPORTAMENTOS DAS RAINHAS RELACIONADOS À CONDIÇÃO DE DOMINANTE

Etogramas quantitativos foram realizados para rainhas e operárias de todas as colônias com o objetivo de se estabelecer correlações entre os comportamentos agressivos desempenhados principalmente pelas rainhas e as tarefas desenvolvidas pelos membros das colônias. No etograma das rainhas, a cada 5 minutos eram registrados os comportamentos (através de scans, “snapshot records”) e a localização das mesmas no interior das colônias em relação à pilha de ovos. Uma vez que nas quatro colônias estudadas os ovos localizavam-se em uma mesma pilha, padronizou-se registrar “perto” da pilha quando as rainhas ficavam numa área menor ou igual a 9 cm^2 ao redor deles, e “longe” quando a rainha ficava em qualquer outra parte do ninho fora dessa área. O etograma das operárias foi feito com 15 % das operárias de cada colônia, através de “scans” a cada 10 minutos e as operárias monitoradas foram marcadas com o método descrito acima.

DESEMPENHO REPRODUTIVO DAS RAINHAS

O número de ovos colocado e o comportamento de oviposição das rainhas foram registrados ao longo de todas as 50 horas de observações e em ocasiões esporádicas quando as outras observações não

estavam em andamento. O comportamento da rainha que colocava o ovo era registrado até que este fosse posto na pilha, ou por um período máximo de 1 hora.

Uma semana após o final das observações, todas as rainhas e 10 operárias de cada colônia foram dissecadas para avaliar o desenvolvimento ovariano. As seguintes características foram registradas nas dissecações: o número de ovários; número de ovócitos maduros e imaturos, tamanhos dos ovócitos em desenvolvimento; presença de espermatozoides na espermoteca e a quantidade de corpos amarelos. Os ovos imaturos foram categorizados em pequeno, médio e grande, de acordo com a sua quantidade de vitelo.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Foram calculados testes de qui-quadrado para verificar se houve diferenças na localização espacial das rainhas de todas as colônias em relação à pilha central de ovos. Testes de qui-quadrado também foram realizados para verificar a existência de diferenças nos cuidados de limpeza recebidos pelas rainhas das operárias, pois esses cuidados conduzidos pelas operárias poderia estar sendo distribuídos de maneira diferencial entre as rainhas de uma mesma colônia. Teste G foi utilizado nos casos em que os resultados apresentavam o valor zero em uma das categorias observadas.

Análises de correlação não-paramétrica de Spermman foram realizadas com os dados obtidos das 6 rainhas da colônia 10. Foram realizadas correlações entre a posição das rainhas no ranking hierárquico, construído através das interações agonísticas, e proximidade delas em relação à pilha de ovos; correlações entre a posição no ranking e a quantidade de cuidados de limpeza recebidos pelas rainhas das operárias; entre a posição hierárquica e o número de ovos colocados por cada rainha e entre a posição no ranking e o número de ovócitos em desenvolvimento contidos nos ovários de cada rainha.

Resultados

COMPORTAMENTO DE DOMINÂNCIA DAS RAINHAS

Os comportamentos de dominância exibidos nas interações entre rainhas foram muito semelhantes em todas as colônias (Figura 1). As agressões entre rainhas aconteciam quando uma rainha aproximava-se de outra a uma distância de 1 – 1,5 cm. Após a aproximação, iniciava-se uma seqüência de antenações vigorosas, conduzidas por uma rainha caracteristicamente dominante sobre uma subordinada, a qual podia durar de poucos segundos a até 4 minutos. A rainha subordinada normalmente abaixava-se, fechava suas mandíbulas e recolhia as antenas até que a outra parasse com as antenações. Quando isso acontecia, a subordinada afastava-se rapidamente da dominante recebendo ainda antenações no abdômen (Figura 1). Essa seqüência de eventos foi relativamente constante e o comportamento de dominância foi sempre na forma de antenações sobre a cabeça e/ou sobre o primeiro par de pernas da oponente.

Interações entre rainhas e operárias foram observadas na colônia monogínica e também nas outras 3 colônias poligínicas, com as rainhas sendo sempre as dominantes. O comportamento de dominação das rainhas sobre as operárias foi muito semelhante ao descrito acima: as operárias também assumiam postura submissa, abaixando-se e recolhendo as antenas e mandíbulas. Geralmente, os conflitos aconteciam quando as operárias estavam manipulando a prole (ovo, larva e pupa) próximas das rainhas. Tanto rainhas dominantes quanto subordinadas dominavam as operárias, sendo que a seqüência comportamental incluía antenações rápidas sobre a cabeça e/ou primeiro par de pernas das operárias. Quando cessavam as antenações, as operárias não necessariamente saíam de perto das rainhas.

DOMINÂNCIA HIERÁRQUICA

As interações entre rainhas levaram a uma estrutura hierárquica nas colônias baseada nos desempenhos de cada rainha durante os combates ritualizados. As rainhas no topo da hierarquia

exibiram comportamento de dominação com maior frequência, e raramente foram dominadas por outra(s) rainha(s) da colônia (ver Tabelas 1, 2 e 3). Nas colônias 4 e 10, as rainhas dominantes também demonstraram superioridade para com as operárias, dominando mais vezes estas do que as rainhas co-habitantes (Tabelas 1, 3). O mesmo padrão não foi observado para a colônia 9, pois o número de interações disparadas pela rainha subordinada ($n = 146$) foi superior que aquele disparado pela rainha dominante ($n = 133$) sobre as operárias. Para a colônia 10, apesar de ter havido um número decrescente de interações agonísticas conduzidas da mais dominante para as subordinadas, a probabilidade de linearidade dentro da hierarquia não foi estatisticamente significativa ($p = 0,588$; $K = 0,65$).

A rainha da colônia 7 (monogínica) exibiu 125 comportamentos de dominância contra as operárias de sua colônia, mas nunca foi vista sendo dominada.

CONSEQÜÊNCIAS COMPORTAMENTAIS DA HIERARQUIA

A distribuição espacial das rainhas em relação às pilhas de ovos de cada colônia não foi consistente com a estrutura hierárquica em todas as colônias (Figura 2). A rainha “C” (dominante) da colônia 4 permaneceu significativamente mais tempo próxima aos ovos do que a rainha subordinada “D” desta colônia. Entretanto, na colônia 9, a rainha “F” (dominante) ficou mais tempo longe dos ovos do que a rainha “G” (subordinada). Já os dados coletados para as rainhas da colônia 10 mostraram que todas permaneceram maior parte do tempo longe da pilha central de ovos (Figura 2). Além disso, para essa colônia, não houve correlação significativa entre a posição no ranking hierárquico relativo às interações agonísticas e a proximidade das rainhas em relação à pilha de ovos (Spearman $r_s = -0,200$, $p = 0,704$). A única rainha da colônia 7 adotou uma postura de guardar os ovos e ficou a maior parte do tempo imóvel perto deles (Figura 2). Desta forma, a rainha da colônia monogínica comparativamente andou menos pelo ninho artificial do que as outras rainhas dos ninhos poligínicos (Figura 2).

As tabelas 4 e 5 mostram os resultados dos etogramas quantitativos, realizados para rainhas e operárias das quatro colônias, baseados nos atos comportamentais previamente catalogados em um

repertório qualitativo de cada colônia. O repertório comportamental das rainhas foi composto de 18 atos (Tabela 4), enquanto que 35 atos comportamentais compuseram a lista de atos realizados pelas operárias (Tabela 5). Essa diferença se deu principalmente devido aos atos de “cuidados com a prole” e de “manutenção e defesa do ninho” realizados pelas operárias e que foram quase inexistentes no repertório comportamental das rainhas. Assim, as rainhas passaram imóveis a maior parte do tempo em que foram observadas realizando alguns atos relacionados à “Auto Limpeza e Allogroom” (auto limpeza e cuidados de limpeza de um indivíduo para com o outro) (ver tabela 4). Por outro lado, as operárias ficaram menos imóveis e distribuíram mais igualmente o tempo entre as diversas funções (Tabela 5).

Somente rainhas foram vistas comendo ovos tróficos colocados por operárias no interior do ninho (Tabela 4). Estes eram menores e mais irregulares que os ovos fecundos colocados pelas rainhas no interior das colônias. Embora a frequência desse ato tenha sido baixa, o padrão comportamental foi semelhante para todos os casos. Imediatamente após colocar um ovo trófico, a operária oferecia-o como alimento a uma rainha, embora não tenha sido observada nenhuma preferência por parte das operárias em oferecer tais ovos para rainha dominante ou subordinada nos ninhos poligínicos.

O comportamento de colocar ovos foi muito semelhante para todas as rainhas. Estas iniciavam a oviposição elevando o abdômen e após o ovo ter saído quase por completo do ovipositor, a rainha curvava-se e pegava o ovo com as mandíbulas. Algumas vezes os ovos colocados caíam no chão sem a rainha os pegar e eram carregados por operárias até a pilha central de ovos, e em poucos casos foram notadas operárias pegando os ovos do abdômen da rainha e levando-os para a pilha. Nas colônias poligínicas, as rainhas consideradas dominantes durante os comportamentos de dominação freqüentemente tentavam roubar ovos colocados por outras rainhas mais baixas na hierarquia. Apesar disso o canibalismo de ovos nunca foi observado, pois durante as disputas observadas as rainhas subordinadas que tinham efetuado as oviposições conseguiam se esquivar das dominantes e colocar seus ovos na pilha. Uma vez os ovos colocados na pilha, eles não eram mais distinguidos.

Do total de atos registrados na categoria “Auto Limpeza e Allogroom” para cada rainha (Tabela 4), destaca-se o tratamento diferencial das operárias em relação às rainhas. Na colônia 4, dos 144 atos registrados dentro da categoria “Auto-Limpeza e Allogroom” para as duas rainhas, a rainha “C” dominante nos conflitos comportamentais, recebeu significativamente mais cuidados de suas operárias ($n = 14$) do que a rainha “D” ($n = 5$) ($\chi^2_{Yates} = 3,88$; $gl = 1$; $p = 0,049$). O mesmo padrão também foi encontrado para as duas rainhas da colônia 9, em que a rainha dominante nas interações foi vista 10 vezes recebendo cuidados de suas operárias, enquanto que a rainha subordinada “G” não recebeu nenhum cuidado de allogroom (Teste G, $G_{Yates} = 4,29$; $gl = 1$; $p = 0,038$; $n = 194$). Entretanto, para a colônia 10, foi encontrada uma correlação negativa entre o número de cuidados recebidos das operárias e a posição no ranking hierárquico construído através das interações agonísticas (Spearman $r_s = -0,942$; $p = 0,0048$). A rainha da colônia monogínica recebeu cuidados de limpeza de suas operárias em 2,5 % do total de atos registrados ($N_{total} = 600$ atos).

DESEMPENHO REPRODUTIVO DAS RAINHAS

O desempenho reprodutivo das rainhas parece estar associado ao comportamento de dominância apresentado pelas mesmas no interior das colônias (Tabela 6). A rainha dominante “C” (colônia 4), contribuiu com 7 dos 10 ovos colocados pelas duas rainhas presentes nessa colônia. Para a colônia 9, a rainha dominante “F” colocou aproximadamente 60% dos ovos da colônia ($N_{total} = 12$ ovos). Na colônia poligínica com 6 rainhas não houve uma correlação entre o número de ovos colocados e a posição da rainha no rank hierárquico (Spearman $r_s = -0,0286$, $p=0,9572$).

As disseções também revelaram que o número de ovócitos em desenvolvimento foi relativamente maior nos ovários de rainhas dominantes (Tabela 6). Na colônia 4, a rainha “C” apresentou 20 ovócitos em seus ovários e a rainha “D” 13. Na colônia 9 o padrão foi semelhante: 37 ovócitos em desenvolvimento nos ovários da rainha “F” (dominante) e 31 nos ovários da rainha “G” (subordinada). Os ovários das rainhas da colônia 10 não apresentaram diferenças conspícuas e,

portanto, não houve correlação estatisticamente significativa entre o número de ovócitos em desenvolvimento e a posição das rainhas no rank hierárquico das interações (Spearman $r_s = 0,7247$, $p = 0,1032$). A Figura 3 apresenta ovários de duas rainhas com diferentes graus de desenvolvimento, ilustrando as discrepâncias encontradas na fecundidade em diferentes postos hierárquicos de uma mesma colônia (Colônia 14, Capítulo I).

A rainha da colônia 7 apresentou uma condição ovariana semelhante às condições das outras rainhas analisadas. Foi observado um grande número de ovócitos em desenvolvimento e de corpos amarelos (Tabela 6).

Os resultados apresentados na Tabela 6 demonstram que todas as rainhas das colônias poliginicas dissecadas apresentaram espermatozóides em suas espermatecas e realizaram oviposições ao longo das observações. Esses dados indicam que há poliginia funcional em *O. hastatus*, pois mais de uma rainha no interior das colônias encontra-se fecundada e colocando ovos.

Todas as operárias dissecadas das colônias 4, 7, 9 e 10 ($N_{total} = 40$) não apresentaram qualquer desenvolvimento ovariano. Entretanto, em duas delas foram encontrados ovos tróficos em desenvolvimento, caracteristicamente sem vitelo no interior. Houve uma variação de 6-7 ovariolos por ovário tanto entre as rainhas quanto entre as operárias.

Discussão

Colônias poliginicas são comuns entre os insetos sociais, especialmente entre as formigas, onde algumas espécies possuem essa característica como estrutura social predominante (Keller 1993, Bourke & Franks 1995). Dentro da subfamília Ponerinae, a poliginia está presente em algumas espécies (ver revisão em Peeters 1993) e devido ao fato desta subfamília ser considerada basal dentro da filogenia, esse pode ser um importante fator para o entendimento da organização social em formigas. Em espécies pertencentes ao gênero *Odontomachus* a poliginia com rainhas morfologicamente diferenciadas já foi encontrada em *O. assiniensis*, *O. troglodytes*, *O. cephalotes*, *O. chelifer* e em *O. rixosus* (Ledoux 1952;

Colombel 1970; Peeters 1987; Medeiros et al. 1992; Ito et al. 1996, respectivamente). *Odontomachus hastatus* é uma espécie que apresenta poliginia facultativa, uma vez que aproximadamente 52 % das colônias (n = 19) coletadas na Ilha do Cardoso apresentaram mais de uma rainha fecundada no interior da colônia (ver Capítulo I). Desta forma, a poliginia pode ser uma característica comum dentro do gênero *Odontomachus*.

A poliginia tem sido considerada um desafio à teoria de seleção de parentesco proposta por Hamilton (1964), devido ao fato de haver, na maioria dos casos, uma redução do parentesco entre os membros da colônia (principalmente quando as rainhas são menos aparentadas) (Bourke & Franks 1995, Reeve & Ratnieks 1993, Pamilo 1991). Desta forma, a redução no parentesco é apontada como a principal causa de conflitos comportamentais existentes entre os indivíduos de uma colônia em sociedades poligínicas, pois há uma disputa sobre qual indivíduo deve reproduzir (Reeve & Ratnieks 1993). Sendo assim, comportamentos agonísticos no interior de colônias poligínicas de formigas foram descritos para muitas espécies de diferentes subfamílias (revisões em, Keller 1993; Bourke & Franks 1995) e também entres espécies de Ponerinae (Peeters & Higashi 1989; Ito & Higashi 1991; Oliveira & Hölldobler 1991; Medeiros et al. 1992; Paiva & Brandão 1995; Dussmann et al. 1996; Liebig et al. 1997; van Walsum et al. 1998; Trunzer et al. 1999; Powell & Tschinkel 1999; Gobin et al. 1999; Peeters et al. 1999; Monnin & Peeters 1999). Os resultados obtidos com *O. hastatus* demonstraram que há interações agonísticas entre rainhas inseminadas no interior das colônias e que estes conflitos afetam a atividade reprodutiva das rainhas. Os comportamentos de dominância exibidos por rainhas de *O. hastatus* foram muito parecidos com alguns já anteriormente relatados na literatura (e. g. Oliveira & Hölldobler 1990, 1991; Ito & Higashi 1991; Ito 1993 a e b; Medeiros et al. 1992).

Muitos estudos têm demonstrado que comportamentos agressivos entre indivíduos reprodutivos de uma mesma colônia levam à formação de hierarquias e que, em geral, a ordem hierárquica provoca assimetrias reprodutivas dentro de um determinado grupo. Essas formações hierárquicas são relativamente comuns entre operárias de várias espécies de formigas (e. g. Oliveira & Hölldobler 1990;

Heinze et al. 1997; Heinze et al. 1996), entre gamergates (Ito & Higashi 1991; Ito 1993 a e b; Gobin et al. 1999, Paiva & Brandão 1995; Monnin & Peeters 1999), entre rainhas virgens sem asa (Oliveira & Hölldobler 1991) e entre rainhas inseminadas (Medeiros et al. 1992). No entanto, o estudo de Medeiros et al. (1992) com *O. chelifera* é único caso existente na literatura de hierarquias reguladas comportamentalmente em sociedades poliginicas verdadeiras com várias rainhas fecundadas e morfologicamente diferenciadas. Sendo assim, a presença de hierarquias entre rainhas funcionais de *O. hastatus* reguladas comportamentalmente trata-se de um segundo caso na literatura. Em *O. chelifera*, a hierarquia regulada por interações agressivas entre rainhas foi altamente correlacionada com o grau de desenvolvimento ovariano e com o número de ovos colocados (Medeiros et al. 1992). O desempenho reprodutivo das rainhas dominantes de *O. hastatus* está relacionado com os atos comportamentais de dominância exibidos por cada uma delas no interior das colônias, pois o número de ovos e de ovócitos em desenvolvimento amostrados para as rainhas dominantes foi em geral superior em relação àqueles encontrados para as rainhas subordinadas (ver Tabela 6). Entretanto, as diferenças encontradas entre rainhas dominantes e subordinadas foram menos marcantes para as rainhas da colônia 10, com seis rainhas. Talvez a baixa influência da dominância hierárquica sobre o desempenho reprodutivo das rainhas nessa colônia seja devido a: 1) Demora na formação de hierarquia pelo fato de haver mais brigas decorrentes do número de rainhas; 2) Dispersão das rainhas no interior da colônia, pois quanto mais longe as rainhas permanecerem uma das outras, torna-se mais difícil para a(s) rainha(s) dominante(s) conduzir(em) os comportamentos que levam à formação hierárquica; 3) Movimentação das rainhas no interior da colônia, pois como pode ser visualizado na Figura 2 (colônia 10), as rainhas se movimentaram bastante pelo ninho e isso pode ter dificultado o encontro, e conseqüentemente, a formação da hierarquia entre as rainhas; 4) Ausência de hierarquia em colônias com muitas rainhas.

Alguns trabalhos já relataram correlação entre ordem de dominância e preferência dos indivíduos dominantes de ficarem juntos à pilha de ovos no interior do ninho (e. g. Oliveira & Hölldobler 1990, 1991; Medeiros et al. 1992, Monnin & Peeters 1999). Na colônia 4 (poliginica) observada nesse

trabalho esse padrão também foi encontrado, sendo que a rainha dominante ficava guardando os ovos e quando saía de perto deles, normalmente as operárias mudavam a pilha para próximo dela novamente. Entretanto, esse padrão não foi detectado para as outras duas colônias poligínicas (9 e 10), ou seja, as rainhas dominantes não ficaram a maior parte do tempo guardando a pilha de ovos. Guardar e mudar a pilha de ovos de lugar também foi encontrado para poneríneos do gênero *Pachycondyla* e essa característica foi sugerida como um meio de proteção dos ovos em colônias em que há competição entre as fêmeas co-habitantes pela reprodução (ver Oliveira & Hölldobler 1990, 1991). Nas colônias poligínicas de *O. hastatus*, em várias ocasiões pode ser observado as rainhas dominantes agredindo outras rainhas que efetuavam posturas na tentativa de destruir seus ovos. Entretanto, o canibalismo de ovos no interior de colônias poligínicas de *O. hastatus* nunca foi observado. Por outro lado, fatores associados às condições fisiológicas das rainhas também podem influenciar o posicionamento delas frente aos ovos no interior da colônia. Ito et al. 1996 demonstraram que rainhas férteis em colônias de *O. rixosus* ficavam significativamente mais próximas aos ovos do que rainhas inférteis. Van Walsum et al. (1998), estudando reprodução de operárias de *O. simillimus*, encontraram que as operárias que ficavam a maior parte do tempo atendendo a pilha de ovos possuíam ovários mais desenvolvidos do que operárias que quase nunca eram vistas perto dos ovos. Similarmente isso também aconteceu nas colônias poligínicas de *O. hastatus*, pois as rainhas dominantes que ficavam protegendo a pilha de ovos possuíam melhores condições reprodutivas.

Assimetria reprodutiva e dominância hierárquica também podem estar relacionadas a outros atos comportamentais desempenhados no interior de uma colônia tanto pelas rainhas quanto pelas operárias. Para a hierarquia regulada por conflitos comportamentais entre as operárias reprodutivas (“gamergates”) de *Dinoponera quadriceps*, a operária alfa dedicava-se exclusivamente à atividade de cuidar dos ovos (Monnin & Peeters 1999). Ito & Higashi (1991) também encontraram resultados semelhantes entre as gamergates de *Pachycondyla sublaevis*, mostrando que a atividade de cuidar dos ovos pode estar associada à característica da rainha ser dominante. Os resultados obtidos para *O.*

hastatus sugerem que as rainhas dominantes das colônias poligínicas 4 e 9 receberam mais cuidados de limpeza de suas operárias. Entretanto, para a colônia 10 encontrou-se uma correlação negativa entre os cuidados recebidos e a posição no rank hierárquico. Os últimos resultados sugerem que as operárias não foram vistas limpando as rainhas dominantes devido ao fato destas terem conduzido ao longo das observações um maior número de comportamentos de dominância contra elas.

Satoh (1991) observou diferenças comportamentais entre rainhas de colônias poligínicas e monogínicas em ninhos de *Camponotus nawai*. Segundo o autor, rainhas de ninhos poligínicos recebiam menos cuidados das operárias e andavam mais do que rainhas de ninhos monogínicos. Com relação à mobilidade das rainhas de *O. hastatus*, também se pode observar que a rainha da colônia monogínica movimentou-se menos no interior de sua colônia do que as rainhas das colônias poligínicas 9 e 10 (Figura 2). Desta forma, pode-se considerar a hipótese de que as rainhas de colônias poligínicas necessitem gastar mais energia (como por exemplo em disputas reprodutivas, marcação de território, e outros) para poder manter o posto de rainha dominante, o que é essencial na aquisição de vantagens reprodutivas.

Este estudo é o primeiro a relatar conflito intra-colonial e desempenho reprodutivo em rainhas de *Odontomachus hastatus*. Características intrínsecas da organização social desta espécie puderam ser confrontadas com outras descobertas já demonstradas dentro da subfamília Ponerinae. Desta forma, os resultados obtidos sobre a organização social de ninhos poligínicos e monogínicos de *O. hastatus* poderão auxiliar trabalhos futuros que almejem um entendimento mais amplo destas características entre as formigas.

Tabelas e Figuras

Tabela 1. Dominância hierárquica entre rainhas de *O. hastatus* da colônia 4 (poligínica) amostradas durante 50 horas de observação. As letras C e D são códigos das rainhas. Note que a rainha C nunca foi vista sendo dominada pela outra rainha.

FORMIGAS DOMINANTES	FORMIGAS SUBORDINADAS			
	C	D	TOTAL	OPERÁRIAS
C	X	55	55	103
D	-	X	-	42
Total	-	55	55	145

Tabela 2. Dominância hierárquica entre rainhas de *O. hastatus* na colônia 9 (poligínica) amostradas durante 50 horas de observação. A letras F e G são códigos das rainhas.

FORMIGAS DOMINANTES	FORMIGAS SUBORDINADAS			
	F	G	TOTAL	OPERÁRIAS
F	X	17	17	133
G	1	X	1	146
TOTAL	1	17	18	279

Tabela 3. Dominância hierárquica entre rainhas de *O. hastatus* na colônia 10 (poligínica) amostradas durante 50 horas de observação. A letras H, I, J, K, L e M são códigos das rainhas.

FORMIGAS DOMINANTES	FORMIGAS SUBORDINADAS							TOTAL	OPERÁRIAS
	H	I	J	K	L	M			
H	X	16	22	15	42	13	108	149	
I	-	X	3	2	12	5	22	112	
J	-	2	X	2	15	-	19	41	
K	-	3	2	X	5	4	14	51	
L	-	4	1	2	X	3	10	42	
M	-	-	1	-	2	X	3	17	
TOTAL	-	25	29	21	76	25	176	412	

Tabela 5. Repertório comportamental e etograma quantitativo de aproximadamente 15% das operárias de *O. hastatus* de cada colônia (o número absoluto de operárias está entre parênteses). Os dados foram coletados através de scans a cada 10 minutos durante 10 horas de observação para cada colônia.

Atos Comportamentais	Frequência dos atos comportamentais (%)			
	Colônia 4 (n = 16)	Colônia 7 (n = 34)	Colônia 9 (n = 66)	Colônia 10 (n = 47)
Atos Básicos				
Parado	50,83	56,61	49,39	49,43
Andando	5,62	4,6	5,73	8,30
Auto limpeza e Allogroom				
1° par de patas e antenas	7,7	4,16	6,24	5,11
2° par de patas	1,45	1,02	1,14	0,89
3° par de patas e abdômen	1,56	0,53	0,83	0,43
Allogroom operária	3,85	2,54	3,51	2,73
Allogroom rainha	0,2	0,14	0,13	0,43
Ser limpa por operária	4,16	5,34	4,19	4,79
Cuidados com a prole				
Manipular ovo	0,31	0,73	0,48	1,24
Carregar ovo	0,1	0,04	0,15	0,14
Manipular larva	0,31	0,73	2,40	2,27
Carregar larva	-	0,09	0,45	0,67
Alimentar larva	-	-	0,23	0,53
Manipular pupa	4,68	3,77	2,53	5,25
Carregar pupa	0,1	0,39	0,05	0,60
Carregar pupa morta	0,2	-	-	0,04
Carregar operária viva	-	0,04	0,10	0,04
Carregar operária morta	-	0,19	0,53	0,64
Auxiliar eclosão de adultos	-	-	0,05	0,25
Manutenção e defesa do ninho				
Manipular lixo	0,52	0,78	1,09	1,77
Transportar lixo	0,72	0,21	0,13	0,53
Escavação	-	0,88	1,82	0,32
Lamber parede do gesso	1,45	4,16	3,33	0,35
Defender entrada do ninho	5	2,35	1,39	0,25
Parada próximo ao ninho	0,52	1,51	1,26	0,07
Mandibulação	1,25	-	0,88	0,04
Abdômen curvado	0,62	0,39	0,45	0,14
Alimentação				
Alimentar-se de <i>Drosophila</i> sp.	1,45	0,09	0,68	1,95
Alimentar-se larvas <i>Tenebrio molitor</i>	0,1	-	0,03	-
Alimentar-se de líquido	-	-	0,03	0,00
Comunicação				
Antenações rápidas com operárias	5,41	6,42	8,86	8,72
Antenações rápidas com rainhas	0,2	0,04	0,03	-
Interações agonísticas				
Dominando operária	1,25	1,37	1,09	1,31
Sendo dominada por rainha	-	0,39	0,03	-
Orientação				
Elevação da cabeça na arena	0,44	0,49	0,78	0,71
Total de atos	960	2040	3960	2820

Tabela 6. Condição reprodutiva das rainhas de *O. hastaus* após término das observações.

Colônia	Rainhas	Fecundação ^a	Ovócitos maduros	Nº ovócitos imaturos			Corpos amarelos ^b	Nº ovos colocados
				Grande	Médio	Pequeno		
4	C	+	2	2	2	14	+++	7
	D	+	0	1	1	11	++	3
7	E	+	1	5	9	18	+++	13
9	F	+	1	4	11	21	+++	7
	G	+	0	5	4	22	++	5
10	H	+	0	4	6	20	++	8
	I	+	0	5	6	24	++	7
	J	+	0	5	8	17	++	0
	K	+	0	2	5	14	++	3
	L	+	0	0	7	18	++	1
	M	+	0	2	5	17	+++	10

a: + = presença de espermatozóides

b: + = poucos corpos amarelos

++ = quantidade média de corpos amarelos

+++ = grande quantidade de corpos amarelos

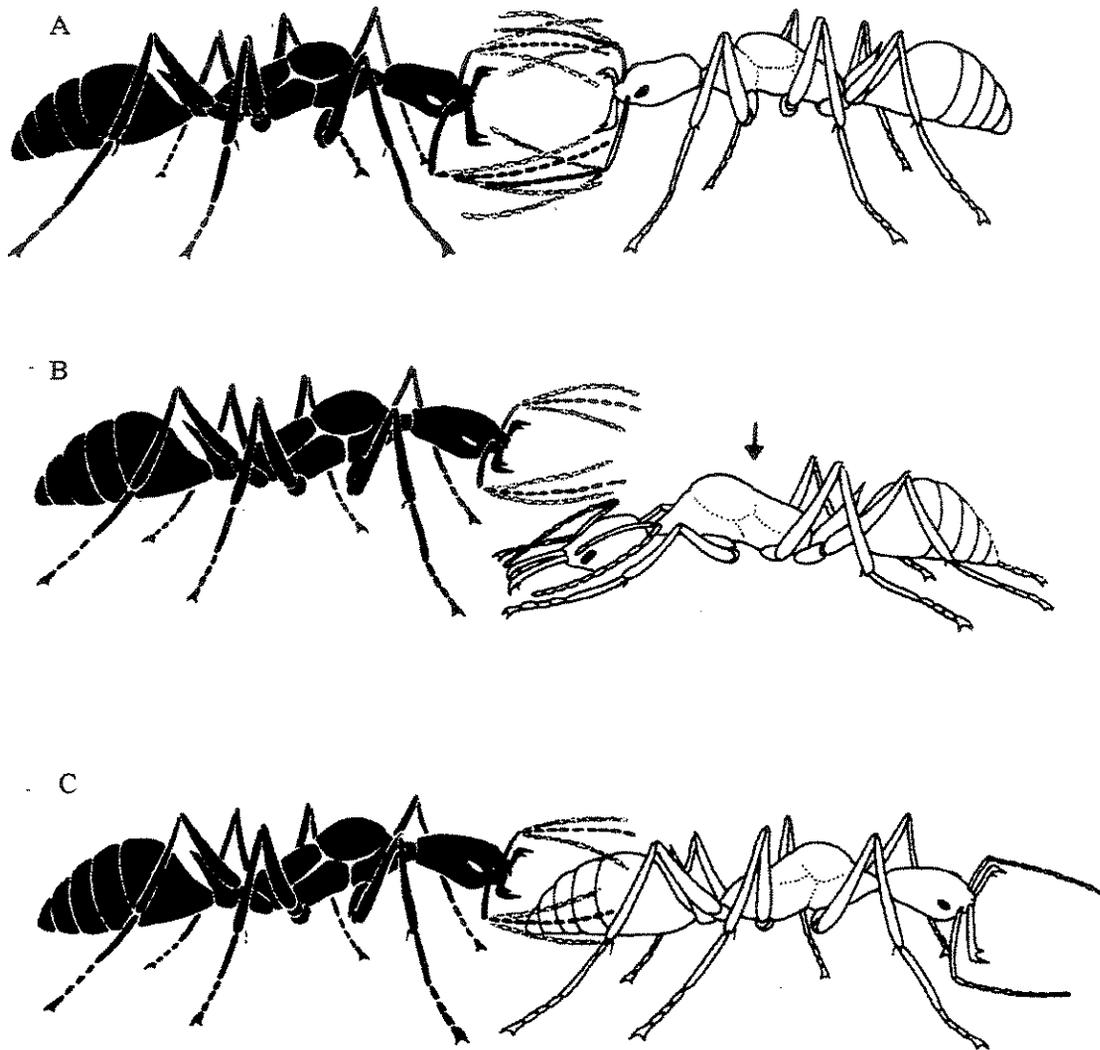


Figura 1. Interações de dominância entre duas rainhas de *Odontomachus hastatus*. A ilustração mostra os principais comportamentos agonísticos durante as interações: A) rainhas se aproximam e trocam rápidas antenações; B) a rainha dominante (preta) antena fortemente a cabeça da subordinada (branca), que responde fechando as mandíbulas e encolhendo as antenas num sinal de submissão; C) a rainha subordinada sai de perto da dominante ainda de cabeça baixa e recebendo antenadas em outras partes do corpo.

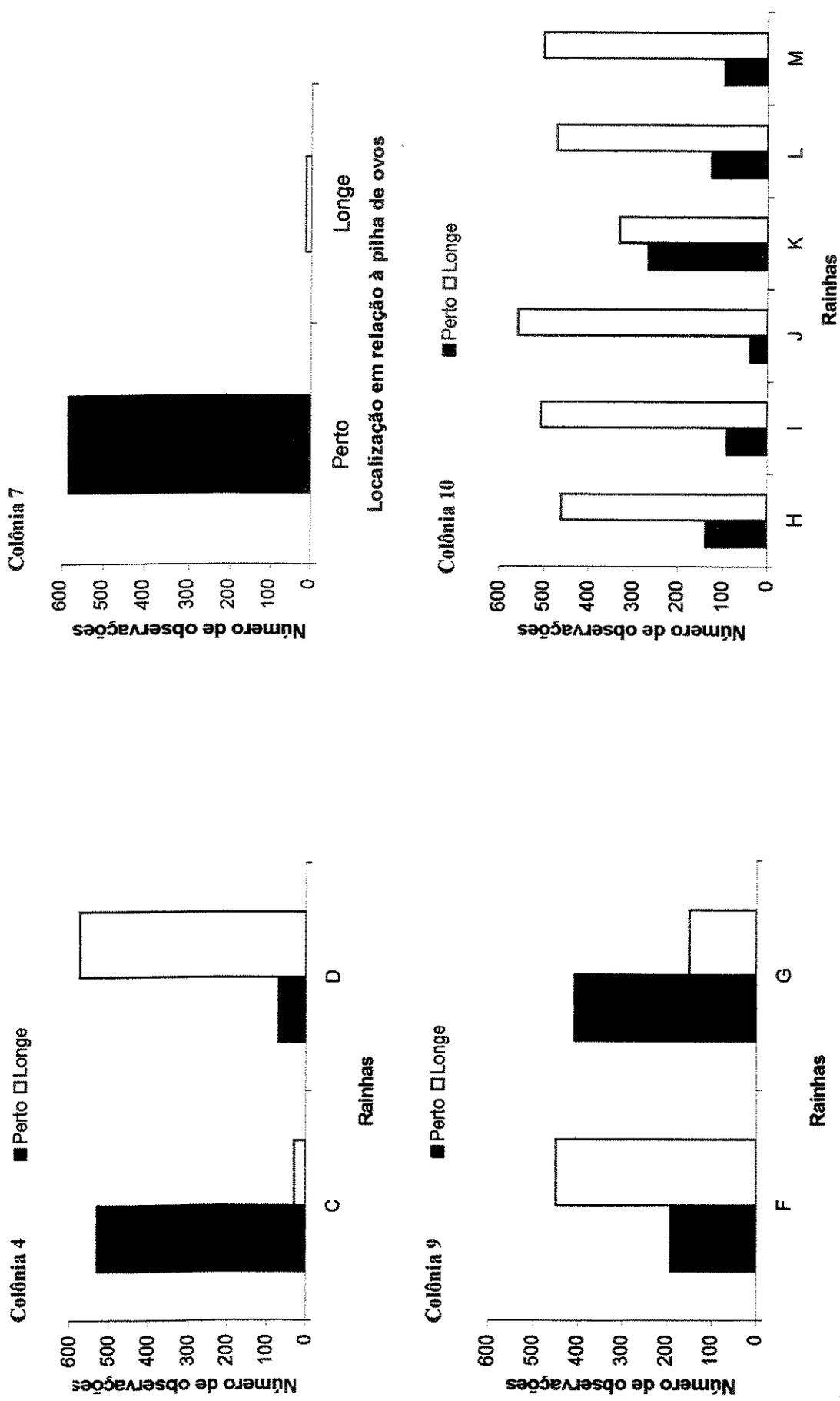


figura 2. Localização das rainhas de *O. hastatus* no interior de ninhos artificiais mantidos em laboratório. Perto: rainha numa área próxima aos ovos igual ou inferior a 9 cm²; Longe: rainha longe dessa área, em qualquer outra parte do ninho. N = 600 “scans” para cada rainha. Houve diferença estatisticamente significativa nas localizações das rainhas em relação à pilha de ovos para todas as colônias: colônia 4 ($\chi^2_{yates} = 827,03$; $P < 0,0001$), colônia 9 ($\chi^2_{yates} = 222,92$; $p < 0,0001$), colônia 7 ($\chi^2 = 533,92$; $p < 0,0001$), colônia 10 ($\chi^2 = 294,08$; $p < 0,0001$). Em todas as colônias havia sempre apenas uma pilha de ovos.

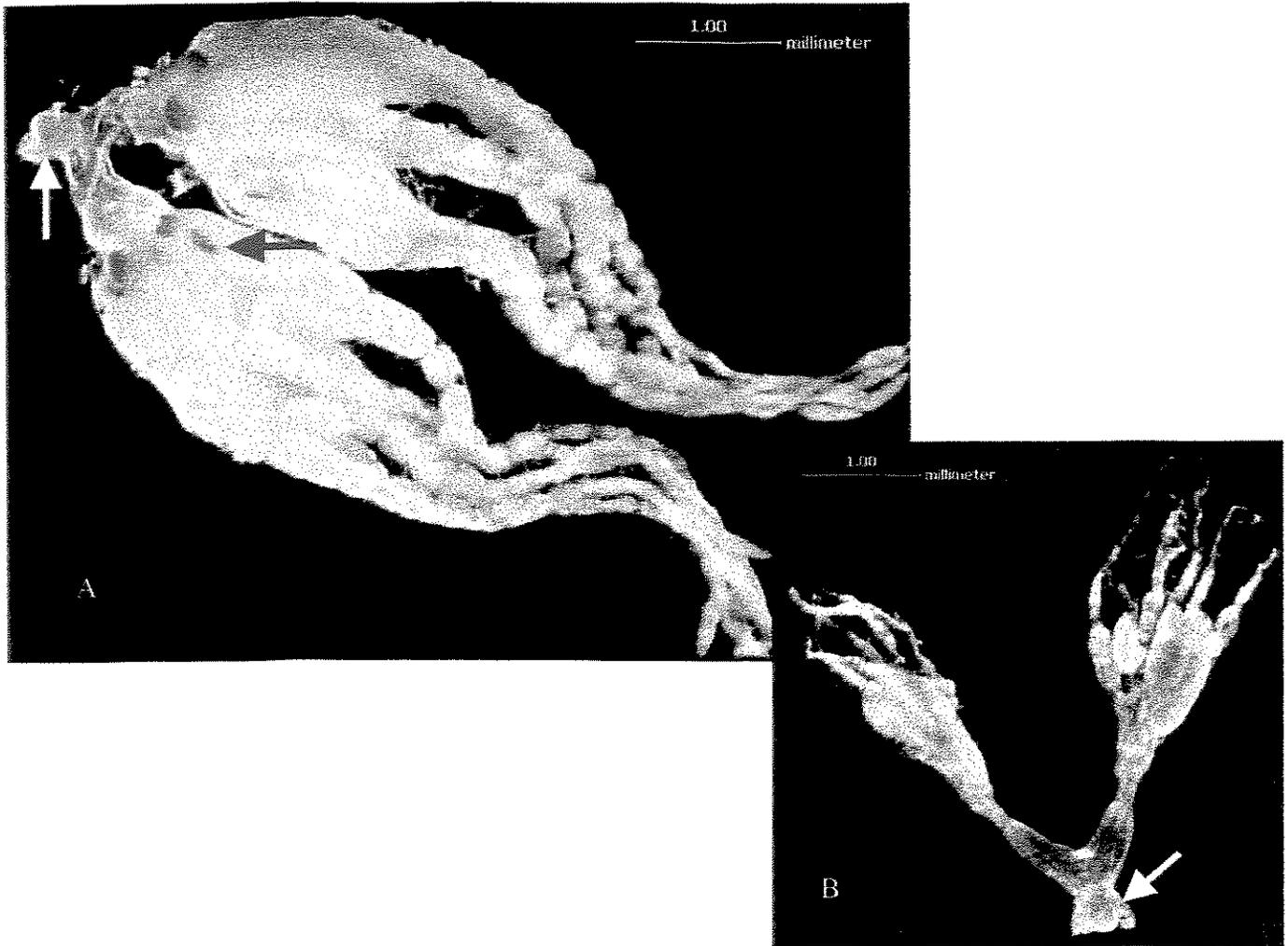


Figura 3. Ovários de rainhas fecundadas de *Odontomachus hastatus* com diferentes graus de desenvolvimento (Colônia 14, Capítulo I – Tabela 2). A (Rainha N): ovários desenvolvidos, com ovócitos repletos de vitelo e em vários estágios de desenvolvimento e com a presença de corpos amarelos indicando oviposições. B (Rainha I): ovários muito pouco desenvolvidos. Além de menor, há apenas alguns ovócitos nos primeiros estágios de desenvolvimento. Notar a ausência de corpos amarelos, indicando que essa rainha não efetuou oviposições. As setas brancas indicam a presença de espermatozóides, mostrando que ambas as rainhas estavam fecundadas. A seta vermelha está apontando a presença de corpos amarelos.

Referências Bibliográficas

- Appleby M. C. 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.*, 31: 600-608.
- Balas M. T. & E. S. Adams 1996. The dissolution of cooperative groups mechanisms of queen mortality in incipient fire ant colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38: 391-399.
- Barros F., M. Melo, M. R. F., M. G. L. Wanderley, M. Kirizawa, S. L. Jung-Mendonçolli. & S. A. C. Chiea 1991. *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso*. Instituto de Botânica, São Paulo, Brasil.
- Bartz S. H. & B. Hölldobler 1982. Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Weeler (Hymenoptera: Formicidae) and the evolution of foundress associations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10: 137-147.
- Bhatkar A. & W. H. Whitcomb 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Fla. Entomol.*, 53: 229-232.
- Bourke A. F. G. & N. R. Franks 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, pp. 509.
- Colombel P. 1970. Recherches sur l'éthologie et la biologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). Etude des populations dans leur milieu naturel. *Ins. Soc.*, 12: 183-198.
- Dussmann O., C. Peeters & B. Hölldobler 1996. Morphology and reproductive behaviour of intercastes in the ponerine ant *Pachycondyla obscuricornis*. *Ins. Soc.*, 43: (4) 421-425.
- Funari F. L., Y. Struffaldi-De Vuono & S. T. Salum 1987. Balanço hídrico duas áreas de Mata Atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo). Pp. 95-101 in Pereira, M. F. A. & Massei, M. A. S. (eds). *Anais do Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo*. Sociedade Botânica de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Gobin B, J. Billen & C. Peeters 1999. Policing behaviour towards virgin egg layers in a polygynous ponerine ant. *Animal Behaviour*, 58: 1117-1122.
- Hamilton W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I. *J. Theor. Biol.*, 7: 1 – 16.
- Heinze J & T. A. Smith 1990. Dominance and fertility in a functionally monogynous ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 1-10.
- Heinze J. & N. Lipski 1990. Fighting and usurpation in colonies of the Palaearctic ant *Leptothorax gredleri*. *Naturwissenschaften*, 77: 493-495.
- Heinze J., B. Trunzer, P. S. Oliveira & B. Hölldobler 1996. Regulation of reproduction in the Neotropical Ponerinae ant, *Pachycondyla villosa*. *J. Ins. Behav.*, 9 (3): 441-450.
- Heinze J., W. Puchinger & B. Hölldobler 1997. Worker reproduction and social hierarchies in *Leptothorax* ants. *Anim. Behav.*, 54: 849-864.

- Herbers J. M. 1986a. Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19: 115-122.
- Herbers J. M. 1986b. Effects of ecological parameters on queen number in *Leptothorax longispinosus*. *J. K. Entomol. Soc.*, 59: 675-686.
- Herbers J. M. 1993. Ecological determinants of queen number in ants. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford, Oxford University Press. 235-261.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, 64 (1): 8-15.
- Hölldobler B. & E. O. Wilson 1990. *The Ants*. Cambridge, Harvard University Press.
- Hölldobler B. & N. F. Carlin 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18: 45-58.
- Ito F., N. R. Yusoff & A. H. Idris 1996. Colony composition and queen behavior in polygynous colonies of the Oriental Ponerinae ant *Odontomachus rixosus* (Hymenoptera: Ponerinae). *Ins. Soc.*, 43: 77-86.
- Ito F 1990. Functional monogyny of *Leptothorax acervorum* in northern Japan. *Psyche*, 97: 203-211.
- Ito F. & S. Higashi 1991. A linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant *Pachycondyla sublaevis*. *Naturwissenschaften*, 78: 80-82.
- Ito F. 1993a. Functional monogyny and dominance hierarchy in the queenless ponerinae ant *Pachycondyla* sp. In West Java, Indonesia. *Ethology*, 98: 126-140.
- Ito F. 1993b. Social organization in a primitive ponerinae ant: queenless reproduction, dominance hierarchy and functional polygyny in *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *J. Nat. Hist.* 27: 1315-1324.
- Joly C. A., M. P. M. Aidar, C. A. Klink, D. G. McGrath, A. G. Moreira, P. Moutinho, D. Nepstad, A. A. Oliveira, A. Pott, M. J. N. Rodal & G. V. S. B. Sampaio 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura*, 51: 331-348
- Keller L. 1991. Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, 3: 307-316.
- Keller L. 1993. *Queen number and sociality in insects*. Oxford University Press, Oxford.
- Ledoux A. 1952. Recherches préliminaires sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11: 231-248.

- Liebig J., J. Heinze & B. Hölldobler 1997. Trophallaxis and aggression in the ponerine ant, *Ponera coarctata*: Implications for the evolution of liquid food exchange in the Hymenoptera. *Ethology*, 103: (9) 707-722.
- Medeiros F. N. S., L. E. Lopes, P. R. S. Moutinho, P. S. Oliveira & B. Hölldobler 1992. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 91: 134-146.
- Monnin T. & C. Peeters 1998. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Anim. Behav.*, 55: 299-306.
- Monnin T. & C. Peeters 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav. Ecol.*, 10: 323-332.
- Nonacs P 1988. Queen number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation. *Evolution*, 42 (3): 566-580.
- Oliveira-Filho A. T. & M. A. L. Fontes 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira P. S. & B. Hölldobler 1990. Dominance orders in the ponerinae ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 385-393.
- Oliveira P. S. & B. Hölldobler 1991. Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, 98: 215-226.
- Oliveira P. S., M. Obermayer & B. Hölldobler 1998: Division of labor in the Neotropical ant, *Pachycondyla stigma* (Ponerinae), with special reference to mutual antennal rubbing between nestmates (Hymenoptera). *Sociobiol.*, 31 (1): 9-24.
- Paiva R. V. S. & C. R. F. Brandão 1995. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerinae ant *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, 7: 297-312.
- Pamilo P. 1991. Evolution of colony characteristics in social insects. II. Number of reproductive individuals. *Amer. Natur.*, 137: 83-107.
- Peeters C. 1987. The diversity of reproductive systems in ponerinae ants. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & Rembold, eds.). Verlag J. Peperny, München.
- Peeters C & A. N. Andersen 1989. Cooperation between dealate queens during colony foundation in the green tree ant, *Oecophylla smaragdina*. *Psyche* 96: 39-44.
- Peeters C. & S. Higashi 1989. Reproductive Dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. *Naturwissenschaften*, 76: 177 – 180.

- Peeters C. 1993. Monogyny and Polygyny in Ponerinae ants with or without queens. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford University Press, Oxford, pp. 235-261.
- Peeters C., T. Monnin & C. Malosse 1999. Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proc. R. Soc. of London series B – Biol. Sciences*, 266 (1426): 1323-1327.
- Powell S. & W. R. Tschinkel 1999. Ritualised conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. *Anim. Behav.*, 58: 965-972.
- Reeve H. K. & F. L. W. Ratnieks 1993. Queen – queen conflicts in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, ed.). Oxford University Press, Oxford, pp. 45-85.
- Rissing S. W. & G. B. Pollock 1987. Queen aggression, pleometrotic advantage and brood raiding in the ant *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Anim. Behav.*, 35: 975-981.
- Rissing S. W. & G. B. Pollock 1988. Pleometrosis and polygyny in ants. In: *Interindividual Behavioral Variability in Social Insects* (R. L. Jeanne, ed.). Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 179–222
- Satoh T. 1991. Behavioural differences of queens in monogynous and polygynous nests of the *Camponotus nawai* complex (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 38: 37-44.
- Trunzer B., J. Heinze & B. Hölldobler, 1998. Cooperative colony founding and experimental primary polygyny in the ponerinae ant *Pachycondyla villosa*. *Ins. Soc.*, 45: 267-276.
- Trunzer B, J. Heinze & B. Holldobler 1999. Social status and reproductive success in queenless ant colonies. *Behaviour*, 136: 1093-1105.
- Tschinkel W. R. & D. F. Howard 1983. Colony founding by pleometrosis in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 297-310.
- van Walsum, E., B. Gobin, F. Ito & J. Billen 1998. Worker reproduction in the ponerinae ant *Odontomachus simillimus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiol.*, 32 (3): 427-440.
- Wilson E. O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Belknap Press.
- Wilson E. O. 1974. The population consequences of polygyny in the ant *Leptothorax curvispinosus*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 67: 781-786.

Considerações Finais

CAPÍTULO I

De acordo com as diversas características da ecologia e história natural de *O. hastatus* observadas nessa parte do estudo tais como hábito alimentar, ritmo de atividade e forrageamento, demografia das colônias, densidade de ninhos na restinga e padrões de utilização dos sítios de nidificação, podemos considerar que:

1) *O. hastatus* nidifica em bromélias epífitas e forrageia essencialmente sobre os galhos da vegetação, nunca descendo para forragear no solo.

2) A atividade de forrageamento das operárias se dá principalmente durante a noite e existe um padrão consistente para a espécie em relação aos horários de entrada e saída do ninho; o número de operárias em atividade de forrageamento é maior durante os meses do verão.

3) A dieta de *O. hastatus* constituiu-se basicamente de insetos de hábitos noturnos tais como mariposas (Lepidoptera) e pernilongos (Diptera), e aranhas (Araneae). Além destes, formigas (Hymenoptera), besouros (Coleoptera) e baratas (Dictyoptera) foram bastante representativos na dieta de *O. hastatus*.

4) *O. hastatus* possui poliginia funcional facultativa em suas colônias; as colônias são relativamente pequenas (média: 3,74 rainhas; 291 operárias; N = 19 colônias) e o número de operárias é positivamente correlacionado com o de rainhas; o número de rainhas e o de operárias das diferentes colônias está positivamente correlacionado com o diâmetro da base de fixação da(s) bromélia(s) amostrado para cada ninho coletado (Figura 2).

5) Ninhos de *O. hastatus* ocorrem numa densidade de 33,7 ninhos/ha na restinga da Ilha do Cardoso e são mais freqüentemente encontrados em locais com diâmetros da base de fixação da(s) bromélia(s) superiores àqueles diâmetros da base de fixação da(s) bromélia(s) que são mais comumente encontrados na restinga (Figura 4). Além disso, ninhos de *O. hastatus* foram menos freqüentemente encontrados em locais onde há poucas ou uma única bromélia epífita (Figura 5). Estes dados permitem

duas principais interpretações: 1) Rainhas de *O. hastatus* escolhem as bromélias maiores logo após o voo nupcial, talvez pelo fato destes possuírem melhores condições para o desenvolvimento de uma colônia; 2) Sobrevivência diferencial das colônias, podendo significar que as colônias não sobrevivem em sítios caracteristicamente pequenos, tanto em termos da base de fixação da(s) bromélia(s), quanto em relação ao número de bromélias presentes num mesmo local. Desta forma em ambos os casos, *O. hastatus* pode estar necessitando de sítios ideais para nidificação, os quais podem ser escassos e possivelmente um fator limitante. Se essa limitação de sítios de nidificação existir na restinga da Ilha do Cardoso, provavelmente este pode ser um dos fatores causadores da poliginia presente na espécie.

CAPÍTULO II

As interessantes relações de uma sociedade poliginica puderam ser analisadas em três colônias de *O. hastatus* e comparadas com uma sociedade monogínica, através de observações em laboratório. Os resultados destas observações possibilitaram as seguintes considerações:

1) Existem conflitos comportamentais entre rainhas e entre rainhas e operárias de uma mesma colônia de *O. hastatus*; os conflitos entre rainhas levam a uma formação hierárquica.

2) As rainhas no topo da hierarquia estabelecida em geral recebem mais cuidados de limpeza das operárias, ficam mais próximas à pilha de ovos, realizam um maior número de oviposições e apresentam uma melhor condição ovariana.

3) A poliginia funcional em *O. hastatus* foi confirmada através da análise dos ovários e das observações em laboratório, onde foi possível constatar que mais de uma rainha no interior das colônias poliginicas possuíam espermatozóides em suas espermatecas e realizavam oviposições no interior dos ninhos artificiais.

4) Na colônia monogínica, a rainha exibiu interações agonísticas para com suas operárias, e comparativamente ficou mais imóvel próximo à pilha de ovos que as rainhas das colônias poliginicas.

O estudo de história natural e biologia de uma espécie de formiga, principalmente de uma espécie de Ponerinae que é considerada basal filogeneticamente, é de extrema importância para uma melhor compreensão dos passos evolutivos dados por esses insetos sociais rumo à eussocialidade. Sendo assim, os resultados obtidos para *O. hastatus*, tanto no Capítulo I quanto no Capítulo II, servirão de base a trabalhos futuros que busquem um melhor entendimento dos aspectos evolutivos em formigas.