



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

Pedro Augusto Da Pos Rodrigues

**“Orientação espacial em uma formiga arborícola crepuscular:
Odontomachus hastatus (Formicidae: Ponerinae)”**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) PEDRO AUGUSTO DA POS RODRIGUES
[Assinatura]
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira

Campinas, 2009

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

R618o

Rodrigues, Pedro Augusto da Pos
Orientação espacial em uma formiga arborícola
crepuscular: *Odontomachus hastatus* (Formicidae:
Ponerinae) / Pedro Augusto da Pos Rodrigues. –
Campinas, SP: [s.n.], 2009.

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

1. Navegação (Biologia). 2. Pistas visuais. 3. Pistas
químicas. 4. Forrageamento. I. Oliveira, Paulo Sergio
Moreira Carvalho de. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Spatial orientation in the arboreal crepuscular ant *Odontomachus hastatus* (Formicidae: Ponerinae).

Palavras-chave em inglês: Navigation (Biology); Visual cues; Chemical cues; Foraging.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestrado em Ecologia.

Banca examinadora: Paulo Sergio Moreira Carvalho de Oliveira, Daniela Rodrigues, Karina Lucas Silva-Brandão.

Data da defesa: 20/07/2009.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

Campinas, 20 de julho de 2009.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira
(Orientador)


Assinatura

Prof. Dr.^a Daniela Rodrigues


Assinatura

Prof. Dr.^a Karina Lucas Silva-Brandão


Assinatura-

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

Assinatura

Prof. Dr. Kleber Del Claro

Assinatura

*Àqueles que me deram motivos a seguir a carreira acadêmica: Ronaldo Zucchi, João M. F. Camargo, João César “Lontra”, Beto Brandão, Edward O. Wilson, Bert Hölldobler, Alex Wild, Rodrigo Feitosa, Michael Hrcir, Paulo Oliveira, Glauco Machado, Paulo “Miúdo”, Daniela Rodrigues, Lucas Kaminski
e meus pais João e Carmen Rodrigues.*

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a meus pais e minha família, pelo constante suporte e interesse no meu trabalho, por apoiarem meus planos e escolhas e, principalmente, pela paciência e compreensão da minha ausência quando ‘sugado’ pelo mundo acadêmico.

Obrigado ao professor Paulo S. Oliveira, pela orientação e por me servir como exemplo de organização, dedicação e gosto pelo trabalho que faz. Sua experiência me fez notar soluções simples e eficientes para problemas que aparentemente demandariam um esforço hercúleo. Graças a este aprendizado, consigo delinear melhor meus próximos passos na carreira e fazê-los com maior segurança.

Agradeço ao professor Trigo e ao técnico José Carlos da Silva pelo apoio e por me ajudarem a construir a ‘gaiola’ de pvc utilizada nos experimentos. Ao ex-aluno do laboratório Rafael Camargo pelas dicas dos ‘primeiros passos’ no trabalho com *Odontomachus hastatus*.

Obrigado aos meus amigos do laboratório que me ajudaram com o trabalho tantas vezes, de trabalho “braçal” a discussões teórico-filosóficas e como apoiadores morais e grandes amigos. Obrigado por compartilharem comigo boa parte da minha vida nestes últimos 2 anos e me permitirem conhecer outras belas faces dos estudos em biologia e ecologia. Gabi, Cau, Daniel, Henrique, Júlia, Dr. Kaminski, Paulinho ‘da Gabi’ e Dr. Sendoya, muito obrigado!

Aos amigos ainda não citados, que também me auxiliaram em diversas fases do trabalho e da pós-graduação: Camila Castilho, Carlão, Carol Scultori, Cris Matavelli, Cris Planta, Cris Sauá, Danilo, Dri, Jana, Léo, Marcio, Saúva e a todos do Curso de Campo da Mata Atlântica (2007). Adaises e Gabi, pela amizade, apoio e por compartilharem comigo as primeiras impressões e dificuldades de adaptação ao mundo unicampiano. Agradeço à

minha amiga Dani pelas discussões sobre comportamento, pela paciência e amizade. Dani e Gabi, obrigado pelo exemplo de caráter e companheirismo, por sempre estenderem a mão quando era necessário ajudar seus amigos.

Aos amigos externos a Unicamp, Carol ‘Bubú’, Bany, Mariana ‘Fralda’, Galera, JP, Lívia, Pimenta, Simeão e Túlio, que de forma direta ou indireta também deram importante apoio para o desenvolvimento desta dissertação.

Agradeço ao IBAMA e ao IF pelas licenças concedidas. Agradeço ao pessoal do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, por todo suporte durante meu trabalho de campo. Ao Leandro e ao Dú, pela ajuda em campo e pelas fotografias. Ao Rodrigo Feitosa (MZ-USP) por me auxiliar na identificação da formiga *Odontomachus hastatus*.

Agradeço à Célia pela atenção, boa-vontade e muita eficiência, tanto nos processos relacionados à pós-graduação como no auxílio à comissão do Biofórum.

Graças a Capes (conv. DS-00014/07-9), Fapesp (07/52974-8), e Faepex (304521/2006-0), tive apoio financeiro que possibilitou minha vida em Campinas e o desenvolvimento de meu projeto de mestrado.

Sumário

Resumo	8
Abstract.....	9
Introdução geral.....	10
Referências	15
Capítulo 1: Orientação espacial em uma formiga arborícola crepuscular <i>Odontomachus</i> <i>hastatus</i> (Formicidae: Ponerinae).....	19
Introdução.....	20
Materiais e Métodos	23
Resultados.....	29
Discussão	33
Conclusões.....	38
Referências	39
Figuras	45

RESUMO

Em matas de restinga da Ilha do Cardoso (SP), forrageadoras da formiga arborícola crepuscular/noturna *Odontomachus hastatus* podem caçar a > 8 m do ninho. O forrageamento se dá principalmente no dossel, em uma intrincada rede de galhos, onde esta formiga deve ser capaz de aprender o caminho de retorno ao ninho. O ambiente do dossel e seu hábito noturno tornam esta espécie um interessante modelo para pesquisa em orientação espacial. Para investigar os mecanismos de orientação empregados por *O. hastatus*, realizamos experimentos sob condições controladas em laboratório, usando uma arena circular onde marcas visuais e químicas poderiam ser manipuladas. Testamos a influência de: (i) um padrão de dossel artificial; (ii) pistas visuais horizontais; (iii) uma pista tridimensional (cilindro); e (iv) pistas químicas na superfície do chão da arena. Nossos resultados demonstram que *O. hastatus* se guia principalmente por pistas visuais (pistas do dossel e pistas horizontais), o que está de acordo com o encontrado em formigas diurnas. A luminosidade noturna (lua/estrelas) é aparentemente suficiente para produzir silhuetas contrastantes do dossel e vegetação circundante, e podem ser importantes referenciais de orientação. Por outro lado, substâncias químicas não funcionaram como pistas para o retorno de forrageadoras. Ao contrário do chão plano da arena circular, é possível que marcas químicas sejam importantes na marcação de rotas arbóreas bifurcadas de *O. hastatus*. O uso de pistas químicas por formigas é geralmente considerado importante para orientação noturna e este trabalho é a primeira demonstração experimental do uso de pistas visuais por uma formiga noturna e arborícola. O presente estudo contribui para o desenvolvimento de estudos comparativos sobre a evolução da orientação espacial em formigas e outros insetos.

ABSTRACT

In the ‘restinga’ sandy plain forest of Ilha do Cardoso (SP), foragers of the crepuscular/nocturnal arboreal ant *Odontomachus hastatus* may hunt > 8 m away from their nests. Foraging takes place mainly in the canopy amongst the intricate net of branches and bifurcations, where ant foragers must be able to learn the way back to the nest. The canopy environment together with the nocturnal habit makes this species an interesting model for research on spatial orientation. In order to investigate orientation mechanisms employed by *O. hastatus*, we performed controlled laboratory experiments using a circular arena where chemical and visual cues could be manipulated. We tested the influence of: (i) an artificial canopy pattern; (ii) horizontal visual cues; (iii) a tridimensional cue (cylinder); (iv) chemical cues on the ground surface. Our results demonstrate that *O. hastatus* is guided mainly by visual cues (canopy and horizontal cues), which is in accordance with other diurnal arboreal ants. Nocturnal luminosity (moon/stars) is apparently sufficient to produce contrasting silhouettes from the canopy and surrounding vegetation, which may be important as orientation references. On the other hand, chemical substances provided no cues to returning foragers. Contrary to the plain floor of the circular arena, it is possible that chemical cues are important for marking bifurcated arboreal routes of *O. hastatus*. The use of chemical cues by ants is generally considered important for orientation during the night, and this work is the first experimental demonstration of the use of visual cues by a nocturnal and arboreal ant. The present study provides important information for comparative studies on the evolution of spatial orientation behavior in ants and other insects.

INTRODUÇÃO GERAL

1. Orientação em insetos

Insetos, assim como outros animais, empregam diferentes mecanismos de orientação quando buscam recursos, isto é, alimento, abrigo ou parceiros sexuais (Fraenkel & Gunn, 1961; Bell, 1991). O deslocamento é definido como orientado quando envolve o uso de pistas direcionais que indicam a localização de um alvo (Jander, 1963; Bell, 1991; Wehner, 1992). Graças a uma capacidade sensorial muitas vezes surpreendente, os insetos captam e processam diversas fontes de informação orientadora, próprias ou do ambiente, que permitem uma eficiente e econômica conclusão de busca (Bell, 1991; Wehner, 1992). Estes animais portadores de “mini-cérebros” apresentam tanto soluções simples para problemas complexos de orientação, como também têm demonstrado uma incrível capacidade cognitiva (Wehner, 1992; Collett *et al.*, 2003; Wehner, 2003; Menzel & Giurfa, 2006).

Orientação pode ser entendida como a capacidade de controlar a localização e a atitude no espaço e tempo, a partir de referências internas e externas (Jander, 1963). Segundo alguns autores (Fraenkel & Gunn, 1961; Papi, 1992; Wehner, 1992; Murray *et al.*, 2006), quando os mecanismos de orientação envolvem um senso de localização espacial (como em um mapa) associado a uma bússola externa (*e.g.* pistas celestiais), deve ser usado o termo “navegação”. Assim, o termo “orientação” se aplica a respostas gerais de locomoção ou posicionamento governadas por uma fonte de estímulos (*e.g.* cineses, taxia), enquanto que respostas que envolvem o retorno a pontos específicos ou a realização de ciclos migratórios são consideradas um tipo especial de orientação (= navegação) (revisto em Jander, 1963; Wehner, 1992; Wehner *et al.*, 1996).

2. Navegação: um caso especial de orientação

O comportamento de navegação combina diferentes mecanismos de orientação, principalmente de taxia. Pistas de taxia assumem o papel de bússola durante a navegação, pois indicam direção. O outro requisito para navegação é um senso de localização no espaço, seja por meio de pistas familiares do ambiente ou por representações internas do espaço ('mapas mentais'), que informem sentido e distância (Wehner, 1992; Wehner *et al.*, 1996; Dyer, 1998; Collett *et al.*, 2006). Basicamente, insetos navegam sob a dependência de pistas internas e externas, geralmente usadas de forma associada, tanto em navegação de longa-distância (migração) como em navegação de curta-distância (Jander, 1963; Wehner *et al.*, 1996; Holland *et al.*, 2006; Murray *et al.*, 2006).

Insetos que navegam por centenas ou milhares de quilômetros, como em ciclos migratórios (revisto em Dingle, 1980), geralmente possuem um programa interno, pré-determinado de orientação. Várias gerações da borboleta monarca *Danaus plexippus* (Nymphalidae), por exemplo, migram de acordo com informações ao longo de sua rota, como fotoperíodo e o azimute solar (Brower, 1996; Mouristen & Frost, 2002; Sauman *et al.*, 2005).

Por outro lado, em navegação de curtas distâncias as rotas não são pré-determinadas, o que exige uma capacidade de aprendizado através de pistas de orientação. Navegação em curtas distâncias geralmente está envolvida com retorno a pontos específicos, como o ninho/abrigo ou fontes de alimento (Papi, 1992). Por esta razão, os casos que melhor ilustram este tipo de navegação são os de forrageadores de base centralizada (*central-place foragers*) (Dyer, 1998), como é o caso de formigas.

3. Navegação em formigas

Formigas estão entre os artrópodes de maior sucesso ecológico, o que se traduz em sua grande abundância, capacidade de colonizar lugares tão diferentes como o deserto ou matas tropicais e suas várias estratégias de forrageamento (Hölldobler & Wilson, 1990). De acordo com este sucesso, formigas desenvolveram um grande espectro comportamental, o que faz delas um dos organismos mais usados em investigações comportamentais, incluindo orientação espacial (Dyer, 1998).

Segundo Wehner *et al.* (1996), ao navegar, as formigas se baseiam em um mecanismo de orientação fundamental em insetos, a integração de caminhos (*path integration*). O inseto registra seu movimento constantemente, de maneira que a qualquer momento ele tem uma representação interna de sua localização em relação ao ninho (Dyer, 1998; Collett & Collett, 2004). Assim, quando volta ao ponto inicial, ele integra todas as direções e distâncias percorridas em um único vetor (vetor global), que indica o menor caminho de retorno (Wehner, 1992; Wehner *et al.*, 1996; Collett *et al.*, 1998). A formiga do deserto (*Cataglyphis* spp.), por exemplo, é capaz de monitorar seu deslocamento angular em relação ao sol, por meio de sensibilidade à luz polarizada (Wehner, 1992), e também é capaz de memorizar a distância percorrida por meio de órgãos mecanorreceptores, que monitoram o movimento das pernas (Wittlinger *et al.*, 2007). Seguindo o vetor global resultante destas informações, formigas do deserto são capazes de navegar com precisão de volta ao ninho (Wehner, 1992; Wehner *et al.*, 1996).

Contudo, por se tratar de um sistema essencialmente egocêntrico, o mecanismo de integração de caminhos está sujeito a muitos erros (Wolf & Wehner, 2005; Merkle *et al.*, 2006; Merkle & Wehner, 2009). Estes erros são diminuídos pelo uso de pistas geocêntricas, isto é, aquelas fornecidas pelo ambiente, principalmente marcas visuais (*landmarks*)

(Collett, 1992; Wehner *et al.*, 2006). Durante a navegação, formigas memorizam as marcas visuais como fotos (*snapshots*) (Collett & Collett, 2002). Ao repetir o percurso, a formiga compara a imagem vista com a memorizada e se desloca de maneira a diminuir a discrepância destas informações (Wehner *et al.*, 1996; Collett *et al.*, 2003). Assim, marcas visuais possibilitam que o inseto forme vetores locais de orientação ao longo de suas rotas (Collett & Collett, 2004). A vantagem de vetores locais sobre vetores globais é que se o inseto sofre deslocamento de sua rota, ele é capaz de identificar marcas visuais familiares e retornar à ela (Collett *et al.*, 1998).

A orientação espacial em animais combina diferentes sistemas de procura que, por sua vez, são adaptados às contingências ambientais (Bell, 1991). Assim, uma vez que formigas são capazes de explorar diversos ambientes também deverão ser encontradas diversas particularidades quanto ao comportamento de orientação destes insetos. *Gigantiops destructor*, por exemplo, é uma formiga guiada primariamente por uma rotina motora associada a pistas visuais familiares (Macquart *et al.*, 2006; Marcquart *et al.*, 2008), ao invés de realizar integração de passos (Beugnon *et al.*, 2005), mecanismo primário usado por formigas do deserto *Cataglyphis* (Wehner *et al.*, 1996).

3.1 Formigas arborícolas tropicais

Formigas do deserto enfrentam um ambiente pobre em pistas visuais e dependem de pistas celestiais quando navegam (Wehner *et al.*, 1996; Dyer, 1998). Em contraposição ao deserto, matas tropicais são ricas em pistas visuais, mas pistas celestiais muitas vezes são encobertas pela vegetação arbórea e só poderiam ser acessadas por aberturas amplas do dossel da floresta (Shashar *et al.*, 1998). Deste modo, o dossel pode formar um padrão de referência para formigas no lugar de pistas celestiais. Há quase 30 anos, Hölldobler (1980)

demonstrou que o padrão do dossel pode representar uma pista visual de orientação para formigas. Desde então, este mesmo mecanismo foi também encontrado para espécies de diferentes subfamílias [*e.g.* Formicinae (Klotz & Reid, 1993); Ponerinae (Hölldobler, 1980; Oliveira & Hölldobler, 1989); Paraponerinae (Baader 1996; Ehmer 1999); Prionomyrmecinae (Hölldobler & Taylor, 1983)]. Mesmo à noite, o dossel fica disponível como pista de orientação (Klotz & Reid, 1993; Ehmer, 1999). Devido à baixa luminosidade, pistas horizontais dos estratos mais baixos da floresta se apresentam com baixo contraste e não são efetivas durante a navegação quando comparadas a pistas de alto contraste como o padrão do dossel (Ehmer, 1999).

Outra diferença em relação ao deserto é que em matas tropicais as formigas podem se deslocar para além do ambiente bi-dimensional terrestre, como é o caso de formigas arborícolas. Algumas formigas que forrageiam em árvores, como *Formica rufa* (Graham & Collett, 2002; Harris *et al.*, 2007), mostram uma grande dependência de marcas visuais para se orientar, enquanto outras parecem não dependerem de pistas desta natureza (*e.g.* *Pseudomyrmex termitarius*; Jaffé *et al.*, 1990). De fato, a escassez de estudos dificulta o delineamento de um padrão de orientação em formigas arborícolas em geral. Formigas do deserto são sem dúvida o modelo principal de estudos de orientação espacial (*e.g.* Wehner, 2003) e poucos trabalhos investigaram como se dá a orientação espacial em formigas de matas tropicais, o que dificulta comparações e generalizações sobre a evolução dos mecanismos de orientação neste grupo taxonômico.

No presente trabalho investigamos os mecanismos de orientação em uma formiga arborícola neotropical, *Odontomachus hastatus*. No gênero *Odontomachus* não há registros do uso de trilhas químicas ou pistas magnéticas de orientação, mas pistas visuais como o dossel parecem ser de grande importância para navegação, como no caso da formiga

terrícola *O. bauri* (Oliveira & Hölldobler, 1989). *Odontomachus hastatus* tem hábitos crepusculares e noturnos (Camargo, 2002) e ao forragear nas copas das árvores se depara com diversas pistas visuais, como as silhuetas do dossel e vegetação ao redor, ou ainda a sucessão de galhos e bifurcações, que devem fornecer informações direcionais durante o forrageio. Para testar esta hipótese, realizamos experimentos em laboratório, para saber o papel das marcas visuais (dossel, marcas visuais horizontais e marcas visuais tridimensionais) e químicas na orientação espacial de *O. hastatus*. Dadas as características peculiares desta espécie, este trabalho contribui para o entendimento das estratégias de orientação usadas por insetos noturnos e arborícolas, assim como fornece subsídios para estudos comparativos sobre a evolução destes mecanismos em formigas.

REFERÊNCIAS:

- Baader, A.P. 1996. The significance of visual landmarks for navigation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, 43: 435-450.
- Bell, WJ. 1991. **Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources.** Chapman & Hall: London. 358 pp.
- Beugnon, G.; Lachaud, J.P. & Chagné, P. 2005. Use of long-term stored vector information in the neotropical ant *Gigantiops destructor*. *J. Insect Behav.*, 18: 415-432.
- Brower, LP. 1996. Monarch butterfly orientation: missing pieces of a magnificent puzzle. *J. Exp. Biol.*, 199: 93-103.
- Camargo, R.X. 2002. *Ecologia e comportamento social da formiga arborícola Odontomachus hastatus (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae).* Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.

- Collett, T.S. 1992. Landmark learning and guidance in insects. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 337 (1281), 295-303.
- Collett, T.S. & Collett, M. 2002. Memory use in insect visual navigation. *Nat. Rev. Neurosci.*, 3: 542–552.
- Collett, T. S. & Collett, M. 2004. How do insects represent familiar terrain? *J. Physiol. Paris*, 98: 259–264.
- Collett, M.; Collett, T.S.; Srinivasan, M.V. 2006. Insect navigation: measuring travel distance across ground and through air. *Current Biology*, 16: 887-890.
- Collett, T.S.; Graham, P. & Durier V. 2003. Route learning by insects. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 13: 718 – 725.
- Collett, M.; Collett, T.S.; Bisch, S. & Wehner, R. 1998. Local and global vectors in desert ant navigation. *Nature*, 394: 269-272.
- Dingle, H. 1980. Ecology and evolution of migration. *In: Animal migration, orientation and navigation* (ed. S. A. Gauthreaux Jr.), pp. 1-101. London: Academic Press. 387 pp.
- Dyer, F.C. 1998. Spatial cognition: lessons from central-place foraging insects. *In: Animal Cognition in Nature* (eds. I. Pepperberg, A. Kamil, e R. Balda), pp. 119-154. London: Academic Press. 465 pp.
- Ehmer, B. 1999. Orientation in the ant *Paraponera clavata*. *J. Ins. Behav.*, 12: 711–722.
- Fraenkel. G.S. & Gunn, D.I. 1961. **The orientation of animals**. Oxford: Clarendon Press. 376 pp.
- Graham, P. & Collett, T. S. 2002. View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *J. Exp. Biol.*, 205: 2499–2509.
- Harris, R.A.; Graham P. & Colett T.S. 2007. Visual cues for the retrieval of landmarks memories by navigating wood ants. *Current Biology*, 17: 93-102.
- Hölldobler, B. 1980. Canopy orientation: A new kind of orientation in ants. *Science*, 210: 86-88.

- Hölldobler, B. & Taylor, R.W. 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insectes Soc.*, 30: 384–401.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. **The Ants**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 746 p.
- Jaffé, K.; Ramos, C.; LaGalla, C. & Parra, L. 1990. Orientation cues used by ants. *Insectes Soc.* 37: 101-115.
- Jander R. 1963. Insect orientation. *Ann. Rev. Entomol.*, 8: 95-114.
- Klotz, J.H. & Reid, B.L. 1993. Nocturnal orientation in the black carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (DeGeer) (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Soc.*, 40: 95-106.
- Macquart, D.; Latil, G. & Beugnon, G. 2008. Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*. *Animal Behaviour*, 75: 1693-1701.
- Macquart, D.; Garnier, L.; Combe, M. & Beugnon, G. 2006. Ant navigation *en route* to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *J. Comp. Physiol. A*, 192: 221-234.
- Menzel, R. & Giurfa, M. 2006. Dimensions of cognition in an insect, the Honeybee. *Behav. Cogn. Neurosci. Rev.*, 5: 24-40.
- Merkle, T. & Wehner, R. 2009. Repeated training does not improve path integrator in desert ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 63: 391-402.
- Merkle, T.; Rost, M. & Alt, W. 2006. Egocentric path integration models and their application to desert arthropods. *J. Theoret. Biol.*, 240: 385-399.
- Mouritsen, H. & Frost, B. J. 2002. Virtual migration in tethered flying monarch butterflies reveals their orientation mechanisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99: 10162–10166.
- Murray, J.A., Estep, J., & Cain, S.D. 2006. Advances in the neural bases of orientation and navigation. *Integr. Comp. Biol.*, 46: 871-879.
- Oliveira, P.S. & Hölldobler, B. 1989. Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 83:154-166.

- Papi, F. 1992. General Aspects. *In: Animal Homing* (ed. Papi, F), pp 1-18. Chapman & Hall, London, 390 pp.
- Sauman, I.; Briscoe, A.D.; Zhu, H.; Shi, D.; Froy, O.; Stalleicken, J.; Yuan, Q.; Casselman, A. & Reppert, S.M. 2005. Connecting the navigational clock to sun compass input in monarch butterfly brain. *Neuron*, 46: 457-467.
- Shashar, N.; Cronin, T.W.; Wolff, L.B. & Condon, M.A. 1998. The polarization of light in a tropical rain forest. *Biotropica*, 30: 275–285.
- Wehner, R. 1992. Arthropods. *In: Animal Homing* (ed. Papi, F), pp 45-144. Chapman & Hall, London, 390 pp.
- Wehner, R. 2003. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *J. Comp. Physiol. A*, 189: 579–588.
- Wehner, R.; Michel, B. & Aantonsen, P. 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric. *J. Exp. Biol.*, 199: 129–140.
- Wittlinger, M.; Wehner, R. & Wolf, H. 2007. The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *J. Exp. Biol.*, 210: 198-207
- Wolf, H. & Wehner, R. 2005. Desert ants compensate for navigation uncertainty. *J. Exp. Biol.*, 208: 4223- 4230.

CAPÍTULO 1

**“Orientação espacial em uma formiga arborícola crepuscular:
Odontomachus hastatus (Formicidae: Ponerinae)”**

INTRODUÇÃO

Formigas estão entre os organismos mais bem estudados quanto à orientação espacial (Dyer, 1998; Collett & Collett, 2004). Assim como outros insetos sociais, operárias forrageadoras devem ser capazes de retornar a pontos específicos, como a colônia ou uma fonte de alimento, e por isso são também conhecidas como forrageadores de base centralizada (*central place foragers*; Dyer, 1998). O retorno correto se dá através de mecanismos de orientação, que envolvem o estabelecimento ou aprendizado de rotas (Collett *et al.*, 2003), através da aquisição de informações espaciais durante o forrageamento (Wehner, 1992; Wehner *et al.*, 1996).

Embora seja comum pensar em trilhas químicas para ilustrar a orientação de formigas, suas estratégias são bem mais diversas. Geralmente, formigas possuem um sistema egocêntrico e um geocêntrico de orientação (revisto em Wehner, 1992; Wehner *et al.*, 1996; Collett & Collett, 2004). O sistema egocêntrico registra as direções tomadas e a distância percorrida durante um dado percurso, as quais podem ser integradas em uma direção única que indica o menor caminho de retorno ao ponto inicial, um processo conhecido como integração de caminhos (*path integration*) (Wehner *et al.*, 1996). Este sistema é sujeito a erros cumulativos e é calibrado pelo sistema geocêntrico de orientação (Wehner *et al.*, 1996).

O sistema geocêntrico inclui pistas ambientais ao sistema de orientação de formigas e pode envolver orientação magnética (*Atta colombica*, Banks & Syrgley, 2003; *Pachycondyla marginata*, Acosta-Avalos *et al.*, 2001; *Formica uralensis*, Çamlitepe & Stradling, 1995), orientação tátil (*Cataglyphis fortis*, Seidl & Wehner, 2006; Merkle, 2009) e até orientação por meio de odores carregados pelo ar (*C. fortis*, Wolf & Wehner,

2005). Contudo, marcas visuais (*landmarks*) são as pistas geocêntricas mais frequentemente utilizadas por formigas (Collett, 1992; Collett *et al.*, 2003).

Operárias da formiga *Formica japonica* (Formicinae), por exemplo, podem utilizar marcas visuais do horizonte quando se orientam de volta ao ninho (Fukushi, 2001). Outras características locais, como pequenas pedras ou vegetação, também podem servir como marcas visuais, como demonstrado em *F. rufa* (Nicholson *et al.*, 1999), *Cataglyphis spp.* (Wehner, 2003) e *Melophorus bagoti* (Cheng *et al.*, 2009). Graham *et al.* (2003) demonstraram que rotas da formiga *F. rufa* podem ser afetadas inclusive por objetos presentes ao longo do caminho, como cilindros. Segundo estes autores, insetos são geralmente atraídos por objetos na trilha, que funcionam como pontos de segmentação da rota, diminuindo a probabilidade da formiga se perder caso seja ligeiramente deslocada do caminho correto.

Contudo, Ehmer (1999) demonstrou que em condições de pouca luminosidade, marcas visuais horizontais de estratos baixos da floresta podem não ser detectadas por formigas, como no caso de *Paraponera clavata* (Paraponerinae). Em total escuridão, algumas formigas se guiam somente por trilhas químicas, como em *Formica nigricans* (Beugnon & Fourcassié, 1988) e *Camponotus pennsylvanicus* (Klotz, 1986). No caso de *P. clavata*, o dossel pode formar um padrão de alto contraste que atua como um referencial confiável de orientação, mesmo à noite (Baader 1996; Ehmer 1999). A orientação espacial por pistas do dossel foi demonstrada originalmente para o poneríneo terrícola e de hábitos diurnos *Pachycondyla (=Paltothyreus) tarsatus* (Hölldobler, 1980). Entretanto, *Odontomachus bauri*, outro poneríneo terrícola, apresenta atividade noturna e também pode depender do dossel para se orientar (Oliveira & Hölldobler, 1989; Ehmer & Hölldobler, 1996). Posteriormente, o mesmo mecanismo foi sugerido para as formigas arborícolas e

noturnas *Prionomyrmex* (= *Nothomyrmecia*) *macrops* (Hölldobler & Taylor, 1983) e *Camponotus pennsylvanicus* (Klotz & Reid, 1993). O mecanismo de orientação noturna com auxílio do dossel foi sugerido até para outros insetos, como no percevejo *Parastrachia japonensis* (Parastrachiidae) (Hironaka *et al.*, 2008).

Odontomachus hastatus (Ponerinae) (Fig. 1A), uma formiga arborícola que ocorre em florestas tropicais da América Central à América do Sul (Kempf, 1972), reúne características que a torna um ótimo modelo de pesquisa em orientação espacial. *Odontomachus hastatus* tem hábito crepuscular e noturno e nidifica sob bromélias epífitas de grande porte (Camargo, 2002), sendo muito raros ninhos no chão (Gibernau *et al.*, 2007). Adicionalmente, Camargo (2002) observou em floresta de restinga na Ilha do Cardoso (SP) que estas formigas se afastam do ninho sempre em direção à copa, não havendo registro de forrageamento no chão. Em amostragens feitas no solo da mesma área, por meio de iscas de sardinha e mel, também não há registros de *O. hastatus* (Passos & Oliveira, 2003). Assim, uma vez que *O. hastatus* concentra todo o forrageamento nas copas de árvores, esta formiga deve ser capaz de se orientar em um ambiente espacialmente semelhante a um labirinto (Jander, 1990).

No ambiente do dossel arbóreo, *O. hastatus* se depara com diversas pistas visuais, como as silhuetas da copa e vegetação ao redor, ou ainda a sucessão de galhos e bifurcações, que podem fornecer informações direcionais durante o forrageamento (Fig. 1 B-D). Há também a possibilidade de uso de trilhas químicas, embora na subfamília Ponerinae isto seja raro (Hölldobler & Wilson, 1990; Lattke, 2003; Hölldobler & Wilson, 2009). Não há registro do uso de trilhas químicas no gênero *Odontomachus*, apesar de que em *O. troglodytes* tenha sido documentado o uso de pistas químicas derivadas de fezes de operárias para orientação espacial (Dejean *et al.*, 1984).

Este trabalho teve por objetivo investigar os mecanismos de orientação espacial em *O. hastatus*, através de experimentos em laboratório que testaram o papel de marcas visuais e químicas na orientação de *O. hastatus*. Observações em campo sobre o comportamento e deslocamento das formigas forneceram subsídios para a interpretação dos dados encontrados em laboratório.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. Área de estudo

As observações e coletas foram realizadas em uma mata de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), localizado no litoral sul do estado de São Paulo, Brasil (25°03'S; 47°53'W) (Barros *et al.*, 1991). O clima na região é quente e super úmido com alta pluviosidade inclusive no inverno, ocorrendo mais de 3000 mm de precipitação anual (Barros *et al.*, 1991). A temperatura média anual é de 19,4° C para as mínimas e de 26,7° C para as máximas (Barros *et al.*, 1991). A ilha (22500 ha) apresenta diferentes formações vegetais: vegetação pioneira de dunas, vegetação de restinga, floresta tropical pluvial de planície litorânea, floresta tropical pluvial de encosta (Serra do Mar), e vegetação de mangue (Barros *et al.*, 1991). Este trabalho foi realizado em uma mata de restinga na porção nordeste da ilha, onde colônias de *O. hastatus* ocorrem em abundância (ca. 33 colônias/ha), em ninhos tipicamente construídos entre as raízes de bromélias epífitas (Camargo, 2002).

2. Observações naturalísticas

Duas colônias, distantes entre si por ca. de 20 metros, foram escolhidas para as observações. Os critérios para esta escolha foram facilidade de acesso visual e de acesso durante a noite. Ambas as colônias foram encontradas sob grupos de três indivíduos da bromélia *Vriesea altodaserrae* (L.B.Sm) (Bromeliaceae), e a cerca de 2 m do chão. Antes das observações, a vegetação no entorno de cada colônia foi inspecionada num raio de 10 m para excluir a possibilidade da existência de outras colônias. As observações foram contínuas e realizadas no período de maior atividade desta espécie, das 22h às 2h (Camargo, 2002). O número de operárias de *O. hastatus* foi registrado por meio de varredura visual a distâncias crescentes ao longo de troncos e pontes vegetais, a partir do ninho focal. Foram usadas lanternas de cabeça e escadas para acesso visual das formigas, e uma trena para mensurar as distâncias percorridas por cada indivíduo registrado. As varreduras foram intercaladas por intervalos de 10 minutos para diminuir a perturbação provocada pela luz, e foi registrado o número de formigas a cada metro de distância do ninho

3. Experimentos em laboratório

Os experimentos descritos a seguir foram conduzidos com uma colônia de *O. hastatus* coletada no PEIC e transferida para o laboratório, na Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). A colônia consistia de uma rainha, ca. 300 operárias, algumas pupas e ovos, e foi acondicionada em sete tubos de ensaio (15x2 cm) com água presa ao fundo com algodão, os quais se situavam dentro de uma bandeja plástica (30x20x8 cm), onde eram disponibilizadas água, solução adocicada (40%), moscas (*Drosophila*) e dieta artificial *ad libitum* (Fig. 2) (Bhatkar & Whitcomb, 1970). Antes e durante os

experimentos, o ninho foi mantido em condições controladas de temperatura (25°C), umidade (60% u.r) e luz (12:12 h de fotoperíodo).

O aparato experimental para testes de orientação foi adaptado de acordo com o descrito por Oliveira & Hölldobler (1989) e consistiu de uma arena circular (70 cm de diâmetro, 40 cm de altura) de paredes internas totalmente brancas, conectada ao ninho (Fig. 3A). Quatro pontes ligavam a área interna a quatro saídas feitas de tubos plásticos, idênticas e equidistantes entre si (0°, 90°, 180°, 270°), mas somente uma conectava-se ao ninho (0°) e as outras eram saídas falsas. Uma placa de acrílico translúcida (2x2 m) suspensa a 40 cm da arena tornava a iluminação difusa e excluía qualquer pista visual do teto do laboratório. Adicionalmente, uma placa de vidro transparente foi colocada sobre a arena, evitando o escape de formigas. O chão da arena foi forrado com uma peça circular de papel-toalha (60 cm de diâmetro), mantida centralizada na arena.

3.1 Procedimentos Gerais

Cada série experimental consistia de duas fases: treino e teste. Na fase treino, as formigas tinham acesso livre à arena por uma semana, onde ficava disponível uma pista visual ou química. Nos primeiros quatro dias as formigas eram alimentadas com moscas *Drosophila* congeladas (10-20), oferecidas no centro da arena (Fig 3A). Nos três dias seguintes, as formigas eram deixadas sem alimento, para estimular o forrageamento. Em seguida, era dado início a fase teste: até 40 formigas eram testadas em cada série experimental (controle ou teste). Cada formiga era testada individualmente, e o acesso foi controlado por meio de uma porta deslizante de papel, que interceptava o tubo plástico que ligava o ninho à arena (Fig. 3A). Uma vez dentro da arena, foi registrado o tempo gasto pela formiga para achar as moscas no centro da arena e, em seguida, para achar a saída.

Também foram registradas a direção de retorno da formiga no momento em que cruzava a linha tracejada na borda do forro de papel, bem como a saída escolhida pela formiga ao retornar para o ninho (Fig.3A). O observador constantemente mudava de posição ao redor da arena, a fim de evitar que também representasse uma marca de orientação durante as observações. Manipulações controle ou tratamento, em cada série experimental, foram feitas enquanto o indivíduo testado inspecionava as presas no centro da arena, o que poderia durar de 10-15 s. Exceto pela série experimental envolvendo pistas químicas, o forro de papel e as pontes eram substituídos por novos a cada cinco formigas testadas. Adicionalmente, as paredes internas da arena eram limpas com papel toalha seco. Somente foram consideradas formigas que tinham sucesso em achar e capturar as presas em um intervalo de 10 minutos. Os experimentos foram conduzidos em séries de até 3h de duração, entre 9:00 h e 18:00 h. Cada formiga era testada apenas uma vez e mantida fora do ninho até o fim da sessão experimental, para se evitar efeitos de experiência. Um intervalo mínimo de 3 horas era dado entre cada sessão.

3.2 Pistas visuais: Dossel

Um padrão artificial de dossel foi construído com cinco tiras de cartolina preta (cada tira: 10x70cm), convergentes como um leque (Fig. 3B). O padrão de dossel foi colocado sobre a placa de vidro que cobria a arena, com o ponto de convergência apontando para a saída verdadeira da arena (0°). Esta situação foi mantida por uma semana antes de cada série experimental. Na série controle, o dossel era girado a 45° e recolocado na posição original, enquanto o indivíduo focal inspecionava as presas. Assim, poderia ser controlada a manipulação utilizada na série tratamento (arraste do dossel). Na série tratamento, a posição do dossel era alterada para 90 °.

De acordo com Hölldobler (1980), formigas que exibem o comportamento de erguer a cabeça enquanto forrageiam provavelmente se orientam com o auxílio do dossel. Oliveira & Hölldobler (1989) verificaram que isto é válido para *Odontomachus bauri*, e um número maior de formigas levantou a cabeça quando confrontadas com uma alteração no padrão do dossel. *O. hastatus* exibe o comportamento de erguer a cabeça (Camargo, 2002), mas em uma frequência bem menor do que a observada em *O. bauri* (Oliveira & Hölldobler, 1989). Para checar se este comportamento pode ser afetado por um dossel alterado, sua frequência foi registrada no decorrer dos experimentos.

3.3 Pistas visuais: Marcas horizontais

Para testar o efeito de marcas visuais semelhantes às avistadas no horizonte, uma placa branca com três tiras pretas (duas tiras de 4 x 9 cm e uma central de 4 x 25 cm) foi confeccionada em um papelão retangular e pendurada sobre a saída localizada a 0° (Fig. 3C). Como no experimento anterior, este padrão ficou disponibilizado às formigas por uma semana na posição a 0°. Os testes consistiram da manipulação da posição da placa enquanto a formiga inspecionava as presas. Na série controle, a placa foi elevada cerca de 5 cm e colocada na posição original. Na série tratamento, a posição da placa foi alterada para 90°.

3.4 Pistas visuais: Cilindro

Nesta série de experimentos, um cilindro de cor parda (15 cm de altura; 4 cm de diâmetro) foi colocado a 10 cm da parede, à esquerda da saída correta, que corresponde à direção 350°, conforme ilustrado na Fig. 3D (posição **Ci**). Antes das séries experimentais, a colônia foi acostumada por uma semana à presença do cilindro na posição **Ci**. Na primeira série de experimentos (controle), o cilindro era suspenso no ar, movido até a posição 35° e

recolocado na posição original. Já na série seguinte (tratamento), o cilindro tinha sua posição alterada para 80° (posição **Ci'**, Fig. 3D).

3.5 Pistas químicas

O efeito de marcas de odor foi testado a partir das respostas de orientação de formigas andando sobre um papel utilizado por uma semana ('velho') *versus* a resposta de formigas andando sobre um papel recém-trocado ('novo'). Como no experimento com o dossel padrão, as formigas se acostumaram por uma semana à presença do dossel sobre a arena (direção 0°). Durante o experimento, enquanto a formiga focal manipulava moscas no centro da arena, o dossel era removido, e assim a formiga deveria se orientar por outras pistas para retornar ao ninho. As únicas pistas não controladas neste caso foram marcas químicas no forro de papel velho, utilizado pela colônia por uma semana (série tratamento). Na série controle, as formigas foram testadas sobre um forro de papel novo (substituído a cada cinco testes). Como nos experimentos anteriores, em ambos os grupos experimentais a direção de retorno ao ninho da formiga-teste carregando alimento foi registrada assim que ela atravessava a linha tracejada do forro de papel na arena.

4. Análise estatística

Para cada série experimental, o vetor médio de todas as direções foi testado por meio do teste de Rayleigh. Foi utilizado o teste de Watson-William para comparar se duas direções dadas como significativas são também diferentes entre si. Estes testes foram feitos de acordo com Batschelet (1965) e Zar (1999). Em todos os experimentos, a diferença no tempo médio de retorno ao ninho entre controle e tratamento foi avaliada através do teste U

de Mann-Whitney. A comparação entre controle e tratamento quanto ao número de operárias que elevaram a cabeça foi feita por meio de teste de Qui-quadrado. As comparações do número de formigas subindo em diferentes pontes da arena foram realizadas por meio de testes G. Todos os testes foram feitos de acordo com Zar (1999), adotando-se o nível de significância de 5%. Os testes de estatística circular foram calculados com auxílio do software PAST (v. 1.81) (Hammer *et al.*, 2001), e demais testes foram efetuados no Bioestat (v. 5.0) (Ayres *et al.*, 2007).

RESULTADOS

1. Observações naturalísticas

As operárias de *Odontomachus hastatus* podem se afastar mais de oito metros do ninho (distância máxima dos registros devido às dificuldades de visualização da copa). O total acumulado de registros de formigas forrageando foi n=239 na colônia I (4 horas contínuas de observação) e n=130 na colônia II (3 horas contínuas de observação). A figura 4 mostra um esquema da frequência de formigas da colônia I, de acordo com a distância em que foram registradas. Tanto na colônia I como na colônia II foram observadas operárias retornando com presas, caminhando por contatos entre árvores, como galhos, lianas e folhas de bromélias (a figura 4 ilustra um contato por liana entre duas árvores). Esta mesma liana possibilitava o contato com uma bromélia terrestre, sendo este o primeiro registro de que operárias de *O. hastatus* não forrageiam somente na direção das copas das árvores.

As medianas de deslocamento do ninho, 2,14 m na colônia I e 2,43 m na colônia II, indicam que cerca de metade dos registros concentra-se nos primeiros 3m de distância do ninho (Figuras 4 e 5).

2. Experimentos em laboratório

2.1 Pistas visuais: Dossel

O dossel afetou a orientação espacial de operárias de *O. hastatus*. Na situação controle (dossel inalterado), a direção tomada pelas operárias (n=37) é representada pelo vetor médio $\mu = 8,98^\circ$ e é significativa ($r = 0,3935$; $p < 0,05$; Fig. 6A). A direção esperada (0°) está dentro do intervalo de confiança de 95% (IC 95%: $342,68^\circ$; $35,28^\circ$). Na situação em que o dossel é alterado para 90° , o vetor médio da direção tomada pelas formigas foi $\mu = 101,59^\circ$ ($r = 0,5764$; $p < 0,05$; n=40; Fig. 6B) com IC 95% entre $78,15^\circ$ e 125° . Estas duas direções são significativamente diferentes entre si ($U=20,78$; $p < 0,0001$).

A partir do momento em que uma operária encontrava o alimento, o tempo médio para ela escolher uma saída foi de $105,97 \pm 96,69$ s (média \pm DP) na situação controle e $100,22 \pm 59,34$ s no tratamento. Não foi encontrada diferença significativa entre esses tempos médios ($U = 735$; $p = 0,53$; $n = 40$). Já quanto à escolha de pontes, as escolhas feitas na situação controle foram diferentes do que no tratamento ($G=24,22$; g.l.=3; $p < 0,05$; n=40; Tabela 1); na situação controle, a ponte que dava acesso ao ninho foi escolhida com maior frequência, enquanto que no tratamento a ponte mais escolhida foi a que dava acesso à saída a 90° (Tabela 1).

2.1.1 Frequência de elevações da cabeça

Não foi encontrada diferença entre a frequência de operárias que levantaram a cabeça na situação controle (83,8%, n=31) e a encontrada na situação tratamento (80,6%, n=31) ($\chi^2 = 0,11$; g.l =1; $p=0,74$). A média de elevações de cabeça/operária também não diferiu: $5,19 \pm 4,55$ elevações/operária no controle e $5,55 \pm 7,57$ elevações/operária no tratamento.

2.2 *Pistas visuais: Marcas visuais horizontais*

Foi identificada uma clara interferência da posição das marcas visuais horizontais no comportamento de orientação de *O. hastatus*. O vetor médio obtido para a situação controle (marcas com posição inalterada) mostra claramente uma direção que aponta para a saída verdadeira ($\mu = 1,29^\circ$; $r = 0,69$; $p < 0,001$; $n=40$; Fig. 6C), o que pode ser confirmado pelo IC 95%, que inclui a direção esperada $\mu_0 = 0^\circ$ (351° ; $11,59^\circ$). Quando a posição destas marcas foi alterada para 90° , o vetor médio também foi significativo ($\mu = 80,53^\circ$; $r = 0,618$; $p < 0,001$; $n=40$; Figura 6D) e seu IC 95% inclui a direção esperada $\mu_0 = 90^\circ$ ($60,71^\circ$; $100,4^\circ$). Estas duas direções são significativamente diferentes entre si ($U=33,93$; $p < 0,0001$).

Os dados de escolha de ponte também corroboram estes resultados. Na situação controle, a ponte com maior frequência de escolha foi aquela localizada a 0° (Tabela 1). Já na situação tratamento, a ponte localizada a 90° teve a maior frequência registrada de escolha, em relação às outras pontes disponíveis na arena (Tabela 1). As frequências de escolha de ponte são significativamente diferentes, entre controle e tratamento ($G=25,50$; $g.l.=3$; $p < 0,001$). O tempo médio na situação controle para escolha de uma das saídas da arena foi $62,92 \pm 42,61s$, enquanto o valor encontrado na situação tratamento foi $99,92 \pm 59,82s$. Estes tempos são significativamente diferentes ($U = 443,5$; $p < 0,001$).

2.3 *Pistas visuais: Cilindro*

A hipótese de que as formigas poderiam utilizar pistas tridimensionais durante o percurso de retorno ao ninho também foi confirmada. Não foi encontrada uma direção significativa de orientação, nem na situação controle ($\mu = 40,89^\circ$; $r = 0,192$; $n=40$; $p > 0,05$; Figura 6E) e nem na situação tratamento ($\mu = 121,54^\circ$; $r = 0,089$; $n=40$; $p > 0,05$; Figura

6F). Apesar disso, a maioria dos indivíduos foi capaz de encontrar a saída prevista, caso o cilindro representasse um referencial. Na situação controle, a saída com maior frequência de escolha foi aquela localizada a 0° (Tabela 1) e, de maneira semelhante, a maioria das formigas testadas escolheu a saída localizada a 90° na situação tratamento (Tabela 1). Quando comparadas entre si, as frequências de escolha de ponte são diferentes entre si ($G=13,71$; g.l.=3; $p < 0,01$). Os tempos médios para escolha de uma das pontes foram: $72,15 \pm 34,16s$, na situação controle e $86,42 \pm 51,45s$. Quando comparados, estes registros não são diferentes entre si ($U = 706$; $p > 0,05$).

2.4 Pistas químicas

As operárias não utilizam pistas químicas ao se orientar de volta para o ninho. Quando deixado o forro de papel velho, o vetor médio não foi significativo ($\mu = 320,66^\circ$; $r = 0,199$; $p = 0,205$; $n=40$; Fig. 7A), indicando que as formigas tomaram direções aleatórias quando nenhuma pista visual estava disponível. O mesmo não ocorreu quando o forro de papel foi trocado por um novo, a cada cinco operárias testadas. Isto é, o resultado do teste de Rayleigh indica uma direção preferida pelas operárias, quando nem pistas químicas e nem pistas visuais estavam disponíveis ($\mu = 329,64^\circ$; $r = 0,298$; $n=40$; $p = 0,03$; Fig. 7B) e o IC 95% inclui a direção correta do ninho, a 0° ($298,8^\circ$; $9,4^\circ$). O tempo médio para escolha de uma das saídas foi $77,82 \pm 46,84s$ na situação controle (forro novo) e $133,20 \pm 101,14s$ na situação tratamento (forro velho). Quando comparados, estes tempos médios diferem entre si ($U = 517$; $p < 0,05$). As escolhas de ponte não diferem entre controle e tratamento ($G=3,3$; g.l.=3; $p=0,35$).

DISCUSSÃO

Este trabalho mostra que *Odontomachus hastatus* depende claramente da visão para se orientar, em especial de pistas provenientes do dossel e de marcas horizontais. Pistas químicas, por outro lado, não contribuíram para o correto retorno ao ninho, diferindo do encontrado em *O. troglodytes* (Dejean *et al.*, 1984). Dados obtidos em campo mostram que *O. hastatus* forrageia principalmente nas copas de árvores.

Odontomachus hastatus pode se afastar a longas distâncias do ninho (mais de 8 m), o que é comparável às distâncias registradas em alguns poneríneos terrícolas, como *Dinoponera gigantea* (Fourcassié & Oliveira, 2002), *O. bauri* (Ehmer & Hölldobler, 1996) e *Pachycondyla striata* (Medeiros & Oliveira, 2009). Contudo, este limite é maior do que o encontrado em *Gnamptogenys moelleri* (Ectatomminae), um poneromorfo arborícola encontrado também na restinga do PEIC, mas que restringe o forrageamento à própria bromélia hospedeira e proximidades, não se afastando mais do que 2 m do ninho (Cogni & Oliveira, 2004). De acordo com Cogni & Oliveira (2004), a bromélia deve acumular presas suficientes para manutenção da colônia. Gibernau *et al.* (2007) observaram que *O. hastatus* pode de fato caçar nas folhas da bromélia hospedeira, protegendo-a de herbívoros. Além disso, as observações aqui relatadas demonstram que as operárias forrageadoras de *O. hastatus* também utilizam frequentemente a vegetação para explorar o dossel à noite e, para tanto, devem memorizar características do ambiente que permitam o retorno ao ninho.

De acordo com os dados obtidos em laboratório, informações de direção foram identificadas pelas formigas de maneira mais eficaz nos experimentos que testaram a influência do dossel e de marcas horizontais na orientação. Segundo Ehmer (1999), a luminosidade da lua seria suficiente para formar padrões visuais de alto contraste utilizáveis

na orientação de animais noturnos. *O. hastatus* também utiliza pistas localizadas no horizonte para se orientar, o que difere do encontrado na formiga congênere e terrícola *O. bauri* (Oliveira e Hölldobler, 1989) e no poneromorfo *Paraponera clavata* (Ehmer, 1999). No meio nativo, estas marcas horizontais também fazem parte do dossel e, portanto, apresentam contrastes semelhantes (Fig 1), o que não deve ocorrer com marcas visuais de baixo contraste no chão da floresta (Ehmer, 1999). A classificação de pistas em horizontais ou do dossel toma como referencial o plano por onde a formiga anda. Uma vez que as operárias de *O. hastatus* caminham em rotas verticais e horizontais no circuito do dossel arbóreo, o padrão contrastante do dossel e o da vegetação circundante podem ser classificados tanto como pistas horizontais como pistas do dossel. Apesar deste intercâmbio de papéis, cada pista visual é interpretada de maneira diferente. Segundo Wehner (1994), pistas como o dossel podem funcionar como uma bússola visual, provendo informação de direcionalidade, sem grande variação com o movimento do inseto. Já no caso de pistas horizontais, a informação visual muda de acordo com a aproximação do inseto, que irá se mover até que o tamanho da pista visual combine com o tamanho memorizado (Wehner, 1994). Este mecanismo de combinação do tamanho captado na retina da formiga e o tamanho memorizado da marca visual já foram descritos tanto para formigas do deserto como para formigas arborícolas (veja Wehner *et al.*, 1996; Nicholson *et al.*, 1999; Harris *et al.*, 2007).

Por outro lado, os testes com o cilindro demonstraram que um objeto tridimensional não fornece pistas direcionais a partir do centro da arena, sendo eficaz apenas para fornecer a identificação local da saída correta. Desta maneira, embora as formigas tenham se guiado aleatoriamente depois de capturar as presas no centro da arena, elas foram capazes de encontrar a saída marcada pela presença do cilindro. Graham *et al.* (2003) demonstraram

que marcas verticais como cilindros podem alterar a geometria da rota da formiga arbórea *Formica rufa*, pois as operárias são atraídas para o cilindro assim que o avistam. Assim, uma possível hipótese para explicar o comportamento encontrado em *O. hastatus* é que o cilindro pode não ter sido detectado do centro da arena pelas formigas testadas. Ao contrário das outras pistas visuais, pretas contra um fundo branco, o cilindro tinha cor parda, que pode não produzir um contraste suficiente para ser identificado à distância. Ehmer (1999), por exemplo, verificou que *Paraponera clavata* se guiava melhor quando apresentada a marcas visuais pretas (alto contraste), e não quando apresentadas a pistas acinzentadas (baixo contraste). Formigas, assim como outros insetos, iniciam uma busca sistemática pela localização do ninho quando não são capazes de se guiar por outras pistas (Bell, 1990; Wehner, 1992). Uma maneira de se orientar é o comportamento de seguir a parede (*wall-following behavior*; Graham & Collett, 2002; Dussutour *et al.*, 2005), observado com frequência quando operárias de *O. hastatus* se perdiam. As operárias de *O. hastatus* devem ter aprendido a seguir a parede circular até encontrar o cilindro, o qual provavelmente era identificado apenas a pequenas distâncias (obs. pessoal).

Por fim, nos testes com presença apenas de pistas químicas as operárias se apresentaram desorientadas e não foram capazes de encontrar a saída correta para o ninho. Contudo, na ausência de pistas químicas (e visuais) as formigas foram capazes de se dirigir para a saída correta, o que sugere que o papel sujo apresenta alguma propriedade desorientadora, que não está presente no papel limpo. Uma possível explicação é o modo como as pistas químicas estavam disponibilizadas: no meio natural, estas formigas caminham por rotas que são constituídas principalmente de galhos e bifurcações, como em um labirinto (Jander, 1990), onde odores podem de fato indicar as rotas mais utilizadas ou área de vida, como em *Oecophylla longinoda* (Formicinae) (Dejean & Beugnon, 1991).

Mas em um meio plano e circular, como a arena, todo o chão deve ficar marcado e a informação direcional pode ser diluída. Futuras investigações devem focar no papel de pistas químicas em trajetos bifurcados como o do ambiente da copa das árvores.

Por outro lado, uma vez que o papel que forra a arena era renovado periodicamente, as formigas podem ter se baseado em algum mecanismo interno de orientação, como memória motora do percurso utilizado. *Gigantiops destructor* (Formicinae) é uma espécie de formiga que habita a Floresta Amazônica e que pode se orientar por pistas de natureza visual ou motora (Beugnon *et al.*, 2001; Macquart *et al.*, 2006, Macquart *et al.*, 2008). Em laboratório, esta formiga é capaz de memorizar sequências de direções sem auxílio de pistas químicas ou visuais (Macquart *et al.*, 2008). Memória motora, assim como no mecanismo de integração de caminhos, é um mecanismo que envolve a memorização do próprio movimento (direção e/ou distância tomadas; Jander, 1963). Esta capacidade, também conhecida como orientação cinestética (Jander, 1963), já foi sugerida para formigas arborícolas *Pseudomyrmex termitarius* (Pseudomyrmicinae) (Jaffé *et al.*, 1990), *Formica nigricans* (Formicinae) (Beugnon e Fourcassie, 1988) e *F. rufa* (Lent *et al.*, 2009). Algumas formigas, por exemplo, são capazes de memorizar a distância que percorreram através do monitoramento do próprio movimento das pernas (Wittlinger *et al.*, 2007).

Na hierarquia do uso de sinais por *O. hastatus*, a memória motora parece ser utilizada somente quando nenhuma das outras pistas (químicas e visuais) está disponível. Um dado que pode reforçar esta idéia é que o tempo para encontrar a saída foi menor na situação em que o papel era renovado, enquanto que na situação teste este tipo de informação estava em conflito com as informações químicas do forro de papel, o que pode ter resultado em maior tempo para escolha de uma das saídas. O mesmo aconteceu no teste com pistas horizontais, isto é, o tempo para achar a saída foi menor na situação controle do

que na situação teste, e neste caso o conflito poderia ser entre memória motora e a localização esperada da pista orientadora.

Este é o primeiro trabalho a investigar pistas de orientação em um poneríneo noturno e exclusivamente arborícola. Especula-se que as primeiras linhagens de formigas (que inclui Ponerinae) eram constituídas de espécies que forrageavam solitariamente no folhíço e de hábitos noturnos (Hölldobler & Wilson, 1990; Taylor, 2007; Hölldobler & Wilson, 2009). De acordo com este raciocínio, *O. hastatus* conservou o hábito noturno, mas passou a habitar o meio arbóreo, um fenômeno que aconteceu secundariamente em Formicidae. Adicionalmente, *O. hastatus* é capaz de se guiar por pistas visuais, um mecanismo que tem sido considerado ser comum em formigas (Vilela *et al.*, 1987; Wehner *et al.*, 1996). A eficiência de pistas visuais na orientação, tanto em meio arbóreo como no meio terrícola fica ainda mais evidente em poneromorfos que exploram os dois substratos, como no caso de *Paraponera clavata* (Baader, 1996). O presente trabalho adiciona informações relevantes para estudos comparativos sobre a evolução de mecanismos de orientação espacial em formigas e outros insetos.

CONCLUSÕES

1. A formiga arborícola *Odontomachus hastatus* forrageio ao longo do dossel, explorando as proximidades do ninho e extensões da árvore hospedeira e vegetação dos arredores. A espécie não foi vista forrageando no chão em nenhuma ocasião.
2. Ao forragear, *O. hastatus* se guia principalmente por pistas visuais - os experimentos de laboratório comprovaram a importância de pistas desta natureza (padrão do dossel e pistas horizontais). Esta capacidade pode ser útil durante o período crepuscular e em noites enluaradas, em que a vegetação forma padrões de silhueta, tanto no dossel como na vegetação circundante.
3. Pistas químicas não são úteis como pistas de orientação para *O. hastatus*. Em situações onde nem pistas visuais nem pistas químicas estão disponíveis, *O. hastatus* aparentemente utiliza mecanismos alternativos de orientação. Um mecanismo mais simples e comum pode estar presente: o uso de memória motora.

REFERÊNCIAS:

- Acosta-Avalos, D.; Esquivel, D.M.S.; Wajnberg, E.; de Barros, H.G.P.L.; Oliveira, P.S. & Leal, I. 2001. Seasonal patterns in the orientation system of the migratory ant *Pachycondyla marginata*. *Naturwissenschaften*, 88: 343-346.
- Ayres, M.; Ayres, M.; Ayres, D.L. & Santos, A.A.S. 2007. BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. 364 pp. <http://www.mamiraua.org.br/>
- Baader, A.P. 1996. The significance of visual landmarks for navigation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, 43: 435-450.
- Banks, A.N. & Syrgley, R.B. 2003. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants, *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 109: 835-846.
- Barros, F., Melo, M.M.R.F., Chiea, S.A.C., Kirizawa, M., Wanderley, M.G.L. & Jung-Mendaçolli, S.L. 1991. **Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso, 1. Instituto de Botânica**, São Paulo, Brasil.
- Batschelet, E. 1965. **Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms**. Washington DC: American Institute of Biological Sciences.
- Bell, WJ. 1991. **Searching behaviour: the behavioural ecology of finding resources**. Chapman & Hall: London, 358 pp.
- Beugnon, G. & Fourcassié, V. 1988. How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system? II. Field experiments. *Insectes Soc.*, 35: 106-124.
- Beugnon, G., Chagne, P. & Dejean, A. 2001. Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Insectes Soc.*, 48: 347-351.
- Bhatkar, A. & Whitcomb, W.H. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Fla. Entomol.*, 53: 229-232.

- Camargo, R.X. 2002. *Ecologia e comportamento social da formiga arborícola Odontomachus hastatus (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae)*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- Çamlitepe, Y. & Stradling, D.J. 1995. Wood ants orient to magnetic fields. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 261: 37-41.
- Cheng, K.; Narendra, A.; Sommer, S. & Wehner, R. 2009. Traveling in clutter: Navigation in the central Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Behav. Processes*, 80: 261-268.
- Cogni, R. & Oliveira P.S. 2004. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.*, 51:123-130.
- Collett, T.S. 1992. Landmark learning and guidance in insects. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 337 (1281), 295-303.
- Collett, T. S. & Collett, M. 2004. How do insects represent familiar terrain? *J. Physiol. Paris*, 98: 259–264.
- Collett, T.S.; Graham, P. & Durier V. 2003. Route learning by insects. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 13: 718 – 725.
- Dejean, A. & Beugnon, G. 1991. Persistent intercolonial trunkroute-marking in the African weaver ant *Oeophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae): Tom Thumb's versus Ariadne's orienting strategies. *Ethology*, 88:98.
- Dejean, A.; Masens, D.; Kanika, K.; Nsudi, M. & Buka, M. 1984. Première approche des modalités Du retour au nid chez les ouvrières chasseresses d'*Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae, Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.*, 1:39-47.
- Dussutour, A.; Deneubourg, J.-L. & Fourcassié, V. 2005. Amplification of individual preferences in a social context: the case of wall-following in ants. *Proc. R. Soc. B*, 272: 705-714.
- Dyer, F.C. 1998. Spatial cognition: lessons from central-place foraging insects. *In: Animal Cognition in Nature* (eds. I. Pepperberg, A. Kamil, e R. Balda), pp. 119-154. London: Academic Press. 465 pp.
- Ehmer, B. 1999. Orientation in the ant *Paraponera clavata*. *J. Ins. Behav.*, 12: 711–722.

- Ehmer, B. & Hölldobler, B. 1996. Foraging behavior of *Odontomachus bauri* on Barro Colorado island, Panama. *Psyche*, 102: 215-224.
- Fourcassié, V. & Oliveira, P.S. 2002. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet, and spatial foraging patterns. *J. Nat. Hist.*, 36: 2211-2227.
- Fukushi, T. 2001. Homing in wood ants, *Formica japonica*: use of the skyline panorama. *J. Exp. Biol.*, 204: 2063- 2072.
- Gibernau, M.; Orivel, J.; Delabie, J.H.C.; Barabé, D. & Dejean, A. 2007. An asymmetrical relationship between an arboreal ponerine ant and a trash-basket epiphyte (Araceae). *Biol. J. Lin. Soc.*, 91 : 341-346.
- Graham, P. & Collett, T. S. 2002. View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *J. Exp. Biol.*, 205: 2499–2509.
- Graham, P.; Fauria, K. & Collett, T.S. 2003. The influence of beacon -aiming on the routes of wood ants. *J. Exp. Biol.*, 206: 535 –541.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harris, R.A; Graham, P. & Colett, T.S. 2007. Visual cues for the retrieval of landmarks memories by navigating wood ants. *Curr. Biol.*, 17: 93-102.
- Harrison, J.F.; Fewell, J.H.; Stiller, T.M. & Breed, M.D. 1989. Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Anim. Behav.*, 37: 869-871.
- Hironaka, M.; Inadomi, K.; Nomakuchi, S.; Filippi, L. & Hariyama, T. 2008. Canopy compass in nocturnal homing of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). *Naturwissenschaften*, 95: 343–346.
- Hölldobler, B. 1980. Canopy orientation: A new kind of orientation in ants. *Science*, 210: 86-88.

- Hölldobler, B. & Taylor, R.W. 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Insectes Soc.*, 30: 384–401.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. **The Ants**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 746 p.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 2009. **The Supeorganism: the beauty, elegance and strangeness of insect societies**. W.W. Norton & Company, Inc. New York, 521 pp.
- Jaffé, K.; Ramos, C.; LaGalla, C. & Parra, L. 1990. Orientation cues used by ants. *Insectes Soc.* 37: 101– 115.
- Jander, R. 1990. Arboreal search in ants: search on branches (Hymenoptera: Formicidae). *J. Ins. Behav.*, 3: 515-527
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado de formigas neotropicales (Hymenoptera, Formicidae). *Studia Entomologica*, 15: 1-344.
- Klotz, J.H. 1986. Topographic orientation in two species of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.*, 34: 236-251.
- Klotz, J.H. & Reid, B.L. 1993. Nocturnal orientation in the black carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (DeGeer) (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Soc.*, 40: 95-106.
- Lattke, J.E. 2003. Subfamilia Ponerinae. in **Introducción a las hormigas de la región neotropical** (ed. Fernández, F), pp. 261-276. Instituto Humboldt, Bogotá. 398 pp.
- Lent, D.D.; Graham, P. & Collett, T.S. 2009. A motor component to the memories of habitual foraging routes in wood ants? *Curr. Biol.*, 19: 1-7.
- Macquart, D.; Garnier, L.; Combe, M. & Beugnon, G. 2006. Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *J. Comp. Physiol. A*, 192: 221-234.
- Macquart, D.; Latil, G. & Beugnon, G. 2008. Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*. *Anim. Behav.*, 75: 1693-1701.
- Medeiros, F.N.S. & Oliveira, P.S. 2009. Season-dependent foraging patterns: case study of a neotropical forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata*; Ponerinae). In: **Food**

- exploitation by social insects** (ed. Jarau, S. & Hrncir, M.), pp. 73-88. CRC Press, EUA. 360 pp.
- Merkle, T. 2009. Surface structure helps desert ants return to know feeding sites. *Commun. Integr. Biol.*, 2 (1): 27-28.
- Nicholson, D.J.; Judd, S.P.D.; Cartwright, B.A. & Collett, T.S. 1999. Learning walks and landmark guidance in wood ants (*Formica rufa*). *J. Exp. Biol.*, 202: 1831–1838.
- Oliveira, P.S. & Hölldobler, B. 1989. Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 83:154-166.
- Passos, L. & Oliveira, P.S. 2003. Interactions between ants, fruits, and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.*, 19: 261-270.
- Seidl, T. & Wehner, R. 2006. Visual and tactile learning of ground structures in desert ants. *J. Exp. Biol.*, 209: 3336–3344.
- Taylor, R. W. 2007. Bloody funny wasps! Speculations on the evolution of eusociality in ants. *In: Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): Homage to E.O. Wilson - 50 years of contributions* (ed. Snelling, R.R.; Fisher, B. L. & Ward, P.S.), pp. 580-609. Memoirs of the American Entomological Institute, 80.
- Vilela, E.F.; Jaffé, K.; Howse, P.E. 1987. Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). *Anim. Behav.*, 35: 1443-1453.
- Wehner, R. 1992. Arthropods. *In: Animal Homing* (ed. Papi, F), pp 45-144. Chapman & Hall, London, 390 pp.
- Wehner, R. 1994. Insect vision: exploring the third dimension. *Ethol. Ecol. Evol.*, 6: 395-401.
- Wehner R, Michel B, Aantonsen P. 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric. *J. Exp. Biol.*, 199: 129–140.
- Wehner, R. 2003. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *J. Comp. Physiol. A*, 189: 579–588.

Wittlinger, M.; Wehner, R. & Wolf, H. 2007. The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *J. Exp. Biol.*, 210: 198-207

Wolf, H. & Wehner, R. 2005. Desert ants compensate for navigation uncertainty. *J. Exp. Biol.*, 208: 4223- 4230.

Zar, J.H. 1999. **Bioestatistical Analysis**. Prentice Hall, New Jersey. 929 pp.

FIGURAS:

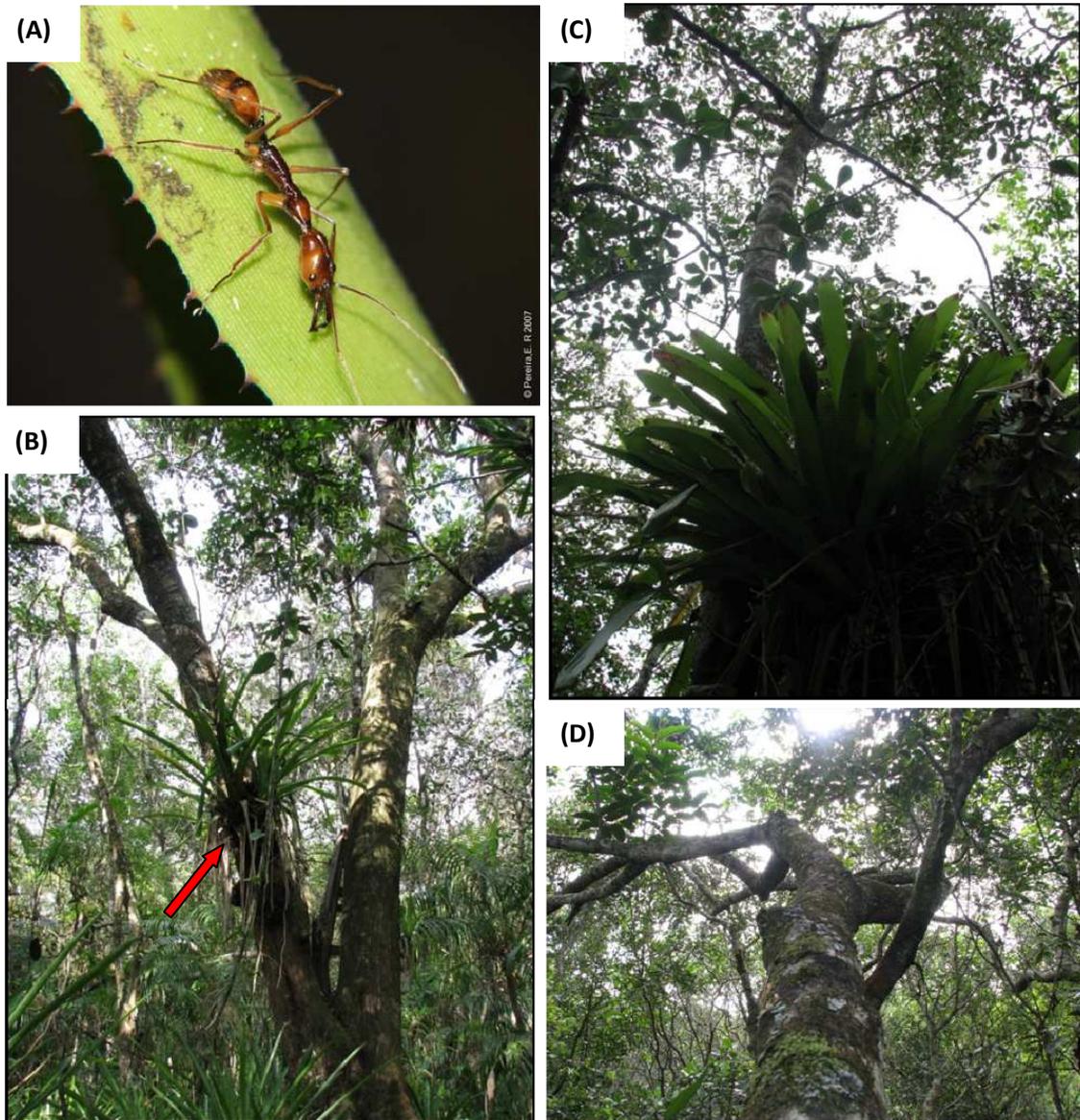


Figura 1: Espécie de estudo e vista geral da mata de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC, Cananéia, SP- Brasil). (A) *Odontomachus hastatus* forrageando sobre uma bromélia (foto por Eduardo R. Pereira); (B) vista lateral de um ninho de *O. hastatus* (colônia I, seta) sob bromélias epífitas da espécie *Vriesea altodaserrae* (Bromeliaceae); (C) aspecto do dossel acima de ninho de *O. hastatus* (colônia II), também localizado sob *V. altodaserrae*; (D) padrão visual do horizonte (ca. de 8 m de altura do chão), com troncos e galhos utilizados por operárias de *O. hastatus* para forrageamento.



Figura 2: Modelo de ninho artificial utilizado para acondicionar a colônia de *Odontomachus hastatus*. Os tubos de ensaio com água presa ao fundo por algodão e a placa de acrílico vermelha fornecem umidade e escuridão, uma vez que formigas não enxergam na frequência vermelha. Antes do início dos experimentos, o alimento era servido no prato branco. A resina amarela Tanglefoot® impede o escape das formigas.

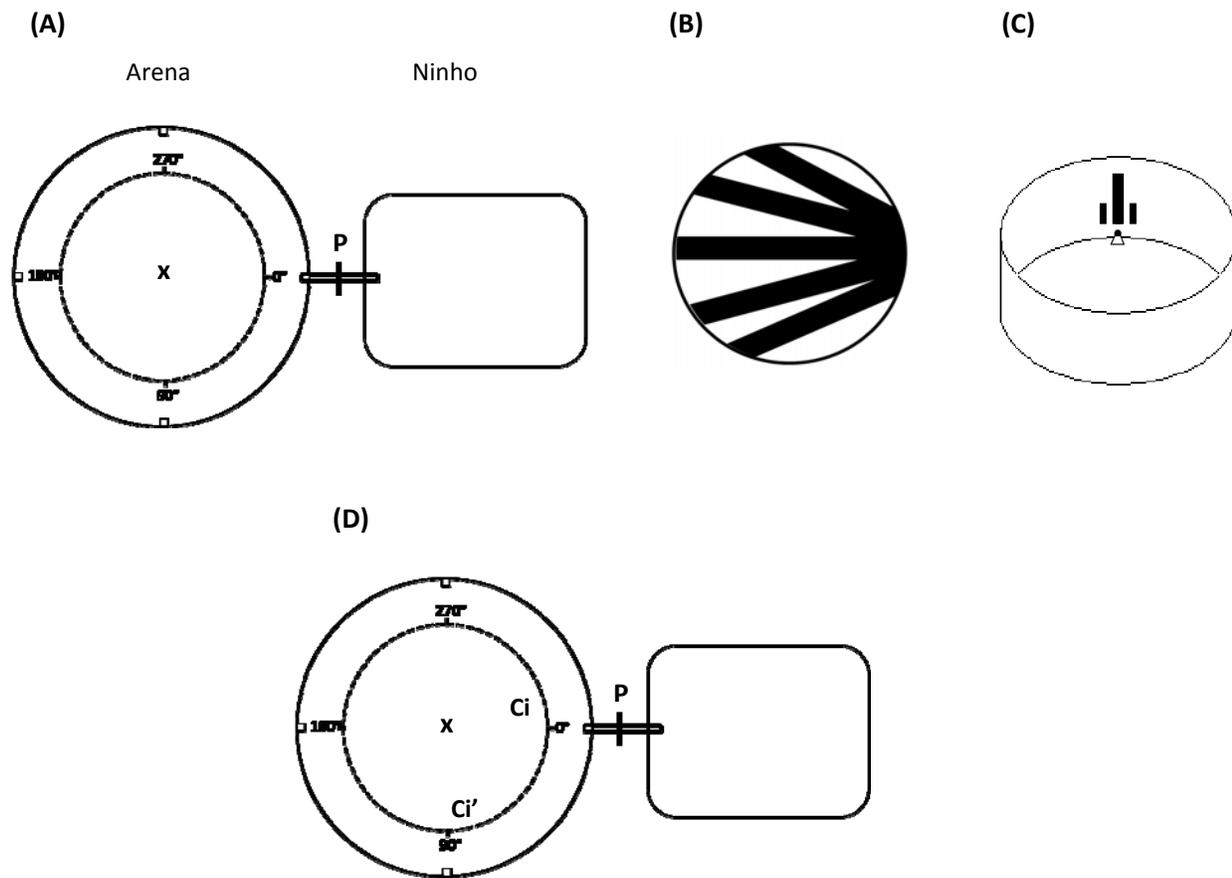


Figura 3: Esquema do aparato experimental e das pistas visuais que foram testadas. (A) Ninho artificial conectado à arena circular por meio de um tubo que pode ser interceptado por uma porta deslizante (P); o local onde era oferecido o alimento está indicado por 'x'; (B) Dossel-padrão artificial; (C) Interior da arena onde é possível se observar as marcas horizontais sobre a entrada da arena, a 0°; (D) localização do cilindro na arena, na situação controle (Ci) e na situação teste (Ci').

COLÔNIA I

(*Odontomachus hastatus*)

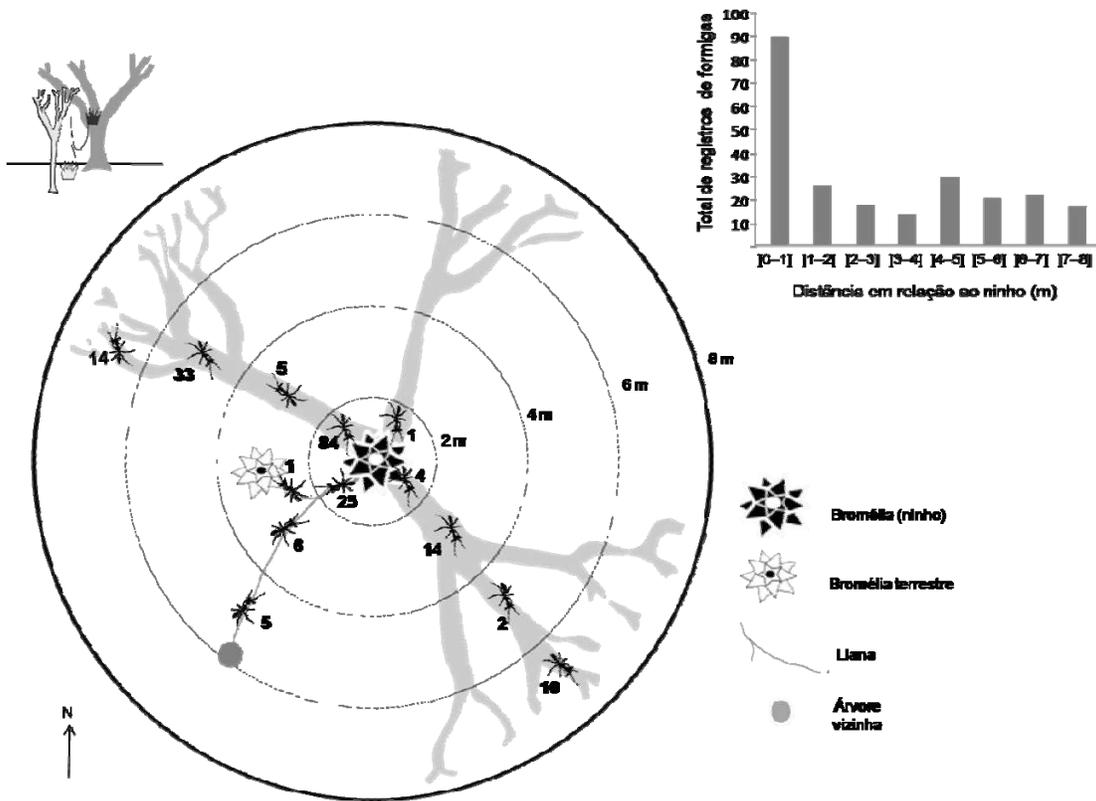


Figura 4: Esquema topográfico dos registros de formigas da colônia I em suas rotas. A broméia central representa o ninho da colônia I, que tem acesso a três ramificações da árvore e a uma liana. Acima, no canto esquerdo, está esquematizada a mesma cena, porém em perfil. No esquema topográfico, o pequeno círculo central corresponde à distância de 2m do ninho e cada círculo exterior representa uma distância de dois em dois metros do círculo menor. O número ao lado de cada formiga corresponde ao número de registros no local, acumulados durante 4 horas de observação (n=239). À direita, um gráfico mostra o número total de formigas registradas, de acordo com o intervalo de distância em que foram vistas. As ramificações mais distais das árvores, assim como outras plantas na região foram suprimidas para esta representação gráfica.

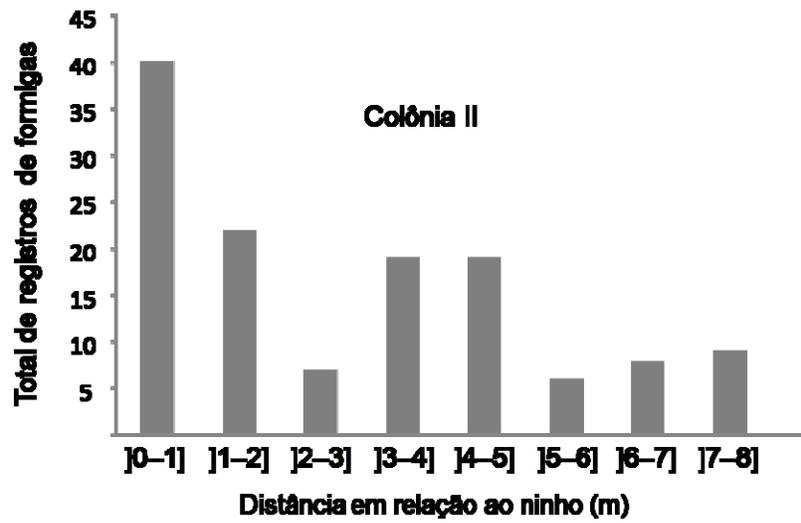


Figura 5: Registros do número de formigas em intervalos de distância de afastamento do ninho em que elas foram avistadas, durante 3h de atividade de forrageamento (Colônia II, n=130 registros).

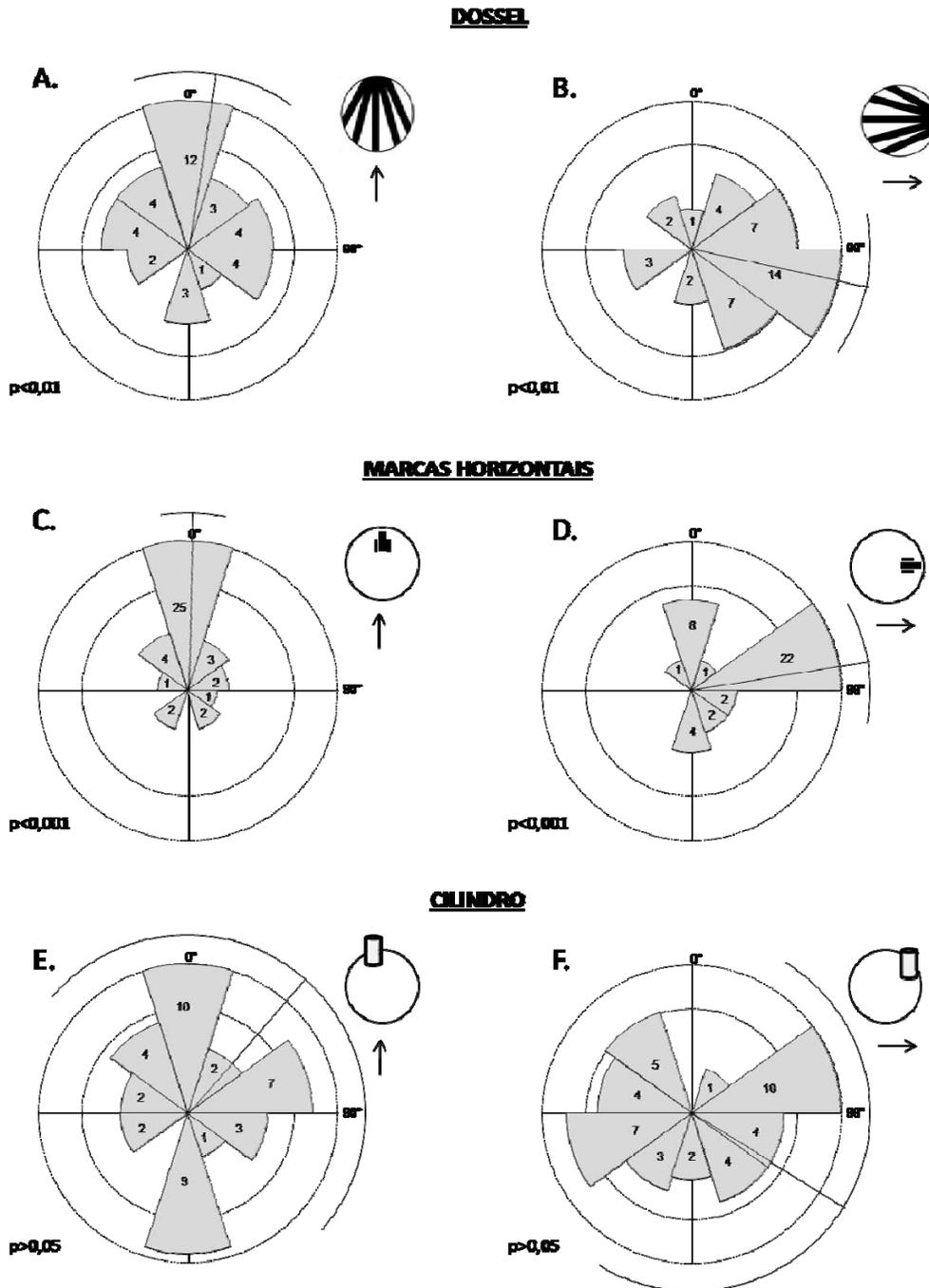


Figura 6: Diagrama das direções escolhidas por operárias de *Odontomachus hastatus*, nos testes com pistas visuais. Estão representadas as distribuições das direções registradas com marcas visuais provenientes do dossel (A e B), horizontais (C e D) e com a marca visual tri-dimensional (E e F), nas situações controle (esquerda) e tratamento (direita). Cada número, próximo ou no interior dos triângulos, assim como o tamanho do triângulo, representa a quantidade de observações que estão no intervalo de ângulos que o triângulo cobre. Cada diagrama possui ao lado um esquema da arena de testes com a posição de pistas visuais. Cada seta indica a direção esperada caso haja influência da pista testada. O vetor médio está representado pela linha que ultrapassa o círculo mais exterior, e o arco exterior representa o intervalo de confiança (95%). Ao lado esquerdo de cada diagrama o valor de p indica se a direção encontrada é significativa.

MARCAS QUÍMICAS

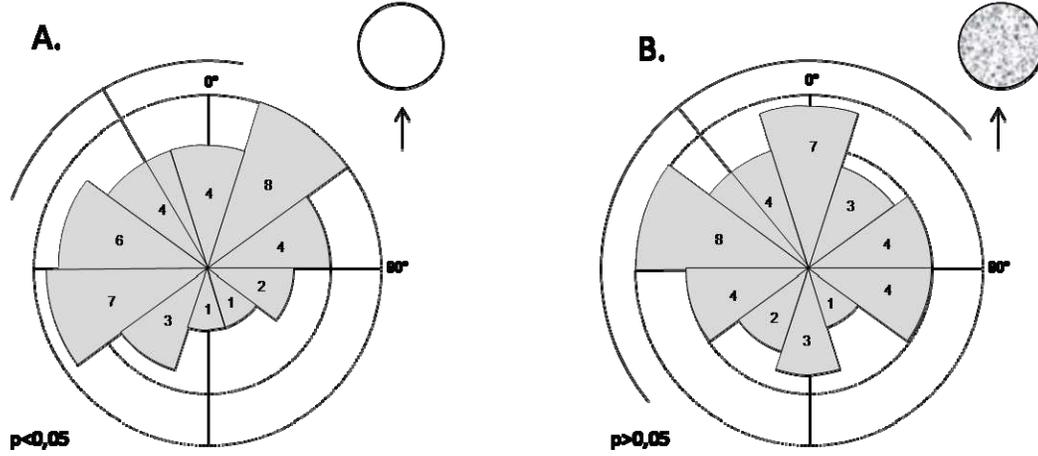


Figura 7: Diagrama das direções escolhidas por operárias de *Odontomachus hastatus*, nos testes com pistas químicas. Na situação controle (A) as formigas foram testadas sobre um forro de papel renovado a cada 5 formigas testadas (n=40). Já na situação tratamento (B), o forro de papel usado pelas formigas por uma semana foi mantido durante o teste (n=40) (legenda sobre a interpretação desta representação gráfica, vide figura 4).

TABELA 1: Frequências de operárias de *Odontomachus hastatus* que escolheram uma das quatro saídas da arena, em cada série de experimentos. As posições das saídas estão indicadas em graus, sendo que em qualquer uma das situações a única saída verdadeira era a localizada a 0°. O valor de p em cada par experimental se refere à comparação entre controle e tratamento, através do Teste-G de independência. Entre parênteses está indicada a saída prevista, caso a pista testada represente um referencial de orientação. Em destaque, as maiores frequências encontradas em cada caso.

Pontes	DOSSEL		MARCAS HORIZONTAIS		CILINDRO		MARCAS QUÍMICAS	
	Controle (0°)	Tratamento (90°)	Controle (0°)	Tratamento (90°)	Controle (0°)	Tratamento (90°)	Controle (forro novo)	Tratamento (forro velho)
0°	25	8	30	10	18	7	17	10
90°	7	18	5	25	9	16	5	6
180°	2	12	3	4	11	7	7	12
270°	6	2	2	1	2	10	11	12
p	< 0,05		< 0,05		< 0,05		> 0,05	