

Programa de Pós Graduação em Ecologia
Instituto de Biologia - UNICAMP

Azteca cf. lanuginosa (HYMENOPTERA: FORMICIDAE):

**BIOLOGIA, COMPORTAMENTO DE PREDACÃO
E FORRAGEAMENTO EM CERRADO**

HELENA CASTANHEIRA DE MORAIS

ORIENTADOR: WOODRUFF W. BENSON

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Helena Castanheira de Moraes
e aprovada pela comissão julgadora

25/05/98
W. Benson

Dissertação apresentada como requisito parcial
para a obtenção do grau de Doutor em Ciências
Biológicas, área de Ecologia. Inst. de Biologia,
Universidade Estadual de Campinas

CAMPINAS, SP

1998

M792a

UNIDADE	BC
V. CHAMADA:	
Ex.	
CINCO BC/	35587
ROC.	395/98
C	☐
D	☒
RECO	8811,00
ATA	27/10/98
CPD	

CM-00117710-7

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Morais, Helena Castanheira de

M792a *Azteca* cf. *lanuginosa* (Hymenoptera: Formicidae): biologia, comportamento de predação e forrageamento em cerrado / Helena Castanheira de Moraes. -- Campinas, SP:[s.n.], 1998.
190f.: ilus.

Orientador: Woodruff Whitman Benson
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Biologia.

1. Formiga - Comportamento. 2. Predação (Biologia). 3. Cerrado.
I. Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. IV. Título.



Campinas, 25 de maio de 1998

Titulares:

- Dr. Woodruff Whitman Benson (orientador) - Woodruff W. Benson
- Dr. Braulio Ferreira de Souza Dias - Braulio
- Dr. Carlos Roberto Ferreira Brandão - Caro
- Dr. Rogério Parentoni Martins - Rogério Parentoni Martins
- Dr. Thomas Michael Lewinsohn - Thomas Michael Lewinsohn

Suplentes:

- Dr. Keith Spalding Brown Jr. - _____
- Dr. Louis Bernard Klaczko - _____

"Just as the species of *Eciton* are the robbers of the soil in the primeval forest and the *Atta* species are the destroyers of the foliage of the neotropical woods, so the species of *Azteca* are the true monarchs of the trees."

W. M. Wheeler, 1910

ÍNDICE

Página

Índice de Tabelas	iv
Índice de Figuras	v
Agradecimentos	vi
Resumo	vii
Abstract	x
<i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i> (Hymenoptera: Formicidae):	
Biologia, comportamento de predação e forrageamento em cerrado	1
Introdução	2
Área de estudos	4
A espécie de <i>Azteca</i>	5
Biologia de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i> (Dolichoderinae)	9
Descrição do ninho de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	10
Estrutura de uma colônia de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	15
Localização dos ninhos observados e caracterização dos locais de nidificação de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i> em cerrado	18
Sobrevivência dos ninhos e permanência em um mesmo local	24
Sazonalidade no cerrado e as variações na atividade e na área de forrageamento	33
Ritmo diário de atividade das operárias	38
Os comportamento de predação e de defesa em <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	44
Operárias em grupos de emboscada	46
Operárias em grupos de espera	55
A captura de presas por operárias em patrulha	57
Comportamento de defesa	59
Cinturão de defesa	60
Relação entre o tamanho e as atividades desenvolvidas por operárias de <i>Azteca</i>	66
Metodologia	68
Resultados e Discussão	69

	Página
Relações de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i> com outros insetos e com as plantas em suas áreas de forrageamento	75
Insetos associados com as colônias	75
Efeitos de <i>Azteca</i> nos insetos herbívoros	78
Efeitos de <i>Azteca</i> em visitantes florais	80
Os insetos capturados por <i>Azteca</i>	85
Os exoesqueletos presentes em um ninho	85
Os insetos capturados por grupos de emboscada	89
Metodologia	90
Resultados e Discussão	90
Características de forrageamento de <i>Azteca</i> em cerrado	96
Expansão das áreas de forrageamento de <i>Azteca</i> durante a seca	97
Ocupação de novas plantas	103
Resultados e Discussão	104
Restrições à ocupação de novas plantas	108
Metodologia	109
Resultados e Discussão	110
Comportamento de grupo de emboscada: substrato e abundância de presas	115
Metodologia	115
Frequência, tamanho e permanência dos grupos de emboscada	116
Grupos de emboscada e a abundância de insetos	119
Ocorrência dos grupos de emboscada em relação ao substrato: tamanho e distribuição vertical das folhas	119
Resultados e Discussão	120
Frequência, tamanho e permanência dos grupos de emboscada	120
Grupos de emboscada e a abundância de insetos	130
Ocorrência dos grupos de emboscada em relação ao substrato: tamanho e distribuição vertical das folhas	134
Captura de presas por grupos de emboscada	140
Acréscimo de presas potenciais e o tamanho dos grupos de emboscada	147
Comparação das características de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i> em cerrado com as de outras espécies que vivem em florestas	152
Bibliografia	160

ÍNDICE DE TABELAS

Página

Tabela 1. Resumo das informações sobre a distribuição de <i>Azteca lanuginosa</i> , <i>Azteca schimperi</i> e de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	6
Tabela 2. Estrutura de uma colônia de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	16
Tabela 3. Localização e caracterização das árvores com ninhos de <i>Azteca</i>	22
Tabela 4. Distribuição por classe de altura de 25 ninhos de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	23
Tabela 5. Sobrevivência e causas de mortalidade de colônias de <i>Azteca</i>	25
Tabela 6. Largura das cápsulas cefálicas de operárias de <i>Azteca</i>	72
Tabela 7. Predação de visitantes florais de um barbatimão por <i>Azteca</i>	83
Tabela 8. Composição de exoesqueleto de outros insetos em ninho de <i>Azteca</i>	86
Tabela 9. Ordem e tamanho dos insetos que pousaram em ramos marcados	91
Tabela 10. Distribuição das plantas mapeadas ao redor de árvores suporte e sua ocupação por operárias de <i>Azteca</i>	105
Tabela 11. Características das plantas ocupadas por <i>Azteca</i>	107
Tabela 12. Atividade de operárias de <i>Azteca</i> em pontes artificiais montadas próximo ao chão	111
Tabela 13. Características das plantas utilizadas nas observações dos grupos de emboscada	117
Tabela 14. Características dos ramos utilizados no acompanhamento dos grupos	118
Tabela 15. Características dos ramos utilizados na avaliação de abundância de insetos e da captura de presas	118
Tabela 16. Número e tamanho dos grupos de emboscada durante o ano	122
Tabela 17. Número e tamanho dos grupos na transição seca-chuva	123
Tabela 18. Comparação de tamanho dos grupos de emboscada entre espécies de plantas	125
Tabela 19. Abundância de insetos e a porcentagem de capturas por <i>Azteca</i>	131
Tabela 20. Tamanho dos insetos em diferentes períodos	132
Tabela 21. Espécies de plantas e a frequência de ocorrência de grupos	135
Tabela 22. Abundância de insetos e a porcentagem de capturas em 1993	142
Tabela 23. Captura de presas por <i>Azteca</i> e por outras formigas	146
Tabela 24. Comparação de características de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i> , <i>A. trigona</i> e <i>A. chartifex</i>	153

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

Figura 1. Aspecto geral de um ninho de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	11
Figura 2. Mapa com a localização das áreas de estudo	19
Figura 3. Esquema das plantas utilizadas na área de forrageamento de um ninho	28
Figura 4. Esquema da variação sazonal e a longo prazo na área de forrageamento de uma colônia de <i>Azteca</i>	30
Figura 5. Variação sazonal no cerrado e na atividade de <i>Azteca</i> cf. <i>lanuginosa</i>	34
Figura 6. Ritmo diário de atividade de operárias em ninhos de <i>Azteca</i>	40
Figura 7. Operárias de <i>Azteca</i> organizadas em grupo de emboscada	47
Figura 8. Reorganização de um grupo de grupo de emboscada após captura de uma presa	49
Figura 9. Operárias de <i>Azteca</i> iniciando a organização de um cinturão de defesa	61
Figura 10. Distribuição de tamanho de operárias de <i>Azteca</i>	70
Figura 11. Distribuição de tamanho dos insetos e das presas de <i>Azteca</i>	92
Figura 12. Esquema da área de forrageamento de uma colônia de <i>Azteca</i> durante períodos de chuva e seca em anos consecutivos	98
Figura 13. Esquema da área de forrageamento de uma colônia de <i>Azteca</i> com a direção das plantas ocupadas durante a estação seca	99
Figura 14. Relação entre o tamanho médio dos grupos de emboscada e o tamanho médio de folhas	126
Figura 15. Formação e permanência de grupos de emboscada em folhas de <i>Byrsonima</i>	128
Figura 16. Relação entre a abundância de insetos e o número e o tamanho dos grupos de emboscada	133
Figura 17. Tamanho das folhas e a frequência dos grupos de emboscada	136
Figura 18. Frequência de grupos de emboscada por classe de altura dos ramos	139
Figura 19. Captura de presas por grupos de diferentes tamanhos	143
Figura 20. Reação dos grupos de emboscada ao acréscimo de presas	149

AGRADECIMENTOS

Kiniti Kitayama me apresentou à formiga, mostrando o primeiro ninho. Meu agradecimento especial a ele e aos freqüentadores do Laboratório de Zoologia do antigo ANI (Dept. Biologia Animal, UnB) pelas discussões no início das observações. Aos filmes de "bang-bang" que ajudaram na compreensão inicial do comportamento de predação desta "Azteca apache".

À Ivone R. Diniz e John D. Hay pelas sugestões, paciência e apoio no decorrer do trabalho, e pelas várias versões para o inglês de painéis e resumos de congresso; Joaquim R. Silva por toda a ajuda inclusive na coleta de ninhos e Jader S. Marinho-Filho pelas viagens com localização de ninhos.

Meu agradecimento especial ao meu orientador, Woody Benson, por me agüentar, pelas questões levantadas e pela leitura crítica do trabalho.

Aos membros da pré banca e da banca de avaliação, Braulio Dias, Carlos Roberto Brandão, Rogério P. Martins e Thomas M. Lewinsohn, pela paciência com minhas diferentes versões do trabalho e, especialmente, pelos comentários, sugestões e questões levantadas, que muito contribuíram para melhorar a clareza do meu texto.

A Universidade de Brasília, especialmente o Departamento de Ecologia e a Fazenda Água Limpa, pelo apoio logístico no laboratório e no campo.

F. Alves colaborou com o início das observações no campo, I. R. Diniz forneceu informações sobre a abundância de insetos, A. F. B. Araújo forneceu informações sobre os lagartos, K. Kitayama forneceu informações sobre coleta de ecitoníneos em pitfall, C. R. Brandão, A. A. Reis e I. Andrade colaboraram com a obtenção de referências bibliográficas, S. D. Porter forneceu um banco de dados de bibliografia sobre formigas (FORMIS/94), R. P. H. Barros forneceu o arquivo organizado com os dados de precipitação, Consolação colaborou com a triagem dos ninhos coletados, W. W. Benson e J. T. Longino examinaram exemplares da formiga, V. O. Becker identificou uma mariposa (Gelechiidae), CAPES forneceu bolsa de PICD.

Meu agradecimento mais que especial à minha família por todo o apoio, carinho e incentivo.

RESUMO

Azteca cf. *lanuginosa* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE): BIOLOGIA, COMPORTAMENTO DE PREDÇÃO E FORRAGEAMENTO EM CERRADO. - Neste trabalho são apresentadas informações sobre a biologia e os comportamentos de forrageamento e de defesa em *Azteca* cf. *lanuginosa* (Dolichoderinae), uma espécie de formiga que ocorre na região de cerrados do Brasil central. Seus ninhos foram vistos em áreas de cerrado do Distrito Federal, de Goiás e de Minas Gerais e as observações foram feitas em áreas de cerrado do Distrito Federal. *Azteca* cf. *lanuginosa* constrói um ninho oval, de cartão, ao redor de um galho, normalmente em árvores altas e cada ninho corresponde a uma colônia. Externamente o ninho tem uma estrutura de escamas imbricadas e internamente é formado por canais. Os canais superficiais contêm uma grande quantidade de exoesqueletos de insetos predados por esta formiga. As colônias têm mais de 50 mil operárias e são menores do que as de algumas outras espécies de *Azteca* que ocorrem em áreas de florestas neotropicais. Os ninhos podem sobreviver por mais de 8 anos e a mortalidade é devida principalmente ao fogo e à morte da árvore com o ninho (árvore suporte). Durante o processo de morte da árvore suporte, as colônias são capazes de se mudar mas uma mudança só foi observada na situação em que a copa da árvore suporte estava em contato com a copa de outra árvore. As operárias forrageiam na vegetação. A árvore suporte e outras plantas em contacto com ela são patrulhadas pelas operárias durante todo o ano, constituindo a área central de forrageamento da colônia. Durante a seca, período com menor disponibilidade de presas, as colônias ampliam a área de forrageamento e outras plantas são patrulhadas pelas operárias. A maioria das plantas incorporadas à área de forrageamento durante a seca estavam a até 3 m de distância do tronco da árvore suporte. Plantas mais distantes foram incorporadas à área de forrageamento quando o acesso a elas foi facilitado por ligações com pontes artificiais. As áreas de forrageamento das colônias tendem a permanecer constantes entre anos mas sofrem alterações quando ocorre morte de plantas na área central de forrageamento e após queimadas. As plantas, nas áreas de forrageamento de *Azteca*, são basicamente livres de insetos folívoros mas podem ter a polinização afetada pelas formigas. Nas inflorescências de uma planta (Mimosoideae) foi observada uma alta taxa de predação de visitantes florais e, num período de 17 dias, houve uma redução na frequência de visitas em inflorescências com alta densidade de operárias, sugerindo que os visitantes, especialmente abelhas do gênero *Apis*, passaram a evitar estas inflorescências. As operárias são ativas durante o

dia, reduzindo drasticamente a atividade durante a noite quando uma baixa atividade é mantida em pelo menos parte da árvore suporte. As operárias utilizam um sistema de trilhas bem marcadas nos galhos maiores da área central de forrageamento e se espalham nos ramos mais finos e nas folhas patrulhando ativamente a área. Operárias em patrulha capturam insetos pequenos e utilizam recrutamento a curta distância, com a colaboração de outras operárias na imobilização destas presas. A utilização de exudados de homópteros como fonte de alimento é pouco freqüente e os insetos que pousam nas plantas são a principal fonte de alimento desta espécie. As áreas de forrageamento das colônias são compactas, mesmo durante a seca, e é sugerido que *Azteca* cf. *lanuginosa* precisa manter uma alta densidade de operárias para manter o forrageamento por patrulha eficiente na captura de presas moveis. A captura de presas grandes e ágeis é feita por operárias em "grupos de emboscada". No comportamento de grupos de emboscada as operárias se organizam na superfície de uma folha, ficando lado a lado na margem, com as cabeças voltadas para fora. Um inseto que pousa sobre a folha é atacado de forma coordenada por estas operárias. Um inseto capturado é transportado para a superfície inferior da folha, onde é completamente imobilizado com a colaboração de operárias de patrulha, e as operárias do grupo de emboscada voltam a se organizar na margem da folha (substrato). Os grupos de emboscada são organizados pela manhã e se desfazem no final da tarde e este comportamento não é utilizado no final da seca nem em períodos com muita chuva. As mesmas folhas podem ser utilizadas para a organização de grupos de emboscada por longos períodos (mais de três meses) indicando uma fidelidade ao substrato. Operárias marcadas de três grupos retornaram aos mesmos grupos nos dias subseqüentes indicando uma fidelidade ao substrato ou ao grupo. As operárias também se organizam em "grupos de espera" na extremidade de ramos secos, na ráquis de folhas compostas e em inflorescências. Nos grupos de espera as operárias ficam paradas, próximas umas das outras e com as cabeças voltadas para o mesmo lado. Reagem rapidamente à presença de um inseto e são capazes de captura-lo mas, devido a sua disposição ao longo e ao redor de um substrato estreito, sua reação é menos coordenada e menos eficiente do que a das operárias em grupo de emboscada. Os grupos de espera colaboram com as operárias de patrulha na captura de presas, funcionando como operárias de reserva descentralizadas do ninho. Os grupos de espera ocorrem durante todo o ano e alguns permanecem na copa da árvore suporte durante a noite. Durante a noite as operárias se organizam no tronco da árvore suporte, logo abaixo das ramificações. As operárias permanecem lado a lado, com as

cabeças voltadas para baixo, formando filas múltiplas ao redor do tronco. O conjunto de filas de operárias foi denominado de "cinturão de defesa", um comportamento não descrito para outras formigas. As operárias ativas durante a noite utilizam rotas, a partir do ninho, que passam próximo ao cinturão de defesa e atingem a extremidade dos ramos, onde podem ocorrer grupos de espera, no que parece ser uma rede de informações mantida no período de baixa atividade da colônia. A distribuição de tamanho (largura da cápsula cefálica) das operárias é contínua, porém fortemente platicurtica, não havendo uma distinção clara entre operárias maiores e menores. Não foi encontrada uma relação entre o tamanho das operárias e o local ou a atividade desenvolvida por elas, com exceção do cinturão de defesa onde as maiores operárias foram mais freqüentes. Para o período de março a junho de 1994, foi encontrada uma relação positiva entre o número de grupos de emboscada e a abundância de insetos ($F_{[1, 7]} = 42,3$; $p = 0,0003$). O número de operárias por grupo de emboscada foi muito variado (3 a 76) e tendeu a aumentar com o aumento da frequência de pouso de insetos nas folhas usadas como substrato (presas potenciais). O tamanho dos insetos que pousaram em ramos marcados não variou neste período, e os insetos maiores foram proporcionalmente mais capturados pelos grupos de emboscada. A proporção de captura de presas ficou acima de 50%, nos períodos com maior abundância de presas, e tendeu a ser maior nos maiores grupos de emboscada. Não houve captura de presas nos grupos com menos de 10 operárias. No final de junho, com o avanço da seca e a redução da abundância de insetos, os grupos de emboscada eram menos freqüentes e menores. Um acréscimo experimental de presa potenciais levou a um rápido aumento no número de operárias nestes pequenos grupos. Os grupos pequenos, ineficientes na captura de presas, parecem funcionar como avaliadores da disponibilidade de presas. Os grupo de emboscadas não ocorreram em folhas pequenas nem em folhas grandes posicionadas a mais de 4 m de altura. Em ramos com folhas pequenas ou em folhas compostas com pequenos folíolos, os grupos de emboscada são substituídos por grupos de espera. As operárias se organizam no ramo ou no ráquis e atacam presas, de forma menos coordenada mas ainda fortemente cooperativa, em diferentes pontos deste substrato recortado. Insetos ágeis são difíceis de serem capturados e *Azteca* cf. *lanuginosa* utiliza a cooperação entre operárias para captura-los, num gradiente de coordenação de ataque que vai da alta densidade de operárias com o recrutamento a curta distância, passando pelos versáteis grupos de espera, até o ataque fortemente coordenado dos grupos de emboscada.

ABSTRACT

Azteca cf. *lanuginosa* (Hymenoptera: Formicidae): Biology, predatory behavior and foraging in cerrado vegetation. - This study presents information on the biology, predatory behavior and foraging activities of the ant *Azteca* cf. *lanuginosa* (Dolichoderinae) in cerrado woodland of central Brazil. This ant builds carton nests on the branches of tall trees, each nest comprising a colony. Large colonies contain in excess of 50,000 workers and may survive longer than 8 years. Colony mortality was due principally to fire and the death of nest trees. Worker ants forage almost exclusively on shrubs and trees where they harvest insect prey. The central foraging area is composed of the nest tree and woody plants that contact it, and these are patrolled during the entire year. During the dry season, the period of reduced prey availability, colonies expand their foraging area to include additional plants up to 3 m from the trunk of the nest tree. The plants foraged by this *Azteca* are largely free of insect folivorous, although the ants were sometimes observed to consume beneficial arthropods such as flower visitors. Observations showed that visitors, in particular honeybees (*Apis*), diminished at inflorescences with many ants, suggesting that visitors were avoiding these. The workers are highly active during the day when they use a system of well marked trails that connect the nest to major limbs in the central foraging area and spread out when arriving on finer branches and leaves. Patrolling workers capture and immobilize small prey using short-distance recruitment to call the aid of nearby ants. Feeding on homopteran exudates is rare in this ant, and insects that land on or climb into the foraging area are the principal colony food source. The capture of large agile prey is effected by workers organized in "ambush groups". In these, the workers align themselves side by side around the lower margin of a large leaf with their heads facing outward. When a potential prey lands on the upper leaf surface, the ambushing ants rush and seize it simultaneously. A captured insect is dragged to the leaf undersurface with the aid of patrolling ants recruited from the neighboring stem, and the ants of the ambush group return to their

position along the leaf margin. Ambush groups are formed during the morning and break up in late afternoon. They are rare or absent in the later part of the dry season and during periods of heavy rain. The same leaves may be used daily for periods in excess of three months. Workers also form "sit-and-wait" groups at the tips of dead twigs, on the rachises of compound leaves and on inflorescences. In these, worker groups remain immobile while facing distally. The ants respond rapidly to prey, although the attacks are less coordinated and the groups less efficient than in ambush groups. "Sit-and-wait" groups collaborate with patrolling workers in prey capture and may additionally function as worker reserves away from the nest. These groups are present during the entire year and sometimes persist during the night in nest trees. In another type of coordinated group behavior, workers aggregate during the night on the lower trunk of nest trees (below the lowest branches) and line up forming multiple rows around the tree trunk, each with the ants side by side and facing downward. This behavior, called "belt defense", is unknown in other ants. Also during the night, a few workers continue to use trails that extend from the nest, pass near to the belt defense and terminate at branch tips where sit-and-wait groups may form. This trail system appears to serve as a nocturnal information network when ant activity is otherwise at a low point. Workers show a continuous although markedly platykurtic size distribution, and natural caste divisions are distinguishable among workers. No relationship was found between worker size and the activity being engaged in, other than a greater frequency of large workers in the nocturnal defense belts. The frequency of ambush groups correlated positively with general insect abundance. The number of workers per group varied greatly (range 3-76) and tended to increase with increasing rates of arrival of potential prey. The success rate in prey capture was greater than 50% during the period of greatest prey abundance and was greater in larger ambush groups. Groups with fewer than ten workers were not observed to capture prey. By the end of June, with progressive dryness and reduction in insect abundance, ambush groups became smaller and less frequent. An experimental increase in prey arrival resulted in an increase in workers in ambush groups at this time. Small groups, inefficient in prey capture, appear to function to

assess prey abundance. Ambush groups do not form on small leaves or leaflets, and tended to be substituted by "sit-and-wait" groups in these circumstances. Thus, *Azteca* cf. *lanuginosa* uses worker cooperation to subdue difficult to capture prey in a gradient of attack methods ranging from high patrolling densities allied with short-distance recruitment, and passing through versatile "sit-and-wait" groups to the strongly coordinated attack method of ambush groups.

Azteca cf. *lanuginosa* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE):

BIOLOGIA, COMPORTAMENTO DE PREDACÃO

E FORRAGEAMENTO EM CERRADO

As formigas são abundantes e conspícuas na maioria dos ambientes terrestres e existe uma grande quantidade de informações sobre diversos aspectos da biologia destes insetos sociais (Hölldobler e Wilson, 1990). Ainda assim, para muitas espécies, e em alguns casos para gêneros e subfamílias, faltam informações gerais sobre suas biologias como, por exemplo, dieta, forma de forrageamento, sistema de recrutamento e tamanho de colônia (Beckers *et al.*, 1989; Frumhoff e Ward, 1992; Kaspari e Vargo, 1995; Tobin, 1994; Tschinkel, 1991).

O gênero *Azteca* Forel, 1878 é exclusivamente neotropical e as formigas deste gênero são arborícolas vivendo em associação com plantas mirmecófilas, em jardins de formigas, em pseudobulbos de orquideas, em ocos de troncos, galhos e galhas ou construindo volumosos ninhos de cartão na vegetação (Adams, 1994; Benson, 1985; Carroll, 1979; Catling, 1995; Davidson, 1988; Delabie *et al.*, 1991; Fernandes *et al.*, 1989; Fisher, 1992; Fowler, 1993; Kleinfeldt, 1986; Longino, 1989 a; Morais, 1980; Wheeler, 1986). Em situações de forte competição inter- e intra-específica, algumas espécies de *Azteca* defendem territórios exclusivos o que resulta em "mosaicos de formigas" (Adams, 1990 a; Leston, 1978; Majer *et al.*, 1994; Medeiros *et al.*, 1995). Estas espécies, bem como as associadas à plantas mirmecófilas, tendem a reduzir a herbivoria nas plantas ocupadas, sendo consideradas predadoras de insetos herbívoros (Carroll, 1983; Jutsum *et al.*, 1981; Majer, 1992; Majer e Delabie, 1993; Rocha e Bergallo, 1992; Schupp, 1986; Vasconcelos e Casimiro, 1997). Mantêm associações com homópteros e com larvas de riodinídeos (Lepidoptera) e visitam nectários extraflorais (Delabie *et al.*, 1991; DeVries, 1997; Fisher *et al.*, 1990; Harada, 1989; Oliveira e Brandão, 1991; Oliveira *et al.*, 1995; Rai, 1977). Apesar destas informações gerais disponíveis para o gênero *Azteca*, as informações biológicas sobre suas espécies, principalmente as não associadas a mirmecófitas, são escassas.

Muitas espécies de formigas são predadoras de artrópodos e desenvolveram várias estratégias de procura e captura de presas. Estas estratégias vão desde o forrageio por operárias isoladas, operárias forrageando individualmente e recrutando outras operárias para a captura de presas, até as hordas de ataque das formigas de correição, em um crescendo de integração do forrageio individual numa teia de comunicação (Beckers *et al.*, 1989; Hölldobler e Wilson, 1990; Oster e Wilson, 1978; Trainello, 1989). Oster e Wilson (1978) discutem os limites econômicos impostos ao aumento de tamanho das operárias, e o polimorfismo e o recrutamento como solução para a captura de presas. O polimorfismo aumenta a faixa de itens capturáveis e o recrutamento permite a cooperação das operárias na captura, imobilização e transporte de itens alimentares maiores. No caso de presas moveis, o recrutamento apresenta a desvantagem de ser sempre mais lento que um encontro individual entre o predador e a presa (Oster e Wilson, 1978).

Para uma formiga predadora, arborícola e que forrageia na vegetação, os insetos que pousam nas plantas são presas potenciais. As duas espécies de *Oecophylla* (Formicinae) do velho mundo são capazes de capturar estes insetos usando a colaboração de operárias recrutadas a curta distância (Hölldobler e Wilson, 1978). O recrutamento a curta distância foi encontrado também em *Azteca trigona* e em *A. velox* (Adams, 1994). Uma outra forma de capturar insetos ágeis foi encontrada em uma espécie de *Azteca* que ocorre no Brasil central. *Azteca* cf. *lanuginosa* captura estes insetos agindo como senta e espera em grupo e atacando suas presas de forma coordenada, num comportamento denominado de "grupo de emboscada" (Morais, 1994). Em colônias de *Azteca* cf. *lanuginosa* presentes em vegetação de cerrado, os grupos de emboscada não ocorrem durante todo o ano e este comportamento não é

utilizado em todas as plantas presentes nas áreas de forrageamento das colônias (Morais, 1994).

Neste trabalho são apresentadas informações sobre a história natural, o comportamento e as características de forrageamento de *Azteca cf. lanuginosa* em áreas de cerrado do Distrito Federal. Inicialmente são apresentadas as características do ninho e da colônia, a sobrevivência e os fatores de mortalidade dos ninhos. É feita uma descrição das observações iniciais sobre as variações da área de forrageamento desta espécie em relação às estações de chuva e de seca. São descritos os comportamentos de forrageamento e de defesa e são apresentadas informações sobre o ritmo de atividade das operárias e sobre as relações de *Azteca cf. lanuginosa* com outros insetos e com as plantas presentes em suas áreas de forrageamento. Na segunda parte do trabalho são examinadas as características de ocupação de novas áreas de forrageamento e as condições em que o comportamento de "grupo de emboscada" é utilizado, bem como a eficiência de captura de presas por estes grupos. São discutidas as possíveis implicações do habitat de cerrado nas características de forrageamento encontradas em *Azteca cf. lanuginosa*.

ÁREA DE ESTUDOS

O trabalho foi realizado em áreas de cerrado *sensu stricto* (Goodland, 1971) do Distrito Federal, principalmente na Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília.

O Distrito Federal está localizado no planalto central brasileiro e a caracterização geral da área, incluindo o histórico da ocupação humana, é apresentada

em Pinto (1994). Descrições mais detalhadas da vegetação do Distrito Federal e de suas áreas de preservação são encontradas em Eiten (1984) e em Felfili *et al.* (1993) e Felfili e Silva (1993). A Fazenda Água Limpa (FAL) faz parte da Área de Preservação Ambiental (APA) Gama-Cabeça de Veado juntamente com a Reserva Ecológica do IBGE e o Jardim Botânico de Brasília. Uma descrição detalhada da vegetação da Fazenda Água Limpa é encontrada em Ratter (1991).

A ESPÉCIE DE *Azteca*

A taxonomia de *Azteca* está ainda em estado de confusão. Longino (1989 b) comenta o grande número de descrições de espécies, feitas de forma isolada, que resultaram em 155 nomes disponíveis mas em nenhuma compreensão real do gênero, enquanto Bolton (1995) reconhece 70 espécies (nomes válidos) de *Azteca*. As espécies que mantêm associação com embaúbas (*Cecropia* - Cecropiaceae) foram recentemente revistas por Longino (1989 b, 1991 a, b) mas o restante do gênero necessita de uma revisão.

W. W. Benson considerou que as operárias da espécie tratada neste trabalho concordam com a descrição de *Azteca lanuginosa* Emery, 1894. J. T. Longino examinou operárias e machos de uma colônia e os considerou como *Azteca schimperi* Emery, 1894. As duas espécies foram descritas por Emery (1894) com base nas operárias, e seus machos e fêmeas foram descritos por Forel (1908).

O local tipo de *A. lanuginosa* é Santa Catarina (Brasil) e o de *A. schimperi* é Alajuela (Costa Rica). As informações sobre a distribuição destas duas espécies e de *Azteca* cf. *lanuginosa*, tratada neste trabalho, estão resumidas na TABELA 1.

TABELA 1. Resumo das informações sobre a distribuição de *Azteca lanuginosa*, *Azteca schimperi* e de *Azteca* cf. *lanuginosa*. Para os locais no Brasil são usadas as siglas dos Estados.

<i>Azteca</i>	Local	Observação	Fonte
<i>lanuginosa</i>	SC SP, RJ (= GB)	local tipo	Emery (1894) Kempf (1972); Benson (com. pes.); Longino (com. pes.)
<i>schimperi</i>	Costa Rica Honduras, Guianas, AM, BA, MT	local tipo	Emery (1894) Kempf (1972); Benson (1985 e com. pes.); Longino (com. pes.)
cf. <i>lanuginosa</i>	DF, GO, MG		este trabalho

Existem poucas coletas e um mesmo conjunto de espécimens foi examinado por diferentes fontes citadas na Tabela 1 (parte do material examinado por J. T. Longino foi coletado por W. W. Benson). As observações de ocorrência, neste estudo, foram ocasionais (ver p. 18).

A. lanuginosa e *A. schimperi* constroem ninhos de cartão presos externamente em galhos de embaúbas e Longino (com. pes.) as considera como muito próximas. Benson (1985) comenta que *A. lanuginosa* do sul do Brasil parece idêntica à *A. schimperi* encontrada na Amazônia, cujos ninhos externos de cartão foram vistos exclusivamente em grandes embaúbas. Eu coletei um ninho de cartão, preso externamente em um galho de embaúba, em uma área de cerrado *sensu stricto* no Mato Grosso (Usina Hidrelétrica do Rio Manso, Chapada dos Guimarães), e a espécie foi considerada com *A. schimperi* por W. W. Benson. Neste caso a colônia usava, também, o interior da embaúba como local de ninho.

As espécies de *Azteca* associadas a embaúbas parecem ter evoluído independentemente em, pelo menos, quatro ocasiões e um desses grupos seria *schimperi/lanuginosa* (Benson, 1985). Harada e Benson (1988) consideram que *A. schimperi* e *A. lanuginosa* são as únicas espécies, aparentemente restritas à *Cecropia*, que constroem ninhos esféricos de papelão (cartão) na parte externa da planta e, também, habitam o interior do tronco e dos ramos fistulosos da planta. Estas duas espécies são morfologicamente muito semelhantes e formam um grupo bem distinto de outras *Azteca* de embaúbas. Longino (1989a, 1991a) concorda que grupos de espécies de *Azteca* associados a *Cecropia* tenham evoluído de diferentes ancestrais mas não considera *A. schimperi* e *A. lanuginosa* como habitantes obrigatórios de embaúbas. Eu nunca encontrei ninhos externos de cartão em *Cecropia* na região de Brasília.

A denominação de *Azteca* cf. *lanuginosa*, já utilizada em Moraes (1994), será mantida até que se chegue uma denominação mais confiável. Séries de operárias e machos estão depositadas na coleção do Museu de Zoologia de São Paulo e na coleção de J. T. Longino.

BIOLOGIA DE *Azteca* cf. *lanuginosa* (Dolichoderinae):

As características do ninho e da colônia, o forrageamento e a sazonalidade no cerrado, o ritmo de atividade das operárias, os comportamentos de forrageamento e de defesa e as relações com outros organismos.

DESCRIÇÃO DO NINHO DE *Azteca* cf. *lanuginosa*

O ninho de *Azteca* cf. *lanuginosa* é do tipo cartão, marrom escuro, com um formato oval e é construído ao redor de um galho de uma árvore (FIGURA 1). Os ninhos não são muito grandes: um ninho coletado e avaliado visualmente como pequeno tinha 20 cm de diâmetro e 25 cm de altura, enquanto um ninho avaliado como grande, que caiu após a passagem de um fogo na Fazenda Água Limpa em 1994, tinha 37 x 45 cm. Os ninhos são muito menores e mais arredondados do que os de *A. chartifex* descritos em Delabie *et al.* (1991) e em Wheeler (1986).

Externamente, o ninho apresenta uma estrutura semelhante a grandes escamas imbricadas (FIGURA 1 c), com uma estrutura muito mais organizada do que as dos ninhos de "*Azteca trigona*" mostrado em Wheeler (1910, figura 120) e *Azteca* sp. em Gotwald (1984). Internamente apresenta canais e prateleiras (área alargada do piso dos canais) muito semelhantes aos encontrados no interior de embaúbas ocupadas por *Azteca muelleri* (obs. pes.). Parte dos canais e prateleiras apresentam paredes duplas e, em alguns casos, estas só estão coladas nas bordas, havendo um espaço entre elas, na parte central, que forma um tipo de envelope, ou "bolha", de cerca de 1,5 x 1,5 cm. Normalmente essas "bolhas" estão vazias e podem funcionar como isolantes térmicos na construção, análogo aos tijolos vazados. As paredes internas do ninho são relativamente macias, flexíveis e úmidas logo após a coleta, e se tornam mais rígidas e quebradiças quando ressecadas. Os ninhos abandonados ou cujas colônias morreram permanecem na planta por um longo tempo mas rapidamente apresentam um aspecto erodido devido à perda das escamas imbricadas.



FIGURA 1. (A e B) Aspecto geral de um ninho de *Azteca* cf. *lanuginosa* na copa de uma sucupira (*Pterodon pubescens*), com cerca de 5 m de altura, na Fazenda Água Limpa, Distrito Federal. (C) Aspecto da superfície externa do ninho organizada em forma de escamas justapostas.



Um ninho de *Azteca* cf. *lanuginosa* foi coletado em uma área de cerrado próximo ao CPAC (FIGURA 2). O galho de sustentação foi cortado e o ninho inteiro foi colocado em saco plástico com acetato de etila e, posteriormente, dissecado. Foi possível fazer cortes de fatias do ninho com uma faca de lâmina longa, o que permitiu a observação da estrutura e da localização dos diferentes componentes da colônia no interior do ninho. Os canais mais externos do ninho são mais largos e tornam-se mais estreitos para o interior, em direção ao galho de sustentação. Os primeiros canais (externos) estavam vazios ou ocupados por uma grande quantidade de exoesqueletos pertencentes a insetos predados por estas formigas. Os próximos canais continham uma maior concentração de operárias, depois aparecem operárias recém emergidas (com coloração mais clara) e do meio em diante estavam os estágios imaturos. Neste ninho ocorriam machos que estavam concentrados na mesma profundidade que as operárias recém emergidas. O galho de sustentação apresentava uma fissura no interior do ninho onde possivelmente deveria estar a rainha.

O ninho foi coletado em novembro de 1994 e continha um grande número de machos mas nenhuma fêmea alada. Parte de um ninho coletado no final de outubro de 1995, próximo ao campus da Universidade de Brasília, não continha indivíduos reprodutivos (machos e fêmeas alados) e não se tem outras informações sobre reprodução e voo nupcial para esta espécie. Wheeler (1986) observou voo nupcial em uma colônia de *Azteca chartifex laticeps*, na Ilha de Barro Colorado (Panamá), enquanto outra colônia próxima não apresentou atividade reprodutiva naquele ano. A revoada de fêmeas ocorreu pela manhã, logo após o início das chuvas (abril). Para várias espécies de formigas arborícolas, incluindo *Azteca* cf. *bicolor*, foi encontrado um pico de produção de indivíduos reprodutivos na primeira metade da estação de

chuvas (outubro-dezembro), em uma área de cerrado em São Paulo (Morais, 1980). *Azteca* sp. (= *A. trigona* ?) mostrou uma notável periodicidade de voos nupciais, com intervalos de cerca de 25 dias, entre fevereiro e junho (seca e chuvas), na Ilha de Barro Colorado (Kannowski, 1968). Na Venezuela (Caucagua, Estado Miranda), *Azteca foreli* produz indivíduos reprodutivos durante todo o ano com um pico entre abril e junho (Jaffe *et al.*, 1990).

Azteca chartifex e *A. trigona* ocorrem em áreas de florestas, têm territórios bem definidos e são polidômicas, tendo um ninho central onde fica a rainha e apresentando vários ninhos satélites na área de forrageamento de uma colônia (Adams, 1990 a; Delabie *et al.*, 1991; Fowler *et al.*, 1996). Ninhos satélites foram observados na área de forrageamento de apenas uma colônia de *Azteca* cf. *lanuginosa*. Em 1990 e 1991, esta colônia usava intensamente, para a captura de presas, uma planta cujo tronco estava em contato com a árvore suporte (FIGURA 3). Dois pequenos ninhos satélites foram construídos sobre galhos da planta e continham operárias e insetos mortos. Externamente tinham as mesmas estruturas de escamas do ninho principal e tinham cerca de 10 x 5 cm. Os ninhos satélites pareciam estar relacionados às ótimas condições de captura de presas e poderiam estar funcionando como local de armazenagem temporária de pedaços de presas análogos aos "depósitos para pilhagem" (booty cache) de ecitoníneos (Hölldobler e Wilson, 1990). Em 1992, a planta apresentava muito menos folhas e alguns ramos secos e os ninhos satélites foram abandonados e estavam se desintegrando. Estes pequenos ninhos satélites indicam que a espécie pode ser polidômica, como considerado em Moraes (1994), mas esta é uma condição muito rara nas colônias presentes em vegetação de cerrado.

ESTRUTURA DE UMA COLÔNIA DE *Azteca* cf. *lanuginosa*

O material encontrado no interior do ninho de *Azteca* cf. *lanuginosa*, coletado próximo ao CPAC, foi triado sendo separado em estágios imaturos (ovos, larvas e pupas), operárias, machos e exoesqueletos de presas. Foi medido o volume total de cada um destes componentes. O número de imaturos, operárias e machos foi estimado a partir do volume obtido para um número conhecido de indivíduos de cada um destes componentes da colônia.

O ninho continha cerca de 56.000 operárias (TABELA 2). O número estimado de estágios imaturos e de machos correspondeu respectivamente a cerca de 1/4 e de 1/7 do número de operárias, mas os volumes destes componentes foram semelhantes correspondendo a pouco menos de 1/3 do volume de operárias (TABELA 2). O ninho foi coletado durante o dia, quando as operárias apresentam uma grande atividade de patrulha nas plantas (fora do ninho), o que resulta em uma subestimativa deste componente da colônia. Este ninho foi considerado pequeno, sendo possível que os maiores ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa* em cerrado tenham entre 80 e 100 mil operárias.

Um ninho de *Azteca trigona* coletado na península de Bohio (Lago Gatun, Panamá), com 25 cm de comprimento e 15 cm de largura, tinha cerca de 28.000 operárias, 3.500 machos e 55 fêmeas aladas (números estimados volumetricamente), com os machos correspondendo a cerca de 1/8 do número de operárias (Wheeler, 1986). A autora estima que um ninho pode conter mais de 500.000 operárias, se a densidade de formigas permanece a mesma nos grandes ninhos (> 2 m de comprimento) encontrados na floresta.

TABELA 2. Número estimado de operárias, imaturos e machos presentes em um ninho de *Azteca* cf. *lanuginosa*, com o volume destes componentes da colônia e dos exoesqueletos de presas presentes no ninho.

Componentes	Nº estimado	Volume (ml)
Operárias	56.000	280
Imaturos	14.000	78
Machos	8.600	72
Exoesqueletos		87

O número de operárias em uma colônia de *Azteca chartifex spiriti*, em uma plantação de cacau na Bahia, foi estimado em mais de 1 milhão (Delabie *et al.*, 1991). Esta estimativa foi feita com a coleta de 10 ninhos pequenos e médios e dois ninhos grandes, o peso das formigas de cada ninho e a contagem de formigas dos ninhos menores. Os estágios imaturos só estavam presentes nos dois ninhos grandes (Delabie *et al.*, 1991).

O volume de exoesqueleto de presas presentes no ninho foi pouco maior que o de estágios imaturos (TABELA 2). Entre os exoesqueletos foi possível reconhecer uma grande quantidade de coleópteros e de outras formigas, além de abelhas, vespas, pernas de ortópteros e cápsulas cefálicas de hemípteros e dípteros. A quantificação dos exoesqueletos será apresentada no item sobre a relação de *Azteca* com outros insetos (ver TABELA 8).

Não se tem informação sobre a fundação de colônias, nem sobre colônias jovens de *Azteca* cf. *lanuginosa*. Claramente, todas as colônias observadas eram maduras com ninhos de cartão bem desenvolvidos e um grande número de operárias. Observações feitas em árvores, numa área de cerrado de cerca de 310 ha na Fazenda Água Limpa, revelaram apenas 10 colônias de outra(s) espécie(s) de *Azteca* (duas espécies?). Estas colônias estavam instaladas em orifícios nos troncos das árvores, apresentavam um tráfego de operárias muito menor do que o observado em *Azteca* cf. *lanuginosa* e não mostravam nenhum sinal de construção de um ninho externo.

LOCALIZAÇÃO DOS NINHOS OBSERVADOS E CARACTERIZAÇÃO DOS LOCAIS DE NIDIFICAÇÃO DE *Azteca* cf. *lanuginosa* EM CERRADO

Os ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa* são muito característicos e facilmente visíveis na vegetação, especialmente no final da estação seca quando a maior parte das árvores de cerrado perde as folhas. A partir de observações casuais, é apresentada aqui uma primeira informação sobre a presença ou ausência dessa espécie em diferentes áreas. Foram feitas poucas observações em áreas de cerrado mais fechado e não foram feitas observações em matas de galeria. Nenhum dos ninhos vistos estava em embaúba.

Foram observados ninhos no Distrito Federal (FIGURA 2), ao norte de Brasília (Plano Piloto), na área do CPAC, na Reserva Ecológica de Águas Emendadas, e na rodovia BR 020 até próximo a Formosa (GO). Os ninhos não foram observados mais a frente nessa rodovia, nem na região de Posse ($13^{\circ} 53' S - 45^{\circ} 42' W$), especialmente na Fazenda Jatobá (Floril - Floresta Atlântica Brasil Ltda., município de Correntina, BA), com plantios de pinheiros e grandes extensões de cerrado (dois dias de observação).

Em Brasília (Plano Piloto) foram observados ninhos no Campus da Universidade de Brasília e na L 4 Norte próximo ao Setor de Clubes Norte e próximo a Telebrasil. Ao sul de Brasília foram observados ninhos na região da Área de Proteção Ambiental Gama-Cabeça de Veado (Reserva do IBGE e FAL) e na MSPW entre o aeroporto e a Fazenda Água Limpa. Os ninhos também foram observados na saída sul de Brasília (FIGURA 2).

FIGURA 2. Localização da área de estudos e dos ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa* observados no Distrito Federal (15° 30' - 16° 03' S; 47° 25' - 48° 12' W). Mapa reproduzido do Atlas do Distrito Federal (CODEPLAN, 1984).

1 e 2 - Área de Proteção Ambiental (APA) Gama-Cabeça de Veado inclui a Fazenda Água Limpa, a Reserva Ecológica do IBGE e o Jardim Botânico de Brasília

1 - FAL = Fazenda Água Limpa

2 - IBGE = Reserva Ecológica do IBGE

3 - MSPW = área residencial entre o aeroporto e a Fazenda Água Limpa.

4 - Saída Sul de Brasília

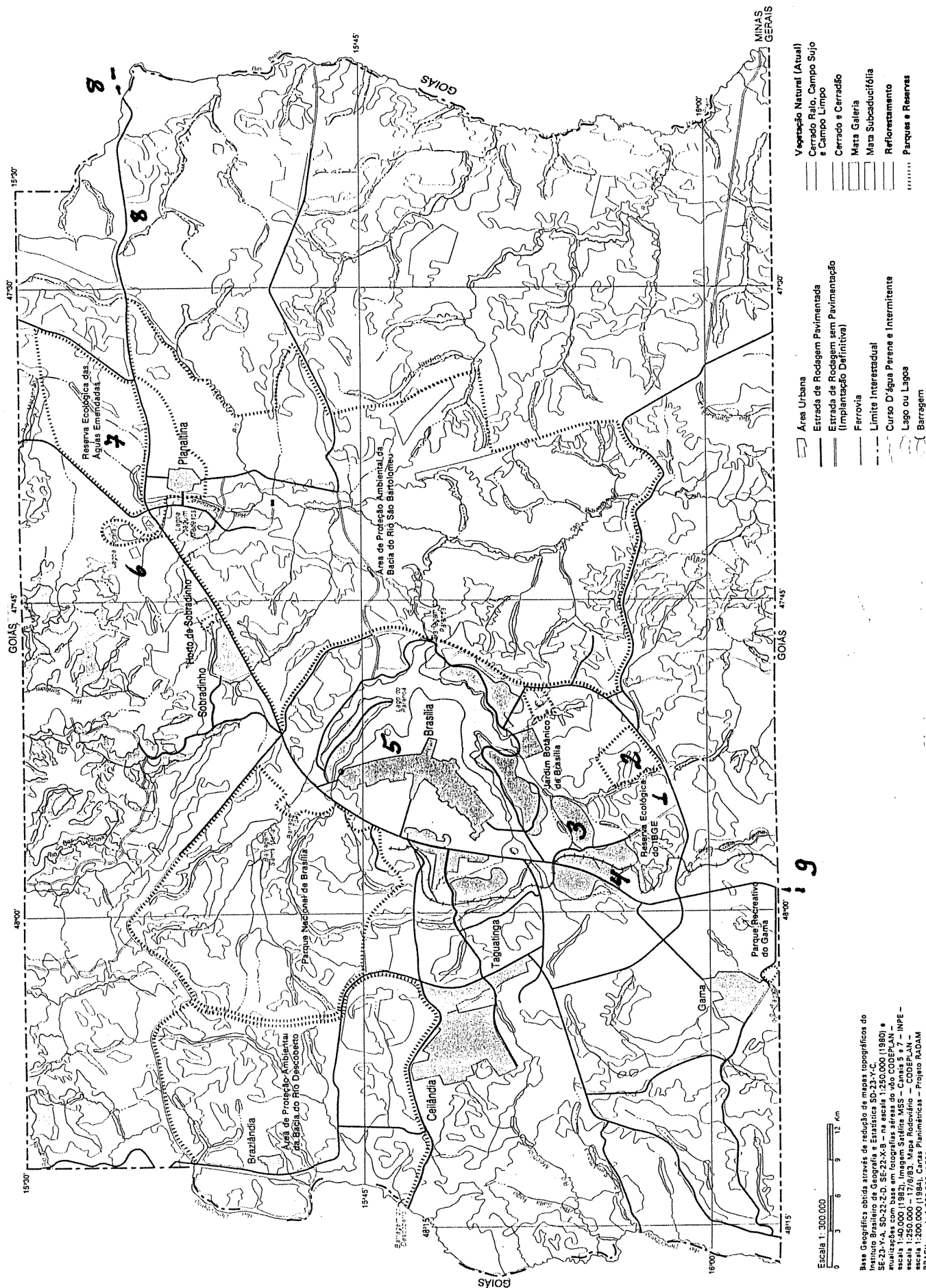
5 - Brasília (Plano Piloto) onde está também o Campus da Universidade de Brasília (UnB), o Setor de Clubes Norte (L 4) e a área da Telebrasil.

6 - CPAC = Centro de Pesquisas Agropecuária dos Cerrados da EMBRAPA.

7 - REAE = Reserva Ecológica de Águas Emendadas

8 - BR 020 = Liga Brasília a Formosa (GO) e a Posse (GO) no sentido de Barreiras (BA)

9 - Saída para Luiziania que dá acesso à BR 050 no sentido de Cristalina (GO), Catalão (GO) e do triângulo mineiro



Ba-se Geográfica obtida através de redução de mapas topográficos do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística SD-23-Y-C. SE-23-Y-A, SD-22-Z-D, SE-22-X-B - na escala 1:250.000 (1980) e publicações com base em fotografias aéreas do voo CODEPLAN - INPE - escala 1:250.000 (1982), Imagem Satélite MSS - CODEPLAN - INPE - escala 1:250.000 (1984), Cartas Planimétricas - Projeto RADAM BRASIL, escala 1:250.000 (1981).

Fonte: Mapa de Reconhecimento dos Solos do Distrito Federal - EMBRAPA, escala 1:100.000 - 1978. Imagem Satélite MSS - Canais 5 e 7 - INPE - escala 1:250.000 - 1984.

Em Goiás foram observados nos Km 150 e Km 180 da rodovia BR 050, entre Cristalina e Catalão. Em Minas Gerais os ninhos foram observados na rodovia MG 428 (Araxá - Franca), próximo ao Ribeirão Cristalino no município de Sacramento.

No Distrito Federal, os ninhos vêm sendo observados de forma esporádica desde 1989 e, no início de 1993, foi realizado um levantamento de ninhos na Fazenda Água Limpa (FAL). Em uma área de cerrado *sensu stricto* (Goodland, 1971), de cerca de 310 ha, foram encontrados 8 ninhos, ou 0,03 ninhos por hectare. Esta densidade é muito baixa quando comparada com a densidade de ninhos de formigas arborícolas, que nidificam em galhos ocos, em um cerrado do estado de São Paulo. Para 14 espécies de formigas, foram encontrados de 1 a 38 ninhos de cada espécie em uma área de 0,10 ha (Morais, 1980).

As características do local de nidificação foram descritas para 25 destes ninhos. Foram anotados a espécie e o tamanho da árvore com o ninho (árvore suporte). A altura das árvores foi estimada visualmente e foram medidos o maior diâmetro da projeção da copa no chão e o maior diâmetro transversal a este. Foi anotada, também, a condição de contato da árvore suporte com outras plantas.

Na maior parte dos ninhos, as árvores suportes são altas e têm suas copas isoladas, sem contato com outras árvores (TABELA 3). Dezesesseis ninhos estavam acima de 4 m de altura (TABELA 4), 10 estavam em árvores isoladas e outros 10 estavam em árvores que tinham algum contato com outras plantas menores. Três ninhos estavam em árvores com grande volume de copas (ninhos 16, 19 e 21) e as árvores com outros dois ninhos (5 e 9) estavam em contato com outras copas grandes. Os ninhos 16 a 19 (L 4 e UnB) estavam em áreas urbanas cuja vegetação herbácea é freqüentemente roçada. O ninho 14 estava em uma árvore isolada em uma área de várzea drenada e utilizada para agricultura (TABELA 3).

TABELA 3. Localização e caracterização das árvores com ninhos (árvores suporte) de *Azteca* cf. *lanuginosa* observados no Distrito Federal. Tanto o tamanho da copa como a condição de isolamento pode variar no tempo (*) e esses casos são especificados no texto. A numeração dos ninhos corresponde aos números utilizados no texto. Ver FIGURA 2 para as siglas dos locais.

Nº ninho	Local	Espécie da árvore suporte	Família	Altura (m)	Diâmetro copa (m)	Contato da árvore
1	FAL	<i>Pterodon pubescens</i>	Leg. - Papilion.	5	4 x 3	tronco, copa (*)
2	FAL	<i>Pterodon pubescens</i>	Leg. - Papilion.	6	5 x 4	tronco
3	FAL	<i>Eriotheca pubescens</i>	Bombacaceae	5	4 x 4	tronco
4	FAL	<i>Pterodon pubescens</i>	Leg. - Papilion.	6	5 x 4	tronco, copa
5	FAL	<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	6	2 x 2	2 copas grandes(*)
6	FAL	<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Leg. - Caesalp.	4	2 x 1	isolada
7	FAL	<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Leg. - Caesalp.	6	4 x 3	copa
8	FAL	<i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	3,5	2 x 2	isolada
9	FAL	<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Leg. - Caesalp.	6	4 x 3	2 copas grandes
10	FAL	<i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	4	3 x 2	isolada
11	FAL	<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Leg. - Caesalp.	5	3 x 2	isolada
12	FAL	<i>Byrsonima crassa</i>	Malpighiaceae	3	4 x 3	isolada
13	IBGE	<i>Eriotheca pubescens</i>	Bombacaceae	5	4 x 3	isolada
14	MSPW	<i>Xylopia emarginata</i>	Annonaceae	6	2 x 1	isolada
15	MSPW	<i>Eriotheca pubescens</i>	Bombacaceae	5	4 x 3	copa
16	L 4	<i>Pterodon pubescens</i>	Leg. - Papilion.	8	6 x 5	isolada
17	L 4	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Leg. - Caesalp.	4	5 x 4	copa
18	L 4	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Malpighiaceae	3,5	3 x 2	isolada
19	UnB	<i>Pterodon pubescens</i>	Leg. - Papilion.	9	6 x 4	isolada
20	UnB	<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	5	4 x 3	isolada
21	CPAC	??	Leguminosae	11	8 x 6	isolada
22	CPAC	<i>Styrax ferrugineus</i>	Styracaceae	4	3 x 2	tronco
23	REAE	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Leg. - Caesalp.	4	5 x 4	copa
24	REAE	<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Leg. - Caesalp.	6	4 x 3	isolada
25	REAE	<i>Bowdichia virgilioides</i>	Leg. - Papilion.	7	6 x 4	isolada

TABELA 4. Distribuição por classe de altura dos 25 ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa* listados na TABELA 3.

Classes de altura (m)	Número de ninhos
1,5 - 2,0	0
2,1 - 2,5	2
2,6 - 3,0	1
3,1 - 3,5	5
3,6 - 4,0	1
4,1 - 4,5	6
4,6 - 5,0	5
> 5,0	5

SOBREVIVÊNCIA DOS NINHOS E PERMANÊNCIA EM UM MESMO LOCAL

Quinze ninhos, dos 25 listados na TABELA 3, foram acompanhados mais freqüentemente, na Fazenda Água Limpa e em outras áreas do Distrito Federal a partir de 1989. Os ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa* podem sobreviver por pelo menos 8 anos e as principais causas de mortalidade foram o fogo e a morte da árvore suporte (TABELA 5).

Em agosto de 1987 a maior parte da Fazenda Água Limpa sofreu uma forte queimada, o que se repetiu em outubro de 1994. Cinco dos 11 ninhos da Fazenda morreram devido ao fogo de 1994 (TABELA 5). Quatro foram diretamente atingidos pelo fogo tendo caído ou mostrando sinais de queima na superfície externa. Um ninho não mostrava sinais de queima mas, dois dias após o fogo, tinha muito pouca atividade de operárias e não sobreviveu. As queimadas em cerrado tendem a ser bastante heterogêneas em seus efeitos, com o fogo passando rapidamente em algumas áreas e praticamente não afetando a vegetação arbórea, ou sendo mais demorado afetando os troncos e copas de árvores maiores. Assim, um dos ninhos (nº 8) que sobreviveu ao fogo de 1994 (e provavelmente ao de 1987) na Fazenda Água Limpa, estava a apenas 2,50 m de altura enquanto três dos ninhos que morreram estavam a mais de 5 m de altura.

Três árvores suporte morreram durante o período de acompanhamento e os ninhos morreram com elas (TABELA 5). As árvores secaram mas permaneceram de pé as formigas não mudaram de árvore. O ninho 14 estava em uma área em que a mata de galeria foi cortada, já há bastante tempo, e a árvore suporte estava isolada na várzea.

TABELA 5. Sobrevivência, mudança da colônia e causas de mortalidade de ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa* na Fazenda Água Limpa (FAL), no caminho para a Fazenda (MSPW) e no Plano Piloto (L 4 e UnB), Distrito Federal (ver FIGURA 2 para localização e siglas). Número do ninho como na TABELA 3.

[1] permanecia vivo em agosto de 1997; [2] ponte artificial para outra árvore;
[3] recém mudado (??); [4] morto devido ao fogo; [5] árvore morrendo;
[6] árvore suporte morta.

Nº ninho	Local	Data da 1ª observação	Mudança da colônia	Data da última observação da colônia viva	Tempo de sobrevivência
1	FAL	Setembro/89	[3] Julho/92 [5]	Permanece [1] [2]	> 8 anos
2	FAL	Setembro/89		Permanece [1]	> 8 anos
3	FAL	Agosto/90		Permanece [1]	> 7 anos
4	FAL	Setembro/90		Outubro/94 [4]	> 4 anos
5	FAL	Maio/91		Permanece [1]	> 6 anos
6	FAL	Junho/91		Julho/92 [6]	> 1 ano
7	FAL	Setembro/91		Outubro/94 [4]	> 3 anos
8	FAL	Março/93		Permanece [1]	> 4 anos
9	FAL	Março/93		Outubro/94 [4]	> 1 ano
10	FAL	Março/93		Outubro/94 [4]	> 1 ano
12	FAL	Abril/93		Outubro/94 [4]	> 1 ano
14	MSPW	Setembro/91		Setembro/93 [6]	> 2 anos
16	L 4	Setembro/91		Permanece [1]	> 6 anos
18	L 4	Setembro/93		Julho/95 [6]	> 1 ano
19	UnB	Setembro/91		Permanece [1]	> 6 anos

O ninho 18 estava em uma área urbana, cuja vegetação rasteira é roçada, e a árvore mais próxima estava a cerca de 10 m. O ninho 6 estava em uma área de cerrado, onde existiam alguns arbustos com menos de 2 m de altura, e a árvore mais próxima estava a 7m. A morte da árvore suporte e de outras plantas presentes na área central de forrageamento da colônia foi acompanhada no ninho 1 (FIGURAS 3 e 4). A partir de 1992 a colônia foi perdendo sua área de forrageamento mas aparentemente não era capaz de se mudar. Em agosto de 1994 a árvore suporte foi artificialmente ligada a uma árvore vizinha, um barbatimão de apenas 3 m de altura, por uma ponte de bambu. A árvore suporte estava praticamente seca e a colônia não parecia ter um futuro promissor. A colônia continuou viva, mesmo depois de 1997, mas não se mudou.

Quando existem árvores próximas as colônias podem se mudar. O ninho 5 (TABELAS 3 e 5) estava em uma mancha de árvores altas cujas copas se tocavam. Em maio de 1991, estava em uma *Qualea* parcialmente seca e se mudou, em julho de 1992, para um *Sclerolobium* com uma copa pequena (1,2 x 2,0 m de diâmetro) mas em contato com duas outras árvores. Com o fogo (out./94), o *Sclerolobium* foi parcialmente atingido pela queda da *Qualea* morta e ficou quase que totalmente desfolhado e sem contato com outras copas. Dois dias após o fogo havia uma grande atividade de operárias no tronco da árvore e no chão, nesse caso sobre as cinzas, em todas as direções. No quarto dia o fluxo de operárias estava concentrado para o tronco de outra árvore, a 4 m de distância, que tinha a copa apenas parcialmente murcha. Essa atividade continuou por 4 dias, quando o movimento começou a diminuir e as operárias voltaram a se concentrar na árvore com o ninho (*Sclerolobium*). A atividade das operárias, no chão e no tronco de outra árvore,

sugere uma avaliação da área para uma nova mudança. Nessa situação, com uma mudança (jul./92) e o efeito de uma grande queimada (out./94) que resultou no isolamento da copa da árvore suporte (*Sclerolobium*), o ninho 5 apresentava, em novembro de 1996, cerca de dois terços de seu tamanho original.

Os quatro outros ninhos, que sobreviveram ao fogo (TABELA 5), apresentavam uma grande atividade de operárias no chão no segundo dia após o fogo. No quarto dia apenas as operárias do ninho 8 mantinham um fluxo direcionado para uma árvore, em más condições, a cerca de 5 m de distância. As operárias dos ninhos 2 e 3 estavam restritas as copas de suas grandes árvores e as do ninho 1 andavam pela ponte artificial de bambu e pelo barbatimão (FIGURAS 3 e 4).

O ninho 3 parece ter se mudado pouco antes de agosto de 1990 (TABELA 5). Nessa época havia um ninho, parcialmente danificado, em uma *Byrsonima*, com cerca de 2,5 m de altura, e um ninho inteiro na *Eriotheca*. A copa da *Byrsonima* estava em contato com copas de arbustos formando uma ligação, por cerca de 3 m, até o tronco da *Eriotheca*. Ocorria um pequeno fluxo de operárias entre o ninho inteiro e o ninho danificado que em outubro já havia sido completamente abandonado.

A mudança de uma colônia tão grande e com um ninho tão estruturado como os de *Azteca* cf. *lanuginosa*, deve ser uma atividade muito cara para as formigas. No entanto, como no cerrado esta espécie não utiliza ninhos satélites, a mudança de toda a colônia, com a construção completa de um novo ninho, pode ser a única chance de sobrevivência em certas circunstâncias. As mudanças de local de ninhos em formigas podem ser devidas a fatores como perturbação e/ou dano do ninho, mudanças microclimáticas e disponibilidade de itens alimentares (Hölldobler e Wilson, 1990; Leal e Oliveira, 1995).

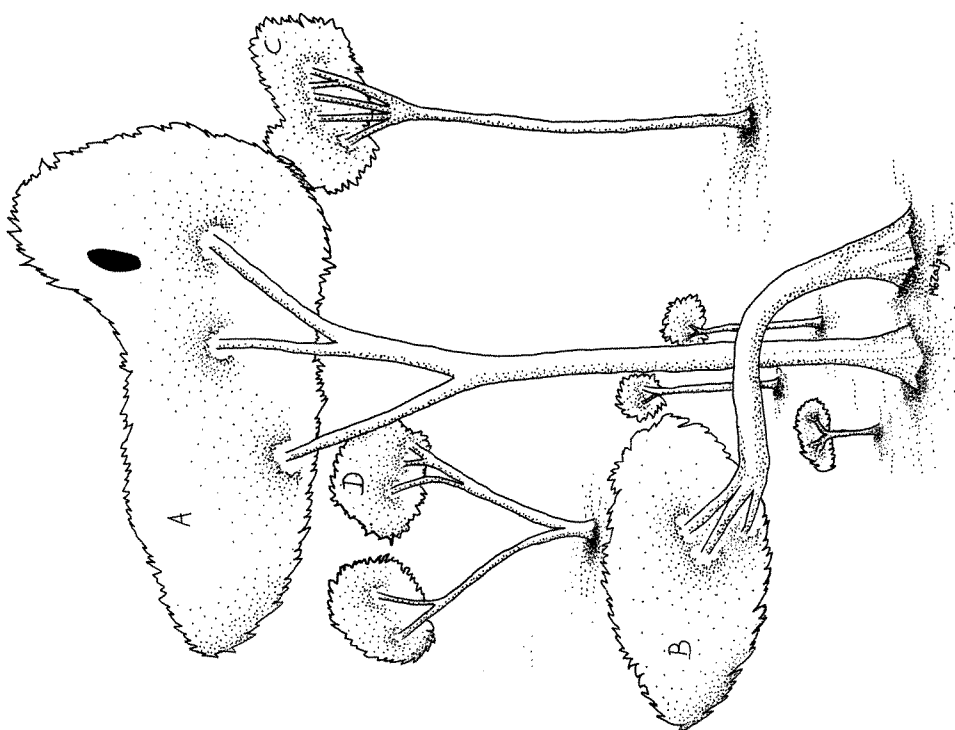
FIGURA 3. Esquema da localização de um ninho (nº 1) de *Azteca* cf. *lanuginosa* na Fazenda Água Limpa e das plantas utilizadas em sua área de forrageamento em 1990 e em 1994. O ninho (oval escuro) está na árvore A. O tronco da planta B está em contato com o tronco de A. Em 1990 as copas das plantas A e C mantinham contato durante o período de chuvas mas não na estação seca. Estão representados 3 dos 7 arbustos presentes na área. A planta D não era utilizada na área de forrageamento da colônia. Em 1994 as planta B e C estavam mortas e a árvore suporte (A) estava parcialmente seca. Em agosto de 1994, a árvore suporte (A) foi artificialmente ligada, por uma ponte de bambu, à planta D.

A = *Pterodon pubescens* (Leguminosae = sucupira)

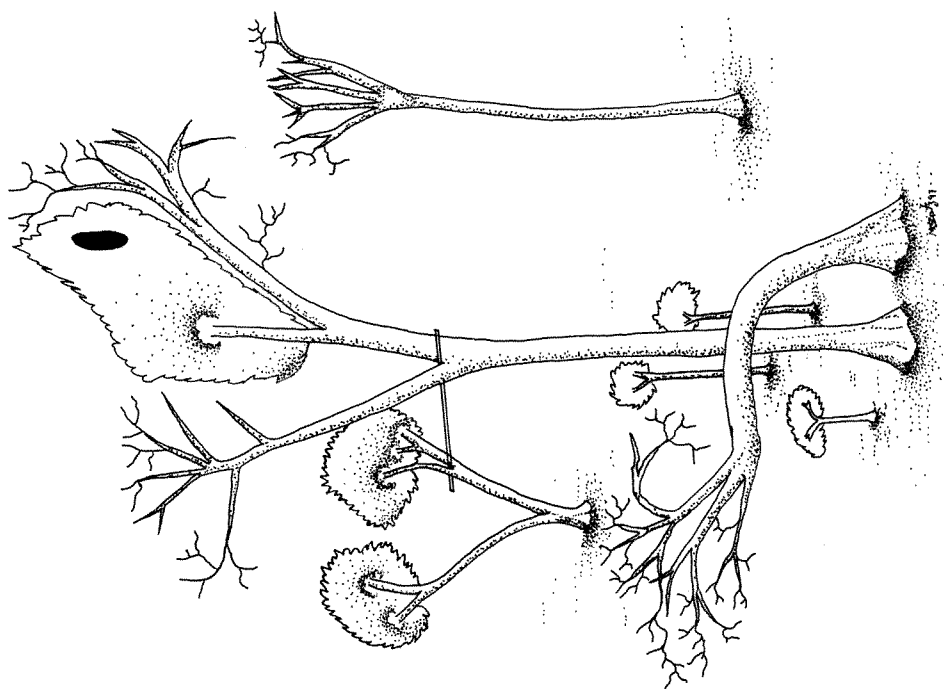
B = *Byrsonima verbascifolia* (Malpighiaceae = murici)

C = *Dalbergia violacea* (Leguminosae = jacarandá)

D = *Stryphnodendron adstringens* (Leguminosae = barbatimão).



1990



1994

FIGURA 4. Esquema da variação sazonal e a longo prazo na área de forrageamento de uma colônia de *Azteca* cf. *lanuginosa* em que houve morte de árvores (ver FIGURA 3). O esquema representa as copas das árvores (a - d) e de pequenos arbustos utilizados na área de forrageamento do ninho 1 em diferentes datas. O ninho está na árvore a (ver FIGURA 3). Os arbustos com copas sombreadas estão sob as copas das árvores. A redução no tamanho das copas indica o processo de morte das árvores. Em 1994 as plantas b e c estão mortas e a árvore suporte (a) está parcialmente seca. O tronco da planta b está em contato com o tronco da árvore suporte e seus galhos secos (linha tracejada) continuaram a ser patrulhados pelas operárias. A planta d (barbatimão com duas copas distintas - ver FIGURA 3) não era utilizada na área de forrageamento da colônia. Em agosto de 1994 uma de suas copas foi artificialmente ligada por ponte de bambu à árvore suporte (a). Sua outra copa (pontilhado) não foi patrulhada pelas operárias antes de outubro de 1994 quando a área foi queimada.

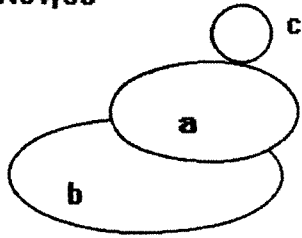
a = *Pterodon pubescens* (Leguminosae = sucupira)

b = *Byrsonima verbascifolia* (Malpighiaceae = murici)

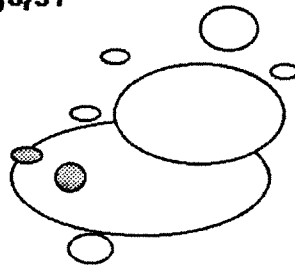
c = *Dalbergia violacea* (Leguminosae = jacarandá)

d = *Stryphnodendron adstringens* (Leguminosae = barbatimão)

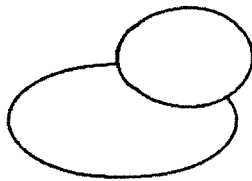
Nov/90



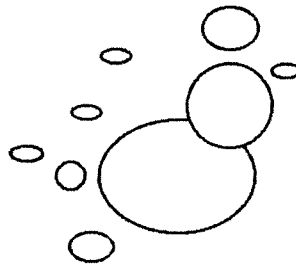
Ago/91



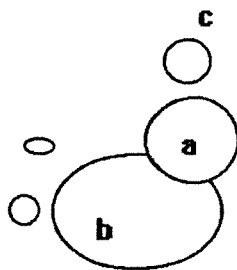
Nov/92



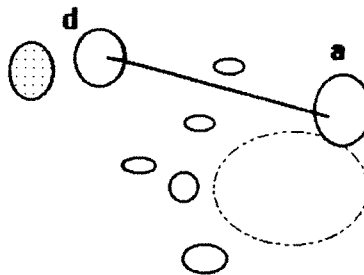
Ago/93



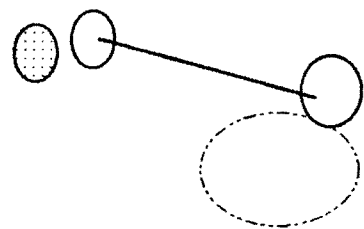
Nov/93



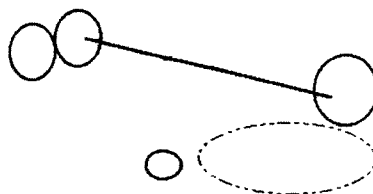
Ago/94



Set/94



Mar/95



O fogo causa direta ou indiretamente perturbações e danos nos ninhos mas é difícil avaliar o seu efeito como um fator decisivo na mudança de uma colônia, já que toda a área ao redor pode estar sob as mesmas condições. Uma queimada poderia levar a uma tentativa de mudança e esta vir a ser abortada se nada ao redor fosse avaliado como uma melhor opção. Isto pode ter ocorrido nos ninhos que mantiveram uma intensa atividade de operárias no chão e direcionadas para árvores vizinhas na semana subsequente ao fogo. É interessante que em dois ninhos (2 e 3), localizados em plantas com grandes copas, a atividade no chão foi menos duradoura.

A morte de uma árvore tende a ser um processo lento, com uma redução gradual no tamanho da copa e na densidade da folhagem (FIGURAS 3 e 4). Para uma colônia de *Azteca* cf. *lanuginosa*, isso implica em aumento de exposição aos raios solares, ventos e chuva, com maiores chances de danos mecânicos e de alterações microclimáticas no ninho. Implica, também, em uma redução na área de forrageamento próxima ao ninho. Como esse processo é gradual e permite uma avaliação a longo prazo, esses fatores podem ser decisivos para justificar uma mudança de ninho, com um grande gasto de energia e um alto risco de deslocamento de uma rainha fisiogástrica. Ainda assim, a mudança só parece possível quando outra árvore está em contato direto com a área central de forrageamento da colônia. O ninho 1 já está há mais de três anos quase que totalmente exposto e sofreu uma drástica redução na disponibilidade de área de forrageamento (FIGURA 4) mas, aparentemente, não é capaz de se mudar para uma árvore mais distante. Esta situação resulta na morte da colônia como observado nos ninhos 6, 14 e 18 (TABELA 5).

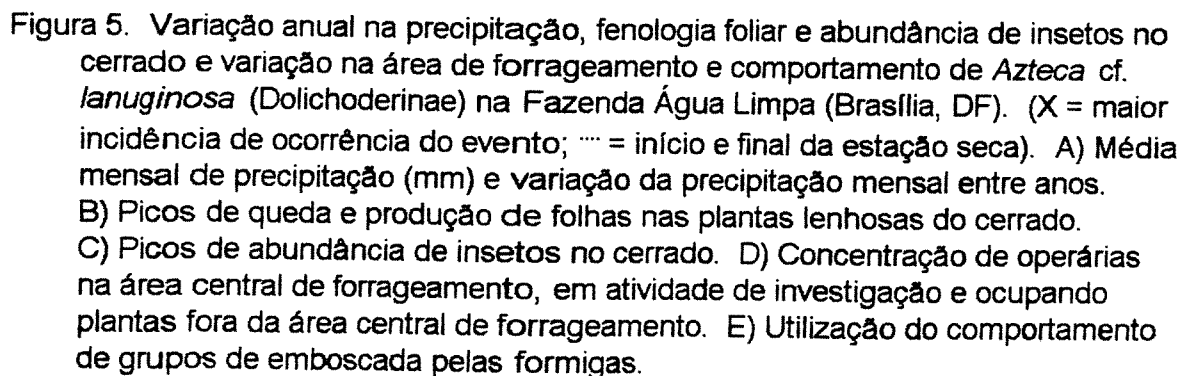
Um outro fator relacionado à mudança de ninho e a sobrevivência da colônia é a predação. Carroll (1983) relata uma alta taxa de predação, por pica pau, em colônias de *Azteca* que nidificam em galhos ocos em florestas secas da Costa Rica. O pica pau

do campo (*Colaptes campestris*) é comum nos cerrados do Distrito Federal (Antas e Cavalcanti, 1988). Ainda assim, não foi visto nenhum tipo de predação nos ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa*, observados com binóculo a partir de 1989. Um grande ninho de cartão, com os imaturos mais protegidos no centro, pode reduzir esse tipo de risco.

SAZONALIDADE NO CERRADO E AS VARIAÇÕES NA ATIVIDADE E NA ÁREA DE FORRAGEAMENTO DE *Azteca* cf. *lanuginosa*

De uma maneira geral, as formigas, como outros insetos sociais, investigam seu ambiente, transmitem informações recrutando operárias para fontes ricas em alimento ou para defesa, e podem alterar suas áreas de forrageamento e seus comportamentos em função de alterações ambientais (Gordon, 1994; Hölldobler e Wilson, 1990; Quinet e Pasteels, 1996). A seguir é apresentada uma descrição das observações iniciais sobre as variações da área e do comportamento de forrageamento de *Azteca* cf. *lanuginosa* em relação às estações de chuva e de seca.

A região tem uma precipitação média anual de 1470 mm, apresentando uma estação seca bem marcada entre maio e setembro com, em média, menos de 120 mm de chuvas (FIGURA 5 a). Ocorre uma grande variação entre anos na precipitação em cada mês. A temperatura média anual é de 21,1 °C e apresenta pouca variação durante o ano (médias para 15 anos, 1980-1995; dados da Estação Meteorológica da Reserva Ecológica do IBGE; 1100 m de altitude).



A maioria das plantas lenhosas de cerrado são decíduas, perdendo suas folhas durante a seca; o pico de produção de folhas ocorre no final da seca e início das chuvas (Rizzo *et al.*, 1971) (FIGURA 5 b). Entretanto, a queda e produção de folhas não são sincrônicas entre e dentro das espécies e a vegetação não fica totalmente sem folhas em qualquer época.

A abundância de insetos varia bastante durante o ano (FIGURA 5 c). Armadilhas Malaise, colocadas em um campo sujo na Reserva Ecológica do IBGE (ver FIGURA 2), capturaram 2,4 vezes mais insetos durante a estação de chuvas do que durante a seca. Essa variação foi especialmente marcada para os insetos das Ordens Coleoptera, Diptera e Lepidoptera que mostraram uma forte redução de abundância entre junho e setembro (Diniz, 1997). Pimentel (1985) obteve resultados semelhantes para a Fazenda Água Limpa, e estes concordam com as observações diretas sobre a disponibilidade de presas para *Azteca* feitas neste estudo (ver p. 130).

Azteca cf. *lanuginosa* forrageia na vegetação e cada colônia mantém uma área de forrageamento central que é patrulhada durante todo o ano. Por exemplo, a área central de forrageamento do ninho 1 (FIGURA 3) incluía o *Pterodon* (árvore suporte) e a *Byrsonima* adjacente que eram patrulhados durante todo o ano entre 1990 e 1993. Durante a seca as operárias passam a patrulhar, também, outras plantas próximas ampliando sua área de forrageamento (FIGURA 5 d). Estas plantas são alcançadas por trilhas temporárias sobre plantas herbáceas e pontes de gramíneas. O comportamento de grupos de emboscada, em que as operárias se organizam nas bordas de uma folha e capturam os insetos que aí pousam (Morais, 1994), é mais freqüente durante a estação de chuvas (FIGURA 5 e) mas diminui nos períodos com muita chuva (novembro, dezembro ou janeiro) e em dias com muito vento ou muito nublados.

As primeiras observações sobre o forrageamento de *Azteca* cf. *lanuginosa* foram realizadas no ninho 1 (FIGURA 3) a partir de março de 1990. Nessa época, a árvore suporte (planta A = *Pterodon*) e as duas outras que a tocavam tinham suas copas ativamente patrulhadas pelas formigas. A parte basal dos troncos era visitada por operárias isoladas (investigadoras) que não saíam das plantas. Os grupos de emboscada eram comuns, mas ocorriam apenas na *Byrsonima* (planta B). Esta planta tem folhas grandes, adequadas para a organização dos grupos de emboscada (ver FIGURA 7 e p. 134), e estes foram excepcionalmente abundantes em 1990/91. Em junho de 1990, as plantas estavam com folhas velhas que começavam a cair, reduzindo o contato entre as copas (A e C). Nesse período, a atividade das operárias na base dos troncos aumentou e elas começaram a ocupar arbustos próximos. No final de junho o número e o tamanho (nº de operárias) de grupos de emboscada eram muito menores. No final de julho não ocorriam mais grupos de emboscada e nove plantas estavam sendo ativamente patrulhadas (A, B e C + 6 arbustos). A área de forrageamento e a atividade das formigas permaneceram assim até setembro.

Em setembro o *Pterodon* apresentava muitas folhas novas, e a *Byrsonima* estava com botões florais e algumas folhas novas onde pequenos grupos de emboscada começavam a se formar. A planta C estava sem contato com a copa do *Pterodon* e não estava sendo patrulhada pelas formigas. No final de outubro a situação era a mesma descrita para março com as operárias patrulhando três plantas (A, B e C). Este ciclo de contração e expansão da área de forrageamento se repetiu em 1991 (FIGURA 4) e foi observado em todos os ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa*.

Em dois ninhos presentes em árvores grandes com copas muito volumosas (n^{os} 16 e 19), as operárias permaneciam na copa das árvores a maior parte do ano. Apenas no final da seca (ago.-set.), as operárias formavam uma trilha descendo pelo tronco e alcançavam arbustos próximos. Estas observações foram feitas em ninhos localizados em áreas urbanas (TABELA 3), onde a vegetação herbácea é roçada com alguma frequência, dificultando o acesso das formigas a outras plantas. Estes foram os únicos ninhos acompanhados em que os grupos de emboscada não foram observados.

A área de forrageamento do ninho 1 sofreu alterações a longo prazo devido a morte de plantas (FIGURAS 3 e 4). As plantas na área central de forrageamento estavam morrendo e, em agosto de 1993, apresentavam galhos secos e uma redução em suas copas (FIGURA 4). Em novembro de 1993, o comportamento de grupo de emboscada era menos freqüente na *Byrsonima* (planta b), e três plantas isoladas estavam sendo patrulhadas pelas operárias (FIGURA 4), uma situação que anteriormente só havia sido observada durante a seca. Em agosto de 1994, a *Byrsonima* estava morta e seus galhos secos e outros arbustos próximos eram patrulhados pelas operárias. A árvore suporte foi artificialmente ligada a um barbatimão e, em setembro, apenas um ramo do barbatimão e alguns galhos da *Byrsonima* e da árvore suporte eram patrulhados pelas formigas. A área foi queimada em outubro de 1994 e, em março de 1995, as formigas patrulhavam a árvore suporte, com galhos secos e uma copa reduzida, e os dois ramos do barbatimão. As operárias utilizavam os galhos secos da *Byrsonima* para alcançar um pequeno arbusto (*Casearia sylvestris* - Flacourtiaceae), onde alguns grupos de emboscada eram formados (FIGURA 4).

RITMO DIÁRIO DE ATIVIDADE DAS OPERÁRIAS

Cada espécie de formiga tem o seu próprio ritmo de atividade que é baseado em ritmos circadianos mas pode ser alterado por variações ambientais (Hölldobler e Wilson, 1990). O ritmo de atividade das espécies de *Azteca* é muito pouco conhecido. Existe informação sobre uma espécie associada a embaúbas (Barnwell, 1967) e Adams (1994), trabalhando com territórios de *Azteca* em vegetação de mangue no Panamá, refere-se à atividade contínua de defesa de território em *A. trigona* mas não fornece nenhuma informação sobre variações na intensidade dessa atividade.

O ritmo diário de atividade das operárias de *Azteca* cf. *lamuginosa* foi acompanhado em dois ninhos do Distrito Federal, em novembro de 1993. O ninho 19, no campus da Universidade de Brasília (UnB), está em uma árvore com copa isolada e volumosa (TABELA 3). O ninho 2, na Fazenda Água Limpa (FAL), está em uma árvore cuja copa tem cerca da metade do volume do da UnB e cuja base do tronco está em contato com outra planta (*Caryocar brasiliense* - Caryocaraceae). A atividade das operárias foi quantificada em galhos das árvores usados como local de trilhas pelas formigas (ver p. 45). Nos dois casos os dias eram claros, quentes e sem chuvas.

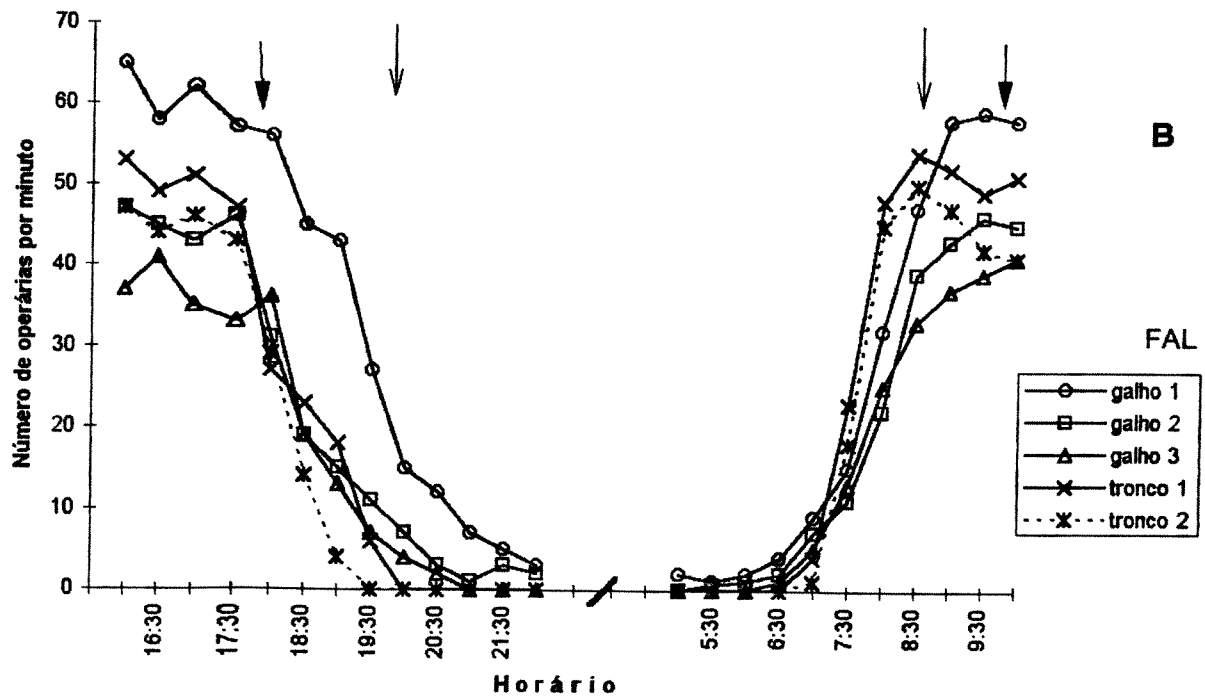
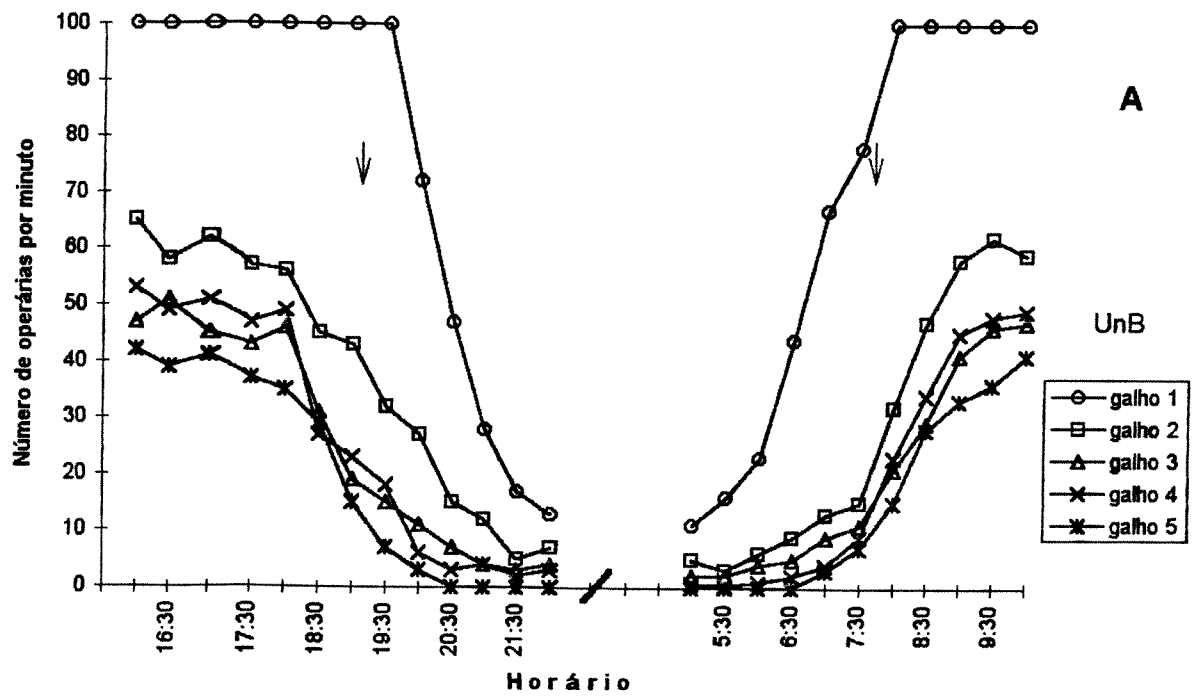
Ninho UnB: a atividade das operárias no sentido do ninho para os ramos foi quantificada em 5 grandes galhos da árvore suporte, sendo que o galho 1 estava em contato direto com o ramo que sustenta o ninho. Os galhos 1 a 3 estavam em um lado da copa enquanto os 4 e 5 estavam do outro lado. A contagem foi feita sempre na sequência do galho 1 para o galho 5 que corresponde à sequência de maior

distanciamento do ninho. Foi contado o número de operárias passando por marcas naturais nos galhos escolhidas previamente, durante um minuto a cada meia hora, entre as 16 e 22 horas e, no dia seguinte, entre as 5 e 10 horas. À noite as observações foram feitas com o uso de uma lanterna e, quando a atividade era muito baixa, a contagem foi feita durante 3 minutos, usando-se a média de operárias por minuto. A marca de contagem no galho 1 estava a 3 m abaixo do ninho e, durante o dia, a atividade de operárias nos dois sentidos era muito grande impossibilitando a contagem, e foi considerado como 100 formigas por minuto.

Os resultados mostram uma rápida redução de atividade no crepúsculo (FIGURA 6 a). Às 19:00 h não havia mais sol batendo na árvore e apenas no galho 1, mais próximo ao ninho, não havia redução na atividade. Neste horário as operárias começaram a se organizar em filas ao redor do tronco, logo abaixo das ramificações, formando um "cinturão de defesa" (ver p. 60). Durante os horários de observação à noite, foi mantida uma baixa atividade de operárias. O galho 1 teve atividade de operárias durante todo o período noturno de observação e o mesmo ocorreu com os galhos 2 a 4 ainda que em frequência muito mais baixa. No galho 5 a atividade cessou completamente a partir das 20:30 h. Pelo menos no galho 3 havia operárias organizadas em "grupos de espera" (ver p. 55) nas pontas dos ramos. Às 6:10 h da manhã seguinte o sol atinge a árvore, às 6:30 h as operárias do cinturão começam a se movimentar, desorganizando as filas, e às 7:30 h a atividade das operárias crescia rapidamente em todos os galhos. Observações qualitativas mostraram que o padrão de drástica redução de atividade das operárias e a presença do cinturão de defesa à noite se repete durante todo o ano.

FIGURA 6. Ritmo de atividade de operárias em duas colônias de *Azteca* cf.

lanuginosa. As observações foram feitas na estação de chuvas (novembro) e a numeração dos galhos segue uma sequência de distância do ninho (galho 1 mais próximo do ninho). (A) Ninho em árvore isolada no campus da Universidade de Brasília (UnB). A alta atividade de operárias nos dois sentidos no galho 1 impedia a contagem e foi indicada com o valor de 100. (B) Ninho na Fazenda Água Limpa (FAL). O ninho estava localizado em uma árvore (tronco 1) e a colônia incluía outra árvore (tronco 2) em sua área de forrageamento. As setas claras indicam o início e o final da organização dos "cinturões de defesa" nos troncos das árvores suporte durante a noite. As setas escuras indicam o final e o início da organização de grupos de emboscada nas folhas do *Caryocar*, durante o dia.



Ninho FAL: O *Caryocar* apresenta um tronco inclinado cuja base está colada ao tronco da árvore suporte (*Pterodon*). As operárias usavam uma trilha no tronco do *Pterodon* e do *Caryocar*, patrulhavam as duas copas e se organizavam em grupos de emboscada em folhas do *Caryocar*. Usando a mesma metodologia descrita acima, foi medida a atividade das operárias em três galhos e no tronco do *Pterodon* e no tronco do *Caryocar*. O galho 1 estava mais próximo ao ninho mas não diretamente em contato com este.

Os resultados (FIGURA 6 b) mostraram o mesmo padrão encontrado no ninho da UnB. Às 18:00 h os grupos de emboscada estavam se desfazendo e às 19:00 h as operárias já não estavam mais indo na direção do *Caryocar* (tronco 2). Ao mesmo tempo, os dois troncos mostravam uma grande atividade de operárias retornando no sentido do ninho (não quantificado). O "cinturão de defesa" começou a ser organizado, no tronco da árvore suporte, entre as 19:30 e 20:00 h, quando o fluxo de retorno das operárias no tronco estava terminado. A atividade nos troncos recomeçou em torno de 7:00 h, quando o cinturão estava se desfazendo, e cresceu rapidamente, com um pico às 8:00 h, quando os grupos de emboscada estavam se formando nas folhas do *Caryocar*. De novo, os galhos 1 e 2 mostraram uma baixa atividade de operárias no período observado à noite mas não ocorreu atividade no galho 3 e nem no tronco abaixo do "cinturão de defesa".

Nem toda a copa das árvores com ninho é patrulhada durante o dia. Em novembro de 1993, um sexto galho da árvore na UnB não mostrava atividade de operárias durante o dia mas, em janeiro e março de 1994, mostrava grande atividade enquanto no galho 3, utilizado na quantificação acima, não havia atividade de operárias.

No final da estação seca, quando as formigas estão ocupando outras plantas próximas, o início das atividades pela manhã é semelhante ao observado durante o período de chuvas. Em agosto de 1993 e 1994, três ninhos na Fazenda Água Limpa (2, 7 e 10), observados a partir das 5:30 h, não apresentavam operárias em outras plantas e nos troncos das árvores suporte abaixo do cinturão de defesa. A atividade aumentou rapidamente a partir das 7:00 h e, às 8:30 h, as operárias já estavam presentes em todas as plantas da área de forrageamento dos ninhos. Nesta época, a árvore com o ninho 10 estava perdendo as folhas e, às 5:30 h, uma baixa atividade de operárias (menos de 2 operárias/minuto) foi observada em dois de seus galhos. Neste horário, operárias em "grupos de espera" eram bem visíveis nas pontas dos ramos desses galhos. Em situações experimentais, com aumento da disponibilidade de presas durante o dia, as operárias retardam seu retorno, permanecendo em atividade de patrulha e transportando pedaços de presas para o ninho após o crepúsculo.

Uma colônia de "*Azteca alfari*" observada em *Cecropia* por Barnwell (1967), na Costa Rica, mostrou atividade durante todo o dia, com um pico na parte da manhã, e nenhuma atividade durante a noite. Este padrão não se repetiu em uma segunda colônia, observada por este autor, que teve um pico de atividades no início da noite, nenhuma atividade a partir da meia noite e uma baixa atividade pela manhã. Como as observações foram realizadas na base dos troncos de grandes embaúbas, não é possível dizer se a atividade das colônias cessou completamente em pelo menos parte da noite. Adams (1994) diz que, em *Azteca trigona*, os grupos de defesa permanecem nas bordas do território durante o dia e a noite, mas não informa se ocorre atividade de operárias durante a noite, na área de forrageamento das colônias. A atividade de *Azteca foreli*, acompanhada em laboratório, fica reduzida mas não cessa à noite (Jaffe *et al.*, 1990). Em Trinidad, *Azteca chartifex* reduz sua atividade durante o dia

(Wilson, 1965). Em *Oecophylla longinoda* (Formicidae), uma espécie dominante em mosaicos de formigas no velho mundo, a atividade diminui durante a noite mas permanece mesmo em áreas de forrageamento no chão (território secundário) à 7 m da base da árvore com o ninho (Dejean, 1990).

OS COMPORTAMENTOS DE PREDACÃO E DE DEFESA EM *Azteca* cf. *lanuginosa*

Em florestas tropicais várias espécies de formigas arborícolas, predadoras e com grandes colônias defendem territórios mutuamente exclusivos o que resulta em mosaicos de formigas (Leston, 1973, 1978; Majer, 1972). As duas espécies de *Oecophylla* (Formicinae) são dominantes em mosaicos de formigas do velho mundo e seus comportamentos de predação e de defesa são bem conhecidos pelos detalhados trabalhos de Hölldobler e Wilson (1978) e Hölldobler (1983). Estas espécies apresentam sofisticados sistemas de recrutamento que são utilizados de forma pouco distinta tanto para o forrageamento como para defesa, no que é proposto por Hölldobler e Wilson (1978) como uma economia de sinais na evolução de sistemas de comunicação em insetos sociais. Várias espécies de *Azteca* são dominantes em mosaicos de formigas nos neotrópicos (Leston, 1978) e, como fazem as espécies de *Oecophylla*, *Azteca trigona* utiliza sistemas de recrutamento semelhantes para defesa e forrageamento (Adams, 1994).

Estas formigas afetam fortemente a fauna de insetos presentes em seus territórios (Dejean *et al.*, 1991; Majer, 1972, 1992; Way, 1991). As árvores, no território de *Azteca chartifex*, apresentam um número muito menor de trips e de hemípteros do que as árvores fora do território (Majer *et al.*, 1994; Medeiros, 1992). Apesar deste efeito e das discussões sobre o uso de *A. chartifex* no controle de pragas em plantações de cacau (Majer e Delabie, 1993; Medeiros *et al.*, 1995), pouco se conhece sobre seus comportamentos de predação de insetos que pousam nas plantas (presas ágeis). *Azteca cf. lanuginosa* apresenta um comportamento especializado para a captura de insetos grandes e ágeis (Morais, 1994). Os comportamentos de forrageamento e de defesa desta espécie são descritos a seguir.

Azteca cf. lanuginosa forrageia, durante todo o ano, na árvore suporte e em plantas que a tocam. Na árvore suporte as operárias andam em trilhas no tronco e nos galhos mais grossos. Quando as trilhas atingem os galhos mais finos da árvore as operárias vão se dividindo em trilhas menores e muito menos marcadas. As operárias se dispersam nos ramos mais finos e nas folhas e patrulham essas áreas individualmente, andando vagarosamente nas superfícies superior e inferior das folhas. Esta situação de trilhas com dispersão de operárias e o patrulhamento de ramos e folhas ocorre tanto na área central como nas plantas incorporadas à área de forrageamento durante a estação seca. As operárias retornam ao ninho utilizando as mesmas trilhas. Esse sistema de trilhas e dispersão de operárias é similar ao encontrado em *Azteca trigona*, cujas trilhas são semi-permanentes podendo persistir por vários meses ou anos (Adams, 1994). Em *Azteca cf. lanuginosa*, algumas das trilhas principais podem ser temporariamente abandonadas (ver p. 42), especialmente em árvores com copas mais volumosas, o que resulta em diferentes intensidades de

patrulha de operárias em diferentes regiões da copa. Mesmo quando não há tráfego de operárias, os locais das trilhas são bem visíveis, apresentando uma cor mais clara.

No final das trilhas principais, junto aos ramos mais finos e às folhas, além das operárias em patrulha podem ocorrer dois tipos de agregações de operárias. Estes agrupamentos de operárias apresentam o comportamento de senta-e-espera cooperativo, organizados em "grupos de emboscada" ou em "grupos de espera". Estes comportamentos são descritos a seguir.

OPERÁRIAS EM GRUPOS DE EMBOSCADA

O grupo de emboscada, descrito em Morais (1994), é constituído por operárias organizadas na superfície inferior de uma folha. As operárias se distribuem, com espaçamento regular, na margem da folha, mantendo a cabeça voltada para fora e as mandíbulas abertas (FIGURA 7). Apenas as mandíbulas das formigas são vistas na superfície superior da folha. Quando um inseto pousa na superfície superior da folha as operárias o atacam. Um ataque corresponde ao movimento simultâneo e rápido de todas as operárias do grupo que alcançam a presa quase instantaneamente. Cada operária segura uma parte da presa com suas mandíbulas e a arrastam para a superfície inferior da folha onde a presa é esticada em todas as direções e efetivamente imobilizada. Todo este processo, do ataque à imobilização, dura poucos segundos.

Operárias de patrulha são atraídas, ou por recrutamento ou pela agitação da presa e do grupo de emboscada, e colaboram com imobilização da presa na superfície inferior da folha, bem como no seu desmembramento e transporte. Tão logo a presa é imobilizada o grupo volta a se organizar na margem da folha (FIGURA 8).



FIGURA 7. (A) Operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* organizadas em grupo de emboscada, na superfície ventral de uma folha de *Byrsonima verbascifolia* (Malpighiaceae), na Fazenda Água Limpa. (B) Detalhe das operárias posicionadas na margem da folha com as mandíbulas abertas. (C) Pequeno grupo de emboscada na superfície ventral de uma folha de *Zeyera montana* (Bignoniaceae), na Fazenda Água Limpa.

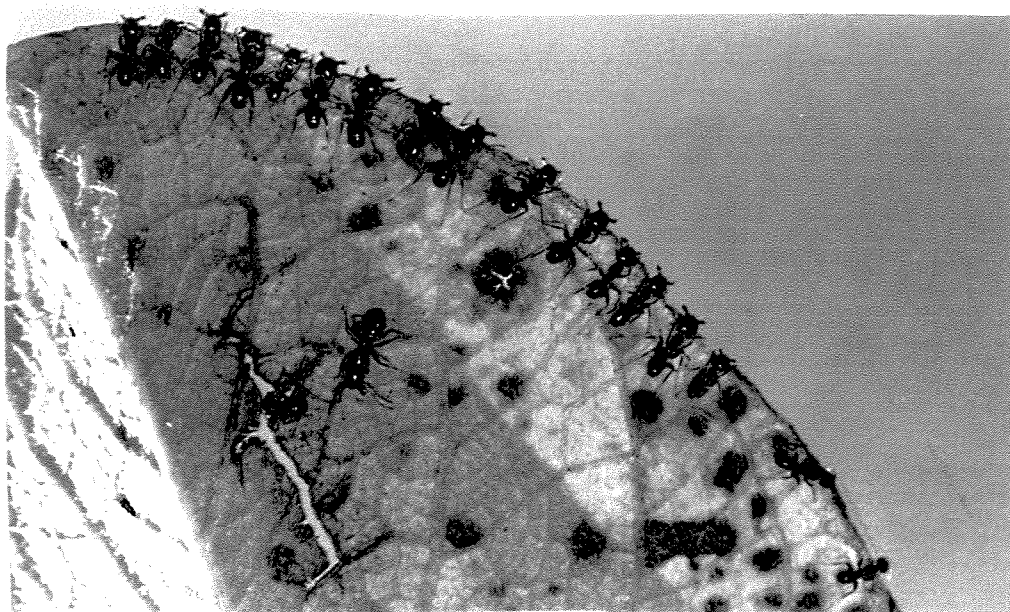




FIGURA 8. (A) Uma pequena cigarrinha (Homoptera) está imobilizada na superfície inferior da folha (seta) enquanto o grupo de emboscada volta a se organizar na margem da folha. (B) Coleóptero imobilizado por um grande número de operárias na superfície inferior de uma folha com grupo de emboscada (não mostrado).

Os grupos que se reorganizam após uma captura mantêm um tamanho (número de operárias) relativamente constante, sugerido que pelo menos parte de seus membros sejam substituídos por operárias de patrulha no trabalho de desmembramento da presa. O processo de desmembramento e transporte da presa é lento. A remoção da presa para a superfície inferior da folha torna as formigas menos visíveis para outras presas potenciais e a rápida reorganização do grupo de emboscada aumenta as chances de captura de uma próxima presa (Morais, 1994).

A forma de imobilizar a presa esticando-a em todas as direções (FIGURA 8) é muito semelhante a descrita para *Oecophylla longinoda* (figura 16 de Hölldobler e Wilson, 1978). Na captura de uma presa maior ou mais forte, as operárias que estão segurando diretamente a presa com suas mandíbulas podem receber apoio de mais 1 ou 2 operárias, que engancham suas garras às daquelas e retrocedem, aumentando a força de imobilização, numa técnica denominada de "rope pulling" (figura 10-8 de Hölldobler e Wilson, 1990).

O estímulo que leva ao ataque coordenado parece estar relacionado à vibração do substrato. As operárias de um grupo de emboscada reagem, iniciando um ataque, quando um objeto é raspado na superfície superior da folha, ou quando o pouso de uma presa é simulado pela queda de um pequeno objeto sobre a folha. O uso da vibração do substrato como sinal de comunicação é bem conhecido para outras formigas (Baroni-Urbani *et al.*, 1988; Roces e Hölldobler, 1995) e parece ocorrer também em *Azteca constructor* (Schupp, 1986).

Mesmo insetos de vôo rápido e pouso curto e intermitente, como dípteros sirfídeos e lepidópteros satiríneos, são capturados quando pousam próximo à borda de uma folha com grupo de emboscada. Presas muito fortes, como ortópteros, podem

fugir do ataque levando várias operárias presas em suas pernas. Um inseto leve e que se move pouco pode permanecer pousado no centro da folha sem ser atacado.

O ataque envolve uma ação altamente coordenada das operárias. Quando um inseto pousa a uma distância maior da borda da folha com o grupo de emboscada, em uma folha grande, as operárias podem ameaçar um ataque iniciando o movimento conjunto para a superfície superior da folha e retornando, também em conjunto, à posição inicial. Esta indecisão conjunta de ataque pode ser observada quando se solta um pequeno objeto (p. ex., um grão de milho) que não permanece sobre a folha. Grãos de milho foram soltos, de cerca de 20 cm de distância, sobre folhas com grupos de emboscada de tamanhos intermediários (entre 18 e 33 operárias), em diferentes datas e em diferentes ninhos. Em apenas 5 ocasiões ($n = 37$), uma ou duas operárias iniciaram o ataque, correndo sobre a folha de forma isolada, enquanto as outras operárias retornavam à posição de espera. A repetição sequencial deste procedimento, durante 1 a 3 minutos, leva a um movimento repetitivo de ida e volta das operárias do grupo, a um aumento do número de operárias na folha e, em seguida, a desorganização do grupo de emboscada com todas as operárias andando agitadas na folha.

Os grupos de emboscada têm tamanho muito variado indo de 3 a 5 operárias até a mais de 90 operárias. Todas as operárias organizadas na margem de uma folha reagem como um grupo e uma folha representa o substrato de um grupo. O comportamento é utilizado apenas durante o dia, com os grupos se formando no início da manhã (entre 7:00 e 8:00 h) e se desfazendo no final da tarde (entre 17:00 e 18:30 h). O comportamento não é utilizado durante todo o ano, não ocorrendo no final da estação de seca (FIGURA 5). As variações de tamanho e da frequência de grupos de emboscada serão discutidas em outro tópico (ver p. 115).

As mesmas folhas são usadas por grupos de emboscada em dias consecutivos, indicando uma fidelidade ao substrato (Morais, 1994). Em março de 1994, foi iniciado o acompanhamento de grupos de emboscada, em folhas de quatro plantas, incluídas nas áreas de forrageamento de três ninhos (nº 2, 4 e 12). Foram feitos desenhos esquemáticos de ramos dessas plantas mostrando a localização das folhas ocupadas por 29 grupos de emboscada (ver p. 115). Oito semanas depois (maio), 74% dessas folhas continuavam a ser utilizadas e 30% foram usadas até a metade de junho, mostrando a existência de uma forte fidelidade dos grupos de emboscada às folhas utilizadas.

Uma mesma folha pode estar sendo utilizada por diferentes operárias em dias diferentes. Para se avaliar a fidelidade das operárias ao mesmo grupo de emboscada, foram feitas marcações em formigas de três grupos (1 por colônia) em abril de 1994. Utilizando-se a ponta de um alfinete entomológico e tinta guache branca, foram feitas marcas na superfície dorsal do gáster das formigas. As operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* são pequenas, pouco esclerotizadas e ficam muito agitadas com qualquer perturbação. A agitação em um grupo de emboscada resulta na rápida chegada de operárias de patrulha na folha o que torna a marcação dessas formigas difícil. Em marcações realizadas por dois dias, foram obtidas 7 operárias (3, 2 e 2 por grupo) com marcas bem visíveis (outras 8 operárias com a cabeça e antenas sujas de tinta foram retiradas das plantas). Os três grupos foram acompanhados e das sete operárias marcadas, cinco (1, 2, e 2 por grupo) estavam presentes no grupo de origem nos 3, 5 e 12 dias subseqüentes. As duas operárias restantes não foram vistas nas plantas.

Foi observada a captura de uma presa (Coleoptera) pelo grupo com uma operária marcada. A operária marcada participou do ataque, da captura e do transporte do besouro até a superfície inferior da folha e retornou ao grupo de

emboscada que se reorganizou na margem da folha, enquanto outras operárias imobilizavam e começavam seccionar a presa. Isto apoia a idéia, proposta em Moraes (1994), de que as operárias do grupo de emboscada não participam do processo de desmembramento e transporte de presas (ver FIGURA 8).

Especialização de indivíduos a um local de forrageamento ou a uma fonte de alimento é comum em formigas (Fowler, 1983; Orr e Charles, 1994; Quinet e Pasteels, 1996; Rissing, 1981) e, em *Azteca* cf. *lanuginosa*, a especialização de operárias individuais a uma folha parece ser um fator básico na organização dos grupos de emboscada.

No início das atividades da colônia, pela manhã (ver FIGURA 6), uma operária chega a uma folha utilizada previamente, anda por toda ela e, na superfície inferior, se posiciona na margem, com a cabeça voltada para fora. As próximas três ou quatro operárias que chegam na folha repetem o procedimento e se colocam ao lado da primeira operária. Outras operárias que chegam a folha começam a investigar a superfície mas, quando encontram as primeiras operárias, interrompem a investigação e também se posicionam na margem. Cerca de 20 minutos após a chegada da primeira operária o grupo já está formado.

Os grupos de emboscada, já estabelecidos e estáveis (ver p. 127), permanecem basicamente com o mesmo tamanho durante todo o dia, com um eventual acréscimo ou saída de 2 a 5 operárias (3 grupos observados por 2 dias). A saída de operárias de grupos formados ocorre em intervalos irregulares de 3 a 37 minutos (2 horas de observações contínuas por grupo, em 4 grupos). Em 21 das 29 saídas observadas as operárias andaram pela superfície dorsal e ventral da folha e retornaram ao grupo, e 8 operárias deixaram a folha. Operárias de patrulha também andam por folhas com grupos de emboscada e, normalmente, não se incorporam a estes mas um aumento na

disponibilidade de presas leva a um aumento no número de operárias nos grupos (ver p. 130).

A estabilidade do tamanho dos grupos de emboscada, a fidelidade por longo prazo a um mesmo substrato, a fidelidade de operárias a um mesmo grupo, a divisão de trabalho entre as operárias de um grupo e as operárias de patrulha no manuseio de presas capturadas e a ação fortemente coordenada das operárias de um grupo na ação de ataque a presas, mostram um comportamento altamente estruturado de um grupo de operárias. Não se sabe como estes grupos são estabelecidos nem como suas ações são coordenadas. Não há evidências de diferenças de tamanho das operárias que participam dos grupos (Morais, 1994; ver também FIGURA 10) e existem evidências de que a frequência de presas é um fator importante na manutenção dos grupos (ver pp. 130 e 147). Braulio Dias (com. pes.) chamou atenção para o fato de que a fidelidade de operárias a um mesmo grupo de emboscada sugere a existência de um grupo personalizado em *Azteca* cf. *lanuginosa*, e para o fato de Hölldobler e Wilson (1990) desconhecerem evidências de que operárias de formigas trabalham como um grupo personalizado, ou como "cliques". Hölldobler e Wilson (1990) definem "cliques" como um grupo de operárias cujos membros reconhecem uns aos outros individualmente e regularmente se reúnem para realizar uma determinada tarefa. Não foram encontradas outras informações sobre grupos personalizados na literatura. No entanto, a fidelidade individual a um substrato e a especialização no comportamento de senta-e-espera podem ser suficientes para a organização dos grupos de emboscada. A necessidade de um grupo personalizado de operárias depende da forma em que as ações do grupo são coordenadas.

OPERÁRIAS EM GRUPOS DE ESPERA

Os grupos de espera consistem em operárias paradas próximas umas das outras, com as cabeças voltadas para a ponta distal de um substrato estreito, como a ponta de um ramo seco, com as mandíbulas fechadas e o gáster não elevado. As operárias reagem imediatamente a estímulos variados, assumindo uma posição de alerta com as mandíbulas abertas, as pernas esticadas e o corpo afastado do substrato, e o gáster levantado. Isto ocorre quando um inseto pousa próximo ao grupo ou quando se esbarra em galho que tenha um grupo.

Os grupos de espera se organizam em pontas de ramos secos, na ráquis de folhas compostas com pequenos folíolos, em ramos com folhas pequenas e foram observados também nas inflorescências de um barbatimão (ver p. 80). Nestas inflorescências, onde os visitantes florais eram freqüentes (ver TABELA 7), as operárias ficavam sempre em alerta, as presas capturadas eram removidas da inflorescência e o grupo voltava a se organizar. Os grupos de espera foram muito abundantes em pontas de ramos secos de uma *Byrsonima* no ninho 1, quando a atividade de captura de insetos por grupos de emboscada era muito intensa (ver FIGURA 3), e na ráquis e pontas de ramos de uma *Dalbergia* no ninho 5, quando as operárias utilizavam exsudados de homópteros nesta planta (ver p. 77).

Os grupos ocorrem, com frequência e tamanho variados, por todo o ano e durante o dia e à noite quando a atividades das operárias de patrulha é muito reduzida (ver FIGURA 6). Em grupos organizados na ponta de ramos secos, o número de operárias variou de 4 a 27 (média = 16,9; dp = 8,25; n = 50). Nos grupos organizados nas inflorescências de um barbatimão, o número de operárias variou de 12 a 32 (n = 5).

A seqüência de atividade das operárias de um grupo de espera depende do tipo de estímulo que levou ao alerta. As observações realizadas em grupos organizados em pontas de ramos secos (30 horas de observação), em diferentes épocas e em diferentes ninhos, são apresentadas a seguir.

Quando uma presa potencial, por exemplo uma mosca, pousa na ponta do ramo em que o grupo está organizado, as 3 ou 4 operárias mais próximas atacam e tentam segurar a presa com suas mandíbulas (8 ocorrências). As outras operárias ficam imediatamente em alerta. Se a presa consegue fugir ($n = 3$), as operárias permanecem em alerta por cerca de um minuto e voltam à posição de repouso. Se o ataque é iniciado com sucesso, com as operárias segurando as pernas da presa e essa se debatendo ($n = 3$), as outras operárias avançam e também tentam segurar a presa. A presa ainda pode escapar e, se isso acontece, as operárias permanecem agitadas, andando no ramo com as mandíbulas abertas e o gáster levantado, por cerca de um minuto, quando começam a se acalmar, retornando à situação de repouso. Se a presa é capturada ($n = 2$), todas as operárias do grupo de espera trabalham na sua imobilização, esticando suas pernas e asas. Inicia-se o processo de desmembramento e transporte da presa para o ninho e o grupo não volta se organizar nos próximos 20 ou 30 minutos (2 observações).

Os grupos de espera foram observados cobrindo parte da ráquis de folhas compostas com folíolos pequenos (*Dalbergia* e barbatimão). O pouso de um inseto, em um folíolo próximo ao grupo ($n = 7$), levou ao ataque de 2 a 4 operárias mais próximas, normalmente seguidas das outras operárias do grupo (5 vezes em 7 observações). A simulação de pouso de insetos nestes folíolos, com o toque de um graveto ou soltando pequenos objetos sobre eles ($n = 20$), levou sempre ao ataque de pelo menos uma operária do grupo (1 operária em 3 ocasiões, 2 em 3 e mais de 2

operárias em 14 ocasiões). A simulação seqüencial e freqüente (a cada 10 minutos por 5 vezes) de pouso de insetos levou à manutenção do estado de alerta nas operárias do grupo a partir da terceira simulação. As operárias destes grupos podem colaborar com as operárias de patrulha na captura de presas (ver abaixo).

A CAPTURA DE PRESAS POR OPERÁRIAS EM PATRULHA

Operárias isoladas patrulham ramos e folhas da planta onde encontram e atacam outros insetos. A seqüência de atividades das operárias após um ataque com chances de captura varia de acordo com o tipo de presa mas parece sempre envolver a colaboração de outras operárias. As observações descritas a seguir foram feitas nas áreas centrais de forrageamento das colônias, em situações com alta atividade de patrulha de operárias.

Presas pequenas, com até 1 cm de comprimento, foram atacadas e seguras pelas operárias que as encontraram. Imediatamente (3 a 12 segundos; $n = 3$), uma a três outras operárias próximas ($n = 5$) alcançaram a presa e colaboraram com sua captura e imobilização. No caso de presas mais fortes e mais ágeis (cigarrinha), e que continuaram a se debater por mais tempo (30 a 50 segundos; $n = 2$), outras operárias continuaram a chegar (8 e 12 operárias) e colaboraram com a imobilização da presa. Essas presas foram transportadas inteiras para o ninho por uma operária (2 dípteros) ou por três a oito operárias (1 besouro e 2 cigarrinhas). Presas maiores, com 1 a 2 cm de comprimento, e não muito ágeis, como alguns besouros, foram capturadas e imobilizadas (110 a 228 segundos; $n = 3$) da mesma forma, mas 20 a 40 operárias ($n = 3$) colaboraram na sua imobilização e posterior desmembramento e transporte.

Os grupos de espera podem colaborar na imobilização de presas capturadas por operárias isoladas. Operárias de *Camponotus sericeiventris* (Formicinae), com cerca de 1,5 cm de comprimento, foram colocadas individualmente sobre folhas próximas a ramos secos contendo grupos de espera. O trajeto entre o grupo e a presa era de 20 a 30 cm. As sete *Camponotus* colocadas foram atacadas por operárias isoladas (0,5 a 4 minutos após a colocação). Dessas, cinco foram perseguidas por 1 ou 2 operárias de *Azteca* e acabaram fugindo, "caindo" da planta, e duas foram capturadas. Operárias isoladas (2 e 3) chegaram até a presa em menos de 15 segundos, enquanto as operárias do grupo de espera ficavam em alerta, começavam a se movimentar e alcançaram a presa em até 50 segundos. Nesses casos, um conjunto de operárias (15 ou mais) chegou rapidamente até a presa e colaborou na sua imobilização. Uma hora após a captura, os grupos de espera não haviam sido reorganizados e, aparentemente, as operárias estavam participando do desmembramento e transporte das presas.

Operárias isoladas em patrulha aparentemente não são capazes de capturar presas grandes e ágeis como borboletas e gafanhotos. No entanto, a alta densidade de operárias em patrulha permite a captura de algumas destas presas pela colaboração imediata de outras operárias. A participação dos grupos de espera na captura de presas encontradas por operárias isoladas é uma indicação de que esses grupos podem funcionar, também, como operárias de reserva (Hölldobler, 1983; Hölldobler e Wilson, 1990), descentralizadas do ninho, que podem ser recrutadas a curta e média distâncias.

Não se sabe como ocorre o recrutamento em *Azteca* cf. *lanuginosa*. Em *A. foreli* são conhecidos os feromonios de trilha, usado no recrutamento para alimento, de alarme e de marcação de território (Jaffe *et al.*, 1990). *Azteca trigona* e *A. velox* utilizam um feromonio de alarme, presente na glândula pigidial, para recrutamento a

curta distância, que resulta em uma resposta imediata de outras operárias a vários centímetros de distância, e um feromônio de trilha para recrutamento a longa distância (Adams, 1994). Esse autor não encontrou evidências de um feromônio de marcação de território. O composto bioativo do feromônio de alarme de *A. chartifex* foi identificado como ciclopentil cetona (Wheeler *et al.*, 1975). Para *Oecophylla*, parte destes sinais (p. ex., alarme e trilha) funcionam tanto para a defesa de território como para a obtenção de itens alimentares, como ressaltado por Hölldobler e Wilson (1978).

Azteca cf. *lanuginosa* captura presas através da cooperação das operárias. Esta cooperação vai desde o recrutamento a curta distância envolvendo operárias de patrulha, ou um conjunto de operárias dos grupos de espera, até um comportamento altamente estruturado, com uma ação fortemente coordenada das operárias, os grupos de emboscada.

COMPORTAMENTO DE DEFESA

Em cerrado, com a cobertura arbustivo-arbórea descontínua, não há um forte componente de territorialidade entre as formigas arborícolas e *Azteca* cf. *lanuginosa* não apresenta um comportamento específico de defesa de território, como os grupos de defesa de borda de território (Adams, 1994) encontrados em *A. trigona*.

Durante o dia, operárias isoladas saem das trilhas principais e investigam áreas do tronco e dos maiores galhos da árvore suporte. Quando estas operárias encontram outros artrópodos, incluindo operárias isoladas de outras formigas, elas os atacam. Normalmente estas presas escapam voando ou caindo da planta. As presas que tentam

escapar andando na planta são perseguidas pela operária de *Azteca*. Se a presa entra na trilha ela é imediatamente atacada por várias operárias e normalmente é capturada.

Operárias de outras espécies de formigas, que sobem isoladamente pelo tronco, podem eventualmente entrar na área de patrulha da colônia, onde são perseguidas e, freqüentemente, capturadas. Algumas áreas da planta são patrulhadas com menor intensidade e operárias isoladas de outras formigas podem permanecer por algum tempo na planta. Essa situação ocorre tanto na área central de forrageamento como nas plantas incorporadas na área de forrageamento durante a estação seca. Ainda assim, operárias de outras formigas são raras nas áreas de forrageamento de *Azteca*.

A alta densidade de operárias em patrulha e a freqüente saída de operárias isoladas das trilhas principais, investigando áreas do tronco e dos maiores galhos, podem funcionar tanto para a captura de presas como para a vigilância e defesa da área central de forrageamento. Além dessa interrelação de defesa e forrageamento, *Azteca* cf. *lanuginosa* apresenta um comportamento específico de defesa denominado aqui de "cinturão de defesa".

CINTURÃO DE DEFESA

O cinturão de defesa se forma no tronco da árvore suporte. As operárias se organizam em filas, com espaçamento regular, com as cabeças voltadas para baixo (base do tronco) e permanecem paradas, sem utilizarem posição de alarme, com as mandíbulas fechadas e o corpo próximo ao substrato (FIGURA 9). Uma perturbação próxima ao cinturão leva a uma grande agitação destas operárias.



FIGURA 9. Operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* iniciando a organização de um cinturão de defesa no tronco de uma árvore suporte, na Fazenda Água Limpa.

Quando um graveto é raspado no tronco, a 1 m abaixo do cinturão, as operárias começam a se movimentar rapidamente em várias direções, sem se afastarem da área do cinturão, e voltam a organizar as filas logo depois.

Os cinturões de defesa se formam nos troncos das árvores suporte, logo abaixo das principais ramificações, ficando de 1 a 3 m do chão. As operárias, em uma mesma fila, ficam a cerca de 0,5 cm uma da outra, e as filas ficam entre 1 e 1,5 cm de distância. Um cinturão é composto por 7 a 15 filas de operárias e tem entre 15 e 20 cm de largura ($n = 8$). O cinturão normalmente envolve todo o perímetro do tronco mas, também, pode cobrir só metade ou 2/3 desse perímetro. Estimativas baseadas nesses perímetros sugerem que um cinturão pode conter até mil operárias.

Eles se formam no crepúsculo, hora em que ocorre uma rápida redução na atividade das operárias, e se desfazem no início da manhã quando as operárias retornam às atividades externas (ver FIGURA 6). Durante a estação seca, os cinturões tendem a ser formados mais na metade basal do tronco, o que pode estar relacionado ao maior tráfego de operárias para fora da área central de forrageamento. A ligação experimental de árvores suporte à árvores vizinhas com pontes artificiais criou mais uma via de acesso às copas com os ninhos (ver p. 109). Estas pontes foram bloqueadas à noite por pequenos cinturões de defesa.

Os cinturões de defesa raramente foram vistos durante o dia e a exceção foi o ninho 1 (FIGURA 3). Em 1990/91, esse ninho tinha uma alta frequência de grupos de emboscada com uma grande captura de presas. Em novembro, abril e maio um cinturão de defesa, na base do tronco da árvore suporte, foi visto por pelo menos cinco vezes durante o dia. É possível que a alta frequência de captura de presas levasse a um aumento de proteção da área de forrageamento.

Neste mesmo ninho foi observado, por Fábio Alves (com. pes.), um episódio de defesa/predação envolvendo *Pheidole* sp. (Myrmicinae), no final de uma manhã, em junho de 1991. Um galho da *Byrsonima* (ver FIGURA 3) estava em contato com o chão, através de um ramo seco com cerca de 1 m de comprimento, a cerca de 1,5 m do tronco. Uma grande atividade ocorria nesse ramo por onde operárias de *Azteca* alcançavam o chão, onde estava ocorrendo um "combate" com um grupo de *Pheidole* sp. (Myrmicinae) pouco menores que as *Azteca*. Operárias de *Azteca* transportavam, individualmente, operárias mortas de *Pheidole* ($n > 50$) pelo ramo seco e por todo o trajeto até o ninho. O galho da *Byrsonima* apresentava uma grande quantidade de operárias organizadas em grupos de espera nas pontas dos ramos e em atividade de patrulha, e o tronco da árvore suporte apresentava um largo cinturão de defesa, sugerindo um acréscimo de defesa do ninho e do espaço de forrageamento.

W. W. Benson (com. pes.) observou um cinturão de defesa em uma colônia de *Azteca* sp., na Reserva Campina do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Manaus, AM). Essa espécie, possivelmente *A. chartifex*, mantinha um cinturão ativo dia e noite enquanto uma colônia de *Pheidole biconstricta* ocupava o solo.

Espécies do gênero *Pheidole* visitam nectários extraflorais em vegetação de cerrado (Oliveira e Brandão, 1991) mas, em um cerrado de São Paulo, a espécie com as maiores colônias (*P. oxyops*) basicamente não forrageia na vegetação (Moraes, 1980). Por outro lado, em floresta tropical úmida, *Pheidole biconstricta* (grupo "*biconstricta*"), é altamente agressiva, forrageia no chão e na vegetação, é onívora, apresenta recrutamento em massa (Levings e Franks, 1982) e visita nectários extraflorais de *Inga* spp. (Leguminosae) onde é uma defesa efetiva contra insetos herbívoros (Koptur, 1984).

Não foi encontrada nenhuma outra informação sobre um comportamento similar ao do cinturão de defesa para outras espécies de *Azteca* ou de outras formigas. Medeiros (1992) cita guardas da entrada do ninho, para *Azteca chartifex*, em que as operárias maiores ficam com o corpo estacionário e elevado do substrato ao máximo, mas não fornece nenhuma informação sobre a organização dessas operárias. Wheeler (1986) considera como operárias de defesa em *A. chartifex*, aquelas que enxameiam na superfície do ninho quando a árvore é sacudida.

Azteca cf. *lanuginosa*, em cerrado, mantém operárias nos extremos de sua área central de forrageamento durante o dia, com as operárias de patrulha e os grupos de espera, e durante a noite com os grupos de espera, o cinturão de defesa e um baixo tráfego de operárias nas trilhas principais. Em experimentos, com a ligação da copa da árvore suporte a outra copa por ponte artificial (ver p. 112), a colocação das pontes leva a uma reação de alarme e forte recrutamento de operárias, a uma rápida ocupação da nova área, com formação de trilha na ponte, e à formação de um pequeno cinturão de defesa na ponte, junto a copa da árvore suporte. Não foram feitas observações nas copas altas em contato com áreas centrais de forrageamento dos ninhos acompanhados nem em vegetações mais densas como cerradão e mata de galeria.

A estrutura da vegetação de cerrado, com árvores esparsas, praticamente elimina a possibilidade de encontros intra ou inter-específicos entre formigas arborícolas com grandes colônias. Além disso, os grandes ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa* ocorrem em baixa densidade (ver p. 21) e as outras formigas arborícolas que nidificam em galhos ocos no cerrado têm colônias muito menores (Moraes, 1980). Estes fatores reduzem o componente competitivo, característico de formigas

arborícolas com grandes colônias em áreas de cobertura arbórea contínua, que resultam nos mosaicos de formigas (Leston, 1978; Adams, 1994). Nesta situação de forte competição, espécies de formigas arborícolas utilizam sistemas específicos de defesa contínua do território. *Azteca trigona*, no Panamá, defende territórios intra- e inter-específicos, com as operárias permanecendo em posição de alerta nas margens de uma estreita faixa não ocupada entre territórios. Estes grupos de defesa de borda reagem a intrusos (operárias de outras formigas) atacando-os e usando feromônio de alarme com o recrutamento de centenas de operárias (Adams, 1990 a, 1994). Além de feromônio de marcação de território e diferentes formas de recrutamento para defesa, em *Oecophylla smaragdina*, os pequenos ninhos satélites próximos à bordas dos territórios contêm operárias maiores que são as primeiras a reagir a um sinal de alarme e a chegar em um ponto de combate, constituindo os guardas avançados dos ninhos quartéis ("barrack-nests" - Hölldobler, 1983). Colônias de *Azteca chartifex*, em plantações de cacau na Bahia, apresentam uma maior densidade de pequenos ninhos satélites nas bordas dos territórios (Fowler *et al.*, 1996).

Ao contrário destas formigas, *Azteca* cf. *lanuginosa* nem sempre ocupa toda a copa da árvore com o ninho apesar de defender sua área central de forrageamento. Os grupos de espera, presentes durante o dia e à noite, funcionam como conjuntos de operárias que podem ser mobilizados para a captura de presas e, eventualmente, para a defesa da área de forrageamento. Neste sentido, são similares aos grupos de defesa de borda de território e às operárias de guarda dos ninhos quartéis (Adams, 1994; Hölldobler, 1983) e, como ressaltado por Hölldobler e Wilson (1978), não ocorre uma clara distinção entre os comportamentos de predação e de defesa.

Algumas formigas arborícolas fortemente territoriais mostram uma redução de atividade das operárias à noite (ver p. 43) mas a atividade não pode cessar completamente porque a possibilidade de um rápido recrutamento, para a defesa do território, tem que ser mantida. Em Trinidad, a redução da atividade de *Azteca chartifex* permite a utilização de suas trilhas principais por *Camponotus beebei*, que é tratada como inimiga pelas operárias de *Azteca* mas é muito rápida e ágil para ser capturada (Wilson, 1965).

Em *Azteca* cf. *lanuginosa*, a atividade noturna parece manter uma rede de informação entre o ninho e outros pontos da árvore suporte, como o cinturão de defesa no tronco e grupos de espera na periferia da copa. Os cinturões de defesa de *Azteca* cf. *lanuginosa*, com uma alta densidade de operárias, funcionam como um sistema de isolamento do ninho nos períodos de baixa atividade das operárias (noite) e, provavelmente, em situações de maior densidade de predadores potenciais.

RELAÇÃO ENTRE O TAMANHO E AS ATIVIDADES DESENVOLVIDAS POR OPERÁRIAS DE *Azteca*

Em insetos eusociais as castas não reprodutivas representam uma força de trabalho que realiza as atividades relacionadas à manutenção da colônia, como a nutrição dos estágios imaturos e da casta reprodutiva, a obtenção de alimento e defesa. Em formigas, a realização de uma atividade específica freqüentemente está relacionada ao tamanho ou à idade das operárias (Hölldobler e Wilson, 1990).

O gênero *Azteca* vem sendo considerado polimórfico (Carroll, 1983; Frumhoff e Ward, 1992; Hölldobler e Wilson, 1990; Longino, 1991 a). Longino (1991 b) descreve as operárias de duas espécies associadas a *Cecropia*, *A. constructor* e *A. xanthochroa*, como fortemente polimórficas, enquanto Wheeler (1986) mostrou uma distribuição bimodal de tamanho e alometria em operárias de *A. chartifex laticeps*. Por outro lado, *A. foreli* é considerada monomórfica (Jaffe *et al.*, 1990). Para algumas espécies de *Azteca* foi encontrada uma relação entre o tamanho das operárias e as atividades desenvolvidas por elas (Adams, 1994; Delabie *et al.*, 1991, Medeiros, 1992; Wheeler, 1986).

Azteca cf. *lanuginosa* tem operárias de tamanhos variados, com o comprimento do corpo (do ápice da mandíbula ao ápice do gáster) indo de 3 a 5,8 mm (Morais, 1994), e apresenta comportamentos característicos, relacionados à captura de presas e à defesa da área com o ninho, o que levou a uma investigação da relação entre o tamanho e as atividades desenvolvidas por suas operárias.

É possível distinguir grandes grupos de atividades realizadas por operárias em uma colônia. Inicialmente há uma distinção nas atividades desenvolvidas no interior e no exterior do ninho. Esta é uma situação comum em insetos sociais com operárias que realizam o serviço doméstico no interior do ninho e operárias que atuam no exterior. As atividades de *Azteca* cf. *lanuginosa* fora do ninho podem ser separadas em quatro grandes grupos: grupo de emboscada, grupo de espera, cinturão de defesa e patrulhamento. O patrulhamento, aqui, se refere a operárias andando na área de forrageamento do ninho. Este é um grupo muito heterogêneo onde as operárias podem estar realizando diferentes atividades específicas. O mesmo ocorre com as operárias presentes no interior do ninho.

METODOLOGIA

As coletas foram realizadas em uma colônia encontrada próximo ao campus da Universidade de Brasília. O ninho encontrava-se a cerca de 4,50 m de altura preso a um galho de jatobá (*Hymenaea stigonocarpa*, Caesalpiniaceae) cujo tronco era usado pelo cinturão de defesa. A área de forrageamento incluía uma *Miconia albicans* (Melastomataceae) cujas folhas estavam sendo usadas como substrato para os grupos de emboscada.

Foram feitas coletas pontuais de operárias, com pinça e com pincel molhado em álcool, nos troncos, ramos e folhas das duas plantas que constavam da área de forrageamento do ninho. Coletas de poucas operárias em vários pontos reduzem o efeito de recrutamento de defesa entre as operárias de patrulha.

As operárias dos grupos de emboscada foram coletadas juntamente com a folha utilizada como substrato. Qualquer toque na folha com um grupo de emboscada resulta em uma grande agitação destas operárias e em um rápido recrutamento de operárias de patrulha o que torna difícil a coleta seletiva de operárias do grupo. Um saco plástico grande foi mantido aberto sob a folha com o grupo, sem encostar na planta com as formigas, enquanto uma segunda pessoa cortava o pecíolo da folha com uma tesoura. Se o pecíolo não fosse cortado na primeira tentativa a coleta era abandonada. Foram coletados três grupos de emboscada.

As operárias dos grupos de espera foram coletadas envolvendo-se rapidamente uma ponta de ramo com um saco plástico. O saco plástico era seguro junto ao ramo e este era quebrado. As operárias presentes acima do ponto de quebra do ramo e no exterior do saco plástico eram descartadas.

Parte do ninho foi coletado com o auxílio de uma tesoura de poda com cabo de extensão. O material de construção do ninho é quebradiço o que permite destacar

uma parte rapidamente sem que haja muita interferência de recrutamento por alarme. O material foi colocado em saco plástico com acetato de etila e posteriormente triado. Todas estas coletas foram feitas durante o dia e as formigas foram mantidas em álcool.

As operárias do cinturão de defesa foram coletadas no início da noite usando-se uma faixa de 10 cm de largura de plástico colante (Contact ®) ajustado firme e rapidamente sobre o tronco. As operárias, especialmente suas cabeças, foram retiradas com uma espátula e colocadas em álcool. O método é semelhante ao utilizado por Wheeler (1986) e por Adams (1994).

Para as medidas as operárias foram colocadas em uma bandeja com álcool de onde eram retiradas individualmente, secas em papel toalha e colocadas sobre uma lâmina de vidro, tendo suas cabeças decepadas com o auxílio de uma fina espátula posicionada na parte ventral do pescoço. A cabeça era examinada em lupa (x 40) e a maior largura da cápsula cefálica posterior aos olhos foi medida com o auxílio de uma ocular micrométrica, sendo uma Unidade Micrométrica igual a 0,25 mm com uma precisão de 0,02 mm.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As larguras das cápsulas cefálicas de *Azteca* cf. *lanuginosa* (n = 1338 operárias) ficaram entre 0,60 e 1,50 mm, com uma distribuição contínua, porém fortemente platicúrtica do tamanho das operárias do ninho (FIGURA 10). As operárias de *Azteca trigona*, *A. chartifex laticeps* e *A. chartifex spiriti* apresentam uma distribuição bimodal de tamanho, com uma clara distinção entre operárias menores e maiores (Adams, 1994; Medeiros, 1992; Wheeler, 1986).

FIGURA 10. Distribuição de tamanho de operárias (largura da cápsula cefálica em milímetros) de uma colônia de *Azteca* cf. *lanuginosa* no campus da Universidade de Brasília, para operárias no interior do ninho (n = 796), em patrulha nas plantas (n = 226), em grupos de emboscada (n = 71) e de espera (n = 83) e no cinturão de defesa (n = 158).

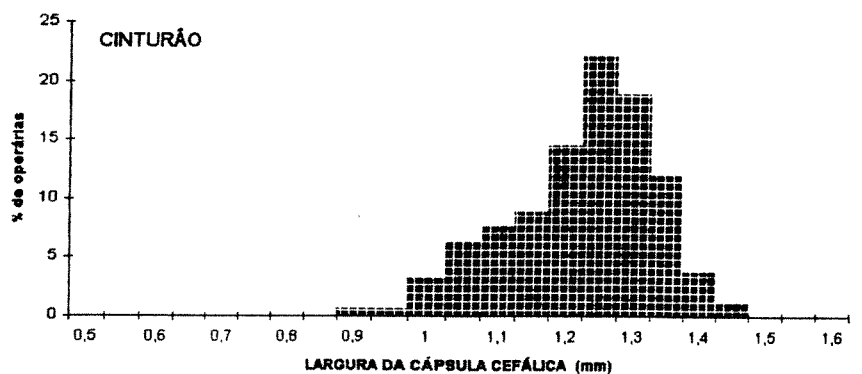
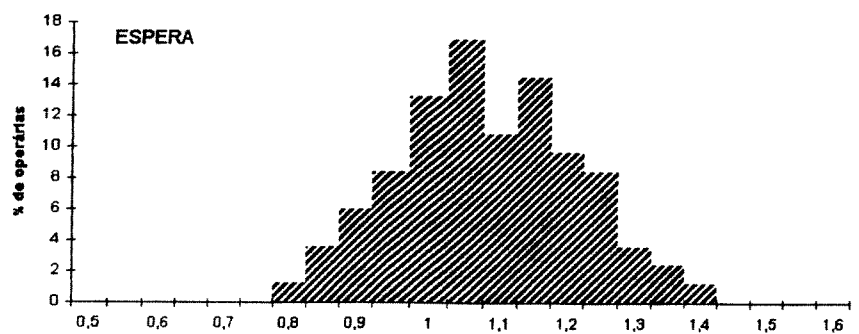
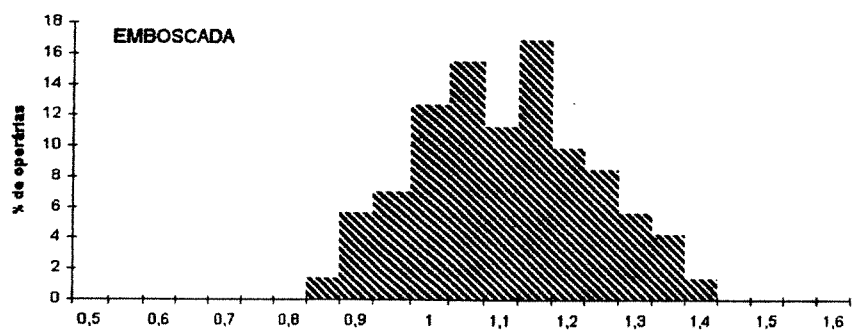
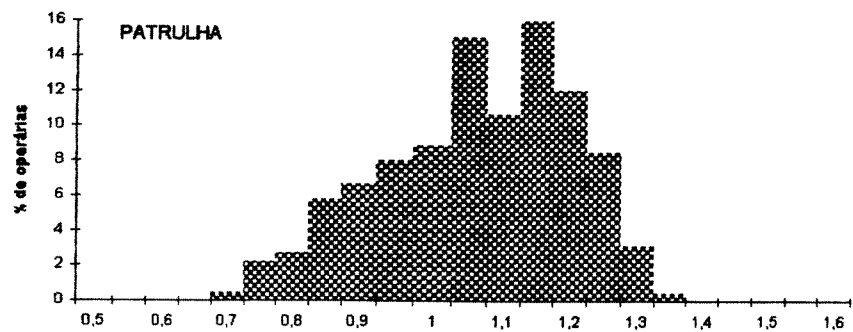
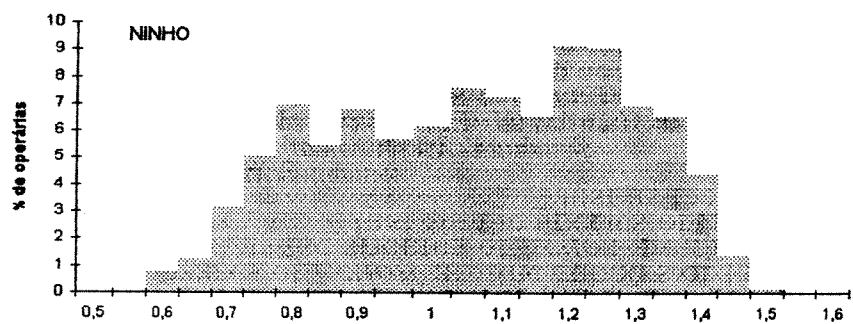


TABELA 6. Larguras das cápsulas cefálicas (em milímetros) de operárias de uma colônia de *Azteca cf. lanuginosa* no campus da Universidade de Brasília. As operárias foram coletadas em diferentes locais (ninho = no interior do ninho; patrulha = andando pela planta) e em diferentes comportamentos específicos (grupo de emboscada; grupo de espera; cinturão de defesa).

Atividade	N	Média	Desvio	Mediana	Assimetria	Curtose
Ninho	796	1,07	0,212	1,10	- 0,181	- 1,010
Patrulha	226	1,07	0,138	1,10	- 0,406	- 0,527
Emboscada	71	1,11	0,126	1,10	0,157	- 0,606
Espera	83	1,09	0,129	1,10	0,098	- 0,466
Cinturão	158	1,23	0,107	1,25	- 0,543	- 0,061

O padrão bimodal é mencionado também para *A. paraensis bondari* (Delabie *et al.*, 1991) e Wheeler (1986) sugere que este padrão seja comum ou característico do gênero. Nesta colônia de *Azteca* cf. *lanuginosa* não foi encontrada uma distribuição de tamanho com picos disjuntos (FIGURA 10).

A distribuição de tamanho das operárias difere entre as atividades consideradas (Kruskal-Wallis $H = 105,97$ $p < 0,0001$) e essa diferença é devida às operárias do cinturão de defesa que são maiores (TABELA 6; FIGURA 10).

As operárias em atividade de forrageamento não mostraram diferenças de tamanho (FIGURA 10) indicando que, em *Azteca* cf. *lanuginosa*, o grau de especialização do comportamento de forrageamento não está relacionado a uma especialização por tamanho das operárias. O comportamento de grupo de emboscada é altamente especializado na captura de insetos voadores, enquanto o comportamento de grupo de espera é mais versátil, com suas operárias atuando na captura de presas, como reserva para recrutamento a curta distância e em defesa. A atividade de patrulha inclui as operárias que procuram alimento andando na planta, as que investigam áreas fora das trilhas principais, as que atuam no desmembramento de presas e no transporte alimento para o ninho e em conjunto, como foram coletadas, correspondem a uma atividade menos especializada do que os grupos de emboscada e de espera.

As operárias coletadas dentro do ninho não diferem em tamanho das operárias nas diversas categorias de forrageamento. No entanto, as operárias muito pequenas (0,6 a 0,65 mm) só foram observadas dentro do ninho e aquelas menores do que 0,8 mm foram relativamente mais abundantes no ninho (FIGURA 10).

Algumas relações entre tamanho e a atividade desenvolvida pelas operárias são conhecidas para espécies de *Azteca* que têm operárias com distribuição bimodal de tamanho. Em *Azteca trigona*, as operárias maiores são mais freqüentes nos grupos de

defesa nas margens do território do que em trilhas de forrageamento no interior do território mas não respondem mais freqüentemente a um recrutamento contra inimigos do que a um recrutamento para fonte de alimento (Adams, 1994). Em *A. chartifex spiriti*, as operárias menores são mais freqüentes nos ninhos satélites que abrigam Pseudococcidae (Delabie, *et al.*, 1991), enquanto as maiores parecem desempenhar a maior parte das atividades da colônia (Medeiros, 1992). Em *A. chartifex laticeps* Wheeler (1986) encontrou uma maior proporção de operárias menores andando na planta ("tree traffic") e de operárias maiores forrageando no chão ("foragers") e defendendo o ninho. A autora considerou como operárias de defesa aquelas que enxameiam na superfície do ninho quando a árvore é sacudida.

A atividade de defesa em formigas é normalmente realizada pelas operárias maiores, enquanto as operárias menores desempenham atividades no ninho, especialmente as relacionadas com o cuidado dos estágios imaturos e da rainha (Hölldobler e Wilson, 1990). Energeticamente, operárias menores têm um menor custo de produção mas são também mais vulneráveis, com menor capacidade de defesa, e mais freqüentes dentro do ninho ou no interior do território, como ocorre em *Azteca* spp. Por outro lado, o ninho ou os maiores ninhos, no caso das espécies polidômicas, contém a rainha e a maior parte do investimento energético da colônia, e deve ser fortemente protegido. As maiores operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* foram encontradas no interior do ninho e no cinturão de defesa (FIGURA 10). Em *A. chartifex laticeps* e *A. chartifex spiriti* as maiores operárias também foram encontradas no interior do ninho (Medeiros, 1992; Wheeler, 1986).

Azteca cf. *lanuginosa* apresenta uma grande sobreposição de tamanho entre as operárias que realizam diferentes atividades, mesmo nas atividade muito especializadas como os grupos de emboscada. Por outro lado, as atividades especializadas podem

estar sendo desenvolvidas por operárias de diferentes classes de idade. Em *Oecophylla smaragdina*, uma espécie dimórfica e polidômica, as operárias maiores, que permanecem em pequenos ninhos na periferia do território e que respondem mais rapidamente aos sinais de alarme, são as operárias mais velhas (Hölldobler, 1983).

RELAÇÕES DE *Azteca* cf. *lanuginosa* COM OUTROS INSETOS E COM AS PLANTAS EM SUAS ÁREAS DE FORRAGEAMENTO

INSETOS ASSOCIADOS COM AS COLÔNIAS

Organismos associados a ninhos de formigas são abundantes e diversificados (Hölldobler e Wilson, 1990), e os ninhos de *Azteca* não são exceção. Alguns vertebrados parecem estar associados a seus ninhos, bem como himenópteros (vespídeo, pompilídeo e um euritomídeo parasita), dípteros forídeos e homópteros produtores de exsudados mantidos em mirmecófitas e em outras plantas (Benson, 1985; Borgmeier, 1961, 1969; Delabie *et al.*, 1991; Evans, 1973; Gotwald, 1984; Harada, 1989; Jutsum *et al.*, 1981; Leston, 1978; Longino, 1989 a).

Em um canal, próximo à superfície externa de um ninho coletado de *Azteca* cf. *lanuginosa*, foi encontrada uma larva não identificada de Coleoptera. A larva estava no interior de uma câmara, na parede do canal (ver p. 10), e parecia estar totalmente isolada, não tendo sido detectada nenhuma abertura na câmara.

Azteca cf. *lanuginosa* ataca formigas de outras espécies que entrem em sua área de forrageamento e que, quando capturadas, são transportadas para o ninho como presas. A exceção foi *Zacryptocerus depressus* (Myrmicinae, Cephalotini), que foi observada na árvore suporte de um ninho de *Azteca*. No ninho 2 (ver FIGURA 12), as operárias mantinham uma trilha de um lado do tronco do *Pterodon* (± 50 cm diâmetro) com acesso à outra planta (*Caryocar*). Operárias de *Z. depressus* eram vistas andando, em baixa densidade, em uma trilha do lado oposto ao da trilha de *Azteca*. Quando uma operária de *Z. depressus* era encontrada por uma *Azteca*, ela permanecia imóvel e a *Azteca* passava ao seu lado sem importuna-la e sem mostrar agressividade. A colônia de *Z. depressus* estava em uma planta próxima e as formigas eram freqüentemente vistas subindo no tronco da árvore com o ninho de *Azteca*, em 1993 e 1994.

Adams (1990 b) descreve uma relação de parasitismo de informação entre *Z. maculatus* e *A. trigona* e o uso simultâneo de iscas por *Zacryptocerus* spp. e *Azteca* spp. O autor observou ainda que formigas de dois gêneros próximos, *Procryptocerus* e *Cephalotes* (tribo Cephalotini), eram agredidas *Azteca* spp. Como as três espécies de *Zacryptocerus* observadas por Adams (1990 b) pertencem ao subgênero *Harmedia*, ele sugere que o hábito de seguir trilhas de *Azteca* tenha evoluído apenas dentro deste grupo. As operárias de *Z. depressus*, observadas na Fazenda Água Limpa, não foram vistas seguindo as trilhas de *Azteca* mas não eram agredidas por elas. Esta espécie pertence ao subgênero *Paracryptocerus* na classificação de Kempf (1951). Por outro lado, a presença de exoesqueletos de operárias e de uma rainha de *Cephalotes* e de poucas operárias de *Zacryptocerus* (*Paracryptocerus*) spp. nos detritos de um ninho (ver TABELA 8) corrobora as observações de Adams (1990 b).

Exsudados de homópteros são considerados uma importante fonte de alimento para *Azteca* (Carroll, 1983; Carroll e Janzen, 1973; Jutsum *et al.*, 1981; Leston, 1978; Rai, 1977). As formigas que utilizam exsudados de homópteros, do tipo "cochonilhas" ou "escamas", fora de seus ninhos, freqüentemente constroem pequenos abrigos de detritos sobre eles (Beattie, 1985). Em plantações de cacau na Bahia, os menores ninhos satélites de *Azteca chartifex spiriti* contêm pseudococcídeos e uma maior proporção de operárias menores que os ordenham (Delabie *et al.*, 1991). Essa espécie constrói também abrigos sobre homópteros em pedúnculos de frutos e em brotos e, em 1 ha de plantação de cacau na Bahia, foram encontrados 1.081 abrigos de homópteros (Fowler *et al.*, 1996; Medeiros, 1992).

Azteca cf. *lanuginosa* parece explorar as secreções açucaradas de homópteros apenas de forma oportunista. A árvore com o ninho 2 (ver FIGURA 12) teve suas folhas novas (out.-nov.) fortemente atacadas por um homóptero em 1991 e 1992. A densidade de homópteros, uma "cochonilha", era grande e o exsudado respingava na vegetação sob a copa. Essas gotas de exsudado eram rapidamente colonizadas por um fungo de cor negra que davam às plantas abaixo do *Pterodon*, e a parte de suas folhas, um aspecto enegrecido. Neste período, as formigas restringiram sua área de forrageamento à copa do *Pterodon* e raramente desciam pelo tronco. Observações com binóculo revelaram uma grande atividade das formigas na copa da árvore mas nenhum ninho satélite nem abrigos de detritos, normalmente utilizado na proteção dos homópteros, foram observados. O ninho 5 incluiu uma *Dalbergia* em sua área de forrageamento após a queimada (out./94). Em 1996 essa planta estava fortemente atacada por uma "cochonilha" que estavam sendo visitadas por uma grande quantidade de operárias. De novo, nenhum abrigo foi observado sobre os homópteros. O ninho 3 incluía, em sua área de forrageamento, duas arvoretas (*Symplocos rhamnifolia* -

Symplocaceae; e *Qualea grandiflora*). A primeira teve uma infestação de "cochonilhas" por mais de um ano (1992/93) e a segunda um outro tipo de homóptero em 1996. As formigas visitavam os homópteros nas duas plantas mas pequenos abrigos só foram observados na *Qualea* onde as formigas também visitavam os nectários extra florais.

Uma outra espécie de *Azteca* presente na área, que nidifica em orifícios nos troncos (ver p. 17), foi observada, por três vezes, mantendo trilhas de forrageamento do tronco até outras plantas que tinham homópteros do tipo "cochonilha", e construindo uma cobertura de detritos sobre eles. Estes homópteros estavam em plantas a cerca de 4, 4 e 6 m de distância do tronco. *Azteca* cf. *lanuginosa* utiliza apenas o exsudado de homópteros que eventualmente colonizam plantas em suas áreas de forrageamento e raramente constroem abrigos sobre eles.

EFEITOS DE AZTECA NOS INSETOS HERBÍVOROS

Espécies de *Azteca* dominantes em mosaicos de formigas alteram a fauna de artrópodos presente em seus territórios, tendendo a aumentar a abundância de homópteros que produzem exsudados e a reduzir o ataque de insetos folívoros, especialmente em agroecossistemas (Jolivet, 1996; Jutsum *et al.*, 1981; Majer, 1992; Majer e Delabie, 1993; Medeiros *et al.*, 1995; Rai, 1977). As espécies associadas a embaúbas tendem a reduzir a herbivoria nessas plantas (Rocha e Bergallo, 1992; Schupp, 1986; Vasconcelos e Casimiro, 1997).

As plantas na área central de forrageamento de colônias de *Azteca* cf. *lanuginosa* são basicamente livres de insetos herbívoros de todos os tipos. As

exceções foram os grande ataques de homópteros em um *Pterodon* e em uma *Dalbergia* (ver p. 77). Por outro lado, algumas dessas plantas sofreram um grande ataque de patógenos (fungos ?), como foi o caso de uma *Qualea grandiflora*, uma *Byrsonima verbascifolia* e uma *Palicourea rigida* (Rubiaceae).

A presença de insetos herbívoros, em plantas incluídas na área de forrageamento de uma colônia, depende do tempo de ocupação e da intensidade de atividade das operárias de *Azteca*. Larvas de Lepidoptera foram observadas em plantas recém incluídas na área de forrageamento de dois ninhos de *Azteca*, na Fazenda Água Limpa. Em 1992, o *Caryocar* associado ao ninho 2 (ver FIGURA 12), estava sendo atacado por larvas de uma mariposa que enrola a borda do folíolo e utiliza esse abrigo como local de alimentação e repouso. Quando as operárias começaram a patrulhar esta planta (poucas operárias), foram observadas 4 tentativas de captura de lagartas, nenhuma delas com sucesso. A atividade de operárias permaneceu baixa e, uma semana depois, 8 de 10 lagartas permaneciam na planta.

Em novembro de 1994, as plantas da área de estudo estavam rebrotando após o fogo e apresentavam as folhas muito atacadas por herbívoros. Uma *Qualea parviflora* com um ninho de *Azteca* (nº 8) não mostrava sinais de ataque de herbívoros mas outro indivíduo próximo, da mesma espécie, apresentava um grande número de lagartas de uma mariposa (*Compsolechia* sp. - Gelechiidae). Os danos causados a *Qualea grandiflora*, o tipo de abrigo das larvas e o escape de formigas por *Compsolechia* sp. foram descritos por Costa *et. al.* (1992). No caso de *Q. parviflora* o abrigo de teia e fezes é estreito e longo no sentido do comprimento da folha (as folhas são menores que as de *Q. grandiflora* observadas por Costa e colaboradores).

As duas *Q. parviflora* foram artificialmente ligadas e as formigas passaram a patrulhar intensamente o segundo indivíduo. As operárias de *Azteca* tentavam atacar a

larva, forçando as mandíbulas abertas nos fios de seda, mas não eram capazes de penetrar no abrigo da larva. Uma larva atacada em uma extremidade movimentava-se rapidamente para a outra extremidade do abrigo. A parte central da folha é consumida pela larva, e as formigas, andando na superfície inferior da folha, impediam-na de permanecer nessa parte do abrigo. As larvas dentro dos abrigos pareciam protegidas das formigas mas eram forçadas a se movimentar com frequência e praticamente impedidas de se alimentar. Quando o abrigo era parcialmente destruído com um palito, a larva era sempre rapidamente capturada pelas formigas (n = 10).

Formigas são predadores importantes de artrópodos e insetos herbívoros podem apresentar comportamentos de defesa contra elas (Bentley e Benson, 1988; Costa *et al.*, 1992; Freitas e Oliveira, 1996; Heads e Lawton, 1985; Vasconcelos, 1991). *Compsiolechia* sp. é a espécie de Lepidoptera mais freqüente em *Qualea* spp. na Fazenda Água Limpa (Diniz e Morais, 1997), e seu abrigo e seu comportamento de escape funcionam como proteção em situações de ataque moderado de formigas (Costa *et al.*, 1992). Em situação de alta intensidade de ataque de formigas, como no caso de grande densidade de operárias de *Azteca*, seu abrigo de teia continua funcionando como proteção mas sua alimentação, e conseqüentemente sua sobrevivência, pode ser comprometida, num efeito indireto da presença do predador.

EFEITOS DE *AZTECA* EM VISITANTES FLORAIS

Formigas raramente polinizam plantas e podem prejudicar a polinização reduzindo a viabilidade de grãos de pólen e a disponibilidade de néctar em flores ou impedindo o pouso de outros visitantes florais (Beattie, 1985; Peakall *et al.*, 1991;

Rai, 1977; Rico-Gray, 1989). Uma espécie de *Azteca* parece reduzir a polinização em plantações de coco na Guiana por monopolizar os nectários das flores femininas, impedindo o pouso de outros insetos visitantes (Rai, 1977). Por outro lado, a presença de *A. chartifex* em plantações de cacau na Bahia parece levar a um aumento na produção de frutos (Fowler *et al.*, 1996). As flores dos cacaueiros são autoincompatíveis e sua polinização é feita por pequenas moscas Ceratopogonidae (Soria, 1989).

Não foram coletadas informações sobre a atividade de *Azteca* cf. *lamuginosa* nas inflorescências das plantas que ocupam, bem como sobre a produção de frutos nessas plantas. Em apenas uma situação foram feitas observações sobre a predação de visitantes florais por estas formigas.

Em 1994, a árvore com o ninho 1 foi ligada a um barbatimão, com o tronco bifurcado desde o chão cujas copas que não se tocavam, e apenas um ramo foi incluído na área de forrageamento do ninho (FIGURAS 3 e 4). As operárias passaram a patrulhar intensamente um ramo do barbatimão e a se organizar em "grupos de espera" nas ráquis de suas folhas compostas.

Nesta época, o barbatimão estava iniciando o desenvolvimento de inflorescências (30/08/94) e, dez dias depois, apresentava um grande número de inflorescências com flores abertas, onde as operárias organizavam grupos de espera. A inflorescência do barbatimão, uma Mimosoidae, é cilíndrica ($\approx 2 \times 10$ cm), com as flores lado a lado formando uma cobertura de estames. Cerca de 20 ou mais operárias permaneciam paradas entre os estames, em posição de alerta, com o corpo afastado do substrato e as mandíbulas abertas, e atacavam os visitantes florais. Foram feitas observações da frequência de visitantes florais nos dois ramos do barbatimão (com e sem operárias) e dos ataques de *Azteca* a estes insetos. Foram consideradas como

inflorescências abertas aquelas com flores abertas no ápice, em cerca de 1/4 do comprimento da inflorescência, até todas as flores abertas. As inflorescências com as flores amareladas e com aspecto de murchas foram consideradas velhas. Foram feitas observações em oito datas (TABELA 7), durante uma hora por dia, sempre no período da manhã variando entre as 9:00 h e as 11:30 h.

Para o total de oito horas de observação nos dois ramos do barbatimão, foram observados 302 visitantes florais, sendo a maioria abelhas do gênero *Apis* (TABELA 7). A floração estava mais adiantada no ramo em que havia a presença de *Azteca*, e o número de inflorescências abertas variou entre datas e entre os dois ramos.

Operárias de *Azteca* organizadas em grupos de espera estavam presentes em 28 inflorescências abertas (TABELA 7). Aparentemente, os grupos de emboscada tendiam a permanecer nas mesmas inflorescências por algum tempo, e outros 5 grupos estavam em inflorescências velhas. Considerando as inflorescências abertas com grupos de espera ($n = 28$), em oito horas de observação foram vistos 21 visitantes florais, dos quais 15 (71%) foram predados (TABELA 7), e 11 deles eram *Apis*.

O número de visitantes por inflorescência aberta, em cada data, foi sempre maior no ramo não ocupado por *Azteca*, apesar do menor número de inflorescências presentes aí (TABELA 7). Durante o período de observação houve uma tendência de redução na frequência de visitas das abelhas no ramo com formigas e de aumento no ramo sem formigas (TABELA 7). Estes resultados sugerem que as abelhas aprenderam a reconhecer a presença de predadores e passaram a evitar essas inflorescências. Neste caso, pode-se esperar uma redução na produção de frutos no ramo com a presença de *Azteca*. O fogo, em outubro de 1994, impediu a continuidade destas observações e este indivíduo de barbatimão não floresceu em 1995 e 1996.

TABELA 7. Datas de observação nos Ramo com *Azteca* e Ramo sem *Azteca* do barbatimão (ver FIGURAS 3 e 4), com o número de inflorescências abertas, o número de visitantes florais, a proporção de visitantes por inflorescência, o número de inflorescências com formigas em grupos de espera e de capturas realizadas por esses grupos, durante uma hora de observação em cada data. Outros visitantes = dípteros (18), vespas (6), outras abelhas (3), borboletas (2), besouros (2).

Data	Nº de infloresc. abertas	Nº de visitantes		Proporção visitantes/ infloresc.	Nº de infloresc. com grupo de espera (%)	Nº de visitantes predados
		Apis	Outros			
Ramo com						
<i>Azteca</i>						
11/09	58	22	2	0,41	3 (5,2)	4
13/09	60	20	0	0,33	2 (3,3)	2
14/09	60	19	1	0,33	3 (5,0)	3
16/09	62	15	3	0,29	2 (3,2)	1
19/09	57	9	2	0,19	4 (7,0)	1
22/09	42	2	2	0,10	5 (11,9)	1
25/09	40	3	6	0,23	5 (12,5)	1
28/09	37	3	5	0,22	4 (10,8)	2
Ramo sem						
<i>Azteca</i>						
11/09	8	6	1	0,88	-	-
13/09	10	8	2	1,00	-	-
14/09	10	6	1	0,70	-	-
16/09	15	16	2	1,20	-	-
19/09	16	23	1	1,50	-	-
22/09	20	34	2	1,80	-	-
25/09	22	38	1	1,77	-	-
28/09	23	37	0	1,61	-	-

Elliott e Elliott (1994) mostraram que a presença de um hemíptero predador em inflorescências de uma composta (*Solidago*) reduz o número de espécies visitantes, o número de visitas e o tempo de visita na planta. Os dípteros sirfídeos parecem evitar as inflorescências com esse predador, enquanto os insetos sociais, *Apis* e *Polistes*, permanecem menos tempo nas inflorescências, reagindo rapidamente à presença do predador (Elliott e Elliott, 1994). A possibilidade de fuga rápida de um visitante floral que encontra um grupo de operárias de *Azteca* parece ser bem menor e, neste caso, a predação é alta (71%). Sabe-se que borboletas são capazes de reconhecer a presença de formigas em plantas o que pode aumentar, no caso de espécies mirmecófilas (Atsatt, 1981), ou reduzir, em não mirmecófilas (Freitas e Oliveira, 1996), a oviposição nessas plantas.

Em novembro de 1996 duas grandes árvores com ninhos de *Azteca* (ninho 19 = *Pterodon* na UnB; ninho 3 = *Eriotheca* na FAL) apresentavam frutos. As duas árvores têm copas grandes o que pode reduzir a intensidade de patrulha das formigas, ou suas inflorescências podem não ser adequadas para a organização e/ou eficiência dos grupos de espera de *Azteca*, ou simplesmente a polinização não é limitante para essas plantas.

Uma alta densidade de formigas (*Oecophylla*) reduz a dispersão de frutos de uma figueira por morcegos na África (Thomas, 1988), e o mesmo parece ocorrer com uma epífita em jardins de formigas no Peru (Davidson, 1988). As plantas de cerrado citadas acima (barbatimão, *Eriotheca* e *Pterodon*) têm frutos não carnosos, dispersos pelo vento, mas o efeito de *Azteca* na reprodução das plantas em sua área de forrageamento merece maiores investigações.

OS INSETOS CAPTURADOS POR *Azteca*

OS EXOESQUELETOS PRESENTES EM UM NINHO

Um grande número de exoesqueletos foi encontrado no interior de um ninho de *Azteca* cf. *lanuginosa* (ver TABELA 2). As partes reconhecíveis dos exoesqueletos foram separadas por Ordem e seus volumes foram medidos (TABELA 8).

Os exoesqueletos eram de adultos e ninfas de insetos, não tendo sido reconhecida nenhuma larva. Duas ou três partes de exoesqueletos poderiam ser de aranhas. Não foram encontradas grandes asas de insetos, como as de ortópteros e lepidópteros, entre estes resíduos de presas. É possível que as operárias descartem partes das presas durante o processo de desmembramento e transporte para o ninho. A maior parte dos exoesqueletos era de insetos muito esclerotizados, com predomínio de coleópteros. Pequenos curculionídeos, com até 0,5 cm de comprimento, estavam praticamente intactos e o mesmo ocorria com algumas formigas da tribo Cephalotini. Aparentemente as operárias de *Azteca* não são capazes de abrir estes exoesqueletos e efetivamente utilizar estas presas como alimento. Esta é uma situação semelhante a observada em alguns besouros, como alguns Scarabaeidae, capturados mas não dissecados por operárias de *Eciton burchelli* (Ecitoninae), mesmo após várias horas de esforço intensivo (Rettenmeyer *et al.*, 1982).

Cerca de 40% do volume de exoesqueletos eram de himenópteros e coleópteros (TABELA 8). Numericamente dípteros, outras formigas e homópteros do tipo cigarrinhas eram muito abundantes (não quantificado).

Entre os homópteros foram encontrados alguns adultos de membracídeos e, entre os himenópteros, as vespas e as abelhas halictídes eram comuns, enquanto outras formigas eram muito abundantes (TABELA 8 b).

TABELA 8. (A) Volume dos exoesqueletos de insetos encontrados em um ninho de *Azteca cf. lanuginosa* coletado em área de cerrado próximo ao CPAC (ver TABELA 2 e FIGURA 2). Os insetos foram separados por Ordem e, dentro de cada Ordem, outros "grupos taxonômicos" foram reconhecidos.

(B) Discriminação, em diferentes taxa, dos exoesqueletos de formigas (Hymenoptera: Formicidae).

(A)

Ordem	Outros grupos	Volume (ml)
Coleoptera	Buprestidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Curculionidae	17
Dictyoptera		1
Diptera	moscas e mosquitos	3
Hemiptera	Coreidae, Miridae, Pentatomidae	9
Homoptera	Cicadellidae, Fulgoroidea, Membracidae	11
Hymenoptera	vespas, abelhas, formigas	19
Lepidoptera		1
Orthoptera	Acrididae, Proscopiidae	14
(não identificado)		12

(B)

Subfamília	Volume	Observações
Tribo	(ml)	
Ponerinae	3	
<i>Ectatomma</i>		
<i>Pachycondyla</i> spp.		
Ecitoninae	3	mais de 450 cápsulas cefálicas
<i>Neivamyrmex</i>		
Pseudomyrmecinae		
<i>Pseudomyrmex</i> spp.	< 1	
Myrmicinae		
Attini	2	
<i>Acromyrmex</i>		
<i>Atta</i>		comuns
Cephalotini	3	
<i>Cephalotes</i>		operárias e uma rainha
<i>Procryptocerus</i> spp.		algumas operárias
<i>Zacryptocerus</i> spp.		algumas operárias
(Myrmicinae)	< 1	
<i>Pheidole</i>		poucas operárias
Myrmicinae		vários gêneros com pequenas operárias
Formicinae		
<i>Camponotus</i> spp.	2	comuns

Outras formigas representavam cerca de 15% do volume de exoesqueletos. Foram reconhecidos 10 grupos em cinco subfamílias, sendo uma formiga de correição (*Neivamyrmex*) o mais abundante (TABELA 8 b). Dentre estas formigas, várias são arborícolas ou podem forragear na vegetação (p. ex., *Cephalotini*, *Camponotus* spp., *Atta* spp., *Pseudomyrmex* spp., *Ectatomma* spp.). Estes grupos são competidores ou predadores potenciais de *Azteca* ou, no caso das formigas cortadeiras (*Attini*), podem danificar o substrato de forrageamento utilizado por *Azteca* cf. *lanuginosa*.

Azteca cf. *lanuginosa* ataca operárias de outras formigas que entrem em sua área de forrageamento mas não foram vistas atacando uma espécie de *Zacryptocerus* (ver p. 76). No entanto, foram encontradas cerca de 10 operárias de *Zacryptocerus* spp. nos resíduos deste ninho.

Azteca spp. são conhecidas por reduzir, ou impedir, o ataque de saúvas (*Atta* spp.) às plantas de seus territórios (Dejean *et al.*, 1992; Jolivet, 1990; Jutsum *et al.*, 1981; Leston, 1978; Vasconcelos e Casimiro, 1997). No entanto, essa literatura não deixa claro se as formigas cortadeiras são predadas pelas *Azteca*. Operárias de saúva foram comuns nos resíduos deste ninho de *Azteca* cf. *lanuginosa*. Um ninho de *Azteca schimperi*, coletado em uma embaúba no estado do Mato Grosso, continha uma grande quantidade de exoesqueletos de saúvas (obs. pes.; ver p. 7).

Neivamyrmex são formigas de correição de hábitos terrestre e são predadoras especializadas de outras formigas (Rettenmeyer *et al.*, 1982). As espécies de *Neivamyrmex* do Estados Unidos têm atividade subterrânea mas na América Central e no Equador não foram encontradas espécies deste gênero com atividade exclusivamente subterrânea (Rettenmeyer *et al.*, 1982). Essas formigas de correição são comuns na região de cerrado, sendo freqüentemente capturadas em armadilhas de chão do tipo alçapão ("pitfall") (K. Kitayama, com. pes.) e utilizadas como alimento

por tatus (Anacleto, 1997). Kempf (1972) cita 19 espécies para Goiás (hoje Goiás e Tocantins). É difícil explicar o grande número de exoesqueletos de *Neivamyrmex* encontrado no ninho de *Azteca* (TABELA 8), especialmente porque não foi vista nenhuma atividade desta formiga junto aos ninhos. *Oecophylla* preda outras formigas no chão, inclusive *Dorylus* spp. (Dorylinae), uma formiga de correição ou legionária do velho mundo (Dejean, 1990; Gotwald, 1972; Hölldobler e Wilson, 1978). Gotwald (1972) descreveu o comportamento de *Oecophylla* para a captura de *Dorylus* e registrou, em dois períodos de 1 hora de observação, a captura de 348 e 252 operárias de *Dorylus*.

OS INSETOS CAPTURADOS POR GRUPOS DE EMBOSCADA

A presença de um grande número de exoesqueletos de insetos no ninho e a predação de visitantes florais, apresentados acima, além de um sofisticado comportamento de predação mostram que *Azteca* cf. *lanuginosa* é uma eficiente predadora de insetos móveis. As observações anteriores indicam que os grupos de emboscada capturam insetos grandes e muito móveis mas que, como esperado num sistema predador-presa, algumas presas grandes são atacadas mas não são capturadas, e que algumas presas pequenas não são atacadas (ver p. 51; Morais, 1994). Aqui serão apresentados a composição e os tamanhos dos insetos que pousaram nas folhas das plantas e que foram capturados pelos grupos de emboscada. Os detalhes da eficiência de captura de presas em relação ao número de operárias nos grupos de emboscada serão apresentados mais adiante neste trabalho (ver p. 140).

METODOLOGIA

A composição e o tamanho dos insetos que pousavam nas plantas, bem como dos insetos capturados, foram registrados por observação direta feita em quatro plantas, presentes nas áreas centrais de forrageamento de 3 ninhos da Fazenda Água Limpa, em 1994. Em cada planta foram escolhidos ramos curtos, com poucas folhas e que tinham grupos de emboscada facilmente visíveis no início de março de 1994. Estas observações foram feitas junto com as avaliações de abundância de insetos e da eficiência de captura por grupos de emboscada, e maiores detalhes das características das plantas e dos ramos estão apresentadas nas TABELAS 13 e 15.

Foram anotados a ordem e o tamanho (comprimento do corpo) de cada inseto que pousava em um ramo marcado, durante uma hora em cada data. Foram utilizados 8 ramos marcados, observados em 9 datas entre março e junho de 1994, num total de 78 horas de observação (ver TABELA 19). Os insetos que pousavam em folhas com grupos de emboscada ("presas potenciais") eram anotados em separado, bem como os insetos capturados. O tamanho do inseto foi visualmente estimado usando-se classes de 0,5 cm para o comprimento do corpo e o tamanho médio foi calculado usando-se o ponto médio da classe para cada inseto.

Os insetos que pousam nas plantas são presas potenciais de *Azteca* mas, neste caso, o termo "presas potenciais" está sendo usado apenas para os insetos que pousam em folhas com grupos de emboscada.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Um total de 989 insetos de oito ordens pousaram nos ramos em 72 horas de observação. O comprimento do corpo destes insetos variou de 0,25 a 3,75 cm com um tamanho médio de 1,29 cm (TABELA 9 e FIGURA 11 a).

TABELA 9. Número de insetos, distribuídos por ordem, que pousaram nas folhas de 8 ramos, em 9 datas (mar.-jun./94), com 8 horas de observação por data, e número de insetos pousando em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais) e que foram capturados. Tamanho dos insetos = comprimento do corpo estimado visualmente em classes de 0,5 cm; média calculada pelo ponto médio da classe.

Insetos	Ramos	Folha com grupo	Capturas
Coleoptera	86	10	8
Dictyoptera	15	1	1
Diptera	339	46	12
Hemiptera	36	3	1
Homoptera	98	13	5
Hymenoptera	257	32	19
Lepidoptera	17	1	0
Orthoptera	141	13	8
Total	989	119	54
Tamanho (cm)			
média	1,29	1,23	1,35
desvio	0,733	0,690	0,569
min. - max.	0,25 - 3,75	0,25 - 3,75	0,75 - 3,75

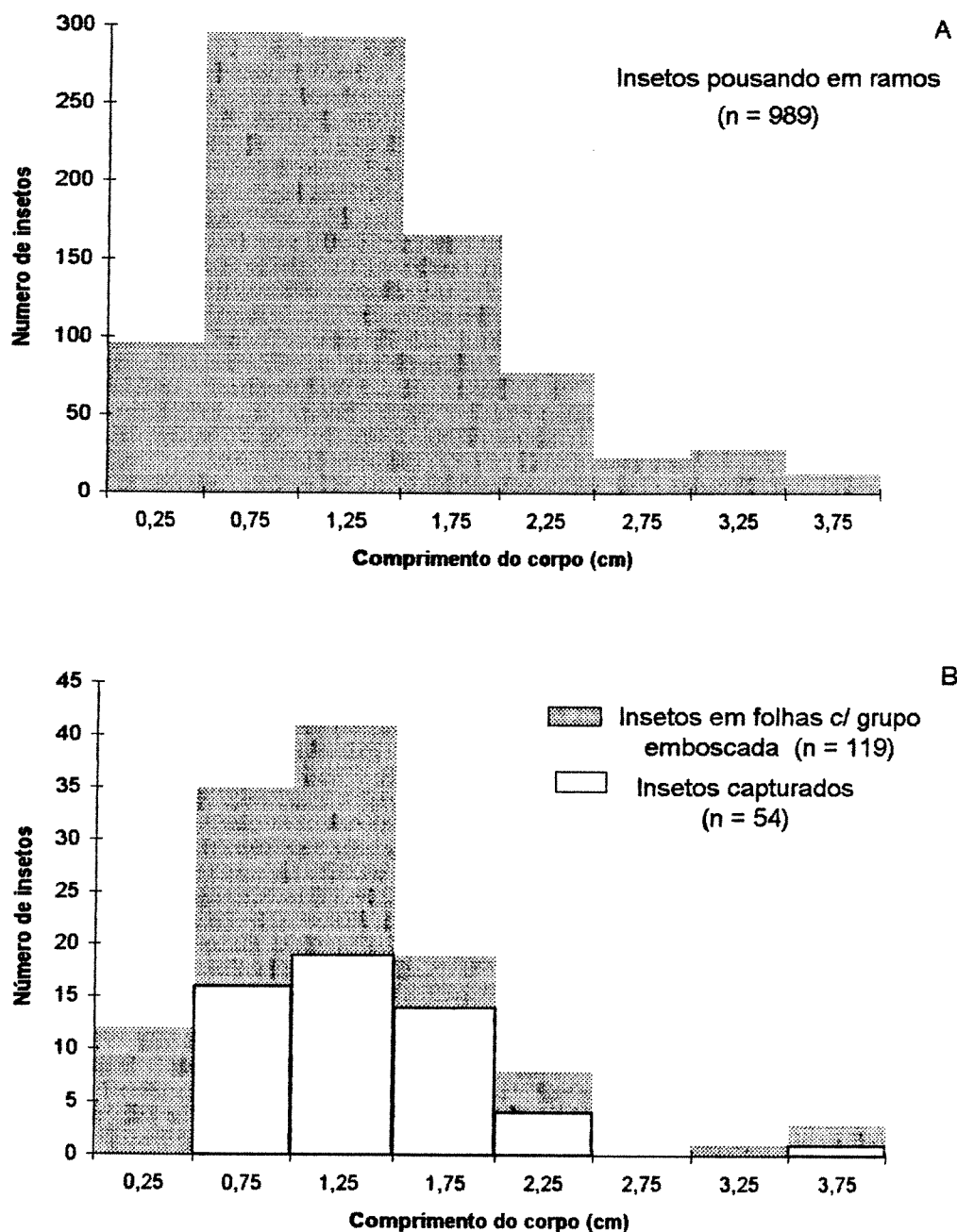


Figura 11. Distribuição de tamanho dos insetos (A) pousando em 8 ramos e (B) pousando em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais) e dos insetos capturados, para 72 horas de observações, entre março e junho de 1994.

Os dípteros (34%), principalmente "sirfídeos" e grandes "moscas", e os himenópteros (26%), principalmente vespas e abelhas de cor metálica, foram os mais freqüentes. Os ortópteros eram principalmente ninfas de gafanhotos e, junto com os dictiópteros e lepidópteros (riodiníneos, satiríneos e hesperídeos), estavam entre os insetos com maior comprimento de corpo.

Do total de insetos, cerca de 12% pousaram em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais) e 45% deles foram capturados (TABELA 9).

As distribuições de tamanhos das presas potenciais e das capturadas (FIGURA 11 b) foram diferentes ($\chi^2 = 16,19$; $p = 0,0028$; $gl = 4$), com os insetos de 1,75 cm de comprimento sendo proporcionalmente mais capturados, enquanto os insetos de 0,25 cm não foram capturados. Este resultado está de acordo com o proposto em Morais (1994) de que o comportamento de grupos de emboscada é especializado na captura de insetos grandes. O comprimento médio dos insetos capturados foi de 1,35 cm (TABELA 9), enquanto o comprimento do corpo das operárias de *Azteca* fica entre 0,30 e 0,58 cm (Morais, 1994). Assim, o tamanho médio dos insetos capturados foi cerca de 2,3 vezes maior que as maiores operárias.

Formigas, como um grupo, são consideradas basicamente carnívoras e detritívoras (Carroll e Janzen, 1973; Hölldobler e Wilson, 1990; Sudd e Franks, 1987). Tobin (1994) refuta este ponto de vista argumentando que formigas são tão abundantes que não podem ser fundamentalmente carnívoras e que o grupo estaria entre os consumidores primários dominantes na maioria dos ecossistemas. Ele ressalta a falta de informações detalhadas sobre a dieta da maioria das espécies de formigas e categoriza as espécies que coletam sementes, néctar (incluindo exsudados de homópteros) e corpúsculos alimentares como herbívoras. Usando apenas duas

referências, que reforçam seu ponto de vista (Longino, 1989 a; Lu e Mesler, 1981), classifica as espécies de *Azteca* como onívoras e herbívoras.

É até possível que Tobin (1994) tenha razão quanto à maior parte das espécies de *Azteca* e é surpreendente como a literatura é dúbia quanto aos hábitos alimentares destas espécies. Espécies de *Azteca* associadas a mirmecófitas cultivam homópteros em domácias (Benson, 1985; Cabrera e Jaffe, 1994; Carroll, 1983) e consomem corpúsculos ("pearl bodies") e pêlos glandulares (Cabrera e Jaffe, 1994; Davidson, 1988), além dos corpúsculos müllerianos bem conhecidos de embaúbas. A presença de glicogênio nos corpúsculos müllerianos de *Cecropia* (Rickson, 1971) indica o hábito fundamentalmente insetívoro de *Azteca*. No entanto, *Azteca alfari* e *A. muelleri*, associadas a *Cecropia*, descartam presas (gafanhotos, larvas de drosófila, pupas de outras formigas) deixadas nas plantas (W. W. Benson, com. pes.; obs. pes.). Carroll (1983) afirma que *Azteca* nunca utiliza estágios imaturos de outras formigas, mesmo quando um ninho é destruído e as larvas e pupas ficam disponíveis. Uma espécie de *Azteca* associada a *Triplaris* ignora completamente iscas de sardinha, de queijo ou de pasta de amendoim (Davidson *et al.*, 1989). Por outro lado, espécies de *Azteca* reduzem insetos herbívoros e a herbivoria em suas áreas de forrageamento e atacam outras formigas que entram em seus territórios (Adams, 1990 a, b; Jutsum *et al.*, 1981; Leston, 1978; Majer e Delabie, 1993; Medeiros *et al.*, 1995; Rocha e Bergallo, 1992; Schupp, 1986; Vasconcelos e Casimiro, 1997). Em nenhum destes casos fica claro se *Azteca* utiliza esses insetos como alimento. Em embaúbas, *Azteca* pode reduzir a herbivoria devida a insetos mastigadores grandes (Coleoptera: Chrysomelidae) mas não a de dípteros cecidomiídeos ou de homópteros cicadelídeos (Schupp, 1986) e, no caso dos crisomelídeos (*Coelomera*), a redução da herbivoria pode ser devida ao menor tempo de permanência dos insetos na planta e não à sua

predação (Rocha e Bergallo, 1992). Leston (1978) propõe que as Dolichoderinae dominantes em mosaicos nos neotrópicos são menos agressivas e têm uma dieta mais baseada em exsudados de homópteros do que em predação, quando comparadas às Formicinae e Myrmicinae dominantes nos mosaicos do velho mundo. *Azteca* cf. *lanuginosa* é, sem dúvida, predadora de insetos e visita homópteros e nectários extraflorais (ver TABELA 11) apenas de forma oportunista.

CARACTERÍSTICAS DE FORRAGEAMENTO DE
Azteca cf. lanuginosa EM CERRADO:

A ocupação de novas áreas de forrageamento e
as condições de utilização do comportamento de
grupos de emboscada

EXPANSÃO DAS ÁREAS DE FORRAGEAMENTO DE *Azteca* DURANTE A SECA

A região de cerrado é fortemente sazonal e, durante a estação seca, *Azteca* cf. *lanuginosa* expande sua área de forrageamento ocupando novas plantas (ver FIGURA 5). As observações qualitativas dos ninhos acompanhados mostraram que, entre 1989 e 1994, a maioria deles manteve áreas de forrageamento muito constantes entre anos. Este padrão é exemplificado pelo ninho 2 (FIGURA 12). A árvore suporte (*Pterodon*) e outra árvore (*Caryocar*), cujas bases dos troncos estavam encostadas, constituíam a área central de forrageamento da colônia. Em novembro de 1991 e de 1992, as folhas novas do *Pterodon* foram fortemente atacadas por uma "cochonilha" (ver p. 75) e ocorreu uma menor atividade de operárias no *Caryocar*. Entre abril e maio de 1991 a 1997 o *Caryocar* foi patrulhado pelas operárias que também utilizavam os folíolos desta planta como substratos para grupos de emboscada. Em agosto de 3 anos seguidos os mesmos dois arbustos faziam parte da área de forrageamento dessa colônia (FIGURA 12). A utilização, durante a seca, dos mesmos arbustos foi observada nas áreas de forrageamento de outros 7 ninhos em agosto de 1993 e agosto de 1994.

As operárias descem, por uma trilha bem marcada em um dos lados do tronco da árvore suporte, e continuam, por trilhas temporárias, até outras plantas. Parece haver uma relação entre a posição da trilha no tronco e a direção das plantas ocupadas e das plantas mais freqüentemente investigadas. Esta situação é ilustrada com o ninho 7 (FIGURA 13).

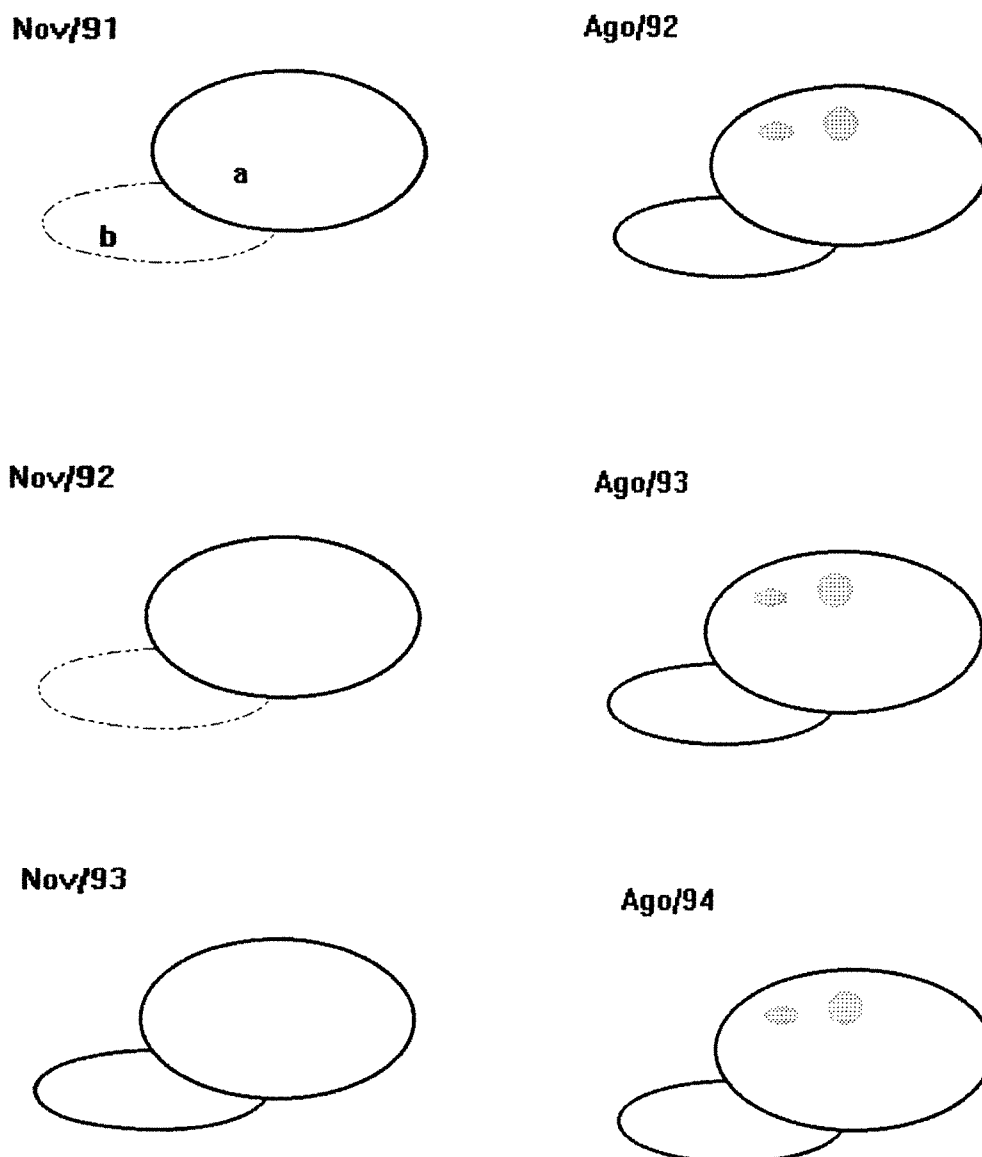


FIGURA 12. Esquema das copas das plantas utilizadas na área de forrageamento do ninho 2 durante as estações de chuva e de seca em três anos consecutivos. A área de forrageamento é constituída pela árvore suporte (a = *Pterodon*) e por outra árvore (b = *Caryocar*) cujas bases dos troncos se tocam. Em agosto (seca), a colônia utilizava também dois arbustos que ficavam sob a copa do *Pterodon* (área sombreada). Em novembro de 1991 e de 1992 a patrulha de operárias no *Caryocar* era menos intensa (linha pontilhada), aparentemente porque as operárias estavam utilizando exudados de homópteros na copa do *Pterodon*.

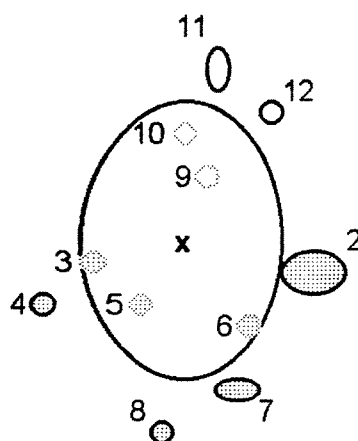


FIGURA 13. Esquema das copas da árvore com ninho nº 7 e de plantas próximas. O "x" representa o tronco da árvore suporte (*Sclerolobium*), onde as operárias mantinham uma trilha. As plantas 2 (*Dalbergia*) e 3 (*Palicourea rigida* - Rubiaceae) estavam sendo patrulhadas em março/94, quando as folhas da planta 3 eram usadas como substrato para grupos de emboscada. A presença das operárias foi observada nas plantas 2 a 8 (copas sombreadas) e não foi observada nas plantas 9 a 12, entre maio e setembro de 1994. As copas com contornos mais claros estão sob a árvore suporte (copa grande).

Em março de 1994, havia uma trilha no lado sul do tronco da árvore suporte que se bifurcava próximo ao chão indo para as plantas 2 e 3 que estavam sendo patrulhadas (FIGURA 13). A planta 2 era alcançada tanto pela copa como pelo chão e a planta 3 apresentava vários grupos de emboscada. Durante o período de seca de 1994 as plantas ao redor da árvore suporte foram freqüentemente observadas (ver p. 100). As operárias alcançaram as plantas 4 a 8, mas não foram vistas nas plantas atrás do tronco (9 a 12) entre maio e setembro de 1994 (FIGURA 13). A planta 10 era uma *Qualea grandiflora*, com cerca de 1,5 m de altura e com grandes nectários extraflorais na base dos pecíolos foliares (Oliveira e Leitão-Filho, 1987; Oliveira *et al.*, 1987) mas não foi visitada pelas operárias. Em observações anteriores, em outros ninhos, a posição das plantas ocupadas durante a seca também estava relacionada à posição da trilha no tronco (p. ex., FIGURA 12).

Espera-se que a posição da trilha no tronco da árvore suporte esteja ajustada às melhores condições de forrageamento da colônia. Neste caso, a constância da área de forrageamento e da posição da trilha no tronco, entre anos, estaria relacionada a uma repetição das condições de forrageamento. As operárias podem estar investigando toda a área próxima à árvore suporte, de forma independente a cada ano, e restabelecendo a posição da trilha e a ocupação das mesmas plantas. Por outro lado, especialmente no caso em que a trilha é mantida no tronco pela maior parte do ano, como era o caso dos ninhos 2 e 7 (FIGURAS 12 e 13), as operárias podem manter alguma memória das condições anteriores e investigar preferencialmente uma área. Em formigas que utilizam sistemas de trilhas principais, as trilhas podem ser mantidas por vários anos e pode ocorrer uma forte especialização de operárias por trilha e por sub áreas da trilha (p. ex., Quinet e Pasteels, 1996). A memória pode ser mantida

mesmo por períodos relativamente longos de inatividade da colônia, como ocorre durante o inverno em regiões temperadas, e a especialização ocorre rapidamente em operárias novas. Apesar da forte especialização, as operárias mostram uma grande flexibilidade comportamental passando a investigar novas áreas ou se especializando em outras sub áreas ou em outras trilhas quando as condições de forrageamento são alteradas (Gordon, 1991; Quinet e Pasteels, 1996). As operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* podem estar usando um conhecimento prévio e investigações em uma área preferencial no estabelecimento de suas área de forrageamento durante a estação seca.

A situação descrita para o ninho 7, em que uma planta sem contato com a área central de forrageamento estava sendo alcançada por uma trilha de alta atividade de operárias durante a estação de chuvas (planta 3 na FIGURA 13), não é comum mas foi observada neste ninho, durante as estações de chuva de 1992 a 1994. A planta ocupada, uma *Palicourea*, tem folhas grandes que estavam sendo utilizadas como substrato para a organização de grupos de emboscada. Esse tipo de substrato é importante para a utilização do comportamento de grupos de emboscada por *Azteca* cf. *lanuginosa* (ver FIGURA 7 e p. 131). Quando a área central de forrageamento de uma colônia não contém uma planta de folhas grandes, uma planta desse tipo, mais afastada, pode ser incluída na área de forrageamento na estação de chuvas. Essa situação foi observada em outros dois ninhos (5 e 10), em 1993 e 1994.

Uma espécie de planta parece não ser ocupada por operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa*. A árvore suporte do ninho 4 estava em contato direto com quatro outras plantas. Três eram freqüentemente patrulhadas pelas operárias mas a quarta, uma *Kielmeyera coriacea* (Guttifera), não era. Entre 1991 e 1994, operárias isoladas foram vistas em apenas em duas ocasiões nesta planta. No ninho 8, um arbusto, a 2 m de distância da árvore suporte, foi ocupado pelas operárias entre maio e setembro de

1994. Em uma *K. coriacea* ao lado, a 1,6 m do tronco, apenas operárias isoladas foram vistas, em duas ocasiões, neste período. Poucos insetos herbívoros atacam *K. coriacea* (Loyola e Fernandes, 1993; Pinheiro *et al.*, 1997), mas não se tem informação sobre a frequência de pouso de insetos nesta planta. O efeito de ceras da epicutícula de folhas de espécies de plantas do cerrado na aceitação destas plantas por saúvas (*Atta sexdens*) foi examinado por Sugayama e Salatino (1995). A cera de *K. coriacea* mostrou pouco efeito, tanto de inibição quanto de atração, no comportamento de forrageamento de saúva. No entanto, *Azteca* e *Atta* têm dietas muito diferentes e podem ter percepção química bem distintas. Por outro lado, ceras epicuticulares são conhecidas por impedir ou dificultar o movimento de formigas e de outros insetos em certas plantas (Eigenbrode e Espelie, 1995; Federle *et al.*, 1997; Harley, 1991). Não se sabe o motivo mas o fato é que *Azteca* não utiliza as grandes folhas de *K. coriacea* como substrato de forrageamento.

As plantas sem contato com a área central de forrageamento de uma colônia são alcançadas por trilhas temporárias sobre a vegetação herbácea e galhos caídos. As trilhas sobre ervas e gramíneas são pouco estáveis já que os contatos entre estas plantas nem sempre são mantidos. Com frequência, o tráfego das operárias nestas trilhas é temporariamente interrompido devido ao movimento das plantas com o vento. Nas observações apresentadas acima (ver também p. 35), as plantas consideradas como ocupadas por *Azteca* mostravam uma grande atividade de operárias que eram facilmente percebidas. Situações com menor atividade de operárias são mais difíceis de serem percebidas, exigindo um exame muito mais cuidadoso das plantas. Assim, durante o período de seca de 1994, foi feito um acompanhamento da dinâmica de ocupação de plantas, fora das áreas centrais de forrageamento, por operárias de *Azteca*

cf. *lanuginosa* e os efeitos da distância e da facilidade de acesso a estas planta na expansão da área de forrageamento foram examinados.

OCUPAÇÃO DE NOVAS PLANTAS

Para acompanhar a atividade de operárias em plantas próximas às árvores suportes foram escolhidos seis ninhos na Fazenda Água Limpa (n^{os} 2, 4, 7, 8, 10 e 12 - ver TABELAS 3 e 5). Foram evitados ninhos próximos a manchas mais densas de vegetação pela dificuldade de mapeamento e de acompanhamento de operárias isoladas. Foram mapeados todos os arbustos e árvores em um raio de 7 m a partir do tronco da árvore suporte, usando-se bússola e trena. Foram consideradas as plantas lenhosas com mais de 50 cm de altura. As plantas mapeadas foram examinadas na primeira semana de cada mês, sempre no período da manhã (9:00 - 11:30 horas), entre maio e setembro de 1994. Para cada uma foi anotada a presença de operárias isoladas (investigadoras), a presença de trilhas e a intensidade da atividade das operárias. A atividade das operárias na trilha, no tronco da planta, foi considerada como baixa, média e alta.

Para se verificar o tempo de ocupação de uma planta com operárias em média e alta atividade, as plantas patrulhadas foram observadas semanalmente entre maio e setembro. Para a permanência de trilhas com baixa atividade de operárias, foram feitas observações diárias na primeira semana de maio e de junho. Uma nova trilha encontrada era acompanhada diariamente até que passasse a ter maior atividade ou que se desfizesse.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram mapeadas 122 plantas em um raio de até 7 m de distância do tronco das árvores suportes de 6 ninhos de *Azteca* (TABELA 10). A ocupação destas plantas por operárias patrulhadoras, com trilhas de média e alta atividade, ocorreu basicamente a até 3 m de distância do tronco. As plantas mais distantes, observadas com este tipo de ocupação, estavam entre 3,5 e 4 m do tronco ($n = 2$). Trilhas de baixa atividade foram observadas em plantas a até 4,5 m de distância ($n = 3$) e operárias isoladas a até 7 m de distância ($n = 1$). Operárias isoladas são muito mais difíceis de serem notadas e as plantas com esta categoria tendem a estar subestimadas nos resultados.

Em abril e maio de 1994, as operárias de todos os seis ninhos selecionados utilizavam o comportamento de grupo de emboscada (ver p. 117), mas este comportamento era menos freqüente nos ninhos 7, 8 e 10. Na primeira semana de maio, as operárias destes ninhos já ocupavam plantas fora da área central de forrageamento, enquanto as dos outros três ninhos só ocuparam outras plantas em junho.

Quando consideramos plantas ocupadas como aquelas com trilhas de média e alta atividade de operárias, e plantas sob investigação como aquelas com trilhas de baixa atividade ou com operárias isoladas, notou-se uma variação durante o período de acompanhamento (TABELA 10). A atividade de investigação ocorreu durante toda a seca, sendo mais intensa em junho, quando um grande número de plantas foi ocupado, e menor em julho (TABELA 10). Na primeira semana de setembro as plantas ocupadas tendiam a apresentar trilhas de média atividade (18 das 23 plantas) e a atividade de investigação tendeu a aumentar, com as operárias investigadoras atingindo plantas não visitadas anteriormente e plantas mais distantes.

TABELA 10. Distribuição das plantas, mapeadas ao redor dos troncos das árvores suportes de 6 ninhos de *Azteca*, por classes de distância, e a porcentagem de plantas investigadas (alcançadas por trilhas de baixa atividade e por operárias isoladas) e de plantas ocupadas (alcançadas por trilhas de média e alta atividade de operárias), na primeira semana de cada mês, entre maio e setembro de 1994.

Distância (m)	Nº de plantas	Maio		Junho		Julho		Agosto		Setembro	
		Investig.	% de plantas Ocupad.	Investig.	% de plantas Ocupad.	Investig.	% de plantas Ocupad.	Investig.	% de plantas Ocupad.	Investig.	% de plantas Ocupad.
< 1,5	15	33,3	26,7	33,3	40,0	26,7	46,7	26,7	46,7	26,7	46,7
1,5 - 3,0	29	10,3	6,9	51,7	37,9	10,3	44,8	24,1	37,9	27,6	44,8
3,1 - 4,5	35	2,9	-	34,3	8,6	17,1	14,3	17,1	8,6	22,9	8,6
> 4,5	43	-	-	2,3	-	2,3	-	2,3	-	9,3	-
Nº total	122	9	6	33	20	14	25	18	23	24	23

Esta época do ano (final de agosto e início de setembro) é o período com menor umidade relativa do ar que pode atingir 15% ou menos nos horários mais quentes do dia. Nesta época, os organismos estão sob o acúmulo do stress da estação seca (ver FIGURA 5), com a maior parte das plantas estando sem folhas ou com folhas muito velhas e muito poucas plantas apresentam algumas folhas novas. A atividade de insetos é baixa e, aparentemente, as colônias de *Azteca* estão com pouco alimento. As observações sugerem que as operárias tentam encontrar novas fontes de alimento investigando plantas mais distantes.

As plantas ocupadas em maio e junho (TABELA 10) foram basicamente as mesmas que permaneceram ocupadas durante todo o período. As trilhas de baixa atividade, no período inicial de ocupação de uma planta, tornaram-se rapidamente (1 ou 2 dias) de média ou alta atividade quando a planta foi incorporada à área de forrageamento. Nestes casos, as operárias tenderam a permanecer ocupando a planta durante toda o período de seca (tempo mínimo de ocupação = 2 semanas, máximo = 18 semanas, média = 11,4 semanas, $n = 31$ plantas). As trilhas de baixa atividade de operárias, que não resultam na incorporação da planta, tiveram curta duração (até 3 dias, $n = 9$) e foram intermitentes sendo várias vezes desfeitas e novamente formadas.

As plantas mapeadas ($n = 122$) podiam estar em contato com as áreas centrais de forrageamento dos ninhos ou isoladas. Entre as plantas isoladas ocorriam algumas árvores e arbustos com mais de 3 m de altura ($n = 15$). A presença de operárias de *Azteca* não foi observada em nenhuma destas plantas. Várias plantas a até 3 m dos troncos das árvores suporte foram investigadas mas não ocupadas pelas formigas. Isto ocorreu com arbustos pequenos, meio encobertos por gramíneas, ou com plantas em más condições, secas ou praticamente sem folhas (TABELA 11).

TABELA 11. (A) Número de plantas, a até 3 m de distância das árvores suporte, visitadas ou não por operárias de *Azteca* entre maio e setembro de 1994, exceto aquelas com características específicas que parecem não ser normalmente ocupadas (ver texto). (B) Comparação das plantas visitadas e ocupadas ou não por operárias em relação à presença ou ausência de nectários extraflorais (NEF). (C) Comparação das plantas visitadas e ocupadas ou não por operárias em relação à decíduidade das folhas da planta.

(A)

Nº de plantas mapeadas	44
EXCETO:	
Nº de plantas isoladas com mais de 3 m de altura	0
Nº de arbustos encobertos por gramíneas	3
Nº de plantas secas	1
Nº de indivíduos de <i>K. coriacea</i>	2
TOTAL	38
Nº de plantas visitadas por operárias	27
Nº de plantas não visitadas por operárias	11

(B) Para 27 plantas visitadas

Nº de Plantas	com NEF	sem NEF
ocupadas	6	7
não ocupadas	5	9
$\chi^2 = 0,30 \quad p = 0,581$		

(C) Para 27 plantas visitadas

Nº de Plantas	decíduas	não decíduas
ocupadas	8	5
não ocupadas	6	8
$\chi^2 = 0,94 \quad p = 0,332$		

Das 44 plantas marcadas a até 3 m de distância dos troncos (TABELA 10), 38 pareciam adequadas para o patrulhamento das operárias (TABELA 11). Em 11 destas plantas não foi observada a presença de operárias de *Azteca*. As 27 plantas restantes foram ocupadas ou investigadas pelas formigas. Entre estas ocorriam espécies com diferentes fenologias foliares e com a presença ou não de nectários extraflorais, e foi examinada a relação entre estas características das plantas e sua ocupação por operárias de *Azteca*. Foram consideradas plantas decíduas os indivíduos de espécies que trocam completamente as folhas, durante a seca e o início das chuvas, mesmo que de forma não sincrônica. Foram consideradas espécies com nectários extraflorais aquelas com nectários presentes em qualquer período de sua fenologia como, por exemplo, em folhas novas, em estípulas caducas presentes em folhas em expansão, em cálice floral, ou seja, os nectários podem não estar presentes ou funcionais nesta época. Não foi encontrada uma associação entre a ocupação por operárias e a presença de nectários extraflorais na espécie de planta, nem com a deciduidade das folhas (TABELA 11).

RESTRIÇÕES À OCUPAÇÃO DE NOVAS PLANTAS

Os resultados mostrados na TABELA 10 indicam que a distância entre uma planta e a árvore suporte é um fator importante na sua ocupação. Além disso, gramíneas e ervas são um substrato precário para a formação de trilhas, já que os contatos entre estas plantas herbáceas nem sempre são mantidos. O efeito da facilidade de acesso (distância e estabilidade do substrato), na incorporação de novas

plantas na área de forrageamento de *Azteca*, foi examinado em dois experimentos com a utilização de pontes artificiais.

METODOLOGIA

Os experimentos foram realizados no início de julho de 1994, utilizando-se os seis ninhos e as plantas mapeadas em maio, na Fazenda Água Limpa (ver p. 100). Foram utilizadas plantas que, em uma mesma semana, tiveram trilhas com baixa intensidade de atividade por 1 ou 2 dias e foram abandonadas, indicando que as operárias podiam alcançá-las mas não as ocuparam. As distâncias foram sempre em relação a base do tronco da árvore suporte e as pontes artificiais foram feitas com ramos secos encontrados no chão, amarrados com barbante quando necessário (ver FIGURA 3 para um exemplo de ponte artificial). As pontes foram instaladas entre as 7 e as 8 horas, e as observações de atividade das operárias foram feitas sempre no final da manhã (10 a 11:30 horas).

– **Experimento 1.** Para verificar o efeito da distância na incorporação de plantas, a copa de uma árvore suporte foi artificialmente ligada à copa de uma outra planta. Isto foi feito em quatro ninhos. As distâncias entre os troncos das árvores suporte e os das outras plantas eram de 3,5 a 4 m, e foram reduzidas a cerca da metade (1,50 a 2 m) nas ligações diretas entre suas copas. Após 2 dias sem a presença das formigas nestas plantas, as pontes artificiais foram colocadas, acompanhadas durante 4 dias e retiradas. As quatro plantas tinham entre 1,70 e 2,60 m de altura e copas com o maior diâmetro entre 0,80 e 1,60 m.

– **Experimento 2.** Para verificar o efeito da estabilidade do substrato para as trilhas na incorporação de plantas, a base do tronco de uma árvore suporte foi artificialmente ligada à base do tronco de uma outra planta por galhos secos arrumados no chão. Isto foi feito para 5 ninhos. Os galhos formavam uma passarela contínua, com cerca de 20 cm de altura, e foram arrumados cuidadosamente de forma a não cruzar ou interromper as trilhas em utilização pelas operárias. As outras plantas estavam entre 4 e 4,50 m de distância das árvores suporte. A atividade das operárias foi acompanhada durante 6 dias e as ligações foram desfeitas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Quando a distância foi reduzida (Experimento 1) todas as 4 plantas foram rapidamente ocupadas. As ligações foram feitas no início da manhã e às 15 horas já apresentavam tráfego de operárias. No dia seguinte as operárias estavam em atividade nas pontes e as plantas estavam sendo patrulhadas. Nos dois dias seguintes as plantas continuaram a ser patrulhadas, sempre com alta atividade de operárias nas pontes, e não foi percebida alteração na atividade das operárias em outras plantas ocupadas. A reação das operárias à colocação de ponte artificial na copa de árvores suporte é de alarme com recrutamento e defesa. Esta reação influencia a rápida exploração da ponte e no seu uso para alcançar outra planta.

A facilidade de se chegar a planta também influenciou sua ocupação. As cinco plantas ligadas com pontes de galhos secos próximo ao chão (Experimento 2) foram ocupadas apesar de estarem a 4 m de distância. Neste caso a ocupação não foi tão rápida nem tão constante como a observada nas pontes entre copas (TABELA 12).

TABELA 12. Atividade, em dias consecutivos, de operárias em pontes artificiais montadas com ramos próximo ao chão (experimento 2), entre o tronco da árvore com um ninho e o de outra planta, para cinco ninhos de *Azteca* cf. *lanuginosa*. Efeito em outras plantas = alteração, após a colocação da trilha artificial, na atividade de operárias em outras plantas ocupadas. Investig. = operárias investigadoras isoladas.

Plantas	Atividade de operárias em trilhas artificiais						Efeito em outras plantas
	dia 1	dia 2	dia 3	dia 4	dia 5	dia 6	
Planta 1	investig	baixa	média	média	baixa		sem alteração
Planta 2		baixa	média	baixa	baixa		sem alteração
Planta 3	investig	baixa	média	alta	média	média	reduzida em 2
Planta 4		baixa	média	média	baixa	baixa	sem alteração
Planta 5		baixa	média	alta	alta	alta	reduzida em 2

A relativa demora na formação de trilhas e na ocupação das plantas ligadas por pontes de chão está, pelo menos parcialmente, relacionada ao fato de que suas colocações não causam alarme e recrutamento como ocorre nas copas. Apenas operárias isoladas que saem do tronco e encontram a ponte, passam a investiga-la.

No terceiro dia de experimento todas as ligações apresentavam trilhas de média atividade de operárias mas, só em duas ligações, as trilhas permaneceram com média ou alta atividade de operárias até o sexto dia (TABELA 12). Nestes dois casos, outras duas plantas em cada ninho (pequenos arbustos) mostraram menor atividade de operárias no quarto dia e foram quase abandonados no quinto dia, como se ocorresse uma alocação de operárias de uma planta para outra.

Tanto a distância como a facilidade de tráfego influenciam na ocupação de uma planta. No experimento 1, os efeitos destes dois fatores não podem ser separados. As plantas já haviam sido investigadas mas não ocupadas pelas formigas e, no experimento 2, a ocupação das plantas, com o abandono de outras plantas já ocupadas, foi um efeito da facilidade de tráfego.

Os resultados mostram que a área de forrageamento de *Azteca* cf. *lamuginosa*, no cerrado, é bastante compacta. A área central de forrageamento, com poucas plantas (p. ex., FIGURA 12), normalmente está isolada. Mesmo com a expansão da área de forrageamento durante a seca, apenas poucos arbustos próximos são ocupados. Operárias isoladas ou operárias em trilhas de baixa atividade podem atingir mais arbustos e arbustos mais distantes mas estes normalmente não são efetivamente ocupados.

As restrições para a expansão das áreas de forrageamento nesta espécie estão parcialmente relacionadas às características da vegetação de cerrado *sensu stricto* (Goodland, 1971). O extrato arbustivo-arbóreo não forma uma cobertura contínua, o que dificulta o acesso de plantas fora da área central de forrageamento das colônias. Esta característica do habitat leva a contrastes de características da população de *Azteca* cf. *lanuginosa* estudada aqui, quando comparada com outras espécies de *Azteca* que ocorrem em áreas de florestas. Com a cobertura arbórea contínua, as colônias tendem a ser contíguas, com marcada territorialidade e com áreas de forrageamento que se mantêm constantes por longos períodos (Adams, 1990 a, 1994; Leston, 1978; Majer e Delabie, 1993; Medeiros *et al.*, 1995). A polidomia, com a descentralização da colônia, encontrada, p. ex., em *Azteca trigona*, *A. chartifex* e nas espécies de *Oecophylla*, parece estar relacionada à manutenção e à exploração de grandes territórios (Hölldobler e Lumsden, 1980) nestas situações de forte pressão de competição.

Uma outra possível razões para a área de forrageamento restrita, encontrada em *Azteca* cf. *lanuginosa*, é o tipo de alimento utilizado por estas formigas. Uma área de forrageamento compacta mantém uma alta densidade de operárias o que parece ser essencial para a captura de insetos ágeis, com uma rápida cooperação entre as operárias, especialmente por uma formiga pequena como *Azteca*. Em *Azteca* cf. *lanuginosa* esta cooperação é obtida pela formação dos grupos de emboscada, dos grupos de espera, pelo recrutamento a curta distância entre as operárias em patrulha e pelas interações, com recrutamento a curta distância, entre estes conjuntos de operárias. O recrutamento a curta distância só vai funcionar se houver várias operárias próximas. *Lasius* (Formicinae) utiliza este tipo de recrutamento para o transporte de

itens alimentares (Trainello, 1983). *Oecophylla* utiliza o recrutamento a curta distância para a captura de presas e para a defesa de território (Hölldobler e Wilson, 1978) e apresenta áreas de forrageamento muito grandes que podem incluir de 3 a 21 grandes árvores e uma superfície de chão de 400 a 1500 m² (Hölldobler, 1983), mas tem colônias que podem ser 10 vezes maiores que as de *Azteca* cf. *lanuginosa* (Hölldobler e Wilson, 1990).

A captura de presas relacionada à alta densidade de operárias é conhecida para formigas tão distintas quanto *Oecophylla* (Formicinae) e *Proatta butteli* (Myrmicinae) (Hölldobler e Wilson, 1978; Moffett, 1986). No caso de *Proatta*, a colaboração inicial na captura de presas parece ser devida só à alta densidade de operárias. Nas colônias grandes de *Proatta* (com até 10.000 indivíduos), as operárias forrageiam a uma pequena distância da entrada do ninho ($\cong$ 1 m de raio), mantendo uma alta densidade e, ainda, formam vários agrupamentos de 5 até 50 ou mais indivíduos, na serapilheira ou no chão, próximo à entrada do ninho. Estes indivíduos mostram muito pouca atividade e os agrupamentos são temporários, variando suas localizações e número de operárias. São predadoras e capturam artrópodos incluindo insetos ágeis como vespas, lepidópteros e homópteros. Uma presa só é percebida quando está muito próxima de uma operária. A operária que ataca uma presa grande e ágil não tem sucesso em subjuga-la completamente, mas a chegada rápida de outras operárias (poucos minutos) permite a captura destas presas. Inicialmente, a chegada de outras operárias parece ser fortuita, sem um recrutamento, e só após várias operárias estarem segurando uma presa grande é que se forma uma trilha de recrutamento (Moffett, 1986).

COMPORTAMENTO DE GRUPO DE EMBOSCADA: SUBSTRATO E ABUNDÂNCIA DE PRESAS

O comportamento de grupo de emboscada é uma especialização de *Azteca* cf. *lanuginosa* para a captura de presas ágeis (insetos voadores ou saltadores) e grandes (FIGURA 11), de forma cooperativa. Este comportamento não é utilizado durante todo o ano (FIGURA 5) e os grupos de emboscada foram observados em folhas grandes, não ocorrendo em todas as plantas presentes na área de forrageamento de uma colônia. As condições em que este comportamento é empregado e o sucesso de captura de presas pelos grupos de emboscada foram avaliados em ninhos acompanhados na Fazenda Água Limpa. Inicialmente são apresentadas as frequências de ocorrência e os tamanhos dos grupos de emboscada durante o ano em relação a abundância de insetos, a fenologia das plantas e as características das folhas utilizadas como substrato para a organização dos grupos. O sucesso de captura de presas é discutido em relação ao tamanho dos grupos de emboscada e às características das presas e do substrato. Em seguida, é discutido o papel dos pequenos grupos de emboscada no forrageamento de *Azteca* cf. *lanuginosa*.

METODOLOGIA

A maior parte das observações sobre os grupos de emboscada e a abundância de insetos, apresentadas aqui, foram feitas em 4 plantas presentes nas áreas centrais de forrageamento de 3 ninhos da Fazenda Água Limpa, cujas características estão resumidas na TABELA 13. Tanto as árvores suporte como as plantas com grupos de emboscada são decíduas, com exceção de *Miconia*. A folha de *Caryocar* é composta tendo normalmente 3 folíolos e cada folíolo foi considerado como uma folha. Em

cada planta foram escolhidos ramos curtos, com poucas folhas e que tinham grupos de emboscada facilmente visíveis no início de março de 1994. Como foi dito anteriormente (ver p. 50), todas as operárias organizadas na borda de uma folha reagem como um grupo, portanto um grupo é igual a uma folha usada como substrato. As bases dos ramos foram marcadas com cal branca e a altura dos ramos foi anotada em classes de 0,50 cm. Para cada espécie de planta a área de folhas maduras ($n = 5$) foi medida usando-se papel milimetrado. Foi marcado um total de 29 ramos, cada um deles com um grupo de emboscada no início de março de 1994 (TABELA 14). Para cada ramo foi feito um desenho esquemático com a posição das folhas, possibilitando localizar uma folha com grupo de emboscada dentro do ramo. Para algumas das observações, foram selecionados 8 destes ramos, com até 2 m de altura (TABELA 15).

FREQUÊNCIA, TAMANHO E PERMANÊNCIA DOS GRUPOS DE EMBOSCADA DURANTE O ANO

O acompanhamento da abundância e do tamanho dos grupos de emboscada, e de suas permanências em um mesmo local, foi feito nos 29 ramos marcados (TABELA 14). A permanência do grupo na mesma folha, o número de grupos por ramo e o número de operárias por grupo foram acompanhados em diferentes datas, entre março e setembro de 1994, sempre entre as 9 e 11 horas da manhã. O número de operárias por grupo era contado uma vez em cada data. Foi calculado o número médio de operárias por grupo para cada data e este foi comparado entre datas usando-se a comparação pareada de médias (LSD) do programa Statistix ®. O mesmo foi utilizado para a comparação dos tamanhos de grupos que ocorriam em diferentes plantas. Alguns grupos foram acompanhados com maior frequência e, neste caso, as datas serão especificadas no texto.

TABELA 13. Características das plantas utilizadas nas observações de abundância, tamanho e permanência de grupos de emboscada e de abundância de presas em 1994. Os números dos ninhos correspondem aos apresentados na Tabela 3

Ninho	Árvore suporte (Família)	Altura (m)	Planta c/ grupos (Família)	Altura (m)	Contato entre as plantas
2	<i>Pterodon pubescens</i> (Leg. - Papil.)	6	<i>Caryocar brasiliense</i> (Caryocaraceae)	4	base do tronco das duas árvores
4	<i>Pterodon pubescens</i> (Leg. - Papil.)	6	<i>Miconia pholiana</i> (Melastomataceae)	4	copa em contato com tronco e 1 galho do <i>Pterodon</i>
			<i>Palicourea rigida</i> (Rubiaceae)	1,50	2 folhas em contato c/ galho da <i>Miconia</i>
12	<i>Byrsonima crassa</i> (Malpighiaceae)	3	(árvore suporte)	-	-

TABELA 14. Número de ramos marcados em 4 plantas (TABELA 13), com o número médio de folhas por ramo e a área média de folhas (cm²) da espécie de planta.

Planta	Nº de ramos	Nº médio de folhas ($\pm$ dp)	Área média de folha ($\pm$ dp) n = 5
<i>Byrsonima</i>	4	7,3 (0,96)	79,7 (8,2)
<i>Caryocar</i>	8	12,0 (2,27)	83,4 (23,9)
<i>Miconia</i>	15	9,1 (1,64)	44,2 (15,0)
<i>Palicourea</i>	2	4,5	87,9 (14,3)
Total	29	273	

TABELA 15. Ramos utilizados para avaliação da abundância e tamanho de insetos e o sucesso de captura de presas por grupos de emboscada. A área foliar foi calculada pelo número de folhas no ramo x a área média de folhas da espécie de planta. Em 8/03/94 cada ramo tinha um grupo de emboscada.

Planta	Ramo	Altura (m)	Nº de folhas	Área foliar estimada (cm ²)
<i>Byrsonima</i>	1	1,20	6	478,2
	2	1,40	8	637,6
<i>Caryocar</i>	3	0,80	12	1.000,8
	4	1,00	9	750,6
<i>Miconia</i>	5	1,80	11	486,2
	6	2,00	8	353,6
<i>Palicourea</i>	7	0,90	4	351,6
	8	1,30	5	439,5

GRUPOS DE EMBOSCADA E A ABUNDÂNCIA DE INSETOS

Para examinar a relação entre a frequência do comportamento de grupos de emboscada e a disponibilidade de presas, foram feitas avaliações da abundância de insetos que pousavam nas plantas entre março e junho de 1994. Para as observações, foram usados 8 dos ramos marcados com até 2 m de altura (TABELA 15). A avaliação foi feita visualmente, anotando-se o número de insetos que pousavam no ramo. Os insetos que pousavam em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais) foram anotados em separado, bem como os insetos capturados. As observações foram feitas em dois ou três dias consecutivos, período considerado aqui como uma data de observação, sempre entre as 8 e 12 horas. Cada ramo era observado durante uma hora, resultando em 8 horas de observação por data. Esta forma de avaliação de abundância de insetos é semelhante à utilizada por Uetz (1988) em estudos sobre o comportamento de aranhas. As análises foram realizadas considerando-se o total de presas nos 8 ramos para cada data de observação, o que inicialmente correspondia a uma área foliar total estimada em 4.559 cm² (TABELA 15). O tamanho dos insetos também foi avaliado e os resultados foram apresentados anteriormente (FIGURA 11).

OCORRÊNCIA DOS GRUPOS DE EMBOSCADA EM RELAÇÃO AO

SUBSTRATO: TAMANHO E DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DAS FOLHAS

As folhas funcionam com substrato para a organização dos grupos de emboscada e para o pouso das presas potenciais e observações anteriores indicavam que apenas as folhas grandes eram usadas para o comportamento de emboscada (Morais, 1994). O efeito do tamanho das folhas na frequência de grupos de

emboscada foi examinado em 12 ninhos de *Azteca*, em 20 datas de observação durante a estação de chuvas, entre outubro de 1993 e maio de 1994. Em cada observação eram anotadas todas as plantas utilizadas na área de forrageamento de cada ninho e em quais delas ocorriam grupos de emboscada. Para o conjunto de 12 ninhos, o número de indivíduos de uma espécie de planta vezes 20 observações foi considerado como o total possível de presença de grupos de emboscada. A porcentagem de observações com a presença de grupos de emboscada foi calculada para cada espécie de planta. Para cada uma destas espécies de plantas foram coletadas 5 folhas maduras e as áreas das folhas foram medidas em papel milimetrado. Nas folhas compostas e palmadas (p. ex., *Bombacaceae*) cada folíolo ou lobo foi tratado como uma folha e foram coletados em 5 folhas diferentes.

Os grupos de emboscada foram acompanhados em 29 ramos marcados (TABELA 14), entre março e junho de 1994. Os ramos foram separados em classes de altura e a frequência dos grupos de emboscada, em diferentes datas, foi analisada em relação a distribuição vertical destes ramos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

FREQUÊNCIA, TAMANHO E PERMANÊNCIA DOS GRUPOS DE EMBOSCADA DURANTE O ANO

Em março de 1994, os grupos de emboscada eram abundantes especialmente nas largas copas da *Miconia* e do *Caryocar* (TABELA 13), onde ocorriam mais de 60 grupos. O número de grupos permaneceu alto até o final de maio, quando caiu

rapidamente e no final de junho o comportamento não ocorria mais (TABELA 16). Esta redução no número de grupos de emboscada não estava relacionada à queda de folhas nas plantas. Em 23 de junho, as 4 plantas estavam com folhas velhas que começavam a cair (menos em *Miconia*) mas, nos 29 ramos marcados, apenas 5 folhas haviam sido perdidas. Entre 08/03 e 15/05, mais de 10% das folhas dos ramos marcados ($n = 273$; TABELA 14) eram utilizadas por grupos de emboscada.

Os grupos de emboscada sumiram no final de junho e só voltaram a se formar no final de agosto (TABELAS 16 e 17). O retorno dos grupos de emboscada pode estar parcialmente relacionado à fenologia foliar das plantas. No final de agosto a *Palicourea* estava sem folhas e sem contato com a área de forrageamento do ninho 4 (TABELA 13). O mesmo ocorria com o ninho 12 onde a *Byrsonima* estava com poucas folhas (19) muito velhas e com gemas foliares e florais. O *Caryocar* (ninho 2) estava com gemas foliares e era fortemente patrulhado pelas formigas que começavam a organizar grupos de emboscada nas pequenas folhas em início de expansão. No entanto, a *Miconia* (ninho 4), que manteve suas folhas durante todo o período, estava sendo patrulhada pelas formigas mas, até o final de setembro, não houve formação de grupos de emboscada em suas folhas.

Entre 30 de agosto e 25 de setembro, quando as folhas do *Caryocar* estavam praticamente expandidas, os grupos de emboscada ocorriam em número variado (TABELA 17) e eram muito instáveis com vários grupos sendo organizados e desfeitos em um mesmo dia. Nesta época venta muito e as folhas novas e macias "ondulam ao vento" o que, aparentemente, dificulta a manutenção das operárias em posição de emboscada e, possivelmente, dificulta a detecção de presas.

TABELA 16. Número e tamanho (nº de operárias) de grupos de emboscada e porcentagem de folhas com grupos, nos 29 ramos marcados em 4 plantas, entre março e agosto de 1994, na Fazenda Água Limpa. Em 30/08 os grupos de emboscada estavam presentes apenas no *Caryocar brasiliense* (8 ramos). As médias para os grupos de emboscada com a mesma letra não são significativamente diferentes (comparação pareada de médias - LSD, Statistix ®).

GRUPOS DE EMBOSCADA	DATAS DE OBSERVAÇÃO										
	08/03	07/04	08/05	15/05	25/05	02/06	10/06	18/06	23/06	14/08	30/08
Nº de grupos	29	42	33	30	23	16	12	9	0	0	16
% folhas c/ grupo	10,6	15,4	12,1	11,0	8,4	5,9	4,5	3,4			-
Nº operárias											
média	19,0 ^{BC}	21,6 ^B	30,5 ^A	21,5 ^B	18,4 ^{BC}	18,3 ^{BC}	10,6 ^{CD}	4,8 ^D			6,5
desvio	13,64	16,08	15,89	15,24	12,25	11,63	6,01	1,48			4,52
min. - max.	6 - 56	3 - 73	4 - 76	3 - 58	3 - 42	3 - 44	3 - 24	3 - 7			3 - 21

TABELA 17. Número e tamanho médio de grupos de emboscada em *Caryocar* (8 ramos) e em *Byrsonima* (4 ramos) (ver TABELA 14) durante a seca quando as plantas estão com folhas velhas (junho) e com folhas em expansão (setembro).

Grupos de emboscada	DATAS DE OBSERVAÇÃO									
	02/06	10/06	18/06	23/06	14/08	30/08	13/09	17/09	22/09	25/09
CARYOCAR										
Nº grupos	3	3	2	0	0	16	3	10	9	7
Nº operárias										
média	20,7	7,0	4,5			6,5	4,3	7,1	8,2	9,0
desvio	1,53	2,00	-			4,52	1,53	2,69	7,46	5,23
min. - max.	19 - 22	5 - 9	4 - 5			3 - 21	3 - 6	3 - 11	3 - 25	3 - 20
BYRSONIMA										
Nº grupos	4	3	3	0	0	0	0	0	5	7
Nº operárias										
média	27,5	17,3	5,0						5,6	6,9
desvio	16,90	6,51	2,00						2,41	3,39
min. - max.	5 - 44	11 - 24	3 - 7						3 - 9	3 - 13

No final de setembro a *Palicourea* e a *Byrsonima* estavam com pequenas folhas em expansão mas apenas a *Byrsonima* era patrulhada e pequenos grupos de emboscada começavam a ser organizados nesta planta (TABELA 17). Nas pequenas mas rígidas e densamente pilosas folhas de *Byrsonima* os grupos pareciam mais estáveis e os que estavam presentes no dia 23 permaneciam no dia 25. O fogo em 3 de outubro impediu a continuidade das observações.

O tamanho dos grupos de emboscada foi muito variado em qualquer época e o tamanho médio dos grupos variou entre as datas de observação, de março a junho de 1994, ($F_{[7,186]} = 5,13$ $p = 0,0000$), sendo maior no início de maio e sofrendo uma marcada diminuição em meados de junho (TABELA 16).

O tamanho dos grupos de emboscada foi diferente entre três plantas consideradas, em 07/04 e em 08/05, sendo menores na *Miconia* (TABELA 18). Os maiores grupos de emboscada estavam na *Palicourea* que não foi considerada na análise devido ao pequeno número de grupos nos ramos marcados.

Entre estas plantas, a *Miconia* tem as menores folhas (TABELA 14) e apresentou os menores grupos de emboscada (FIGURA 14) mas esta não é uma relação simples. As folhas jovens de *Caryocar*, com uma área igual ou maior que as das folhas de *Miconia*, são muito macias e constituem em substrato instável para os grupos, como visto acima. Grupos muito grandes cobrindo quase todo o perímetro da folha, como mostrado na FIGURA 7, são raros. A grande maioria cobre menos da metade do perímetro da folha, inclusive na *Miconia*, indicando que outros fatores estão influenciando no tamanho dos grupos. As relações entre o comportamento de grupo de emboscada e algumas características do substrato serão tratadas mais adiante (ver p. 132).

TABELA 18. Comparação do tamanho dos grupos de emboscada nos ramos marcados de três espécies de plantas, para os grupos presentes em: (A) 7 de abril e (B) 8 de maio (ver TABELA 16). As médias assinaladas com a mesma letra não são diferentes (comparação pareada de médias - LSD, Statistix ®). Os grupos presentes na *Palicourea* não foram considerados na análise.

(A) 07/04/94

Planta	Nº de grupos	Média	Desvio padrão	Erro padrão	Min.	Max.
<i>Byrsonima</i>	7	34,6 A	19,17	7,25	9	63
<i>Caryocar</i>	12	25,7 BC	17,32	4,99	5	56
<i>Miconia</i>	21	17,5 C	12,56	2,74	3	43
<i>Palicourea</i>	2				25	73

$$F_{[2, 37]} = 3,55 \quad p = 0,039$$

(B) 08/05/94

Planta	Nº de grupos	Média	Desvio padrão	Erro padrão	Min.	Max.
<i>Byrsonima</i>	6	35,5 A	13,58	5,54	19	56
<i>Caryocar</i>	9	27,2 BC	11,43	3,81	11	43
<i>Miconia</i>	16	20,5 C	9,47	2,36	7	42
<i>Palicourea</i>	2				39	76

$$F_{[2, 28]} = 4,34 \quad p = 0,023$$

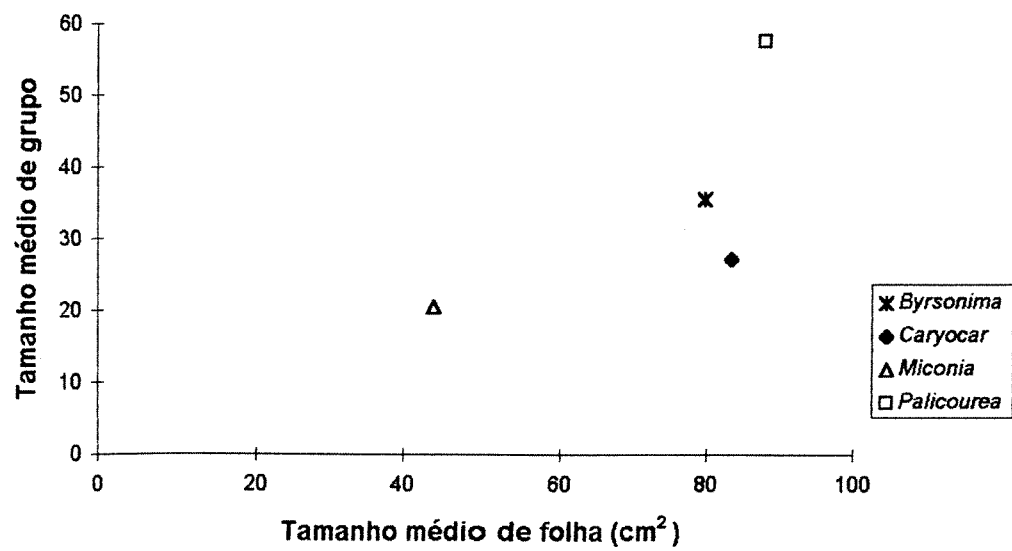


Figura 14. Relação entre o tamanho médio dos grupos de emboscada em 8 de maio de 1994 e o tamanho médio de folhas, para quatro espécies de plantas.

Em grupos já estabelecidos, a mesma folha continua sendo usada como substrato por longos períodos. Das 29 folhas com grupo mapeadas em março, 74% permaneciam entre as 33 folhas com grupo presentes no início de maio (TABELA 16). Isto ocorreu, por exemplo, no ramo 4 da *Byrsonima*, onde a folha 1 foi ocupada por um grupo entre 08/03 e 18/06 (FIGURA 15).

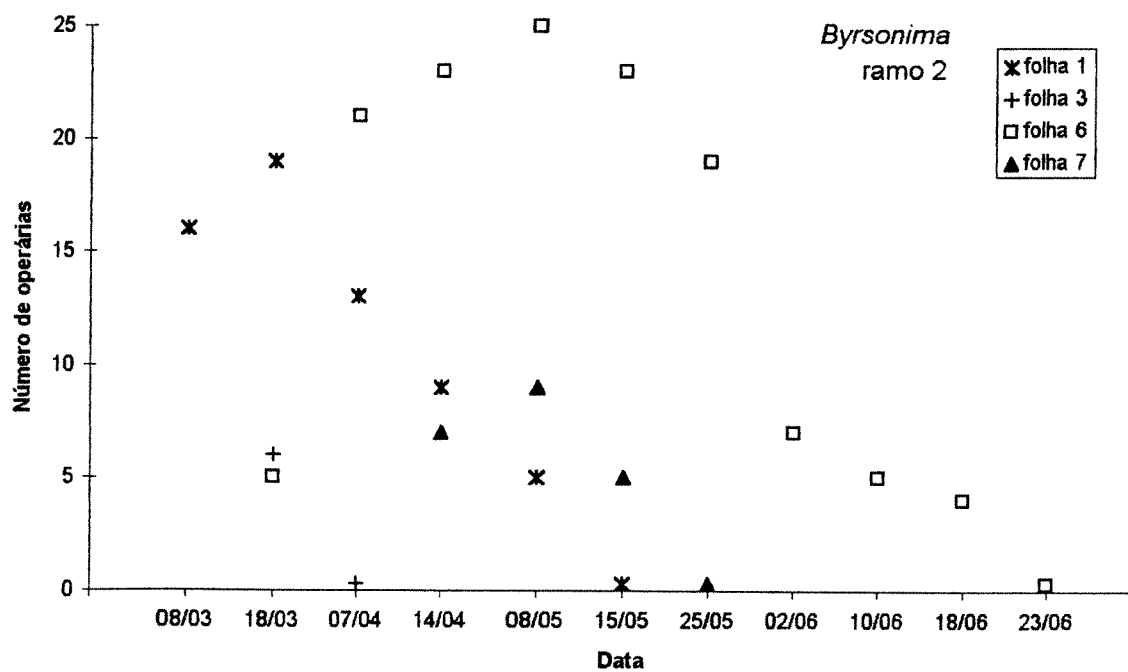
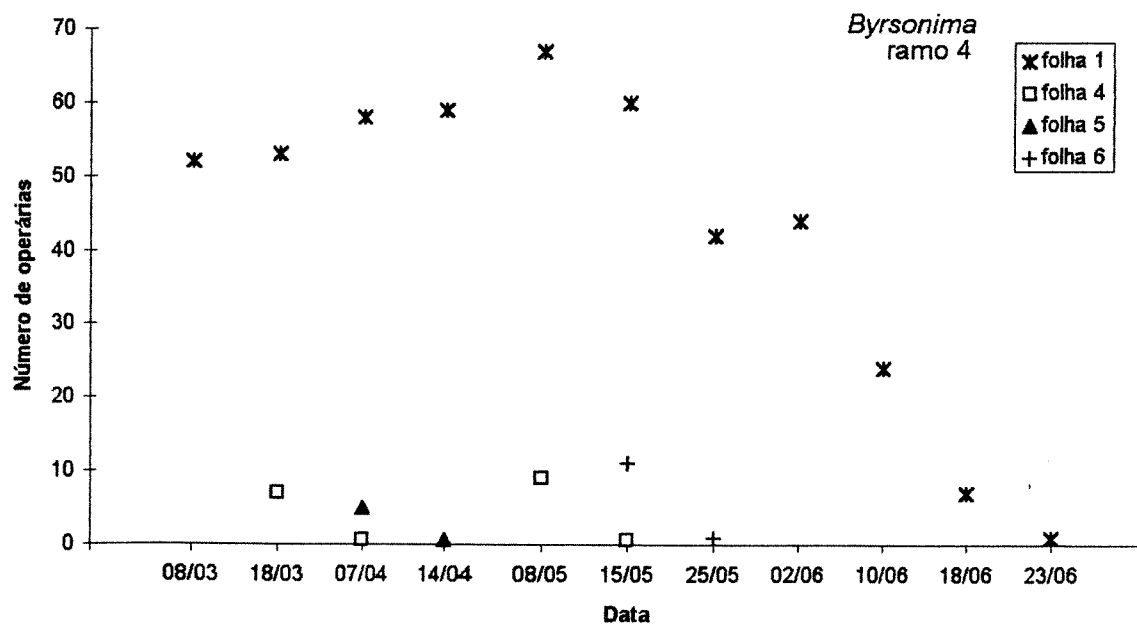
Parte da variação de tamanho nos grupos de emboscada está relacionada à formação de novos e ao abandono de velhos grupos. Ocorre uma diferença entre pequenos grupos recém formados, que podem ter vida curta e serem instáveis como ocorreu em setembro, e pequenos grupos derivados da redução de grupos estáveis, que tendem a continuar nas folhas.

Novos grupos, com 3 a 8 operárias, em que não ocorreu acréscimo de operárias ($n = 11$ em 07/04) tiveram vida curta, permanecendo por 2 a 4 dias nas folhas. Isto ocorreu, por exemplo, nas folhas 4, 5 e 6 do ramo 4 e na folha 3 do ramo 2 da *Byrsonima* (FIGURA 15). Novos grupos foram comuns entre 08/03 e 08/05 quando se tornaram raros e não foram mais encontrados a partir de 10/06.

Novos grupos, com poucas operárias, podem crescer incorporando mais operárias e se tornarem estáveis, como ocorreu na folha 6 do ramo 2 da *Byrsonima* (FIGURA 15).

No final de maio, os grupos estabelecidos, que permaneceram por um longo tempo na mesma folha, começaram a diminuir de tamanho com a saída de operárias. Estes grupo foram se desfazendo mas alguns ainda permaneceram, com poucas operárias, por vários dias nas mesmas folhas. Isto ocorreu, por exemplo, com os grupos que ocupavam as folhas 1 e 6 do ramo 2 e a folha 1 do ramo 4 da *Byrsonima* (FIGURA 15).

FIGURA 15. Formação e permanência de grupos de emboscada em folhas de ramos marcados da *Byrsonima* entre maio e junho de 1994. O ramo 4 tinha 6 folhas e o ramo 2 tinha 7 folhas. A folha 1 sempre está com o grupo presente em 08/03, quando o ramo foi marcado. No ramo 4 esta folha estava ocupada por um grande grupo e continuou sendo utilizada como substrato até 18/06. No ramo 2, a folha 1 tinha um grupo intermediário que permaneceu até maio, e outro grupo de tamanho intermediário se formou na folha 6. Entre março e maio, quatro grupos pequenos se formaram no ramo 4 e outros dois se formaram no ramo 2.



GRUPOS DE EMBOSCADA E A ABUNDÂNCIA DE INSETOS

A abundância de insetos, avaliada visualmente em 8 ramos, com 8 horas de observação por data, mostrou uma acentuada queda em junho (TABELA 19). Este resultado concorda com outros obtidos no cerrado (p. ex., Diniz, 1997; Pimentel, 1985), onde o número de insetos tendeu a diminuir no decorrer da estação seca.

A composição e o tamanho dos insetos que pousaram nos ramos e nas folhas com grupos de emboscada e dos que foram capturados foi apresentado anteriormente (ver TABELA 9 e FIGURA 11). O tamanho dos insetos que pousaram em nos ramos não diferiu entre os períodos de maior e menor abundância ($F_{[2, 986]} = 0,01$; $p = 0,982$) (TABELA 20). As folhas com grupos de emboscada receberam entre 0,5 e 3,3 insetos por hora (TABELA 19), e o sucesso de captura destas presas potenciais será discutido mais abaixo (ver p. 138).

Para o período de março a junho, o número de grupos de emboscada (TABELA 16) foi relacionado à abundância de insetos (TABELA 19) ($F_{[1, 7]} = 42,32$; $p = 0,0003$; $r^2 = 0,84$) (FIGURA 16 a). O número médio de operárias por grupo também foi relacionado à abundância de insetos neste período ($F_{[1, 6]} = 33,48$; $p = 0,0012$; $r^2 = 0,82$) (FIGURA 16 b). No entanto, a distribuição de pontos parece não ser linear, sugerindo que os grupos permaneceram com um tamanho médio constante, em torno de 20 operárias, enquanto a frequência de pouso ficou entre 10 e 20 insetos por hora (FIGURA 16 b). Esta frequência de pouso de insetos no ramo corresponde à frequência de 1 a 3 presas potenciais por hora (TABELA 19; FIGURA 16 c). Uma maior frequência de presas potenciais (acima de 3 insetos/hora) parece levar a um aumento no número de operárias nos grupos de emboscada (FIGURA 16 c).

TABELA 19. Número de insetos pousando nas folhas dos 8 ramos observados entre março e junho de 1994 (8 horas de observação por data) e o número médio de insetos pousando por hora nas diferentes datas. Em separado, é mostrado o número de insetos que pousou em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais), o número médio de insetos por hora e a porcentagem de insetos capturados nas diferentes datas.

POUSO DE INSETOS	DATAS DE OBSERVAÇÃO								
	08/03	07/04	08/05	15/05	25/05	02/06	10/06	18/06	23/06
Número de insetos nos 8 ramos	147	154	196	165	117	78	61	43	28
Insetos/hora média	18,38	19,25	24,50	20,63	14,63	9,75	7,63	5,38	3,50
desvio	1,83	3,77	3,21	1,94	2,41	2,62	1,92	1,41	1,30
Insetos em folhas c/ grupo emboscada	19	21	26	22	13	8	6	4	0
Insetos/hora	2,38	2,63	3,35	2,75	1,63	1,00	0,75	0,50	
% de capturas	47,4	47,6	53,9	50,0	38,5	37,5	33,3	0,0	

TABELA 20. Tamanho (comprimento do corpo em cm) dos insetos, que pousaram em 8 ramos (TABELA 15), em diferentes períodos entre março e junho de 1994 (8 horas de observação por data). As datas de coleta foram agrupadas em períodos de maior e menor abundância de insetos (ver TABELA 19).

Período	Número de insetos	Comprimento do corpo (cm)	
		Média	Desvio padrão
08/03 - 23/06	989	1,29	0,734
08/03 - 07/04	301	1,30	0,756
08/05 - 15/05	361	1,29	0,775
25/05 - 23/06	327	1,28	0,661

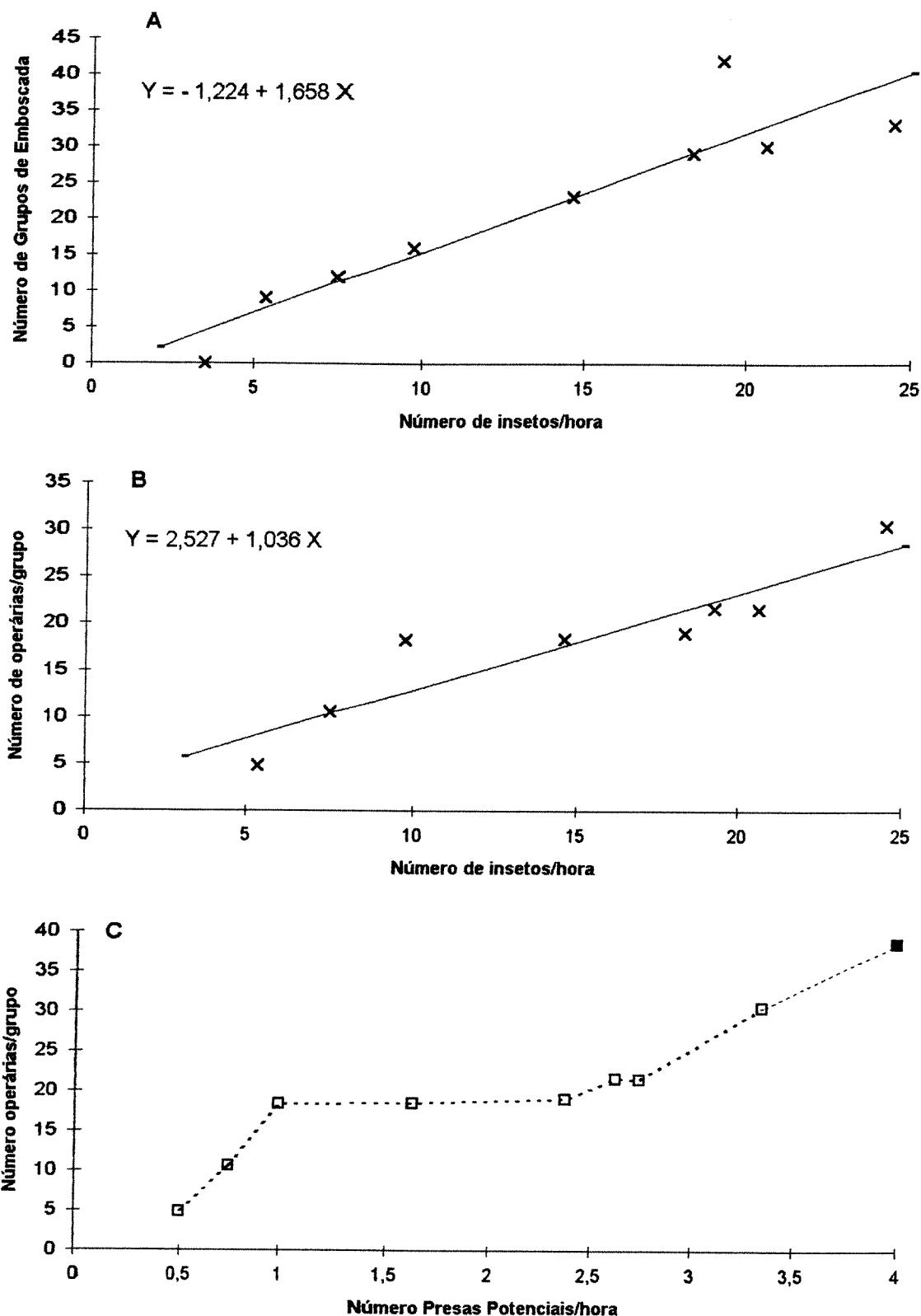


Figura 16. Relação entre abundância de insetos pousando em 8 ramos (8 horas de observação por data), entre março e junho de 1994, e (A) o número de grupos de emboscada e (B) o número médio de operárias por grupo de emboscada. (C) Relação entre o número de insetos pousando em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais) e o número médio de operárias por grupo (■ dados de 1993; ver Tabela 22).

Os resultados sugerem que, em situação de alta abundância de presas, o tamanho médio dos grupos aumenta (FIGURA 16). Este padrão foi observado em grupos acompanhados individualmente (FIGURA 15) e um acréscimo de presas levou a um aumento no número de operárias em pequenos grupos de emboscada presentes no final de junho (ver FIGURA 20). Por outro lado, os grupos de emboscada apresentam uma grande variação de tamanho para uma mesma disponibilidade de presas (TABELAS 16 e 19). Uma parte desta variação está relacionada à formação de novos grupos (FIGURA 15; ver FIGURA 7 c).

OCORRÊNCIA DOS GRUPOS DE EMBOSCADA EM RELAÇÃO AO SUBSTRATO: TAMANHO E DISTRIBUIÇÃO VERTICAL DAS FOLHAS

Para avaliar o efeito do tamanho das folhas (substrato) no comportamento de grupos de emboscada, a frequência destes grupos foi acompanhada nas plantas incluídas nas áreas de forrageamento de 12 ninhos, entre outubro de 1993 e maio de 1994. Neste período, operárias destes ninhos foram observadas em 23 espécies de plantas com áreas de folhas que variaram de 1,5 a 124,9 cm² (TABELA 21). Houve uma relação positiva entre a presença dos grupos de emboscada e o tamanho das folhas ($r^2 = 0,47$) mas ocorreu uma grande variação na utilização de folhas de diferentes tamanhos (FIGURA 17).

Como visto anteriormente, o tamanho dos grupos de emboscada é muito variado e outros fatores, além do tamanho de folha, têm influencia nesta variação de tamanho. Os resultados apresentados na FIGURA 17 se referem apenas à presença ou ausência dos grupos nestas plantas e ao tamanho médio de folhas da espécie e não levam em conta outros fatores que poderiam influir na presença dos grupos.

TABELA 21. Espécies e número de plantas ocupadas por *Azteca* cf. *lanuginosa*, plantas em que ocorriam grupos de emboscada em 20 observações, entre outubro de 1993 e maio de 1994, e a área média das folhas destas plantas. Outras características das plantas: nef = presença de nectário extrafloral; [1] presença de pelos glandulares; [2] folíolo em posição vertical; [3] folha jovem densamente pilosa. O (número) antes da espécie corresponde à numeração utilizada na FIGURA 17.

FAMÍLIA Espécie	Nº de Plantas	Presença Grupo/ observação	% observ. com Grupo Emboscada	Área média da folha (dp) cm² n = 5	Outras característ. das plantas
BIGNONIACEAE					
(1) <i>Zeyera montana</i>	1	18	90	37,5 (9,42)	nef
BOMBACACEAE					
(2) <i>Eriotheca pubescens</i>	1	7	35	52,7 (4,53)	nef
CARYOCARACEAE					
(3) <i>Caryocar brasiliense</i>	1	20	100	83,5 (23,92)	nef
CONNARACEAE					
<i>Rourea induta</i>	1	0	0	10,1 (1,35)	
ERYTHROXYLACEAE					
<i>Erythroxylum deciduum</i>	1	0	0	14,3 (5,22)	
EUPHORBIACEAE					
<i>Maprounea guianensis</i>	1	0	0	13,7 (5,33)	nef
FLACOURTIACEAE					
(4) <i>Casearia sylvestris</i>	1	13	65	16,6 (5,12)	
HYPPOCRATEACEAE					
<i>Salacia crassifolia</i>	1	0	0	13,0 (2,29)	
LEGUMINOSAE					
<i>Chamaecrista clausenii</i>	1	0	0	1,5 (0,16)	nef?, [1]
<i>Chamaecrista</i> sp.	1	0	0	18,4 (3,03)	nef?, [2]
<i>Dalbergia violacea</i>	2	0	0	5,7 (1,08)	
<i>Pterodon pubescens</i>	5	0	0	4,7 (0,78)	nef
(5) <i>Sclerolobium paniculatum</i>	4	0	0	61,6 (14,34)	
<i>Senna</i> sp.	1	0	0	5,5 (1,44)	nef
MALPIGHIACEAE					
(6) <i>Byrsonima crassa</i>	1	20	100	79,8 (8,20)	[3]
MELASTOMATACEAE					
(7) <i>Miconia albicans</i>	1	15	75	50,4 (11,39)	
(8) <i>Miconia pholiana</i>	1	20	100	29,9 (11,57)	
MYRTACEAE					
<i>Blepharocalix salicifolius</i>	1	0	0	12,7 (5,13)	
RUBIACEAE					
(9) <i>Palicourea rigida</i>	2	38	95	124,9 (36,25)	
STYRACACEAE					
(10) <i>Styrax ferrugineus</i>	1	17	85	26,7 (6,40)	
SYMPLOCACEAE					
<i>Symplocos rhamnifolia</i>	1	0	0	17,7 (5,69)	
VOCHYSIACEAE					
(11) <i>Qualea grandiflora</i>	1	10	50	64,6 (14,92)	nef
(12) <i>Qualea parviflora</i>	2	7	17,5	21,4 (3,28)	nef

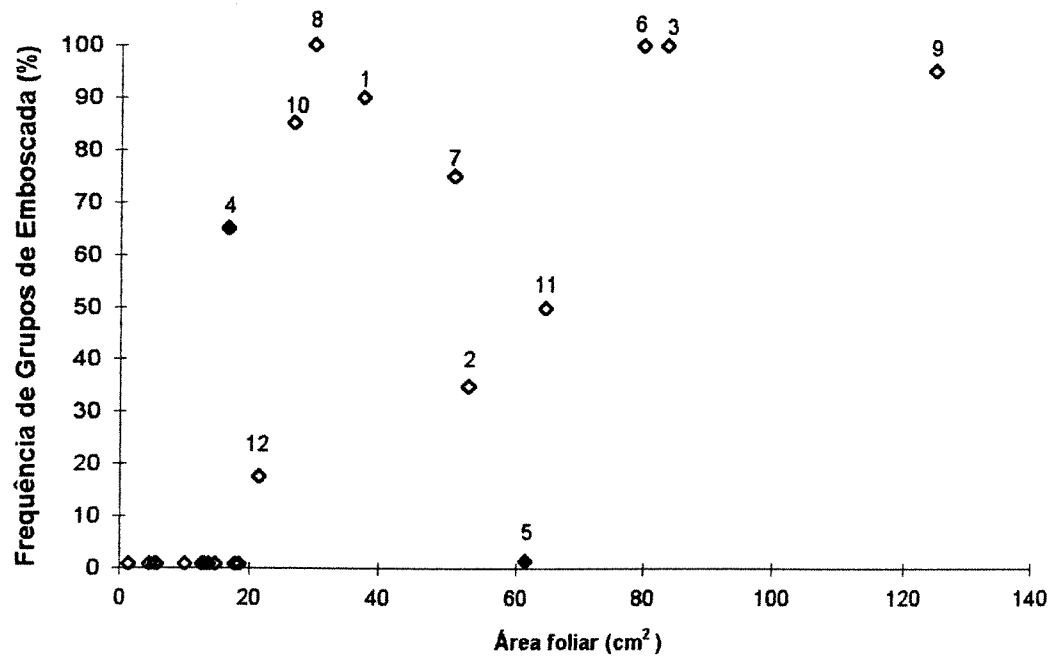


Figura 17. Presença de grupos de emboscada (n = 20 observações) em espécies de plantas com diferentes tamanhos de folhas. Numeração das espécies como na Tabela 21. Casos específicos: 4 = *Casearia* e 5 = *Sclerolobium* (ver texto).

$$\arcsen Y = 0,079 + 0,014 X$$

$$F_{[1, 21]} = 18,68 \quad p = 0,0003$$

Ainda assim, os grupos não ocorreram em 11 espécies de plantas com folhas menores que 20 cm² (FIGURA 17), o que sugere um limite mínimo de tamanho de folha utilizado como substrato para este comportamento de *Azteca*.

A utilização de folhas grandes por grupos de emboscada pode estar relacionada à probabilidade de pouso de insetos por área da folha e à razão entre o perímetro e a área da folha. Folhas pequenas com área equivalente à de uma folha grande representam uma área recortada, com um grande aumento da razão perímetro/área. Para uma mesma probabilidade de pouso de insetos por área, um conjunto de folíolos exigiria um grande número de operárias para cobrir eficientemente um maior perímetro. O mais importante, no entanto, é a forma de ataque das operárias organizadas em um grupo de emboscada. As operárias capturam insetos na folha em que estão organizadas e o ataque a um inseto na folha ao lado compromete a ação coordenada e a eficiência do grupo. Assim, mesmo um grande número de operárias cobrindo uma área recortada (diferentes folíolos) não garantiriam a eficiência do comportamento. As operárias ao redor de um folíolo estariam agindo como um grupo e o resultado seria vários grupos pequenos próximos uns dos outros. O comportamento de grupo de emboscada não é utilizado neste tipo de substrato, onde é substituído pelo comportamento de grupo de espera, com as operárias paradas no ramo com folhas pequenas ou na ráquis de folhas compostas atacando as presas de forma menos coordenada mas em diferentes pontos próximos (em diferentes folíolos).

A falta de plantas com folhas grandes na área de forrageamento do ninho pode levar à utilização de folhas menores. No ninho 1, onde várias plantas da área de forrageamento tinham morrido (ver p. 36), ocorreu a utilização das folhas pequenas de *Casearia* como substrato para os grupos de emboscada (FIGURA 17). Por outro lado, os grupos de emboscada não foram observados nas folhas grandes de *Sclerolobium*

(FIGURA 17). Grandes árvores de *Sclerolobium*, com copas acima de 4 m de altura, eram as árvores suporte de dois dos ninhos acompanhados e, em um deles (FIGURA 13), um arbusto isolado era mantido na área de forrageamento da colônia durante a estação de chuvas e utilizado como substrato para grupos de emboscada. O ninho 3 estava em uma árvore suporte grande (TABELA 3), cuja copa ficava entre 2 e 5 m de altura. Os grupos de emboscada só foram observados nos ramos mais baixos desta árvore (*Eriotheca* - TABELA 21).

O número de grupos de emboscada diminuiu no decorrer da estação seca e esta redução ocorreu cedo nos ramos mais altos (FIGURA 18). Os grupos de emboscada foram acompanhados em 29 ramos marcados, sendo que os ramos mais altos estavam na *Miconia* e no *Caryocar*. *Miconia* é uma planta perenifólia e o desaparecimento dos grupos de emboscada (FIGURA 18) não foi relacionado ao envelhecimento ou a queda das folhas. O *Caryocar* é decíduo e, em março, tinha folhas com grupos de emboscada entre 1 e 3 m de altura. Os grupos de emboscada desapareceram primeiro nos ramos mais altos e os grupos a até 1,5 m de altura permaneceram até 18 de junho.

Os grupos de emboscada não foram observados em copas altas e, em folhas de altura intermediária, tenderam a desaparecer mais cedo no decorrer da estação de seca (FIGURA 18). Isto indica uma variação vertical nas condições de captura de insetos, que pode estar relacionada a uma menor disponibilidade de insetos, a um menor tamanho dos insetos ou a um aumento na intensidade do vento que dificultaria a captura. Não foram realizadas observações de disponibilidade e de captura de insetos acima de 2 m de altura. A captura de insetos com armadilhas pegajosas, na mesma área de cerrado da Fazenda, não mostrou diferenças de abundância entre 2 e 4 m de altura (Pimentel, 1985). O vento parece ser um fator importante e influenciou na formação de novos grupos em setembro (ver p. 119).

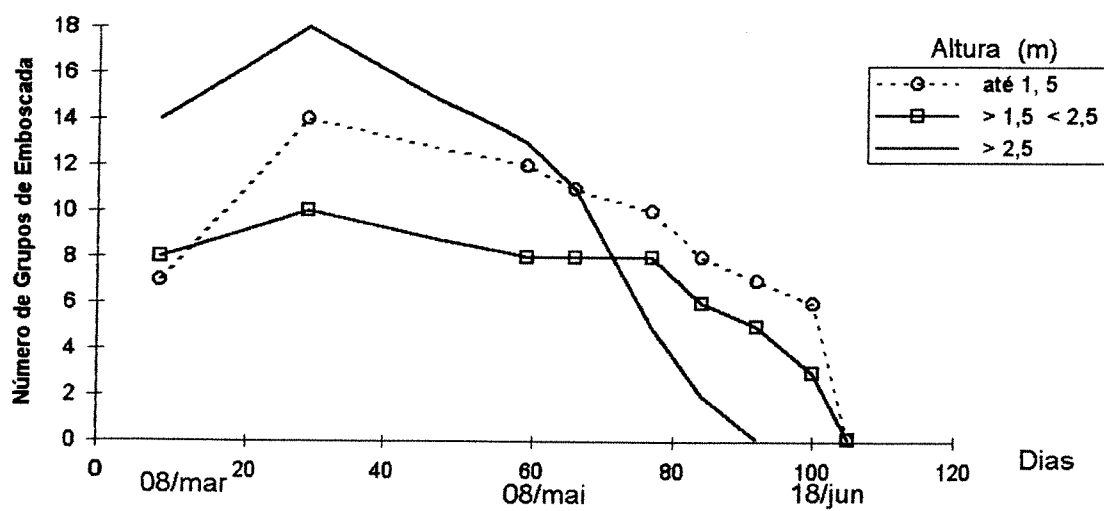


Figura 18. Número de grupos de emboscada por classe de altura dos ramos ($n = 29$), em 9 datas de observação entre 8 de março e 23 de junho de 1994.

Esta área da Fazenda Água Limpa foi queimada em outubro de 1994 e, nos 5 ninhos que sobreviveram (ver TABELA 5), a frequência do comportamento de grupo de emboscada foi menor em 1995, 1996 e 1997. As operárias do ninho 2 (ver FIGURA 12) continuaram utilizando as folhas do *Caryocar* como substrato de uma forma semelhante à usada antes do fogo. As do ninho 1 continuaram organizando poucos grupos pequenos nas folhas de uma *Casearia* (ver FIGURA 4). As operárias do ninho 5 continuaram a organizar pequenos grupos nas folhas de uma *Zeyera* mas perderam uma *Miconia albicans* utilizada anteriormente como substrato. O ninho 8 utilizava, como substrato para grupo de emboscada, as folhas de um *Styrax* que não tinha contato direto com a árvore suporte. A árvore suporte foi ligada a outra por uma ponte artificial (ver p. 79), em novembro de 1994, e só em fevereiro de 1997 voltou a organizar poucos grupos de emboscada no *Styrax*. As operárias do ninho 3 utilizavam as folhas da *Eriotheca* e de uma *Qualea grandiflora* como substrato para os grupos de emboscada, mas estes não foram abundantes durante todo o período de observações (p. ex., TABELA 21), e o comportamento não foi visto neste ninho em 1995 e 1996.

CAPTURA DE PRESAS POR GRUPOS DE EMBOSCADA

A proporção de captura de presas por grupos de emboscada e sua relação com o tamanho dos grupos foi avaliada entre março e junho de 1994. Durante a avaliação de abundância de insetos, realizada em 8 ramos (TABELA 15), foi anotado o número de insetos que pousava em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais) e o número de insetos capturados. Nas mesmas datas, o número de operárias por grupo era contado.

A captura de presas foi observada também em outubro e novembro de 1993. Estas observações foram feitas em grupos de emboscada grandes, presentes no ninho 12 (*Byrsonima crassa* - TABELA 13). As observações, num total de 8 horas, foram feitas em 5 grupos de emboscada, sempre entre as 9 e 11 horas. Para cada grupo, foi contado o número de operárias e, durante 1 ou 2 horas, foram anotados os insetos que pousavam na folha, o número de ataques iniciados pelas formigas e as capturas realizadas.

Entre março e junho de 1994, cerca de 45% dos insetos, que pousaram em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais), foram capturados (ver TABELA 9) e a porcentagem de capturas variou, de 0 a 54%, entre as datas (TABELA 19). No curto período de observações na *Byrsonima*, em 1993, a porcentagem de capturas chegou a 59% (TABELA 22). O sucesso de captura foi muito alto, com 70% dos ataques resultando na captura de insetos.

A variação na porcentagem de capturas está relacionada ao tamanho dos grupos de emboscada e, indiretamente, à abundância de presas. A proporção de capturas foi diferente entre grupos de tamanhos diferentes (FIGURA 19) não tendo sido observadas capturas em grupos com até 12 operárias. Como o tamanho dos grupos está relacionado com a frequência de presas potenciais (FIGURA 16), a comparação de observações com menos de 2 insetos/hora pousando em folhas com grupos de emboscada, entre 2 e 3 insetos/hora e mais de 3 insetos/hora (TABELAS 19 e 22), mostra uma tendência para uma maior captura em situações de maior frequência de presas potenciais ($\chi^2 = 5,66$; $p = 0,059$; $gl = 2$).

TABELA 22. Número de insetos pousando em folhas com grupos de emboscada (presas potenciais) presentes em 5 folhas de *Byrsonima* (ninho 12) em outubro - novembro de 1993. Ataque: formigas reagem ao pouso de um inseto na folha e iniciam uma tentativa de captura; Captura: ataque bem sucedido com o inseto imobilizado pelas formigas.

Data	Operárias por grupo	Horas observação	Insetos por folha	Nº de ataques	Nº de capturas
25/10	33	1	4	4	3
25/10	47	1	5	4	2
27/10	36	2	7	6	4
30/10	41	2	9	7	5
07/11	35	2	7	6	5
	X = 38,4				
Total		8	32	27	19
Inseto/hora			4		
% de ataque				84,4	
% de captura					59,4
% de captura/ataque					70,4

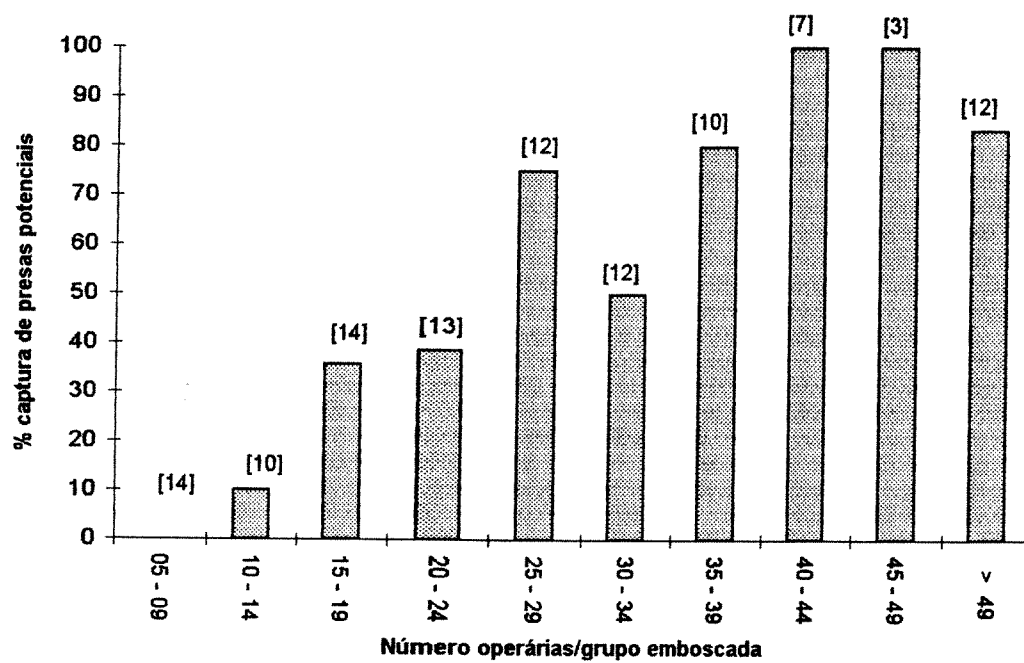


Figura 19. Porcentagem de captura de presas potenciais por grupos de emboscada [n] de diferentes tamanhos. Dados de março a junho de 1994 (Tabelas 15 e 17). $\chi^2 = 43,56$; $p = 0,0000$; $gl = 7$.

Os resultados sugerem que a eficiência de captura é dependente de um número mínimo de operárias nos grupos de emboscada e que este número estaria acima de 15 operárias. No entanto, o sucesso de captura depende também do tamanho das presas e de características das folhas usadas como substrato pelos grupos de emboscada. As operárias de grupos de emboscada não capturaram insetos com menos de 0,5 cm de comprimento (ver FIGURA 11) e, nas observações de outubro de 1993 (TABELA 22), três dos 5 insetos não atacados eram pequenos dípteros. Nestas observações, as formigas iniciaram o ataque a 8 insetos e não conseguiram captura-los (TABELA 22). Três deles eram grandes gafanhotos (3,5 a 5,0 cm de comprimento) que saltaram carregando formigas presas em suas patas. A captura de insetos grandes foi observada em outras ocasiões (p. ex., FIGURA 11 e Morais, 1994) e, nestes casos, os grupos de emboscada tinham mais de 40 operárias.

Em folhas grandes, como as de *Byrsonima* e *Palicourea*, as operárias, saindo da borda para o ataque, percorrem uma distância maior até o inseto. Nestes casos, grupos de tamanho intermediário, que cobrem uma porção menor do perímetro da folha, não atacam ou não capturam insetos que pousam na margem oposta. Nestas situações, grupos grandes podem ser mais eficientes por cobrirem a maior parte do perímetro da folha. Isto ocorria, em 1991, nos grupos organizados nas folhas de uma *Byrsonima* pelas operárias do ninho 1, onde os grupos eram muito grandes cobrindo 2/3 do perímetro das folhas (ver FIGURA 7 a). Esta situação não foi observada em outros ninhos.

As diferentes avaliações sobre a porcentagem de capturas de presas, apresentadas ao longo deste trabalho estão agrupadas na TABELA 23. Vermeij (1982), examinando o efeito do escape da captura como força seletiva sobre as presas, fez um levantamento de taxas de capturas envolvendo diferentes grupos de predadores e de

presas (vertebrados e invertebrados). Ele encontrou valores muito variados, indo de zero a cerca de 100%, com as proporções de captura, após a detecção da presa, tendendo a serem menores que 60%, em muitos casos, sendo em torno de 30%.

É difícil comparar os resultados obtidos aqui com a eficiência de captura de presas em outras formigas (TABELA 23). Na maior parte da literatura sobre formigas predadoras generalistas (não incluindo as formigas de correição), são considerados os itens alimentares transportados para o ninho, o que não permite uma avaliação de eficiência de captura (p. ex., Dejean, 1990; Dejean *et al.*, 1993; Duncan e Crewe, 1994 a, b; Mill, 1981). Trabalhos sobre o comportamento de formigas frente a diferentes tipos de presas são, freqüentemente, feitos em laboratório e/ou com o uso de presas mutiladas (p. ex., Dejean, 1988; Dejean e Corbara, 1990; Dejean *et al.*, 1993; Fowler e Whitford, 1983; Hölldobler, 1983; Hölldobler e Wilson, 1978). Em formigas predadoras e onívoras (inclui presas mortas e néctar nas dietas), entre 37 e 43% das operárias marcadas retornaram para o ninho com itens alimentares (Duncan e Crewe, 1994 a; Fewell *et al.*, 1996). Em alguns casos presas vivas e integras foram oferecidas na área de forrageamento de colônias, ou na entrada do ninho, e acompanhadas por um tempo curto (Dejean *et al.*, 1991; Fernandes *et al.*, 1994; Fowler e Whitford, 1983; Koptur, 1984) (TABELA 23).

A proporção de captura de presas por grupos de emboscada ficou em torno de 50% (TABELA 23), mas variou de 0% a 100% em grupos de diferentes tamanhos (FIGURA 19). Os grupos de espera mostraram uma alta proporção de captura quando ocorreu um atrativo (flores) que direcionava a chegada das presas (TABELA 23). Os valores obtidos para grupos de emboscada estabelecidos tendem a ser maiores que os mostrados para outras formigas capturando larvas grandes ou presas móveis, exceto para os resultados obtidos por Koptur (1984) (TABELA 23).

TABELA 23. Resumo das avaliações de captura de presas por *Azteca* cf. *lanuginosa* e resultados de captura de presas presentes na literatura para diferentes formigas, ambientes, tipos de presas e metodologias.

Comportamento	Captura	Condições	Localização
Operárias em patrulha	29%	operárias de <i>Camponotus</i> colocadas na planta	p. 57
Grupo de espera	25% 71%	ponta de ramo; 30 h obsrv. inflorescência; 8 h obsrv.	p. 56 p. 82
Grupo de emboscada	59% 47% 54%	5 grupos em 11/93; 8 h obsrv. vários grupos, média entre 8/3 e 10/06 vários grupos em 08/05	TABELA 22 TABELA 19 TABELA 19
Outras formigas	Captura	Observação	Fonte
<i>Hagensia havilandi</i> Ponerinae	(37%)	operárias marcadas retornando ao ninho com itens alimentares	Duncan e Crewe, 1994a
<i>Paraponera clavata</i> Ponerinae	(41 - 43%)	operárias marcadas retornando ao ninho com itens alimentares	Fewell <i>et al.</i> , 1996
<i>Novomessor cockerelli</i> (= <i>Aphaenogaster</i>) Myrmicinae	26%	gafanhotos colocados na entrada do ninho	Fowler e Whitford, 1983
<i>Pheidole oliveirai</i> Myrmicinae	20%	coleópteros retirados em 20 minutos	Fernandes <i>et al.</i> , 1994
<i>Oecophylla longinoda</i> Formicinae	80% 32%	larva de noctuídeo (1 a 1,5 cm) retirado em 30 min. larvas de 3 a 4 cm	Dejean <i>et al.</i> , 1991
<i>Tetramorium aculeatum</i> Formicinae	25% 0%	larva de noctuídeo (1 a 1,5 cm) retirado em 30 min. larvas de 3 a 4 cm	Dejean <i>et al.</i> , 1991
<i>Camponotus</i> , <i>Crematogaster</i> , <i>Monacis</i> e <i>Pheidole</i>	70%	média para insetos ágeis retirados em 5 minutos	Koptur, 1984

ACRÉSCIMO DE PRESAS POTENCIAIS E O TAMANHO DOS GRUPOS DE EMBOSCADA

À medida em que a disponibilidade de presas diminuiu durante a seca (TABELA 19), a frequência do comportamento de grupo de emboscada diminuiu e os grupos foram se tornando menores (TABELA 16). Esta redução se deu pelo desaparecimento dos grupos menores e pela redução gradual do número de operárias nos grupos maiores e mais estáveis. Os pequenos grupos resultantes permaneceram por vários dias nas mesmas folhas.

A resposta destes pequenos grupos de emboscada a um aumento na abundância de presas potenciais foi examinada com um acréscimo controlado de insetos. Em 18 de junho de 1994, os grupos de emboscada eram pequenos, com 3 a 7 operárias, e a frequência de insetos, nas folhas com estes grupos, era de 0,5 por hora (TABELAS 16 e 19). No dia 19 foram escolhidos 3 ramos da *Byrsonima* cada um deles com um pequeno grupo de emboscada (4 a 5 operárias). Para as operárias a distância de trajeto entre os ramos era de quase 2 m. Foi feito um acréscimo de insetos (presas potenciais) nas folhas com estes pequenos grupos, a partir das 8 horas da manhã, em dois dias consecutivos, durante 6 horas por dia.

O acréscimo de presas potenciais foi feito da seguinte maneira: (A) - sem acréscimo (controle); (B) - um inseto por hora; (C) - um inseto a cada 20 minutos. Os insetos utilizados foram coleópteros, homópteros (cigarrinhas) e ninfas de ortópteros, com 1 a 2 cm de comprimento, capturados com rede de varredura a mais de 10 m de distância da planta experimental. Os insetos estavam íntegros e ativos e cada um era solto de cerca de 15 cm acima da folha. Se um inseto, por qualquer

motivo, não atingisse a folha outro inseto era solto. O número de operárias por grupo foi contado às 11 horas da manhã até o oitavo dia.

O acréscimo de insetos, iniciado em 19 de junho, em folhas da *Byrsonima* com pequenos grupos de emboscada, resultou em um rápido aumento no número de operárias nos grupos, e este aumento foi maior no grupo que recebeu uma maior frequência de insetos (FIGURA 20). Inicialmente, os grupos escolhidos, com 4 a 5 operárias, atacavam os insetos mas não eram capazes de captura-los. As capturas só foram observadas na manhã do segundo dia de acréscimo de insetos, quando os grupos atingiram mais de 15 operárias. Este resultado indica que um aumento na frequência de presas leva a uma incorporação de operárias no grupo e que este aumento no número de operárias não é devido a uma maior captura de presas.

O acréscimo de insetos foi encerrado às 13 horas do dia 20. O número de operárias foi diminuindo nos dias subseqüentes (até 26/06) mas permaneceu relativamente alto às 11 horas dos dias 21 e 22 (FIGURA 20). As operárias incorporadas ao grupo tendem a permanecer aí e esta inércia prolonga a permanência do grupo, mesmo quando a frequência de presas diminui (FIGURA 20).

Os pequenos grupos de emboscada parecem funcionar como avaliadores da disponibilidade de presas. Eles não são capazes de capturar os insetos que pousam nas folhas mas a frequência de ataques mal sucedidos pode funcionar como um sinal para a entrada de outras operárias no grupo. Ataques mais freqüentes reforçariam este sinal levando a um aumento no número de operárias no grupo de emboscada. Este deve ser o mesmo mecanismo que leva a um aumento de tamanho nos novos grupos de emboscada.

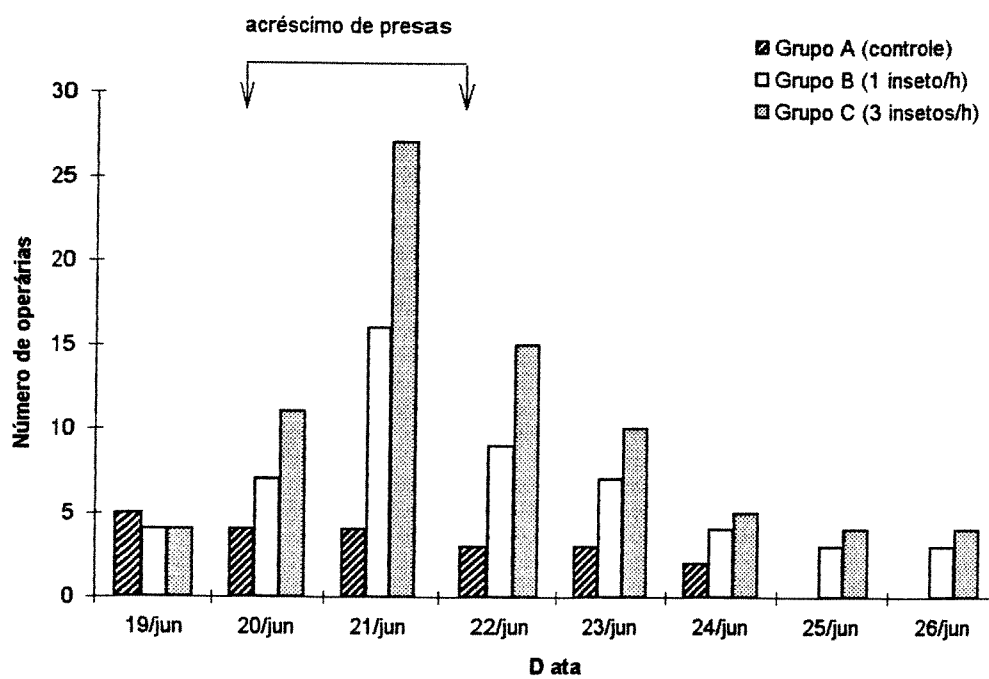


Figura 20. Operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* observadas em pequenos grupos de emboscada organizados em folhas de *Byrsonima*, em junho de 1994, na Fazenda Água Limpa. O número de operárias por grupo foi contado todos os dias às 11 horas da manhã. No dia 19 o número médio de insetos por grupo foi de 1 a cada 2 horas (0,5/h). O grupo A foi mantido como controle e, nos dias 20 e 21, o grupo B recebeu 1 inseto a cada hora (1/h) e o grupo C recebeu 1 inseto a cada 20 minutos (3/h), durante 6 horas.

Um ataque de um grupo de emboscada é acompanhado da entrada de operárias de patrulha na folha (ver p. 46). Em grupos estabelecidos, um aumento na frequência de ataques parece levar à incorporação de algumas destas operárias ao grupo (ver FIGURA 16). Em grupos grandes, o sinal para incorporação de novas operárias parece ser ampliado levando a um conflito com o aparecimento de novos grupos. O resultado é a ausência de grandes grupos em folhas próximas (p. ex., FIGURA 15).

O comportamento de grupo de emboscada não é essencial para a manutenção das colônias de *Azteca* cf. *lanuginosa*. O comportamento não foi observado em dois ninhos, entre 1991 e 1997 (ver p. 37), e foi menos freqüente e com um menor número de grupos nos 5 ninhos da Fazenda Água Limpa que sobreviveram ao fogo (ver p. 140). No entanto, em condições de substrato adequado, abundante e em contato direto com a árvore suporte os grupos ocorreram freqüentemente e em grande número (p. ex., *Byrsonima* nos ninhos 1 e 12; *Miconia* no ninho 4; *Caryocar* no ninho 2). Nestas condições, as operárias demoram mais para sair da área central de forrageamento e ocupar novas plantas durante a seca (ver p. 104). O comportamento de grupo de emboscada é eficiente na captura de presas e permite a utilização de presas maiores por *Azteca* cf. *lanuginosa*.

Predadores que forrageiam em grupo tendem a aumentar a eficiência de captura, a capturar presas maiores e a reduzir a variância da obtenção de alimento por indivíduo (Eklov, 1992; Fanshawe e Fitzgibbon, 1993; Uetz, 1988, 1992). Em aranhas que constroem teias isoladas ou interligadas (forrageio em grupo) em um gradiente de disponibilidade de presas, o forrageio isolado é utilizado em situação de baixa abundância de presas e o forrageio em grupo, com colaboração na captura de presas, é utilizado em situação de alta abundância de presas (Uetz, 1988). Esta é uma

situação que mostra alguma similaridade com o forrageio por patrulha e por grupos de emboscada em *Azteca*.

Em insetos sociais, uma operária obtém o alimento que é utilizado na sua própria manutenção e que é transferido para a manutenção de outros membros da colônia e o mesmo ocorre com a obtenção e a transferência de informação, especialmente no caso em que o comportamento de recrutamento é bem desenvolvido (Ydenberg e Schmid-Hempel, 1994). Informação é um componente importante na teoria de forrageamento (Krebs e Inman, 1994; Ranta *et al.*, 1996; Valone, 1991; 1993; Valone e Giraldeau, 1993). Formigas utilizam uma rede de informações cujo controle de decisões ainda é muito pouco entendido (Beckers *et al.*, 1989; Gordon, 1994; Hölldobler e Wilson, 1990). Em *Azteca* cf. *lanuginosa*, a decisão de utilizar o comportamento de grupos de emboscada parece estar relacionada à frequência de encontro de presas potenciais por poucas operárias paradas na borda de folhas. Acima de uma frequência mínima de capturas mal sucedidas, as operárias respondem rapidamente aumentando o tamanho dos grupos de emboscada.

CARACTERÍSTICAS DE *Azteca* cf. *lanuginosa* EM CERRADO

Em situação de forte competição inter- e intra-específica, espécies de formigas arborícolas, predadoras e com grandes colônias que vivem em florestas tropicais, defendem territórios exclusivos formando os mosaicos de formigas (Leston, 1978; Majer, 1992). Várias destas espécies constroem ninhos externos na vegetação, o que reduz as restrições ao crescimento das colônias devidas aos locais de nidificação que podem ocorrer em espécies que nidificam em cavidades pré-existentes (Davidson *et al.*, 1991; Fonseca, 1993; Hölldobler e Wilson, 1978, 1990). As espécies de *Oecophylla* e algumas espécies de *Azteca* apresentam estas características. *Azteca trigona* e *A. chartifex* são melhor conhecidas e as informações existentes sobre estas espécies, comparáveis às disponíveis para *Azteca* cf. *lanuginosa*, estão resumidas na TABELA 24.

As colônias de *Azteca chartifex* e *A. trigona* podem ser muito maiores que as de *Azteca* cf. *lanuginosa*, e são polidômicas (TABELA 24). A polidomia é discutida como uma forma de descentralização da colônia facilitando a defesa, a exploração do espaço territorial, o crescimento e a sobrevivência da colônia (Delabie *et al.*, 1991; Fowler *et al.*, 1996; Hölldobler, 1983; Hölldobler e Lumsden, 1980; Hölldobler e Wilson, 1978, 1990). *Azteca* cf. *lanuginosa* pode construir ninhos satélites mas estes são muito raros nas colônias presentes em cerrado *sensu stricto*. Nesta vegetação, as colônias estabelecidas de *Azteca* cf. *lanuginosa* não estão sob forte pressão de competição devido à cobertura arbórea descontínua, à baixa densidade destas colônias e ao pequeno tamanho das colônias de outras formigas. Assim, suas colônias não devem sofrer restrições devidas ao espaço de nidificação.

Tabela 24. Comparação de características biológicas de *Azteca* cf. *lanuginosa* (este trabalho) com as de *A. chartifex* e *A. trigona*. Para *A. chartifex* duas subespécies - *laticeps* (Panamá) e *spiriti* (Bahia) - são consideradas na literatura. ?? = informação não muito clara ou não disponível na literatura. Referências: (1) Adams, 1990 a; (2) Adams, 1990 b; (3) Adams, 1994; (4) W. W. Benson, com. pes.; (5) Delabie *et al.*, 1991; (6) Majer *et al.*, 1994; (7) Medeiros, 1992; (8) Wheeler, 1986;

Características	<i>A. chartifex</i>	<i>A. trigona</i>	<i>A. cf. lanuginosa</i>
Tamanho da colônia	1.000.000 operárias (5)	> 500.000 operárias (8)	> 50.000 operárias
Polidomia	muitos ninhos (5, 8)	muitos ninhos (1, 8)	um ninho
Territorialidade	intra e interespecífica (6)	intra e interespecífica (1, 3)	pouco marcada, colônias não contíguas
Alimento	?? insetos presas e artrópodos mortos	?? insetos presas e artrópodos mortos (2)	insetos presas
Nectários extraflorais	??	??	oportunista
Exsudado homóptero	pseudococcídeos (5)	?? provavelmente	oportunista
Local de forrageamento	árvores e chão (8)	árvores mangue (1)	árvores e arbustos
Comportamento de predação	?? patrulha com recrutamento a curta distância	?? patrulha com recrutamento a curta distância	patrulha com recrutamento a curta distância, grupos de emboscada, grupos de espera
Comportamento de defesa	operárias enxameiam na superfície do ninho (8); guarda entrada ninho (7); cinturão de defesa (4)	operárias em postura de alarme na borda do território (1)	cinturão de defesa, grupos de espera
Largura da cápsula cefálica das operárias	0,6 - 1,2 mm (8) 0,6 - 1,0 mm (7)	< 0,6 - 1,4 mm (8)	0,6 - 1,5 mm
Polimorfismo	Operárias dimórficas (7, 8)	Operárias dimórficas (3, 8)	operárias com distribuição contínua de tamanho
Divisão de trabalho	maiores forrageiam no chão e defendem ninho, menores forrageiam nas árvores (8) menores com homópteros (5)	maiores borda território, menores em trilha no interior do território (3)	maiores no cinturão de defesa, mínimas no interior do ninho
Local dos estudos	Panamá (8); Bahia (5, 6, 7); Amazonas (4)	Panamá (1, 2, 3, 8)	Distrito Federal

Em ambientes com vegetação arbórea, as espécies de formigas apresentam uma estratificação vertical dos locais de nidificação e de forrageamento (Longino e Nadkarni, 1990; Wilson, 1987; Young, 1986). Mesmo em uma vegetação aberta, como a de cerrado, o conjunto de espécies que nidifica na vegetação é diferentes do conjunto que nidifica na serapilheira ou no solo (Morais, 1980). Em cerrado, algumas espécies que nidificam na vegetação forrageiam (procuram alimento ativamente) também na serapilheira, enquanto outras espécies raramente visitam iscas colocadas na serapilheira e alcançam outras plantas passando pela vegetação herbácea ou, ocasionalmente, pelo chão (Morais, 1980; obs. pes.). As espécies de *Oecophylla* estendem seus territórios até ao chão e forrageiam aí (Dejean, 1990; Hölldobler, 1983; Hölldobler e Lumsden, 1980; Hölldobler e Wilson, 1990). Uma espécie de *Azteca*, que constrói ninhos de cartão em áreas de floresta da Ilha Grande (RJ), também forrageia no chão sob as árvores com ninhos (obs. pes.). *Azteca chartifex laticeps* forrageia no chão pelo menos em áreas de vegetação alterada (Wheeler, 1986), enquanto as informações da literatura não sugerem que *Azteca chartifex spiriti* forrageie no chão. As operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* não patrulham ativamente áreas de chão e forrageiam, preferencialmente, em plantas que tenham acesso direto ou facilitado por pontes de gramíneas ou por ramos secos, a partir da árvore suporte.

Forragear no chão ou na vegetação implica no encontro de competidores e predadores diferentes e na obtenção de itens alimentares diferentes. As formigas arborícolas que nidificam em galhos ocos no cerrado, como as Cephalotini, as *Pseudomyrmex* e as *Camponotus*, têm colônias muito menores e são muito menos agressivas do que *Azteca* cf. *lanuginosa* (Morais, 1980). Ao contrário das formigas arborícolas, as espécies que nidificam no chão em cerrado podem ter grandes colônias (*Camponotus* spp., *Atta* spp., *Acromyrmex* spp., *Solenopsis* spp., *Pheidole* spp. e

as ecitonine). Entre os ecitonine, além de *Neivamyrmex* discutido anteriormente (ver Tabela 8), espécies de *Labidus* são relativamente comuns em cerrado. Entre os vertebrados, os prováveis maiores predadores de formigas que estejam andando fora do ninho são lagartos (Rissing, 1981 b; Rocha, 1996; Van Sluys, 1995) que no cerrado são semi-arborícolas (Polychrotidae e Tropiduridae), forrageando no chão mas apresentando facilidade de subir e forragear em plantas (A. F. B. Araújo, com. pes.).

As grandes colônias de formigas e a presença de lagartos como predadores ou competidores potenciais no chão tornam esse local muito pouco atraente. Por outro lado, insetos que andam na serapilheira (incluindo cupins e outras formigas), ou que se desenvolvem aí (larvas) ou que caem com algum dano físico, são mais lentos e, em princípio, mais fáceis de serem capturados do que insetos que pousam nas plantas. Por exemplo, operárias de *Oecophylla* capturaram, em 3 horas de observação, 19 presas, todas elas aladas, em um galho de uma planta enquanto em uma área no chão, no mesmo período, capturaram 26 presas, todas não aladas (larvas e insetos sociais) (Dejean, 1990).

Azteca cf. *lanuginosa* não procura por presas potenciais no chão e, na vegetação, utiliza exudados de homópteros e néctar de nectários extra-florais apenas de forma oportunista. Exsudados de homópteros são uma parte importante da dieta de várias espécies de formigas com grandes colônias, que mantêm trilhas até estes insetos e os defendem como recurso ou os "cultivam" em suas áreas de forrageamento (Carroll e Janzen, 1973; Dejean, 1990; Delabie *et al.*, 1991; Hölldobler e Wilson, 1990; Leston, 1978; Quinet e Pasteels, 1996; Wang e Tang, 1994). É possível que, em cerrado, exudados de homópteros e néctar de nectários extra-florais ocorram em baixa quantidade, baixa frequência ou de forma pouco duradoura para serem ativamente explorados por *Azteca* cf. *lanuginosa*. Nectários extra-florais são

abundantes na vegetação de cerrado (Oliveira e Leitão-Filho, 1987) mas, como grande parte das espécies são decíduas e apresentam um marcado pico de produção de folhas, a maior parte dos nectários funcionais estão concentrados em um curto período de tempo. Árvores com grandes copas, como *Pterodon* e *Qualea* spp., podem fornecer uma grande quantidade de néctar neste período mas sua exploração, fora da área de forrageamento da colônia, implicaria na ocupação de uma grande árvore, com a mobilização de uma grande quantidade de operárias para um ponto distante do ninho. Poucos nectários extra-florais, ainda que freqüentes, parecem não ser um recurso economicamente viável para uma colônia grande e com restrições na ampliação de sua área de forrageamento. Não existem informações sobre a abundância de pulgões, cochonilhas e membracídeos para os cerrados do Brasil central, mas colônias destes homópteros parecem ser menos freqüentes do que nectários extra-florais. Em um cerrado do sudeste do Brasil, membracídeos são pouco abundantes, estando presentes em menos de 10% das plantas examinadas, e os estágios imaturos praticamente não ocorreram na segunda metade da estação seca (Lopes, 1995). Uma baixa frequência e/ou abundância de homópteros que exsudam líquidos açucarados e a provável dificuldade de "cultiva-los" devido à deciduidade das plantas, podem explicar a utilização esporádica deste recurso por *Azteca* cf. *lanuginosa*, em contraste com outras espécies de *Azteca*.

Espécies de formigas predadoras apresentam uma grande variedade de comportamentos e de alterações morfológicas para a captura de presas. Os exemplos clássicos são as hordas de ataque das formigas de correição e as espécies de ponerine especializadas na captura de cupins (Hölldobler e Wilson, 1990). Estas ponerine normalmente têm operárias investigadoras que encontram uma mancha de recurso e recrutam outras operárias para explora-la, mudam freqüentemente o local do ninho e

uma espécie acumula as presas obtidas durante um ataque só as transportando para o ninho no final das capturas (Hölldobler *et al.*, 1996; Leal e Oliveira, 1995; Mill, 1984; Wheeler, 1936). Várias espécies de formigas são predadores especializados de miriápodos, centopeias, ovos de artrópodos, colembolas e larvas de alguns insetos, e apresentam características específicas de morfologia e comportamento para a captura e manuseio destas presas (Brandão *et al.*, 1991; Brown, 1979; Dietz e Brandão, 1993; Diniz e Brandão, 1993; Hölldobler e Wilson, 1990; Wilson, 1953). Outras formigas predadoras capturam uma grande variedade de presas e são capazes de predação insetos adultos alados (Dejean *et al.*, 1993; Detrain, 1990; Ducan e Crewe, 1994 a, b; Mill, 1981).

Insetos voadores representam um recurso difícil de ser explorado por exigir um lapso de tempo muito curto entre o encontro e o recrutamento para cooperação na captura (Oster e Wilson, 1978). No caso de mirmecófitas, uma alta densidade de operárias é uma vantagem para a defesa da planta contra insetos herbívoros não implicando, necessariamente, na captura destes insetos pelas formigas (Gaume *et al.*, 1997; Rocha e Bergallo, 1992; Schupp, 1986; Vasconcelos, 1991). Esta parece ser uma situação comum nas relações formiga x planta, com a proteção da planta sendo mais uma função da expulsão do que da captura de insetos voadores e saltadores (Keller, 1980; Koptur, 1984; Schemeske, 1980). Uma alta densidade de operárias parece ser uma característica comum entre as espécies de formigas que predam freqüentemente este tipo de inseto (Hölldobler e Wilson, 1978, 1990; Moffett, 1986). No entanto, *Myrmecia* spp. (Myrmeciinae) capturam insetos voadores utilizando o comportamento de senta-e-espera individual (Gray, 1974; Hölldobler e Wilson, 1990).

Azteca cf. *lanuginosa* é dependente da captura de insetos que pousam ou sobem nas plantas, como fonte quase que exclusiva de alimento. Os comportamentos cooperativos em situação de alta densidade de operárias, com o recrutamento a curta distância por operárias em patrulha, os grupos de espera e os grupos de emboscada, permitem a utilização deste recurso por esta *Azteca*.

Os grupos de emboscada representam um sofisticado e eficiente comportamento de captura de insetos grandes e ágeis. Este comportamento é dependente da frequência de presas e da disponibilidade de substrato adequado e nem sempre é utilizado pelas operárias. Assim, a captura de presas por operárias em patrulha é essencial para a manutenção das colônias e sua eficiência deve ser fortemente relacionada à densidade de operárias. A necessidade de manter uma alta densidade de operárias pode explicar as pequenas áreas de forrageamento das colônias e a não expansão desta área mesmo em uma situação de alta abundância de presas. A ocupação de um novo arbusto, com acesso facilitado por ponte artificial, levou ao abandono de outro arbusto pelas operárias. Os visitantes florais e outros insetos presentes nas folhas novas eram abundantes nas duas copas de um barbatimão (ver FIGURA 3) mas apenas uma delas foi ocupada pelas operárias.

Neste contexto os grupos de espera representam um comportamento complementar de predação e defesa altamente versátil. Eles estão presentes durante todo o ano e permanecem organizados à noite participando do sistema de defesa da árvore com o ninho. Esse conjunto de operárias pode ser rapidamente mobilizado para colaborar na imobilização de presas capturadas por operárias de patrulha, funcionando como operárias de reserva descentralizadas do ninho. Os grupos de espera ocorrem em substratos variados e este comportamento pode "substituir" o de grupo de emboscada nas situações de substrato inadequado. A situação observada nas

inflorescências de um barbatimão, com alta densidade de presas e captura com ação coordenada das operárias de grupos de espera, lembra muito a atuação de um grupo de emboscada no substrato errado. É possível que o comportamento de grupo de emboscada tenha se originado do comportamento de grupo de espera.

Operárias paradas e a formação de grupos de operárias é uma situação relativamente comum em formigas (Bourke e Franks, 1995; Hölldobler e Wilson, 1990). As operárias de *Azteca trigona* formam grupos de defesa de borda de território e se tornam extremamente agitadas e agressivas na presença de um invasor (Adams, 1990 a, 1994). As operárias de *Azteca* cf. *lanuginosa* permanecem paradas enquanto organizadas nos cinturões de defesa, nos grupos de espera e nos grupos de emboscada. A novidade no comportamento de *Azteca* cf. *lanuginosa* é a ação fortemente coordenada das operárias dos grupos de emboscada, que possibilita uma alta eficiência de captura de insetos grandes e ágeis.

BIBLIOGRAFIA

- Adams, E. S. 1990 a. Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of asymmetries in colony size. *Animal Behavior*, 39: 321-328.
- Adams, E. S. 1990 b. Interactions between the ants *Zacryptocerus maculatus* and *Azteca trigona*: interspecific parasitization of information. *Biotropica*, 22: 200-203.
- Adams, E. S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia*, 97: 202-208.
- Anacleto, T. C. S. 1997. Dieta e utilização de hábitat do tatu canastra (*Priodontes maximus* Kerr, 1972) numa área de cerrado do Brasil central. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Antas, P. T. Z e Cavalcanti, R. B. 1988. Aves comuns do planalto central. Editora UnB, Brasília, DF.
- Atsatt, P. R. 1981. Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly *Ogyris amaryllis* (Lycaenidae). *Oecologia*, 48: 60-63.
- Barnwell, F. H. 1967. Daily patterns in the activity of the arboreal ant *Azteca alfari*. *Ecology*, 48: 991-993.
- Baroni-Urbani, C.; Buser, M. W. e Schilliger, E. 1988. Substrate vibration during recruitment in ant social organization. *Insectes Sociaux*, 35: 241-250.
- Beattie, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Londres.
- Beckers, R.; Gross, S.; Deneubourg, J. L. e Pasteels, J. M. 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche*, 96: 239-256.

- Benson, W. W. 1985. Amazon ant-plants. pp. 239-266. *In*: G. H. Prance e T. E. Lovejoy (eds.). Amazonia. Pergamon Press, Oxford.
- Bentley, B. L. e Benson, W. W. 1988. The influence of ant foraging patterns on the behavior of herbivores. pp. 297-306. *In*: J. C. Trager (ed.). Advances in myrmecology. E. J. Brill, Nova York.
- Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 29: 1037-1056.
- Borgmeier, T. 1961. Weitere beitraege zur Kenntnis der neotropischen Phoriden (Diptera). *Studia Entomologica*, 4: 1-112.
- Borgmeier, T. 1969. Bredin-Archbold-Smithsonian biological survey of Dominica: the Phoridae of Dominica (Diptera). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 23: 1-69.
- Bourke, A. F. G. e Franks, N. R. 1995. Social evolution in ants. Princeton University Press, Princeton.
- Brandão, C. R. F.; Diniz, J. L. M. e Tomotake, E. M. 1991. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 38: 335-344.
- Brown, W. L. 1979. A remarkable new species of *Proceratium*, with dietary and others notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 86: 337-346.
- Cabrera, M. e Jaffe, K. 1994. A trophic mutualism between the myrmecophytic Melastomataceae *Tococa guianensis* Aublet and an *Azteca* ant species. *Ecotropics*, 7: 1-10.

- Carroll, C. R. 1979. A comparative study of two ant faunas: the stem-nesting ant communities of Liberia, West Africa, and Costa Rica, Central America. *American Naturalist*, 113: 551-561.
- Carroll, C. R. 1983. *Azteca*. pp. 691-693. In: D. H. Janzen (ed.). *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago.
- Carroll, C. R. e Janzen, D. H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 231-257.
- Catling, P. M. 1995. Evidence for partitioning of Belezian ant nest substrate by a characteristic flora. *Biotropica*, 27: 535-537.
- CODEPLAN 1984. *Atlas do Distrito Federal*. Governo do Distrito Federal, Brasília, DF.
- Costa, F. M. C. B.; Oliveira-Filho, A. T. e Oliveira, P. S. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology*, 17: 363-365.
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of Neotropical ant-gardens. *Ecology*, 69: 1138-1152.
- Davidson, D. W.; Foster, R. B.; Snelling, R. R. e Lozada, P. W. 1991. Variable composition of some tropical ant-plant symbioses. pp. 145-162. In: P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes e W. W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley, New York.
- Davidson, D. W.; Snelling, R. R. e Longino, J. T. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and significance of plant trichomes. *Biotropica*, 21: 64-73.

- Dejean, A. 1988. Prey capture by *Camponotus maculatus* (Formicidae: Formicinae). *Biology of Behaviour*, 13: 97-115.
- Dejean, A. 1990. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation to territoriality and predatory behaviour. *Physiological Entomology*, 15: 393-403.
- Dejean, A. e Corbara, B. 1990. Predatory behavior of a neotropical arboricolous ant: *Pachycondyla villosa* (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology*, 17: 271-286.
- Dejean, A.; Lachaud, J. P. e Beugnon, G. 1993. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *Journal of Ethology*, 11: 43-53.
- Dejean, A.; Nkongmeneck, B.; Corbara, B. e Djieto-Lordon, C. 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d' *Achaea catocaloides* (Lepidoptera: Noctuidae) dans des plantations de cacaoyers du Cameroun, et étude de leurs Homoptères associés. *Acta Oecologica*, 12: 471-488.
- Dejean, A.; Olmsted, I. e Camal, J. F. 1992. Interactions between *Atta cephalotes* and arboreal ants in the Biosphere Reserve Sian Ka'an (Quintana Roo, Mexico): efficient protection of the trees (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 20: 57-75.
- Delabie, J. H. C.; Benton, F. P. e Medeiros, M. A. 1991. La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyeres du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou strategie defensive? *Actes Colloques Insectes Sociaux*, 7: 173-178.
- Detrain, C. 1990. Field study on foraging by the polymorphic ant species, *Pheidole pallidula*. *Insectes Sociaux*, 37: 315-332.

- DeVries, P. J. 1997. The butterflies of Costa Rica and their natural history. vol. II. Riodinidae. Princeton University Press, Princeton.
- Dietz, B. H. e Brandão, C. R. F. 1993. Comportamento de caça e dieta de *Acanthognathus rudis* Brown & Kempf, com comentários sobre a evolução da predação em Dacetini (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). Revista Brasileira de Entomologia, 37: 683-692.
- Diniz, I. R. 1997. Variação na abundância de insetos no cerrado: efeito das mudanças climáticas e do fogo. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Diniz, I. R. e Morais, H. C. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna on cerrado host plants. Biodiversity and Conservation, 6: 817-836.
- Diniz, J. L. M. e Brandão, C. R. F. 1993. Biology and myriapod egg predation by the neotropical myrmicine ant *Stegomyrmex vizottoi* (Hymenoptera: Formicidae). Insectes Sociaux, 40: 301-311.
- Duncan, F. D. e Crewe, R. M. 1994 a. Group hunting in a ponerine ant, *Leptogenys nitida* Smith. Oecologia, 97: 118-123.
- Duncan, F. D. e Crewe, R. M. 1994 b. Field study on the foraging characteristics of a ponerine ant, *Hagensia havilandi* Forel. Insectes Sociaux, 41: 85-98.
- Eigenbrode, S. D. e Espelie, K. E. 1995. Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. Annual Review of Entomology, 40: 171-194.
- Eiten, G. 1984. Vegetation of Brasilia. Phytocoenologia, 12: 271-291.
- Eklov, P. 1992. Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators: the perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esos lucius*, patterns. Animal Behavior, 44: 313-326.

- Elliott, N. B. e Elliott, L. M. 1994. Recognition and avoidance of the predator *Phymata americana* Melin on *Solidago odora* Ait. by late season floral visitors. *American Midland Naturalist*, 131: 378-380.
- Emery, C. 1894. Studio monografico sul genere *Azteca* Forel. *Memorie della Reale Accademie delle Scienze dell'Instituto de Bologna*, 5: 119-142.
- Evans, H. E. 1973. Studies on Neotropical Pompilidae (Hymenoptera). IX. The genera of Auplopodini. *Psyche*, 80: 212-226.
- Fanshwe, J. H. e Fitzgibbon, C. D. 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Animal Behavior*, 45: 479-490.
- Federle, W.; Maschwitz, U.; Fiala, B.; Riederer, M. e Hölldobler, B. 1997. Slippery ant-plants and skilful climbers: selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *Maracanga* (Euphorbiaceae). *Oecologia*, 112: 217-224.
- Felfili, J. M. e Silva, M. C. 1993. A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 277-289.
- Felfili, J. M.; Silva, M. C.; Rezende, A. V.; Machado, J. W. B.; Walter, B. M. T.; Silva, P. E. N. e Hay, J. D. 1993. Análise comparativa da florística e fitossociologia da vegetação arbórea do cerrado *sensu stricto* na Chapada Pratinha, DF, Brasil. *Acta Botânica Basílica*, 6: 27-46.
- Fernandes, G. W.; Boecklen, R. P.; Martins, R. P. e Castro, A. G. 1989. Ants associated with a coleopterous leaf-bud gall on *Xylopia aromatica* (Annonaceae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 91: 81-87.

- Fernandes, W. D.; Oliveira, P. S.; Carvalho, S. L. e Habib, M. E. M. 1994. *Pheidole* ants as potential biological control agents of the boll weevil, *Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae), in southeast Brazil. *Journal of Applied Entomology*, 118: 437-441.
- Fewell, J. H.; Harrison, J. E.; Lighton, J. R. B. e Breed, M. D. 1996. Foraging energetics of the ant, *Paraponera clavata*. *Oecologia*, 105: 419-427.
- Fisher, B. L. 1992. Facultative ant association benefits a Neotropical orchid. *Journal of Tropical Ecology*, 8: 109-114.
- Fisher, B. L.; Sternberg, L. D. L. e Price, D. 1990. Variation in use of extrafloral nectar by ants. *Oecologia*, 83: 263-266.
- Fonseca, C. R. 1993. Nesting space limits colony size of plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos*, 67: 437-482.
- Forel, A. 1908. Ameisen aus São Paulo (Brasilien), Paraguay etc., gesammelt von Prof. Herm v. Jhering, Dr. Lutz, Dr. Fiebrig etc. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 58: 340-418.
- Fowler, H. G. 1983. Individual specializations on nectaries of *Euphorbia esula* by *Formica pallidefulva* workers. *Sociobiology*, 8: 99-103.
- Fowler, H. G. 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux*, 40: 137-145.
- Fowler, H. G.; Medeiros, M. A. e Delabie, J. H. C. 1996. Carton nest allometry and spatial patterning of the arboreal ant *Azteca chartifex spiriti* (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 40: 337-339.

- Fowler, H. G. e Whitford, W. G. 1983. Coordinated prey capture by *Novomessor cockerelli* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 91: 328-332.
- Freitas, A. V. L. e Oliveira, P. S. 1996. Ants as seletive agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology*, 65: 205-210.
- Frumholff, C. e Ward, P. S. 1992. Individual-level selection, colony-level selection, and the association between polygyny and worker monomorphism in ants. *American Naturalist*, 139: 559-590.
- Gaume, L.; McKey, D. e Anstett, M. C. 1997. Benefits conferred by "timid" ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia*, 112: 209-216.
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the 'cerrado' vegetation of central Brazil. *Journal of Ecology*, 59: 411-419.
- Gordon, D. M. 1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *American Naturalist*, 138: 379-411.
- Gordon, D. M. 1994. How social insect colonies respond to variable environments. pp. 409-422. *In*: L. A. Real (ed.). *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*. Chicago Press, Chicago.
- Gotwald, W. H. 1972. *Oecophylla longinoda*, an ant predator of *Anomma* driver ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 79: 348-356.
- Gotwald, W. H. 1984. Lizard eggs in an arboreal carton nest of Neotropical ant *Azteca* sp.: example of a nest/egg-laying association between vertebrates and aculeate Hymenoptera. *Sociobiology*, 9: 9-18.

- Gray, B. 1974. Nest structure and populations of *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae), with observation on the capture of prey. *Insectes Sociaux*, 21: 107-120.
- Harada, A. Y. 1989. Estrutura de colonias de *Azteca alfari* Emery (Hymenoptera: Formicidae, Dolichoderinae) em plantas de *Cecropia concolor* (Moraceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 33: 169-182.
- Harada, A. Y. e Benson, W. W. 1988. Espécies de *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) especializadas em *Cecropia* spp. (Moraceae): distribuição geográfica e considerações ecológicas. *Revista Brasileira de Entomologia*, 32: 423-435.
- Harley, R. 1991. The greasy pole syndrome. pp. 430-433. *In*: C. R. Huxley e D. F. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Heads, P. A. e Lawton, J. H. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecological Entomology*, 10: 29-42.
- Hölldobler, B. 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). *Biotropica*, 15: 241-250.
- Hölldobler, B.; Janssen, E.; Bestmann, H. J.; Leal, I. R.; Oliveira, P. S.; Kern, F. e König, W. A. 1996. Communication in the migratory termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata* (Formicidae: Ponerinae). *Journal of Comparative Physiology (A)*, 178: 47-53.
- Hölldobler, B. e Lumsden, C. J. 1980. Territorial strategies in ants. *Science*, 210: 732-739.
- Hölldobler, B. e Wilson, E. O. 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3: 19-60.

- Hölldobler, B. e Wilson, E. O. 1990. The ants. Belknap Press, Cambridge, MA.
- Jaffe, K.; Alvarez, M. I. e Colmenarez, O. 1990. On the communication systems of the Dolichoderinae ants. *Boletín de Entomología Venezolana*, 5: 165-182.
- Jolivet, P. 1990. Relative protection of *Cecropia* trees against leaf-cutting ants in tropical America. pp. 251-254. *In*: R. K. Vander Meer; K. Jaffe e A. Cedeno (eds.). *Applied myrmecology, a world perspective*. Westview Press, Boulder.
- Jolivet, P. 1996. *Ants and plants - an example of coevolution*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Jutsum, A. R.; Cherret, J. M. e Fisher, M. 1981. Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca* sp. *Journal of Applied Ecology*, 18: 187-195.
- Kannowski, P. B. 1968. The mechanism initiating the nuptial flights of a tropical ant. *Proceedings of the XIII International Congress of Entomology (Moscou)*, pp. 366-367.
- Kaspari, M. e Vargo, E. L. 1995. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *American Naturalist*, 145: 610-632.
- Keller, K. H. 1980. The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, 67: 216-222.
- Kempf, W. W. 1951. A taxonomic study on the ant tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Entomologia*, 22: 1-244.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Studia Entomologica*, 15: 3-344.

- Kleinfeldt, S. E. 1986. Ant-gardens: mutual exploitation. pp. 283-294. *In*: B. E. Juniper e T. R. E. Southwood (eds.) *Insects and the plant surface*. Edward Arnold Ltd., Londres.
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) sapling by ants. *Ecology*, 65: 1787-1793.
- Krebs, J. R. e Inman, A. J. 1994. Learning and foraging: individuals, groups, and populations. pp. 46-65. *In*: L. A. Real (ed.) *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*. Chicago Press, Chicago.
- Leal, I. R. e Oliveira, P. S. 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 373-383.
- Leston, D. 1973. Ecological consequences of the tropical ant mosaic. *Proceedings 7th International Congress of the IUSI (Londres)*, pp. 235-242.
- Leston, D. 1978. A Neotropical ant mosaic. *Annals of the Entomological Society of America*, 71: 649-653.
- Levings, S. C. e Franks, N. R. 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, 63: 338-344.
- Longino, J. T. 1989 a. Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. *Biotropica*, 21: 126-132.
- Longino, J. T. 1989 b. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting ants in the *Azteca alfari* species group (Hymenoptera: Formicidae): evidence for two broadly sympatric species. *Los Angeles County Museum, Contributions in Science*, 412: 1-16.

- Longino, J. T. 1991 a. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* ants. *Journal of Natural History*, 25: 1571-1602.
- Longino, J. T. 1991 b. *Azteca* ants in *Cecropia* trees: taxonomy, colony structure and behaviour. pp. 271-288. *In*: C. R. Huxley e D. K. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Longino, J. T. e Nadkarni, N. M. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche*, 97: 81-93.
- Lopes, B. C. 1995. Treehoppers (Homoptera: Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12: 595-608.
- Loyola, R. e Fernandes, G. W. 1993. Herbivoria em *Kielmeyera coriacea* (Guttiferae): efeito da idade da planta, desenvolvimento e aspectos quantitativos de folhas. *Revista Brasileira de Biologia*, 53: 295-304.
- Lu, K. L. e Mesler, M. R. 1981. Ant dispersal of a Neotropical forest floor gesneriad. *Biotropica*, 13: 159-160.
- Majer, J. D. 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Bulletin of Entomological Research*, 62: 151-160.
- Majer, J. D. 1992. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia - its structure and influence on arthropod diversity. pp. 115-141. *In*: J. LaSalle e I. Gauld (eds.). *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International, Wallingford, UK.
- Majer, J. D. e Delabie, J. H. C. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farm ants as potential biological control agents. *Journal of Plant Protection in the Tropics*, 10: 43-49.

- Majer, J. D.; Delabie, J. H. C. e Smith, M. R. B. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica*, 26: 73-83.
- Medeiros, M. A. 1992. Ecologia e comportamento de *Azteca chartifex spiriti* Forel (Formicidae: Dolichoderinae) e sua perspectiva como agente de controle biológico natural de pragas de cacaueteiro em Ilhéus, Bahia. Dissertação de Mestrado, Unesp, Rio Claro, SP.
- Medeiros, M. A.; Fowler, H. G. e Bueno, O. C. 1995. Ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic stability in Bahian cocoa plantations: implications for management. *Journal of Applied Entomology*, 119: 411-414.
- Mill, A. E. 1981. Observations on the ecology of *Pseudomyrmex termitarius* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian savannas. *Revista Brasileira de Entomologia*, 25: 271-274.
- Mill, A. E. 1984. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla communata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *Journal of Natural History*, 18: 405-410.
- Moffett, M. W. 1986. Behavior of the group-predatory ant *Proatta butteli* (Hymenoptera: Formicidae): an old world relative of the attine ants. *Insectes Sociaux*, 33: 444-457.
- Morais, H. C. 1980. Estrutura de uma comunidade de formigas arborícolas em vegetação de campo cerrado. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Morais, H. C. 1994. Coordinated group ambush: a new predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Sociaux*, 41: 339-342.

- Oliveira, P. S. e Brandão, C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. pp. 198-212. In: C. R. Huxley e D. K. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Oliveira, P. S.; Klitzke, C. e Vieira, E. 1995. The ant fauna associated with nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of cerrado vegetation in Central Brazil. *Entomologist's Monthly Magazine*, 131: 77-82.
- Oliveira, P. S. e Leitão-Filho, H. F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in woody flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica*, 19: 140-148.
- Oliveira, P. S.; Silva, A. F. e Martins, A. B. 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia*, 74: 228-230.
- Orr, A. G. e Charles, J. K. 1994. Foraging in the giant forest ant, *Camponotus gigas* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae): evidence for temporal and spatial specialization in foraging activity. *Journal of Natural History*, 28: 861-872.
- Oster, G. F. e Wilson, E. W. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton.
- Peakall, R.; Handel, S. N. e Beattie, A. J. 1991. The evidence for, and importance of, ant pollination. pp. 421-429. In: C. R. Huxley e D. K. Cutler (eds.). *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Pimentel, T. M. 1985. *Biologia reprodutiva de Tyrannus savana* (Aves: Tyrannidae), com uma comparação entre o forrageamento desta espécie e de *T. melancholicus* no Planalto Central. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF.

- Pinheiro, F.; Morais, H. C. e Diniz, I. R. 1997. Composição de herbívoros em plantas hospedeiras com látex: Lepidoptera em *Kielmeyera* spp. (Guttiferae). pp. 101-106. In: L. L. Leite e C. H. Saito (eds.). Contribuição ao conhecimento ecológico do cerrado. Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- Pinto, M. N. (ed.) 1994. Cerrado - caracterização, ocupação e perspectivas. EdUnB/Sematec, Brasília, DF.
- Quinet, Y. e Pasteels, J. M. 1996. Spatial specialization on the foragers and foraging strategy in *Lasius fuliginosus* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). Insectes Sociaux, 43: 333-346.
- Rai, B. K. 1977. Damage to coconut palms by *Azteca* sp. (Hymenoptera: Formicidae) and insecticidal control with bait, in Guyana. Bulletin of Entomological Research, 67: 175-183.
- Ranta, E.; Peuhkuri, N.; Laurila, A.; Rita, H. e Metcalfe, N. B. 1996. Producers, scroungers and foraging group structure. Animal Behavior, 51: 171-175.
- Ratter, J. A. 1991. Guia para a vegetação da Fazenda Água Limpa (Brasília, DF). Textos Universitários, EdUnB, Brasília, DF.
- Rettenmeyer, C. W.; Chadab-Crepet, R.; Naumann, M. G. e Morales, L. 1982. Comparative foraging by neotropical army ants. pp. 59-73. In: P. Jaisson (ed.) Social Insects in the tropics. Université Paris-Nord, Paris.
- Rickson, F. R. 1971. Glycogen plastids in Müllerian body cells of *Cecropia peltata* - a higher green plant. Science, 173: 344-347.
- Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. Biological Journal of the Linnean Society, 38: 173-181.

- Rissing, S. W. 1981 a. Foraging specializations of individual seed-harvester ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9: 149-152.
- Rissing, S. W. 1981 b. Prey preference in the desert horned lizard: influence of prey foraging method and aggressive behavior. *Ecology*, 62: 1031-1040.
- Rizzo, J. A.; Centeno, A. J.; Lousa, J. S. e Filgueiras, T. S. 1971. Levantamento de dados em áreas de cerrado e da floresta caducifolia tropical do planalto centro-oeste. pp. 103-109. III Simpósio sobre o cerrado. EDUSP-Edgard Blucher, São Paulo.
- Roces, F. e Hölldobler, B. 1995. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 297-302.
- Rocha, C. F. D. 1996. Seasonal shift in lizard diet: the seasonality in food resources affecting the diet of *Liolaemus lutzae* (Tropiduridae). *Ciência e Cultura*, 48: 264-269.
- Rocha, C. F. D. e Bergallo, H. G. 1992. Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of an ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. *Oecologia*, 91: 249-252.
- Schemske, D. W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology*, 68: 959-967.
- Schupp, E. W. 1986. *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juveniles trees. *Oecologia*, 70: 379-385.
- Soria, S. J. 1989. A mosca que rende US\$ 1 bilhão. *Ciência Hoje*, 10: 68-70.
- Sudd, J. H. e Franks, N. R. 1987. The behavioural ecology of ants. Chapman and Hall, New York.

- Sugayama, R. L. e Salatino, A. 1995. Influence of leaf epicuticular waxes from cerrado species on substrate selection by *Atta sexdens rubropilosa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74: 63-69.
- Thomas, D. W. 1988. The influence of aggressive ants on fruit removal in the tropical tree, *Ficus capensis* (Moraceae). *Biotropica*, 20: 49-53.
- Tobin, J. E. 1994. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae. pp. 279-307. *In*: J. H. Hunt e C. A. Nalepa (eds.). *Nourishment and evolution in insect societies*. Westview Press, Boulder, CO.
- Trainello, J. F. A. 1983. Social organization and foraging success in *Lasius neoniger* (Hymenoptera: Formicidae): behavioral and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia*, 59: 94-100.
- Trainello, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34: 191-210.
- Tschinkel, W. R. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. *Insectes Sociaux*, 38: 77-82.
- Uetz, G. W. 1988. Group foraging in colonial web-building spider - evidence for risk-sensitivity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 265-270.
- Uetz, G. W. 1992. Foraging strategies of spiders. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 155-159.
- Valone, T. J. 1991. Bayesian and prescient assessment: foraging with pre-harvest information. *Animal Behavior*, 41: 569-577.
- Valone, T. J. 1993. Patch information and estimation: a cost of group foraging. *Oikos*, 68: 258-266.
- Valone, T. J. e Giraldeau, L. A. 1993. Patch estimation by group foragers: what information is used? *Animal Behavior*, 45: 721-728.

- Van Sluys, M. 1995. Seasonal variation in prey choice by the lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in southeastern Brazil. *Ciência e Cultura*, 47: 61-65.
- Vasconcelos, H. L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia*, 87: 295-298.
- Vasconcelos, H. L. e Casimiro, A. B. 1997. Influence of *Azteca alfari* ants on the exploitation of *Cecropia* trees by a leaf-cutting ant. *Biotropica*, 29: 84-92.
- Vermeij, G. J. 1982. Unsuccessful predation and evolution. *American Naturalist*, 120: 701-720.
- Wang, J. F. e Tang, J. 1994. Food abundance and foraging patterns of natural colonies of *Polyrhachis vicina* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Insecte Sociaux*, 41: 141-151.
- Way, M. J. 1991. Colony dispersion and nesting habits of the ant *Dolichoderus thoracicus* and *Oecophylla amaradigna* (Hymenoptera: Formicidae) in the relation to their success as biological control agents on cocoa. *Bulletin of the Entomological Research*, 81: 342-350.
- Wheeler, D. E. 1986. Polymorphism and division of labor in *Azteca chartifex laticeps* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59: 542-548.
- Wheeler, J. W.; Evans, S. L.; Blum, M. S. e Torgerson, R. L. 1975. Cyclopentyl ketones: identification and function in *Azteca* ants. *Science*, 187: 254-255.
- Wheeler, W. M. 1910. *Ants - their structure, development and behavior*. Columbia University Press, Nova York.
- Wheeler, W. M. 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 71: 159-243.

- Wilson, E. O. 1953. The ecology of some North American Dacetine ants. *Annals of the Entomological Society of America*, 46: 479-495.
- Wilson, E. O. 1965. Trail sharing in ants. *Psyche*, 72: 2-7.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica*, 19: 245-251.
- Ydenberg, R. e Schmid-Hempel, P. 1994. Modelling social insect foraging. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 491-493.
- Young, A. M. 1986. Notes on the distribution and abundance of ground- and arboreal-nesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in some Costa Rican cacao habitats. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 88: 550-571.