

Márcio Roberto Pie

**Ecologia Comportamental de *Ectatomma opaciventre* (Formicidae, Ponerinae): Forrageamento e Organização Social**

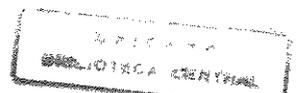
Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato a) Márcio Roberto Pie e aprovada pela Comissão Julgadora 01/12/98

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

Campinas  
1998

P594e

36521/BC



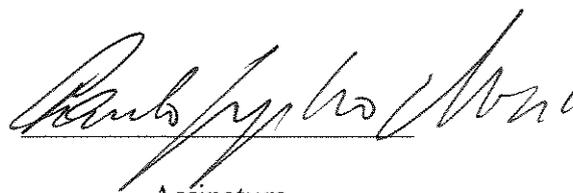


Campinas, 1 de dezembro de 1998.

**Banca Examinadora**

**Titulares:**

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira



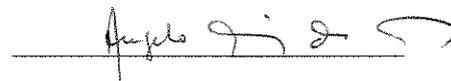
Assinatura

Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini



Assinatura

Prof. Dr. Angelo Pires do Prado



Assinatura

**Suplente:**

Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte



Assinatura

*“Vai ter com a formiga, ó preguiçoso,  
considera os seus caminhos e sê sábio.”*

**Provérbios 6.6**

Aos meus pais,  
Alarico e Maria José

## Agradecimentos

Ao meu orientador, Paulo Sérgio Oliveira, pela orientação e exemplo como profissional.

Aos colegas de curso, Adriano, Alberto, Aleixo, André Bacu, Cecília, Chris, Cláudio Patto, Flávia, Gabriela, George Alligator, Hermes, Inara, Jarbas, Marco Aurélio, Maria, Paula, Rafael Simprão, Rafael Xaxá, Rodrigo e Sérgio pela amizade e paciência comigo durante todos estes anos.

Aos amigos Adriano, Cláudio Patto e Rodrigo pelo auxílio nas atividades de campo.

Aos meus pais, pelo incentivo moral, emocional e financeiro.

À minha esposa Christiane, pelo amor e por não ter desistido de mim, mesmo durante meus períodos de ausência durante o mestrado.

À CAPES, pela bolsa de estudos.

## *Índice*

<b>Introdução Geral</b>	<b>1</b>
Por quê estudar formigas?	1
A espécie <i>Ectatomma opaciventre</i> Roger	2
Objetivos	3
Referências citadas	3
<b>Capítulo 1 - Dieta e forrageamento em <i>Ectatomma opaciventre</i></b>	<b>6</b>
1. INTRODUÇÃO	6
2. MATERIAL E MÉTODOS	8
2.1 Área de estudo	8
2.2 Padrão diário de atividade e dieta	8
2.3 Preferência por sítio de nidificação e espaçamento entre ninhos	10
2.4 Estratégias de forrageamento	11
3. RESULTADOS	12
4. DISCUSSÃO	16
4.1. Estrutura do ninho	16
4.2. Padrão diário de forrageamento	17
4.3. Dieta	20
4.4 Forrageamento	23
4.5. Densidade e distribuição de ninhos	27
5. REFERÊNCIAS CITADAS	48
<b>Capítulo 2 - Comportamento social de <i>Ectatomma opaciventre</i>: etograma social, polietismo temporal e transporte de adultos.</b>	<b>48</b>

1. INTRODUÇÃO	48
2. MATERIAIS E MÉTODOS	51
3. RESULTADOS	52
3.1. Repertório comportamental e divisão de tarefas	52
3.2 Carregamento social.	54
3.3 Observações gerais	56
4. DISCUSSÃO	57
5. REFERÊNCIAS CITADAS	65
<b>Resumo</b>	<b>77</b>
<b>Abstract</b>	<b>78</b>

## *Introdução Geral*

### **POR QUÊ ESTUDAR FORMIGAS?**

Formigas estão entre os *taxa* animais de maior sucesso ecológico que conhecemos. Estima-se que existam atualmente em torno de 15000 espécies de formigas, das quais 9000 a 10000 já foram descritas (Bolton 1994). Estes insetos estão distribuídos em todos os ambientes terrestres: desde a tundra sub-ártica até florestas equatoriais, desde o nível do mar até grandes altitudes, desde os pântanos até os desertos, desde o subsolo até o topo das árvores mais altas (Bolton 1994). Devido a sua abundância, diversidade de hábitos alimentares, estabilidade populacional e eficiência de forrageamento, formigas exercem efeitos importantes na maioria dos ecossistemas terrestres onde são encontradas, tendo sua população mundial estimada em  $10^{15}$  indivíduos (Wilson 1971, Hölldobler e Wilson 1990). Alguns autores consideram que, em termos de biomassa, três quartos da fauna da floresta amazônica de terra firme seja composta de cupins e formigas, o que representa aproximadamente 10 milhões de indivíduos por hectare (Beck 1971, Fittkau e Klinge 1973). Por outro lado, em vários habitats áridos dos trópicos e sub-trópicos, grande parte do fluxo de energia no ecossistema está baseado na cadeia alimentar "material vegetal morto - cupins - formigas" (Greenslade 1970). Formigas sob certas condições podem também melhorar consideravelmente a qualidade do solo onde vivem (Eldridge 1994), superando as minhocas como os organismos de maior importância em revolver o solo, principalmente nos trópicos (Wilson 1971). Recentemente tem havido ainda um interesse especial em formigas como agentes de controle de pragas em agroecossistemas, principalmente como predadores de insetos-praga (Way e Khoo 1992). Além disso, formigas têm sido cada vez mais utilizadas como bioindicadores em biologia da conservação (Andersen 1997).

Formigas são também uma das mais derivadas linhagens de insetos eusociais (Wilson 1971). Seus sistemas integrados de forrageamento, comunicação e de divisão de trabalho as tornam um dos modelos mais importantes para testar as mais diversas hipóteses em biologia evolutiva e ecologia em geral.

### **A ESPÉCIE *Ectatomma opaciventre* Roger**

Dentre as sub-famílias atuais, os poneríneos são geralmente considerados como um dos grupos mais primitivos, tanto comportamental como morfológicamente (Wheeler 1910, Wilson 1971, Hölldobler e Wilson 1990). A sub-família Ponerinae é muito antiga entre os Formicidae, tendo sua origem provavelmente no período Cretáceo (Brandão 1990, Hölldobler e Wilson 1990). A sua posição basal faz com que o seu estudo seja importante para entender os fatores que influenciam processos como a evolução de preferências alimentares e os sistemas de recrutamento em formigas (Breed e Bennet 1985). Estudos de Brown (1954) e Wilson *et al.* (1967) apontam a sub-família Ponerinae - em particular a tribo Ectatommini - como o grupo ancestral que deu origem à sub-família Myrmicinae, uma das mais diversas dentre as formigas. Todavia, esta idéia tem sido questionada recentemente através de técnicas mais elaboradas de cladística (Baroni Urbani *et al.* 1992, mas veja Baroni Urbani 1989).

Os poneríneos ocorrem principalmente nos estratos hipógeo e epígeo, tanto para a nidificação como para forrageamento (Fernández 1991). Seus ninhos são simples, há pouco polimorfismo na casta operária (com poucas exceções) e sua comunicação química é incipiente (Wilson 1971). O gênero *Ectatomma* é relativamente recente na família, composto por 12 espécies, todas endêmicas às Américas do Sul e Central, sendo pobremente representadas no Caribe (Kugler e Brown 1982). As *Ectatomma* são formigas moderadamente grandes, todas endêmicas à região

Neotropical (Brown 1958, Kugler e Brown 1982). Apesar dos relatos de história natural deste gênero serem muito fragmentários, as formigas deste gênero são consideradas como predadoras generalistas de uma variedade de espécies de pequenos artrópodes e anelídeos, eventualmente podendo coletar néctar extrafloral e exsudatos de homópteros (Fernández 1991, Del-Claro e Oliveira 1998, Oliveira e Pie 1998). Dentro do seu gênero, *Ectatomma opaciventre* é uma das espécies menos conhecidas, mesmo apresentando várias características únicas. Sabe-se que nidifica no solo e forrageia no estrato epigeo, sendo a principal espécie do gênero a nidificar em lugares abertos e secos, como savanas (Brown 1958, Kempf 1972, Fernández 1991). O presente trabalho representa o primeiro estudo extensivo a respeito desta espécie.

## OBJETIVOS

Este trabalho está dividido em duas partes. A primeira parte (capítulo 1) estuda o forrageamento de *E. opaciventre*, incluindo aspectos de dieta e de padrões espaciais de exploração do ambiente. Na segunda parte (capítulo 2) são abordados aspectos da biologia social de *E. opaciventre* como o repertório comportamental e a divisão de trabalho.

## REFERÊNCIAS CITADAS

- Andersen, A. N. 1997. Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conserv. Ecol.* 1: 1-8.
- Baroni Urbani, C. 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 137-168.
- Baroni Urbani, C., B. Bolton e P.S. Ward. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Syst. Ent.* 17: 301-329.

- Beck, L. 1971. Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana* 3: 69-132.
- Bolton, B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University Press, Cambridge.
- Brandão, C.R.F. 1990. Phylogenetic, biogeographic, and evolutionary inferences from the description of an early cretaceous south american myrmeciinae. 11th International Congress IUSSI. India.
- Breed, M.D. e B. Bennet. 1985. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: a field study. *Ins. Soc.* 32: 198-208.
- Brown, W.L., Jr. 1954. Remarks on the internal phylogeny and sub-family classification of the family Formicidae. *Ins. Soc.* 1: 21-31.
- Brown, W.L., Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II Tribe Ectatomminae (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 118: 175-362.
- Del-Claro, K. e P.S. Oliveira. 1998. Ant-Homoptera interactions in a neotropical savanna: The honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica*. (no prelo).
- Eldridge, D.J. 1994. Nests of ants and termites influence infiltration in a semi-arid woodland. *Pedobiologia* 38: 481-492.
- Fernández, F. 1991. Las hormigas cazadoras de genero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae) en Colombia. *Caldasia*. 16: 551-564.
- Fittkau, E.J. e H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5: 2-14.

- Greenslade, P.J.M. 1970. Observations on the inland variety (v. *viridiaeneus* Viehmeyer) of the meat ant *Iridomyrmex purpureus* (Frederich Smith) (Hymenoptera: Formicidae). J. Austr. Entomol. Soc. 9: 227-231.
- Hölldobler, B. e E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). Studia Entomol., 15, 3-344.
- Kugler, C. e J.W.L. Brown. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. Search Agric. N. Y. State Agric. Exp. Stn. Ithaca. 24: 1-7.
- Oliveira, P.S. e M.R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. An. Soc. Entomol. Brasil 27: 161-176.
- Way, M.J e K.C. Khoo. 1992. Role of ants in pest management. Annu. Rev. Entomol. 37: 479-503.
- Wheeler, W.M. 1910. Ants: their structure, development and behavior. Columbia University Press, New York.
- Wilson, E.O. 1971. The Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E.O., F.M. Carpenter e W.L. Brown. 1967. The first mesozoic ant. Science 157: 1038-1040.

## Capítulo 1

### *Dieta e forrageamento em ECTATOMMA OPACIVENTRE*

#### 1. INTRODUÇÃO

A família Formicidae é extremamente diversa quanto a seus hábitos alimentares (Hölldobler e Wilson 1990). A maior parte das espécies de formigas possui uma dieta generalista, utilizando uma ampla gama de alimentos (Fresneau 1985, Jayasuriya e Traniello 1985, Hölldobler e Wilson 1990, Duncan e Crewe 1994). A extensão desta polifagia foi bem ilustrada por Torres (1984), o qual registrou itens coletados por 25 espécies de formigas pertencentes a 4 sub-famílias em três tipos de habitats. Os itens foram classificados em 17 categorias, compreendendo uma grande diversidade de material vegetal e animal. No outro extremo encontramos formigas extremamente especialistas em suas dietas, como *Pachychondyla* (= *Termitopone*) em cupins (Leal e Oliveira 1995), *Leptogenys* em isópodes (Freitas 1995), formigas da sub-família Cerapachinae em outras formigas (Hölldobler 1982) e as formigas da tribo Attini, as quais alimentam-se basicamente de fungos que cultivam sobre substrato vegetal (Hölldobler e Wilson 1990).

Além desta diversidade de hábitos alimentares pode-se também encontrar entre as formigas uma variedade de estratégias de forrageamento. Há todo um espectro, desde forrageamento individual (Duncan e Crewe 1994), passando por recrutamento em tandem (Medeiros 1996), trilhas de forrageamento em tronco ("*trunk trails*") (Hölldobler 1976), recrutamento em massa (Breed e Bennett 1985, Fowler 1987), até as conhecidas formigas de correição (Franks e Fletcher 1983, Gotwald 1995). Esta variedade de estratégias de forrageamento tem sido interpretada como o resultado de pressões seletivas tanto ao nível individual quanto ao nível da

colônia (Traniello 1989). Carroll e Janzen (1973) afirmam que a ecologia do forrageamento é uma das forças seletivas mais importantes sobre a morfologia, etologia e bioquímica de formigas. Formigas são portanto um excelente modelo para testar hipóteses sobre a teoria de forrageamento ótimo (e.g Holder Bailey e Polis 1987, Fewell 1990).

Vários autores têm tentado buscar padrões subjacentes às diversas estratégias de forrageamento. Beckers *et al.* (1989) encontraram uma relação entre a estratégia de forrageamento e o tamanho da colônia de uma determinada espécie. Eles concluíram que colônias menores dependem de forrageadoras individuais que não se comunicam, enquanto que colônias maiores dependem de comunicação química permanente entre indivíduos. Por outro lado, Houston *et al.* (1988) afirmam que a relação entre tamanho de colônia e comportamento de operárias individuais não é bem conhecida. Eles sugerem que as estratégias de forrageamento provavelmente estão associadas com a redução da mortalidade de operárias. Alternativamente, Rosengren e Sundström (1987) afirmaram que a estratégia de forrageamento de uma espécie de formiga provavelmente é um reflexo da estrutura dos recursos e pode ser restrita por outros parâmetros de história de vida (Hölldobler e Wilson 1990, Traniello 1989). Como visto, o desenvolvimento de hipóteses sobre estratégias de forrageamento de formigas sofre pelo pequeno montante de dados de observações quantitativas de forrageamento em diferentes espécies (Carroll e Janzen 1973, Traniello 1989, Duncan e Crewe 1994). Tschinkel (1991) ressalta a importância da busca destas informações, sob o risco de que sejam desenvolvidos esquemas a respeito da evolução de insetos sociais que não correspondam à realidade. Somente uma comparação entre diferentes espécies poderá auxiliar o entendimento dos diversos padrões de adaptações ecológicas ao forrageamento (Duncan e Crewe 1994).

Face à esta deficiência o presente trabalho aborda aspectos qualitativos e quantitativos do forrageamento da ponerínea *Ectatomma opaciventre*, a saber:

1. estudar a estrutura espacial do ninho
2. levantar a composição e abundância dos diferentes itens de sua dieta;
3. estudar seu padrão diário de atividade de forrageamento;
4. estimar a área de forrageamento, o comprimento do percurso e o tempo de forrageamento de operárias;
5. investigar a existência de fidelidade de rota no forrageamento de operárias.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Itirapina, situada no município de Itirapina, São Paulo (22° 15' S, 47° 49' W). Segundo a classificação de Köppen, a região de Itirapina apresenta um clima *Cwa*, com uma estação mais fria e seca que se estende de abril a setembro e uma estação úmida e quente compreendida entre outubro e março (Giannotti 1988). A vegetação na Estação Experimental corresponde ao cerrado *sensu stricto* de Goodland (1971). Os sítios onde o presente estudo foi desenvolvido apresentam uma vegetação esparsa, constituída basicamente por palmeiras e pequenas gramíneas (Fig. 1.1).

### 2.2 PADRÃO DIÁRIO DE ATIVIDADE E DIETA

Entre os meses de abril e maio de 1997 foram marcados 40 ninhos de *E. opaciventre*, os quais eram localizados apresentando um pedaço de sardinha a uma forrageadora e seguindo-a de volta a seu ninho. Quatro destas colônias, distando entre si pelo menos 10 m, tiveram suas

entradas monitoradas durante 24 horas para a determinação do padrão de atividade de forrageamento ao longo do dia. O monitoramento consistiu na contagem dos indivíduos que entravam e saíam pelas aberturas marcadas em períodos de 40 min a cada 2 h. Simultaneamente a cada censo foram tomadas medidas de temperatura e umidade do ar com auxílio de termômetro seco/úmido. O monitoramento do ciclo de atividades das quatro colônias foi feito durante a estação seca (julho). A partir do conhecimento do horário de pico de atividade das colônias de *E. opaciventre* os itens que compõem sua dieta foram amostrados entre 0800 h e 1130 h e entre 1400 h e 1630 h, totalizando 19 h 30 min de coletas. As coletas foram feitas ao percorrer a área de estudo buscando operárias em atividade de forrageamento. Caso a operária portasse um item em suas mandíbulas este era prontamente coletado, do contrário a operária era seguida por alguns minutos. Se durante este período a formiga encontrasse algum item alimentar, o seu comportamento em relação a este era anotado (i.e., modo de aprisionamento e subjugação). Os itens coletados foram mantidos em álcool a 70% para posterior identificação. Uma vez identificados, os itens foram colocados em estufa a aproximadamente 60° C por 24 horas para a obtenção de seu peso seco em balança Mettler H51 Ar. Simultaneamente à coleta dos itens da dieta foram realizadas amostragens objetivando avaliar a disponibilidade de recursos alimentares e com o auxílio de armadilhas de chão ("*pit-fall traps*"). Dezesete destas armadilhas foram dispostas regularmente na área de estudo e foram utilizadas nos dias 11 e 24 de julho e 4 de agosto. As armadilhas permaneciam abertas somente durante o período de forrageamento de *E. opaciventre*, isto é, das 8h às 17h.

### 2.3 PREFERÊNCIA POR SÍTIO DE NIDIFICAÇÃO E ESPAÇAMENTO ENTRE NINHOS

Uma fração da área de estudo com 900 m<sup>2</sup> (25m x 36 m) foi subdividida em uma grade com unidades de 1 m de lado com o auxílio de trenas. Foi conduzida uma procura exaustiva por todas as aberturas de ninhos de *E. opaciventre* na área, seguida pelo mapeamento dos ninhos com o auxílio de trenas. O padrão de espaçamento dos ninhos foi estudado usando o método de Clark e Evans (1954) baseado na distância do vizinho mais próximo, o que produz a variável  $R$ , a qual pode variar de 0 (agregação perfeita) até 2,1491 (dispersão hexagonal perfeita). O valor de  $R = 1$  indica um padrão de dispersão aleatório. A significância estatística é então testada usando a transformação  $z$ . Como somente foram incluídos os ninhos presentes dentro da área, foi empregada a correção de Donnelly para a distância esperada para a colônia mais próxima (Krebs 1989).

Através desta grade foi ainda confeccionado um mapa fisionômico da área, utilizando as seguintes categorias: I. pequenas gramíneas: herbáceas de pequeno porte, com no máximo 15 cm de altura; II. gramíneas: herbáceas mais altas (e.g. capim gordura), chegando a 50 cm de altura; III. areia; IV. arbustos + palmeiras. Este mapa foi desenhado em uma folha de papel, onde foram discriminadas cada uma das categorias acima mencionadas. Após isto, as áreas correspondentes a cada categoria foram recortadas do mapa e pesadas para estimar a área relativa de cada microambiente. Estes valores foram comparados com o número de ninhos de *E. opaciventre* em cada um destes microambientes, possibilitando investigar se há uma preferência por nidificação em algum destes microambientes.

## 2.4 ESTRATÉGIAS DE FORRAGEAMENTO

Para o estudo das estratégias de forrageamento de *E. opaciventre* foram feitos acompanhamentos minuciosos das atividades de formigas de 2 colônias. Cada acompanhamento durou 5 dias, com observações das 0830 h às 1130 h e das 1430 h às 1600 h. Operárias forrageadoras foram marcadas individualmente com tinta Enamel (Enamel Paint, Testors Co. Rockford, IL, EUA) para permitir sua pronta identificação no campo. Uma área de aproximadamente 8 m<sup>2</sup> em torno da abertura do ninho foi subdividida em uma grade (1m x 1m de lado) com o auxílio de barbantes, os quais eram esticados a cerca de 30 cm do solo com o auxílio de estacas de madeira. Formigas saindo do ninho eram acompanhadas individualmente por todo o percurso, até o retorno à colônia. A cada intervalo de 60 segundos um alfinete numerado era colocado no chão no local onde a formiga estava localizada. Estes alfinetes não alteravam o comportamento das formigas. Se a forrageadora mostrasse qualquer sinal de perturbação em função do observador os dados para o respectivo trajeto eram desprezados. Com este procedimento foi possível registrar o tempo e a distância percorrida para cada viagem de forrageamento. Com o auxílio da grade cada trajeto foi desenhado em um papel com escala menor, sendo posteriormente digitalizado e sobreposto com os demais trajetos. O mesmo procedimento foi empregado para ambas as colônias. O sucesso no forrageamento foi registrado ao anotar se as formigas ao retornarem ao ninho portavam ou não um item alimentar (Ehmer e Hölldobler 1995).

### 3. RESULTADOS

Operárias de *Ectatomma opaciventre* são monomórficas e relativamente grandes, estando entre as maiores formigas do gênero. Suas colônias foram encontradas mais frequentemente em locais abertos, com grande insolação. Seus ninhos são pouco profundos, geralmente não chegando a mais de 70 cm, sendo compostos por uma abertura única seguida por uma série não ramificada de câmaras ovóides e achatadas. A abertura possui a forma de um pequeno tubo na superfície ( $\pm 2$  cm altura, 2 cm diâmetro). Suas colônias são razoavelmente pequenas, usualmente tendo entre 60 e 120 operárias. Foram escavadas mais de 10 colônias, sendo que em nenhuma delas houve evidência de poliginia (mais de uma rainha dealada) como registrado para *E. ruidum* (Lachaud 1990) e *E. permagnum* (Paiva e Brandão 1989).

*Ectatomma opaciventre* apresentou forrageamento exclusivamente diurno, com dois picos, um maior pela manhã e outro menor à tarde, reduzindo sua atividade durante as horas mais quentes e secas do dia (Fig. 1.2 a, b). Este padrão permaneceu constante durante todo o período de estudo. Entretanto, mesmo durante os horários de pico de forrageamento, o número de operárias não excedia alguns poucos indivíduos. Uma análise de correlação entre os padrões diários de forrageamento das diferentes colônias mostrou uma correspondência razoável entre estes padrões (Tabela 1.1). Contudo, nenhuma correlação significativa foi encontrada entre os parâmetros ambientais medidos (temperatura e umidade relativa) e os padrões diários de forrageamento de qualquer uma das quatro colônias, o que sugere que a temperatura e a umidade não são os fatores que determinam o padrão de atividade em *E. opaciventre*.

Os dados coletados indicam que a dieta de *E. opaciventre* é tipicamente omnívora, explorando um grande espectro de proteína animal disponível como alimento (tabela 1.2). As

presas tinham em média 0,29 mg em peso seco (D.P.= 0,150; N=67 itens), o que representa aproximadamente 17% do peso seco de uma operária. Dentre os itens mais coletados estão os operários de uma espécie de cupim, os quais foram responsáveis por 50,7% em frequência e aproximadamente 42,7 % em biomassa dos registros. A segunda classe de itens mais coletados foi a de operárias de saúvas, 19,4 % em frequência e 17,6 % em biomassa. Durante a coleta dos itens foi possível observar a atividade de limpeza de uma colônia de *E. opaciventre*, onde várias carcaças de insetos estavam sendo colocados para fora do ninho. Estas carcaças foram levadas ao laboratório e observadas sob lupa. Além dos itens presentes na tabela 1.2 foram ainda observadas carcaças de mais duas espécies de coleópteros e uma espécie de formiga, provavelmente *Camponotus rufipes*.

A taxa geral de sucesso no forrageamento foi 44,4 % (N=18 observações). Os dados oriundos das armadilhas de solo mostram que as operárias não coletavam os itens de acordo com a sua disponibilidade no ambiente. O besouro buprestídeo, o qual representa somente 8,9 % dos itens coletados pelas operárias, foi responsável por 41,4 % dos itens coletados nas armadilhas de solo (Tabela 1.2). Isto pode ser explicado pela grande agilidade e capacidade de escape destes besouros, já que em várias ocasiões foram observadas tentativas frustradas de predação destes animais por *E. opaciventre*. Por outro lado a relativa escassez de registros de cupins pode representar um artefato do método de coleta, visto que estes insetos têm distribuição espacial restrita e pouca atividade epigéica. Com efeito, a maior parte dos cupins coletados estavam próximos à abertura de suas colônias.

Ao encontrar um item alimentar potencial, *E. opaciventre* apresentava uma flexibilidade comportamental de acordo com a natureza do item. Este usualmente era detectado a cerca de 1-2 cm, quando a formiga permanecia imóvel. Após alguns segundos iniciava-se uma inspeção

com as antenas. Quando o item não oferecia perigo de injúria à formiga forrageadora, como no caso de operários de cupins e insetos mortos, os itens eram simplesmente agarrados com as mandíbulas e levados diretamente ao ninho. Por outro lado, ao lidar com presas mais perigosas, como operárias de *Atta* e soldados de cupins, as forrageadoras de *E. opaciventre* demoravam mais para o ataque, ferroando a presa uma ou várias vezes antes levá-la ao ninho.

Quando uma presa escapava à primeira investida, ou quando a formiga detectava algo se movendo, a operária de *E. opaciventre* apresentava um aumento na procura, velocidade e sinuosidade da rota (comportamento de reserva, *sensu* Déjean 1988). Este comportamento já foi observado para outras espécies, e a sua função tem sido relacionada com a possibilidade de coletar uma variedade mais ampla de tamanhos e tipos de presas (Déjean 1988, Déjean *et al.* 1993). Este comportamento foi particularmente útil na coleta dos besouros buprestídeos, os quais eram muito ágeis e rápidos e, sem comportamento de reserva, dificilmente seriam capturados.

Não houve nenhuma evidência de recrutamento de operárias no campo, seja sob a forma de trilha ou sob a forma de recrutamento em tandem. As forrageadoras carregam um item alimentar por vez e o tamanho deste é geralmente limitado àquele que uma operária é capaz de carregar sozinha. Em uma ocasião foi possível observar uma operária de *E. opaciventre* tentando carregar um mantídeo morto para o ninho; após mais de 40 min de tentativas frustradas devido ao grande tamanho do item, a operária voltou ao ninho e lá permaneceu. Nunca foi observado roubo de itens alimentares entre operárias de diferentes colônias de *E. opaciventre* como foi descrito para *E. ruidum* (Breed *et al.* 1990), ou o uso de trilhas de outras espécies de formigas para roubar presas (Perfecto e Vandermeer 1993).

Em uma ocasião foi possível observar várias operárias coletando água de orvalho que estava depositada sobre uma bandeirola de marcação. A forma de carregar o líquido é a tipicamente encontrada entre as poneríneas ao transportar água ou exsudatos de plantas ou homópteros (Hölldobler 1985). As gotículas são mantidas entre as mandíbulas abertas e contra a borda do clipeo por tensão superficial, e assim levadas para o interior da colônia.

O mapeamento de todos os ninhos em uma área de 900 m<sup>2</sup> mostrou uma densidade de 0,0155 ninhos/m<sup>2</sup>. O padrão de dispersão de ninhos mostrou uma tendência a uma distribuição regular ( $Z=2,95$ ;  $p=0,0016$ ;  $N=14$  ninhos), com uma distância média da colônia mais próxima de 5,85 m e com um índice de agregação de 1,482. Os dados a respeito da distribuição das colônias nos diferentes microambientes mostra que a localização de uma determinada colônia na área estudada não se dá ao acaso. Dentre os microambientes presentes na área de estudo, os estruturalmente mais complexos, como nas categorias *gramíneas* e *arbustos + palmeiras* foram preferidos por *E. opaciventre* como sítios de nidificação ( $p<0,0001$  e  $p=0,0015$  respectivamente, teste  $Z$  bicaudal para proporções). Microambientes simples como na categoria *pequenas gramíneas* foram evitados ( $p<0,0001$ , teste  $Z$  bicaudal para proporções), contudo a categoria *areia* não causou preferência nem aversão ( $p=0,4286$ , teste  $Z$  bicaudal para proporções).

Os mapas representando as rotas de forrageamento mostram a existência de fidelidade individual de rota (Fig. 1.3). Cada formiga especializa-se por uma fração possível da área de forrageamento da colônia e a esta área volta repetidamente, havendo pouca sobreposição entre as rotas de cada operária. Em nenhum momento uma forrageadora foi vista em uma área que não a sua habitual. Este padrão mostrou-se consistente em ambas as colônias estudadas.

Uma rota típica de uma forrageadora com sucesso está mostrada na Figura 1.4. A formiga apresenta uma rota sinuosa, a qual continua até seu retorno para o ninho no caso de não achar presa. A Figura 1.5 mostra que há diferenças na velocidade da operária ao longo de uma rota de forrageamento típica, sendo que a velocidade de retorno ao ninho neste caso chega a quase 5 vezes a velocidade normal de deslocamento.

A tabela 1.3 resume as principais características de forrageamento de formigas analisadas individualmente. Sempre que houve mais de um registro para uma única formiga era feita uma média, a qual era incluída na análise como um dado individual. Houve diferenças significativas em todas as características de forrageamento entre as colônias, o que provavelmente é um reflexo de diferenças nos tamanhos das colônias (Breed *et al.* 1990).

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. ESTRUTURA DO NINHO

Entre as formigas podem ser encontrar muitos tipos de diferentes de ninhos, os quais podem variar muito quanto à forma, tamanho e localização no ambiente (Hölldobler e Wilson 1990). Alguns são muito simples, como na ponerínea *Odontomachus bauri*, sendo representados simplesmente por câmaras entre folhas acumuladas na serrapilheira (Ehmer e Hölldobler 1995). Em *Amblyopone pallipes*, uma das espécies mais primitivas do complexo poneróide, os ninhos são construídos sob pedras ou troncos caídos, consistindo em uma ou duas depressões rasas (6-10 mm), das quais um túnel simples se abre em uma ou duas galerias subterrâneas (Traniello 1982). Nas formigas cortadeiras, por sua vez, os ninhos podem chegar a várias dezenas de metros cúbicos, sendo importantes para a ciclagem de nutrientes em alguns ambientes (Moutinho *et al.* 1993). Outras formigas ainda nidificam dentro de estruturas

especiais de plantas, como no caso das plantas mirmecófilas (Benson 1985). Apesar de variarem muito entre as espécies, em geral cada espécie tem sua forma particular de nidificação (Hölldobler e Wilson 1990).

A estrutura do ninho de *E. opaciventre* não difere substancialmente daquela descrita para outras espécies do gênero. Todas as espécies de *Ectatomma* estudadas até o momento nidificam no solo (*E. ruidum*, Levings e Franks 1982; *E. tuberculatum*, Wheeler 1986; *E. quadridens*, Overal 1986; *E. permagnum*, Paiva e Brandão 1989; *E. opaciventre*, presente estudo; *E. edentatum*, obs. pes.), mesmo que em alguns casos grande parte do forrageamento seja arborícola, como em *E. tuberculatum* (Levings e Franks 1982, Wheeler 1986). Apesar disso algumas diferenças podem ser observadas. O ninho de *E. ruidum* pode chegar a 2 metros de profundidade e tem sua entrada recoberta por serrapilheira (Lachaud 1990). Além disso algumas colônias possuem uma ou duas câmaras acessórias sem comunicação subterrânea, mas com tráfego de operárias entre elas (Lachaud 1990). Outra diferença é o número de entradas do ninho. A maior parte das espécies possui uma entrada única para a colônia, como em *E. quadridens* (Overal 1986), *E. ruidum* (Lachaud 1990) e *E. opaciventre* (presente estudo), uma característica comum a vários poneríneos (Peeters e Crewe 1987). Porém o ninho de *E. tuberculatum* possui várias entradas, as quais geralmente estão associadas a bases de troncos de árvores (Wheeler, 1986). Várias entradas podem também ser encontradas em ninhos de *E. edentatum* (obs. pes.).

#### 4.2. PADRÃO DIÁRIO DE FORRAGEAMENTO

O padrão de forrageamento primariamente diurno é comum a várias formigas proximamente relacionadas filogeneticamente a *E. opaciventre*, como *E. permagnum*, *E.*

*ruidum*, *E. quadricdens* (Overal 1986, Paiva e Brandão 1989, Pratt 1989, Passera *et al.* 1994) embora possa haver pequenas variações sazonais deste padrão (Valenzuela-González *et al.* 1995). Outro fenômeno comum a estas formigas é a diminuição na intensidade de forrageamento nas horas mais quentes do dia, formando um padrão de atividade caracteristicamente bimodal, o que também é comum a várias poneríneas (cf. Overal 1986, Déjean e Lachaud 1994, Duncan e Crewe 1994, Passera *et al.* 1994). Contudo, outros tipos de ritmos de forrageamento também podem ocorrer. A espécie *E. tuberculatum* possui um forrageamento caracteristicamente noturno, mas mantém ainda algum forrageamento durante o dia (Wheeler 1986). A ponerínea *Pachycondyla villosa* é uma espécie crepuscular, com dois picos na atividade, um ao amanhecer (entre 6h e 7h) e outro ao final do dia (entre 17h e 18 h) (Valenzuela-Gonzales *et al.* 1994). *Odontomachus bauri*, por sua vez, apresenta aproximadamente o mesmo ritmo de forrageamento durante todo o fotociclo (Ehmer e Hölldobler 1995).

Ainda que a atividade de forrageamento primariamente diurno seja comum a várias espécies da sub-família Ponerinae, de forma geral, alguma atividade ainda permanece durante a noite (Breed e Bennet 1985, Pratt 1989). Contudo observa-se em *E. opaciventre* uma restrição da atividade de forrageamento a somente poucas horas durante o dia. Os dados ambientais mostrados neste estudo sugerem que temperatura e umidade provavelmente não são a causa deste padrão, dada a falta de correlação entre estas variáveis e a atividade de forrageamento. Provavelmente isto é resultado do número extremamente reduzido de forrageadoras em atividade nesta espécie, algo não encontrado em nenhuma outra *Ectatomma*.

Muitos fatores podem influenciar a atividade de forrageamento de colônias de formigas, como pluviosidade (Fowler e Roberts 1980, Young e Hermann 1980, Valenzuela-Gonzales *et*

al. 1994), a presença de parasitóides (Orr *et al.* 1995, Orr 1992) e competição interespecífica (Kugler 1984). Porém, quais são os fatores mais importantes na determinação do padrão diário de forrageamento de uma colônia de formigas? Em geral a temperatura é apontada como uma das restrições mais importantes para o forrageamento. Em ambientes áridos o perigo de dessecação é muito grande, o que faz com que espécies adaptadas para estes ambientes busquem estratégias que minimizem estes riscos (Peeters e Crewe 1987, Hölldobler e Wilson 1990). Apesar do padrão de atividades de formigas frequentemente estar associado a variações na umidade e temperatura ambientes (Bernstein 1974), estes fatores podem limitar, mas provavelmente não são a causa do ritmo de forrageamento empregado por uma determinada espécie. Isto fica evidente pelo fato de que muitas espécies proximamente relacionadas filogeneticamente (e conseqüentemente com capacidades e limitações fisiológicas semelhantes) frequentemente apresentam padrões de forrageamento radicalmente distintos, como *E. ruidum* e *E. tuberculatum* (McCluskey (1987). Provavelmente o padrão diário de atividades é ajustado por meio da seleção natural para maximizar o ganho energético na coleta de itens alimentares (Bernstein 1974, 1975), minimizando o forrageamento durante períodos em que o alimento não está suficientemente abundante para tornar o forrageamento “lucrativo” energeticamente (Bernstein 1979).

Mesmo que a causa remota do padrão de atividades de uma colônia não seja baseada em fatores ambientais como temperatura ou umidade, no decorrer de um dia uma colônia precisa de pistas que indiquem quando forragear. Há duas possibilidades de pistas que as formigas podem utilizar para balizar seu forrageamento: (1) usando pistas externas como temperatura, umidade e luminosidade, ou (2) usando ritmos circadianos (endógenos).

McCluskey (1987) estudou os padrões diários de forrageamento de *E. ruidum* e *E. tuberculatum* no campo. Para *E. ruidum* este autor encontrou um padrão unimodal diurno e para *E. tuberculatum* ele encontrou um comportamento basicamente noturno, com um pico de atividade no início da noite. McCluskey (1987) trouxe colônias de *E. ruidum* e *E. tuberculatum* para o laboratório e as manteve sob condições de umidade e temperatura constantes, somente alternando 12h de luz e 12h de escuro. Sob estas condições as colônias mantiveram o mesmo padrão de atividades que apresentavam no campo, i.e., com *E. ruidum* forrageando durante o “dia” e *E. tuberculatum* forrageando no escuro, com um pico de atividade no início da “noite”. Isto demonstra que, pelo menos para estas espécies, a temperatura e a umidade não são os fatores próximos que determinam o padrão diário de forrageamento. Curiosamente, ao manter *E. tuberculatum* totalmente no escuro ou mesmo invertendo o padrão “noite/dia”, o padrão de forrageamento continuou constante, o que demonstra a existência de ritmos circadianos (internamente controlados) genuínos. Todavia, nas colônias de *E. ruidum* e em outro estudo envolvendo *Paraponera clavata* (McCluskey e Brown 1972), a manutenção do padrão de atividades em períodos de escuridão constante não foram conclusivos, devido ao pequeno tamanho amostral. Há poucos estudos envolvendo ritmos circadianos em formigas, mas é possível que a sua ocorrência seja ampla (Hogson 1955, McCluskey 1987).

#### 4.3. DIETA

A vasta maioria dos trabalhos envolvendo estudos de dieta de formigas são feitos coletando itens trazidos ao ninho por operárias forrageadoras, itens estes que supostamente teriam sido predados (Paiva e Brandão 1989, Fresneau 1985, Wang e Tang 1994, Valenzuela-González *et al.* 1995). Wheeler (1986), estudando *Ectatomma tuberculatum*, utilizou este

método e afirmou que esta espécie pode subjugar presas grandes e agressivas como uma vespa polibínea, sem porém nunca ter visto algum evento de predação. Estes tipos de afirmações fazem com que formigas da sub-família Ponerinae, em particular as espécies do gênero *Ectatomma*, sejam largamente consideradas como essencialmente predadoras (Carroll e Janzen 1973, Fernández 1991). O presente estudo mostra que *E. opaciventre* é tanto predadora como detritívora, alimentando-se oportunisticamente, o que é comum ao gênero (Pratt 1989, Lachaud 1990, Valenzuela-González *et al.* 1995).

Formigas podem variar muito quanto à especificidade e à diversidade dos itens de suas dietas. Formigas do gênero *Leptogenys* alimentam-se basicamente de isópodes oniscóides, mesmo quando outras presas potenciais estão presentes, como cupins e anelídeos (Freitas 1995, Déjean 1997). Várias espécies caçam exclusivamente determinadas espécies de cupins, como as poneríneas *Pachycondyla marginata* (Leal e Oliveira 1995) e *Ophthalmopone berthoudi* (Peeters e Crewe 1987). Há também espécies oportunistas, com grande diversidade de itens em suas dietas. Fowler e Roberts (1980) encontraram na dieta da formicínea *Camponotus pennsylvanicus* 14 diferentes classes de itens, principalmente representados por artrópodes, os quais foram agrupados ao nível de família. A dieta da ponerínea *Odontomachus bauri* foi composta por 14 classes de artrópodes ao nível de ordem (Ehmer e Hölldobler 1995).

Uma dieta oportunista é característica também das espécies de *Ectatomma*. Contudo, a dieta registrada para *E. opaciventre* neste estudo é certamente a menos diversa já registrada para uma espécie de *Ectatomma*. Lachaud (1990), estudando *E. ruidum*, registrou 19 tipos de itens alimentares. Dentre estes 28,8 % correspondiam a alimentos líquidos baseados em carboidratos, como néctar extrafloral, exsudatos de homópteros e polpas de frutos (Lachaud 1990). É interessante notar que, assim como em *E. opaciventre*, um dos itens mais coletados

por *E. ruidum* naquele estudo foram formigas, as quais representaram 18,8 % dos itens na estação seca e 17,2 na estação chuvosa. Este padrão também ocorreu para *E. permagnum*, cuja dieta possuía como componentes predominantes alados e operárias de *Pheidole* spp. e *Camponotus* spp. (Paiva e Brandão 1989). Formigas também são itens alimentares importantes no gênero *Gnamptogenys*, muito proximamente relacionado filogeneticamente de *Ectatomma* (Pratt 1994). Wheeler (1986), estudando a dieta de *E. tuberculatum*, também observou a presença de formigas (*Odontomachus bauri*, *Pheidole punctatissima*, *Azteca* e *Camponotus*), além de outros pequenos artrópodes, como cupins e mantídeos. Além destes itens a dieta também era complementada com componentes líquidos (exsudato de homópteros ou néctar extrafloral), os quais podem chegar a 35,5 % das viagens de forrageamento bem sucedidas nesta espécie (Valenzuela-González *et al.* 1995). A dieta rica em líquidos parece ser mais importante em espécies arborícolas, 57% da dieta sob a forma de líquidos em *Pachycondyla villosa* (provavelmente NEF e Frutos) (Valenzuela-Gonzales *et al.* 1994). A baixa diversidade de itens na dieta de *E. opaciventre*, contudo, não foi causada por uma alta seletividade como no caso de formigas especializadas citadas acima, mas pela baixa diversidade de itens disponíveis na natureza. Isto é confirmado com observações de laboratório, onde operárias aceitavam prontamente outros tipos de itens, como larvas do besouro *Tenebrio molitor* e pedaços da barata *Nauphoeta cinerea*.

O sucesso de forrageamento apresentado por *E. opaciventre* neste estudo, como determinado pela proporção de operárias que retornavam ao ninho com itens alimentares, foi comparável ao de outras poneríneas como *Hagensia havilandi* (37%) (Duncan e Crewe 1994), *Odontomachus bauri* (28%) (Ehmer e Hölldobler 1995), *Pachycondyla villosa* (52.8%) (Valenzuela-Gonzales *et al.* 1994), *Paraponera clavata* (45%) (Breed e Bennet 1985), mas

consideravelmente maior do que o encontrado para *E. ruidum* (11%, Passera *et al.* 1994; 12%, Lachaud 1990). Aparentemente sucessos de forrageamento tão altos como 80 a 90% encontrados na ponerínea *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *apicalis* (Fresneau 1985) ou tão baixos como 0,96 % para *Camponotus pennsylvanicus* (Fowler e Roberts 1980) representam casos excepcionais.

Um comportamento extremamente comum em *E. ruidum* é o roubo de itens alimentares entre colônias (Breed *et al.* 1990). Neste comportamento operárias de uma colônia interceptam os itens alimentares levados por operárias de outra colônia ao chegarem de uma viagem de forrageamento. Embora já tenha sido descrito para outras espécies de formigas (Hölldobler 1986 e referências inclusas), este comportamento nunca foi observado para *E. opaciventre* durante o período de estudo. A baixa densidade de ninhos de *E. opaciventre* no local de estudo, associada com o número extremamente baixo de forrageadoras ativas, pode ser a causa desta ausência.

#### 4.4 FORRAGEAMENTO

Usando a definição de Beckers *et al.* (1989), *Ectatomma opaciventre* apresenta a estratégia de forrageamento chamada *forrageamento individual* ou *difuso*, onde não há cooperação sistemática ou comunicação na descoberta, captura ou transporte de itens alimentares. Esta estratégia é adequada a *E. opaciventre*, já que itens alimentares como os presentes em sua dieta estão distribuídos de forma imprevisível no tempo e no espaço (Carroll e Janzen 1973, Duncan e Crewe 1994).

Esta estratégia é comum a outras espécies do gênero como *E. ruidum* e *E. quadridens* (Overal 1986, Lachaud 1990, Passera *et al.* 1994, Valenzuela-González 1995). Contudo, estas

eventualmente podem também recrutar companheiras de ninho (Overal 1986, Pratt 1989, Breed *et al.* 1990, Schatz *et al.* 1997), comportamento ausente para *E. opaciventre*. No caso de *E. ruidum* há uma forma de recrutamento em massa para fontes ricas ou difíceis, realizado através de feromônios oriundos da glândula de Dufour, um fonte não usual de feromônio de trilha (Bestmann *et al.* 1995).

Uma explicação para esta ausência em *E. opaciventre* seria que o recrutamento não é necessário, visto que todas as presas que ocorrem na área de estudo podem ser carregadas por operárias solitárias. Porém, experimentos de laboratório (capítulo 3) falharam em evidenciar este comportamento face a uma diversidade de fontes alimentares. Contudo, estes estudos sugerem que há *facilitação social* (Wilson 1971, Peeters e Crewe 1987), ou seja, o retorno de forrageadoras individuais aumentava a inquietação dentro do ninho, o que leva outras formigas a saírem do ninho para procurar alimento, embora a deposição de trilhas químicas e/ou outra forma de informação direcional esteja ausente.

Como o forrageamento foi exclusivamente individual, em nenhum caso *E. opaciventre* apresentou divisão de trabalho para busca de alimento como encontrado em *E. ruidum* (Schatz *et al.* 1996) e em *Pachycondyla cafraria* (Agbogba e Howse 1992).

As forrageadoras de *E. opaciventre* especializam-se em zonas particulares de forrageamento, desta forma possibilitando uma exploração simultânea de uma área mais ampla de forrageamento para a colônia inteira. Este tipo de fidelidade espacial é chamada fidelidade de rota e já foi observada anteriormente em outras poneríneas por Uezu (1977), Lachaud *et al.* (1984), Fresneau (1985) e Déjean *et al.* (1993a). O termo fidelidade de rota foi primeiramente proposto por Rosengren (1971), significando a tendência de uma forrageadora individual em preferir uma determinada rota a um número de alternativas (Rosengren e Fortelius 1986). Nesta

estratégia as forrageadoras especializam-se em explorar "sub-territórios" individuais aos quais elas retornam repetidamente. Isto permite que operárias orientem-se mais rapidamente para os recursos alimentares e voltem mais rápido ao ninho (Harrison *et al.* 1989, Traniello 1989, Beugnon e Fourcassié 1988, Beugnon e Déjean 1992). Este tipo de estratégia reduz tanto o investimento de tempo em procura de alimento como restrições externas ao forrageamento tais como desorientação e ataques por competidores ou predadores (Wehner *et al.* 1983). Quanto a este último aspecto cabe ressaltar que as forrageadoras de *E. opaciventre*, quando alarmadas, fogem para a sua respectiva área de forrageamento, o que vem a sustentar sua importância como proteção contra predadores. Apesar de ser considerada por alguns autores como uma forma de otimização no forrageamento (e.g. Fresneau 1985), há dúvidas a respeito do quanto este tipo de estratégia corresponde ao esperado pela teoria de forrageamento ótimo (Goss *et al.* 1989).

Fresneau (1985) propôs um mecanismo simples para explicar a fidelidade de rota em forrageadoras individuais: Durante suas primeiras saídas do ninho, novas forrageadoras selecionam uma rota aproximada. Esta rota pode ser confirmada quando da captura da primeira presa e, por um processo de aprendizagem por reforço, resultaria no favorecimento da manutenção de uma rota. Apesar de ser uma boa explicação para a manutenção de rotas estáveis de forrageamento, esta hipótese não explica como as áreas de forrageamento de operárias individuais mantêm-se discretas. Uma observação em *E. opaciventre* pode esclarecer este aspecto. Sempre que operárias de uma mesma colônia encontravam-se na área de forrageamento, ambas as formigas iniciavam uma antenação mútua rápida na cabeça da companheira e logo cada uma seguia seu caminho. Este mecanismo simples poderia fazer com que a forrageadora tendesse a diminuir a procura de alimento em áreas comuns com outras

fornageadoras, assim evitando redundâncias e aumentando a eficiência na coleta de alimento ao nível da colônia. Mais observações de campo para esta e outras espécies são porém necessárias para confirmar esta hipótese.

Assim como *E. opaciventre*, a ponerínea *Pachycondyla apicalis* também apresenta fidelidade de rota (Fresneau 1985). Todavia, ao contrário da rota de forrageamento descrita para *P. apicalis*, a qual é extremamente precisa e estável, as forrageadoras de *E. opaciventre* não tomavam o mesmo trajeto para voltar para o ninho. Isto sugere que o papel de pistas químicas durante o forrageamento deve ser desprezível (a retirada da camada superficial de solo não produziu nenhuma resposta evidente por parte das forrageadoras, o que confirma esta idéia). A maior heterogeneidade do ambiente em *P. apicalis* (floresta) também poderia ser responsável por esta diferença, já que há muito mais pistas para “balizar” a rota, como pistas visuais horizontais e pistas de copa (Hölldobler 1980).

O termo fidelidade de rota e seus sinônimos tem sido empregado indiscriminadamente na literatura sempre que forrageadoras tendem a retornar a uma área específica de forrageamento. Todavia, esta semelhança superficial pode estar reunindo sob o mesmo termo fenômenos cujos processos e mecanismos subjacentes são distintos. São agrupadas sob este termo espécies com estratégia de forrageamento em tronco como *Formica* spp. (Rosengren e Fortelius 1986) e *Pogonomyrmex* sp. (Hölldobler 1971), mas também espécies com estratégia de forrageamento individual, como *Pachycondyla apicalis* (Fresneau 1985) e *E. opaciventre*. Mesmo entre as espécies com forrageamento individual, há várias diferenças. As operárias de *Paltothyreus tarsatus* apresentam uma fidelidade espacial frouxa por determinadas áreas de forrageamento da colônia associadas às saídas múltiplas da colônia, mas podem forragear em outras áreas quando recrutadas (Déjean *et al.* 1993). Estas diferenças entre os vários “tipos” de fidelidade

de rota provavelmente refletem diferenças ao nível de processos como comunicação química, tipos de navegação espacial, capacidades de memória individual das forrageadoras e estrutura espacial dos recursos alimentares. Para melhor entender a evolução de “fidelidade de rota” é portanto premente identificar e avaliar estas diferenças e buscar hipóteses que as levem em conta.

#### 4.5. DENSIDADE E DISTRIBUIÇÃO DE NINHOS

A densidade local de ninhos de formigas do gênero *Ectatomma* pode ser muito variável. Há registros de densidades de ninhos em *E. ruidum* desde 0,14 ninhos/m<sup>2</sup> (Breed *et al.* 1990) até 1,06 ninhos/m<sup>2</sup> (Pratt 1989). Paiva e Brandão (1989), estudando *E. permagnum*, encontraram uma densidade de 0,148 ninhos/m<sup>2</sup>, quase 10 vezes maior do que a encontrada para *E. opaciventre*. Wheeler (1986), estudando *E. tuberculatum* no Panamá, encontrou uma densidade de 0,06 colônias por m<sup>2</sup>. Apesar de variações nas densidades, em geral os ninhos encontram-se hiperdispersos (Levings e Franks 1982, Wheeler 1986). Paiva e Brandão (1989) não encontraram evidência de distribuição regular de ninhos em *E. permagnum* (este resultado deve ser considerado com cautela, já que a correção de Donnelly não foi empregada, o que favorece a distribuição aleatória). Estas variações certamente influenciam vários processos populacionais dependentes de densidade, como roubo entre colônias (Breed *et al.* 1990), competição intra- e interespecífica e territorialidade (Levings e Traniello 1981, Gordon 1992).

Os padrões de distribuição de colônias de formigas têm sido estudados para avaliar a maneira de exploração de recursos pelas diferentes espécies. Há basicamente três padrões possíveis: aleatório, agrupado e regular (também chamado hiperdisperso). Este último caso, o padrão hiperdisperso, tem sido apontado por vários estudos como um indicativo de competição

intra-específica. Contudo, há basicamente quatro mecanismos que podem gerar o padrão de disposição espacial hiperdisperso em colônias de formigas (Ryti e Case 1986):

(1) *Competição intra-específica*: A competição entre as colônias afetaria os padrões de espaçamento das colônias ao promover extinção das colônias intersticiais quando alimento, espaço ou outro recurso for limitante (Hölldobler 1981, Brown e Gordon 1997). Em alguns casos o maior custo em ter uma colônia competidora próxima não está necessariamente relacionado às interações agonísticas em si, mas à diminuição dos recursos alimentares disponíveis (Gordon e Kulig 1996);

(2) *Predação de rainhas fundadoras*: A predação por colônias já estabelecidas de rainhas em atividade de fundação de ninho poderia produzir a hiperdispersão. Pontin (1960) mostrou que *Lasius niger* e *Lasius flavus* têm maior tendência de atacar rainhas co-específicas do que de outras espécies. Além disso, rainhas têm reservas ricas em gordura, o que as fazem um item alimentar valioso (Hölldobler e Wilson 1990);

(3) *Predação em colônias estabelecidas*: predadores de uma determinada espécie de formiga tenderiam a forragear mais frequentemente em colônias próximas, causando a extinção destas colônias agrupadas;

(4) *Preferência de microhabitat por rainhas fundadoras*: locais adequados para nidificação - conjuntos de condições de solo e vegetação espécie-específicos - podem estar hiperdispersos.

No presente estudo algumas destas hipóteses puderam ser abordadas. Em *E. opaciventre* o número de operárias forrageadoras ativas era muito reduzido ao ponto do registro de encontros entre operárias de colônias diferentes ser muito raro. Isto leva a crer que a interação direta

entre operárias de diferentes colônias não é a principal causa da distribuição hiperdispersa das colônias, o que indicaria a predação de rainhas como uma alternativa possível. Esta idéia parece razoável, já que rainhas de *E. tuberculatum* têm a fundação do ninho parcialmente claustral, típica de poneríneos (Déjean e Lachaud 1992). Nesta forma de fundação de ninhos a rainha funda a colônia e é o único indivíduo forrageador da colônia até o desenvolvimento das primeiras operárias, o que em *E. tuberculatum* pode durar entre 90 e 110 dias após a fundação da colônia (Déjean e Lachaud 1992). Após esta fase a rainha ainda continua a forragear juntamente com as primeiras operárias por um tempo. Nesta fase a predação de rainhas poderia ser maior em regiões mais próximas de colônias já estabelecidas.

Estudos que abordam os padrões de distribuição de ninhos de formigas geralmente assumem que o ambiente é homogêneo (e.g. Levings e Franks 1982). O que o presente estudo mostra é que esta pressuposição nem sempre se mantém. Os ninhos de *E. opaciventre* apresentavam alta seletividade quanto ao local de nidificação. Isto indica que nem todos os microambientes disponíveis são adequados para o estabelecimento da colônia. Neste caso (e nos outros estudos que desconsideram esta variável) é possível que a distribuição hiperdispersa seja somente um artefato do padrão de distribuição de sítios de nidificação adequados.

## 5. REFERÊNCIAS CITADAS

- Agbogba, C. e P.E. Howse 1992. Division of labour between foraging workers of the ponerine ant *Pachycondyla caffraria* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 39: 455-458.
- Beckers, R., S. Goss, J.L. Deneubourg e J.M. Pasteels 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche.* 96: 239-253.

- Benson, W.W.. 1985. Amazon ant-plants. In: Amazonia.. Prance, G.T.(ed.). Pergamon Press, New York, p. 239-266.
- Bernstein, R.A. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. Amer. Nat. 108: 490-498.
- Bernstein, R.A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. Ecology. 56: 213-219.
- Bernstein, R.A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. J. Anim. Ecol. 48: 921-930.
- Bestmann, H. J., E. Janssen, F. Kern, B. Liepold e B. Hölldobler. 1995. All-*trans* geranylgeranyl acetate and geranylgeraniol, recruitment pheromone components of the dufour gland of the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. Naturwissenschaften. 82: 334-336.
- Beugnon, G. e A. Déjean. 1992. Adaptive properties of the chemical trail system of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera: Formicinae). Ins. Soc. 39: 341-346.
- Beugnon, G. e V. Fourcassié. 1988. How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system ? II. Field experiments. Ins. Soc. 35: 106-124.
- Breed, M. D. e Bennet, B. 1985. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: a field study. Ins. Soc. 32: 198-208.
- Breed, M.D. e B. Bennet. 1985. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: a field study. Ins. Soc. 32(2): 198-208.
- Breed, M.D., P. Abel, T.J. Bleuze e S.E. Denton. 1990. Thievery, home ranges and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. Oecologia 84: 117-21.

- Brown, M. J. F. e Gordon, D. M. 1997. Individual specialization and encounters between harvester ant colonies. *Behaviour*. 134: 849-866.
- Carroll, C.R. e D.H. Janzen 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- Clark, P.J. e F.C. Evans. 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 281-290.
- Déjean, A. 1988. Failure as an effective stimulus of a “reserve behavior” which allows the capture of alternative prey by *Serrastruma serrula* workers (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology* 4: 325-339.
- Déjean, A. 1997. Distribution of colonies and prey specialization in the ponerine ant genus *Leptogenys* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 29: 293-299.
- Déjean, A. e C. Evraerts. 1997. Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: a comparative study. *J. Insect Behav.* 10: 177-191.
- Déjean, A. e E.P. Bashingwa. 1985. La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae - Ponerinae). *Ins. Soc.*32: 23-42.
- Déjean, A. e J.-P. Lachaud 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Ins. Soc.* 39: 129-143.
- Déjean, A. e J.-P. Lachaud. 1994. Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). *Ins. Soc.* 41: 191-210.
- Déjean, A., G. Beugnon e J.P. Lachaud . 1993. Spatial components of foraging behavior in an african ponerine ant, *Paltothyreus tarsatus*. *J. Insect Behav.* 6: 271-285.

- Déjean, A., J.P. Lachaud e G. Beugnon. 1993b. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: na ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.* 11: 43-53.
- Duncan, F.D. e R.M. Crewe. 1994. Field study on the foraging characteristics of a ponerine ant, *Hagensia havilandi* Forel. *Ins. Soc.* 41: 85-98.
- Ehmer, B. e B. Hölldobler 1995. Foraging behavior of *Odontomachus bauri* on Barro Colorado Island, Panama. *Psyche.* 102: 215-224.
- Fernández, F. 1991. Las hormigas cazadoras del genero *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia. *Caldasia* 16(79): 551-564.
- Fewell, J.H. 1990. Directional fidelity as a foraging constraint in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Oecologia.* 82: 45-51.
- Fowler, H. G. e Roberts, R. B. 1980. Foraging behavior of the carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus*, (Hymenoptera: Formicidae) in New Jersey. *J. Kansas Entomol. Soc.* 53: 295-304.
- Fowler, H.G. 1987. Communication and optimal foraging in the ant *Tetramorium caespitum* (Hymenoptera: Formicidae). *Ciênc. Cult.* 39: 301-303.
- Franks, N.R. e C.R. Fletcher. 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration: *Eciton burchelli* on Barro Colorado Island, Panama. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 261-270.
- Freitas, A.V.L. 1995. Nest relocation and prey specialization in the ant *Leptogenys propefalcigera* Roger (Formicidae: Ponerinae) in an urban area in southeastern Brazil. *Ins. Soc.* 42: 453-456.
- Fresneau, D. 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Ins. Soc.* 32: 109-116.

- Gianotti, E. 1988. Composição florística e estrutura fitossociológica da vegetação de cerrado e de transição entre cerrado e mata ciliar da Estação Experimental de Itirapina (SP). Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Goodland, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *J. Ecol.* 59: 411-9.
- Gordon, D.M. 1992. How colony growth affects forager intrusion between neighboring harvester ant colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 417-427.
- Gordon, D.M. e A.W. Kulig 1996. Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution fo harvester ant nests. *Ecology.* 77: 2393-2409.
- Goss, S., D. Fresneau, J.L. Deneubourg, J.-P. Lachaud e J. Valenzuela-González 1989. Individual foraging in the ant *Pachycondyla apicalis*. *Oecologia.* 80: 65-69.
- Gotwald, W.H. 1995. Army ants: the biology of social predation. Comstock Publishing Associates - Cornell University Press, Ithaca.
- Harrison, J. F., Canada, J.H. Fewell, T.M. Stillere M.D. Breed. 1989. Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Anim. Behav.* 37, 869-871.
- Henriques, A. e P.R.S. Moutinho. 1994. Algumas observações sobre a organização social de *Pachycondila crassinoda* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Revta. bras. Ent.* 38: 605-611.
- Hogson, E.S. 1955. An ecological study of the behavior of the leaf-cutter ant *Atta cephalotes*. *Ecology* 36: 293-304
- Holder Bailey, K. e G.A. Polis 1987. Optimal and central-place foraging theory applied to a desert harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia.* 72: 440-448.

- Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. Behav. Ecol. Sociobiol. 1: 3-44.
- Hölldobler, B. 1978. Ethological aspects of chemical communication in ants. Adv. Study Anim. Behav. 8: 75-115.
- Hölldobler, B. 1979. Territoriality in ants. Proc. Amer. Philos. Soc. 123: 4.
- Hölldobler, B. 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 9: 301-314.
- Hölldobler, B. 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera: Formicidae). Psyche 89: 3-23.
- Hölldobler, B. 1985. Liquid food transmission and antennation signals in ponerine ants. Israel J. Entomol., 19, 89-99.
- Hölldobler, B. 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. Oecologia. 69: 12-15.
- Hölldobler, B. e C.J. Lumsden 1980. Territorial strategies in ants. Science. 210: 732-739.
- Hölldobler, B. e E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge.
- Hölldobler, B. e Traniello, J. 1980. Tandem running pheromone in ponerine ants. Naturwissenschaften. 67: S360.
- Houston, A., P. Schmid-Hempel e A. Kacelnik. 1988. Foraging strategy, worker mortality, and the growth of the colony in social insects. Am. Nat. 131: 107-114.
- Jaffé, K. e M. Marquez 1987. On agonistic behaviour among workers of the ponerinae ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc. 34: 87-95.



- Jayasuriya, A.K. e J.F.A. Traniello. 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery)(Formicidae: Aneuretinae) I. Distribution, abundance, colony structure, and foraging ecology. *Ins. Soc.* 32: 262-74.
- Johnson, L. K. *et al.* 1987. Defense of food supply by eusocial colonies. *Amer. Zool.* 27: 347-358.
- Kugler, C. 1984. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: Foraging and competition. *Biotropica.* 16: 227-234.
- Lachaud, J.-P. 1990. Foraging activity and diet in some neotropical ponerine ants. I. *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Fol. Entomol. Mex.* 78: 214-256.
- Lachaud, J.P. e A. Déjean 1994. Predatory behavior of a seed-eating ant *Brachyponera senaarensis*. *Entomol. exp. appl.* 72: 145-155.
- Lachaud, J.P., D. Fresneau e J. García-Pérez. 1984. Etude des stratégies d'approvisionnement chez trois espèces de fourmis Ponerines (Hymenoptera: Formicidae). *Folia Entomol. Mex.*, 61: 159-177.
- Leal, I.R. e P.S. Oliveira. 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 373-383.
- Levings, S. e N.R. Franks 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology.* 63(2): 338-344.
- Lumsden, C.J. 1982. The social regulation of physical caste: the superorganism revived. *J. theor. Biol.* 95: 749-781.
- Lumsden, C.J. e B. Hölldobler. 1983. Ritualized combat and intercolony communication in ants. *J. theor. Biol.* 100: 81-98.

- McCluskey, E.S. 1973. Generic diversity in phase of rhythm in formicinae ants. *Psyche* 80: 295-304.
- McCluskey, E.S. 1973. Generic diversity in phase of rhythm in myrmicinae ants. I. *NY Entomol Soc.* 82: 93-102.
- McCluskey, E.S. 1987. Circadian rhythm in the tropical ant *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 94: 245-251.
- McCluskey, E.S. e W.L. Brown. 1972. Rhythms and other biology of the giant tropical ant *Paraponera*. *Psyche* 79: 335-347.
- Medeiros, F.N.S. 1996. Ecologia Comportamental da formiga *Pachycondyla striata* FR. Smith (Formicidae: Ponerinae) em uma floresta no sudeste do Brasil. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Moutinho, P.R.S., D.C. Nepstad, K. Araújo e C. Uhl. 1993. Formigas e floresta: estudo para a recuperação de áreas de pastagem. *Ciência Hoje*. 15: 59-60.
- Nelson, C.R., C.D. Jørgensen, H.L. Black e J. Whiting 1991. Maintenance of foraging trails by the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Insecta: Formicidae: Ponerinae). *Ins. Soc.* 38: 221-228.
- 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. *J. Nat. Hist.* 28: 861-872.
- Orr, M.R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 395-402.

- Orr, M.R., S.H. Seike, W.W. Benson e L.E. Gilbert. 1995. Flies suppress fire ants. *Nature*. 373: 292-293.
- Oster, G. F. e E.O. Wilson. 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton:
- Overal, W.L. 1986. Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Bol. Mus. Par. Emilio Goeldi*. 2: 113-135.
- Paiva, R.V.S. e C.R.F. Brandão. 1989. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Biol.* 49: 783-792.
- Passera, L., J.-P. Lachaud e L. Gomel 1994. Individual food source fidelity in the neotropical ponerinae ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 13-21.
- Peeters, C. e R. Crewe 1987. Foraging and recruitment in ponerine ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 94: 201-214.
- Perfecto, I. e Vandermeer, J. H. 1993. Cleptobiosis in the ant *Ectatomma ruidum* in Nicaragua. *Ins. Soc.* 40: 295-299.
- Pontin, A.J. 1960. Field experiments on colony foundation by *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 7: 227-230.
- Pratt, S.C. 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-31.
- Ryti, R.T. e T.J. Case 1986. Overdispersion of ant colonies: a test of hypothesis. *Oecologia*. 69: 446-453.

- Rosengren, R. e L. Sundström 1987. The foraging system of a red wood ant colony (*Formica* s. str.) - collecting and defending food through an extended phenotype. In J. M. Pasteels e J. L. Deneubourg (Eds.), From individual to collective behavior in social insects : les Treilles Workshop. pp. 117-137. Birkhauser, Basel.
- Rosengren, R. e W. Fortelius 1986. Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group - hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Ins. Soc.* 33: 306-337.
- Schatz, B., J.-P. Lachaud e G. Beugnon 1996. Polyethism within hunters of the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae, Ponerinae). *Ins. Soc.* 43: 111-118.
- Schatz, B., J.P. Lachaud e G. Beugnon. 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 337-349.
- Torres, J. A. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica.* 16(4): 284-295.
- Traniello, J. F. A. 1982. Population structure and social organization in the primitive ant *Amblyopone pallipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche.* 89: 65-80.
- Traniello, J.F.A. 1987. Comparative foraging ecology of north temperate ants: the role of worker size and cooperative foraging in prey selection. *Ins. Soc.* 34: 118-130.
- Traniello, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 191-210.
- Tschinkel, W.R. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. *Ins. Soc.* 38: 77-82.
- Uezu, K. 1977. On the foraging activity of *Diacamma rugosus* (Le Guillon). *Biol. Mag. Okinawa* 15: 5-17.

- Valenzuela-Gonzales, J., A. Lopez-Mendez e A. Garcia-Ballinas. 1994. Ciclo de actividad y aprovisionamiento de *Pachycondyla villosa* (Hymenoptera, Formicidae) en agroecosistemas cacaoteros del soconusco, chiapas, Mexico. *Fol. Entomol. Mex.* 91: 9-21.
- Valenzuela-González, J., A. López-Méndez, e J. -P. Lachaud. 1995. Activity patterns and foraging activity of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. *Southwest. Entomol.* 20: 507-15.
- Wang, J.-F. e Tang, T. 1994. Food abundance and foraging patterns of natural colonies of *Polyrhachis vicina* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 41: 141-151.
- Wehner, R., R.D. Harkness e P. Schmid-Hempel. 1983. Foraging strategies in individually searching ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). G. Fisher Verlag, Stuttgart. 79 p.
- Wheeler, D.E. 1986. *Ectatomma tuberculatum*: foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 300-3.
- Young, A. M. e Hermann, H. R. 1980. Notes on the foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 53: 35-55.

Figura 1.1. Vista geral da área de estudo.

(foto)

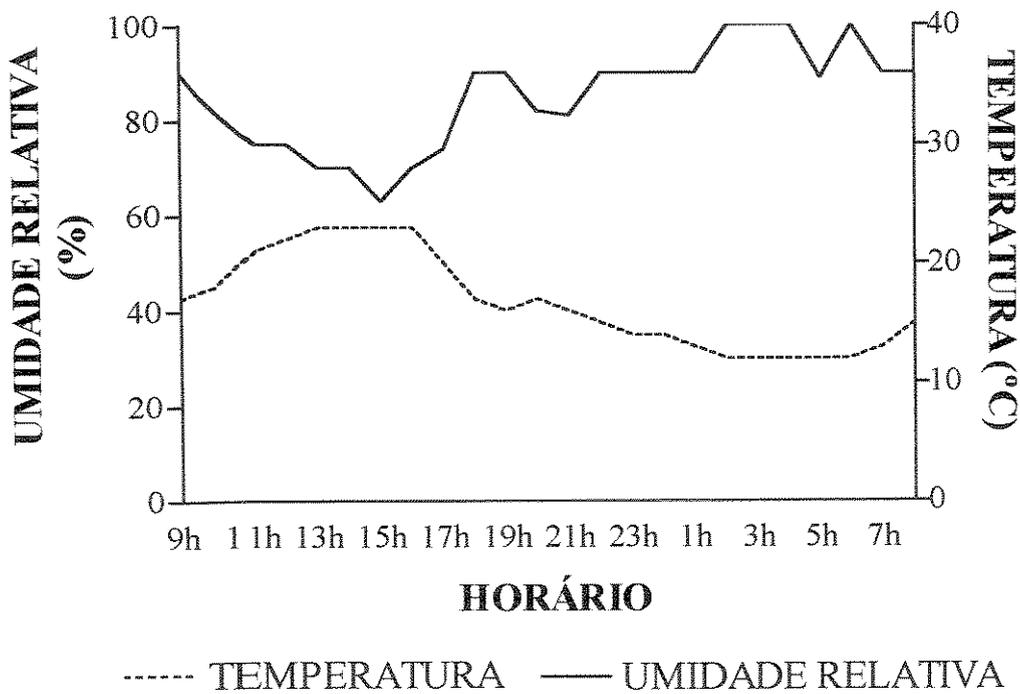
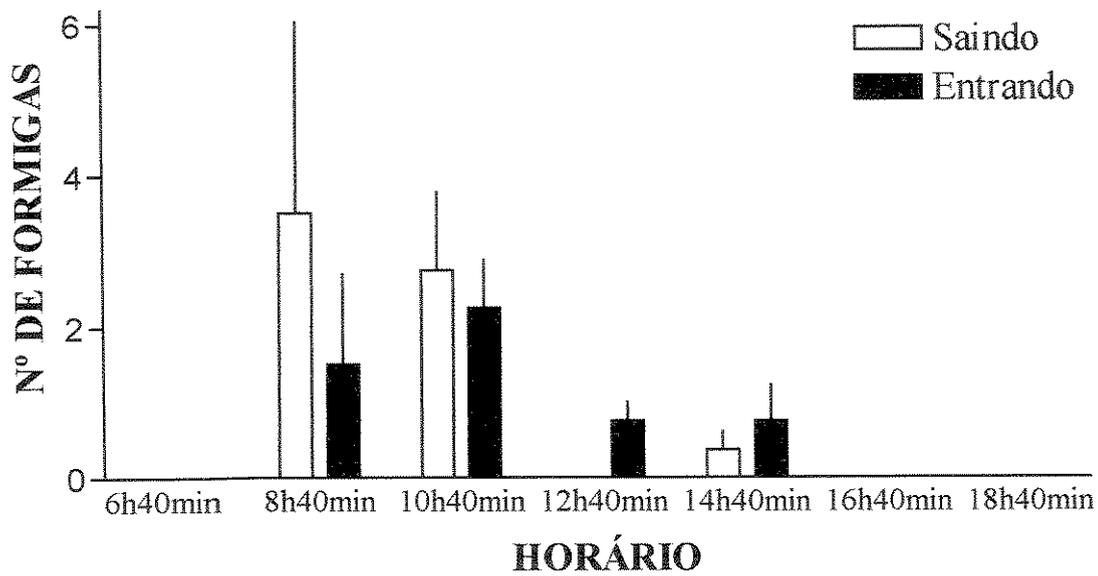


Figura 1.2. Padrão diário de atividade de *Ectatomma opaciventre* resultantes de 24 horas de observações em 4 colônias. a. número de formigas em cada período (barras representam médias + 1EP); b. dados climáticos de temperatura e umidade relativa.

Figura. 1.3. Áreas e rotas de forrageamento de duas colônias de *E. opaciventre*. As rotas de cada operária são representadas por cores diferentes.

Figura 1.4. Diagrama mostrado as rotas de forrageamento da mesma operária de *Ectatomma opaciventre* em dois dias diferentes, indicando a sua sobreposição. Note que o trajeto que leva a formiga para a área de forrageamento não se sobrepõe com o trajeto de volta ao ninho. Veja detalhes no texto.

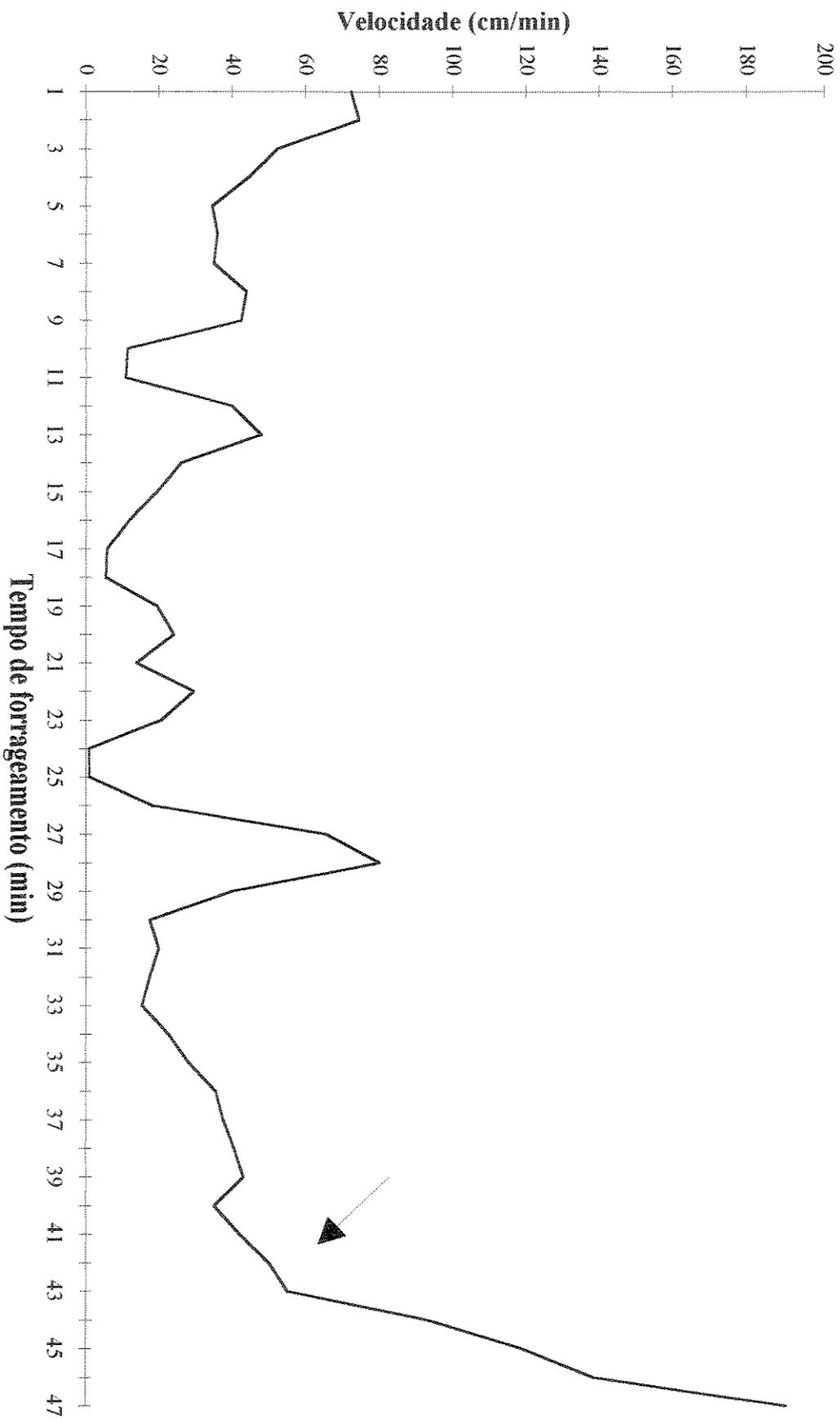


Figura 1.5. Variações na velocidade de deslocamento (cm/min) ao longo de uma rota representativa em *Ectatomma opaciventre*. A seta indica o momento da captura da presa, a qual é seguida de um aumento dramático da velocidade de deslocamento.

Tabela 1.1. Coeficientes de correlação ( $r$ ) entre os padrões diários de forrageamento de 4 colônias entre si e com parâmetros ambientais (temperatura e umidade relativa), e probabilidades associadas ( $p$ ). Os valores de  $p < 0,05$  estão assinalados com asterisco. Veja detalhes no texto.

		Colônia 2	Colônia 3	Colônia 4	Temperatura	Umidade
Colônia 1	r	0,3430	0,8531	0,6800	0,5681	0,4660
	p	0,2751	<b>0,0004*</b>	<b>0,0150*</b>	0,0540	0,1268
Colônia 2	r		0,3316	0,6862	0,5243	0,3348
	p		0,2923	<b>0,0137*</b>	0,0802	0,2875
Colônia 3	r			0,4931	0,4633	0,4171
	p			0,1034	0,1293	0,1773
Colônia 4	r				0,4470	0,3422
	p				0,1452	0,2762
Temperatura	r					0,9393
	p					0,0000

Tabela 1.2. Categorias e respectivas abundâncias de itens coletados por operárias de *Ectatomma opaciventre* na estação seca ao longo de 19h30min de observações. A categoria *Biomassa na dieta* representa o produto da abundância relativa de cada item com seu peso seco.

Item	Abundância relativa	Peso seco médio (em g)	Biomassa na dieta	Armadilhas de chão
Operário de cupim	34 (50,7 %)	0,25	42,71	9
<i>Atta</i> sp.	13 (19,4 %)	0,27	17,64	13
Soldado de cupim	6 (8,9 %)	0,38	14,17	0
Coleóptero buprestídeo	6 (8,9 %)	0,22	11,46	17
Partes de insetos	3 (3,4 %)	0,94	6,63	0
Outras formigas	2 (2,9 %)	0,33	3,32	2
Hemíptero cydnídeo	1 (1,4 %)	0,41	2,06	0
Material vegetal	1 (1,4 %)	0,37	1,86	0
Aranha	1 (1,4 %)	0,03	0,15	0
TOTAL	67			41

Tabela 1.3. Características gerais das rotas de forrageamento de operárias de *Ecitonoma opaciventre*. Sempre que houve mais de um registro para uma única formiga era feita uma média, a qual era incluída na análise como um dado individual. Veja detalhes no texto.

	Media total (amplitude)	Colônia 1 (x ± DP)	Colônia 2 (x ± DP)	teste t
Distância máxima do ninho (m)	4,63 (1,37-9,32)	2,23 ± 1,02 m (N=7)	7,5 ± 2,00 m (N=10 registros)	p=0,001
		registros a partir de 5 formigas)	a partir de 5 formigas)	
Tempo de uma viagem de forrageamento (min)	28,75 (8-49)	15,32 ± 7,47 (N=7 registros a partir de 4 formigas)	35,5 ± 13,8 (N=11 registros a partir de 8 formigas)	p=0,022
Comprimento total do trajeto (cm)	1408,99 (217-3043)	512,65 ± 404,11 (N=7 registros a partir de 4 formigas)	1857,16 ± 837,40 (N=11 registros a partir de 8 formigas)	p=0,013
Área de forrageamento (m <sup>2</sup> )	1,133 (0,702-1,389)	0,993 ± 0,129 (N=7 registros a partir de 5 formigas)	1,332 ± 0,053 (N=10 registros a partir de 5 formigas)	p=0,002

## Capítulo 2

### *Comportamento social de ECTATOMMA OPACIVENTRE: etograma social, polietismo temporal e transporte de adultos.*

#### 1. INTRODUÇÃO

A eusocialidade é definida como a combinação de três características: cuidado cooperativo à prole por adultos, sobreposição de gerações e divisão de trabalho entre castas reprodutivas e não-reprodutivas (Hölldobler e Wilson 1990, Wilson 1971). Em insetos são encontradas várias linhagens onde a eusocialidade evoluiu independentemente (Wilson 1971). Nelas encontramos um grau elevado de divisão de trabalho reprodutivo, onde as rainhas (e reis, em cupins) são responsáveis por toda a reprodução (salvo alguns casos especiais), enquanto operárias realizam tarefas relacionadas ao crescimento e desenvolvimento da colônia (Robinson 1992). Em espécies altamente eusociais há mais um tipo de divisão de trabalho, também chamado *polietismo*, o qual ocorre dentro da casta das operárias. No polietismo as operárias especializam-se em tarefas particulares por períodos prolongados de tempo (Lachaud e Fresneau 1987, Oster e Wilson 1978). Este fenômeno pode estar associado a diferenças morfológicas entre as operárias, o chamado *polietismo físico*. Isto é particularmente evidente em espécies polimórficas como as formicíneas *Camponotus sericeiventris* (Busher et al. 1985) e *C. pennsylvanicus* (Fowler 1985) e as mirmicíneas *Cephalotes atratus* (Corn 1980) e *Solenopsis* spp. (Wilson 1978). Na sub-família Ponerinae o polimorfismo é raro, mas quando ocorre geralmente está associado com polietismo físico (Déjean e Lachaud 1994, Breed e Harrison 1988). Além do polietismo físico há também em insetos sociais a divisão de trabalho

baseada em idade, ou *polietismo temporal*. Neste tipo de polietismo o perfil comportamental de operárias mais jovens difere do encontrado em operárias mais velhas nas proporções relativas em que os diferentes comportamentos são executados (Herbers 1983, Wilson 1978). Além disso, há vários tipos de comportamentos que são idade-específicos, ou seja, somente ocorrem em determinada fase da vida da operária (Hölldobler e Wilson 1990). O polietismo é considerado um componente importante no sucesso ecológico de insetos sociais por aumentar a eficiência e a confiabilidade das respostas da colônia a contingências importantes (Hölldobler e Wilson 1990, Wilson 1985, Oster e Wilson 1978). Uma das razões pelas quais a divisão de trabalho é considerada importante é a idéia que grupos de indivíduos especializados em tarefas diferentes são mais eficientes do que indivíduos não especializados que realizam estas tarefas sequencialmente (Oster e Wilson 1978).

Os parâmetros de polietismo entre as várias espécies de formigas são considerados como um reflexo confiável de seu nível de evolução social, com operárias de espécies mais derivadas sendo mais especializadas ergonomicamente (Jaisson *et al.* 1992, Hölldobler e Wilson 1990). Neste aspecto as formigas da sub-família Ponerinae são modelos valiosos para o estudo de divisão de trabalho. Nela podemos encontrar desde espécies com marcado polietismo temporal, como *Pachycondyla (Neoponera) villosa* (Pérez-Bautista *et al.* 1985), até *Amblyopone pallipes*, a qual é totalmente desprovida de polietismo temporal (Traniello 1978).

Aspectos de organização social e polietismo têm sido estudados extensivamente em várias espécies do gênero *Ectatomma* como *E. ruidum*, *E. tuberculatum*, *E. quadridens* e *E. permagnum* (Paiva e Brandão 1989, Pratt 1989, Lachaud e Fresneau 1987, Corbara *et al.* 1986), o que possibilita uma comparação destes padrões com *E. opaciventre*.

Quando uma colônia de formigas é confrontada com uma dificuldade imposta por seu ambiente, como um decréscimo considerável no suprimento de comida, uma mudança drástica na temperatura ou umidade, ou um aumento de pressão de predadores ou competidores, esta colônia pode emigrar para outro sítio. Durante esta emigração as formigas podem empregar diversas estratégias para realizar esta tarefa de forma eficiente, como a deposição de trilhas de pistas químicas (Hölldobler e Wilson 1990), recrutamento em *tandem* (Villet 1992) ou uma combinação destas estratégias (Möglich 1978). Em algumas espécies certas operárias auxiliam a migração carregando outras operárias através de um comportamento chamado *carregamento social*. Este comportamento é altamente estereotipado, sendo considerado como um dos mais conservativos entre as diversas linhagens de formigas (Baroni Urbani 1989). A constatação da ocorrência deste comportamento em *E. opaciventre* levou à realização de experimentos com o intuito de entender a fundo as sequências comportamentais e alguns aspectos da divisão de trabalho relacionados ao carregamento social de adultos nesta espécie.

O presente estudo tem por objetivos:

- (1) Levantar o repertório comportamental de uma colônia e as frequências relativas de cada comportamento;
- (2) Investigar a existência de polietismo temporal;
- (3) Descrever e quantificar o carregamento social durante relocação de ninho.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

As colônias de *Ectatomma opaciventre* utilizadas neste estudo foram coletadas na Estação Experimental de Itirapina entre 1 e 11 de outubro de 1997 (para detalhes da área ver capítulo 1). Estas colônias foram trazidas ao laboratório e acondicionadas em tubos de ensaio (2 cm de diâmetro X 15 cm de comprimento) com água presa ao fundo com um chumaço de algodão. Estes tubos permaneciam em bandejas plásticas (20 x 20 x 10 cm), onde as formigas eram alimentadas *ad libitum* com baratas mortas, larvas e adultos de *Tenebrio molitor*, água e dieta artificial (Bhatkar e Whitcomb 1970).

Para o estudo da organização social em *Ectatomma opaciventre* foi elaborado um etograma, ou seja, um catálogo completo dos padrões comportamentais de uma espécie (Wilson 1976). Somente através de etogramas, organizados de forma a possibilitar com que espécies e até mesmo gêneros e tribos sejam comparados, é possível traçar a evolução social dos formicídeos de forma eficiente (Wilson 1976, Wilson e Fagen 1974).

Uma das colônias foi escolhida para as observações de divisão de tarefas e para o catálogo comportamental. Para estas observações um ninho artificial de gesso foi construído com o auxílio de moldes de borracha simulando galerias dentro da colônia. Ao final das observações esta colônia consistia de 1 rainha fecundada, 63 operárias adultas, 5 operárias novas, 6 pupas, várias larvas e ovos.

Observações foram feitas entre 20 e 28 de outubro de 1997, sem o auxílio de lupa, sempre entre 0700 h e 2000 h totalizando 20 h de observações. O repertório comportamental foi estudado através de observações sob a forma de varreduras sucessivas a cada 5 minutos (Martin e Bateson 1986). Em cada uma destas varreduras o comportamento de cada formiga era registrado, menos para os indivíduos que estivessem parados ou simplesmente andando (a

imobilidade não foi considerada um ato comportamental específico, veja Jaisson *et al.* 1992). Os atos foram agrupados em *tarefas*, ou seja, um conjunto de atos que resultam em algum objetivo para a colônia (Oster e Wilson 1978).

Para investigar a existência de divisão de trabalho baseada em idade foram discriminadas operárias jovens e adultas com base na coloração mais clara das primeiras. Esta coloração ainda pode ser confiavelmente reconhecida por mais de uma semana após a emergência do adulto.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL E DIVISÃO DE TAREFAS

A tabela 2.1 mostra o catálogo comportamental de *E. opaciventre* sob condições de laboratório, bem como as frequências relativas para cada comportamento observado. O repertório comportamental de *E. opaciventre* é composto por 28 diferentes atos comportamentais. A maior parte dos atos é familiar a outros estudos comportamentais de formigas, mas alguns ainda necessitam descrição mais completa:

*Auto-limpeza*: envolve indistintamente todas as formas de limpeza (“*grooming*”) de Wilson (1962).

*Arrumar pilha de prole*: não havia uma pilha de ovos distinta - os ovos e as larvas eram mantidos juntos, particularmente as larvas pequenas. Este comportamento consistia em movimentos rápidos e repetitivos executados por uma operária utilizando o primeiro par de pernas e as mandíbulas.

*Alimentar larvas*: a comida era colocada diretamente sobre as larvas, as quais alimentavam-se sozinhas.

*Colocar ovo trófico*: este comportamento foi observado uma vez fora das 20h de

observação. O ovo trófico era mais claro e com uma consistência gelatinosa, diferente dos ovos normais. Imediatamente após a postura o ovo foi oferecido como alimento a uma larva. Todavia, este comportamento parece ser muito raro e portanto não parece ter um papel importante na criação da prole.

*Comer prole:* alimentar-se de larvas ou formigas recém - emergidas.

*Relocação de operária:* uma formiga foi carregada da forma estereotipada utilizada em relocações e migrações de colônias (Ver seção 2.2). Este carregamento aconteceu entre duas câmaras sem sair do ninho e assim que a formiga sendo carregada foi colocada na nova câmara, ela imediatamente começou a arrumar a pilha de prole e a lambar larvas.

*Forrar ninho com pupário:* logo que uma nova operária emergia da pupa, uma ou mais operárias rasgavam o pupário e colocavam os pedaços na parede do ninho.

*Tremulação:* a operária colocava o gáster entre as pernas e tremia o corpo. Este comportamento nunca foi observado antes para as outras *Ectatomma* e sua função é desconhecida.

Embora tenha sido observada a partilha de presas como ocorre em *Odontomachus chelifer* (Fowler 1980), este comportamento não foi discriminado de comer *dieta* na tabela.

Para buscar evidências de polietismo temporal em *E. opaciventre* foram reunidos os comportamentos mostrados na tabela 2.1 sob as categorias *cuidado a ovo*, *cuidado a larva*, *cuidado a pupa*, *limpeza social*, *fORAGEAMENTO* e *cuidado ao ninho*. Os resultados estão apresentados na Figura 2.1. Operárias mais jovens realizaram proporcionalmente mais cuidado à prole e menos limpeza social (respectivamente  $p=0,0002$  e  $p<0,0001$ , teste Z bicaudal para

proporções). Além disso, somente as operárias adultas realizaram forrageamento e cuidado ao ninho, embora esta diferença não seja significativa provavelmente pelo pequeno tamanho amostral (respectivamente  $p=0,218$  e  $p=0,0599$ , teste Z bicaudal para proporções). Uma outra diferença interessante é o aumento do repertório comportamental de acordo com a idade, indo de 15 atos em operárias jovens para 27 em operárias adultas. Todavia os perfis comportamentais de jovens e adultas sobrepõe-se amplamente. Para obter-se uma idéia do grau de sobreposição nos perfis de jovens e adultas foi realizado o seguinte procedimento. Foram selecionados todos os comportamentos executados por ambas as sub-castas temporais (jovens e adultas) e suas respectivas frequências relativas. Em seguida foram comparadas as frequências relativas de cada um destes comportamentos, guardando sempre o menor valor. Através deste procedimento foi constatado que os perfis comportamentais de operárias jovens e adultas sobrepõe-se em 62,5 %.

### 3.2 CARREGAMENTO SOCIAL.

As observações foram realizadas em uma arena retangular (90 cm X 50 cm X 8 cm) com paredes laterais revestidas com Fluon ® para evitar o escape das formigas. Em um dos extremos da arena eram colocados dois tubos de ensaio para o novo ninho e no outro extremo eram despejados os conteúdos de uma das colônias. Uma barreira dividia parcialmente as duas partes da arena. Um procedimento similar foi executado por Wilson e Hölldobler (1986) e Hölldobler (1981).

Assim que era notada uma formiga realizando carregamento, durante seu primeiro trajeto para o novo ninho a operária carregadora recebia uma marca com tinta Enamel para facilitar seu acompanhamento. Este procedimento aparentemente não alterava o comportamento de

carregamento, já que a formiga continuava normalmente a transportar. O transporte da colônia era acompanhado até que pelo menos 90% da colônia estivesse alojada em seu novo ninho.

Os resultados deste experimento estão apresentados na tabela 2.2. Logo após o conteúdo do tubo ser despejado algumas operárias imediatamente começavam a vasculhar a arena, enquanto outras permaneciam no mesmo local. A maioria das formigas ao encontrarem os novos tubos simplesmente lá permaneciam. Todavia, algumas destas operárias voltavam ao local onde estava o resto da colônia e iniciavam o transporte das operárias que haviam permanecido no local inicial. A escolha da formiga a ser transportada não parecia ser aleatória, já que as carregadoras geralmente antenavam várias operárias antes de escolher uma a ser transportada.

A sequência de comportamentos durante o carregamento social é a seguinte. A transportadora inicia uma breve antenação na cabeça da companheira a ser carregada, ao mesmo tempo em que inclina a cabeça, agarra sua companheira pela parte lateral da mandíbula, forçando-a a inclinar a cabeça na direção oposta. A medida em que inclina-se, a companheira assume uma postura pupal, primeiramente com o primeiro par de pernas e em seguida com o restante do corpo. A companheira é então posicionada em uma postura típica acima do corpo da transportadora, sendo então transportada e depositada no interior do novo ninho. Em nenhum momento foi observada a deposição de trilha química como observado por Overal (1986) em *E. quadridens*. Após aproximadamente 1h cessa o carregamento, mesmo que ainda haja formigas fora do ninho. As carregadoras podem voltar e inspecionar várias formigas sem porém realizar transporte. Houve um padrão típico de divisão de trabalho durante emigração, com algumas poucas formigas especializando-se em realizar todo o transporte (tabela 2.2).

Durante os experimentos pôde-se observar operárias transportando outras operárias, rainhas, fêmeas aladas e machos alados, sendo que a sequência comportamental mostrou-se

constante para todas as castas, com exceção dos machos. Neste caso o macho é transportado de frente para a formiga e não acima do corpo. Esta postura atípica provavelmente está relacionada com a morfologia extremamente diferenciada da cabeça e das mandíbulas dos machos. Observações complementares mostraram que fêmeas aladas também podem carregar companheiras de ninho, tanto operárias como outras fêmeas aladas. Machos e rainhas nunca foram observadas realizando transporte.

### 3.3 OBSERVAÇÕES GERAIS

Experimentos foram realizados com o intuito de saber se *E. opaciventre* possui a capacidade de recrutar companheiras de ninho a fontes de alimento como faz *E. ruidum* (Schatz *et al.* 1997, Pratt 1989) e *E. quadridens* (Overall 1986). Para isto foram apresentadas como fontes de alimentos baratas (*Nauphoeta cinerea*) espetadas no chão (Oliveira e Hölldobler 1989) e mel diluído em água. Nenhum dos experimentos evidenciou recrutamento a estes alimentos. Ao encontrarem a barata algumas formigas mostravam algum interesse, mas após mordê-la e tentar arrastá-la por alguns minutos logo desistiam, nunca voltado diretamente ao ninho. A ausência de recrutamento para baratas não foi causada por sua rejeição como item alimentar, já que fragmentos de baratas eram prontamente carregados para o ninho. O mel era simplesmente ignorado. Foram também realizados experimentos com o intuito de investigar a existência de marcação química da entrada do ninho em *E. opaciventre*, como ocorre em *E. ruidum* (Pratt 1989) e outras poneríneas como *Odontomachus bauri* (Jaffé e Marcuse 1983). Papéis-filtro foram dispostos na entrada de 4 diferentes colônias por mais de duas semanas. Em nenhum caso foi observada a deposição de gotas fecais sobre o papel-filtro característica de espécies que marcam quimicamente a entrada de seus ninhos. Além disso, quando trocados e dispostos

na área de forrageamento de outras colônias os papéis nunca causaram nenhuma resposta comportamental evidente, o que não dá suporte a hipótese de que *E. opaciventre* marca a entrada de seus ninhos com marcadores colônia-específicos.

Uma operária colocada na área de forrageamento de uma colônia estranha sempre era prontamente atacada e de forma vigorosa, com mordidas e ferroadas. Por outro lado, operárias da mesma colônia submetidas ao mesmo procedimento nunca causaram esta resposta, o que demonstra que *E. opaciventre* possui uma forma eficiente de reconhecimento de companheira de ninho, como *E. ruidum* (Jaffé e Marquez 1987) e *E. tuberculatum* (Fénéron 1996).

#### 4. DISCUSSÃO

O repertório comportamental encontrado em *Ectatomma opaciventre* (28 atos) é comparável ao de outros poneríneos já estudados, como *Odontomachus affinis* (26 atos, Brandão 1983) e *Ponera pennsylvannica* (33 atos, Pratt et al 1994). Após ajustes feitos no repertórios comportamentais de *Hagensia havilandi* e *Megaponera foetens* para fazê-los comparáveis a este estudo (ex.: retirar comportamentos relacionados com machos e imobilidade) chegamos a valores semelhantes, com repertórios de 25 e 31 atos respectivamente (Villet 1992, 1990). Espécies polimórficas parecem variar mais no tamanho do repertório comportamental, como *Formica perpilosa* (Brandão 1978) (operárias mínimas 29 atos, operárias médias 36 atos, operárias máximas 11 atos), *Pheidole hortensis* (Calabi et al. 1983) (operárias mínimas 17 atos, operárias máximas 4 atos) e *Camponotus sericeiventris* (Busher et al. 1985) (operárias mínimas 26 atos, operárias médias 10 atos e operárias máximas 8 atos).

A rainha de *E. opaciventre* era muito inativa, limpando muito infreqüentemente larvas e ovos. Seu repertório comportamental (8 atos) é comparável ao de rainhas de outras espécies: 7

em *E. permagnum*, Paiva e Brandão 1989, 5 em *Aneuretus simoni* (Traniello e Jayasuriya 1985) e 6 em *Gnamptogenys horni* (Pratt 1994). Estes valores são razoavelmente maiores do que o mínimo já encontrado de 2 atos, no caso de *Zacryptocerus varians* (Wilson 1971) (trofalaxis e oviposição).

Um comportamento semelhante ao “ferrar ninho com pupário” têm sido observado em outros poneríneos como *Prionopelta amabilis* (Hölldobler e Wilson 1986) e *Gnamptogenys horni* (Pratt 1994), encontrando um alto grau de elaboração no chamado “wall-papering” que ocorre na ponerínea *Arpegnathos saltator* (Peeters *et al.* 1994). A função deste comportamento provavelmente está relacionada com a regulação da umidade dentro do ninho (Pratt 1994). A presença deste comportamento em *E. opaciventre* confirma a sugestão de Pratt (1994) de que este comportamento é provavelmente muito mais comum do que inicialmente se pensava, pelo menos entre os poneríneos. Outro comportamento interessante é a cobertura da larva com detritos, o qual também já foi observado em outras poneríneas como *Ponera pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) e *Amblyopone pallipes* (Traniello 1978). Aparentemente sua função está relacionada com o auxílio de larvas ao tecer o pupário. Em *E. opaciventre* as larvas e as operárias alimentam-se diretamente das presas, algo considerado como um grau primitivo de distribuição e manejo de alimento, o qual integra indiretamente as atividades de forrageamento e cuidado à prole (Traniello 1978). Este comportamento é a regra formigas “primitivas” (Jaisson *et al.* 1992), onde não há trofalaxis (regurgitação de alimento entre operárias e com as larvas). Poneríneos via de regra não apresentam trofalaxis, exceto em *Hypoponera* (Hashimoto *et al.* 1995). Contudo, eventualmente é possível observar em *E. opaciventre* a partilha de alimento, ou seja, uma operária traz o alimento para o ninho e lá permanece com o alimento entre as mandíbulas de onde outras operárias alimentam-se

diretamente (Fowler 1980). Este tipo de comportamento também está presente em outras *Ectatomma*, ocorrendo inclusive quando as forrageadoras trazem consigo dieta líquida (Pratt 1989).

*Ectatomma opaciventre* apresenta um padrão de polietismo temporal típico de insetos sociais, com operárias mais jovens concentrando-se mais no cuidado à prole e operárias mais velhas em manutenção do ninho e forrageamento (Hölldobler e Wilson 1990), o que já havia sido descrito previamente para outras espécies do gênero como *E. tuberculatum* (Fénéron *et al.* 1996). Todavia, como foi mostrado, os perfis comportamentais de jovens e adultas sobrepõem-se amplamente. Ao realizar o mesmo procedimento aqui empregado com etogramas disponíveis na literatura encontramos valores semelhantes para outras espécies, mesmo distantes filogeneticamente (tabela 2.3). Pratt (1994) argumenta que esta sobreposição nos perfis comportamentais de operárias jovens e adultas pode em parte refletir a imprecisão de utilizar pigmentação como uma indicação de idade. Por outro lado, alguns estudos têm mostrado que o fator mais importante no polietismo temporal não é a idade e sim o estado fisiológico da operária (Fénéron *et al.* 1996). Sendo assim, provavelmente o grau de pigmentação é um indicador mais confiável da “idade fisiológica” da operária do que simplesmente a idade e, portanto, pode refletir melhor os padrões de polietismo temporal. De fato, esta sobreposição entre os perfis comportamentais de operárias jovens e adultas poderia indicar uma flexibilidade comportamental de operárias e uma variabilidade interindividual dentro de castas, características que têm importância funcional na organização de tarefas em colônias de insetos sociais (Calabi 1989). Sendo assim, esta grande sobreposição não representa simplesmente ruído, mas uma característica que vem sendo selecionada em colônias de insetos sociais (Calabi 1989).

Os padrões de polietismo temporal podem variar entre espécies, mesmo quando proximamente aparentadas. Traniello (1982), estudando a ponerínea *Amblyopone palipes*, mostrou uma ausência de um padrão claro de polietismo temporal. A tribo a qual pertence *A. palipes*, chamada Amblyoponini, é uma das mais primitivas entre as formigas (Taylor 1978), sendo portanto razoável esperar que padrões semelhantes também ocorressem em outras formigas da tribo. Entretanto, Hölldobler e Wilson (1986), ao estudarem a também amblioponini *Prionopelta amabilis*, encontraram um polietismo temporal razoavelmente marcado, típico de espécies mais derivadas. Isto também foi encontrado em *Ponera pennsylvanica* (Pratt et al 1994).

Ao contrário do que acontece com *E. ruidum* (Schatz 1997, Pratt 1989), *E. quadridens* (Overal 1986) e com a formiga proximamente relacionada *Paraponera clavata* (Breed et al 1987) não foi possível evidenciar a capacidade de recrutar companheiras de ninho em *E. opaciventre*. Isto confirma as observações de campo realizadas para esta espécie (capítulo 1). O que foi possível observar foi que, ao encontrar uma fonte de alimento, algumas vezes a operária voltava à colônia e realizava antenações rápidas às operárias que encontrasse. Isso fazia com que algumas destas operárias mostrassem um aumento de inquietação. Um comportamento semelhante a este foi encontrado por Pratt (1994) para *Gnamptogenys horni* e por Oliveira e Hölldobler (1989) para *Odontomachus bauri*. Neste caso o autor interpretou o comportamento como um caso genuíno de recrutamento, contudo a isca foi colocada muito perto da entrada do ninho (3,5 a 4 cm), o que pode simplesmente ter atraído a visão das operárias que saíam, sem com isto haver o depósito de trilhas químicas.

O carregamento de adultos é uma das atividades sociais mais notáveis nas formigas (Möglich e Hölldobler 1974). Através dele uma colônia pode migrar para outros sítios quando

as condições não estiverem mais favoráveis. Apesar desta ser a função fundamental do carregamento social, outras funções também são possíveis. Nas formigas em que o ninho é subdividido (ninhos policálicos), o carregamento social pode ser usado para relocações de formigas entre as sub-unidades dos ninhos (Peeters e Crewe 1987). Em *Camponotus herculeanus*, o carregamento de adultos funciona como um “temporizador social” (Hölldobler e Maschwitz 1964) durante as atividades de vôo nupcial. Machos que querem levantar vôo cedo ou tarde demais durante os períodos diários de atividade são carregados novamente para o ninho por suas companheiras.

Apesar do transporte de adultos ser uma estratégia amplamente utilizada em formigas, outras estratégias podem ser utilizadas em seu lugar durante a migração de colônias. Várias espécies de poneríneas do gênero *Pachycondyla* utilizam-se da estratégia de recrutamento em tandem (Valenzuela-Gonzales 1994, Jessen e Maschwitz 1986). A ponerínea *Gnamptogenys horni* deposita trilhas químicas para organizar a migração (Pratt 1994). A mirmicínea *Orectognathus versicolor* também utiliza a deposição de trilhas químicas durante a mudança de ninho, apesar de nunca utilizar esta estratégia na coleta de alimento (Hölldobler 1981).

Entretanto, várias espécies de formigas apresentam uma estratégia mista de migração, combinando o transporte de adultos com outra estratégia. A formicínea *Camponotus sericeus*, a qual usualmente utiliza a estratégia de recrutamento em tandem nas atividades de forrageamento, durante a emigração da colônia o tandem é associado com o carregamento social (Hölldobler *et al.* 1974). Isto também ocorre em várias espécies do gênero *Leptothorax*, as quais utilizam tanto o recrutamento em tandem como carregamento de adultos (*L. muscorum*, *L. rugatulus*, *L. longispinosus*, *L. curvispinosus*, *L. acervorum* e *L. crassipilis*, Möglich 1978), com exceção de *L. nylanderii* que somente usa tandem. Nestas espécies onde há

estratégia mista, o tandem é predominante na fase inicial da migração, enquanto que o carregamento é predominante na fase final. É interessante notar que as operárias que são recrutadas por tandem na fase inicial da migração tornam-se mais tarde carregadoras. Portanto, neste caso a estratégia mista têm a função de aumentar rapidamente o número de transportadoras (Möglich 1978). No gênero *Ectatomma* também podem ser encontradas tanto estratégias simples como mistas. Em *E. quadridens* além do transporte social há também a deposição de trilhas químicas (Overal 1986). Por outro lado, tanto em *E. opaciventre* como em *E. ruidum* (Pratt 1989) o transporte de adultos não é acompanhado de outra estratégia.

A forma mais simples de transporte de adultos ocorre nas formigas primitivas do gênero *Myrmecia* (Wilson 1971, Haskins e Haskins 1950). Nesta espécie o comportamento aparentemente não é estereotipado. A carregadora agarra a formiga a ser carregada pelas mandíbulas ou outra parte do corpo e a arrasta até o local desejado. Na sub-família Formicinae no entanto podem ser encontrados os exemplos mais uniformes e estereotipados de transporte de adultos (Hölldobler *et al.* 1974, Möglich e Hölldobler 1974). Em *Camponotus sericeus* a formiga transportadora aproxima-se da transportada pela frente, segura suas mandíbulas e a sacode para frente. A formiga a ser transportada então recolhe seus apêndices (pernas e antenas) e é colocada abaixo da cabeça da transportadora. Comportamentos semelhantes foram observados em outros gêneros de formicíneos como *Formica* e *Cataglyphis* (veja Möglich e Hölldobler 1974 e referências inclusas).

Na sub-família Ponerinae encontramos uma variedade de posturas. Em *Bothroponera tesserinoda* o comportamento de carregamento não é estereotipado como em *Myrmecia*. Contudo o carregamento é raro nesta espécie, a qual recruta quase todas as vezes por tandem (Maschwitz *et al.* 1974). Nas espécies do gênero *Odontomachus* a estratégia é um pouco mais

elaborada (Möglich e Hölldobler 1974). A formiga transportadora agarra a transportada pela perna, pecíolo ou outra parte do corpo, a levanta e carrega. Entretanto, ao contrário do que acontece em *Bothroponera*, neste caso a formiga transportada responde dobrando suas pernas e antenas junto ao corpo, facilitando assim o transporte. Um comportamento muito mais elaborado ocorre em *Rhytidoponera metallica* e *Ophthalmopone berthoudi* (Möglich e Hölldobler 1974, Peeters e Crewe 1987). Nestas espécies a transportadora aproxima-se da transportada pela frente e a agarra repetidamente na cabeça e a sacode levemente para a frente. A transportada responde virando o eixo de seu corpo de lado, enquanto a transportadora a agarra firmemente. A transportada é então levantada e disposta sobre a formiga carregadora. Durante o transporte o gaster é dobrado para dentro e os apêndices dobrados junto ao corpo. No gênero *Ectatomma* a forma predominante de transporte é muito semelhante a encontrada em *O. berthoudi* e *R. metallica*, como ocorre em *E. ruidum* (Pratt 1989), *E. quadridens* (Overal 1986) e *E. opaciventre*. É interessante notar que em *E. tuberculatum* a postura diverge da encontrada em outras espécies do gênero, sendo que neste caso a operária transportada é colocada abaixo da operária transportadora (R. Féron, com. pes.).

Na sub-família Myrmicinae a postura mais comum é muito semelhante à encontrada em *Rhytidoponera* (Möglich 1978), embora também possam ocorrer muitas variantes. Em *Pogonomyrmex badius*, *P. rugosus* e *P. barbatus* o transporte é feito da mesma forma que no gênero de poneríneos *Odontomachus*, ou seja, não há uma posição definida em que a formiga transportada é segura. Em *P. maricopa*, porém, o transporte ocorre de forma semelhante a *Rhytidoponera* (Möglich e Hölldobler 1974).

Frequentemente o transporte de formas sexuais como machos e fêmeas alados apresenta diferenças em relação ao transporte de operárias. Há registros de que fêmeas são carregadas da

mesma forma que Operárias (e.g. *Leptothorax rugatulus*, Möglich 1978), salvo quando o tamanho é grande demais para permitir. Neste caso a fêmea é simplesmente arrastada até o novo local. Möglich e Hölldobler (1974) afirmam que são raros os casos de transporte estereotipado em machos. Geralmente eles são agarrados por qualquer parte do corpo e arrastados ou carregados, geralmente na parte da frente da transportadora (Möglich e Hölldobler 1974). Uma exceção a este padrão ocorre em *Novomessor cockerelli* e *Aphaenogaster floridanus*, onde as transportadoras seguram os machos entre o tórax e o gaster e os carregam entre as pernas (Möglich e Hölldobler 1974). Na formicínea *Camponotus sericeus* usualmente os machos também são carregados para a frente, mas são seguros pela base da cabeça (Hölldobler *et al.* 1974). Em *E. opaciventre* há transporte elaborado, tanto de machos como de fêmeas aladas, sendo que, assim como nas outras espécies, os machos são carregados à frente das transportadoras. É interessante ressaltar que a ocorrência de fêmeas aladas transportando outras formigas adultas nunca havia sido registrada antes para formigas.

Em *E. opaciventre* encontramos um padrão claro de divisão de trabalho durante o transporte social, onde poucas operárias especializam-se no transporte. Um padrão semelhante de divisão de trabalho durante a relocação de ninho foi estudada para os formicíneos *Formica sanguinea* e *Camponotus sericeus* (Möglich e Hölldobler 1974). Somente um pequeno grupo de operárias participa do transporte (11% em *F. sanguinea* e 6% em *C. sericeus*). Como comentado por Hölldobler e Wilson (1990), o estudo do carregamento social em formigas ainda está em seu estado inicial de investigação e pode trazer muitas contribuições interessantes, não somente para a biologia social de formigas como também para a sua taxonomia.

O comportamento social de *E. opaciventre* mostra um mosaico muito interessante de características primitivas e derivadas. Por um lado as larvas são alimentadas diretamente com

presas e não há trofalaxis, características notavelmente primitivas (Hölldobler e Wilson 1986, Traniello e Jayasuriya 1985). Por outro lado há a deposição de ovos tróficos, transporte de adultos elaborado e as larvas são cobertas por solo para auxiliar na pupação, traços caracteristicamente derivados (Wilson 1971). Além disso, a ausência de recrutamento pode na verdade representar uma perda secundária, associada a suas características ecológicas peculiares.

## 5. REFERÊNCIAS CITADAS

- Baroni Urbani, C. 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 137-168.
- Bhatkar, A.P. e W.H Whitcomb. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Fla. Entomol.* 53: 229-232.
- Breed, M.D., J.M. Harrison. 1988. Worker size, development and division of labor in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 61: 285-291.
- Breed, M.D., J.H. Fewell, A.J. Moore e K.R. Williams 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 407-411.
- Busher, C.E., P. Calabi e J.F. Traniello 1985. Polymorphism and division of labor in the Neotropical ant *Camponotus sericeiventris* Guerin (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 78: 221-228.
- Calabi, P. 1989. Behavioral flexibility in Hymenoptera: a re-examination of the concept of caste. In: Trager, E.J. (ed.). *Advances in Myrmecology*. Brill Press, Leiden. pp. 237-258.
- Calabi, P. e J.F.A. Traniello 1989. Behavioral flexibility in age castes of the ant *Pheidole*

*dentata*. J. Insect Behav. 2(5): 663-677.

- Calabi, P. e R. Rosengren 1988. Interindividual differences based on behavior transition probabilities in the ant *Camponotus sericeiventris*. In: Interindividual behavioral variability in social insects. Jeanne, R.L.(ed.). Westview press. Boulder & London. p. 61-89.
- Calabi, P., J.F.A. Traniello e M.H. Werner 1983. Age polyethism: its occurrence in the ant *Pheidole hornitensis* and some general considerations. Psyche. 85: 395-421.
- Corbara, B., D. Fresneau, J.-P Lachaud, Y. Leclerc e G. Goodal. 1986. An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. Behav. Process. 13: 237-249.
- Corbara, B., J.P. Lachaud e D. Fresneau. 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerinae ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidae). Ethology 82: 89-100.
- Corn, M.L. 1980. Polymorphism and polyethism in the neotropical ant *Cephalotes atratus* (L.). Ins. Soc. 27: 29-42.
- Déjean, A. e J.-P. Lachaud 1991. Polyethism in the ponerine ant *Odontomachus troglodytes*: interaction of age and interindividual variability. Sociobiology. 18: 177-196.
- Déjean, A. e J.-P. Lachaud. 1994. Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). Ins. Soc. 41: 191-210.
- Duelli, P. 1977. Das soziale Tragenverhalten bei neotrophischen Ameisen der Gattung *Pseudomyrmex* (Hym., Formicidae): Eine Verhaltensnorm als Hinweis für Phylogenie und Taxonomie. Ins. Soc. 24: 359-365.
- Fénéron, R. 1996. A new ethological test to study nestmate recognition in adult ants. Ins. Soc. 43: 131-135.

- Fénéron, R., J.L. Durand e P. Jaisson. 1996. Relation between behaviour and physiological maturation in a ponerinae ant. *Behaviour* 133: 791-806.
- Fowler, H.G. 1980. Populations, prey sharing and foraging of the paraguayan ponerine *Odontomachus chellifer* Latreille. *J. Nat. Hist.* 14: 79-84.
- Fowler, H.G. 1985. Alloethism in the carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gener.* 11: 69-76.
- Fresneau, D. e P. Dupuy 1988. A study of polyethism in a ponerinae ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Anim. Behav.* 36: 1389-1399.
- Fresneau, D., J. Garcia Perez e P. Jaisson 1980. Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. *Proc. I Symp. IUSSI.* 1980: 129-155.
- Haskins, C.P. e E.F. Haskins 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* e *Promyrmecia*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 43: 461-491.
- Hashimoto, Y., K. Yamauchi e E. Hasegawa. 1995. Unique habits of stomodeal trophalaxis in the ponerine ant *Hypoconeropsis* sp. *Ins. Soc.* 42: 137-144.
- Henriques, A. e P.R.S. Moutinho. 1994. Algumas observações sobre a organização social de *Pachycondyla crassinoda* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Revta. bras. Ent.* 38: 605-611.
- Herbers, J.M. 1983. Social organization in *Leptothorax* ants: within- and between-species patterns. *Psyche.* 85: 361-386.
- Hölldobler, B. 1981. Trail communication in the dacetine ant *Orectognathus versicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche.* 88: 245-257.

- Hölldobler, B. e E. O. Wilson. 1986. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 33: 45-58.
- Hölldobler, B. e E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hölldobler, B. e R. W. Taylor. 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Ins. Soc.* 30: 384-401.
- Hölldobler, B. e U. Maschwitz. 1964. Die Hochzeitsschwarm der Rossameise *Camponotus herculeanus*. *Z. vergl. Physiol.* 50: 551-568.
- Hölldobler, B., M. Möglich e U. Maschwitz 1974. Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *J. comp. Physiol.* 90: 105-127.
- Jaffé, K. e M. Marcuse. 1983. Nestmate recognition and territorial behavior in the ant *Odontomachus bauri* Emery (Formicidae: Ponerinae). *Ins. Soc.* 30: 466-481.
- Jaisson, P., D. Fresneau, R.W. Taylor e A. Lenoir. 1992. Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* Clark. *Ins. Soc.* 39: 425-38.
- Jessen, K. e U. Maschwitz 1986. Orientation and recruitment behavior in the ponerine ant *Pachycondyla tesserinoda* (Emery): laying of individual-specific trails during tandem running. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 151-155.
- Lachaud, J.-P. e D. Fresneau. 1987. Social regulation in ponerine ants. In.: Pasteels, J.M. e J.-P. Deneubourg (eds.). *From individual to collective behavior in social insects (Experientia suppl., vol. 54)* 197-217. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Martin, P. e P. Bateson. 1986. *Measuring behaviour: an introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maschwitz, U., B. Hölldobler e M. Möglich. 1974. Tandemlaufen als Recrutierungsverhalten bei *Bothroponera tesserinoda* Forel (Formicidae: Ponerinae). *Z. Tierpsychol.* 35: 113-123.

- Möglich, M. 1978. Social organization of nest emigration in *Leptothorax* (Hym., Form.). *Ins. Soc.* 25: 205-225.
- Möglich, M. e B. Hölldobler 1974. Social carrying behavior and division of labor during nest moving in ants. *Psyche*. 81: 219-236.
- Oliveira, P. S. e B. Hölldobler. 1989. Orientation and communication in the neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 83, 154-166.
- Oster, G. F. e E.O. Wilson. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton.
- Overal, W.L. 1986. Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi* 2: 113-135.
- Paiva, R.V.S. e C. R.F. Brandão. 1989. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Biol.* 49: 783-792.
- Peeters, C. e R. Crewe 1987. Foraging and recruitment in ponerine ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 94: 201-214.
- Peeters, C., B. Hölldobler, M. Moffet e T.M. Musthak Ali. 1994. "Wall-papering" and elaborate nest architecture in the ponerinae ant *Harpegnatos saltator*. *Ins. Soc.* 41: 211-218.
- Pérez-Bautista, M., J.-P. Lachaud e D. Fresneau 1985. La división de trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Fol. Entomol. Mex.* 65: 119-130.
- Pratt, S.C. 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology* 81: 313-331.
- Pratt, S.C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). *Ins.*

Soc. 41: 255-262.

Pratt, S.C., N.F. Carlin e P. Calabi 1994. Division of labor in *Ponera pennsylvannica* (Formicidae: Ponerinae). Ins. Soc. 41: 43-61.

Robinson, G.E. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. Annu. Rev. Entomol. 37: 637-665.

Schatz, B., J.P. Lachaud e G. Beugnon. 1997. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. Behav. Ecol. Sociobiol. 40: 337-349.

Taylor, R.W. 1978. *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant rediscovered. Science 201: 979-985.

Traniello, J.F.A. 1978. Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. Science 202: 770-772.

Traniello, J.F.A. e A.K. Jayasuriya. 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae: Aneuretinae). II. The social ethogram and division of labor. Ins. Soc. 32: 375-388.

Valenzuela-Gonzales, J., A. Lopez-Mendez e A. Garcia-Ballinas. 1994. Ciclo de actividad y aprovisionamiento de *Pachycondyla villosa* (Hymenoptera, Formicidae) en agroecosistemas cacaoteros del soconusco, chiapas, Mexico. Fol. Entomol. Mex. 91: 9-21.

Villet, M.H. 1990. Division of labour in the Matabele ant *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae). Ethol. Ecol. Evol. 2: 397-417.

Villet, M.H. 1991. Social differentiation and division of labour in the queenless ant *Platythyrea schultzei* Forel 1910 (Hymenoptera Formicidae). Trop. Zool. 4: 13-29.

- Villet, M.H. 1992. The social biology of *Hagensia havilandi* (Forel 1901) (Hymenoptera: Formicidae), and the origin of queenlessness in ponerinae ants. *Trop. Zool.* 5: 195-206.
- Wilson, E.O. 1962. Behavior of *Daceton armigerum* (Latreille), with a classification of self-grooming movements in ants. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 127: 401-422.
- Wilson, E.O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press, Cambridge.
- Wilson, E.O. 1976. A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Anim. Behav.* 24: 354-363.
- Wilson, E.O. 1978. Division of labor in fire ants based on physical castes (Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis*). *J. Kansas Entomol. Soc.* 51: 615-636.
- Wilson, E.O. 1985. The sociogenesis of insect colonies. *Science*. 228: 1489-1495.
- Wilson, E.O. e B. Hölldobler (1986) Ecology and behavior of the Neotropical cryptobiotic ant *Basiceros manni* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Ins. Soc.* 33: 70-84.
- Wilson, E.O. e Fagen, R.M. 1974. On the estimation of the total behavioral repertoires in ants. *J. NY Entomol. Soc.* 82: 106-112.
- Zebitz, C. 1979. Anbieten zu passivem Tragenverhalten während des Nestumzugs von *Leptothorax acervorum* (Fabr.) (Hym., Form.). *Ins. Soc.* 26: 1-4.

Tabela 2.1. Número de vezes em que cada comportamento foi executado por operárias jovens, velhas e pela rainha de uma colônia de *Ectatomma opaciventre* ao longo de 20h de observações. Valores entre parênteses representam as frequências relativas de cada comportamento.

Comportamento		adultas	jovens	rainha
Cuidado a ovo	Lamber e antenar ovo	74 (0,018)	0 (0)	1 (0,029)
	Arrumar pilha de ovos	92 (0,022)	0 (0)	0 (0)
Cuidado a larva	Lamber larva	332 (0,080)	23 (0,066)	14 (0,400)
	Antenar larva	27 (0,007)	1 (0,003)	0 (0)
	Manipular larva	56 (0,013)	0 (0)	0 (0)
	Alimentar larva	8 (0,002)	1 (0,003)	0 (0)
Cuidado a pupa	Lamber pupa	303 (0,073)	18 (0,051)	0 (0)
	Antenar pupa	29 (0,007)	8 (0,023)	0 (0)
	Manipular pupa	63 (0,015)	2 (0,006)	0 (0)
	Ajudar emersão da pupa	2 (0)	0 (0)	0 (0)
Limpeza social	Rainha	32 (0,008)	1 (0,003)	0 (0)
	Operária	1252 (0,302)	38 (0,108)	0 (0)
Forageamento	Dieta	18 (0,004)	0 (0)	0 (0)
Outros	Colocar ovo	0 (0)	0 (0)	2 (0,057)
	Antenar chão ninho	26 (0,006)	0 (0)	0 (0)
Cuidado ao ninho	Forrar ninho com pupário	33 (0,008)	0 (0)	0 (0)
	Limpar ninho	5 (0,001)	0 (0)	0 (0)
	Carregar formiga morta	5 (0,001)	0 (0)	0 (0)
Comportamentos não-tarefas	Auto-limpeza	1264 (0,304)	89 (0,254)	9 (0,257)
	Antenar rainha	1 (0)	0 (0)	0 (0)

Antenar operária	3	(0,001)	3	(0,009)	0	(0)
Comer prole	34	(0,008)	4	(0,011)	0	(0)
Comer presa	241	(0,058)	84	(0,239)	3	(0,086)
Comer dieta	198	(0,048)	63	(0,179)	3	(0,086)
Manipular presa	7	(0,002)	0	(0)	0	(0)
Tremulação	47	(0,011)	16	(0,046)	0	(0)
Relocação de operária	1	(0)	0	(0)	0	(0)
Assumir posição de postur	0	(0)	0	(0)	3	(0,086)
<b>TOTAL</b>	<b>4152</b>	<b>(1)</b>	<b>351</b>	<b>(1)</b>	<b>35</b>	<b>(1)</b>

Tabela 2.2. Sociograma mostrando a divisão de trabalho durante a emigração de colônias de *E. opaciventre*.

Tamanho da colônia	Presença da rainha	Número de transportadoras	Proporção de operárias transportadas	Tempo para o transporte de pelo menos 90% da colônia
31	Sim	3	25,8 %	54min
35	Não	4	37,1 %	1h10min
68	Não	6	27,9 %	2h40min
159	Não	3	2,5 %	> 5h

Tabela 2.3. Quadro comparativo dos padrões de polietismo em algumas espécies de formigas.

Espécie	Sub-Família	Fonte	OPERARIAS	OPERARIAS ADULTASSOBREPOSIÇÃO
JOVENS				
<i>Aneuretus simoni</i> <sup>a</sup>	Aneuretinae	Tranichello e Jayasuriya 1985	28	31
				63,17%
<i>Prionopelta amabilis</i>	Ponerinae	Hölldobler e Wilson 1986	9	20
				38,57%
<i>Gnamptogenys horri</i> <sup>b</sup>	Ponerinae	Pratt 1994	11,15 <sup>b</sup>	20,18 <sup>b</sup>
				88,66%, 85,08%
				<sup>b</sup>
<i>Ectatomma opaciventre</i>	Ponerinae	este estudo	15	27
				62,49%

<sup>a</sup> Somente estão sendo consideradas para esta comparação os repertórios comportamentais das operárias menores (*minor workers*).

<sup>b</sup> Foram estudadas duas colônias.

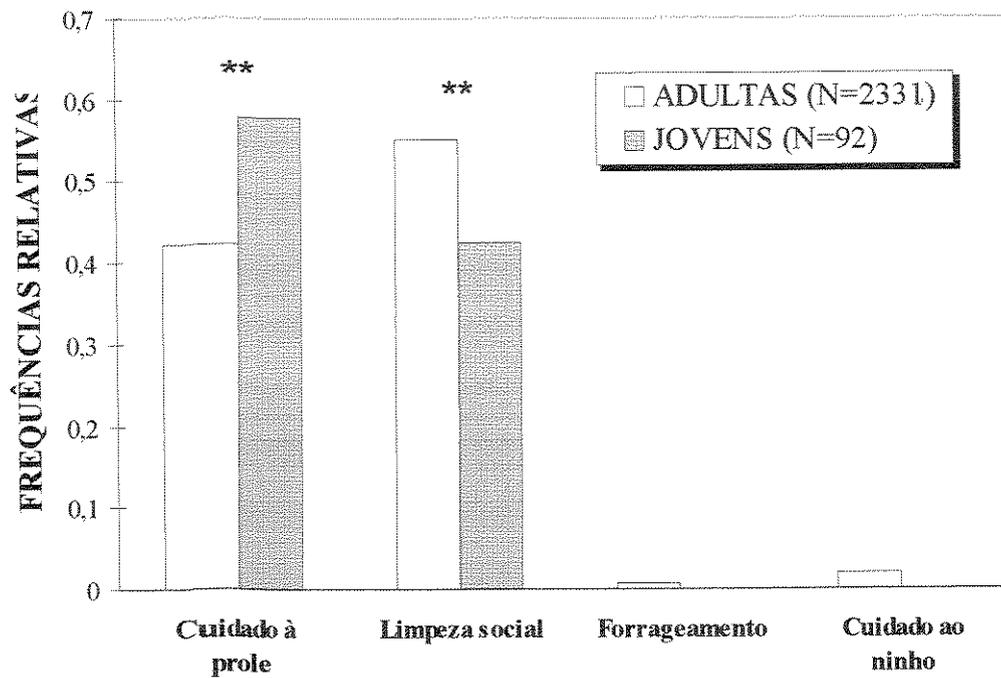


Figura 2.1. Frequências relativas dos principais grupos de comportamentos para operárias jovens e adultas de *Ectatomma opaciventre*. Os asteriscos (\*\*) mostram diferenças altamente significativas (teste Z bicaudal para proporções). Veja detalhes no texto.

## ***Resumo***

A formiga *Ectatomma opaciventre* possui atividade de forrageamento exclusivamente diurna, restringindo a atividade durante as horas mais quentes do dia. A sua dieta é tipicamente omnívora, com cupins e formigas como os itens mais importantes. Ao contrário de outras *Ectatomma*, não foi registrado nenhum caso de coleta de néctar extrafloral ou exsudato de homópteros. As operárias mostraram fidelidade individual de rota, mas os caminhos não foram tão precisos e estáveis como nos casos já descritos para outros poneríneos. A estratégia de forrageamento empregada por *E. opaciventre* foi o forrageamento individual, ou seja, não houve cooperação entre forrageadoras na busca ou coleta de itens alimentares, tanto por deposição de trilhas químicas como por *tandem*. Apesar da distribuição espacial dos ninhos mostrarem uma tendência significativa à distribuição regular, os ninhos tenderam a ocorrerem em microhábitats específicos.

O repertório comportamental de uma colônia madura foi descrito. Vinte e oito diferentes atos comportamentais foram registrados a partir de 4538 registros individuais. Houve evidência de polietismo temporal, com operárias mais jovens realizando significativamente mais cuidado à prole e limpeza social do que operárias adultas. *E. opaciventre* apresenta uma forma organizada de relocação de ninhos, com algumas operárias especializando-se em transportar outras formigas adultas. A postura de carregamento é similar à encontrada em outros poneríneos, embora algumas características peculiares foram detectadas.

## *Abstract*

The ant *Ectatomma opaciventre* is exclusively diurnal, restraining the foraging activity at midday. The diet is typically omnivorous, where termites workers and leaf-cutting ants were the most important food items. Contrary to other *Ectatomma* species, no liquid food like homopteran honeydew or plant nectar was collected. The foragers showed individual foraging area fidelity, but the paths were not so precise and stable as reported for other ponerine species. The foraging strategy employed by *E. opaciventre* was of individual foraging, i.e., there was no cooperation between foragers in the search for or retrieval of food, neither by tandem running nor by trail laying. Even though the spatial distribution of nests showed significant hyperdispersion, the nests tended to occur in specific microenvironments.

The behavioral repertoire of a mature colony is described. Twenty eight different behavioral acts were recorded from 4538 individual records. There was evidence of temporal polyethism, with young workers performing significantly more brood care and allogrooming than older workers. *E. opaciventre* shows an organized form of nest relocation, with a few workers specializing in transporting other adult workers. The carrying posture is similar to other ponerines, although some idiosyncratic features are detected.