



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE  
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA  
NÚCLEO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ECOLOGIA DA CAATINGA



**ASPECTOS DA ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE**  
***Dinoponera quadriceps* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE,**  
**PONERINAE)**

ANDREZA CRISTINA DA SILVA ANDRADE

Março - 2010  
São Cristóvão – SE  
BRASIL



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE  
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA  
NÚCLEO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO  
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ECOLOGIA DA CAATINGA



**ASPECTOS DA ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE**  
***Dinoponera quadriceps* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE,**  
**PONERINAE)**

Dissertação apresentada ao Núcleo de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação da Caatinga.

ANDREZA CRISTINA DA SILVA ANDRADE

Orientador: Prof. Dr. Fabio Santos Nascimento

Março - 2010  
São Cristóvão – SE  
Brasil

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**

Andrade, Andreza Cristina da Silva  
A553a Aspectos da ecologia comportamental de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae / Andreza Cristina da Silva Andrade. – São Cristóvão, 2010.  
80 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) –  
Núcleo de Pós-Graduação em Ecologia e  
Conservação, Universidade Federal de Sergipe, 2010.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Santos Nascimento

1. Entomologia. 2. Insetos. 3. Ecologia de insetos. 4.  
*Dinoponera quadriceps*. 5. *Hymenoptera*. 6. *Formicidae*. 7.  
*Ponerinae*. I. Título.

CDU: 595.7

TERMO DE APROVAÇÃO

**ASPECTOS DA ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE *Dinoponera quadriceps*  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE)**

por

ANDREZA CRISTINA DA SILVA ANDRADE

Dissertação apresentada ao Núcleo de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

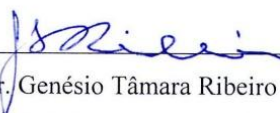
Aprovada pela banca examinadora composta por



Dr. Fabio Santos Nascimento

(Orientador)

Núcleo de pós-graduação em Ecologia e Conservação/UFS



Dr. Genésio Tâmara Ribeiro

Universidade Federal de Sergipe/UFS



Dr.<sup>a</sup> Patricia Romano da Silva

Universidade Federal de Sergipe/UFS

São Cristovão/SE, 03 de março de 2010

À minha mãe, Teresa Cristina, minha avó, Bebê  
e ao meu companheiro, Fernando.

## AGRADECIMENTOS

A Deus por ter me concedido a vida e ter me dado força, coragem e sabedoria para concluir mais um ciclo da minha vida.

Ao Dr. Fabio Santos Nascimento pela orientação neste trabalho, paciência e compreensão diante das minhas dificuldades como estudante trabalhadora;

Ao José Oliveira Dantas (Dantas) por está sempre pronto a me ajudar nas tarefas relativas a este trabalho.

Ao meu amado companheiro, Fernando, pela enorme ajuda na tabulação dos dados e pelo amor a mim dedicado.

À minha mãe por sempre acreditar em mim e me incentivar a buscar os meus sonhos.

À minha avó por seu amor incondicional.

À Jeane (Jê) pelas maravilhosas gargalhadas que tornaram inesquecíveis as nossas aulas durante todo o curso. Mas principalmente pela linda amizade que surgiu entre nós.

A toda equipe do Laboratório de Entomologia da UFS pela ajuda e apoio.

À Dr.<sup>a</sup>. Patrícia Romano e Dr. Genésio Tâmara Ribeiro por terem aceitado a participar da banca examinadora deste trabalho.

A todos que fazem o Núcleo de Pós- graduação em Ecologia e Conservação.

Aos meus colegas de curso por terem me enriquecido com a troca de experiências.

A todos os meus amigos pelo apoio e incentivo.

Enfim, a todos que contribuíram de alguma forma para realização deste trabalho.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	I
LISTA DE TABELAS.....	II
RESUMO.....	III
ABSTRACT .....	IV
1. INTRODUÇÃO .....	5
1.1 FORMIGAS: IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA .....	5
1.2 ECOLOGIA DA COLÔNIA .....	6
1.2.1 PADRÕES GERAIS DA SUBFAMÍLIA PONERINAE .....	7
1.2.2 DIVISÃO DE CASTAS.....	7
1.2.3 ESTABELECIMENTO DE NOVAS COLÔNIAS.....	8
1.2.4 FORRAGEAMENTO .....	9
1.2.5 DIVISÃO DE TRABALHO.....	9
1.3 PADRÕES DO GÊNERO DINOPONERA .....	10
2. OBJETIVOS .....	14
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	14
3.1 ÁREA DE TRABALHO .....	14
3.2 COLETA E MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS.....	14
3.3 ANÁLISE DA ESTRUTURA SOCIAL.....	15
3.4. EXPERIMENTO DE FISSÃO DE COLÔNIAS .....	16
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	17
4.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS DOS NINHOS COLETADOS .....	17
4.2 ETOGRAMA .....	17
5. ANÁLISE ESTATÍSTICA DO REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL .....	49
5.1 POLIETISMO ETÁRIO EM <i>DINOPONERA QUADRICEPS</i> .....	51
5.2 ESTRUTURA SOCIAL EM <i>DINOPONERA QUADRICEPS</i> .....	51
5.2.1 ANÁLISE DE CLUSTER E DISCRIMINANTE .....	51
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	74
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	75

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de distribuição do gênero <i>Dinoponera</i> na América do Sul.....	11
<b>Figura 2.</b> Análise de cluster das atividades desempenhadas pelas operárias da colônia 5 entre setembro de 2008 e novembro de 2009.....	55
<b>Figura 3.</b> Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 5.....	56
<b>Figura 4.</b> Análise de cluster das atividades desempenhadas entre setembro de 2008 e novembro de 2009 pelas operárias da colônia 8.....	59
<b>Figura 5.</b> Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 8.....	60
<b>Figura 6.</b> Análise de cluster das atividades desempenhadas entre setembro de 2008 e novembro de 2009 pelas operárias da colônia 11.....	64
<b>Figura 7.</b> Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 11.....	65
<b>Figura 8.</b> Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 5.1 experimental.....	68
<b>Figura 9.</b> Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 5.1.....	69
<b>Figura 10.</b> Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 8.1 experimental.....	71
<b>Figura 11.</b> Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 8.1.....	72

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Etograma das operárias da colônia 5 de <i>Dinoponera quadriceps</i> (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).....	35
<b>Tabela 2.</b> Etograma das operárias da colônia 8 de <i>Dinoponera quadriceps</i> (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).....	37
<b>Tabela 3.</b> Etograma das operárias da colônia 11 de <i>Dinoponera quadriceps</i> (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).....	40
<b>Tabela 4.</b> Etograma das operárias da colônia 51 de <i>Dinoponera quadriceps</i> (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).....	44
<b>Tabela 5.</b> Etograma das operárias da colônia 81 de <i>Dinoponera quadriceps</i> (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).....	47
<b>Tabela 6.</b> Fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 5.....	57
<b>Tabela 7.</b> Fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 5.....	60
<b>Tabela 8.</b> Fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 11.....	65
<b>Tabela 9.</b> Fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 5.1.....	69
<b>Tabela 10.</b> Fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 8.1.....	72

## RESUMO

ANDRADE, Andreza Cristina da Silva. ASPECTOS DA ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE *Dinoponera quadriceps* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE). 2010. (Dissertação - Mestrado em Ecologia e Conservação). Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, SE.

O gênero *Dinoponera* possui ocorrência restrita à América do Sul, nele estão contidas seis espécies, todas sem rainhas típicas. Nas formigas deste gênero não há divisão de castas, a reprodução é realizada por uma operária (gamergate) com ovários desenvolvidos. Os objetivos deste trabalho foram investigar a divisão de trabalho em *Dinoponera quadriceps*, enfatizando a ontogenia dos comportamentos e sua relação com a estrutura social da espécie. As colônias foram coletadas e mantidas em ninhos artificiais no laboratório de Entomologia da Universidade Federal de Sergipe. Foi construído um catálogo de comportamentos com 2688 atos comportamentais. O tempo de observação das colônias e as variações nas populações não foram suficientes para afirmarmos categoricamente que há polietismo etário, entretanto há fortes indícios que realmente acontece nessa espécie. A análise de cluster demonstrou que havia pouca fidelidade entre os grupos formados nas colônias. Os resultados sugerem que existe uma quantidade maior de operárias generalista, ou seja, aquelas que fazem de tudo um pouco, do que operárias especialistas.

Palavras-chave: Divisão de trabalho em formigas, polietismo etário, gamergate.

## ABSTRACT

The genus *Dinoponera* has its distribution in South America. The genus has only six species and characterized by the secondary loss of the queen. In this group, there is no caste division and the reproduction is performed by a mated worker (gamergate). The objectives of this study were to investigate the division of worker, focusing the ontogeny of the behaviors and their relationship with the social structure of this species. The colonies were collected and maintained in artificial nests in the Laboratório de Entomologia da Universidade Federal de Sergipe. We made a behavioral catalogue with 2688 behavioral acts. The period of observation of colonies and the variation of colonies were not enough to support age polyethism. The cluster analysis showed that there was little fidelity of formed groups. The results suggest that there is a higher number of generalists, i.e. workers that performed all tasks rather.

Word-key: Work division in ants, age polyethism, gamergate.

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1 FORMIGAS: IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA

As formigas representam um grupo com grande sucesso ecológico se destacando em muitos ambientes terrestres pela abundância numérica, tamanho e riqueza de espécies (WILSON, 1987). Atualmente existem 11.700 espécies descritas distribuídas em 283 gêneros, entretanto, estima-se que existam mais ou menos 20.000 espécies pertencentes a 350 gêneros (BOLTON, 1995; 2003). As formigas apresentam uma vasta distribuição geográfica podendo ser encontradas em altas densidades em diferentes tipos de habitats, não ocorrendo apenas na Antártida e em algumas ilhas distantes dos continentes (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; AGOSTI, MAJER, ALONSO & SCHULTZ, 2000).

A dominância ecológica das formigas é particularmente conspícua nas regiões tropicais, especialmente nas florestas úmidas, onde representam, junto com cupins, um terço de toda biomassa animal (FITTKAU & KLINGE, 1973). As formigas interagem diretamente com uma série de organismos, tanto herbívoros, predadores ou mutualistas, por isso, elas desempenham um papel ecológico importante na manutenção dos processos ecossistêmicos (LEAL, 2002) A atividade de algumas formigas pode influenciar desde o sucesso reprodutivo de um indivíduo isoladamente (WIRTH *et al.*, 2002) como até modificar a ciclagem de nutrientes (HAINES, 1975; FARJI-BRENER & SILVA, 1995) e a disponibilidade de luz na floresta (WIRTH *et al.*, 2002), afetando, desde modo, todo o ecossistema. Quando desempenham o papel de predadoras são extremamente importantes na estrutura de comunidades de artrópodes (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Por ocuparem altos níveis tróficos e frequentemente nichos especializados, as formigas podem ser utilizadas como bio-indicadores de vários parâmetros ambientais (MAJER, 1983).

## 1.2 ECOLOGIA DA COLÔNIA

Numa colônia de formigas a sociedade pode ser monogínica, ou seja, possuir apenas uma fêmea reprodutora alada que é fecundada por apenas um macho, ou poligínica, com mais de uma rainha. As colônias são geralmente fundadas por rainhas fertilizadas que, após o vôo nupcial e a cópula com um macho de outra colônia da mesma espécie, soltam suas asas, procuram uma pequena câmara subterrânea natural, ou abandonada por outro organismo, ou cavam a sua própria câmara. Os ovos postos pela rainha fertilizada dão origem a fêmeas operárias ápteras e rainhas virgens aladas. Os ovos não fecundados, haplóides, dão origem a machos. As outras operárias não se reproduzem, se dedicam a trabalhos de manutenção da colônia. Quando a rainha morre as operárias são capazes de produzir ovos haplóides que dão origem a machos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BOURKE & FRANKS, 1995; PAIVA, 1997).

Em colônias monogínicas, o início do ciclo de vida de uma colônia é a chamada fase de fundação, quando a rainha solitária se esforça para produzir as primeiras operárias. Quando a fundação é bem sucedida, a próxima fase é a de crescimento da colônia, no sentido de aumentar a população de operárias, chamada fase ergonômica. A fase seguinte é a reprodutiva quando se investe em reprodutores, rainhas virgens e machos. O final do ciclo é marcado pela morte da rainha e breve sobrevivência das operárias, a chamada fase de senescência (OSTER & WILSON, 1978; BRANDÃO, 1981). Em colônias poligínicas, as fundações podem ser feitas por várias rainhas ou por uma rainha acompanhada por um grupo de operárias que migram do ninho de origem para fundar uma nova colônia.

As estratégias de fundação de colônias são muito moldadas por pressões seletivas de sobrevivência e dispersão (BOURKE & FRANKS, 1995; PEETERS & ITO, 2001). O modo de fundação independente, onde rainhas aladas migram sós para formar uma nova colônia, é caracterizada pela produção de muitos reprodutores com dispersão alta, mas baixo sucesso. Em contraste, o modo em que as espécies produzem poucas rainhas ápteras que se dispersam acompanhadas por algumas operárias (fissão da colônia) é caracterizado pela produção de poucos reprodutores com baixa dispersão, mas alto sucesso. Algumas espécies onde formigas operárias são capazes de acasalar e se reproduzirem sexualmente misturam as duas estratégias (PEETERS, 1997; HEINZE & KELLER, 2000; PEETERS & ITO, 2001).

### 1.2.1 PADRÕES GERAIS DA SUBFAMÍLIA PONERINAE

A subfamília Ponerinae contém 1.300 espécies bem heterogêneas morfológicamente (BOLTON, 1990b) e está organizada em seis tribos: Amblyoponi (6 gêneros), Ectatomini (9 gêneros), Platyhyreini (2 gêneros), Ponerini (23 gêneros), Thaumatomyrmecini (1 gênero) e Thyphylomyrmecini (1 gênero) (BOLTON, 1990a).

As formigas da subfamília Ponerinae ocorrem largamente em todas as zonas tropicais e subtropicais do mundo, com poucos representantes nas zonas temperadas.

### 1.2.2 DIVISÃO DE CASTAS

A existência de castas especializadas é uma característica típica da organização das formigas. Porém, isso pouco acontece entre as formigas da subfamília Ponerinae, chamadas de formigas “primitivamente” eussociais. Na maioria das Ponerinae, as rainhas são muito semelhantes às operárias tanto em tamanho quanto morfológicamente. Entretanto, nas espécies de *Brachyponera*, encontradas na África e na Austrália as castas são muito diferentes (DEJEAN & LACHAUD, 1994).

Em muitas espécies da subfamília Ponerinae não existe a casta “rainha”, a reprodução é realizada pelas operárias chamadas “gamergates” (PEETERS, 1987). Poucas espécies exibem pequenas ou nenhuma diferença no número de ovariolos entre as duas castas (PEETERS 1993; HÖLLDOBLER & TAYLOR, 1983). O reflexo dessa pequena diferenciação entre rainhas e operárias é a baixa fecundidade e o tamanho reduzido nas colônias de Ponerinae.

A perda evolutiva da casta rainha em poneríneos pode estar ligada à instabilidade do hábitat, à grande mortalidade de rainhas fundadoras e a um menor esforço para gerar reprodutores alados (PEETERS & CREWE 1985 *apud* PAIVA, 1997). Sobre a hipótese da perda evolutiva de rainhas nos poneríneos, deve-se levar em conta também a presença de espermatecas nas operárias, assim como a pequena diferenciação na morfologia entre rainhas e operárias. Tais fatores somados aos eventos ocorridos durante a fundação de novas colônias poderiam ser considerados pré-adaptações para a perda de rainhas. Diante da perda evolutiva da casta rainha o controle reprodutivo da colônia passa a ser das operárias que competirão intensamente entre si para exercerem o “seu direito reprodutivo” o que poderia levar a uma perda do comportamento eussocial, entretanto, o que se vê é que esses conflitos são resolvidos a partir de um aumento na frequência de comportamentos

interativos e da intervenção de feromônios (PAIVA, 1997), fator ainda pouco explicado nessa subfamília.

Embora as “gamergates” tenham sido descritas inicialmente em espécies de formigas sem rainhas, intituladas “queenless”, existem espécies que possuem gamergates e rainhas aladas. Em recente estudo Monnin e Peeters (2008) estudaram a relação entre o número de gamergates e rainhas e o tamanho da colônia. As espécies que apresentaram uma única gamergate não apresentaram rainhas, as espécies que apresentaram múltiplas gamergates apresentaram também rainhas, sendo que em algumas espécies as gamergates e rainhas coabitam, e em outras, as colônias passam por uma fase de gamergates e uma fase de rainhas (PEETERS & HOLLDOBLER, 1995; PEETERS *et al*, 2000). Em relação ao número de operárias e o número de gamergates, as colônias com uma única gamergate apresentavam uma colônia menor do que aquelas que apresentavam múltiplas gamergates. Monnin & Peeters (2008) sugerem que retenção da casta rainha nas espécies com rainhas e gamergates aconteça em ambientes mais instáveis onde a capacidade de dispersão por longas distâncias é mais restrita.

### 1.2.3 ESTABELECIMENTO DE NOVAS COLÔNIAS

Em Ponerinae e Myrmecinae o estabelecimento de novas colônias é semi-claustral, onde as rainhas têm que forragear em intervalos frequentes estando expostas a seus predadores e fatores de risco (HASKINS, 1970 *apud* PEETERS, 1997). De uma maneira geral, nas formigas da subfamília Ponerinae (ou comumente chamados poneríneos), acontece o método independente de fundação da nova colônia, no qual uma única rainha inicia a colônia e posteriormente a organização social, na maioria das vezes é mantida como uma monoginia primária (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Contudo, em *Dinoponera quadriceps* podem ocorrer duas estratégias de fissão: o tipo renovador, onde as gamergates deixam o seu ninho com um pequeno grupo de operárias para estabelecer uma sociedade e, o tipo conservador cuja fundação é estabelecida no ninho antigo, enquanto a maior parte da sociedade materna migra (DANTAS DE ARAÚJO & JAISSE, 1994). O tamanho das colônias geralmente é pequeno com algumas centenas de operárias, reflexo da baixa fecundidade das rainhas e da pequena longevidade das operárias (PEETERS, 1997). O tipo de fundação de uma colônia pode está ligado à instabilidade do hábitat. Em colônias de *Rhytidoponera impressa* com uma população relativamente grande observou-se a presença de rainhas aladas ocorrendo em habitats pouco sujeitos à

sazonalidade em relação à disposição de recursos. Já em colônias da mesma espécie que habitavam ambientes sujeitos a instabilidade, a reprodução era feita por certo número de operárias, e não havia presença de rainhas aladas (WARD, 1983).

#### **1.2.4 FORRAGEAMENTO**

Em relação ao comportamento de forrageamento, alguns poneríneos são oportunistas outros especialistas, suas presas são geralmente artrópodes, as formigas dessa subfamília possuem um ferrão funcional com qual imobiliza suas presas (CAETANO *et al.*, 2002; MONNIN e PEETERS, 1998). O gênero *Leptogenys*, por exemplo, apresenta vários níveis de especialização (PEETERS, 1997). Apesar dos poneríneos terem propensão a serem carnívoros, algumas poucas espécies dependem também de outros recursos, como extratos florais (YOUNG, 1977). Muitas espécies de poneríneos caçam sozinhas (PEETERS & CREWE, 1987), não havendo cooperação entre as forrageadoras, embora possa haver uma transmissão da localização do novo recurso a ser predado, ou pode haver uma assistência direta durante a captura ou no transporte da presa. O forrageamento solitário e a ausência de recrutamento têm sido documentados em *N. macrops* e *Myrmecia* (HASKINS & HASKINS, 1950 & GRAY, 1971B *apud* PEETERS, 1997). Contudo, algumas espécies de Ponerinae podem apresentar sistemas elaborados de recrutamento e cooperação (PEETERS, 1997).

#### **1.2.5 DIVISÃO DE TRABALHO**

A divisão de trabalho é resultado de um sistema auto-organizado, baseado no suprimento e demanda de operárias para realizar determinadas tarefas. Existe uma tendência à fidelidade das operárias em relação às suas tarefas, porém, pode haver uma troca de papéis, isso dependerá da demanda de tarefas e das condições ecológicas da colônia, tais como, tamanho do ninho, número de ovos, disponibilidade de recursos etc. (PAIVA, 1997). A investigação da divisão de trabalho nos insetos sociais é fundamental para a formulação de uma teoria da evolução da eussocialidade. Nas formigas é creditado ao aperfeiçoamento da divisão de trabalho o grande sucesso do grupo (WILSON, 1987). A estrutura genética entre os indivíduos de uma colônia também vem sendo apontada como um fator importante na especialização das tarefas em formigas (FRASER *et al.*, 2000; HUGHES *et al.*, 2003; SCHWANDER *et al.*, 2005 *apud* ARANTES *et al.*, 2007).

Hölldobler e Wilson (1990) descreveram e classificaram o sistema de castas morfológicas ou físicas, no qual atua um sistema de castas temporais ou etárias. Os dois sistemas não são exclusivos e as castas podem ser mais ou menos discretas. O sistema físico não prescinde de plasticidade e os efeitos da idade. Está mais associada a espécies que apresentam grandes populações cuja regulação e organização social é mediada por feromônios, é mais comum em mirmeceíneos, formicíneos e ecitoníneos.

A maioria dos estudos sobre divisão de trabalho nos poneríneos mostra ausência de polimorfismo na casta de operárias e tendência ao polietismo etário (PAIVA, 1997).

Polietismo etário pode ser definido como uma variação ou mudança nas atividades exercidas pelos membros de uma colônia ao longo de seu desenvolvimento e envelhecimento, dependendo de sua ontogenia (WILSON, 1971; CALABI, 1989). Vários autores sugerem que existam diferentes graus de organização em polietismo etário e que essa variação possa indicar o nível de organização social nos insetos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; JAISON *et al.*, 1992). Nas espécies em que há polietismo etário, as operárias mais jovens exercem tarefas dentro do ninho, como cuidados com a prole e manutenção da colônia, enquanto as atividades consideradas de maior risco, tais como forrageamento e defesa do ninho são exercidas por operárias mais velhas (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; WAKANO *et al.*, 1998). Ainda existem poucos estudos sobre divisão de trabalho em espécies de poneríneos para se estabelecer um padrão.

### **1.3 PADRÕES DO GÊNERO DINOPONERA**

O gênero *Dinoponera* possui ocorrência restrita à América do Sul (Figura 01), nele estão contidas seis espécies, todas sem rainhas típicas. As operárias atingem entre 3 e 4 cm de comprimento, sendo consideradas as maiores formigas do planeta (KEMPF, 1971; PAIVA & BRANDÃO, 1995). Nas formigas deste gênero não há divisão de castas, a reprodução é realizada por uma operária (gamergate) com ovários desenvolvidos e espermateca funcional, diferentemente do sistema de reprodução clássico dos Hymenoptera sociais (PEETERS & CREWE, 1985).

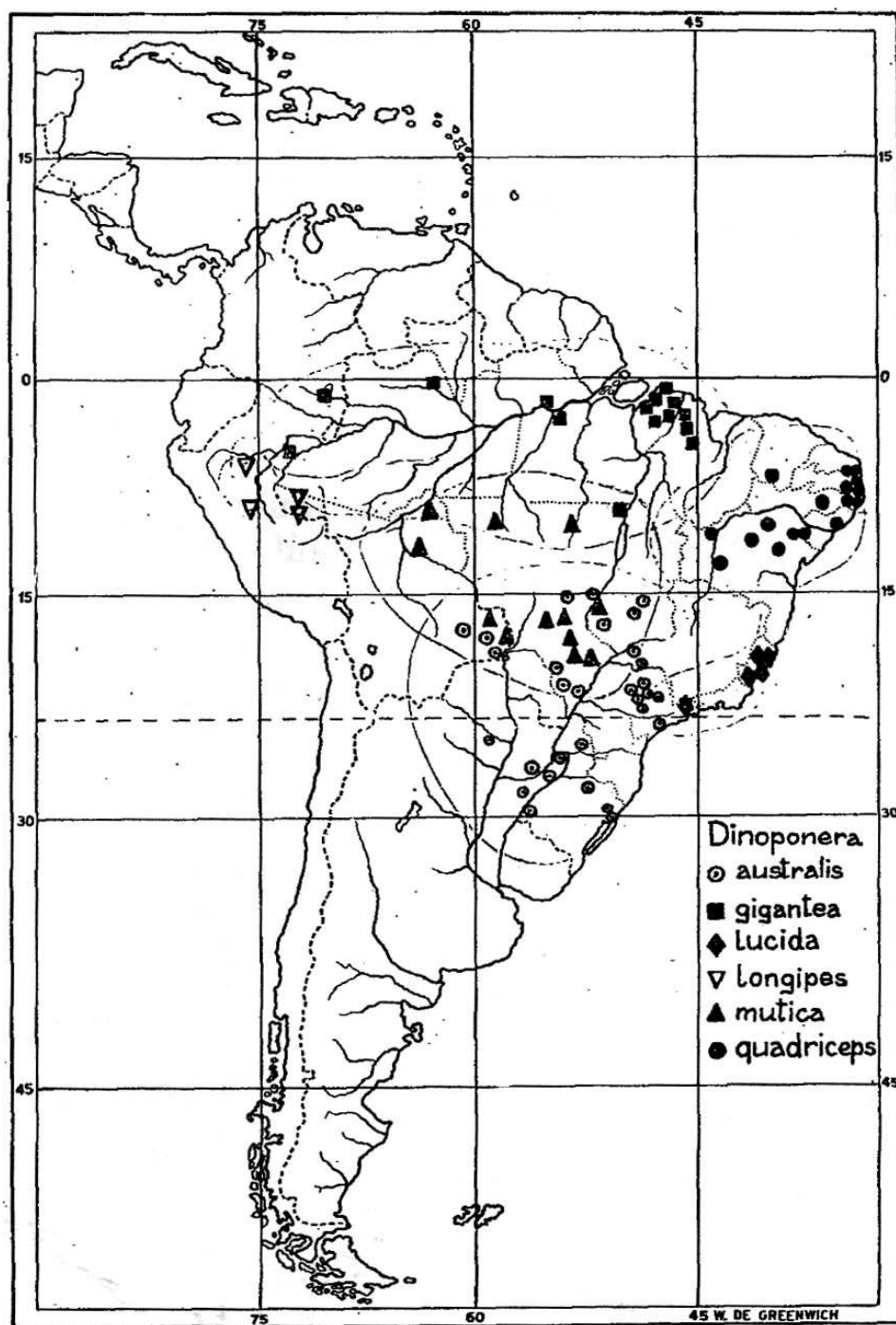
Kempf, The Ponerine ant genus *Dinoponera*

Figura 1. Mapa de distribuição do gênero *Dinoponera* na América do Sul

Os ninhos são construídos no solo apresentando várias câmaras e profundidade chegando a aproximadamente 2m, a fundação das colônias ocorre por fissão. Os ninhos de *Dinoponera australis* abrigam uma fauna inquilina composta por espécies detritívoras além de uma formiga do gênero *Pheidole* que vive em associação com formigas do gênero *Dinoponera* (PAIVA & BRANDÃO, 1995), (Anexo I) esta mesma associação foi encontrada nos ninhos de *Dinoponera quadriceps* além da presença de aracnídeos no interior das câmaras.

A espécie *D. quadriceps* pode ser encontrada na Região Nordeste do Brasil em áreas de Caatinga, Cerrado e brejos de altitude (KEMPF, 1971; PAIVA & BRANDÃO, 1995). O ciclo de vida está dividido em quatro estágios: estágio de ovo ( $\approx 9,8$  dias;  $24^\circ\text{C}$ ;  $\approx 10,4$  dias;  $27^\circ\text{C}$ ), estágio larval ( $\approx 33$  dias;  $24^\circ\text{C}$ ;  $\approx 38$  dias;  $27^\circ\text{C}$ ), estágio de pupa ( $\approx 47$  dias;  $24^\circ\text{C}$ ;  $\approx 52$ ;  $27^\circ\text{C}$ ) e estágio adulto (386 dias;  $24^\circ\text{C}$ ,  $\approx 105$  dias;  $27^\circ\text{C}$ ) (DANTAS DE ARAÚJO, 1995).

Assim como em outras espécies do gênero, todas as operárias são capazes de acasalar e por ovos diplóides, porém somente algumas operárias, chamadas de “gamergates”, se reproduzem sexuadamente em cada colônia. Devido à totipotência fisiológica entre as fêmeas da colônia, ocorrem intensos conflitos reprodutivos, onde as interações comportamentais entre as operárias adultas regulam as suas atividades ovarianas e o acesso ao macho. O estabelecimento da fêmea reprodutora segue um ranking na colônia, que pode ser determinado tanto pelas interações agressivas entre as operárias quanto pela idade do indivíduo. Uma colônia possui aproximadamente de 5 - 10 operárias no ranking, sendo a mais alta no ranking a operária “alfa” (gamergate), quando esta morre ou é retirada experimentalmente da colônia é substituída pela operária ‘beta’ na maioria das vezes, e às vezes pela “gama”. A gamergate apresenta em sua cutícula altas taxas de um hidrocarboneto de cadeia longa chamado de 9-C<sub>31</sub> (9-hentriacontene) resultante da atividade ovariana, que serve como um indicador de fertilidade, o mesmo hidrocarboneto também está presente na superfície dos ovos da gamergate, mas não nos ovos postos por outras operárias. Isto explica como ela reconhece e destrói os ovos que não sejam os seus (oofagia). Após algumas semanas da retirada da gamergate, a operária “alfa” aumenta a taxa de produção de ovos, independente de ter copulado, mas ainda não apresenta as taxas de 9-C<sub>31</sub> típicas de uma verdadeira gamergate (MONNIN & PEETERS 1997; 1998; 1999).

Em *Dinoponera quadriceps*, o forrageamento é individual não ocorrendo, portanto, o recrutamento entre as operárias. Além disso, possuem hábitos predominantemente

carnívoros e forrageiam no solo (ARAÚJO & RODRIGUES, 2006). Estudos e observações sobre *Dinoponera gigantean* indicam que as operárias forrageiam sozinhas e apresentam alguma fidelidade à área do forrageamento (FOURCASSIE & OLIVEIRA, 2002), quanto a essa fidelidade, em *D. quadriceps* não há ainda nenhum trabalho conclusivo a respeito e esse é um dos aspectos que iremos tratar neste trabalho. Estudos prévios indicam que a possível fidelidade a uma determinada área pode facilitar o forrageio, tendo em vista que as operárias não irão ‘se aventurar’ em áreas desconhecidas em busca de alimento otimizando, desta forma, o trabalho da colônia (ARAÚJO *et al*, 2008). Foi observado que a *D. quadriceps* gasta a maior parte do seu tempo forrageando, obedecendo ao padrão de outras espécies já que as estratégias de forrageamento é um fator fundamental para a sobrevivência das espécies (ARAÚJO & RODRIGUES, 2006). Em *D. gigantean* os períodos de atividade das colônias são associados à temperatura, sendo que os picos de maior atividade ocorrem nos períodos do dia em que as temperaturas são mais amenas (FOURCASSIE & OLIVEIRA, 2002).

Trabalhos anteriores sugerem que a divisão de trabalho em *D. quadriceps* parece seguir o padrão do gênero. Dantas e Dantas de Araújo (1997) observaram a divisão de trabalho dessa espécie em laboratório dividindo os comportamentos em três categorias: comportamentos agonísticos, cuidados à prole e comportamentos interativos. Os comportamentos sociais, com exceção dos cuidados à prole, surgiram no primeiro dia de vida, sendo mais frequentes que os comportamentos agonísticos, seguidos dos cuidados à prole e atividades interativas. Observações de colônias de *D. quadriceps* em laboratório e de outras espécies do gênero demonstram que existem muitas outras categorias de comportamento. No presente trabalho observaremos quais padrões se repetem podendo, então, estabelecer sua variação e ontogenia.

De acordo com Monnin e Peeters (1999) em *D. quadriceps* os padrões de comportamento dos indivíduos que fazem parte do ranking hierárquico são diferentes dos padrões das demais operárias, as formigas do ranking se dedicam quase que exclusivamente a tarefas relacionadas a cuidados à prole (cuidados com o ovo, cuidados com a larva e cuidados com a pupa), raramente outros indivíduos que não fazem parte do ranking se envolvem nesse tipo de atividade. Além disso, a idade dos indivíduos influencia no estabelecimento desse ranking, de maneira que as operárias mais jovens tendem a substituir as mais velhas (com exceção da gamergate) no ranking hierárquico.

## **2. OBJETIVOS**

Os objetivos deste trabalho foram investigar a divisão de trabalho em *D. quadriceps*, enfatizando a ontogenia dos comportamentos e sua relação com a estrutura social da espécie. Além disso, investigamos os aspectos do forrageamento para estabelecer seus padrões na espécie.

Investigar a divisão de trabalho em *D. quadriceps* permitiu responder as questões: Há realmente polietismo etário nessa espécie, ou a divisão de trabalho é aleatória, sem um fator social ou fisiológico determinante? A importância de responder a essa questão está não somente em esclarecer mais sobre os aspectos da ecologia comportamental da espécie, mas também oferecer mais indícios para a investigação da evolução socialidade dos Formicidae.

## **3. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1 ÁREA DE TRABALHO**

O trabalho aconteceu de março de 2008 a novembro de 2009, e foi dividido em duas etapas. A primeira etapa do trabalho foi realizada no Laboratório de Entomologia, da Universidade Federal de Sergipe, observando as colônias coletadas nos municípios de São Cristóvão, região de Mata de Atlântica e Nossa Senhora da Glória, região semi-árida, no Estado de Sergipe, Nordeste do Brasil.

### **3.2 COLETA E MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS**

As colônias foram coletadas pelo método de escavação dos ninhos. Os indivíduos coletados foram colocados em frascos de vidros que eram guardados em uma caixa térmica até chegarem ao laboratório de Entomologia da Universidade Federal de Sergipe, onde eram distribuídos em ninhos artificiais feitos de bandejas plásticas (37,5cm x 24cm x 6cm) com várias câmaras, e conectada por um tubo plástico transparente a outra bandeja com as mesmas medidas (área de forrageamento); as bandejas com câmaras (ninho) foram cobertas com placas de vidro. Cada ninho recebeu um número, iniciando do número cinco até o número dezesseis, sendo que os ninhos 5.1 e 8.1 foram resultantes da divisão dos ninhos cinco e oito. As colônias foram mantidas a uma temperatura de  $\pm 25^{\circ}$  C. As formigas adultas coletadas foram marcadas no tórax e/ou gáster com cores distintas, usando canetas

Magic©, com a combinação de cores diferentes identificando cada indivíduo. A alimentação das colônias era fornecida diariamente com frutas e insetos.

Para cada colônia foram registrados diariamente o número de indivíduos vivos, data de morte, número de imaturos e estágios e data de emergência.

### 3.3 ANÁLISE DA ESTRUTURA SOCIAL

As observações foram feitas diariamente por aproximadamente 40 minutos por colônia e cada indivíduo foi observado durante cinco minutos.

O registro dos comportamentos foi obtido pelo método de amostragem esporádica (“sporadic sampling method”), onde cada ato comportamental é registrado aleatoriamente.

Os principais comportamentos esperados foram definidos pela observação prévia de outras duas colônias. A escolha dos comportamentos, *a priori*, resultou apenas no registro dos **atos sociais**, ou seja, aqueles que contribuíram para o bem estar da colônia. Este método permitiu por afinidade entre os atos, a agregação dos atos comportamentais em conjuntos-tarefa (“task-sets”) que proporcionou a análise da variabilidade interindividual na colônia (WILSON, 1980; SEELEY, 1982; JEANNE *et al.*, 1988).

Os dados foram obtidos “in situ” durante dois períodos do dia, o primeiro compreendido entre 07:00h e 12:00h, e o segundo entre 14:00h e 16:00h. Observações foram complementadas pela utilização de câmera VHS.

As observações foram iniciadas em setembro de 2008 e finalizadas em novembro de 2009, totalizando 240 horas de observações.

Cada amostragem (scanning) foi feita por um período de 40 minutos em que os comportamentos das formigas marcadas eram registrados em um protocolo previamente confeccionado.

Seguindo o método amplamente utilizado em estudos etológicos com formigas (PAIVA, 1997) e recentemente com vespas (KARSAI & WENZEL, 2000), a análise de agrupamentos (“cluster analysis”) foi empregada para se determinar a fidelidade relativa das formigas a determinados comportamentos (formação dos perfis). Nesta análise, também chamada de classificação numérica, a medida de afinidade dos grupos foi calculada a partir das Distâncias Euclidianas e a regra de ligação adotada para a formação dos grupos foi o “Método de Ward”. Essa é uma técnica de agrupamento também conhecida como método da variância mínima, que gera uma matriz simétrica a partir de

uma matriz original construída utilizando um índice escolhido (similaridade ou dissimilaridade). Isso é necessário para que todos os valores da matriz original sejam comparados. O método de Ward reúne um grupo de indivíduos a outro se essa reunião é proporcionada pelo menor aumento da variância intragrupo. A variância intragrupo é calculada para todas as possibilidades possíveis e escolhe-se a de menor variância. O procedimento é aplicado ao longo de toda a análise (isso é, formou-se o primeiro grupo, repete-se o procedimento para formar o segundo grupo, o terceiro etc.).

O passo seguinte foi identificar os comportamentos e outros parâmetros que deram sentido biológico aos grupos formados pela classificação numérica. Os dados da análise de agrupamento foram confrontados com os perfis individuais e conjuntos-tarefas obtidos nos catálogos comportamentais, proporcionando a identificação dos perfis de cada grupo formado.

As frequências de atividades das operárias também foram verificadas pela análise de componentes principais (PCA) utilizando o método de fatores hierárquicos para a ordenação dos subconjuntos. Este método identifica e agrupa os itens para, posteriormente, fazer a rotação dos eixos gerados. Deste modo, a correlação entre os fatores foi computada e a matriz de correlação dos fatores oblíquos analisados e processados em um conjunto de fatores ortogonais que divide os itens (comportamentos) em grupos com variância uniforme.

Todas as análises foram feitas com o programa Statistica for Windows 7.0 (Statsoft inc.).

### **3.4. EXPERIMENTO DE FISSÃO DE COLÔNIAS**

Duas colônias foram experimentalmente divididas para observação do estabelecimento da hierarquia de dominância. Foram separados entre 30 e 50 indivíduos em um novo ninho, dentre as quais foram incluídas operárias jovens, forrageadoras e operárias que participavam do ranking hierárquico da colônia de origem. Foram observados os comportamentos envolvidos na determinação do ranking, assim como o papel dos indivíduos na nova configuração da colônia.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS DOS NINHOS COLETADOS

Nos ninhos de *D. quadriceps* encontrados no município de São Cristóvão foram observadas três entradas, todas elas voltadas para o leste, a maioria na base de pequenos arbustos. O terreno era bastante arenoso e a arquitetura dos ninhos era bastante semelhante entre eles, com várias câmaras e com profundidade de aproximadamente 1,5 m e extensão de aproximadamente 2,0m. Alguns ninhos apresentavam mais de uma câmara de lixo, as pupas e larvas eram encontradas nas câmaras mais profundas. Foi observada também uma fauna inquilina de aracnídeos e uma espécie não identificada de *Pheidole*. O número de operárias coletadas variou entre 30 e 70 indivíduos por ninho. Nos ninhos coletados em Nossa Senhora da Glória, havia também três entradas voltadas para o leste, e a base em árvores e arbustos típicos da região, o solo era mais argiloso e a profundidade dos ninhos era maior, chegando até a 2,5m e extensão de aproximadamente 2,5m. O número de indivíduos coletados foi menor variando de 12 a 30 indivíduos por ninho. Além de aracnídeos e *Pheidole*, foram observados alguns diplópodes coabitando com as formigas, em seus ninhos. Não sabemos se a espécie de *Pheidole* encontrada nos ninhos das duas áreas é a mesma.

### 4.2 ETOGRAMA

O catálogo comportamental foi baseado nas observações de três ninhos apesar de terem sido observados 13 ninhos ao longo dos 13 meses. Escolhemos aqueles que tinham pelo menos 20 horas de observação para termos resultados mais precisos e os que tinham a taxa de natalidade e mortalidade definidas.

As observações das colônias 5, 8 e 11 resultaram em 2.688 atos comportamentais, distribuídos em 76 categorias de comportamentos. As 76 categorias foram divididas em 5 grupos, definidos como: “Limpeza”, “Cuidados a Prole”, “Alimentação”, “Interações agressivas” e “Outras atividades”.

O catálogo da colônia 5 resultou em 487 atos comportamentais distribuídos em 52 categorias comportamentais. Esses valores foram muito semelhantes aos encontrados por PAIVA (1997) em estudo com *D. australis*.

O catálogo da colônia 8 resultou em 928 atos comportamentais divididos em 69 categorias comportamentais. O catálogo da colônia 11 resultou em 1273 atos comportamentais divididos em 60 categorias comportamentais.

Os cinco grupos de comportamentos anteriormente citados são descritos a seguir e suas freqüências em valores aproximados:

#### **a) LIMPEZA CORPORAL**

Classificou-se o comportamento de limpeza corporal em 10 tipos diferentes, sendo os três primeiros semelhantes á divisão utilizada por Paiva e Brandão (1989), acrescentando mais sete categorias a essa espécie.

Dantas e Dantas de Araújo (1997) descrevem o comportamento de limpeza corporal, mas sem descrever em quais partes do corpo era realizada a limpeza. Além de termos criado outras categorias para limpeza, nos também criamos uma categoria “Limpeza Corporal” sem discriminar qual parte era limpa que descrita a seguir.

#### **1. LIMPEZA CORPORAL (LC)**

Essa categoria de comportamento foi criada porque nas primeiras observações das colônias não nos preocupamos em anotar qual parte do corpo estava sendo limpa, então somente após percebermos a necessidade de descrevermos mais detalhadamente os comportamentos de limpeza decidimos criar as outras categorias. Esse comportamento aparece entre os indivíduos observados no ninho 5 apenas 3 vezes, representando aproximadamente 1,8% dos comportamentos do grupo e 0,62% do total de comportamentos do ninho (Tabela 1). Nos ninhos 8 e 11 respectivamente valores próximos 1% e 0,7% do total de comportamentos (Tabela 2 e Tabela 3).

#### **2. AUTO LIMPEZA DAS ANTENAS (LAT)**

O indivíduo levava uma das patas do primeiro par de patas à boca e depois a raspava na antenas, esse foi segundo comportamento de auto limpeza mais freqüente (Tabelas 1, 2 e 3), poderíamos ter classificado esse comportamento como sendo “AUTO LIMPEZA COM O PRIMERO PAR DE PERNAS”, entretanto como era muito recorrente e muito característico decidimos criar uma categoria específico para ele. Esse comportamento era visto sempre que ocorria o comportamento de antenação dirigido a outros indivíduos, ou quando recolhiam água, ou se alimentavam. Por isso ele teve uma freqüência alta, na colônia 5 foi segundo comportamento mais realizado (Tabela 1). No

grupo “Limpeza” a frequência foi 28,5%. Representando 9,48% do total de comportamentos. No ninho 8 representou 34% do grupo e 13% do total de comportamentos (Tabela 2). No ninho 11 representou 36% do grupo e 11,7% do total de comportamentos (Tabela 3).

### **3. AUTO LIMPEZA COM O PRIMEIRO PAR DE PERNAS (LP1)**

Este foi o comportamento mais realizado pelas formigas tanto dentro do grupo “LIMPEZA” quanto de uma maneira geral (Tabelas 1, 2 e 3), semelhante aos valores encontrados por PAIVA (1997) em *D. australis* e por Antonialli Junior (1999) em *Ectatomma edentatum*.

O indivíduo leva uma das patas do primeiro par de patas até a boca entre as mandíbulas e depois passa repetidamente a pata em várias partes do corpo principalmente nas partes anteriores do corpo, como a cabeça. Primeiro de um lado do corpo com a respectiva pata desse mesmo lado, depois do outro lado. As outras pernas do segundo e terceiro pares de patas também eram limpas dessa maneira (ANTONIALLI JUNIOR, 1999). Nas primeiras horas após a coleta da colônia a maioria dos indivíduos passou grande parte do tempo realizando o comportamento de auto limpeza, principalmente logo após a marcação dos mesmos. Quando manipulavam alimento, ou os imaturos e ainda quando entravam em contato direto com outro indivíduo também repetiam continuamente esse comportamento. No ninho 5 esse comportamento foi o mais realizado com frequência dentro do grupo de 60%. Representando no ninho 17% dos comportamentos (Tabela 1). No ninho 8 representou 47% dos comportamentos do grupo e 18% do total de comportamentos da colônia (Tabela 2). No ninho 11 representou 41% dos comportamentos do grupo e 13% do total dos comportamentos do ninho (Tabela 3).

### **4. AUTO LIMPEZA COM O SEGUNDO PAR DE PERNAS (LP2)**

Esse comportamento é muito semelhante á limpeza com o primeiro par de patas. O indivíduo inclina o segundo par de patas sem antes levá-lo até a boca, e depois limpa as outras partes do corpo mais posteriores e inferiores do tronco raspando as patas do referido par nessas partes. Algumas vezes a limpeza do primeiro e terceiro par de patas era feito por esse par de pernas. Este não é um comportamento muito freqüente, representando no ninho 5, 8 e 11 respectivamente apenas 2,68%, 1,9% e 2% do total dos comportamentos dos ninhos (Tabelas 1, 2 e 3).

### **5. AUTO LIMPEZA COM O TERCEIRO PAR DE PERNAS (LP3)**

Para realizar esse comportamento o indivíduo estendia levemente uma das patas do terceiro par e limpava o abdome ou segundo par de pernas. Nesse caso também não havia o movimento de levar as patas do terceiro par até a boca. Representou apenas 0,8% dos comportamentos no ninho 5 (Tabela 1). Nos ninhos 8 e 11 representou somente 0,5% (Tabelas 2 e 3).

### **6. AUTO LIMPEZA DO GÁSTER (LG)**

O indivíduo poderia realizar esse comportamento de duas maneiras. Na primeira delas levava o primeiro ou segundo par de patas curvava o corpo como um “C” e esfregava as patas no gáster. Na segunda maneira o indivíduo dobrava o corpo formando um “C”, colocando as mandíbulas em contato com o gáster. O indivíduo abria e fechava levemente as mandíbulas sobre essa região com leves movimentos de vai-e-vem da cabeça, semelhante ao comportamento descrito por Antonialli Junior (1999) em *Ectatomma edentatum* como “Auto limpeza com as mandíbulas”. Representou apenas 0,2% dos comportamentos do ninho 5 e nos ninhos 8 e 11 respectivamente 0,2% e 0,16% do total de comportamentos dos referidos ninhos (Tabelas 1, 2 e 3).

### **7. AUTO LIMPEZA DA MANDÍBULA (LM)**

Esse comportamento era raro aparecendo na colônia 5 apenas (1,13%), o indivíduo levava o primeiro par de patas á boca entre as mandíbulas e depois as esfregava nas duas mandíbulas repetidamente. No ninho 5 teve freqüência de 0,6% de todos os comportamentos, no ninho 8 (1,9%) e no ninho 11 (1,3%) (Tabelas 1,2 e 3).

### **8. REALIZAR LIMPEZA NA COMPANHEIRA (LPZ) E SOFRER LIMPEZA (SLP)**

O comportamento de realizar limpeza na companheira de ninho é descrito por Hölldobler. e Wilson (1990) como limpeza dirigida a outro indivíduo chamado de “allogrooming” em oposição ao comportamento de auto limpeza o “self-grooming”. Foi observado com um indivíduo realizando em outro, ou vários indivíduos realizando num outro, ou ainda vários se limpando mutuamente. Esse comportamento era muito dirigido as formigas recém emergidas, nesse caso, geralmente vários indivíduos realizavam a limpeza

enquanto outros imobilizavam a formiga imatura. No ninho 5 LPZ representou 1,6% dos comportamentos da colônia e foi realizado na maioria das vezes pela gamergate (Tabela 1). Nos ninhos 8 e 11 representou 1,4% e 2,3%. O comportamento SLP no ninho 5 representou 0,2%, e nos ninhos 8 e 11 em ambos representou 0,1% (Tabelas 2 e 3). O comportamento de limpeza geralmente era iniciado com um toque das antenas do indivíduo que iria limpar no indivíduo que receberia a limpeza. Não foi observada nenhuma seqüência lógica na limpeza. Às vezes esse comportamento podia demorar mais de 10 minutos, onde várias partes do corpo eram limpas outras vezes acontecia rapidamente. Esse mesmo comportamento foi observado por Antonialli Junior (1999) em *Ectatomma edentatum*.

## **9. LIMPAR MACHO (LMA)**

Esse comportamento era dirigido aos machos da colônia que ocorria de maneira semelhante ao comportamento de limpeza das fêmeas. Esse comportamento não foi observado nos ninho 5 (Tabela1). Já nos ninhos 8 e 11 representou 0,1 e 0,08% dos comportamentos dessas colônias.

### **a) CUIDADOS À PROLE**

As fêmeas aqui chamadas por nós de “cuidadoras”, ou seja, aquelas que eram responsáveis pelas tarefas relativas á prole dedicavam grande parte do seu tempo a esses cuidados. Geralmente era um grupo formado por seis a dez “cuidadoras”. Outras fêmeas chamadas de generalistas, ou seja, as que faziam um pouco de tudo, por vezes também se dedicavam a cuidar da prole, mas com uma menor freqüência que as cuidadoras. Os ovos, larvas e pupas ficavam em câmaras distintas. Os ovos ficavam empilhados numa câmara e na mesma câmara as larvas de menor tamanho, as larvas maiores também ficavam nessa câmara. Apesar de estarem na mesma câmara os indivíduos de estágios diferentes não eram misturados, ficavam em cantos separados da câmara. As pupas ficavam numa câmara vizinha.

## **10. ALIMENTAR LARVA (ALL)**

Neste comportamento a operária prepara o alimento macerando-o entre suas mandíbulas e depois oferece a larva encostando suas mandíbulas nas mandíbulas da larva (Trofalaxis). Algumas vezes observou-se que a larva ficava suspensa pela mandíbula

durante esse comportamento. De acordo com Hölldobler. e Wilson (1990) a trofalaxis é considerada fundamental para a organização das formigas. Entretanto esperava-se que esse comportamento não existisse entre as formigas da subfamília Ponerine, já que esta é considerada primitiva. Mas estudos revelaram que Formicinae e Dolichoderinae apresentam trofalaxis, sendo estas subfamílias as primeiras a divergirem muito cedo do tronco básico das formigas (HASHIMOTO & HASEGAWA, 1995; BARONI URBANI *et al.*, 1992)

A trofalaxis adulto-adulto foi descrita na formiga japonesa ponerine *Hypoponera sp* por Hashimoto *et al* (1995) e trofalaxis larva-adulto foi descrita em *Platythyrea* (VILLET *et al.*, 1990). O alimento que era oferecido às larvas eram pedaços de larvas de tenébrio e de frutas, como banana e maçã. Na colônia 5 esse comportamento representou apenas 0,6% do total de comportamentos do ninho (Tabela1). Nos ninhos 8 e 11 respectivamente representou 0,7% e 0,08% do total de comportamentos dos referidos ninhos (Tabelas 2 e 3).

#### **11. AUXILIAR A LARVA A EMPUPAR (ALP)**

Quando a pupa estava sendo formada surgiam entorno da larva uma espécie de “fios de seda” produzido pelas glândulas mandibulares, que pouco a pouco iam cobrindo a larva até formar a pupa por completo dentro de alguns dias, durante esse processo de “empupar” algumas fêmeas ajudavam a larva envolvendo-a nesses fios como se formasse uma espécie de rede. Esse comportamento não apareceu no ninho 5 (Tabela1). Já nos ninhos 8 e 11 nesta sequencia representou 0,33% e 0,08% do total de comportamentos (Tabelas 2 e 3).

#### **12. ANTENAR LARVA (ATL)**

Os comportamentos de antenar e inspecionar larva são semelhantes aos comportamentos de antenar e inspecionar ovos. Na colônia 5 ATL representou 0,4% do total dos comportamentos, e nas colônias 8 e 11 representou 1,3% e 0,5% (Tabelas 1, 2 e 3).

#### **13. LAMBER LARVA (LL)**

As larvas eram lambidas pelas “cuidadoras”, durante muito tempo cerca de 10 a 15 minutos, elas tinham seu corpo todo umedecido pelas “cuidadoras”, que se aproximavam delas e em movimentos de vai-e-vem da cabeça abriam e fechavam delicadamente as

mandíbulas expondo o aparelho bucal. A freqüência desse comportamento foi de 2,5% do total de comportamentos da colônia 5, no ninho 8 1,7% e no ninho 11 representou 0,8% (Tabelas 1, 2 e 3).

#### **14. MANIPULAR LARVA (MANL) E CARREGAR LARVA (CL)**

As “cuidadoras” seguravam as larvas com as mandíbulas e sacudiam a cabeça, como se balançasse a larva, às vezes raspavam o primeiro par de patas rapidamente enquanto sacudiam a larva. Outras vezes as “cuidadoras” simplesmente viravam a larva com as mandíbulas. A estes comportamentos chamamos de manipular larva e teve freqüência de 0,2% dos comportamentos do ninho 5. Já nos ninhos 8 e 11 não foi observado esse comportamento (Tabelas 1, 2 e 3).

Algumas as cuidadoras carregavam a larva de um lado para o outro, ou mais raramente, trocava a larva de câmara. No ninho 5 não foi observado, já nos ninhos 8 e 11 representou nesta sequencia 0,33% e 0,08% dos comportamentos das referidas colônias (Tabelas 1, 2 e 3).

#### **15. ANTENAR OVO (AOVO) E INSPECIONAR OVO (IOVO)**

As formigas de um determinado ninho são capazes de reconhecer os ovos de sua própria colônia. Os ovos apresentam em sua cutícula um hidrocarboneto (9-C<sub>31</sub>) que permite a identificação desses ovos pelas formigas pertencentes ao mesmo ninho dos ovos. O reconhecimento é marcado inicialmente pelo comportamento de antenação dos ovos, que consiste em um movimento sutil das antenas sobre os ovos, foi observado na colônia 5 apenas 4 vezes representando 0,8% do total de comportamentos (Tabelas 1). Já na colônia 8 foi observado 9 vezes sendo 0,9% do total de comportamentos do ninho (Tabela 2). Na colônia 11 representou 0,6% dos comportamentos do ninho (Tabela 3). Às vezes as “cuidadoras” simplesmente se aproximavam dos ovos e os antenavam como se estivessem inspecionando esses ovos, não foi observado esse comportamento no ninho 5, 8 e 11. Entretanto em outras colônias observadas ao longo do projeto esse comportamento apareceu. Os ovos de alguns ninhos apresentavam uma aparência estranha, eram amassados e tinham um ponto escuro em uma das extremidades, ao observar esses ovos sob a lupa percebemos que o ponto escuro poderia ser resultado de alguma reação química no interior do ovo. Os ovos que apresentavam essas características geralmente não se desenvolviam, mas eram mantidos junto aos outros.

## **16. LAMBER OVO (LOVO) E EMPILHAR OVOS (EOVO)**

Semelhante ao comportamento de lambar as larvas as fêmeas “cuidadoras” dedicavam-se a lambar os ovos e ao lambar, os ovos ficavam aderentes e então elas uniam os ovos formando pilhas com eles, observou-se esse comportamento apenas uma vez na colônia 5. Mas às vezes elas simplesmente lambiam os ovos sem empilhá-los, esse comportamento dentro do grupo cuidados à prole teve uma frequência relativa de 6,5%, representando 1,4% dos do total de comportamentos da colônia 5 (Tabela 1). Nos ninhos 8 e 11 representou 0,4% e 0,2% do total de comportamentos dessas colônias (Tabelas 1 e 2).

## **17. CARREGAR OVO (COVO)**

Os ovos às vezes eram carregados pelas “cuidadoras” ou pela gamergate dentro da câmara onde ficavam armazenados, e representou 0,76% do total dos comportamentos da colônia 5. Nos ninhos 8 e 11 esse comportamento representou 1% e 2,8% do total de comportamentos dessas colônias (Tabelas 1, 2 e 3). Outras vezes quando a gamergate fazia a postura do ovo segurava-o e o exibia para as companheiras se movimentando com ele entre as mandíbulas dentro do ninho.

### **18. SEGURAR OVO (SOVO) E MANIPULAR OVO (MOVO)**

As “cuidadoras” várias vezes ficavam paradas segurando ovo ou a pilha de ovos, chamamos este comportamento de “Segurar ovo”. Dentro do grupo “Cuidados à prole” foi o comportamento que teve maior frequência (27%), representando 5,5% do total de comportamentos do ninho 5 (Tabela 1). Nos ninhos 8 e 11 representou respectivamente 3,8% e 7,4% do total de comportamentos dessas colônias (Tabelas 1 e 2). Outras vezes as “cuidadoras” seguravam o ovo e soltavam, ou ficavam virando os ovos, a estes comportamentos chamamos de “Manipular ovo” representou 0,7% do total de comportamentos do ninho 5, nos ninhos 8 e 11 não foi observado esse comportamento (Tabelas 1, 2 e 3).

### **19. LAMBER PUPAS (LP) E INSPECIONAR PUPAS (IP)**

As “cuidadoras” lambiam constantemente as pupas principalmente na região do mecônio. A pupa recém formada era clara, mas com o passar dos dias ela ganhava um tom de marrom médio, a região das excretas era marcada por um tom mais escuro numa das extremidades da pupa, chamamos esse comportamento de “Lamber pupa”, representou no ninho 5 apenas 0,2% , no ninho 8 somente 0,4% do total de comportamentos (Tabelas 1 e 2). O mesmo comportamento não foi observado no ninho 11. Às vezes as “cuidadoras” se aproximavam das pupas faziam uma espécie de inspeção, chamamos esse comportamento de “Inspeccionar pupa” Aquelas que apresentavam algum problema eram carregadas para a câmara de lixo. Não foi observado no ninho 5, no ninho 8 representou 0,1% dos comportamentos (Tabela 2).

### **20. MANIPULAR PUPAS (MP) E CARREGAR PUPAS (CP)**

Semelhante aos comportamentos de manipular larvas e manipular ovos, as pupas eram viradas e às vezes carregadas para outro lugar dentro da câmara das pupas ou para outra câmara, no ninho 5 MP no período das observações foi observado apenas uma vez e CP não foi observado. No ninho 8 MP representou 0,4% dos comportamentos e no ninho 11 representou 0,7%. O comportamento CP nos ninhos 8 e 11 representaram 0,1% (Tabelas 2 e 3).

## **21. PARAR SOBRE OU PRÓXIMO AOS OVOS (POVO) E ANDAR SOBRE OS OVOS (ANPOVO)**

Assim como acontece com as larvas, algumas vezes as formigas “cuidadoras”, a gamegate ou até mesmo as generalistas, paravam próximo ou sobre os ovos, na colônia 5 representou 3,4% dos comportamentos (Tabela 1), chamamos esse comportamento de “Parar sobre ou Próximo aos ovos (POVO)”. As formigas recém emergidas também eram impedidas nos primeiros dias de se aproximarem pelas formigas do ranking. Em outras ocasiões as fêmeas simplesmente andavam sobre os ovos, não foi observado nos ninhos 5 e 11, mas apareceu no ninho 8 (0,2%) e em outras colônias ao longo do projeto.

## **22. PARAR PRÓXIMO ÀS LARVAS (PPL)**

Algumas vezes as formigas “cuidadoras”, a gamegate ou até mesmo as generalistas, paravam próximo as pupas, representou nos ninho 5 e 8 apenas 0,2% dos comportamentos e no ninho 11 representou 0,5% (Tabela 1, 2 e 3). As formigas recém emergidas, na maioria das vezes que tentavam se aproximar das larvas nos primeiros dias, mas foram impedidas pelas formigas do ranking. Estas realizavam atos agressivos, como exibição do gáster, ou puxava as imaturas pelas antenas. Somente após alguns dias elas conseguiam se aproximar da prole.

## **23. PARAR SOBRE OU PRÓXIMO ÀS PUPAS (PP) E ANDAR SOBRE AS PUPAS (AP)**

Comportamento semelhante a parar sobre ou próximo aos ovos e andar sobre as pupas. O comportamento de parar sobre ou próximo as pupas também foi descrito por ANTONIALLI JUNIOR (1999) em *Ectatomma edentatum*. Na colônia 5 PP representou apenas 0,76%, no ninho 8 representou 1% e no colônia 11 representou 0,4% dos comportamentos e AP não foi observado (Tabela 1, 2 e 3).

## **24. RASGAR ENVOLTÓRIO DA PUPA (RP)**

Uma vez foi observada uma fêmea ajudando a rasgar o envoltório da pupa de um dos indivíduos que tentavam emergir, nos ninhos 5 e 11 esses comportamento não foram observados, mas no ninho 8 representou 0,2% dos comportamentos.

### **b) ALIMENTAÇÃO**

Os comportamentos deste grupo representaram 14% do total de comportamentos (Tabelas 1, 2 e 3).

### **25. COLETAR ÁGUA (A)**

Este comportamento era feito num recipiente colocado no meio da área de forrageamento, a formiga subia no recipiente, inclinava-se para alcançar o líquido, abria as mandíbulas e “lambia” a água. Nunca foi observada a coleta de líquido por forrageadoras para oferecer a outras formigas, como acontece com *Ectatomma edentatum*. Na colônia 5 representou 0,6% dos comportamentos e no ninho 8 representou 0,5% (Tabelas 1 e 2). Já no ninho 11 não observado esse comportamento.

### **26. ANTENAR (ATA) E CARREGAR (CAL) O ALIMENTO E ALIMENTAR-SE (AL)**

Eram oferecidos como alimento larvas de tenebrio, tenebrio vivo, baratas e frutas (banana e maçã), sendo que o alimento era deixado na área de forrageamento. Quando a presa era viva as formigas forrageadoras utilizavam o seu ferrão para imobilizá-las depois antenavam e carregavam o alimento para interior do ninho, onde outras formigas se aproximavam e pegavam a presa toda ou dividiam. “ATA” nos ninhos 5, 8 representou respectivamente 0,4% e 0,2% do total de comportamentos (tabelas 1 e 2). No ninho 11 não foi observado esse comportamento. O comportamento representou na colônia 8 0,1% (Tabela 2). Quando eram oferecidas frutas, as forrageadoras antenavam o alimento, lambiam e depois levava para o interior do ninho. Já no interior do ninho, o alimento era macerado com as mandíbulas e depois a pasta formada era lambida vagarosamente. AL teve frequência na colônia 5 de 4,5% nos ninhos 8 e 11 respectivamente tiveram frequências 5,5% e 3% do total de comportamentos desses ninhos (Tabelas 1, 2 e 3).

### **27. DIVIDIR (DVA) E DISPUTAR ALIMENTO (DA)**

Como já foi dito anteriormente o alimento trazido pelas forrageadoras para o interior do ninho às vezes era dividido por duas ou por um grupo de formigas nos ninhos 5, 8 e 11 DVA representou 2,5%, 2,2% e 1,8% respectivamente (Tabela 1, 2 e 3). Outras vezes observamos que as formigas disputavam o alimento entre elas, faziam movimento de “roubar” o alimento uma da outra, chamamos esse comportamento de “disputar alimento

(DA)”, não foi observado na colônia 5 e nem na colônia 11. O comportamento DA representou 0,1% dos comportamentos da colônia 8 (Tabela 2).

## **28. SEGURAR ALIMENTO (SAL)**

Algumas vezes as formigas ficavam paradas com o alimento entre as mandíbulas sem se mover ou alimentar-se, como se oferecesse o alimento a outras, foi observado no ninho 5 numa frequência de 3,7%, nos ninhos 8 e 11 as frequências foram 4,7% e 1,9% do total de comportamentos dos ninhos (Tabelas 1, 2 e 3).

### **c) INTERAÇÕES AGRESSIVAS**

As interações agressivas eram realizadas principalmente pelas formigas que formavam o ranking hierárquico e pelas recém emergidas. Foi o grupo de menor frequência.

## **29. ANTENAR E EXIBIR GÁSTER (AEG)**

Este comportamento era realizado com mais frequência geralmente pelas formigas do ranking hierárquico ou por formigas recém emergidas que exibiam comportamentos agressivos entre si. O comportamento consistia em antenar agressivamente e insistentemente um indivíduo e simultaneamente curvar o corpo em “C” exibindo o gáster para o mesmo indivíduo, chegando até a esfregar o gáster na companheira, na colônia 5 foi observado apenas uma vez, no ninho 8 duas vezes (Tabelas 1 e 2). Já na colônia 11, apareceu mais vezes (15). Nos outros ninhos que foram observados ao longo do projeto também teve uma frequência grande principalmente nos ninhos que tiveram a taxa de natalidade alta, porque esse comportamento era mais dirigido as imaturas e na maioria das vezes esse era seguido pelo comportamento de arrastar a companheira como descrito a seguir.

## **30. ARRASTAR COMPANHEIRA (AC) E SER ARRASTADA POR COMPANHEIRA (FAC)**

As formigas mais agressivas arrastavam as companheiras do pelas antenas, pernas, abdome, e outras partes. Esse comportamento geralmente era mais dirigido aos indivíduos recém emergido, ou a companheiras de níveis mais baixos do ranking. As formigas que eram arrastadas às vezes revidavam exibindo o gáster tentando se libertar, mas nem sempre

conseguiam fugir facilmente de sua agressora. Curiosamente as formigas que emergiam no mesmo período eram muito agressivas entre si, provavelmente deve haver uma concentração maior de algum tipo de feromônio que vai diminuindo com o passar dos dias que deve disparar essa agressividade, ou pode ainda ser uma competição por um lugar no ranking, AC apareceu numa frequência 0,8%, 0,4% e 0,8% nas colônias 5, 8 e 11 respectivamente (Tabelas 1, 2 e 3). FAC nas colônias 8 e 11 representou 0,22% e 1% do total de comportamentos (Tabela 2 e 3).

### **31. EXIBIR GÁSTER (EG)**

Este comportamento é muito semelhante ao AEG, porém menos agressivo. Uma formiga se aproximava de outra se colocava na frente desta e erguia o corpo e recurva o gáster sob a porção ventral do tórax, colocando seu ápice na frente do corpo PAIVA (1997) descreveu esse comportamento para *D. australis* como “Exibição de gáster”. Nas colônias 5, 8 e 11 representou 1,4%, 0,2% e 1% dos comportamentos (Tabela 1, 2 e 3).

### **32. EXIBIR MANDÍBULA (EM)**

Nesse comportamento uma formiga ficava de frente para outra numa posição com o corpo elevado e abria as mandíbulas elevando a cabeça, esse comportamento teve frequência de 0,21% e 0,16% do total dos comportamentos das colônias 5 e 11 respectivamente, no ninho 8 não foi observado.

### **33. BLOQUEAR COMPANHEIRA (BLC) E SOFRER BLOQUEIO (FB)**

Neste comportamento uma ou mais formigas bloqueavam com o corpo a passagem de outra formiga, esta poderia ou não conseguir ir adiante se livrando de sua agressora, dependeria do seu grau de agressividade. O comportamento contrário a bloquear era ser bloqueada, BLC teve 1% de frequência nos ninho 5, 8 e 11 e FB consequentemente teve igual frequência (Tabela 1, 2 e 3).

### **34. IMOBILIZAR COMPANHEIRA (IMC) E SOFRER IMOBILIZAÇÃO (FIM)**

Este comportamento poderia ser realizado por uma ou várias formigas ao mesmo tempo, geralmente era feito com mais frequência com as recém emergidas. Onde várias formigas mais velhas ou do ranking seguravam em várias partes do corpo da imatura, algumas vezes a gamergate exibia o gáster enquanto a imatura era imobilizada. O

comportamento contrário a imobilizar é ser imobilizada por companheira de ninho. Esse comportamento é descrito por PAIVA (1997) como “Segurar companheira de ninho” em *D. australis*. Nas colônias 5, 8 e 11 esses comportamentos tiveram 0,6%, 0,3% e 0,4% de frequência do total de comportamentos (Tabela 1, 2 e 3).

### **35. PUXAR COMPANHEIRA (PC)**

Esse comportamento consistia em uma formiga ficar de frente para outra e dar um leve puxão nas antenas ou em outras partes do corpo da companheira. Esse comportamento se diferencia do AC porque é mais leve e rápido, geralmente o AC é um comportamento mais insistente e violento. A frequência de PC foi de 1,24% e 0,08%, do total dos comportamentos dos ninhos 5 e 11, no ninho 8 não foi observado (Tabela 1 e 3).

#### **d) OUTRAS ATIVIDADES**

Chamamos de “Outras atividades” aquelas que não poderiam ser agrupadas num mesmo grupo funcional, esse grupo representou 27,2% do total de comportamentos da colônia 5, na colônia 8 representou 23% e no 11 representou 28% (Tabela 1, 2 e 3).

### **36. ANDAR NO NINHO (AN)**

Este comportamento foi o segundo mais realizado pelas formigas em todas as colônias (8,5%) consistia simplesmente em andar aleatoriamente dentro do ninho em suas várias câmaras.

### **37. ANTENAR MACHO (ANM)**

Comportamento de antenação dirigida ao macho. Teve uma frequência relativamente pequena porque a maior parte do tempo de observação os machos não estavam presentes e tinha uma vida muito curta comparado ao tempo de vida das fêmeas. Esse comportamento não foi observado colônias 5, 8 e 11 mas apareceu em outras colônias que foram observadas ao longo do projeto.

### **38. ANTENAR COMPANHEIRA (ATC) E SOFRER ANTENAÇÃO (FAT)**

O comportamento de antenação é considerado uma função básica na organização da colônia chamada de complexa “linguagem antenal” por WASMANN (1895). O grande

papel das antenações é receber informação ao invés de mandá-las. As formigas antenam as suas companheiras para cheirá-las, reconhecê-las e não para informá-las (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A antenação consiste em uma formiga tamborilar com suas antenas o corpo de uma companheira, na maioria das vezes esse movimento é dirigido à cabeça da companheira, mas pode acontecer em outras partes do corpo. A formiga a quem é dirigida a antenação pode recolher a suas antenas e colocar o corpo em posição de subordinação ou retribuir o comportamento. Esses comportamentos tiveram uma frequência de 6,3% cada um do total de comportamentos.

### **39. CURVAR O GÁSTER (CG)**

O comportamento de curvar o gáster é típico para a postura dos ovos, mas algumas vezes outras formigas que não são a gamergate podem se colocar nessa posição e ficar desse jeito durante longos minutos e isso não significar postura. Este comportamento apareceu 8,9% do total de comportamentos da colônia 5, nas colônias 8 e 11 representou aproximadamente 5% do total de comportamentos dessas colônias (Tabelas 1, 2 e 3).

### **40. ESCALAR PAREDE (ESP)**

O comportamento de escalar parede é realizado principalmente pelas formigas recém emergidas, que escalam as paredes que dividem as câmaras do ninho. Geralmente elas sobem nas divisórias para fugir das companheiras mais velhas que as atacam com comportamentos agressivos como imobilização e arraste. Algumas imaturas chegam a demorar dois ou três dias na divisória e ali permanecem inativas. A frequência desse comportamento representou 3% do total de comportamentos do ninho 5, no ninho 8 representou 4,3% e no ninho 11 representou 1,8% do total de comportamentos desses ninhos (Tabelas 1, 2 e 3).

### **41. FORRAGEAR (F)**

O comportamento de forrageamento aconteceu na área externa do ninho, onde eram colocados a água e o alimento, ali também ficava a área destinada à deposição do lixo em um dos cantos da arena. O forrageamento foi sempre realizado por formigas mais velhas da colônia e nunca ocorreu recrutamento. As forrageadoras capturavam a sua presa quando esta era oferecida viva, utilizando o ferrão, elas eram muito ágeis mesmo quando a presa era maior que elas, como baratas, por exemplo. Após imobilizarem a presa levavam-na

inteira para o interior do ninho onde era dividida entre as outras formigas. Quando eram oferecidas frutas, as forrageadoras coletavam pequenos pedaços da fruta e levavam para o interior do ninho. Na colônia 5 representou 1,2% do total de comportamentos, nas colônias 8 e 11 representou 0,6% (Tabelas 1, 2 e 3).

#### **42. MORDISCAR COMPANHEIRA (MC) E SER MORDISCADA POR COMPANHEIRA (FMD)**

A formiga se aproxima lateralmente da companheira e mordisca com as mandíbulas a região do abdome, esse comportamento é rápido e não parece ser agressivo, aconteceu muito raramente. As formigas que eram mordiscadas geralmente não esboçavam nenhuma reação ou no máximo respondiam com uma antenação leve. Os comportamentos MC e FMD tiveram frequência de 0,2% do total de comportamentos da colônia 5 e na colônia 11 representou 1,3% (Tabelas 1 e 3). Na colônia 8 não foi observado.

#### **43. INATIVIDADE (INAT)**

O comportamento de inatividade era observado principalmente nos horários entre 11 e 13 horas, provavelmente o horário que em condições naturais acontecem as mais altas temperaturas e a taxa de atividade diminui. Quando observamos as formigas em campo não vimos nenhum indivíduo ativo nesse horário. Este comportamento também era observado nos dois primeiros dias de vida dos imaturos. Nas colônias 5 e 8 esse comportamento representou 1,4% dos comportamentos (Tabela 1). Já na colônia 11 representou 2% do total de comportamentos (Tabelas 2 e 3).

#### **44. INSPECIONAR NINHO (IN)**

O comportamento de inspecionar o ninho se caracterizava por verificações que algumas formigas faziam nas paredes das câmaras, no vidro que recobria o ninho e também era realizado em resposta a qualquer estímulo externo, como vibrações e sons estranhos ao ninho. Nas três colônias 5, 8 e 11 representou aproximadamente 1% do total de comportamentos.

#### **45. LAMBER O CHÃO (LCHAO)**

O comportamento de lamber o chão geralmente acontecia logo após a alimentação, nas áreas onde havia vestígios do alimento as formigas lambiam o chão. Uma vez foi

observado uma formiga lambendo o chão da área onde eram depositados os excretas. Esse comportamento na colônia 5 representou apenas 1% do total dos comportamentos e na colônia 8, representou 0,2% (Tabelas 1 e 2).

#### **46. LIMPEZA E MANUTENÇÃO DO NINHO (MN)**

O comportamento de limpeza e manutenção do ninho era realizado por formigas mais velhas, elas carregavam grãos de areia dentro do ninho, carregavam materiais considerados “lixo”, tais como: larva e pupas mortas, restos de tenébrio, asas de barata e companheiras mortas. Geralmente as formigas mortas eram jogadas inteiras na câmara de lixo, mas às vezes acontecia delas despedaçarem a companheira, apesar de nunca ter sido observado qualquer comportamento de canibalismo. Antes de carregar as formigas mortas para o lixo elas limpavam completamente e cuidadosamente a morta, na maioria das vezes limpavam tanto que retiravam a marcação dificultando até mesmo a identificação do indivíduo morto. O comportamento MN apareceu numa frequência de 0,6% do total de comportamentos, nos ninhos 8 e 11 representou respectivamente 1,3% e 0,7% do total de comportamentos desses ninhos (Tabelas 1, 2 e 3).

#### **47. OVIPOSIÇÃO**

O comportamento de oviposição era realizado pela gamergate, não foi observada a postura de ovos tróficos por outras fêmeas. A gamergate ficava em posição de postura com o abdome levemente curvado para frente durante alguns minutos, algumas vezes por até mais de 30 minutos. Enquanto permanecia nessa posição ela contraía a região do ovipositor, depois de um tempo surgia o ovo com aspecto translúcido que a gamergate puxava do ovipositor com as mandíbulas. Após a postura a gamergate voltava à posição normal do corpo e permanecia segurando o ovo por um longo tempo, às vezes ela o exibia para as outras formigas da colônia. Uma das vezes foi observado que logo após a postura a gamergate entregou o ovo para uma das cuidadoras. O comportamento de “oviposição” representou apenas 0,2% dos comportamentos e foi realizado exclusivamente pela gamergate nas três colônias (Tabelas 1, 2 e 3).

Tabela 1. Etograma das operárias da colônia 5 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

<b>NINHO 5</b>			
<b>Comportamento</b>	<b>Fr</b>	<b>Fr/grupo</b>	<b>Fr/ninho</b>
<b>Alimentação</b>	<b>56</b>	–	<b>11,50</b>
A	3	5,36	0,62
AL	22	39,29	4,52
ATA	2	3,57	0,41
DVA	11	19,64	2,26
CAL	0	0	0,00
SAL	18	32,14	3,70
<b>Cuidados Com a Prole</b>	<b>108</b>	–	<b>22,18</b>
ALL	3	2,78	0,57
ALP	0	0	0,00
AOVO	4	3,70	0,76
AP	0	0	0,00
APL	0	0	0,00
ATL	2	1,85	0,38
ATP	6	5,56	1,14
CL	0	0	0,00
COVO	4	3,70	0,76
CP	0	0	0,00
EOVO	7	6,48	1,33
LL	13	12,04	2,47
LOVO	1	0,93	0,19
LP	1	0,93	0,19
MANL	1	0,93	0,19
ML	5	4,63	0,95
MOVO	4	3,70	0,76
MP	1	0,93	0,19
POVO	18	16,67	3,42
PP	4	3,70	0,76
PPL	1	0,93	0,19
SL	3	2,78	0,57
SOVO	29	26,85	5,51
SP	1	0,93	0,19

Continua...

Continuação

Tabela 1. Etograma das operárias da colônia 5 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

NINHO 5			
Comportamento	Fr	Fr/grupo	Fr/ninho
<b>Interações Agressivas</b>	<b>30</b>	–	<b>6,16</b>
AC	4	14,29	0,82
AEG	1	3,57	0,21
BLC	<b>5</b>	17,86	1,03
EG	7	25,00	1,44
EM	1	3,57	0,21
FAC	4	14	0,82
FB	5	18	1,03
FIM	3	10,71	0,62
IMC	3	10,71	0,62
PC	6	21,43	1,23
<b>Limpeza</b>	<b>161</b>	–	<b>33,06</b>
LAT	46	28,57	9,45
LC	3	1,86	0,62
LG	1	0,62	0,21
LM	3	1,86	0,62
LP1	82	50,93	16,84
LP2	13	8,07	2,67
LP3	4	2,48	0,82
LPZ	8	4,97	1,64
SLP	1	0,62	0,21
<b>Outras Atividades</b>	<b>132</b>	–	<b>27,10</b>
AN	41	26,45	8,42
ATC	8	5,16	1,64
CG	43	27,74	8,83
ESP	15	9,68	3,08
F	6	3,87	1,23
FAT	2	1,29	0,41
IN	5	3,23	1,03
INAT	7	4,52	1,44
MC	1	0,65	0,21
MN	3	1,94	0,62
OVO	1	0,65	0,21

Tabela 2. Etograma das operárias da colônia 8 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

NINHO 8			
Comportamento	F/grup	Fr/grup%	Fr/ninho%
<b>Alimentação</b>	<b>134</b>	–	<b>14,44</b>
A	5	3,73	0,54
AL	51	38,06	5,50
ATA	2	1,49	0,22
CAL	1	0,75	0,11
DA	10	7,46	1,08
DVA	21	15,67	2,26
SAL	44	32,84	4,74
<b>Cuidados Com a Prole</b>	<b>195</b>	–	<b>21,01</b>
ALL	7	3,65	0,75
ALP	3	1,56	0,32
ANPOVO	2	1,04	0,22
AOVO	9	4,69	0,97
ATL	12	6,25	1,29
ATP	3	1,56	0,32
CL	3	1,56	0,32
COVO	10	5,21	1,08
CP	1	0,52	0,11
EOVO	0	0,00	0,00
IL	1	0,52	0,11
IOVO	4	2,08	0,43
IP	1	0,52	0,11
LL	16	8,33	1,72
LOVO	4	2,08	0,43
LP	4	2,08	0,43
MANL	0	0,00	0,00
MDP	1	0,52	0,11
ML	11	5,73	1,19
MOVO	0	0,00	0,00
MP	4	2,08	0,43
POVO	42	21,88	4,53
PP	10	5,21	1,08
PPL	2	1,04	0,22
RP	2	1,04	0,22

Continuação Tabela 2

Tabela 2. Etograma das operárias da colônia 8 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

<b>NINHO 8</b>			
<b>Comportamento</b>	<b>F/grup</b>	<b>Fr/grup%</b>	<b>Fr/ninho%</b>
<b>Cuidados Com a Prole</b>	<b>195</b>	–	<b>21,01</b>
SL	3	1,56	0,32
SOVO	35	18,23	3,77
SP	2	1,04	0,22
AP	2	0,90	0,22
APL	1	0,45	0,11
<b>Interações Agressivas</b>	<b>24</b>	–	<b>2,59</b>
AC	4	20,00	0,43
AEG	2	10,00	0,22
BLC	1	5,00	0,11
EG	2	10,00	0,22
EM	0	0,00	0,00
FAC	4	20,00	0,43
FB	1	5,00	0,11
FIM	5	25,00	0,54
IMC	5	25,00	0,54
PC	0	0,00	0,00
<b>Limpeza</b>	<b>353</b>	–	<b>38,04</b>
LAT	121	34,28	13,04
LC	10	2,83	1,08
LG	2	0,57	0,22
LM	18	5,10	1,94
LP1	165	46,74	17,78
LP2	18	5,10	1,94
LP3	5	1,42	0,54
LPZ	13	3,68	1,40
SLP	1	0,28	0,11

Continua...

Continuação Tabela 2

Tabela 2. Etograma das operárias da colônia 8 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

<b>NINHO 8</b>			
<b>Comportamento</b>	<b>F/grup</b>	<b>Fr/grup%</b>	<b>Fr/ninho%</b>
AN	49	22,37	5,28
ANM	1	0,46	0,11
ATC	35	15,98	3,77
CG	42	19,18	4,53
ESP	40	18,26	4,31
F	6	2,74	0,65
FAT	5	2,28	0,54
IN	12	5,48	1,29
INAT	13	5,94	1,40
LCHAO	2	0,91	0,22
LMA	1	0,46	0,11
MC	0	0,00	0,00
MN	12	5,48	1,29
OVO	1	0,46	0,11

Tabela 3. Etograma das operárias da colônia 11 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

NINHO 11			
Comportamento	F/grup	Fr/grup%	Fr/ninho%
<b>Alimentação</b>	<b>85</b>		<b>6,68</b>
A	0	0	0,00
AL	38	44,71	2,99
ATA	0	0,00	0,00
DVA	23	27,06	1,81
SAL	24	28,24	1,89
<b>Cuidados Com a Prole</b>	<b>325</b>		<b>25,53</b>
ALL	1	0,31	0,08
ALP	1	0,31	0,08
AOVO	8	2,46	0,63
AP	1	0,31	0,08
APL	1	0,31	0,08
ASP	6	1,85	0,47
ATL	7	2,15	0,55
ATP	10	3,08	0,79
CL	1	0,31	0,08
COVO	36	11,08	2,83
CP	2	0,62	0,16
EOVO	3	0,92	0,24
LL	11	3,38	0,86
LOVO	3	0,92	0,24
LP	0	0,00	0,00
MANL	0	0,00	0,00
MDP	11	3,38	0,86
ML	9	2,77	0,71
MOVO	0	0,00	0,00
MP	9	2,77	0,71
POVO	95	29,23	7,46
PP	6	1,85	0,47
PPL	7	2,15	0,55
SL	2	0,62	0,16
SOVO	94	28,92	7,38
SP	1	0,31	0,08

Continua...

Continuação

Tabela 3. Etograma das operárias da colônia 11 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

<b>NINHO 11</b>			
<b>Comportamento</b>	<b>F/grup</b>	<b>Fr/grup%</b>	<b>Fr/ninho%</b>
<b>Interações Agressivas</b>	<b>100</b>		<b>7,86</b>
AC	15	17,05	1,18
AEG	15	17,05	1,18
BLC	11	12,50	0,86
EG	14	15,91	1,10
EM	2	2,27	0,16
FAC	15	17,05	1,18
FB	11	12,50	0,86
FIM	8	9,09	0,63
IMC	8	9,09	0,63
PC	1	1,14	0,08

Continua...

Continuação

Tabela 3. Etograma das operárias da colônia 11 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

<b>NINHO 11</b>			
<b>Comportamento</b>	<b>F/grup</b>	<b>Fr/grup%</b>	<b>Fr/ninho%</b>
<b>Limpeza</b>	<b>408</b>		<b>32,05</b>
LAT	148	36,27	11,63
LC	9	2,21	0,71
LG	2	0,49	0,16
LM	17	4,17	1,34
LMA	1	0,25	0,08
LP1	168	41,18	13,20
LP2	26	6,37	2,04
LP3	6	1,47	0,47
LPZ	29	7,11	2,28
SLP	2	0,49	0,16
<b>Outras Atividades</b>	<b>355</b>		<b>27,89</b>
AN	39	8,25	3,06
ATC	126	26,64	9,90
CG	63	13,32	4,95
ESP	23	4,86	1,81
F	8	1,69	0,63
FAT	25	5,29	1,96
FM	2	0,42	0,16
IN	14	2,96	1,10
INAT	28	5,92	2,20
MC	17	3,59	1,34
MN	9	1,90	0,71
OVO	1	0,21	0,08

### 4.3. EXPERIMENTO DE FISSÃO DE COLÔNIAS

O experimento de dividir as colônias teve o objetivo de observar a formação de uma nova hierarquia nos novos ninhos como já havia sido explicado nos materiais e métodos. As colônias separadas foram 5 e 8, as novas colônias formadas a partir dessas duas foram 5.1 e 8.1. entre os indivíduos retirados das duas colônias estavam as operárias consideradas cuidadoras, forrageadoras e generalistas.

Na colônia 5.1 foram observados principalmente os comportamentos de “Limpeza” (39,5%), “Outras atividades” (31,5%) e “Interações agressivas” (15,3%). Sendo que os indivíduos mais agressivos foram o 181 e 80 (Tabela 4). As operárias que mais se dedicaram aos cuidados a prole foram 116, 140 e 190. A gamergate foi a operária 181.

Na colônia 8.1 foram observados da mesma forma que na colônia 5.1, principalmente os comportamentos “Limpeza” (32%), “Outras atividades” (23%) e “Interações agressivas” (21%). Os indivíduos mais agressivos foram 140, 172, 175 e 177 (Tabela 5). A operária que se tornou a gamergate foi a 172, apesar de ter sido observado a operária 70 fazendo oviposição. Não conseguimos perceber o que ocorreu com ovo posto por ela, mas ficou claro ao longo das observações que a gamergate realmente era 172.

Em ambos os ninhos os comportamentos agressivos aconteceram principalmente nos primeiros dias de formação das colônias, eles aconteciam envolvendo a maioria dos indivíduos. Somente após algumas semanas se estabeleceram as novas hierarquias.

Tabela 4. Etograma das operárias da colônia 5.1 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

NINHO 51			
Comportamento	F / grupo	Fr/grupo%	Fr/ninho%
<b>Alimentação</b>	<b>8</b>	–	2,90
A	0	0	0,00
AL	3	37,5	1,09
ATA	0	0	0,00
DVA	2	25	0,72
SAL	3	37,5	1,09
<b>Cuidados Com a Prole</b>	<b>27</b>	–	<b>9,78</b>
ALL	0	0	0
ALP	0	0	0
AOVO	2	7,41	0,72
AP	0	0	0
APL	0	0	0
ASP	0	0	0
ATL	0	0	0
ATP	0	0	0
CL	0	0	0
COVO	0	0	0
CP	0	0	0
EOVO	0	0	0
LL	0	0	0
LOVO	0	0	0
LP	0	0	0
MANL	0	0	0
MDP	0	0	0
ML	0	0	0
MOVO	0	0	0
MP	0	0	0
POVO	10	37,04	3,62
PP	0	0	0
PPL	0	0	0
SL	1	3,70	0
SOVO	13	48,15	5
SP	1	3,70	0

Continuação

Tabela 4. Etograma das operárias da colônia 5.1 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

NINHO 5.1			
Comportamento	F / grupo	Fr/grupo%	Fr/ninho%
<b>Interações Agressivas</b>	<b>44</b>	–	<b>15,94</b>
AC	15	34,09	5,43
AEG	0	0,00	0,00
BLC	2	4,55	0,72
EG	12	27,27	4,35
EM	1	2,27	0,36
FAC	0	0,00	0,00
FB	2	4,55	0,72
FIM	1	2,27	0,36
IMC	1	2,27	0,36
PC	10	22,73	3,62

Continua...

Continuação

Tabela 4. Etograma das operárias da colônia 5.1 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

<b>NINHO 5.1</b>			
<b>Comportamento</b>	<b>F / grupo</b>	<b>Fr/grupo%</b>	<b>Fr/ninho%</b>
<b>Limpeza</b>	<b>108</b>	–	<b>39,13</b>
LAT	20	18,52	7,25
LC	10	9,26	3,62
LG	0	0,00	0,0
LM	16	14,81	5,80
LP1	30	27,78	10,87
LP2	11	10,19	3,99
LP3	2	1,85	0,72
LPZ	17	15,74	6,16
SLP	1	0,93	0,36
LMA	1	0,93	0,36
<b>Outras Atividades</b>	<b>89</b>	–	<b>32,25</b>
AN	29	32,58	10,51
ATC	31	34,83	11,23
CG	3	3,37	1,09
ESP	4	4,49	1,45
F	6	6,74	2,17
FAT	5	5,62	1,81
FM	0	0	0
IN	0	0,00	0
INAT	8	8,99	2,90
MC	3	3,37	1,09
MN	0	0	0
OVO	0	0	0

Tabela 5. Etograma das operárias da colônia 8.1 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

NINHO 8.1			
Comportamento	F	Fr/grupo%	Fr/ninho%
<b>Alimentação</b>	<b>14</b>	–	6,83
A	0	0	0
AL	4	28,57	1,95
ATA	0	0	0
CAL	0	0	0
DA	3	21,43	1,46
DVA	1	7,14	0,49
SAL	6	42,86	2,93
<b>Cuidados Com a Prole</b>	<b>21</b>	–	10,24
ALL	0	0	0
ALP	0	0	0
ANPOVO	0	0	0
AOVO	3	14,29	1,46
AP	0	0	0
APL	0	0	0
ATL	0	0	0
ATP	0	0	0
CL	0	0	0
COVO	0	0	0
CP	0	0	0
EOVO	2	9,52	0,98
IL	0	0	0
IOVO	0	0	0
IP	0	0	0
LL	0	0	0
LOVO	1	4,76	0,49
LP	0	0	0
MANL	0	0	0
MDP	0	0	0
ML	0	0	0
MOVO	0	0	0
MP	0	0	0
POVO	9	42,86	4,39

Continua...

Continuação

Tabela 5. Etograma das operárias da colônia 8.1 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

NINHO 8.1			
Comportamento	F	Fr/grupo%	Fr/ninho%
PP	0	0	0
PPL	0	0	0
RP	0	0	0
SL	0	0	0
SOVO	6	28,57	2,93
SP	0	0	0
<b>Interações Agressivas</b>	<b>56</b>	–	27,32
AC	15	26,79	7,32
AEG	0	0	0
BLC	5	8,93	2,44
EG	1	1,79	0,49
EM	1	1,79	0,49
FAC	2	3,57	0,98
FB	5	8,93	2,44
FIM	6	10,71	2,93
IMC	6	10,71	2,93
PC	15	26,79	7,32
<b>Limpeza</b>	<b>67</b>	–	32,68
LAT	16	23,88	7,80
LC	5	7,46	2,44
LG	0	0	0
LM	12	17,91	5,85
LP1	18	26,87	8,78
LP2	8	11,94	3,90
LP3	2	2,99	0,98
LPZ	4	5,97	1,95
SLP	2	2,99	0,98

Continua...

Continuação

Tabela 5. Etograma das operárias da colônia 8.1 de *Dinoponera quadriceps* (valores em frequências relativas dos comportamentos por grupo/ninho).

<b>NINHO 8.1</b>			
<b>Comportamento</b>	<b>F</b>	<b>Fr/grupo%</b>	<b>Fr/ninho%</b>
<b>Outras</b>			
<b>Atividades</b>	<b>47</b>	–	22,93
AN	8	17,02	3,90
ANM	0	0	0
ATC	21	44,68	10,24
CG	4	8,51	1,95
ESP	1	2,13	0,49
F	4	8,51	1,95
FAT	1	2,13	0,49
IN	1	2,13	0,49
INAT	5	10,64	2,44
LCHAO	0	0	0
LMA	0	0	0
MC	0	0	0
MN	0	0	0
OVO	2	4,26	0,98

## 5. ANÁLISE ESTATÍSTICA DO REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL

Os atos comportamentais das colônias 5, 8 e 11 somados resultaram em 2.669 distribuídos em 76 categorias. As tabelas 1 e 2 estão representadas em frequências relativas. Essas categorias foram divididas em cinco grupos funcionais: “Alimentação”, “Cuidados à prole”, Interações agressivas, “Limpeza e “Outras atividades”. Nas colônias 5 e 8 e 11 os grupos comportamentais “Limpeza” e “Outras atividades” foram os que apresentaram as maiores frequências, representando no grupo “Limpeza” respectivamente de forma aproximada, 33%, 38% e 32% de todos os atos comportamentais dos ninhos e o grupo “Outras atividades” representou aproximadamente 27%, 23% e 28%. Os grupos “Cuidados à prole” nessas mesmas colônias representaram aproximadamente 21%, 20% e 25% respectivamente de todos os comportamentos. Sendo o grupo considerado mais raro “Interações agressivas” com 5,7%, 2,0% e 6% em cada colônia (5, 8 e 11).

O grupo “Alimentação” nas três colônias teve frequências menores que “Cuidados à prole”. Provavelmente, em condições naturais as atividades relativas à alimentação que envolveria saída do ninho para forragear, aconteçam com maior frequência, pois o sucesso de uma espécie depende em grande parte da sua capacidade para forragear, e os animais podem chegar a dedicar mais tempo à atividade de forragear do que a outras atividades (ARAÚJO & RODRIGUES, 2006).

Na colônia 5 a gamergate foi a fêmea identificada com número 139 que permaneceu desde quando iniciamos as observações até o final. O grupo das cuidadoras, ou seja, aquelas responsáveis por cuidar da prole, era formado de setembro de 2008 até fevereiro de 2009 pelos indivíduos: 108, 121, 130, 131, 133 e 144, fora a gamergate. Entretanto elas também passaram a realizar outras atividades ao longo do tempo. A partir de fevereiro a colônia foi dividida e os indivíduos 130, 131 e 144 além de outros que desempenhavam várias funções, passaram a fazer parte da colônia 5.1. Então um novo grupo de cuidadoras foi formado pelos indivíduos: 108, 120, 121, 128, 133 e 140 que também realizam outras atividades, não havendo aí uma fidelidade. Os indivíduos que mais realizaram e sofreram interações agressivas foram 129, 131, 132, 136, 139, 144, 148 (Tabela1) estes formavam o ranking hierárquico, mas não identificamos os níveis de cada uma no ranking. Como era de se esperar as formigas mais jovens são as mais agressivas formando o ranking hierárquico e são praticamente as mesmas a se dedicarem mais a cuidar da prole. De acordo com MONNIN & PEETERS (1999) as fêmeas mais jovens

tendem a substituir as mais velhas no ranking hierárquico, e geralmente ocupam-se mais com as tarefas relacionadas aos cuidados com prole e tarefas dentro do ninho.

Na colônia 8 a gamergate foi o indivíduo 51 que se manteve ao longo das observações. O grupo de cuidadoras foi formado pelos indivíduos 48, 49, 61, 70, 125, 128, 129, 130, 131, 133, 135 e 137. Da mesma maneira que ocorreu com o ninho 5 a colônia 8 foi dividida em fevereiro de 2009 e os indivíduos 48, 61, 81 e 94 foram levados para o ninho 8.1. Além das outras formigas do grupo que permaneceram como cuidadoras, passou a fazer parte do grupo os indivíduos 71, 81 e 94, entretanto não conseguimos acompanhar de forma a determinar qual o lugar de cada uma no ranking. Os indivíduos que mais realizaram e sofreram interações agressivas foram: 63, 94, 127, 135 e 136. Com exceção dos indivíduos 63 e 94, os demais eram indivíduos jovens. Para Paiva (1997) a agressividade dos indivíduos jovens é de curta duração e sua função é eminentemente oportunista e se houver oportunidade de uma delas assumirem o posto da alfa, seja por morte da gamergate ou por destituição ela o fará. Existe um claro reconhecimento das dominantes por parte das demais operárias, incluído aí como dominantes indivíduos mais velhos também. Essa dominância é percebida pela “postura de subordinação”, por exemplo, e não necessariamente através da exibição do gáster ou antenação da companheira. Esses aspectos percebido no estudo de *D. australis* também poderá ser claramente constatados em *D. quadriceps*.

Na colônia 11 a gamergate foi indivíduo 39 que também permaneceu como alfa até o final das observações. Os indivíduos que mais se dedicaram aos cuidados com a prole foram 11, 17, 22, 23, 39 e 61. As formigas que realizaram e sofreram mais interações agressivas foram: 11, 34, 42, 43, 57, 58, 46, 48. Com exceção dos indivíduos 11 e 34 que foram coletados no campo, os demais eram todos jovens emergidos no laboratório. PAIVA (1997) sugeriu que poderia haver uma relação entre os indivíduos dominantes e o comportamento de limpeza dirigido a outro indivíduo em *D. australis*. Em *D. quadriceps* também observamos que pode haver essa relação, pois os indivíduos que mais realizaram “allogrooming” foram os indivíduos mais agressivos das colônias, ou seja, aqueles que eram dominantes.

Em relação ao comportamento de inatividade (INAT), a espécie apresentou uma frequência relativamente pequena (Tabela 2), ou seja, *D. quadriceps* é uma espécie com intensa atividade. Quando comparamos as frequências encontradas em *D. quadriceps* com as encontradas em espécies do mesmo gênero como *D. australis*, *Ectatomma edentatum* e

*D. lucida* estudadas respectivamente por Paiva (1997); Antonialli Jr (1999) e por Peixoto *et al* (2008) esse resultado fica bem claro.

### **5.1 POLIETISMO ETÁRIO EM *Dinoponera quadriceps***

Em relação ao polietismo etário *D. quadriceps* não podemos afirmar categoricamente que houve, pois não existiu ao longo do período de observação operárias claramente jovens que emergiram ao longo das observações e morreram senis. Aliás, a taxa de mortalidade era grande entre indivíduos jovens nascidos no laboratório. Temos apenas dados de operárias velhas que foram coletadas no campo e que não temos certeza sobre a idade delas, e temos o repertório restrito de operárias jovens, nascidas no laboratório. Entretanto existem indícios de que haja polietismo etário nessa espécie, visto que todas as jovens marcadamente dedicavam-se inicialmente aos cuidados com a prole e após certo tempo, cerca de um mês, elas começavam a diversificar o seu repertório. Observou-se ainda que antes delas começarem a lidar com prole, podiam passar um ou dois dias inativas, e depois sofriam muitas interações agressivas, algumas passam até dois dias imobilizadas, ou sendo arrastadas por companheiras mais velhas e por companheiras imediatamente mais jovens.

### **5.2 ESTRUTURA SOCIAL EM *Dinoponera quadriceps***

#### **5.2.1 ANÁLISE DE CLUSTER E DISCRIMINANTE**

O catálogo de comportamentos das três colônias estudadas mostra que há uma variação nos perfis individuais de comportamento das operárias, sugerindo uma possível divisão de trabalho nas colônias.

Como houve diferença no tempo de observação para cada indivíduo, devido às variações populacionais das colônias, pode haver distorções nos resultados seja maior ou menor o tempo de observação por indivíduo.

A análise da figura 2 demonstra que na colônia 5 observamos maior número de grupos formados pela análise cluster. Grupo 1 formado por três operárias que desempenharam ativamente atividade de alimentação de larvas. Grupo 2 formado por indivíduos que também alimentam larvas, mas que desempenham outras atividades gerais.

Grupo 3 formado pela maior parte das operárias que desempenham várias atividades da colônia. Analisando a figura 3, os componentes principais mostraram que não houve nenhum comportamento ou conjunto de comportamentos que pudesse separar um específico grupo de operárias. Todos os dados comportamentais estão próximos do eixo 0 nas coordenadas, o que configura pouca especificidade nos atos comportamentais. Estes resultados são corroborados pela análise de componentes (Tabela 6) que mostra poucos comportamentos com valores acima de 70%.

Fazendo análise da figura 4, percebemos que na colônia 8 há a formação de dois grupos principais, que provavelmente desempenham mais frequentemente as funções que são demonstradas na figura 4. Na figura 5 há a formação de duas nuvens de atos comportamentais. Na esquerda observamos que a maior parte das categorias comportamentais está contida no segundo eixo formado pela análise discriminatória (Tabela 7). A nuvem formada pelos comportamentos SL, A, AOVO, IMC, LL, ML, LCHAO, APL são aqueles que discriminam os dois grupos formados.

Análise de cluster (figura 6) mostrou a formação de dois grupos distintos na colônia 11. Grupo 1 com quatro indivíduos (34, 35, 31 e 12) que desempenharam funções relacionadas como cuidado com a cria. Outro grupo formado (10 indivíduos: 14, 46, 10, 49, 29, 22, 39, 19, 1) desempenharam interações (agonísticas ou não) com outros indivíduos. As demais operárias não foram consideradas específicas em suas atividades. A análise discriminante mostrou alguns comportamentos que se distinguiram em relação aos demais, tais como: SL, LL e SM em um dos eixos e NA e LAT em outro eixo. No entanto, estatisticamente apenas MP mostrou algum significado importante.

Com relação às duas colônias formadas a partir da fissão das colônias 5 e 8 observamos que a divisão da colônia possibilitou a formação de três grupos funcionais distintos na colônia 51 (figura 8). O primeiro grupo formado por três indivíduos desempenhou atividades de manutenção da colônia, interações e reprodução (formação de nova hierarquia de dominância). Esses resultados são suportados pela análise de componentes principais que mostrou que os comportamentos agonísticos foram definitivos para a formação dos grupos (Figura 9 e Tabela 9). A figura 9 mostra que alguns comportamentos foram significativos para a discriminação de alguns grupos funcionais. Atos agonísticos (EG, PC, AC, EM) e reprodutivos (POVO) foram bastante conspícuos na formação do grupo, enquanto atividades de limpeza e manutenção (LM, LP1, LP2, LC, LAT) definiram os demais grupos.

A partir da divisão experimental da colônia 8 foi possível visualizar três grupos funcionais (A, B e C) na colônia 81 figura. No primeiro grupo (172, 150 e 148), as interações agressivas foram proeminentes e relacionadas com o período de formação da hierarquia de dominância (Tabela 10 e Figura 10). O segundo grupo formado por cinco indivíduos (140, 173, 149 e 128) também mostrou relação com o primeiro grupo, porém com maior frequência de atos relacionados à manutenção colonial. O terceiro grupo, com as demais operárias, desempenhou várias atividades mais generalizadas. Embora não significativamente quanto a colônia 5.1, a análise de componentes principais corroborou com a análise de cluster sobre a formação de grupos baseada apenas nos comportamentos agonísticos.



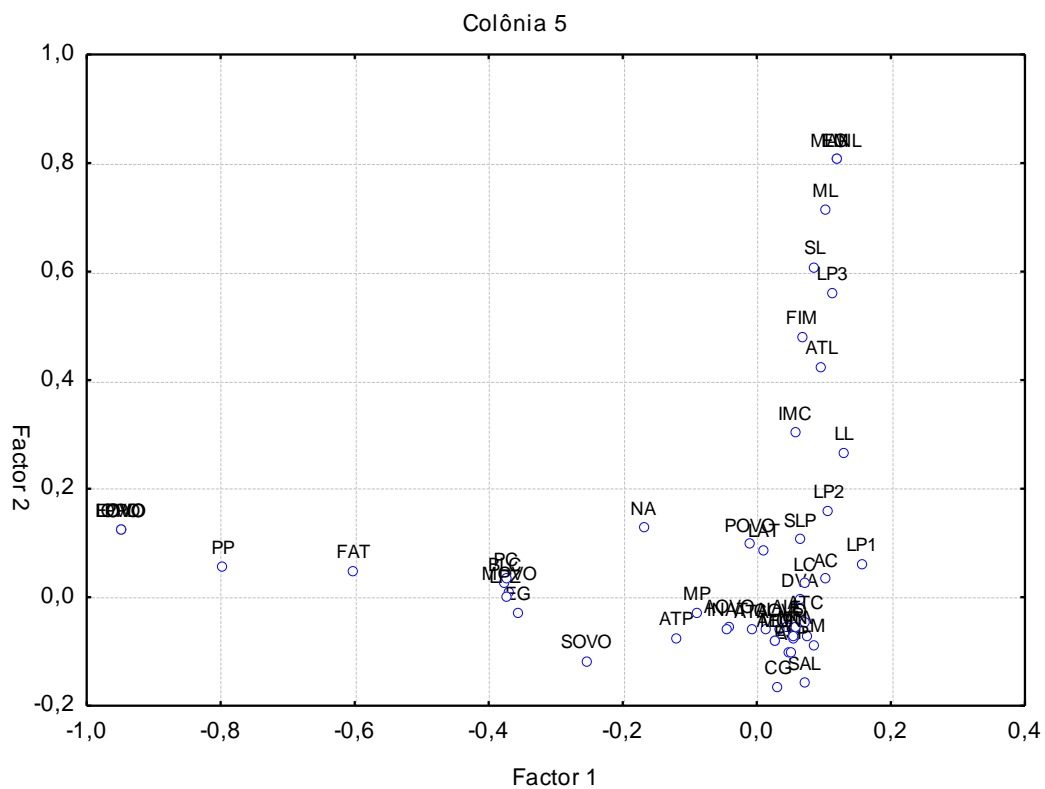


Figura 3. Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 5.

Tabela 6 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 5

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 5 Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000))

	<b>Factor</b>	<b>Factor</b>
<b>A</b>	0,073889	-0,072987
<b>AL</b>	0,012830	-0,058029
<b>ATA</b>	-0,008344	-0,060587
<b>DVA</b>	0,063953	-0,003658
<b>SAL</b>	0,070378	-0,157266
<b>ALL</b>	0,044387	-0,052504
<b>AOVO</b>	-0,041393	-0,052835
<b>ATL</b>	0,096474	0,425654
<b>ATP</b>	-0,120246	-0,073853
<b>COVO</b>	0,034896	-0,058519
<b>EOVO</b>	-0,949594	0,125374
<b>LL</b>	0,129691	0,266262
<b>LOVO</b>	-0,949594	0,125374
<b>LP</b>	0,053795	-0,067257
<b>MANL</b>	0,117892	0,807098
<b>ML</b>	0,101834	0,715414
<b>MOVO</b>	-0,369328	0,009773
<b>MP</b>	-0,089386	-0,028724
<b>SL</b>	0,086169	0,608853
<b>SOVO</b>	-0,254611	-0,116593
<b>AC</b>	0,103403	0,032977
<b>AEG</b>	0,027073	-0,078080
<b>BLC</b>	-0,375307	0,026413
<b>EG</b>	-0,356396	-0,027909
<b>EM</b>	0,117892	0,807098
<b>FIM</b>	0,067447	0,480878
<b>IMC</b>	0,057510	0,303949

Continua...

Continuação

Tabela 6 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 5.

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 5 Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000))		
<b>LAT</b>	0,011089	0,088318
<b>LC</b>	0,072038	0,025941
<b>LG</b>	0,117892	0,807098
<b>LM</b>	0,085058	-0,087132
<b>LP1</b>	0,156032	0,061527
<b>LP2</b>	0,106906	0,160960
<b>LP3</b>	0,111883	0,561977
<b>LPZ</b>	-0,375126	0,002589
<b>SLP</b>	0,064298	0,107163
<b>NA</b>	0,046937	-0,102382
<b>ATC</b>	0,073253	-0,045334
<b>CG</b>	0,032141	-0,164680
<b>ESP</b>	0,051687	-0,100093
<b>F</b>	0,057234	-0,053151
<b>FAT</b>	-0,601628	0,049175
<b>IN</b>	0,054395	-0,076723
<b>INAT</b>	-0,043488	-0,056933
<b>MC</b>	0,027073	-0,078080
<b>MN</b>	0,054833	-0,071531
<b>NA</b>	-0,169755	0,128766
<b>OVO</b>	-0,949594	0,125374
<b>POVO</b>	-0,010266	0,098042
<b>PP</b>	-0,796739	0,057144
<b>PPL</b>	-0,949594	0,125374
<b>Variância Explicada</b>	5,620105	4,033519
<b>Proporção Total</b>	0,108079	0,077568



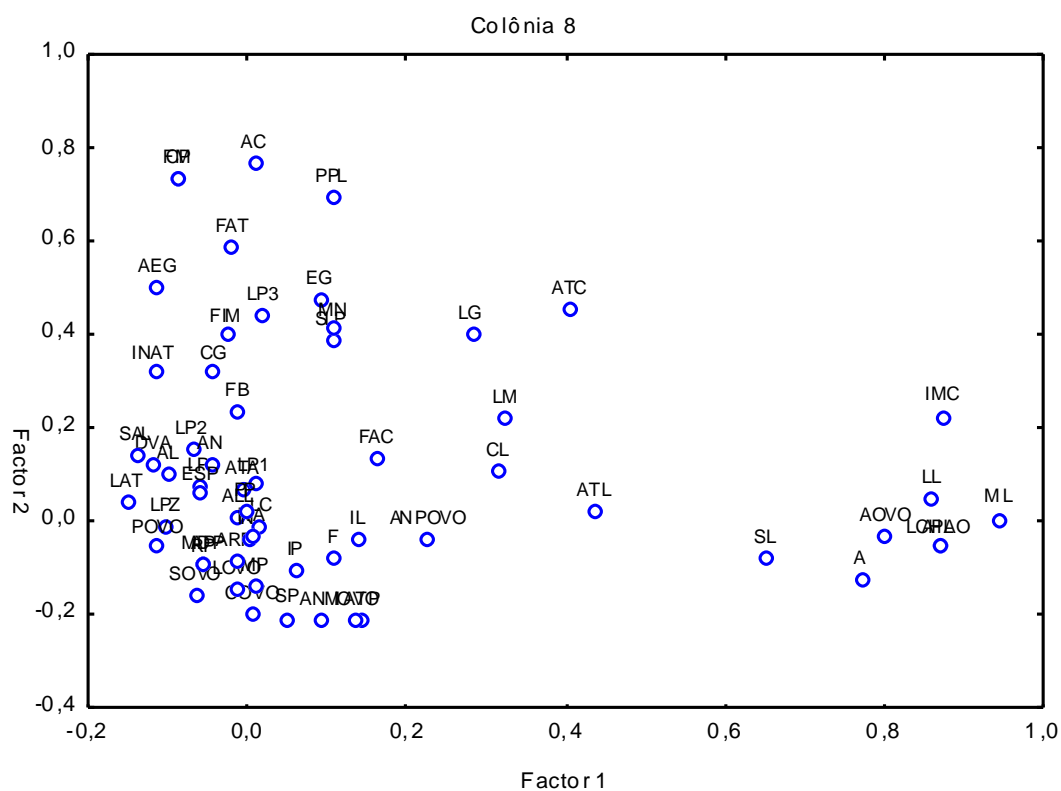


Figura 5. Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 8

Tabela 7 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 8.

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 8) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)

	<b>Factor</b>	<b>Factor</b>
<b>A</b>	0,770974	-0,120522
<b>AL</b>	-0,100442	0,104815
<b>ATA</b>	-0,007308	0,071367
<b>DVA</b>	-0,119918	0,127622
<b>SAL</b>	-0,141945	0,149340
<b>ALL</b>	-0,013638	0,013808
<b>AOVO</b>	0,801105	-0,029643
<b>ATL</b>	0,434943	0,028406

Continua..

Continuação

Tabela 7 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 8.

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 8) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)		
<b>ATP</b>	0,143041	-0,205834
<b>CL</b>	0,313026	0,112906
<b>COVO</b>	0,005083	-0,194585
<b>CP</b>	-0,088345	0,737715
<b>IL</b>	0,137254	-0,034604
<b>IOVO</b>	0,135606	-0,209724
<b>IP</b>	0,058780	-0,100310
<b>LL</b>	0,860340	0,052637
<b>LOVO</b>	-0,014754	-0,139323
<b>LP</b>	-0,062492	0,079261
<b>MDP</b>	-0,057130	-0,087483
<b>ML</b>	0,944015	0,011190
<b>MP</b>	0,007519	-0,134329
<b>RP</b>	-0,056790	-0,091102
<b>SL</b>	0,651463	-0,074830
<b>SOVO</b>	-0,064993	-0,155657
<b>SP</b>	0,050077	-0,203100
<b>AC</b>	0,008752	0,770068
<b>AEG</b>	-0,114217	0,508208
<b>EG</b>	0,090042	0,478046
<b>FAC</b>	0,162055	0,139218
<b>FB</b>	-0,014323	0,238568
<b>FIM</b>	-0,027932	0,402702
<b>IMC</b>	0,874960	0,229738
<b>LAT</b>	-0,152560	0,046239
<b>LC</b>	0,015730	-0,005149

Continua...

---

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 8) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)

---

<b>LG</b>	0,280137	0,407045
<b>LM</b>	0,322306	0,225778
<b>LP1</b>	0,007428	0,082230
<b>LP2</b>	-0,070597	0,160032
<b>LP3</b>	0,018629	0,447402
<b>LPZ</b>	-0,103343	-0,006916
<b>SLP</b>	0,104313	0,390348
<b>NA</b>	-0,048027	0,126775
<b>ANM</b>	0,091928	-0,209857
<b>ANPOVO</b>	0,225785	-0,033832
<b>AP</b>	-0,057130	-0,087483
<b>APL</b>	0,867290	-0,053375
<b>ARP</b>	-0,015987	-0,081844
<b>ATC</b>	0,404999	0,459405
<b>CG</b>	-0,044004	0,322756
<b>ESP</b>	-0,061332	0,061221
<b>F</b>	0,107789	-0,073646
<b>FAT</b>	-0,020185	0,590401
<b>FM</b>	-0,088345	0,737715
<b>IN</b>	-0,001482	-0,034031
<b>INAT</b>	-0,117882	0,320858
<b>LCHAO</b>	0,867290	-0,053375
<b>MN</b>	0,107550	0,416473
<b>NA</b>	0,005001	-0,027715
<b>POVO</b>	-0,113423	-0,051117
<b>PP</b>	-0,003772	0,025212

---

Continuação

Tabela 7 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 8.

---

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 8) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)

---

<b>PPL</b>	0,104765	0,702645
<b>Variância Explicada</b>	6,565708	4,945803
<b>Proporção do Total</b>	0,107635	0,081079

---

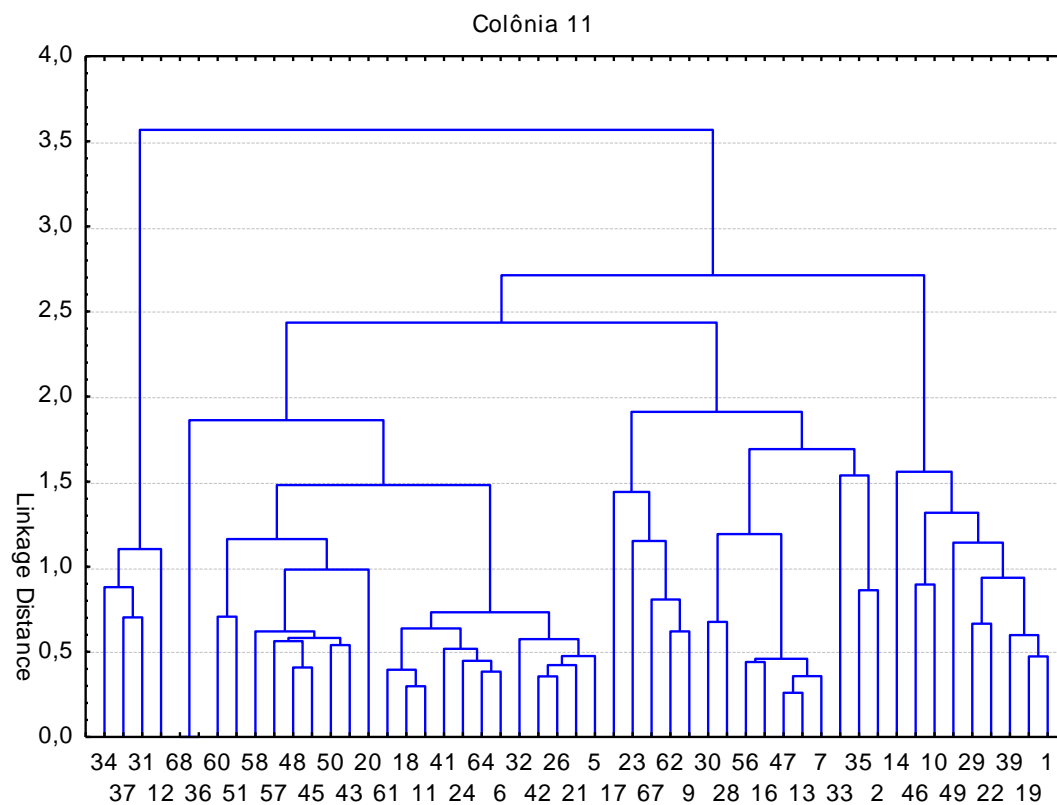


Figura 6. Análise de cluster das atividades desempenhadas entre setembro de 2008 e novembro de 2009 pelas operárias da colônia 11.

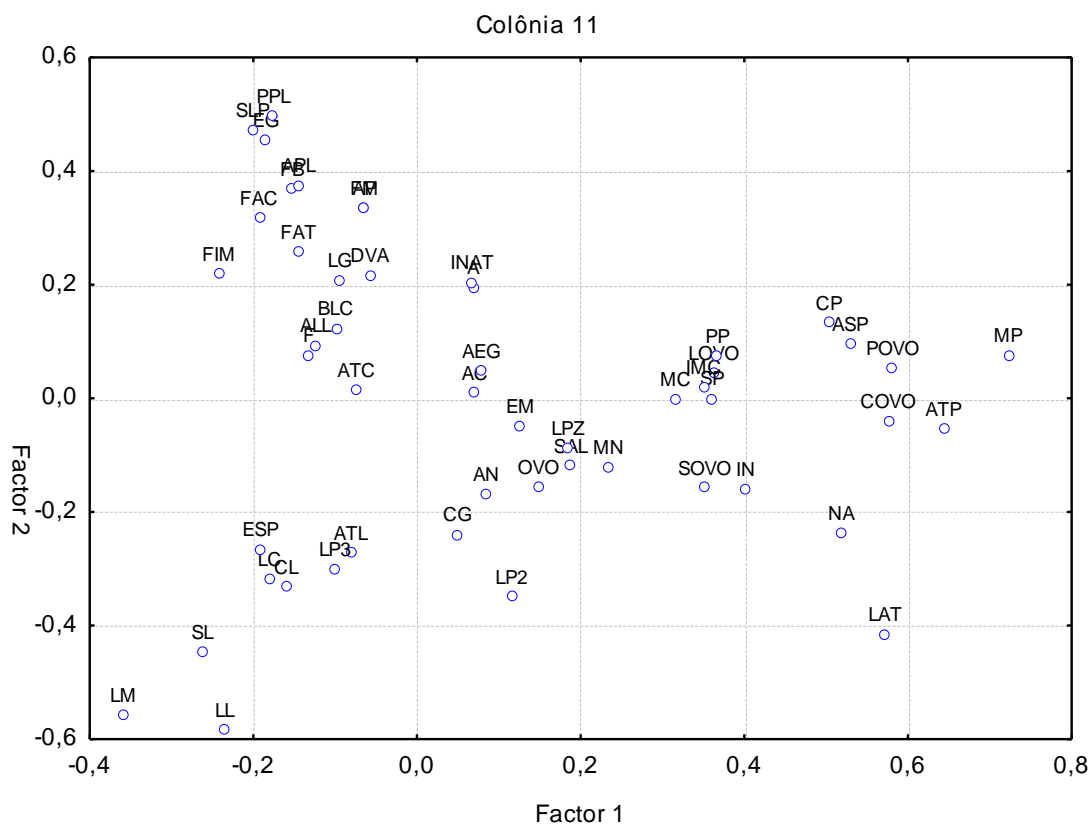


Figura 7. Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 11.

Tabela 8 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 11

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 11) Extraction: Principal components (Marked loadings are  $>,700000$ )

	<b>Factor</b>	<b>Factor</b>
<b>A</b>	0,068604	0,196469
<b>DVA</b>	-0,057658	0,216860
<b>SAL</b>	0,187748	-0,119106
<b>ALL</b>	-0,123813	0,093418
<b>ATL</b>	-0,081209	-0,271378
<b>ATP</b>	0,643750	-0,054041
<b>CL</b>	-0,159836	-0,331747
<b>COVO</b>	0,575746	-0,039094

Continua...

## Continuação

---

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 11) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)

---

<b>CP</b>	0,503717	0,132706
<b>LL</b>	-0,235007	-0,583221
<b>LOVO</b>	0,362737	0,044217
<b>MP</b>	0,722578	0,075492
<b>SL</b>	-0,262322	-0,446112
<b>SOVO</b>	0,351634	-0,157543
<b>SP</b>	0,360605	0,000040
<b>AC</b>	0,070778	0,010275
<b>AEG</b>	0,078936	0,047716
<b>BLC</b>	-0,098888	0,123380
<b>EG</b>	-0,184572	0,455358
<b>EM</b>	0,126710	-0,048753
<b>FAC</b>	-0,192767	0,317255
<b>FB</b>	-0,152549	0,367797
<b>FIM</b>	-0,242088	0,218790
<b>IMC</b>	0,350624	0,019950
<b>LAT</b>	0,572386	-0,415180
<b>LC</b>	-0,179941	-0,317825
<b>LG</b>	-0,094352	0,208857
<b>LM</b>	-0,358684	-0,557040
<b>LP1</b>	0,099309	-0,602404
<b>LP2</b>	0,115180	-0,350007
<b>LP3</b>	-0,100503	-0,300945
<b>LPZ</b>	0,185062	-0,086681
<b>SLP</b>	-0,200667	0,471481
<b>AN</b>	0,084805	-0,168614
<b>AP</b>	-0,063933	0,334542
<b>APL</b>	-0,144364	0,375234

---

Continua...

Continuação

Tabela 8 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 11.

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 11) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)		
<b>ASP</b>	0,529236	0,096355
<b>ATC</b>	-0,073801	0,014296
<b>CG</b>	0,049488	-0,239381
<b>ESP</b>	-0,191334	-0,266014
<b>F</b>	-0,131951	0,075922
<b>FAT</b>	-0,144851	0,257612
<b>FM</b>	-0,063933	0,334542
<b>IN</b>	0,401972	-0,159690
<b>INAT</b>	0,067490	0,204870
<b>MC</b>	0,316163	-0,001215
<b>MN</b>	0,234419	-0,121096
<b>NA</b>	0,518605	-0,236571
<b>OVO</b>	0,148497	-0,155834
<b>POVO</b>	0,581274	0,053469
<b>PP</b>	0,367163	0,074497
<b>PPL</b>	-0,175427	0,497523
<b>Expl.Var</b>	4,554931	3,851617
<b>Prp.Totl</b>	0,087595	0,074070

## Experimento Divisão de Colônias

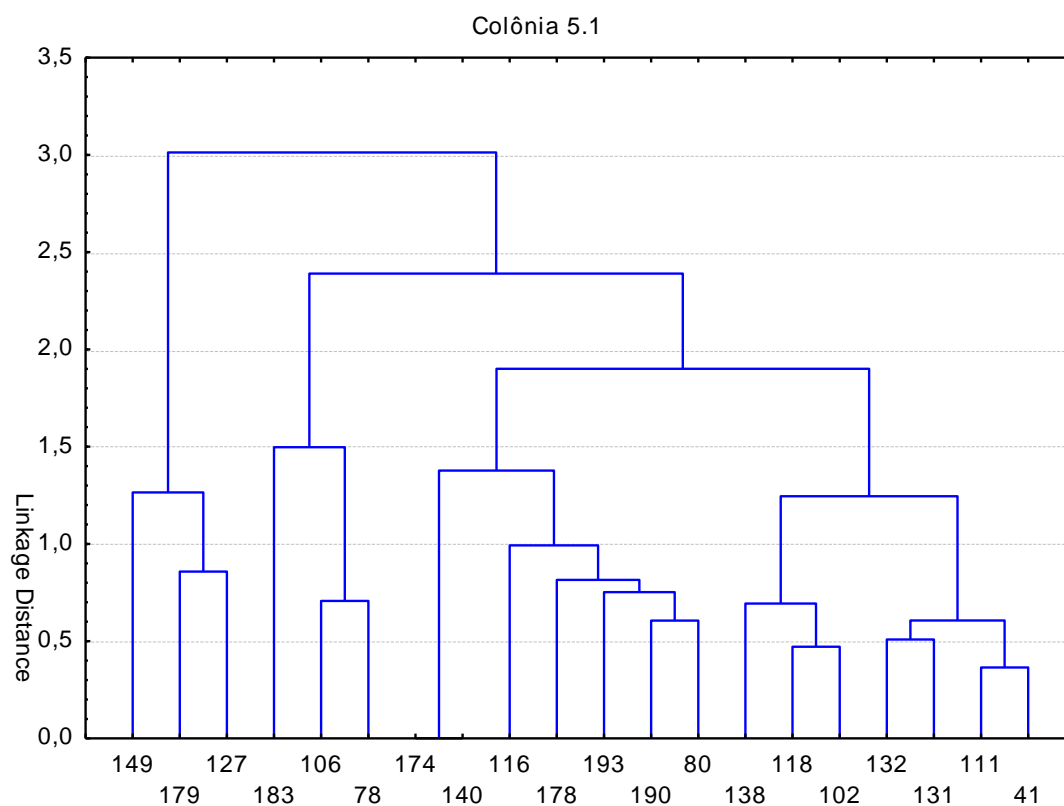


Figura 8. Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 5.1 experimental

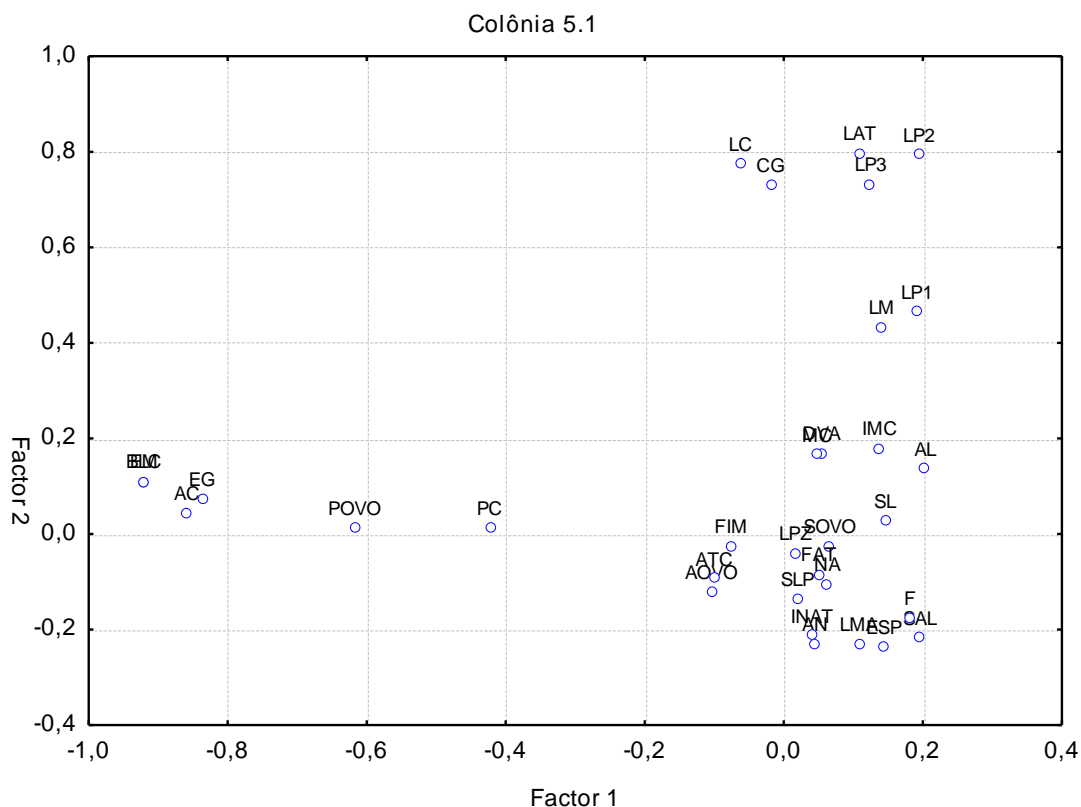


Figura 9. Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 5.1

Tabela 9 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 5.1

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 5.1) Extraction:  
Principal components (Marked loadings are  $>,700000$ )

	Factor	Factor
AL	0,203302	0,136479
DVA	0,054385	0,169222
SAL	0,195513	-0,217548
AOVO	-0,104338	-0,121428
SL	0,145556	0,027460
SOVO	0,065960	-0,024335
AC	<b>-0,858001</b>	0,044617
BLC	<b>-0,920244</b>	0,110878

Continua...

Continuação

Tabela 9 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 5.1

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 5.1) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)		
<b>EG</b>	<b>-0,836784</b>	0,073275
<b>EM</b>	<b>-0,920244</b>	0,110878
<b>FIM</b>	-0,075749	-0,024736
<b>IMC</b>	0,138162	0,180566
<b>PC</b>	-0,422858	0,012530
<b>LAT</b>	0,109514	<b>0,798270</b>
<b>LC</b>	-0,061797	<b>0,774592</b>
<b>LM</b>	0,141068	0,433002
<b>LMA</b>	0,108145	-0,230174
<b>LP1</b>	0,190971	0,464850
<b>LP2</b>	0,194028	<b>0,794616</b>
<b>LP3</b>	0,124594	<b>0,733388</b>
<b>LPZ</b>	0,017259	-0,039610
<b>SLP</b>	0,019693	-0,135827
<b>AN</b>	0,045248	-0,230547
<b>ATC</b>	-0,099708	-0,092833
<b>CG</b>	-0,018969	<b>0,731396</b>
<b>ESP</b>	0,144030	-0,236046
<b>F</b>	0,181522	-0,175661
<b>FAT</b>	0,050493	-0,084198
<b>INAT</b>	0,040803	-0,212041
<b>MC</b>	0,048911	0,166961
<b>NA</b>	0,062360	-0,103968
<b>POVO</b>	-0,617509	0,013846
<b>Variância explicada</b>	4,048236	3,833289
<b>Proporção total</b>	0,126507	0,119790

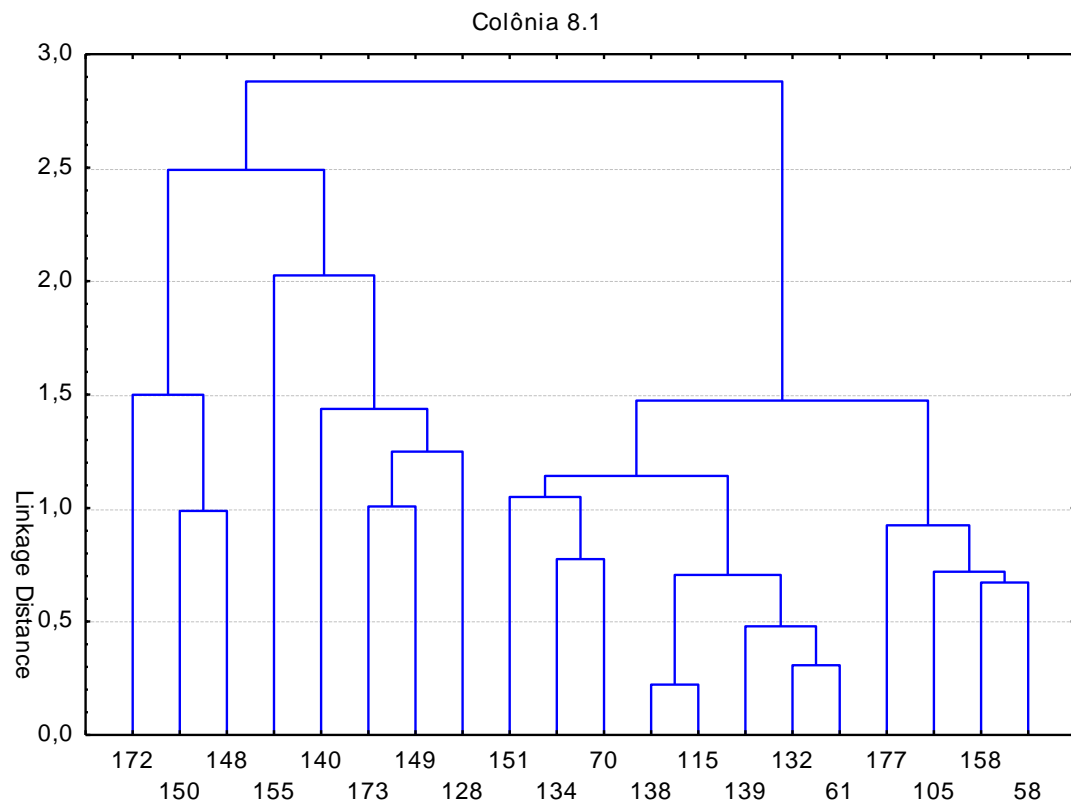


Figura 10. Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 8.1 experimental

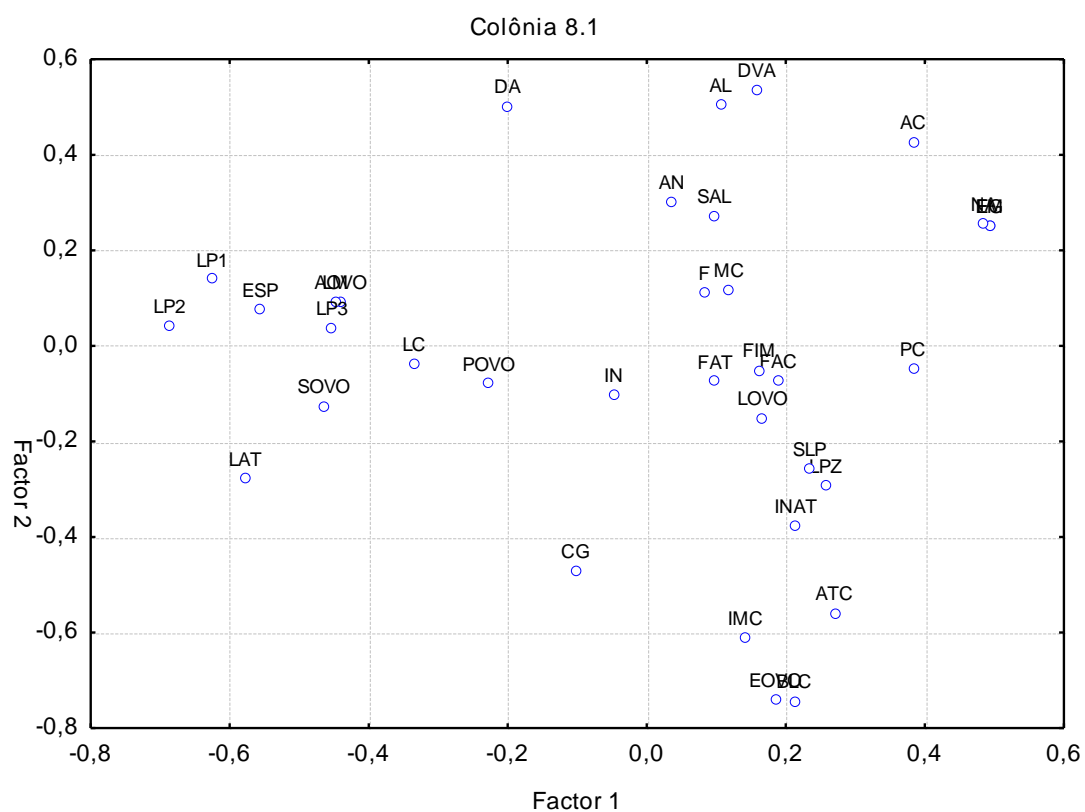


Figura 11. Análise dos componentes principais que explicam a variação funcional nas operárias da colônia 8.1

Tabela 10 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 8.1

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 8.1) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)		
	<b>Factor</b>	<b>Factor</b>
<b>AL</b>	0,105864	0,505454
<b>DA</b>	-0,200608	0,501692
<b>DVA</b>	0,157603	0,535843
<b>SAL</b>	0,096563	0,272015
<b>AOVO</b>	-0,440407	0,092903
<b>EOVO</b>	0,184811	<b>-0,739546</b>
<b>LOVO</b>	0,166548	-0,150334
<b>SOVO</b>	-0,464582	-0,126246

Continua...

Continuação

Tabela 10 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 8.1

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 8.1) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)		
<b>AC</b>	0,383535	0,426798
<b>BLC</b>	0,212265	<b>-0,742517</b>
<b>EG</b>	0,493216	0,250556
<b>EM</b>	0,493216	0,250556
<b>FAC</b>	0,189477	-0,072851
<b>FIM</b>	0,161634	-0,050698
<b>IMC</b>	0,142241	-0,610928
<b>PC</b>	0,382884	-0,046665
<b>LAT</b>	-0,577348	-0,276885
<b>LC</b>	-0,334468	-0,036504
<b>LM</b>	-0,447474	0,092844
<b>LP1</b>	-0,625496	0,139503
<b>LP2</b>	-0,687050	0,042066
<b>LP3</b>	-0,453399	0,038023
<b>LPZ</b>	0,257793	-0,291864
<b>SLP</b>	0,234194	-0,257899
<b>AN</b>	0,036101	0,301826
<b>ATC</b>	0,270064	-0,558231
<b>CG</b>	-0,102227	-0,469614
<b>ESP</b>	-0,556265	0,074685
<b>F</b>	0,082882	0,110863

Continua...

Continuação

Tabela 10 dos fatores discriminantes das atividades operárias da colônia 8.1

Factor Loadings (Varimax normalized) (PCA COL 8.1) Extraction: Principal components (Marked loadings are >,700000)		
<b>FAT</b>	0,098685	-0,074867
<b>IN</b>	-0,047305	-0,102109
<b>INAT</b>	0,214682	-0,376126
<b>MC</b>	0,119062	0,116771
<b>NA</b>	0,484878	0,255715
<b>POVO</b>	-0,227378	-0,078959
<b>Variância explicada</b>	4,060468	3,849610
<b>Proporção Total</b>	0,116013	0,109989

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através das observações de três colônias de *D. quadriceps* coletadas nos municípios de São Cristóvão e Nossa Senhora da Glória no Estado de Sergipe, região Nordeste do Brasil conseguimos estabelecer um catálogo dos comportamentos da espécie. O tempo de observação das colônias e as variações nas populações das colônias não foram suficientes para afirmarmos categoricamente que há polietismo etário, entretanto há fortes indícios que esse comportamento realmente acontece nessa espécie. Seriam necessárias observações por mais tempo, possibilitando coletar dados das operárias desde que nascem até ficarem senis.

A diversidade de perfis dos comportamentais no catálogo montado evidencia que houve a divisão de grupos de trabalho nas colônias de *D. quadriceps*, mas a análise dos clusters demonstrou que havia pouca fidelidade entre os grupos formados nas colônias. Os resultados sugerem que existe uma quantidade maior de operárias generalista, ou seja, aquelas que fazem de tudo um pouco, do que operárias especialistas.

Na fissão das colônias 5 e 8 observou-se que houve nos primeiros dias de formação das colônias novas uma concentração de comportamentos agonísticos e interativos. Somente após algumas semanas a nova hierarquia foi formada nas duas colônias novas.

Não foi possível estabelecer se há fidelidade de trilha no forrageamento da espécie, mas observou-se que o período de atividade de *D. quadriceps* foi diferente dos padrões encontrados para a *D. gigantean* em outras localidades, sugerindo que diferença aconteça em função das variações de temperatura local.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTI, D., J.D. MAJER, L.E. ALONSO & T. SCHULTZ. 2000. **Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Smithsonian Institution Press, Washington.
- ANTONIALLI JR., WILLIAM FERNANDO. **Divisão de trabalho em *Ectatomma edentatum* Roger, 1863 (Hymenoptera, Formicidae)**. Dissertação. Instituto de Biociência do Campus de Rio Claro. USP. SP. 1999.
- ARAÚJO, A & RODRIGUES, Z. 2006. **Foraging Behavior of Queenless Ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera: Formicidae)**. *Neotropical Entomology* 35(2): 159-164.
- ARANTES, J. F. P. ; RODRIGUES, P. A. P; NASCIMENTO, I. C. T & NASCIMENTO, F. S. 2007. **Divisão de Trabalho e flexibilidade comportamental entre operárias de *Odontomachus bauri* Emery, 1881 (Formicidae, Ponerinae)**. *Rev. Bras. de Zoociências*. 10(2): 115-119.
- BARONI-URBANI, C., BOLTON B., WARD, P.S. **The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae)**. *Syst. Ent.*, v 17, p. 301-329. 1992.
- BOLTON, B. 1995. **A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa**. *F. Nat. Hist.* 29: 1037-1056.
- 1990a. **Abdominal characters and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera: Formicidae)**. *F.Nat Hist.* 24: 53-68.
- 1990b. **Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera: Formicidae)**. *F.Nat Hist.* 24: 1339-1364.
- 2003. **The World Ants**. <http://www.antweb.org/world.jsp>. Acessado em 15 de março de 2009.

- BOURKE, A. F. G. & FRANKS, N. R. 1995 **Social evolution in ants**. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- BRANDÃO, C.R.F.1981. **Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* Guérin (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)**. *Insectes Sociaux*, 30:193-203.
- CAETANO, F.H.; JAFFÉ, K.; ZARA, F.J. 2002. **Formigas: Biologia e Anatomia**. Rio Claro: F.H.C., 42 p.
- CALABI, P. 1989. **Behavioral flexibility in Hymenoptera: Are examination of the concept of caste**. In:Trager, E. J (Ed.), *Advances in Myrmecology*, Brill Press, Leiden, pp. 237-258.
- DANTAS, J. O & DANTAS DE ARAÚJO, C. Z. 1997. **Cronologia dos Comportamentos Sociais de *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)**. Publicações Avulsas do Centro acadêmico Livre de Biologia. Universidade Federal de Sergipe. 1: 47-52.
- DANTAS DE ARAÚJO, C. Z. & JAISSON, P. **Modes de fondation des colonies chez la fourmi seans reine *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)**. *Actes Coll. Ins. Soc*, v. 9, p. 79-88, 1994.
- DEJEAN, A. & LACHAUD, J. P., 1994, **Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera seaarensis* (Mayr)**, *Insectes Sociaux*, 41, 191–210.
- FARJI-BRENER, A. G. & SILVA, J. F. 1995. **Leaf-cutting ants and Forest grouves in a tropical parkland Savanna of Venezuela: facilitated succession?** *Journal of Tropical Ecology* 11: 651-669.
- FITTKAU, E. J. & KLINGE, H., 1973, **On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem**, *Biotropica*, 5, 2–14.

- FOURCASSIE, VINCENT & OLIVEIRA, PAULO S. **Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns.** *Journal of Natural History*, 2002, **36**, 2211–2227.
- HASHIMOTO, Y; YAMAUCHI, K; HASEGAWA, E. **Unique habits of stomodeal trophallaxis in ponerine ant *Hypoponera* sp.** *Ins. Soc*, p. 42, 137-144, 1995.
- HAINES, B. 1975. **Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island.** Pp 99-111 In: Geolley F. G. & Medina E. (eds.) *Tropical Ecosystems: trends in terrestrial and aquatic research.* Springer-Verlag, New York.
- HEINZE J, KELLER L. 2000. **Alternative reproductive strategies: a queen perspective in ants.** *Trends Ecol. Evol.* 15:508–512.
- HÖLLDOBLER, B. & TAYLOR, R. W. 1983. **A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia* Clark.** *Insectes Sociaux*, 30:384-4001.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. 1990. **The ants.** Harvard University Press, Cambridge.
- JAISON, P.; D. R. FRE SNEAU. & A. LEONIR. 1992. **Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* (Clack).** *Ins. Sociaux*. **39**: 425-438.
- JEANNE, R. I., Downing, H. A., Post, D. C. 1988. **Age polyethism and individual variation in *Polybia occidentalis*, an advanced eusocial wasp.** In Jeanne, R.L(ed): *Interindividual behavioral variability in social insects.* Westview Press, Boulder, CO , 323-357.

- KARSAI, I. & WENZEL, J.W. 2000. **Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps.** *J. insect Behavior*, Vol.13, n.1.
- KEMPF, W.W. 1971. **A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae).** *Stud. Entomol.* 14: 369-394.
- LEAL, I. R. 2002. **Diversidade de formigas no Estado de Pernambuco.** Tp 483-492 in: Silva, J. M. C. & Tabarelli, M. (orgs.) *Atlas da Biodiversidade de Pernambuco.* Editora Massangana e SECTMA, Recife.
- MAJER, J.D. 1983. **Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use, and land conservation.** *Environ. Managem.*, 7: 375-383.
- MONNIN T & PEETERS C. 2008. **How many gamergates is an ant queen worth?** *Naturwissenschaften.* 95:109–116.
- 1999. **Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant.** *Behav Ecol* 10:323–332.
- 1998. **Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*.** *Anim Behav* 55:299–306.
- 1997. **Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*.** *Naturwissenschaften* 84:499–502.
- OSTER, G.F., e WILSON, E. O. 1978. **Caste and ecology in the social insects.** Princeton NJ, Princeton University Press. P.352 (Monographs in population biology).
- PAIVA, R.V.S, 1997. **Organização Social de *Dinoponera australis* Emery (Hymenoptera: Formicidae).** Tese. Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP.

- PAIVA, R.V.S. & BRANDÃO, C.R.F. 1989. **Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum*, Forel, 1908 (Hymenoptera:Formicidae)**. Revista Brasileira de Biologia, 49: 783-792.
- PAIVA, R.V.S. & BRANDÃO, C.R.F. 1995. **Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera Roger* Hymenoptera Formicidae**. Ethol. Ecol. Evol. 7: 297-312.
- PEETERS C. 1987. **The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12**. *Insectes Sociaux* 34: 75-86.
- 1993. **Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens**, pp. 234-261. In: Keller L., Edit. Queen number and sociality in insects. *Oxford: Oxford University Press*.
- 1997. **Morfologically ‘primitive’ ants: comparative review of social characters, and the importance of queen worker dimorphism**. In the Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids (Ed. by J. Choe & B. Crespi), pp 372-391. Cambridge: Cambridge University Press.
- PEETERS, C. & CREWE, R. 1985. **Worker reproduction in the ponerinae ant *Ophthalmopone berthoudi* – an alternative form of eusocial organization**. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18:29-37.
- PEETERS, C. & HOLLDOBLER, B. 1995. **Reproductive dominance controlled by mutilation between queens and mated workers: the complex life story of ant with a valuable nest**. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 92: 10977-10979.
- PEETERS, C. & ITO, F. 2001. **Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera**. *Annu. Rev. Entomol* 48:601– 630.

WASMANN, E. Zur Kenntnis schwieriger *Thorictus*-Arten. **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, v 39, n. 1, p. 41-44, 1895.

WAKANO, J. N.; K. NAKATA. & N. YAMAMURA. 1998. **Dynamic model of optimal age polyethism in social insects under stable and fluctuating environments**. *J. theor. Biol.* 193: 153-165.

SEELEY, T. D. 1982. **Adaptive significance of age polyethism schedule in honeybee colonies**. *Behav. Ecol. and Sociob.* 11:287-293.

WILSON, E. O. 1987. **Causes of ecological success: the case of the ants**. *Journal of Animal Behavior*, 56: 1-9.

- 1971. **The insect societies**. Harvard University Press, Cambridge, Mass. Pp.548.

WIRTH, R., BEYSCHLAG, W., HERZ, H., RYEL, R. J. & HÖLLDOBLER, B. 2002 **Herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rain forest of Panama**. Springer-Verlag, Berlin. *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, 23 a 28 de Setembro de 2007, Caxambu - MG*.

YOUNG, A. M. 1977. **Notes on the foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Formicidae: Ponerinae). On two plants in tropical wet forest**. *F Georgia Entomol. Soc.* 12: 41-51