



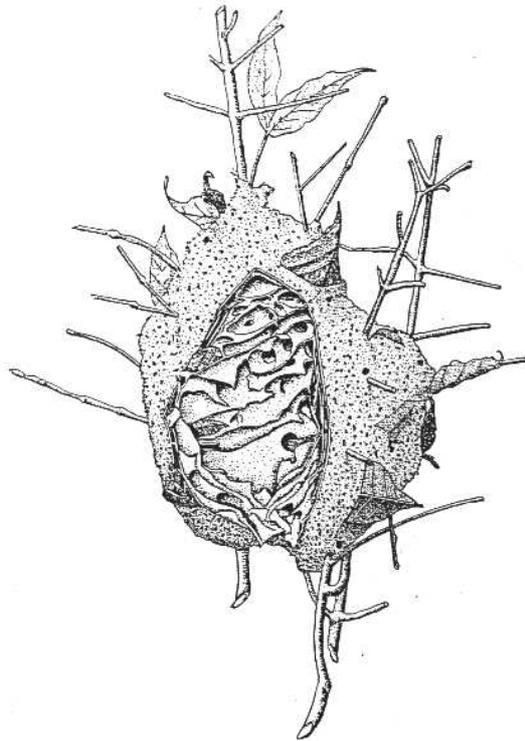
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS

**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS
(*CAMPONOTUS*) DO CERRADO BRASILEIRO**

JEAN CARLOS SANTOS



UBERLÂNDIA – MINAS GERAIS

OUTUBRO DE 2002



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DE RECURSOS NATURAIS

**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS
(*CAMPONOTUS*) DO CERRADO BRASILEIRO**

JEAN CARLOS SANTOS

2002

JEAN CARLOS SANTOS

**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS (*CAMPONOTUS*) DO CERRADO
BRASILEIRO**

DISSERTAÇÃO APRESENTADA À UNIVERSIDADE
FEDERAL DE UBERLÂNDIA, COMO PARTE DAS
EXIGÊNCIAS PARA A OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
MESTRE EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DE
RECURSOS NATURAIS

PROF. DR. KLEBER DEL-CLARO

ORIENTADOR

UBERLÂNDIA – MINAS GERAIS

OUTUBRO DE 2002

FICHA CATALOGRÁFICA

S237e Santos, Jean Carlos, 1978-

Ecologia e comportamento de formigas tecelãs (*Camponotus*) no cerrado brasileiro / Jean Carlos Santos. - Uberlândia, 2002.

92f. : il.

Orientador: Kleber Del Claro.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Formiga tecelãs - Teses. 2. Formigas tecelãs - Comportamento - Teses. 3. Formiga tecelãs - Ninhos - Teses. I. Del-Claro, Kleber. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 595.796(043.3)

JEAN CARLOS SANTOS

**ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS (*CAMPONOTUS*) DO CERRADO
BRASILEIRO**

DISSERTAÇÃO APRESENTADA À UNIVERSIDADE
FEDERAL DE UBERLÂNDIA, COMO PARTE DAS
EXIGÊNCIAS PARA A OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
MESTRE EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DE
RECURSOS NATURAIS

APROVADA EM 23 DE OUTUBRO DE 2002

PROF. DR. FÁBIO PREZOTO - UFJF

PROF. DR. HERALDO VACONCELOS - UFU

PROF. DR. KLEBER DEL-CLARO - UFU
(ORIENTADOR)

UBERLÂNDIA – MINAS GERAIS

OUTUBRO DE 2002

Dedico ao meu querido paizão

Prof. Dr. Kleber Del Claro

A Cigarra e a Formiga

*A cigarra passou cantando
todo verão desse ano.
Depois se viu num apuro,
chegou um inverno duro.
Por um pedaço ou migalha
de pão ou mesmo de palha,
foi chorar feito mendiga,
lá na porta da formiga.*

- "Qualquer coisa de comer!

*Eu prometo devolver,
assim que seja verão.
Cada grão por cada grão.*

*E, palavra de animal,
com juro etc. e tal."*

- "E no tempo de calor?

*O que fazia? me diga,"
perguntou-lhe a formiga,
sem pena da sua dor.*

"Eu cantava, noite e dia.

Eu cantava toda hora."

- "Cantava, né? Já sabia!

Muito bem... Dance agora!"

La Fontaine (1621-1697)

AGRADECIMENTOS

A Deus por tudo nesta vida.

Ao curso de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, ao Instituto de Biologia e a Universidade Federal de Uberlândia. A CAPES pelo apoio estrutural e financeiro. A Call Center pela liberação para pesquisas em sua fazenda. A banca, Prof. Dr. Fábio Prezoto e ao Prof. Dr. Heraldo Vasconcelos, pela participação e sugestões na dissertação.

Ao Claudomiro da Silva pela doação dos ninhos gentilmente coletados em Patrocínio. Ao Prof. Dr. Carlos. R. Brandão e ao Dr. Bodo H. Dietz (MZUSP) pela identificação das espécies. Ao Prof. Dr. Rafael Ariza pelas fotos de microscopia eletrônica. Ao Prof. Dr. Ariovaldo Giaretta pela gravação e sonorização. Ao Prof. Dr. Glein Araújo pela identificação das espécies vegetais. Ao Prof. Dr. Glauco Machado, a Prof^a. Dr^a. Kátia Giaretta e ao Msc. Marcelo Menin pela leitura e crítica do manuscrito.

Aos colegas pela colaboração nos trabalhos de campo: Leonardo Fragolla, Wilton Pereira, Elisa Queiroz, Tiago Versieux, David Vieira, Lourenço Faria, Cristiano Coelho, Vanessa Stefani, especialmente, Ana Paula Korndörfer, Juliane Cristina, Flávio Rodrigues e Marcela Yamamoto; co-autores de dois capítulos desta dissertação. Aos técnicos Lázaro, Péricles e Anselmo pela ajuda nos experimentos. Aos colegas, professores e ao coordenador Prof. Dr. Paulo Eugênio do curso de Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. As secretárias Maria Angélica, Dulce, Flávia, Sirlene e Elita.

A minha mamãe, Jane Hílsea, por simplesmente ser a melhor mãe do mundo! A Renata Santos *“Já disse que te amo muito, além do que posso expressar... Te amo tanto que às vezes faltam palavras, poemas ou mesmo versos para dizer o quanto sou feliz ao seu lado...”*

Enfim, gostaria de agradecer carinhosamente ao meu paizão - orientador Prof. Dr. Kleber Del Claro. Neste momento, procuro entre as palavras, aquela que gostaria que seu coração ouvisse do meu, no entanto, a mais simples delas me parece a mais adequada: Obrigado! Obrigado pelo sonho que realizo agora, obrigado por tudo que fez por mim, obrigado por me tratar como um verdadeiro filho.

As formigas por me permitir conhecer seu misterioso e admirável universo.

ÍNDICE

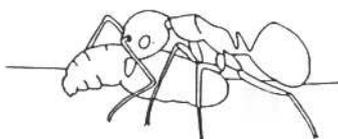
<i>INTRODUÇÃO GERAL: ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS (CAMPONOTUS) DO CERRADO BRASILEIRO</i>	01
<i>1. RESUMO GERAL</i>	02
<i>2. GENERAL ABSTRACT</i>	03
<i>3. INTRODUÇÃO GERAL</i>	04
<i>4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</i>	07
<i>CAPÍTULO 1: ECOLOGIA E HISTÓRIA NATURAL DAS FORMIGAS TECELÃS CAMPONOTUS (MYRMOBRACHYS) SENEX SMITH 1858 E CAMPONOTUS (MYRMOBRACHYS) FORMICIFORMIS FOREL 1884 (FORMICIDAE: FORMICINAE)</i>	10
<i>1.1. RESUMO</i>	11
<i>1.2. ABSTRACT</i>	12
<i>1.3. INTRODUÇÃO</i>	13
<i>1.4. MATERIAL E MÉTODOS</i>	15
<i>1.5. RESULTADOS</i>	19
<i>1.6. DISCUSSÃO</i>	34
<i>1.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</i>	39

CAPÍTULO 2: COMPORTAMENTO DEFENSIVO DA FORMIGA TECELÃ CAMPONOTUS (MYRMOBRACHYS) SENEX SMITH (FORMICIDAE: FORMICINAE) COM ESPECIAL ÊNFASE NO “DRUMMING”	48
2.1. RESUMO	49
2.2. ABSTRACT	50
2.3. INTRODUÇÃO	51
2.4. MATERIAL E MÉTODOS	53
2.5. RESULTADOS	55
2.6. DISCUSSÃO	61
2.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
CAPÍTULO 3: REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL DA FORMIGA TECELÃ CAMPONOTUS (MYRMOBRACHYS) FORMICIFORMIS FOREL 1884	70
3.1. RESUMO	71
3.2. ABSTRACT	72
3.3. INTRODUÇÃO	73
3.4. MATERIAL E MÉTODOS	74
3.5. RESULTADOS	76
3.6. DISCUSSÃO	82
3.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	86

<i>CONCLUSÃO GERAL: ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS (CAMPONOTUS) DO CERRADO BRASILEIRO</i>	<i>91</i>
<i>1. CONCLUSÃO GERAL</i>	<i>92</i>

INTRODUÇÃO GERAL

ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS (*CAMPONOTUS*) DO CERRADO BRASILEIRO



RESUMO GERAL

A forma de construção de ninhos em insetos eussociais revela importantes passos de sua história evolutiva. Os ninhos de formigas tecelãs são construídos a partir da seda que é produzida pelas suas próprias larvas. Esta forma de construção de ninhos é um dos mais notáveis exemplos de cooperação social em animais. O comportamento de construção de ninhos nas tecelãs restringe-se a três gêneros, *Oecophylla*, *Polyrhachis* e *Camponotus* (*Karavaievia*), das regiões Paleotropicalis e Australianas e dois da região Neotropical, *Dendromyrmex* e *Camponotus* (*Myrmobrachys*). O comportamento e a estrutura dos ninhos das tecelãs *C. senex* e *C. formiciformis* é pouco conhecido. Estas espécies têm sido por nós estudadas na região dos cerrados do Triângulo Mineiro, na Univ. Fed. de Uberlândia, e os resultados revelam que *C. senex* e *C. formiciformis* constroem seus ninhos em árvores de copa densa, com muitos ramos e folhas, geralmente, nas partes externas das copas. Os ninhos são ovóides, apresentam várias galerias construídas ao redor de galhos e folhas, são poligínicos e têm entre 30.000 e 60.000 indivíduos. A reprodução começa com o início da estação chuvosa, setembro a outubro. São diurnas e alimenta-se de pequenos artrópodes e secreções animais e vegetais. *C. senex* possui mecanismos defensivos proximais como lançamento de jatos de ácido fórmico, uso das mandíbulas e distais como a produção de som semelhante ao de ninhos de vespas Polibinae. *C. formiciformis* apresentou um repertório comportamental complexo com mais de 50 atos comportamentais, sendo o primeiro etograma realizado para uma espécie tecelã. Os estudos destas espécies de formigas tecelãs contribuem para uma melhor compreensão do comportamento social em animais.

GENERAL ABSTRACT

The form of nests construction in eusocial insects reveals important steps of its evolutionary history. The weaver ants nests are built starting from the silk that is produced by their own larvae. This form of nests construction is one of the most remarkable instances of social cooperation in animals. The nests construction behavior in the weavers is limited to three groups, *Oecophylla*, *Polyrhachis* and *Camponotus* (*Karavaievia*), of the paleotropical and Australian areas and two of the neotropical area, *Dendromyrmex* and *Camponotus* (*Myrmobrachys*). The behavior and the structure of the weaver *C. senex* nests and *C. formiciformis* are little known. These species have been studied by us in the savanna area of the Triângulo Mineiro, in the Univ. Fed. de Uberlândia, and the results reveal that *C. senex* and *C. formiciformis* build their nests in trees of dense cup, with many branches and leaves, usually, in the external parts of the cups. The nests are round, they present several galleries built around of branches and leaves, they are polygyny and they have between 30.000 and 60.000 individuals. The reproduction begins with the beginning of the rainy season, September to October. They are daytime and feeds small arthropods and animal secretions and vegetables. *C. senex* possesses proximal defensive mechanisms as release of jets formic acid, the use of the jaws and distant as the sound production similar to the of nests of wasps Polibinae. *C. formiciformis* presented a complex behavioral repertoire with more than 50 behavior actions, being the first etogram accomplished for a weaver species. The studies of these weaver ants species contribute to a better understanding of the social behavior in animals.

INTRODUÇÃO GERAL

As formigas pertencem à ordem himenóptera e constituem uma única família, Formicidae (Gullan e Cranston, 1996). Em termos de abundância relativa, elas constituem aproximadamente um terço da biomassa de insetos nas florestas tropicais úmidas da América do Sul (Fittkau e Klinge, 1973). Estima-se que possa existir cerca de 15.000 a 20.000 espécies de formigas, das quais apenas 10.000 estão descritas (Hölldobler e Wilson, 1990). Segundo Hölldobler e Wilson (1990), estes organismos representam uma ramificação evolutiva que obteve muito sucesso ecológico desde 50 milhões de anos atrás. Este sucesso parece decorrer especialmente do fato de terem sido o primeiro grupo predador social explorando o solo e a vegetação (Wilson, 1987; Hölldobler e Wilson, 1990; Diehl-Fleig, 1995). Além disso, a sua grande diversidade se deve a enorme variedade de habitats de nidificação, preferências alimentares e comportamento social com divisão de trabalho (Wilson, 1987; Hölldobler e Wilson, 1990).

Estudos indicam que a complexidade estrutural das plantas em diversos habitats é um dos principais fatores na diversificação das espécies de formigas (Boomsma e Van loon, 1982; Della Lucia et al., 1982; Morais e Benson, 1988). Especula-se, também, que a ecologia nutricional possa ser um modelo adequado para se explicar à estruturação desta comunidade (Hölldobler e Wilson, 1990; Blüthgen et al., 2000). Portanto, estudos tratando de interações entre formigas e plantas, que analisem a natureza e os benefícios da associação, têm tido muito interesse na ecologia atual. Esses estudos podem permitir uma maior e mais clara compreensão da estruturação de comunidades animais e vegetais, uma parte importante da ecologia das relações multitróficas entre comunidades (Price et al., 1980; Bronstein, 1998).

As formigas podem estabelecer diversas interações com plantas que variam de predação a mutualismos. Podem ser dispersoras de sementes, polinizadoras, herbívoras,

estabelecer relações com plantas que possuem nectários extraflorais, homópteros, nidificar em troncos ocos ou em estruturas especializadas de mirmecófitas (Hölldobler e Wilson, 1990). Entretanto, algumas formigas podem utilizar plantas sem atrativos especiais como hospedeiras para nidificação. Um destes casos, ocorre com as formigas tecelãs, que constroem seus ninhos preferencialmente sobre vegetação arbórea (Hölldobler e Wilson, 1990).

O comportamento de construção de ninhos nas formigas tecelãs restringe-se a três gêneros, *Oecophylla*, *Polyrhachis* e *Camponotus* subgênero *Karavaievia*, que ocorrem nas regiões Paleotropicals e Australianas e dois, *Dendromyrmex* e *Camponotus* subgênero *Myrmobrachys*, na região Neotropical (Hölldobler e Wilson, 1990). O número de espécies que executa esse comportamento é restrito a um total aproximado de 15 espécies de formigas. Acredita-se que o mais alto nível de especialização no comportamento de tecelagem de formigas ocorra em *Oecophylla*, principalmente devido a grande cooperação entre as operárias. *Camponotus* e *Polyrhachis* ocupam níveis intermediários de especialização e em *Dendromyrmex* o processo é rudimentar (Hölldobler e Wilson, 1990).

Em geral os ninhos de formigas tecelãs são construídos a partir da seda que é produzida pelas suas próprias larvas. As operárias manipulam as larvas durante a construção do ninho, em um processo que lembra muito a tecelagem humana. Esta forma de construção de ninhos é um dos mais notáveis exemplos de cooperação social em animais (Hölldobler e Wilson, 1977). O mais bem conhecido modo de tecer é o de *Oecophylla longinoda* (África), que se inicia com as operárias explorando o ambiente em busca de folhas adequadas para a construção do ninho. Em pouco tempo forma-se uma verdadeira bolsa de formigas e folhas. Depois de formada esta bolsa com as folhas, um segundo grupo de formigas é recrutado. Este grupo traz, entre suas mandíbulas, larvas no estágio de pré-pupa. Quando as operárias encostam as larvas contra o substrato, estas liberam fios de seda. Esta seda é a mesma que seria utilizada para a construção do casulo das formigas. Então, as operárias transportam as

larvas sobre as folhas, fazendo com que a boca das larvas toque as extremidades das folhas para uní-las com a seda larval. A colônia passa a residir dentro da bolsa de folhas e seda (veja Hölldobler e Wilson, 1990 para uma revisão).

Camponotus (Myrmobrachys) senex e *Camponotus (Myrmobrachys) formiciformis* são espécies Neotropicais de tecelãs pouco conhecidas com relação à ecologia e comportamento. No Brasil, nenhum estudo foi conduzido sobre estes aspectos para essas espécies (Hölldobler e Wilson, 1990; Schremmer, 1979a,b). Esta dissertação discute estudos sobre a história natural, ecologia e comportamento de *C. senex* e *C. formiciformis* na vegetação de cerrado e em mangueirais. No primeiro capítulo são apresentados os aspectos ecológicos e comportamentais que envolvem esta espécie, tais como o habitat natural, espécies de plantas hospedeiras, comportamento de construção, localização e estruturação dos ninhos, horário de atividade, inimigos naturais, ecologia nutricional e interações com homópteros. No segundo capítulo, são apresentados resultados detalhados sobre o comportamento defensivo de *C. senex*. O “drumming” é estudado enfocando-se a modulação de respostas defensivas contra potenciais predadores e a importância deste conhecimento como alternativa do controle biológico de pragas. O terceiro capítulo, apresenta o primeiro repertório comportamental para uma formiga tecelã, *C. formiciformis*, discutindo suas implicações sobre o comportamento social e interações intraespecíficas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS¹

Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitía, K. Jaffé, W. Morawetz, and W. Barthlott, 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125: 229-240.

Boomsma, J.J. and A.J. Van loon, 1982. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *J. Anim. Ecol.* 51: 957-974.

Bronstein, J. L., 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30(2): 150 – 161.

Della Lucia, T.M.C., M.C. Loureiro, L. Chandler, J.A. Freire, J.D. Galvão e B. Fernandes, 1982. Ordenação de comunidades de Formicidae em quatro agoecossistemas em Viçosa, Minas Gerais. *Experientiae* 28: 67-94.

Diehl-Fleig, E., 1995. *Formigas: Organização social e ecologia comportamental*. Ed. Unisinos, São Leopoldo. 168 pp.

Fittkau, E.J. and H. Klinge, 1973. On biomass and trophic structure of central amazonian rain forest ecosystems. *Biotropica* 5: 2-14.

Gullan, P. J. and P. S. Cranston, 1996. *Insects: An outline of entomology*. Chapman e Hall, London. 461pp.

¹ Veja normas na página 09

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977. Weaver ants. *Sci. Am.* 237 (6): 146-154.

Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

Morais, H. C. e W.W. Benson, 1988. Recolonização de vegetação de cerrado após queimadas por formigas arborícolas. *Rev. Bras. Biol.* 48: 459-466.

Price, P.W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheron, J. N. Thompson and A. E. Weis, 1980. Interaction among three trophic levels: Influence of plant on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41 - 65.

Schremmer, F., 1979a. Das Nest der neotropischen Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* Smith (Hymenoptera : Formicidae). *Zool. Anz.* 203: 273-282.

Schremmer, F., 1979b. Die nahezu unbekannte neotropische Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.* 5 (4): 363-378.

Wilson, E.O., 1987. Causes of ecological success: the case of the ants. *J. Anim. Ecol.* 56: 1-9.

FORMAT OF MANUSCRIPTS: REFERENCES - *INSECTES SOCIAUX**

The references should follow the acknowledgements and should include only those publications which are cited in the text. Papers in "press" may be cited provided the publishing journal is named. Unpublished results, papers submitted or in preparation and personal communications must be mentioned in the text only; they are not to be included in the reference list. They should be arranged alphabetically (with citation in the text by name and year in brackets) and presented as follows:

Sakagami, S.F. and K. Fukushima, 1957. *Vespa dybowskii* André as a facultative temporary social parasite. *Insectes Soc.* 4: 1–12.

Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

Noirot, C., 1990. Sexual castes and reproductive strategies in termites. In: *Social Insects, an Evolutionary Approach to Castes and Reproduction* (W. Engels, Ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 5–35.

**Insectes Sociaux* is the Journal of the International Union for the Study of Social Insects (IUSSI). It publishes original reviews, research papers and short communications on all aspects related to the biology and evolution of social insects and other presocial arthropods. The various areas it covers include Ecology, Ethology, Morphology, Systematics, Population Genetics, Reproduction, Communication, Sociobiology, Caste Differentiation and Social Parasitism.

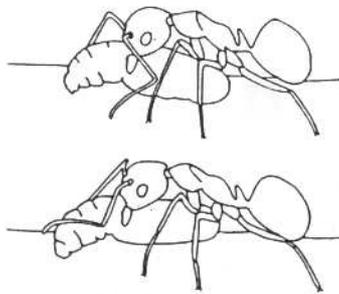
CAPÍTULO 1

ECOLOGIA E HISTÓRIA NATURAL DAS FORMIGAS TECELÃS

CAMPONOTUS (MYRMOBRACHYS) SENEX SMITH 1858 E *CAMPONOTUS*

(MYRMOBRACHYS) FORMICIFORMIS FOREL 1884 (FORMICIDAE:

FORMICINAE)



RESUMO

Um grupo especial de formigas, conhecido como formigas tecelãs, incorpora seda produzida pelas suas larvas na construção do ninho. Não há estudos sobre as espécies brasileiras *Camponotus (M.) senex* e *Camponotus (M.) formiciformis*, e em geral, os estudos existentes descrevem superficialmente o comportamento de tecelagem e construção de ninhos. O presente estudo descreve a estrutura e o comportamento de construção de ninhos de *C. senex* e *C. formiciformis* em áreas de cerrado, no sudeste do Brasil além de fornecer dados gerais sobre a biologia, história natural e ecologia da espécie. Os estudos foram realizados de dezembro de 1998 a junho de 2002 em mata de galeria e em cultura de mangueiras nos municípios de Uberlândia e Patrocínio, MG. Analisou-se a localização, altura, distância do tronco, espécie vegetal, estrutura, número de indivíduos, dimensões, peso, modo de construção dos ninhos e interações com outros organismos. Foram também manipulados experimentalmente ninhos de *C. senex* e *C. formiciformis* para comprovação de fusão nas colônias. As observações de campo e laboratório foram diretas, à vista desarmada, ou com auxílio de lupa manual seguindo amostragem de todas as ocorrências. As larvas de *C. senex* são carregadas pelas operárias entre as mandíbulas. Ao toque, com as partes do ninho, folhas ou outras estruturas, as larvas vão liberando fios de seda que produzem as ligações entre os materiais. Um outro grupo de operárias traz partículas e as inserem nas camadas de seda. Análise em microscópio eletrônico de varredura mostrou que os fios de seda se dispõem de forma desorganizada, não seguindo nenhum padrão. Os ninhos de *C. senex* possuem forma ovóide, de coloração bege tendendo ao marrom, com folhas e galhos aderidos às paredes, podendo ser construídos ao redor desses galhos e ramos. São sempre arbóreos, um por planta hospedeira e podem atingir grandes extensões ($34,24 \pm 14,44\text{cm}$; $N=12$). Ocorrem com frequência em árvores de *Mangifera indica* e outras espécies de mata. O peso ($163,87 \pm 216,99\text{g}$; $N=12$) pode variar dependendo da planta hospedeira. Podem, também, possuir grande número de indivíduos e várias rainhas. Em caso de condições inadequadas, a colônia pode se deslocar inteira para ninhos satélites construídos nas mesmas árvores e em vizinhas, ou fundir-se com colônias aparentadas. Acredita-se que estes ninhos satélites também possam auxiliar no forrageamento, mantendo criações de homópteros. As formigas forrageiam com maior frequência sob as árvores durante a maior parte do dia, alimentando-se de secreções de homópteros, de frutos e predando vários insetos. O período reprodutivo, marcado pela revoada de machos e fêmeas aladas ocorre entre os meses de setembro a janeiro. A ecologia, biologia, comportamento e história natural de *C. formiciformis*, aparentemente, são similares ao descrito para *C. senex*. As larvas destas espécies tecelãs, devido a sua grande importância e participação nos ninhos podem ser consideradas com uma casta efetiva na colônia. Estudos sobre formigas tecelãs são de crucial importância para se entender a evolução do processo de nidificação em formigas e em himenópteros.

ABSTRACT

A special group of ants, known as weaver ants, it incorporates silk produced by their larvae in the construction of the nest. There are no studies about the Brazilian species *Camponotus (M.) senex* and *Camponotus (M.) formiciformis*, and in general, the existent studies describe the weaving behavior and nests construction superficially. The present study describes the structure and the behavior of construction of nests of *C. senex* and *C. formiciformis* in the savanna areas, in the southeast of Brazil as well as supplying general data about the biology, natural history and ecology of the species. The studies were accomplished from December to 1998 to June of 2002 in the gallery forest and in the mango's culture in the municipal districts of Uberlândia and Patrocínio, MG. The location, height, distance of the trunk, vegetable species, structures, number of individuals, dimensions, weight, way of construction of the nests and interactions with other organisms was also analyzed. The nests of *C. senex* and *C. formiciformis* were also experimentally manipulated for coalition proof in the colonies. The field and laboratory observations were direct, with unarmaged view, or with aid of a manual magnifying glass following sampling of all the occurrences. The larvae of *C. senex* are carried by the workers between the jaws. By the touch, with the parts of the nest, leaves or other structures, the larvae liberate silk threads that makes the connections among the materials. Another group of workers brings particles and insert them in the silk layers. Analysis in electronic microscope of sweeping showed that the silk threads held in a disorganized form, not following any pattern. The nests of *C. senex* have a round form, of beige coloration tending to brown, with leaves and branches adhered to the walls and could be built around these leaves and branches. They are always arboreal, one for host plant and they can reach great extensions ($34,24 \pm 14,44\text{cm}$; $N = 12$). They frequently occur in trees of *Mangifera indica* and other forest species. The weight ($163,87 \pm 216,99\text{g}$; $N = 12$) can vary depending on the host plant. They can also have a great number of individuals and several queens. In case of inadequate conditions, the whole colony can move to satellite nests built in the same trees and in neighbor trees, or fuse with kindred colonies. It is believed that these satellite nests can also aid in the hunting, maintaining treehoppers creations. The ants forage more frequently under the trees during most of the day, feeding of honeydew, fruits and hunt several insects. The reproductive period, marked by the flight of males and winged females happens among the months of September to January. The ecology, biology, behavior and natural history of *C. formiciformis*, seemingly, is similar to the described for *C. senex*. The larvae from weaver ant species, due to its great importance and participation in the nests can be considered with an effective breed in the colony. Studies on weaver ants are of crucial importance to understand the evolution of the nesting process in ants and in hymenoptera.

INTRODUÇÃO

As formigas tecelãs são capazes de construir seus ninhos com a seda produzida por suas larvas (Hölldobler e Wilson, 1977c, 1990). Este tipo de construção é apontado como um dos mais notáveis exemplos de cooperação social em animais (Hölldobler e Wilson, 1990). As tecelãs pertencem à subfamília Camponotinae e aos gêneros *Oecophylla* (Cole e Jones, 1948; Way, 1954a,b; Hölldobler e Wilson, 1977c; Lokkers, 1986), *Polyrhachis* (Karawajew, 1929; Ofer, 1970), *Camponotus* (subgêneros *Karavaievia* e *Myrmobrachys*; Maschwitz et al., 1985; Hölldobler e Wilson, 1990; Schremmer, 1979a,b) e *Dendromyrmex* (Weber, 1944; Wilson, 1981). Há indícios de que em *Dolichoderus sp.* (Dolichoderinae) ocorra a tecelagem, mas neste caso, a seda parece ser produzida por operárias (veja Maschwitz et al., 1991). Em regiões Neotropicais são conhecidas duas espécies de formigas tecelãs: *Camponotus (Myrmobrachys) senex* Smith 1858 (Yanoviak e Kaspari, 2000) e *Camponotus (Myrmobrachys) formiciformis* Forel 1884. Para a espécie *C. senex* são reconhecidas as subespécies *C. senex textor* Forel 1899 e *C. senex ruficlypeus* Emery 1920. Estas subespécies podem ser diferenciadas tanto pela morfologia das operárias quanto pela coloração dos ninhos (Schremmer, 1979a,b).

Schremmer (1979a,b) descreve a estrutura e o comportamento de construção de ninhos de *C. senex textor* em áreas agrícolas da Colômbia. Embora sejam abundantes, não há estudos sobre essas espécies no Brasil, em geral, os estudos existentes sobre *C. senex* descrevem superficialmente o comportamento de tecelagem e a construção de ninhos. Não há na literatura dados consistentes sobre hábitos alimentares, biologia e ecologia comportamental do grupo. O presente estudo descreve a estrutura e o comportamento de construção de ninhos de *C. senex* em áreas de cerrado, no sudeste do Brasil além de fornecer dados gerais sobre a biologia, história natural e ecologia da espécie. Formigas *Camponotus* são comuns nos

cerrados brasileiros e podem beneficiar plantas através da predação de herbívoros (Del-Claro et al., 1996). Neste estudo investigamos também a possível ação anti-herbívora de *C. senex* nas árvores hospedeiras. Esse é o primeiro estudo a manipular experimentalmente colônias de formigas tecelãs no intuito de compreender melhor os processos de fragmentação e reagrupamento de ninhos que ocorrem em *C. senex*.

Para *C. formiciformis* as informações sobre biologia, comportamento, ecologia e história natural da espécie são totalmente desconhecidas (Hölldobler e Wilson, 1990). Portanto, esse é primeiro estudo abordando a espécie irmã de *C. senex* e a obter dados sobre a espécie no ambiente de cerrado.

MATERIAL E MÉTODOS

1 - Área de estudo e métodos de amostragem.

O estudo foi realizado no período de dezembro de 1998 a junho de 2002 na mata de galeria e nos pomares de mangueiras da Fazenda Experimental do Glória, pertencente à Universidade Federal de Uberlândia - UFU, (48°13'W; 18°52'S, altitude 850m); nas pastagens, mata e pomares de mangueiras da Fazenda Marileuza da empresa Call Center®, Uberlândia, MG; na mata de galeria da Faculdade de Ciências do município de Patrocínio, MG (distante 152 Km de Uberlândia) e em um terreno baldio com mangueiras em Uberlândia, MG, sudeste do Brasil (veja localização no Guia SEI - 2002; mapa 17, quadrantes 4-B).

Mata de galeria é a vegetação florestal que acompanha os rios de pequeno porte e córregos dos planaltos do Brasil Central. A altura média do estrato arbóreo varia entre 20 e 30 metros, apresentando uma superposição das copas que fornece cobertura arbórea de 70 a 95%. No seu interior a umidade é alta mesmo na época mais seca do ano (Ribeiro e Walter 1998).

As observações e testes experimentais foram realizadas em uma colônia de *C. senex* (coletado em agosto de 1999) introduzida no Jardim Experimental do Instituto de Biologia da UFU, denominada Ninho 1. No Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI – UFU) foram acondicionadas três colônias de *C. senex* (coletadas em março de 1999) onde foram realizadas sessões livres de observações comportamentais. As colônias foram mantidas em bandejas plásticas (30x15cm), contendo tubos de ensaio com algodão e água.

Tanto as observações de campo quanto às de laboratório foram diretas, à vista desarmada, ou com auxílio de lupa manual seguindo amostragem “*ad libitum*” (*sensu* Altmann, 1974 – amostragem de todas as ocorrências). Foram realizadas três horas de gravações em VHS, registradas a partir de um ninho de *C. senex*, partido ao meio e acondicionado no laboratório para as observações do comportamento de tecelagem das

paredes externas da colônia. As espécies foram identificadas ao nível de morfoespécie e os exemplares testemunhos de *C. senex* e *C. formiciformis* foram depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e no Museu de Biodiversidade do Cerrado da Universidade Federal de Uberlândia (MBC).

2 - Estrutura do ninho e demografia.

Os ninhos de *C. senex* foram investigados quanto a: a - sua localização na planta hospedeira; b - número de ninhos na mesma árvore e distância desses ninhos entre si e com relação a outras colônias na mesma área; c - altura; d - distância do tronco central até o ninho; e - espécie vegetal hospedeira. Os ninhos coletados foram dissecados (N = 10) e analisados em laboratório quanto à sua estrutura, materiais utilizados na sustentação e constituição do ninho, número de indivíduos, dimensões (maior e menor diâmetro) e massa. A microestrutura das paredes do ninho foi analisada através de eletromicrografias produzidas em microscópio eletrônico de varredura. Destes ninhos separou-se a parte vegetal da seda presente nas paredes do ninho, sendo, pesadas suas massas e estimadas as proporções. A população de dois ninhos foi estimada contando-se um terço dos indivíduos da colônia (larvas, pupas, operários, soldados e indivíduos reprodutivos). Foram examinados ninhos em todas as estações do ano, com a finalidade de se determinar o período de reprodução (produção de machos e fêmeas aladas) e do vôo nupcial.

3 - Ritmo de atividade e alimentação.

Observações preliminares revelaram que *C. senex* é uma espécie preferencialmente diurna. Para se determinar o ritmo de atividade dessa espécie foram realizados quatro turnos de observações (08:00-18:00h) em quatro dias diferentes com condições meteorológicas semelhantes (agosto de 2000), no ninho 1, acondicionado no jardim Experimental. Durante os

primeiros 10 minutos de cada hora anotou-se o número de formigas presentes sobre as paredes externas do ninho e nos ramos, até um metro de distância, da colônia.

O ninho 1 entre outros no campo foram acompanhados de agosto de 1999 a maio de 2002, sendo realizadas 50 horas de observações (“*ad libitum*” *sensu* Altmann, 1974) sobre as preferências alimentares da espécie (não houve controle da disponibilidade de alimentos nas áreas de estudo). Colônias ocasionalmente encontradas no campo foram sempre observadas com relação aos itens alimentares utilizados. Operárias de cupins *Armitermes* sp. (Isoptera: Termitidae) foram oferecidas às formigas para se determinar indiretamente o efeito da ação de *C. senex* sobre artrópodes presentes na árvore hospedeira (herbívoros ou inimigos naturais da formiga). Esses térmitas foram colados dorsalmente (veja Oliveira et al., 1987; cola branca atóxica - Cascolar®), com as pernas voltadas para o alto, em um ramo distante um metro do ninho. Observou-se durante 30 minutos se o inseto era ou não predado pelas formigas. Esse procedimento foi repetido 20 vezes, um cupim de cada vez, com intervalo mínimo de uma hora entre cada sessão.

4 – Testes de fusão de colônias.

Em um primeiro experimento, a partir de uma colônia poligínica (N = 12 rainhas) de *C. formiciformis* foram isoladas três fêmeas fisiogástricas, cada uma com 15 operárias. Cada conjunto foi denominado como uma colônia (A, B e C). Cada uma dessas colônias foi isolada, durante três meses, em plantas de magnólia *Michelia odorata* (Magnoliaceae), com uma banda de uma resina atóxica (Tanglefoot®), aplicada a 20cm do solo, que impedia as formigas de abandonar a planta. Após o período de isolamento as colônias foram reunidas simultaneamente em uma mesma bandeja (30cm x 15cm), distando 5cm uma colônia das outras. As movimentações, interações e comportamento das formigas foram observados durante os sete dias seguintes.

Em um segundo experimento, dois ninhos de *C. formiciformis* de tamanhos semelhantes (45,5cm e 52,9cm), localizados em árvores distantes cerca de 50m, foram coletados na Fazenda Marileuza. Esses ninhos foram acondicionados em uma mesma árvore no Jardim Experimental da UFU, distando dois metros entre si. As movimentações, interações e comportamento das formigas também foram observados durante os sete dias seguintes.

Em um terceiro experimento, foram coletados dois ninhos *C. senex* de tamanhos semelhantes (21,2cm e 19,4cm), porém com chances mínimas de parentesco entre si. Um ninho foi coletado na Fazenda do Glória e outro na Fazenda Marileuza, localidades distantes mais de 20Km. Esses ninhos foram acondicionados em uma árvore no Jardim experimental da UFU, distando 2m entre si. Mantendo a metodologia anterior, as movimentações, interações e comportamento das formigas também foram observados durante os sete dias seguintes.

RESULTADOS

1 - Ecologia e história natural de *Camponotus (Myrmobrachys) senex*

A – Distribuição e caracterização do ninho.

Os ninhos de *C. senex* são construídos em árvores de porte médio a alto (3-15m), como a mangueira *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae) em borda de mata (N = 9) e áreas urbanas (N = 4). Foram encontradas também em outras quatro árvores de interior de mata, *Tapirira guianensis* Aublet. (Anacardiaceae, N = 1), *Faramea cyanea* M. Arg. (Rubiaceae, N = 1), *Licania apetala* (E. Mey.) Fritsch. var. *apetala* (Chrysobalanaceae, N = 1) e *Styrax camporum* Pohl (Styracaceae, N = 1). Todos os ninhos, um por planta hospedeira, estavam situados na parte externa da copa e se distanciavam do tronco central $8,52 \pm 4,17\text{m}$ (N = 11, $X \pm 1$ DP). A altura dos ninhos em relação ao solo foi de $7,76 \pm 2,75\text{m}$ (N = 11, $X \pm 1$ DP) e a distância entre os ninhos no campo foi de $46,0 \pm 40,8\text{m}$ (N = 10, $X \pm 1$ DP).

Os ninhos possuem forma ovóide, de coloração bege tendendo ao marrom, com folhas e galhos aderidos às paredes, podendo ser construídos ao redor desses galhos e ramos (Figura 1A). À distância, as colônias de tecelãs são muito parecidas com colônias de vespas do gênero *Polybia* (Vespidae) que foram encontradas no mesmo local que as formigas. Ninhos jovens, bem como reparos nas paredes externas, apresentavam coloração esbranquiçada, pelo fato da seda ter sido depositada recentemente. A seda muda sua coloração à medida que vai envelhecendo, cerca de dois dias após a deposição. Alguns ninhos, especialmente os maiores e provavelmente mais velhos, podem apresentar musgos nas paredes externas. Os ninhos possuem vários orifícios com aproximadamente 2-3mm de diâmetro, que as formigas utilizam para ter acesso à parte externa. O fluxo de formigas era maior nas passagens próximas dos galhos que davam acesso à planta hospedeira. Pode-se observar também a formação de ninhos periféricos construídos da mesma forma que o ninho central, compostos geralmente por uma a

quatro folhas interligadas com seda larval. Estes ninhos satélites variavam na distância em relação ao ninho central, podendo ocorrer tanto na mesma planta como em vizinhas. Evidenciou-se serem ninhos satélites pela observação do constante fluxo de operárias entre o ninho central e os periféricos.

O interior do ninho é um complexo tridimensional de várias pequenas câmaras conectadas por passagens. Expandindo-se a partir do interior do ninho, galhos e folhas formam o esqueleto central, dando a sustentação interna necessária para a construção das câmaras e paredes (Figura 1B e 1C). Algumas folhas, por estarem sendo envoltas pelo ninho, ficam impossibilitadas de realizar fotossíntese e acabam morrendo. Devido à morte das folhas o galho de sustentação do ninho pode também morrer, se partir e provocar a queda do ninho no solo (N = 4 eventos registrados). Agentes abióticos como vento e chuva, também podem contribuir para a queda dos ninhos. Na maioria dos ninhos que cederam não foram encontrados indivíduos, em um caso observou-se machos mortos.

Os ninhos podem atingir até 65cm ($34,24 \pm 14,44$ cm; $X \pm 1$ DP, N = 12) de diâmetro maior e 64cm ($25,77 \pm 15,38$ cm; $X \pm 1$ DP, N = 12) de diâmetro menor. A massa dos ninhos foi de aproximadamente $163,87 \pm 216,99$ g ($X \pm 1$ DP, N = 12), dependendo da planta onde nidificam e materiais utilizados na construção. A proporção de seda, utilizada na construção, variou entre 18,40 e 68,50% da massa total ($46,69 \pm 15,02$ %; $X \pm 1$ DP, N = 10, Tabela 1). O restante da massa dos ninhos era composta por folhas e gravetos.

Dois ninhos apresentaram, em seu interior, estruturas ovais de diâmetro médio de $2,6 \pm 0,6$ cm ($X \pm 1$ DP, N = 50) cada uma com um único tubo cilíndrico de $2,1 \pm 0,2$ cm de comprimento ($X \pm 1$ DP, N = 50). Esses tubos na maioria das vezes conectavam ao lado exterior dos ninhos. As estruturas eram constituídas de seda larval e possivelmente foram construídas pelas formigas. No interior havia restos de exsúvia, provavelmente, de Lepidoptera. Um desses ninhos possuía 389 estruturas internamente e/ou superficialmente.

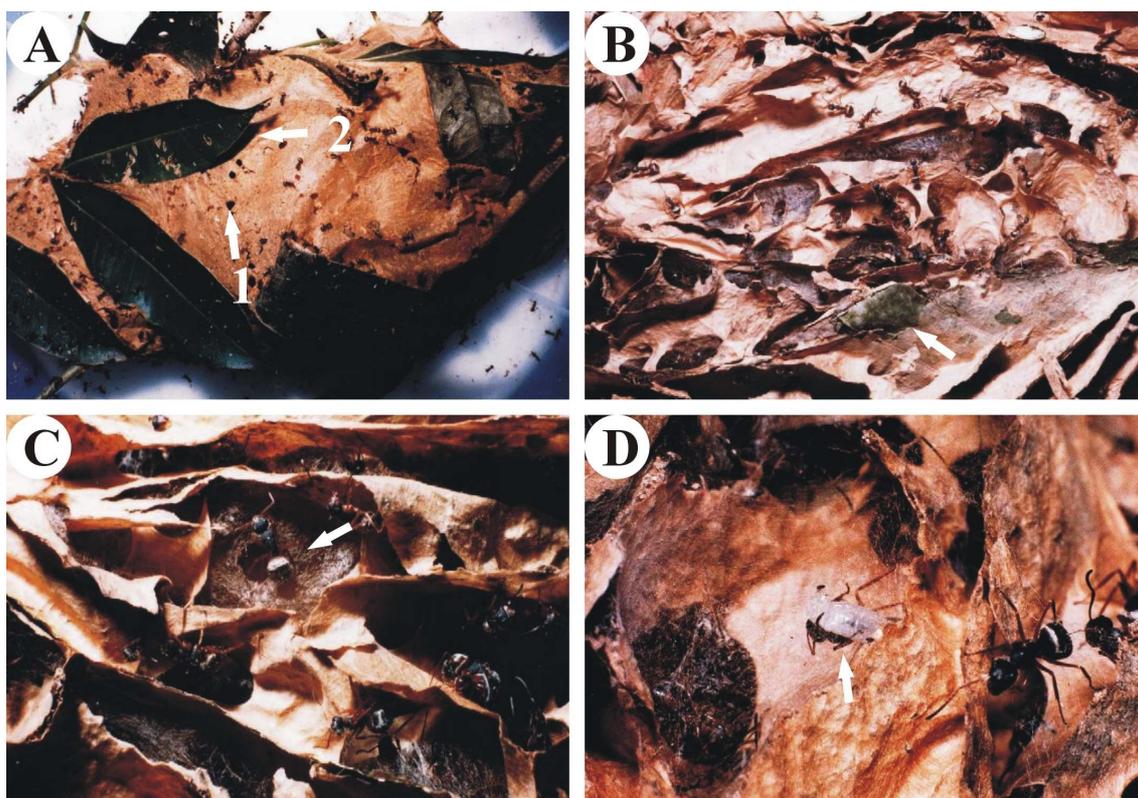


FIGURA 1 - Fotos de ninho de formiga tecelã *Camponotus senex*. (A) Aspecto externo do ninho de *C. senex*. (1) Uma das entradas do ninho. (2) Folha aderida à parede externa do ninho. (B) Corte do ninho de *C. senex* evidenciando a estrutura interna. A seta mostra as folhas e galhos usados como suportes na construção do ninho. (C) Detalhe mais aproximado do ninho. A seta evidencia uma operária sobre uma abertura recentemente construída. (D) A seta mostra uma operária de *C. senex* segurando entre as mandíbulas uma larva, que lança fios de seda enquanto a operária caminha sobre o ninho.

TABELA 1 – Proporção de seda em ninhos de *Camponotus senex* (Formicidae: Formicinae) coletados em mangueiras e na vegetação de cerrado.

Ninho	Maior diâmetro (cm)	Peso (g)	Proporção de seda (%)
N1	21,0	27,34	39,90
N2	23,4	38,19	18,40
N3	25,0	75,01	38,34
N4	25,4	16,76	51,67
N5	26,5	65,74	55,41
N6	26,6	30,62	64,27
N7	28,0	32,72	52,38
N8	30,0	143,67	32,73
N9	44,0	137	45,30
N10	59,0	483,27	68,48
Média ± desvio	30,89 ± 11,68	105,03 ± 140,27	46,69 ± 15,02

B - Comportamento de construção do ninho.

As formigas iniciam a construção do ninho ligando folhas próximas, em pontos de menor distância, com a seda liberada pelas larvas. As larvas são transportadas pelas operárias que as seguram pelo dorso, no primeiro terço do corpo, com suas mandíbulas, conduzindo-as aos pontos de tecelagem (Figura 1D). Notou-se que as operárias não faziam movimentos ordenados ou seqüenciais com as larvas. Os movimentos eram aleatórios tocando a boca da larva no substrato, a larva então liberava a seda, apenas fechando espaços vazios ou interligando folhas e partes externas do ninho. Ao mesmo tempo em que a operária se deslocava com a larva, ela também tocava com suas antenas, ora sobre o dorso da larva, ora sobre o substrato. Os toques mecânicos das antenas da operária sobre o dorso da larva aparentemente estimulavam a liberação da seda. Na medida em que se constituía a parede de seda, um segundo grupo de operárias adicionava partículas pequenas de material animal (partes de insetos e artrópodes), vegetal (partes de folhas e do caule, sementes e pequenos gravetos) e detritos (Figura 2C). Pedacos internos ou externos do ninho também podem ser removidos de um local e adicionados como partículas em novas construções. Após a adição de materiais na seda, as operárias voltam a conduzir as larvas sobre a seda com detritos, produzindo uma sobreposição de camadas de seda. Esta é a conformação mais comum das paredes internas do ninho, mas algumas paredes podem ser constituídas somente por seda larval. Análises microestruturais mostraram que os fios de seda da parede do ninho aparecem todos enovelados e entrelaçados de forma desorganizada, não seguindo nenhum padrão em sua disposição (Figura 2A até 2D).

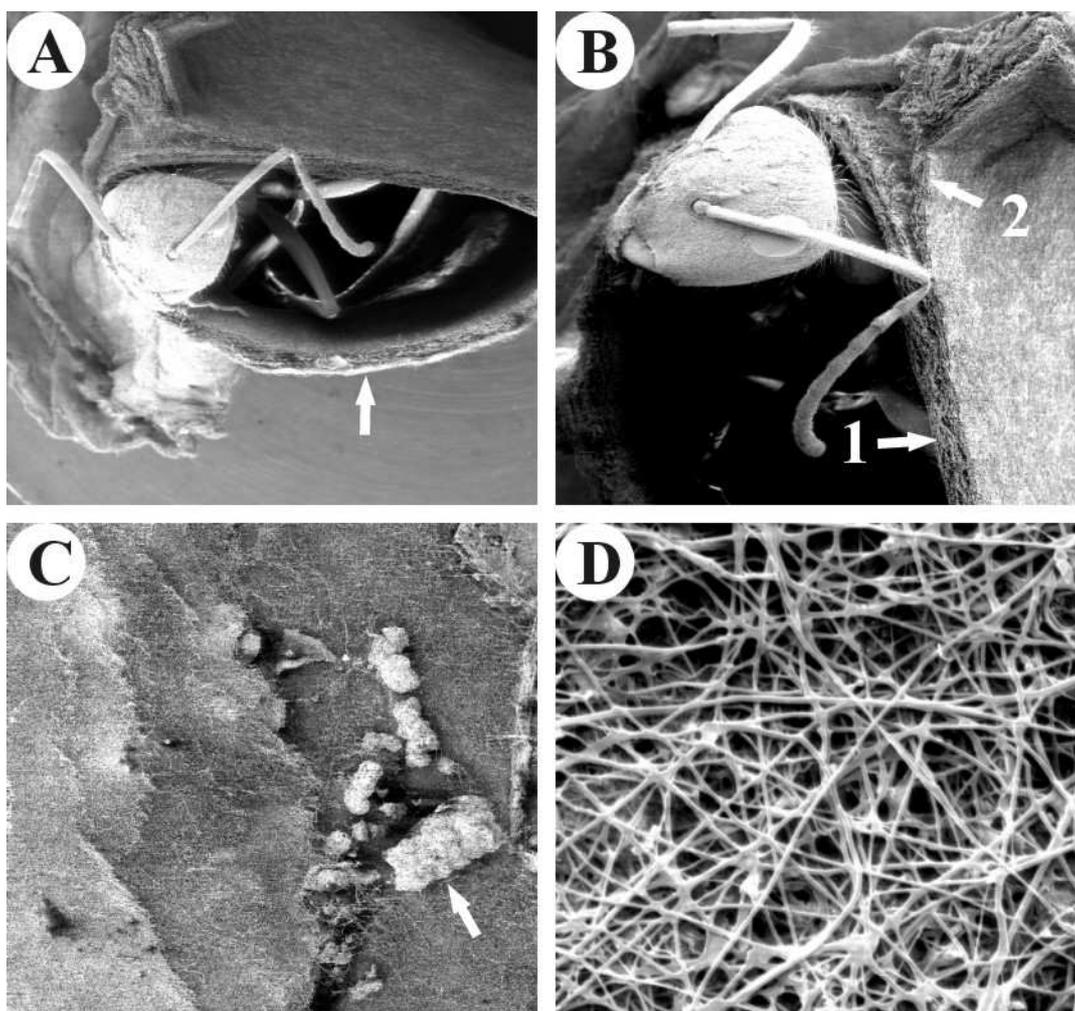


FIGURA 2 - Eletromicrografia de varredura do ninho da formiga tecelã *Camponotus senex*. (A) Eletromicrografia de uma parte do ninho com uma operária. A seta evidencia a parede do ninho (aumento de 20X). (B) Em detalhe mais aproximado de uma parte do ninho. (1) Parede do ninho. (2) Camada de seda de uma parede do ninho (aumento de 30X). (C) Eletromicrografia de varredura da superfície entre as camadas de seda. A seta mostra material orgânico disforme que as formigas depositam entre as camadas de seda (aumento de 30X). (D) Eletromicrografia de varredura da parede do ninho de *C. senex*, evidenciando os fios de seda dispostos de forma aleatória (aumento de 600X).

C – Estrutura populacional e reprodutiva.

A população estimada de uma colônia foi de 32.224 indivíduos e uma única rainha áptera para um ninho de 21cm (Tabela 2). Para outros dois ninhos que não tiveram a população total estimada o número de rainhas foi de 08 e 30. As rainhas, ovos, larvas e pupas foram sempre encontrados na parte central do ninho.

Indivíduos alados (machos e fêmeas) foram observados entre os meses de setembro a janeiro (Figura 3). O que indica que o período reprodutivo dessa espécie ocorre na primavera, com a chegada das primeiras chuvas no final de setembro. Todos os ninhos abertos que apresentavam formas reprodutivas, possuíam machos ($n = 3$) ou fêmeas ($n = 3$), porém nunca observou-se estas duas formas reprodutivas juntas numa mesma colônia.

E – Fusão de colônias em *C. senex* e *C. formiciformis*.

No primeiro experimento, com *C. formiciformis*, após três meses separadas as colônias apresentaram diferentes proporções de operárias e de seda. A colônia A possuía quatro operárias, pupas, larvas, muitos ovos e seda no pote. A colônia B possuía também quatro operárias, muitos ovos, nenhuma pupa, larva ou seda. Já a colônia C possuía apenas uma operária, poucos ovos, não tinha pupas ou larvas e pouca seda no pote.

Quando colocadas juntas, as operárias das colônias não apresentaram nenhuma relação agonística entre elas ou mesmo com as rainhas das diferentes colônias. Todos os ovos das colônias B e C foram transportados, pelas formigas de ambas as colônias, para a colônia A e colocados junto aos outros ovos da colônia nas três primeiras horas do experimento. A rainha da colônia B deslocou-se para a colônia A simultaneamente à transferência de ovos. Houve então uma fusão total e imediata das colônias B e A. No dia seguinte, a rainha da colônia C, se uniu às outras duas, fundindo definitivamente as três colônias. Esse resultado indica que mesmo afastadas por algum tempo, por exemplo, na subdivisão de uma colônia ou formação

de ninhos satélites, indivíduos de *C. formiciformis* de uma mesma colônia são capazes de se reconhecer e se reunir novamente.

Observações diretas sobre o Ninho 1, mostram que esse é um fenômeno comum também em *C. senex*. Observou-se a migração natural para um ninho novo, a partir da construção de um ninho satélite. Operárias do Ninho 1 construíram um ninho satélite em uma árvore próxima do ninho antigo. O ninho novo foi construído em uma parte mais alta na copa externa da árvore, para onde todos os indivíduos migraram, abandonando a colônia original. O sombreamento constante do ninho antigo, que foi manualmente acondicionado numa parte baixa da árvore para facilitar a ação dos observadores, pode ter sido a causa principal da mudança. Posteriormente, no ninho 1 houve a formação de cinco ninhos satélites em diferentes partes da copa da árvore. Houve um fluxo constante de operárias entre os ninhos periféricos e o ninho central. Depois de seis meses, o ninho central foi abandonado e transferido para um dos ninhos satélite. Os outros ninhos periféricos foram também abandonados, sendo que as formigas se reuniram no ninho satélite eleito como novo Ninho 1.

O segundo experimento referendou os resultados do primeiro, pois formigas das colônias de ninhos de *C. formiciformis* coletados no mesmo lugar, possivelmente aparentadas, não se agrediram e houve transporte de pupas, larvas e ovos de uma colônia para a outra. Em uma única observação de campo de um ninho caído embaixo da mangueira, pode-se notar o mesmo comportamento de transporte nas formigas. Embora um dos ninhos tenha se tornado mais populoso do que o outro, devido à migração de operárias, transporte de ovos e larvas, não houve uma fusão total dos ninhos.

O terceiro experimento, unindo ninhos de áreas distantes em uma mesma árvore, revelou que colônias não aparentadas de *C. senex* se agrediam, defendendo seu território (planta hospedeira). Durante os encontros agonísticos as operárias se mordem mutuamente e na maioria das vezes caem juntas da planta e se mantêm assim até sua morte. Ao final de três

dias uma das colônias estava totalmente abandonada, as formigas sobreviventes provavelmente migraram para um outro local ou foram todas mortas.

D - Ritmo de atividade, forrageamento e inimigos naturais.

Camponotus senex forrageia principalmente sobre a vegetação, especialmente na árvore hospedeira e sobre a vegetação próxima, mas indivíduos também foram observados forrageando no solo, próximo a planta hospedeira. O pico de atividade da colônia observada foi entre 10:00h e 13:00h, sendo que a atividade de *C. senex* se reduz com a proximidade do anoitecer (Figura 4). Apesar de ser uma formiga que forrageia de dia *C. senex* parece iniciar a confecção de seus ninhos à noite. Nunca foi presenciada a expansão de um ninho durante os períodos de observações o que sugere que elas realizavam as construções no período em que não foram sistematicamente observadas entre 19:00h e 06:00h.

As operárias de *C. senex* coletam como alimento: néctar extrafloral, secreções de lagartas de borboletas (Lycaenidae), exudato de homópteros (Membracidae, Aphididae, Coccidea), secreções de frutos (manga) e predam vários insetos (Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Lepidoptera e Neuroptera), aracnídeos (Arachnida) e carniça de animais. Todos os cupins vivos, oferecidos como iscas, foram predados e levados ao ninho central. Alguns ninhos satélites possuíam, no seu interior, homópteros (cochonilhas) atendidos por operárias de *C. senex*.

Os principais inimigos naturais de *C. senex* foram aranhas (Salticidae) e outras formigas pequenas, como as dos gêneros *Monomorium* e *Pheidole*, que foram vistas atacando algumas colônias (N = 2) e ninhos satélites (N = 3), principalmente naquelas colônias que cediam e caíam no solo.

TABELA 2 – Estimativa demográfica de um ninho pequeno de *Camponotus senex* (Formicidae: Formicinae) e de um ninho médio de *Camponotus formiciformis* (Formicidae: Formicinae) coletados em *Mangifera indica* das fazendas do município de Uberlândia, MG. Os ovos não puderam ser contados por permanecerem aderidos nas estruturas da seda dos ninhos.

Ninho	Diâmetro maior	Diâmetro menor	Rainhas	Operárias	Pupas	Larvas	Machos	Total
Pequeno*	21cm	10cm	1	23.845	2.578	5.800	-	32.224
Médio*	37cm	27cm	12	27.820	9.828	8.719	11.290	57.657

* Os ninhos foram coletados no período diurno e possivelmente algumas operárias poderiam estar forrageando naquele momento.

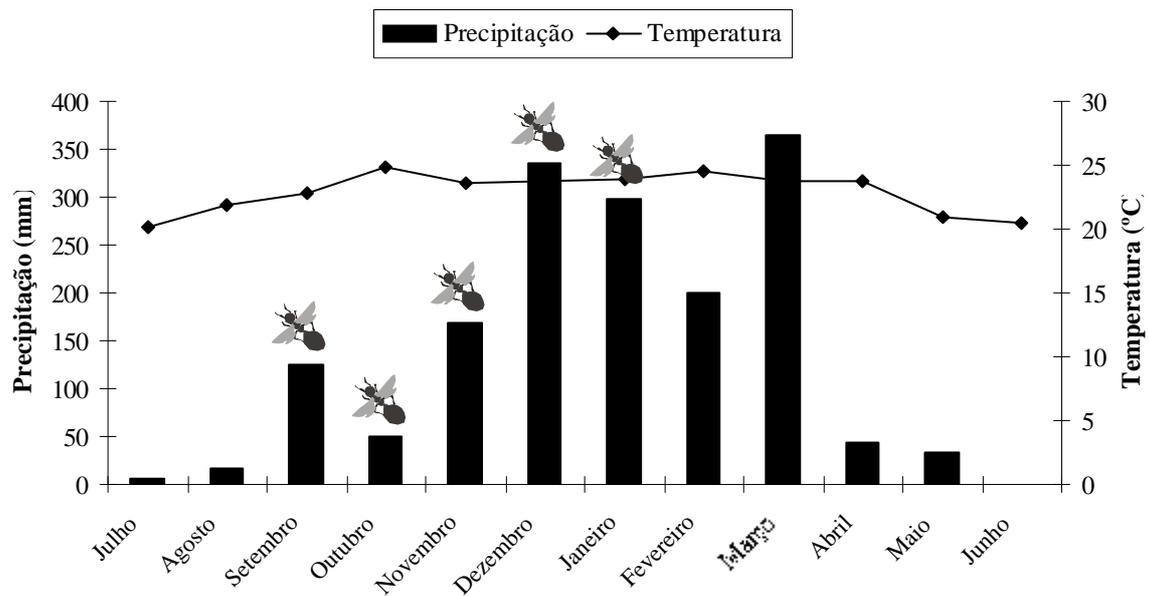


FIGURA 3 - Precipitação e temperatura anual relacionadas com a revoada (período reprodutivo) de *Camponotus senex* na vegetação de cerrado de Uberlândia, MG. (Dados meteorológicos dos anos de 2000 e 2001).

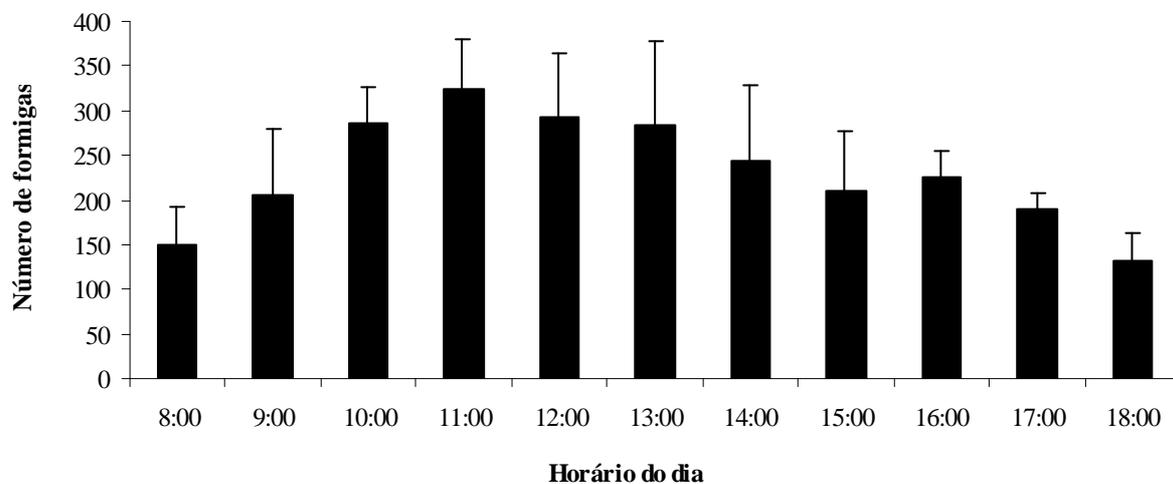


FIGURA 4 - Ritmo de atividade de *Camponotus senex*, entre 08:00h e 18:00h, em um ninho mantido no Jardim Experimental do Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG (N = 4 observações).

2 - Ecologia e história natural de *Camponotus (Myrmobrachys) formiciformis*

Os ninhos de *C. formiciformis* como os de *C. senex* também são construídos em árvores de porte médio a alto, como a mangueira *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae) em borda de mata (N = 2 árvores). Todos os ninhos estavam situados na parte externa da copa das árvores e a distribuição espacial destes ninhos nas plantas parece seguir os mesmos padrões de *C. senex*. Cada árvore amostrada possuía 17 e 26 ninhos, respectivamente. Estas mangueiras que possuíam vários ninhos estavam isoladas na área de estudo, o que possivelmente dificultou a colonização de outras árvores. Aparentemente, os aspectos estruturais internos e externos dos ninhos são os mesmos de *C. senex*, bem como, as outras características comportamentais, como a construção do ninho e defesa.

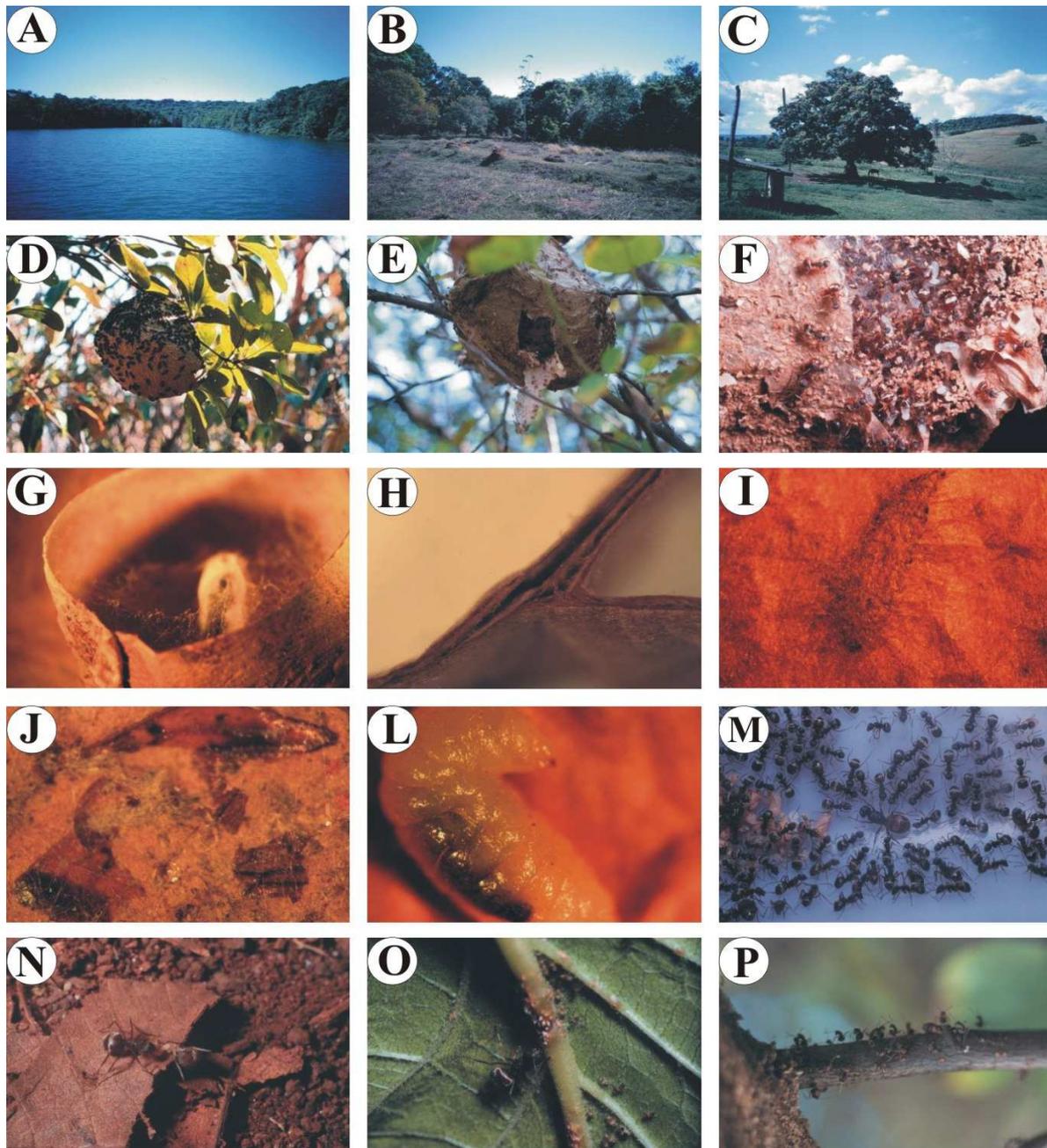
A população estimada de uma colônia foi de 55.657 indivíduos e 12 rainhas ápteras para um ninho de 37 cm de diâmetro. A estrutura populacional completa desta colônia é apresentada na Tabela 2. As rainhas, ovos, larvas e pupas foram sempre encontrados na parte central do ninho. A reprodução ocorre no na primavera, com a chegada das primeiras chuvas no final de setembro.

C. formiciformis forrageia principalmente sobre a vegetação, especialmente na árvore hospedeira e sobre a vegetação próxima, mas indivíduos também foram observados forrageando no solo, próximo a planta hospedeira. As operárias de *C. formiciformis* possuem atividade diurna e coletam alimentos como néctar extrafloral, secreções de lagartas de borboletas, exudado de homópteros (Membracidae, Aphididae, Coccidea), secreções de frutos (por exemplo: manga) e predam vários insetos. Alguns ninhos satélites possuíam, no seus interiores, homópteros (cochonilhas) atendidos por operárias de *C. formiciformis* (Tabela 3). Quanto aos inimigos naturais, em um dos ninhos de *C. formiciformis* pode-se observar um caso de invasão por abelhas.

TABELA 3 – Caracterização de ninhos satélites de *Camponotus formiciformis* (Formicidae: Formicinae) e suas associações com homópteros em mangueiras na Fazenda Marileuza - Call Center, Uberlândia, MG. Ninhos coletados no mês maio de 2002.

Ninho	Tamanho (cm)	Nº. de folhas	Nº. de formigas	Mutualismo	Nº. de Homópteros	
					Sp1	Sp2
A	19,7	2	63	+	26	595
B	23	2	107	+	28	227
C	18,5	1	20	+	253	65
D	23,4	1	97	+	128	-
E	12,7	3	25	+	65	136
F	23,9	1	335	-	-	-
G	14,4	5	98	+	-	61
H	10,9	2	23	+	50	8
I*	24,6	-	613	-	-	-
Média ± 1DP	19,01 ± 5,22	2 ± 1	153,44 ± 197,50		91,67 ± 87,36	182 ± 216,02

*Bromélia epífita de mangueira.



PRANCHA 1 – (A) Mata de galeria da Faz. do Glória. (B) Mangueiral e a mata de galeria da Faz. do Glória. (C) Mangueira em um pasto da Faz. Marileuza. (D) Ninho de vespa *Polybia* sp. (E) Ninho danificado de *C. senex*. (F) Regeneração do ninho de *C. senex*. (G) Estrutura com um casulo ao centro. (H) Parede e suas camadas de seda de um ninho de *C. senex*. (I) Partícula incorporada na parede do ninho. (J) Restos de exoesqueleto incorporados na parede do ninho. (L) Larva pré-pupa de *C. senex*. (M) Colônia de *C. senex* com operárias, pupas, larvas, ovos e uma rainha ao centro. (N) Operária de *C. senex* predando um cupim. (O) Operária de *C. senex* atendendo homópteros. (P) Operárias de *C. senex* em posição defensiva.

DISCUSSÃO

A preferência de *C. senex* e *C. formiciformis* por árvores frutíferas, de folhas largas e fixando o ninho nas partes mais altas e ensolaradas das copas, é similar aquelas observadas para outras espécies de tecelãs (Maschwitz et al., 1985). Estas preferências podem estar relacionadas às características morfológicas das folhas (Way, 1954a), à disponibilidade de recursos alimentares (Way, 1954a; Way e Khoo, 1991) e possivelmente com a termoregulação da colônia (Elangovan e Passoupathy, 1998). A abundância desses animais em agroecossistemas pode ser justificada pela existência de condições ótimas para o estabelecimento de formigas tecelãs nesses sistemas (Way, 1954a), como a baixa frequência de predadores e competidores naturais (Way, 1954a). Entretanto, cabe ressaltar que a maior observação dessas espécies tecelãs em cultivos pode antes ser um resultado da facilidade de sua observação em ambientes homogêneos, abertos e muito visitados por humanos, do que uma preferência real por essas áreas. A heterogeneidade das florestas tropicais, a altura das copas das árvores e a presença de denso sub-bosque dificultam a observação do dossel no interior de Matas de Galeria nos neotrópicos. Assim sendo, a limitação das observações pode ser um dos principais fatores responsáveis pela menor frequência de encontro dessas colônias em ambientes naturais.

Devido ao hábito arborícola de colonização do dossel, as tecelãs estão sujeitas constantemente a ações de fatores meteorológicos, principalmente ventos fortes que, como consequência, podem levar à queda e morte da colônia. Neste caso, a fragmentação de *C. senex* e *C. formiciformis* em ninhos satélites, a reprodução por sociotomia (Schremmer, 1979a,b), bem como fusão de colônias irmãs (Schremmer, 1979a,b; Herbers, 1993), pode aumentar significativamente as chances de sobrevivência da colônia. Este altruísmo aparente, ou seja, a ação de seleção de parentesco, pode resultar indiretamente em um aumento do valor

adaptativo, conseqüentemente, conferindo chances maiores de sobrevivência do patrimônio genético e diminuindo a possibilidade de uma extinção local (Krebs e Davies, 1993). Sugere-se que para que isso ocorra com sucesso, que as colônias tenham grandes quantidades de operárias e que sejam poligínicas. Isso ocorre em ambas *Camponotus* estudadas, facilitando a fragmentação, transporte e construção de ninhos novos, minimizando as mortalidades causadas por fatores físicos e pela ação de predadores e parasitas.

O comportamento de tecelagem de *C. senex* e *C. formiciformis* é similar ao encontrado para outras espécies tecelãs do gênero (Maschwitz et al., 1985) e possui um dos mais complexos sistemas dentre todas as formigas tecelãs conhecidas, sendo talvez as espécies com o maior investimento em seda larval na construção do ninho (Schremmer, 1979a,b; *sensu* Hölldobler e Wilson, 1990). A poliginia nestas espécies, recentemente também observada para *O. smaragdina* (Peng et al., 1998), é um importante atributo para a manutenção de quantidades expressivas de larvas e operárias, como observados em outras tecelãs (Way, 1954a; Hölldobler e Wilson, 1977c). As operárias das formigas tecelãs têm como principais funções a construção dos ninhos, defesa e exploração de territórios, estando ativas, dentro ou fora do ninho a maior parte do tempo (obs. pess. e veja também o capítulo 3). Como conseqüência, *C. senex* e *C. formiciformis* necessitam de ampla variedade de recursos alimentares, usualmente utilizados por várias espécies formigas.

Em formigas, especialmente nas de savanas tropicais, é comum o uso de secreções animais e vegetais na dieta (Del-Claro e Oliveira, 1999, 2000). Nas tecelãs isso não é diferente, havendo consumo de exsudações de homópteros (Way, 1954 a,b; Hölldobler e Wilson, 1977; Degen e Gersani, 1989; Dorow e Maschwitz, 1990; Maschwitz et al., 1985), néctar extrafloral (Fuente e Marquis, 1999) e o uso de secreções de lagartas de borboletas (Fielder e Maschwitz, 1989; Seufert e Fiedler, 1996). Comumente, formigas tecelãs constroem pavilhões onde cultivam homópteros para sua subsistência (Way, 1954 a,b; Dorow

e Maschwitz, 1990; Maschwitz et al., 1985). Segundo Degen et al. (1986), o honeydew provindo destas associações com homópteros é um recurso extremamente energético, sendo essencial para manutenção de colônias de *Polyrhachis simplex*, por exemplo. O que demonstra a importância destes recursos, na forma de exudatos, como agentes moduladores das comunidades de formigas arbóreas tropicais (Davidson, 1997; veja também Del-Claro e Oliveira, 2000).

Além de forrageadoras de exudados, as tecelãs são excelentes predadoras, tanto nas árvores quanto em incursões no solo (Wojtusiak et al., 1995). Este fato, relacionado ao territorialismo (Hölldobler e Wilson, 1977 a,b; Hölldobler, 1979) destas formigas, pode ser útil em estudos voltados para sistemas agroecológicos, com enfoque no uso de colônias dessa espécie como agente de controle biológico de pragas (Huang e Yang, 1987; Way e Khoo, 1992; Van Mele e Cuc, 2000). Vários estudos apontam para a redução de herbívoros, pragas agrícolas, em culturas vegetais, principalmente para o gênero *Oecophylla* (Way e Khoo, 1991; Way e Kohoo, 1992; Peng et al., 1995; Sporleder e Rapp, 1998; Van Mele e Cuc, 2000; Van Mele e Van Lenteren, 2002). No entanto, ainda não há estudos sobre a influência do potencial de predação de *C. senex* e *C. formiciformis* em culturas de manga, *Mangifera indica* L., onde certamente elas podem ser utilizadas como controle alternativo de pragas, como sugerido para *Oecophylla smaragdina* (Van Mele e Cuc, 2000).

A atividade diurna ocorre em geral nas tecelãs, sendo também observados picos de atividades ao anoitecer e amanhecer para *C. texens* e *C. gombaki* (Degen e Gersani, 1989; Maschwitz et al., 1985). Segundo Degen e Gersani (1989) a atividade diária de *Polyrhachis simplex* é afetada por fatores climáticos e varia sazonalmente. Atividades fora do período diurno, como a tecelagem, já foram registradas durante a noite para *Oecophylla* (Hemmingsen, 1973) e sugere-se que tal atividade possa ocorrer da mesma forma em *C. senex*. Isto, possivelmente, evitaria a predação, parasitismo e a exposição direta à luz do sol

das larvas no momento que elas são exibidas e estão mais vulneráveis nas paredes externas do ninho. Por exemplo, durante o período diurno, as larvas de *O. smaragdina* estão sujeitas à predação da aranha *Cosmophasis bitaeniata* (Salticidae) no momento da tecelagem (Allan e Elgar, 2001). Em um outro exemplo, Schremmer (1979a,b) observou que depois de certo tempo construído o ninho, as larvas de *C. senex* tecem nas paredes internas e em locais sombreados. Possivelmente, tal comportamento em *C. senex* deva ocorrer com frequência, já que o cerrado é um ambiente caracteristicamente marcado por altas temperaturas anuais (Einten, 1972) e a desidratação de larvas durante o dia pode ser acentuada.

Formigas pequenas, como *Pheidole*, são competidoras e eficientes predadoras de vários insetos, incluindo outros insetos sociais e formigas (Hölldobler e Wilson, 1990; Howse, 1984). Elas podem influenciar populações de formigas tecelãs como *O. longinoda* (Rapp e Salum, 1995) e possivelmente podem interferir negativamente nas populações de *C. senex*. Formigas tecelãs também podem ter seus ninhos ocupados parcialmente por abelhas, que muitas vezes nidificam em ninhos de espécies de formigas arbóreas (Sakagani et al., 1989). Este tipo de interação já foi observado por Laroca e Almeida (1989), que mostraram que a abelha *Paratrigona myrmecophyla* (Apidae) pode nidificar em ninhos de *C. senex*.

Certamente, pode-se considerar as larvas de formigas tecelãs como uma verdadeira casta, pois o papel desempenhado por este grupo é de fundamental importância para a vida da colônia. A estratégia do uso da seda larval de tecelãs representa uma chave para o entendimento dos processos evolutivos e filogenéticos do uso da seda em artrópodes (Craig, 1997). Estudos comparativos entre *Camponotus* e outras formigas tecelãs são importantes também por permitirem uma maior compreensão da evolução da tecelagem e da sociabilidade em formigas.

Um outro aspecto relevante da ecologia evolutiva das formigas tecelãs refere-se à função dos machos em himenópteros. As observações de laboratório e análises iniciais de

sexagem de larvas de *C. senex* e *C. formiciformis*, sugerem que pelo menos algumas das larvas utilizadas na tecelagem são de machos (obs. pess.). Segundo Hölldobler e Wilson (1990), a cooperação e altruísmo em machos de formigas são raros e merecem um exame detalhado. Caso essas observações se confirmem para as *Camponotus*, poder-se-á especular sobre sua generalidade em formigas tecelãs, pois pelo menos para os gêneros *Oecophylla* e *Polyrhachis* isso já foi demonstrado (Wilson e Hölldobler, 1980; Hölldobler e Wilson, 1990).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS¹

Allan, R. A. and M. A. Elgar, 2001. Exploitation of the green ant, *Oecophylla smaragdina*, by the salticid spider *Cosmophasis bitaeniata*. *Australian Journal of Zoology* 49: 129-137.

Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

Cole, A. C. Jr. and J. W. Jr. Jones, 1948. A study of the weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Fab.). *The American Midland Naturalist* 39(3): 641-651.

Craig, C. L., 1997. Evolution of arthropod silks. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 231-267.

Davidson, D. W., 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 153-181.

Degen, A. A. and M. Gersani, 1989. Environmental effects on activity and honeydew collection by the weaver ant *Polyrhachis simplex* (Hymenoptera: Formicidae) when attending the mealybug *Trabutina* sp. (Homoptera: Pseudococcidae). *J. Zool. Lond.* 218: 421-432.

Degen, A. A., M. Gersani, Y. Avivi and N. Weisbrot, 1986. Honeydew intake of the weaver ant *Polyrhachis simplex* (Hymenoptera : Formicidae) attending the aphid *Chaitophorous populialbae* (Homoptera : Aphididea). *Insectes Soc.* 33(2): 211-215.

¹ Veja normas na página 47

Del-Claro, K. and P. S. Oliveira, 1999. Ant-homoptera interactions in a Neotropical Savanna: the honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* 31(1): 135-144.

Del-Claro, K. and P. S. Oliveira, 2000. Conditional outcomes in a Neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124: 156–165.

Del-Claro, K., V. Berto and W. Réu, 1996. Effect of herbivore deterrence by ants increase fruit set in an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *J. Trop. Ecol.* (12): 887-892.

Dorow, W. H. O. and U. Maschwitz, 1990. The arachne-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): weaver ants cultivating homoptera on bamboo. *Insectes Soc.* 37(1): 73-89.

Elangovan, H. N. and A. Passoupathy, 1998. Techniques of climatic control employed in brood care by Asiatic weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Fab.). *Journal of Insect Science* 11(2): 154-155.

Einten, G., 1972. Cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38: 210–341.

Fiedler, K. and U. Maschwitz, 1989. The symbiosis between the weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, and *Anthene emolus* an obligate myrmecophilous lycaenid butterfly. *Journal of Natural History* 23: 833-846.

Fuente, M. A. S. de La and R. Marquis, 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118: 192–202.

Hemmingsen, A. M., 1973. Nocturnal weaving on nest surface and division of labour in weaver ants (*Oecophylla smaragdina* Fabricius, 1775). *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening* 136: 49-56.

Herbers, J. M., 1993. Ecological determinants of queen number in ants. In: *Queen number and sociality in insects* (L. Keller, Ed.), Oxford University Press, Oxford. pp. 262-293.

Hölldobler, B., 1979. Territories of the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* [Latreille]). *A field study. Z. Tierpsychol* 51: 201-213.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977a. Weaver ants: social establishment and maintenance of territory. *Science* 195(4281): 900-902.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977b. Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74(5): 2072-2075.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977c. Weaver ants. *Sci. Am.* 237 (6): 146-154.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. 732 pp.

Howse, P. E., 1984. Alarm, defense and chemical ecology of social insects. In: *Insect communication* (T. Lewis, Ed.), Academic Press, London. pp. 151-167.

Huang, H. T. and P. Yang, 1987. The ancient cultured citrus ant. *Bioscience* 37(9): 665-671.

Krebs, J. R. and N. B. Davies, 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications Limited, Oxford. 3^a ed. 420 pp.

Karawajew, W., 1929. Die Spinndrüsen der Weberameisen (Hym. Formicid.). *Zool. Anz.* 82: 247-256.

Laroça, S. e M. C. de Almeida, 1989. Coexistência entre abelhas sem ferrão e formigas: ninho de *Paratrigona myrmecophila* (Apidae) construído em ninho de *Camponotus senex* (Formicidae). *Rev. Bras. Zool.*, 6 (4): 671-680.

Lokkers, C., 1986. The distribution of the weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae) in Northern Australia. *Aust. J. Zool.* 34: 683-687.

Maschwitz, U., K. Dumpert and G. Schmidt, 1985. Silk pavilions of two *Camponotus* (*Karavaievia*) species from Malaysia: description of a new type in ants (Formicidae: Formicinae). *Z. Tierpsych* 69: 237-249.

Maschwitz, U., K. Dumpert, T. Botz and W. Rohe, 1991. A silk-nest weaving Dolichoderine ant in a Malayan rain forest. *Insectes Soc.* 38: 307-316.

Oliveira, P. S., A. F. Silva and A. B. Martins, 1987. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74: 228 - 230.

Ofer, J., 1970. *Polyrhachis simplex*, the weaver ant of Israel. *Insectes Soc.* 17: 49-82.

Peng, R. K., K. Christian and K. Gibb, 1998. How many queens are there in mature colonies of the green ant, *Oecophylla smaragdina* (Fabricius)? *Australian Journal of Entomology* 37: 249-253.

Peng, R. K., K. Christian and K. Gibb, 1995. The effect of the green ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae), on insect pests of cashew trees in Australian. *Bulletin of Entomological Research* 85: 279-284.

Rapp, G. and M. S. Salum, 1995. Ant fauna, pest damage and yield in relation to the density of weeds in coconut sites in Zanzibar, Tanzania. *J. Appl. Ent.* 119: 45-48.

Ribeiro, J. F. e B. M. T. Walter, 1998. Fitofisionomia do bioma do cerrado. In: *Cerrado – Ambiente e Flora* (S. M. Sano e S. P. Almeida, Eds.), Embrapa, Planaltina, DF. pp. 89-166.

Sakagami, S. F., T. Inoue, S. Yamane and S. Salmah, 1989. Nest of the myrmecophilous stingless bee, *Trigona moorei*: How do bees initiate their nest within an arboreal ant nest? *Biotropica* 21(3): 265-274.

Schremmer, F., 1979a. Das Nest der neotropischen Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* Smith (Hymenoptera : Formicidae). *Zool. Anz.* 203: 273-282.

Schremmer, F., 1979b. Die nahezu unbekannte neotropische Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.* 5 (4): 363-378.

Seufert, P. and K. Fiedler, 1996. The influence of ants on patterns of colonization and establishment within a set of coexisting lycaenid butterflies in a south-east Asian tropical rain forest. *Oecologia* 106: 127-136.

Sporleder, M. and G. Rapp, 1998. The effect of *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Hym., Formicidae) on coconut palm productivity with respect to *Pseudotheraptus wayi* Brown (Hem., Coreidae) damage in Zanzibar. *J. Appl. Ent.* 122: 475-481.

Van Mele, P. and N. T. T. Cuc, 2000. Evolution and status of *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) as a pest control agent in citrus in the Mekong Delta, Vietnam. *International Journal Management* 46(4): 295-301.

Van Mele, P. and J. C. van Lenteren, 2002. Survey of current crop management practices in a mixed-ricefield landscape, Mekong Delta, Vietnam – potential of habitat manipulation for improved control of citrus leafminer and citrus red mite. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88: 35-48.

Way, M. J., 1954a. Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bull. Ent. Res.* 45: 93-112.

Way, M. J., 1954b. Studies on the association of the ant *Oecophylla longinoda* (latr.) (Formicidae) with the scale insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae). *Bull. Ent. Res.* 45: 113-134.

Way, M. J. and K. C. Khoo, 1991. Colony dispersion and nesting habits of the ants, *Dolichoderus thoracicus* and *Oecophylla smaradigna* (Hymenoptera: Formicidae), in relation to their success as biological control agents on cocoa. *Bull. Ent. Res.* 81: 341-350.

Way, M. J. and K. C. Khoo, 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 479-503.

Weber, N. A., 1944. The tree ants (*Dendromyrmex*) of South and Central America. *Ecology* 25 (1): 117-120.

Wilson, E. O., 1981. Communal silk-spinning by larvae of *Dendromyrmex* tree-ants (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes. Sociaux* 28 (2): 182-190.

Wilson, E. O. and B. Hölldobler, 1980. Sex difference in cooperative silk-spinning by weaver ant larvae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 77(4): 2343-2347.

Wojtusiak, J., E. J. Godzińska and A. Dejean, 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Tropical Zoology* 8: 309-318.

Yanoviak, S. P. and M. Kaspari, 2000. Community structure and the habitat template: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89: 259-266.

FORMAT OF MANUSCRIPTS: REFERENCES - *INSECTES SOCIAUX**

The references should follow the acknowledgements and should include only those publications which are cited in the text. Papers in "press" may be cited provided the publishing journal is named. Unpublished results, papers submitted or in preparation and personal communications must be mentioned in the text only; they are not to be included in the reference list. They should be arranged alphabetically (with citation in the text by name and year in brackets) and presented as follows:

Sakagami, S.F. and K. Fukushima, 1957. *Vespa dybowskii* André as a facultative temporary social parasite. *Insectes Soc.* 4: 1–12.

Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

Noirot, C., 1990. Sexual castes and reproductive strategies in termites. In: *Social Insects, an Evolutionary Approach to Castes and Reproduction* (W. Engels, Ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 5–35.

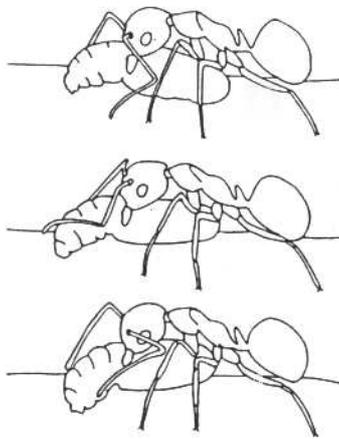
**Insectes Sociaux* is the Journal of the International Union for the Study of Social Insects (IUSI). It publishes original reviews, research papers and short communications on all aspects related to the biology and evolution of social insects and other presocial arthropods. The various areas it covers include Ecology, Ethology, Morphology, Systematics, Population Genetics, Reproduction, Communication, Sociobiology, Caste Differentiation and Social Parasitism.

CAPÍTULO 2

COMPORTAMENTO DEFENSIVO DA FORMIGA TECELÃ

CAMPONOTUS (MYRMOBRACHYS) SENEX SMITH (FORMICIDAE:

FORMICINAE) COM ESPECIAL ÊNFASE NO “DRUMMING”



RESUMO

As formigas possuem uma enorme variedade de técnicas defensivas e ofensivas e empregam-nas nas mais variadas situações de procura de alimento e proteção da colônia. *Camponotus senex* é uma espécie de formiga tecelã que constrói seus ninhos com a seda expelida pelas suas larvas em espécies de árvores de matas neotropicais. O “drumming”, em formigas, consiste em bater múltiplas vezes o gáster contra um substrato. Este comportamento em *C. senex* parece ter importantes adaptações defensivas e ofensivas relacionadas à estrutura do ninho. Neste sentido, este estudo teve como objetivos descrever o comportamento defensivo e testar o efeito da ação de um potencial predador na modulação das respostas defensivas de *C. senex*. Um ninho (35 x 28cm) foi coletado e acondicionado no Instituto de Biologia – UFU. As observações comportamentais, realizadas entre março e novembro de 2001, foram diretas “ad libitum” (*sensu* Altmann 1974 – amostragem de todas as ocorrências), totalizando 50 horas. Para o teste experimental, foram realizadas 64 perturbações utilizando-se dois potes cilíndricos com o mesmo volume (10ml), porém com massas diferentes: uma de 11g (M1, N = 32 testes) e outra de 38g (M2, N = 32 testes). As massas eram soltas a 15cm de altura, com intervalo de cinco minutos entre a perturbação com M1 e a com M2, e com intervalo de 20 minutos entre a perturbação com M2, seguida pela com M1. As perturbações simulavam potenciais ataques de predadores. O número de formigas na parte externa e o efeito sonoro provocado pelo “drumming” foram quantificados antes e após as perturbações. *C. senex* é uma espécie muito agressiva especialmente na defesa do ninho, utilizando-se de táticas defensivas mecânicas, como a mandíbula; químicas, como ácido fórmico e comportamentais, como se dispor em postura agressiva. Quando intensamente incomodadas executavam o “drumming” sobre o ninho, ramos e folhas próximas da colônia. Este comportamento durava entre 1 e 20 segundos ($8,39 \pm 4,82s$; $X \pm 1 DP$, N = 64). Os resultados demonstraram que o número médio de formigas dos tratamentos foi significativamente maior que o controle ($p < 0,001$; $F=12,401$; $gl=2$) e que o número médio de formigas entre os tratamentos não apresentou diferença estatística ($p=0,115$; $F=12,401$; $gl=2$). Quanto à duração do efeito sonoro, quanto maior é perturbação maior e tempo de resposta pelo “drumming” ($p < 0,001$; $F=60,661$; $gl=2$). O comportamento defensivo de *C. senex* mostrou-se bastante elaborado, utilizando-se de táticas defensivas já observadas para outras espécies de formigas. O “drumming” correspondeu ao encontrado para *C. herculeanus* e *C. ligniperta*. É possível que este comportamento seja utilizado como sinal aposemático contra potenciais predadores, como observado para algumas espécies de vespas. Muitas espécies de formigas, especialmente as tecelãs do gênero *Oecophylla*, têm sido utilizadas no controle biológico de pragas. Suspeita-se que devido sua agressividade, *C. senex* possa ser uma alternativa nesta prática, o que merece melhor investigação.

ABSTRACT

The ants have an enormous variety of defensive and offensive techniques and they use them in the most varied situations of food search and protection of the colony. *Camponotus senex* is a type of weaver ant that builds their nests with the silk expelled by their larvae on trees species of the neotropical forests. The drumming, in ants, consists of beating multiple times the gaster against a substratum. This behavior in *C. senex* seems to have important defensive and offensive adaptations related to the structure of the nest. In this sense, this study had as objectives to describe the defensive behavior and to test the effect of the action of a potential predator in the modulation of the defensive answers of *C. senex*. A nest (35 x 28cm) was collected and conditioned at the Instituto de Biologia - UFU. The behavioral observations, accomplished between March and November of 2001, were direct "ad libitum" (*sensu* Altmann 1974 - sampling of all of the occurrences), totaling 50 hours. For the experimental test, 64 disturbances were accomplished using two cylindrical pots with the same volume (10ml), however with different masses: one of 11g (M1, N = 32 tests) and another of 38g (M2, N = 32 tests). The masses were loosened from 15cm of height, with interval of five minutes between the disturbance with M1 and the with M2, and with interval of 20 minutes among the disturbance with M2, followed by M1. The disturbances simulated potentials attacks of predators. The number of ants in the external part and the resonant effect provoked by the drumming were quantified before and after the disturbances. *C. senex* is a very aggressive species especially in the defense of the nest, using tactics of defensive mechanism, such as the jaw; chemistries, as formic acid and behavioral, as to dispose in aggressive posture. When intensely disturbed they executed the drumming on the nest, branches and close leaves of the colony. This behavior lasted between 1 and 20 seconds ($8,39 \pm 4,82s$; $X \pm 1 DP$, N = 64). The results demonstrated that the average number of ants of the treatments was significantly larger than the control ($p < 0,001$; $F=12,401$; $gl=2$) and that the average number of ants among the treatments didn't present statistical difference ($p=0,115$; $F=12,401$; $gl=2$). As for duration of resonant effect: the greater the disturbance and the time, the greater is the drumming answer ($p < 0,001$; $F=60,661$; $gl=2$). The defensive behavior of *C. senex* was shown quite elaborated, using defensive tactics already observed in other ant species. The drumming corresponded to the found for *C. herculeanus* and *C. ligniperta*. It is possible that this behavior is used as aposematic sign against potentials predators, as observed for some species of wasps. A lot of ants species, especially the weaver of the genus *Oecophylla*, have been used in the biological control of cures. It is suspected that due it's aggressiveness, *C. senex* can be an alternative in this practice, what deserves a better investigation.

INTRODUÇÃO

Os animais podem apresentar uma ampla variedade de defesas contra seus predadores. Essas defesas podem ser proximais, dependendo do contato físico, ou distais, impedindo a detecção da presa ou advertindo a presença de características desagradáveis, como um gosto ruim (Edmunds, 1974). As formigas possuem uma enorme variedade de técnicas defensivas e ofensivas e empregam-nas nas mais variadas situações de procura de alimento e proteção da colônia (Hölldobler e Wilson, 1990). Contra os predadores, as formigas usam uma combinação de táticas defensivas, tanto distais, quanto proximais, que incluem o uso de mandíbulas, feromônios, venenos, modificação comportamental (alarme, recrutamento e ataque) e ferrão (Piek, 1986; Hölldobler e Wilson, 1978). Embora essas táticas defensivas sejam as mais comumente usadas, a comunicação defensiva aposemática através de sons pode ocorrer em formigas (Howse, 1984). O aposematismo sonoro é conhecido em alguns grupos animais, incluindo-se vespas (Spradbery, 1973) e mesmo em mariposas (Noctuidae), onde pode haver comunicação aposemática por ultra-som com os predadores (Dunning e Krüger, 1995).

O uso de sinais vibratórios é pouco desenvolvido em formigas quando comparado à comunicação com feromônios (Hölldobler e Wilson, 1990). A maioria, mas não todos os sinais acústicos, é transmitida primariamente pelo solo, parede do ninho ou algum outro substrato sólido (Hölldobler e Wilson, 1990). A produção de sinais sonoros por “body rapping” ou “drumming” em insetos sociais ocorre mais comumente em colônias que ocupam ninhos de madeira ou papelão, onde as vibrações do substrato são transmitidas com alta eficiência quando comparadas às mesmas no solo. Este comportamento consiste em bater múltiplas vezes algumas partes do corpo, no caso para formigas o gáster, contra o substrato (Hölldobler e Wilson, 1990) e é bastante comum em espécies de formigas arborícolas como

Dolichoderus, *Polyrhachis* e nas carpinteiras do gênero *Camponotus* (Hölldobler e Wilson, 1990).

Camponotus (Myrmobrachys) senex é uma espécie de formiga neotropical, arborícola e tecelã que constrói seus ninhos com a seda expelida pelas suas larvas (Schremmer, 1979a,b). O “drumming” nesta espécie parece ter importantes adaptações defensivas e ofensivas associadas à estrutura do ninho. Este estudo teve como objetivos principais descrever o comportamento defensivo e testar o efeito da ação de um potencial predador na modulação das respostas defensivas de *C. senex*. Procurou-se responder questões tais como se os indivíduos aumentam as respostas defensivas, como número de formigas para fora do ninho e tempo sonoro do “drumming”, conforme a intensidade de um ataque de um predador?

MATERIAL E MÉTODOS

A colônia de *C. senex* (35x28cm) utilizado no estudo foi coletada, durante o mês de outubro de 1999, na mata de galeria da Fazenda Experimental do Glória pertencente a Universidade Federal de Uberlândia. Esta colônia foi acondicionada, na mesma época da coleta, no Jardim experimental do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia - UFU, município de Uberlândia, MG. Todas as observações comportamentais foram diretas “*ad libitum*” (*sensu* Altmann, 1974 – amostragem de todas as ocorrências) à vista desarmada, totalizando 50 horas. Os testes experimentais foram realizados apenas no ninho do jardim experimental e as observações foram realizadas no jardim experimental e na Fazenda do Glória. Os dados foram coletados no período diurno (08:00h - 17:00h) entre março e novembro de 2001. Exemplares testemunhos da espécie foram depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

Foram realizadas 64 perturbações experimentais utilizando-se dois potes cilíndricos com o mesmo volume (10ml), porém com massas diferentes: um de 11g (M1, N = 32 testes) e outro de 38g (M2, N = 32 testes). Os potes eram soltos a 15cm de altura para que caíssem sobre a colônia. Esses distúrbios não provocavam nenhum dano ou ruptura nas estruturas do ninho. As perturbações simulavam potenciais ataques de grandes predadores (veja capítulo 1) como, por exemplo, aves e macacos. As massas eram soltas com intervalo de cinco minutos entre a perturbação com M1 e a com M2, e com intervalo de 20 minutos entre a perturbação com M2, seguida pela com M1. Os tempos entre as perturbações foram determinados anteriormente através de um teste piloto que demonstrou o intervalo aproximado para as formigas voltassem as atividades normais. O número de formigas na parte externa e a cerca de 1m ao redor do ninho foi quantificado antes de qualquer perturbação (controle), após o primeiro ataque utilizando-se M1 (tratamento - M1) e após o ataque utilizando-se M2

(tratamento - M2). A duração do efeito sonoro provocado pelo “drumming” antes e após os distúrbios foi cronometrada. Todos os testes foram realizados em dias com condições meteorológicas semelhantes, entre os meses de maio e junho de 2001. A ANOVA com correção de Bonferroni (SYSTAT 9.0) foi utilizada para comparação dos resultados obtidos (Zar, 1984).

O som do “drumming” provocado pelas formigas foi registrado em gravador Nagra E, microfone Sennheiser ME 80 com velocidade da fita de 19 cm/s. O som foi digitalizado e analisado através do programa Spectrogram versão 6.0.7 (Horne, 2000), usando 16 bit de resolução, 22kHz de frequência de amostragem e FFT com 1024. Gravou-se o som de três perturbações seqüenciais de cinco segundos (5s). A representação gráfica do som digitalizado foi editada no programa CORELDRAW 10. A gravação foi realizada no mês de junho de 2001 a uma temperatura de cerca de 25°C.

RESULTADOS

C. senex é uma espécie muito agressiva especialmente na defesa do ninho, utilizando-se de táticas defensivas mecânicas, como a mandíbula; químicas, como ácido fórmico e comportamentais, como se dispor na postura de agressão. Neste comportamento, a formiga curva e posiciona o gáster ventralmente em relação ao corpo, dirigindo o ânus para a região frontal enquanto mantém as mandíbulas abertas em um sinal ameaça (Figura 1). Frequentemente muitas operárias executaram esse comportamento sobre o ninho e proximidades e às vezes nesta mesma postura lançaram jatos de ácido fórmico entre 15 a 20cm de distância, sugerindo que essas formigas são bem orientadas visualmente. Geralmente, elas atacam mordendo ao mesmo tempo em que expelem ácido fórmico. Quando incomodadas executavam o “drumming” sobre o ninho, ramos e folhas próximas da colônia. Vale frisar que este comportamento é instintivo e que as formigas também o executava quando coisas inatas, como por exemplo, uma fruta e um galho, caíam sobre o ninho.

O “drumming” foi comumente observado em operárias, e também ocasionalmente, executado pelas rainhas. Quando este comportamento foi realizado nas paredes do ninho foi possível perceber um som, perceptível ao ouvido humano, que durava entre 1 e 20 segundos ($8,39 \pm 4,82s$; $X \pm 1 DP$, $N = 64$). O sonograma deste comportamento mostra que após a perturbação experimental muito dos indivíduos realizaram o “drumming”, que decrescia gradativamente, sendo realizado ainda por poucos até cessar completamente (Figura 2A - D). Após o “drumming” as formigas alteram seu comportamento, ficando agitadas e andam erraticamente para todos os lados, enquanto larvas são removidas para o interior da colônia, caso haja tecelagem. Aproximadamente de cinco a dez minutos após o “drumming”, as formigas retornavam para suas atividades normais. Algumas vezes, o “drumming” apresentou oscilações, havendo indivíduos que começaram a realizar o comportamento e após algum

tempo, cessaram a atividade. Novamente estimulados pela vibração de companheiras eles exibiam novo “drumming”. Este processo ocorrendo na colônia como um todo, causava um efeito semelhante ao de ondas de vibração que diminuía de intensidade, até cessarem completamente.

O “drumming” foi utilizado como tática de defesa de duas formas distintas: recrutando formigas para fora do ninho e produzindo um efeito sonoro e vibratório nos galhos e no ninho. Analisando a influência da perturbação experimental, simulando o ataque de um predador no recrutamento das formigas percebeu-se que o número médio de formigas dos tratamentos foi significativamente maior que o do controle ($p < 0,001$; $F = 12,401$; $gl = 2$; Figura 3), no entanto, o número médio de formigas entre os tratamentos (M1 e M2) não diferiu estatisticamente ($p = 0,115$; $F = 12,401$; $gl = 2$; Figura 3). Com relação à sonorização, os resultados demonstram que quanto maior a perturbação, maior é o tempo do efeito sonoro do “drumming” ($p < 0,001$; $F = 60,661$; $gl = 2$; Figura 4).

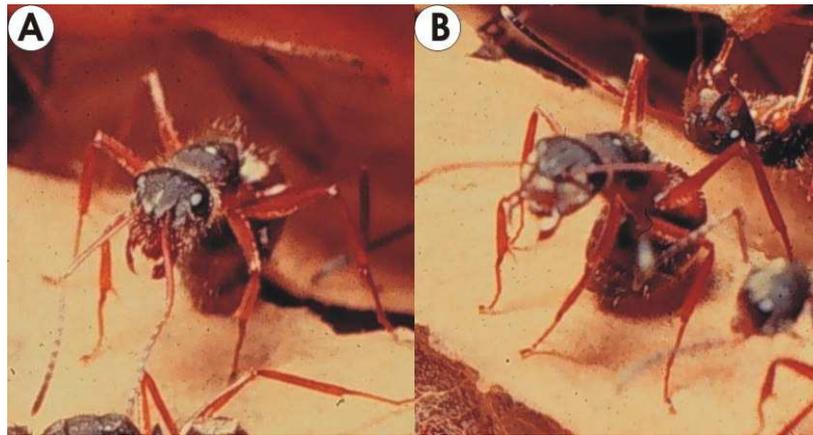


FIGURA 1 – (A) e (B) Operária de *Camponotus senex* (Formicidae: Formicinae) em uma típica posição defensiva.

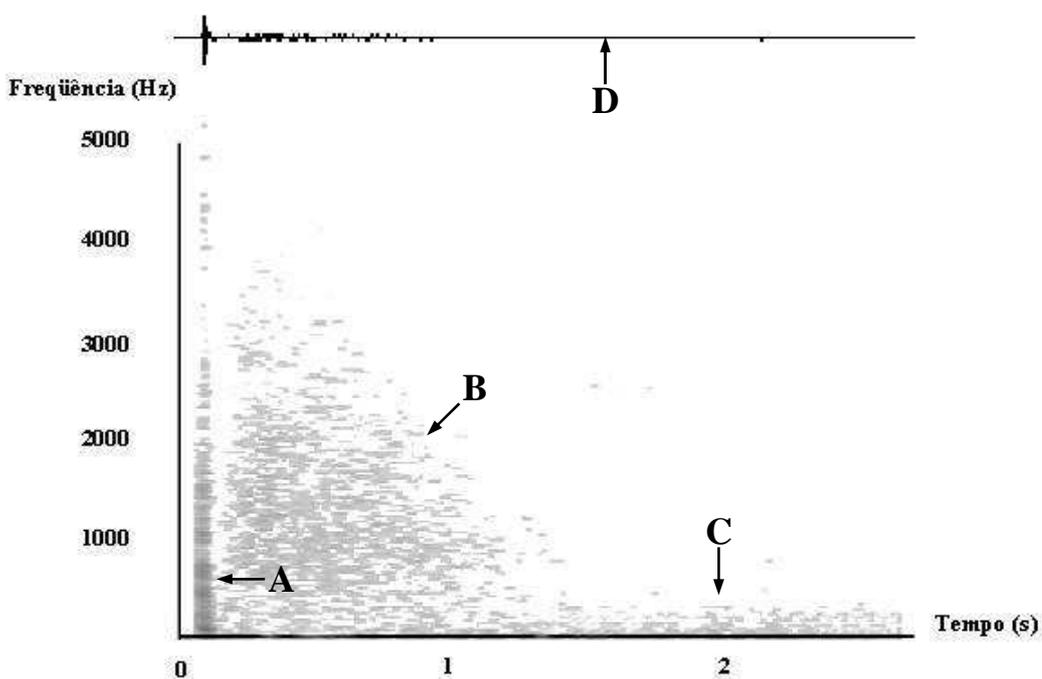


FIGURA 2 - Sonograma do drumming de *Camponotus senex* em um ninho acondicionado no jardim experimental. (A) A seta mostra a faixa mais escura que representa a perturbação experimental. (B) A seta mostra a resposta dos indivíduos à perturbação experimental através do drumming que decresce gradualmente. (C) A seta mostra poucos indivíduos realizando o comportamento, que cessa logo após esse período. (D) Oscilograma. Gravação feita em temperatura de 25°C no mês de Junho de 2001.

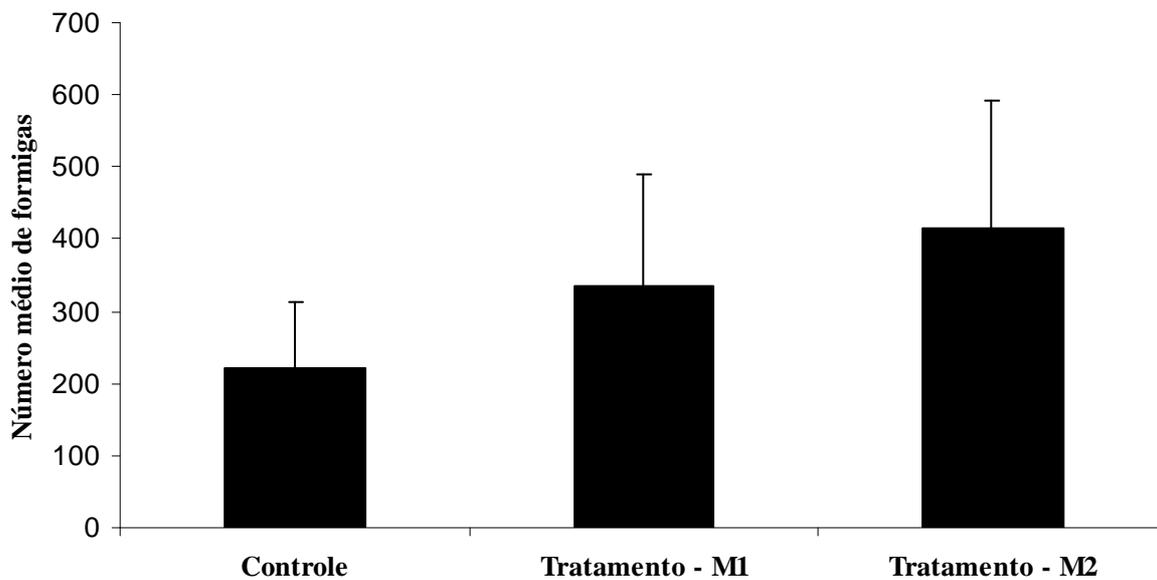


FIGURA 3 - Número médio de formigas sobre e nas proximidades do ninho de *Camponotus senex*. O controle foi quantificado sem nenhuma perturbação experimental. Os tratamentos foram quantificados após a perturbação usando massa 1 (M1) e após a perturbação usando massa 2 (M2). Controle e tratamentos diferem estatisticamente ($p < 0,001$; $F = 12,401$; $gl = 2$; $N = 32$ perturbações). Os tratamentos (M1 e M2) não apresentaram diferenças estatísticas ($p = 0,115$; $F = 12,401$; $gl = 2$; $N = 32$ perturbações)

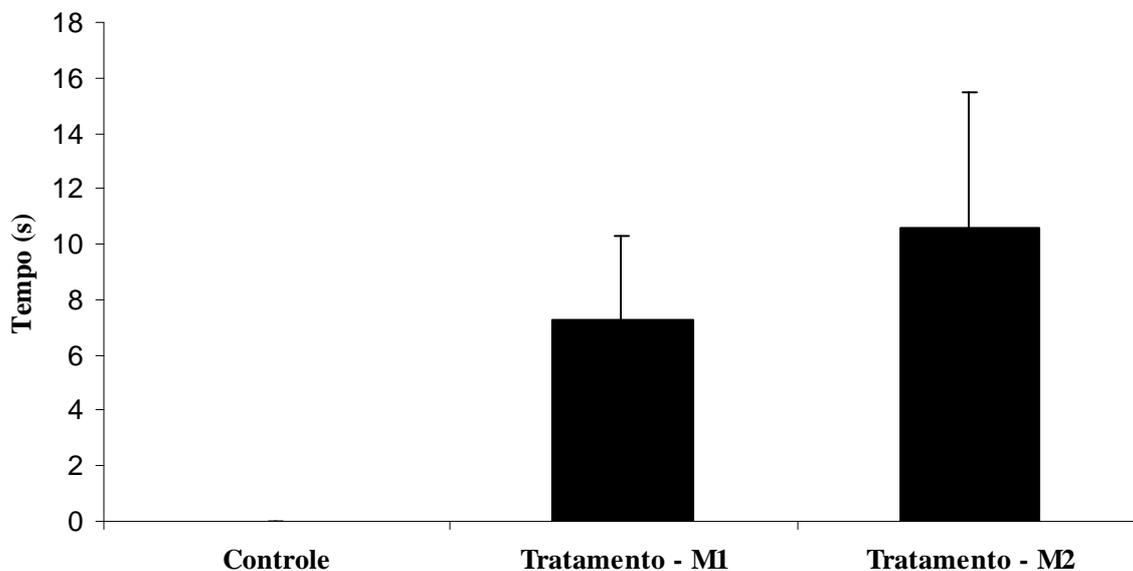


FIGURA 4 - Tempo médio do som produzido pelo “drumming” nas paredes do ninho de *Camponotus senex*. O controle foi quantificado sem nenhuma perturbação experimental. Quanto maior a perturbação no ninho maior o tempo de respostas pelas formigas ($p < 0,001$; $F = 60,661$; $gl = 2$; $N = 32$ perturbações).

DISCUSSÃO

O comportamento defensivo de *Camponotus (Myrmobrachys) senex* mostrou-se bastante elaborado, como relatado por Schremmer (1979a,b). Muitas destas táticas são também utilizadas por outras espécies de formigas (Howse, 1984). O uso de jatos de ácido fórmico (Maschwitz et al., 1985) na defesa, bem como, a utilização das mandíbulas é comum em *Camponotus* (Schmidt, 1986), por exemplo.

O “drumming” também é relatado como tática defensiva para *C. herculeanus* e *C. ligniperta* (Markl e Fuchs, 1972). Nestas espécies a frequência sonora é semelhante à observada para *C. senex* (Markl e Fuchs, 1972). Segundo esses autores, as operárias destas espécies de formigas carpinteiras podem iniciar o “drumming” em reação a distúrbios moderados em seus ninhos como correntes de ar, sons, toques mecânicos ou substâncias químicas (Markl e Fuchs, 1972). Possivelmente, isso também ocorre em *C. senex*, sendo esta sensibilidade extrema talvez um reflexo da pressão seletiva exercida por predadores de pequeno porte, como aranhas (Salticidae) e parasitóides.

A não variação entre os tratamentos, em relação os números de formigas, pode ser explicada de duas formas. Primeiro, as massas usadas nas perturbações podem não ter sido suficientemente diferentes para induzir uma resposta adequada das formigas. Segundo, as perturbações foram realizadas em diferentes horários do dia, desconsiderando a influência da variação da temperatura diária com ritmo de atividade das formigas (veja capítulo 1). Em outras palavras, a grande variação do número de formigas coletadas em diferentes horários do dia (veja os desvio-padrão na figura 3) pode ter afetado as análises estatísticas.

Os resultados sugerem que o “drumming” possa ser usado como comunicação intraespecífica permitindo alarmar e recrutar indivíduos para a defesa. O que não exclui a hipótese de que feromônios, como o ácido fórmico, possam estar interagindo com este tipo de

comportamento (Ali e Morgan, 1990). Interações interespecíficas podem também estar modulando o comportamento e biologia desta espécie. Animais podem advertir seus predadores quanto a presença de características desagradáveis, tais como sabor, espinhos, ferrão, veneno, através de cores, comportamento e sons (Edmunds, 1974; Del-Claro e Vasconcellos-Neto, 1992). É possível que exista alguma relação mimética (mimetismo mülleriano; veja Del-Claro e Vasconcellos-Neto, 1992) entre *C. senex* e vespas (*Polybia*), devido às convergências morfológicas entre os ninhos, bem como, semelhanças do som produzido por ambas quando perturbadas (veja capítulo 1). Neste caso, a formiga e a vespa (provavelmente de *Polybia* em função da agressividade dentro do gênero) se beneficiam, pois ambas espécies apresentam eficientes mecanismos defensivos contra predadores. Wilson (1981) acredita que os ninhos e as operárias da espécie tecelã *Dendromyrmex chartifex* (F. Smith) possam ser mímicos de vespas *Protopolybia* e *Metapolybia*. Há também a possibilidade de aposematismo sonoro quando os indivíduos efetuam o “drumming”, orientado contra potenciais predadores (Ewing, 1989). Algumas mariposas, por exemplo, emitem sinais ultrasônicos aposemáticos contra morcegos predadores (Bailey, 1991; Dunning e Krüger, 1995). Sinais de advertências são comumente observados em algumas espécies de vespas (Spradbery, 1973; Starr, 1990). Por exemplo, as operárias de vespas *Angiopolybia pallens* raspam com as mandíbulas as partes externas do ninho enquanto vibram suas asas, o que produz um som audível à cerca de oito metros de distância, acredita-se que este som atue como advertência contra possíveis predadores vertebrados (Chadab-Crepet e Retternmeyer, 1982; Howse, 1984).

C. senex possui características de uma espécie territorialista (Schremmer, 1979a,b) como observado em outras espécies tecelãs (Hölldobler e Wilson, 1977a,b,c; Hölldobler, 1979). O sistema de recrutamento e territorial de *O. longinoda* é o mais complexo já relatado para formigas (Hölldobler e Wilson, 1978). Tal fato, relacionado à defesa do território e

forrageamento, pode ser útil em agro-ecossistemas, com enfoque no uso de colônias de formigas tecelãs, como *C. senex*, atuando como agente de controle biológico de pragas. Vários estudos apontam estas utilidades das formigas tecelãs, principalmente para o gênero *Oecophylla* (Way e Kohoo, 1992; Van Mele e Cuc, 2000; Van Mele e Van Lenteren, 2002). Ainda não há estudos sobre a influência do potencial de predação de *C. senex* em culturas de manga *Mangifera indica* L., onde elas ocorrem facilmente e possivelmente podem ser utilizadas com controle alternativo de pragas, entretanto os resultados aqui apresentados sugerem que haja esse potencial. Entretanto, cabe ressaltar que formigas *Camponotus* podem apresentar íntima associação com homópteros na vegetação tropical e em especial nos cerrados (Del-Claro e Oliveira, 2000). Podendo, então haver prejuízo para a planta hospedeira dependendo da espécie de herbívoro presente. Variações condicionais em relações mutualísticas, referentes a fatores meteorológicos, qualidade nutricional das plantas hospedeiras, espécies e comportamento de animais associados nestas interações devem ser levados em consideração (Bronstein, 1998; Del-Claro e Oliveira, 2000)

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS¹

Ali, M. F. and E. D. Morgan, 1990. Chemical communication in insect communities: a guide to insect pheromones with special emphasis on social insects. *Biol. Rev.* 65: 227-247.

Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

Bailey, W. J., 1991. *Acoustic behavior of insects: an evolutionary perspective*. Chapman and hall, London.

Bronstein, J. L., 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30(2): 150 – 161.

Chadab-Crepet, R. and C. W. Retternmeyer, 1982. Comparative behaviour of social wasp when attacked by army ants or other predator and parasites. In: *The biology of social insects* (M. D. Breed, C. D. Michener e H. E. Evans, Eds.), Wstview Press, Boulder, Colorado. pp. 270-274.

Del-Claro, K. and P. S. Oliveira, 2000. Conditional outcomes in a Neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124: 156–165.

¹ Veja normas na página 69

Del-Claro, K. e J. Vasconcellos-Neto, 1992. Os padrões de coloração animal: exemplos na Serra do Japi. In: *História Natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (L.P. Morrelato, Ed.). Editora da Unicamp/Fapesp, Campinas, SP. pp. 288-307.

Dunning, D. C. and M. Krüger, 1995. Aposematic sounds in African moths. *Biotropica* 27(2): 227-231.

Edmunds, M., 1974. *Defense in animals*. Longman Publishing Group, White Plains, New York.

Ewing, A. M., 1989. *Arthropod bioacoustics; neurobiology and behaviour*. Cornell university press, Ithaca, New York.

Hölldobler, B., 1979. Territories of the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* [Latreille]) a field study. *Z. Tierpsychol.* 51: 201-213.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977a. Weaver ants: social establishment and maintenance of territory. *Science* 195(4281): 900-902.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977b. Colony-specific territorial pheromone in the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 74(5): 2072-2075.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977c. Weaver ants. *Sci. Am.* 237 (6): 146-154.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 19-60.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, (1990). *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. 732 pp.

Horne, R. S., 2001. Spectrogram version 6.0.7 (www.monumental.com/rshorne/grandl.html).

Howse, P. E., 1984. Alarm, defense and chemical ecology of social insects. In: *Insect communication* (T. Lewis, Ed.), Academic Press, London. pp. 151-167

Markl, H. and S. Fuchs, 1972. Klopfsignale mit alarmfunktion bei roßameisen (Camponotus, Formicidae, Hymenoptera). *Z. Vergl. Physiologie* 76: 204-225.

Maschwitz, U., K. Dumpert, and G. Schmidt, 1985. Silk pavilions of two *Camponotus* (*Karavaievia*) species from Malaysia: description of a new type in ants (Formicidae: Formicinae). *Z. Tierpsych* 69: 237-249.

Piek, T., 1986. *Venoms of hymenoptera. Biochemical, pharmacological and behavioural aspects*. Academic Press, London. 570 pp.

Schmidt, J. O., 1986. Chemistry, pharmacology, and chemical ecology of ants venoms. In: *Venoms of hymenoptera. Biochemical, pharmacological and behavioural aspects* (T. Piek, Ed.), Academic Press, London. pp. 425-508.

Schremmer, F., 1979a. Das Nest der neotropischen Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* Smith (Hymenoptera : Formicidae). *Zool. Anz.* 203: 273-282.

Schremmer, F., 1979b. Die nahezu unbekannte neotropische Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.* 5(4): 363-378.

Spradbery, J. P., 1973. *Wasp: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. University of Washington Press, Washington, D.C. 408pp.

Starr, C. K., 1990. Holding the fort: colony defense in some primitively social wasp. In: *Insect defenses: adaptive mechanisms and strategies of prey and predators* (D. L. Evans e J. O. Schmidt, Ed.), State university of New York press, Albany, New York. pp. 421-463.

Van Mele, P. and N. T. T. Cuc, 2000. Evolution and status of *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) as a pest control agent in citrus in the Mekong Delta, Vietnam. *International Journal of Pest Management* 46(4): 295-301.

Van Mele, P. and J. C. van Lenteren, 2002. Survey of current crop management practices in a mixed-ricefield landscape, Mekong Delta, Vietnam – potential of habitat manipulation for improved control of citrus leafminer and citrus red mite. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 88: 35-48.

Way, M. J. and K. C. Khoo, 1992. Role of ants in pest management. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 479-503.

Wilson, E. O., 1981. Communal silk-spinning by larvae of *Dendromyrmex* tree-ants (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes. Soc.* 28 (2): 182-190.

Zar, J. H., 1984. *Biostatistical analyses*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall. 718pp.

FORMAT OF MANUSCRIPTS: REFERENCES - *INSECTES SOCIAUX**

The references should follow the acknowledgements and should include only those publications which are cited in the text. Papers in "press" may be cited provided the publishing journal is named. Unpublished results, papers submitted or in preparation and personal communications must be mentioned in the text only; they are not to be included in the reference list. They should be arranged alphabetically (with citation in the text by name and year in brackets) and presented as follows:

Sakagami, S.F. and K. Fukushima, 1957. *Vespa dybowskii* André as a facultative temporary social parasite. *Insectes Soc.* 4: 1–12.

Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

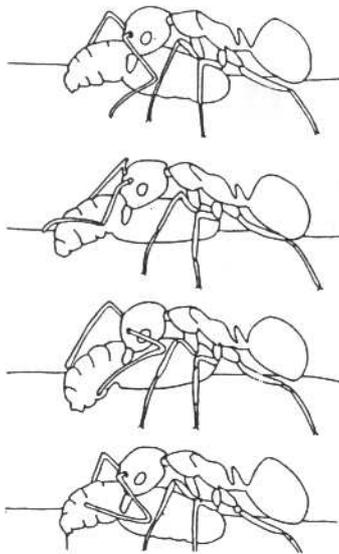
Noirot, C., 1990. Sexual castes and reproductive strategies in termites. In: *Social Insects, an Evolutionary Approach to Castes and Reproduction* (W. Engels, Ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 5–35.

**Insectes Sociaux* is the Journal of the International Union for the Study of Social Insects (IUSI). It publishes original reviews, research papers and short communications on all aspects related to the biology and evolution of social insects and other presocial arthropods. The various areas it covers include Ecology, Ethology, Morphology, Systematics, Population Genetics, Reproduction, Communication, Sociobiology, Caste Differentiation and Social Parasitism.

CAPÍTULO 3

REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL DA FORMIGA TECELÃ

CAMPONOTUS (MYRMOBRACHYS) FORMICIFORMIS FOREL 1884



RESUMO

Formigas tecelãs possuem um dos mais notáveis exemplos de cooperação social da natureza. No entanto, há poucos dados sobre aspectos particulares do comportamento social destas espécies. No presente estudo, procurou-se descrever o repertório comportamental de *Camponotus (Myrmobrachys) formiciformis*, uma formiga tecelã Neotropical, a partir de uma colônia coletada em uma mangueira e transferida para o laboratório (LECI – UFU). Para elaboração do etograma, uma parte da colônia contendo 20 rainhas ápteras, 176 operárias, 07 pupas, 30 larvas e 667 ovos, foi acondicionada em tubos de ensaios e colocadas em duas caixas plásticas de 40x30x7cm conectadas por um tubo de polietileno de 20cm, divididas em arenas de nidificação e de forrageamento. Foram realizadas 20 horas iniciais de observações qualitativas e 50 horas de observações quantitativas dos comportamentos, amostragem de todas as ocorrências (“*ad libitum*” sensu Altmann, 1974). Foram identificados 58 comportamentos distintos (30.651 atos registrados) distribuídos entre 10 categorias comportamentais. As categorias mais frequentes na colônia foram: imobilidade (0,4031%), limpeza (0,1393%), exploração (0,1306%) e cuidado parental (0,1035%). A imobilidade foi a categoria mais frequente e observada em todas as castas, sugere-se que tal fato ocorra em outras espécies e possa estar relacionado com a contenção de gasto energético dos membros da colônia. As operárias obtiveram repertório comportamental mais diversificado com 57 atos e a rainha com 34 atos. O resultados deste etograma são similares aos encontrados para outras espécies de formigas, diferindo-se apenas no comportamento de construção do ninho e no uso de larvas como ferramenta. O uso de larvas de machos na tecelagem dos ninhos pode indicar uma função adicional para machos em formigas tecelãs, além do papel sexual. Espera-se que novos estudos taxonômicos e comportamentais sejam conduzidos para melhor compreensão da divisão de trabalho nas colônias de *C. formiciformis*. Além disso, comparações futuras com outras espécies tecelãs e do gênero *Camponotus* podem fornecer informações importantes sobre padrões comportamentais e evolutivos em formigas.

ABSTRACT

The weaver ants have one of the most remarkable instances of social cooperation in nature. However, there are few data on peculiar aspects of the social behavior of these species. In this present study, we tried to describe the behavioral repertoire of *Camponotus (Myrmobrachys) formiciformis*, a neotropical weaver ant, starting from a colony collected in a mango tree and transferred to the laboratory (LECI - UFU). For the elaboration of the etogram, a part of the colony containing 20 queens without wings, 176 workers, 07 pupaes, 30 larvas and 667 eggs, was conditioned in tubes of rehearsals and put in two plastic boxes of 40x30x7cm connected by a tube of polyethylene of 20cm, divided in nesting and hunting arenas. It was accomplished 20 initial hours of qualitative observations and 50 hours of quantitative observations of the behaviors, sampling of all of the occurrences ("*ad libitum*" *sensu* Altmann, 1974). Were identified 58 different behaviors (30.651 registered actions) distributed among 10 behavioral categories. The most frequent categories in the colony were: immobility (0,4031%), cleaning (0,1393%), exploration (0,1306%) and parental care (0,1035%). The immobility was the most frequent category and observed in all the breeds, it suggests that such fact happens in other species and can be related with saving energy of the members of the colony. The workers obtained more diversified behavioral repertoire with 57 actions and the queen with 34 actions. The result of this etogram are similar to the found for other species of ants, being just different in the construction behavior of the nest and in the use of larvas as tool. The use of larvas of males in the weaving of the nests can indicate an additional function for males in weaver ants, besides the sexual role. It is waited that new taxonomics and behavioral studies are carried out for a better understanding of the work division in the colonies of *C. formiciformis*. Besides, future comparisons with other weaver species and of the *Camponotus* genus can supply important information on behavioral and evolutionary patterns in ants.

INTRODUÇÃO

Um dos mais notáveis exemplos de cooperação social já descrito na natureza, ocorre nas formigas tecelãs (Hölldobler e Wilson, 1990). As operárias destas espécies são capazes de construir ninhos utilizando a seda produzida pelas suas larvas (Hölldobler e Wilson, 1977). Acredita-se, portanto, que a sociabilidade nesse grupo seja uma das mais avançadas em Hymenoptera (Hölldobler e Wilson, 1990). Apesar de abundantes em diversas regiões do mundo, incluindo os neotrópicos, não há na literatura nenhum estudo aprofundado sobre o repertório comportamental das formigas tecelãs. Repertórios comportamentais são especiais por muitas razões, dentre elas por fornecerem um retrato detalhado de todas as atividades desenvolvidas por uma espécie; por colaborarem na compreensão, caracterização da história natural e ritmo de atividade dos organismos estudados (Alcock, 1997; Krebs e Davies, 1993).

Camponotus (Myrmobrachys) senex é uma formiga tecelã comum em matas das Américas Central e do Sul (Schremmer, 1979a,b). Apesar disso, apenas dois estudos foram realizados abordando o comportamento de tecelagem e estrutura dos ninhos nesta espécie (Schremmer, 1979a,b), havendo, poucos dados sobre sua história natural e repertório comportamental. Nada é conhecido ou descrito para *C. (Myrmobrachys) formiciformis*, a espécie de tecelã mais próxima de *C. senex* (Hölldobler e Wilson, 1990). Dada a importância da investigação do comportamento e socialidade das formigas tecelãs, para um melhor conhecimento da evolução do comportamento social em Hymenoptera, este estudo visou principalmente elaborar um repertório comportamental para *C. formiciformis*, que servisse de base para comparação com outras espécies.

MATERIAIS E MÉTODOS

Uma colônia de *C. formiciformis* (42x31cm) foi coletada nas pastagens da Fazenda Marileuza, município de Uberlândia - Sudeste do Brasil (18°57'S; 48°12'W), no mês de abril de 2002. Esta colônia com mais de 30 rainhas ápteras e 60.000 indivíduos foi levada para laboratório e dissecada. Para o etograma (repertório comportamental), foram selecionadas 20 rainhas ápteras, 176 operárias, 07 pupas, 30 larvas e 667 ovos, e acondicionados no Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI), Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, em duas bandejas plásticas de 40x30x7cm conectadas por um tubo transparente de 20cm. Dentro da caixa A, denominada de arena de nidificação, foram adaptados 12 tubos de ensaio de 7,4cm de comprimento e 1,0cm de diâmetro, cada um tendo um terço de água contida por um pedaço de algodão. As formigas foram colocadas nessa bandeja e naturalmente procuraram abrigo no interior dos tubos de ensaio. A caixa B, denominada de arena de forrageamento, possuía apenas um papel filtro (15cm de diâmetro). Cada caixa foi coberta com uma placa de vidro e revestida por papel celofane vermelho para diminuir o estresse causado pela luminosidade do ambiente.

As observações referentes ao etograma foram realizadas durante uma semana, no período entre 08:00h e 18:00h, em maio de 2002. O tempo de observação teve que ser estrito a poucos dias devido à rapidez com a qual estas formigas tecem nos tubos de ensaio, sendo que a seda inviabiliza as observações. Inicialmente foram feitas 20 horas de observações comportamentais qualitativas, amostragem de todas as ocorrências (“*ad libitum*” sensu Altmann, 1974), para a definição dos principais atos comportamentais e de uma planilha para anotações. As observações quantitativas, foram feitas em 50 sessões de uma hora de duração cada. Essas observações seguiram o método de varredura (“*scanning sample*” – sensu Altmann, 1974).

Dez minutos antes do início de cada sessão de observação, o alimento era oferecido às formigas e removia-se o papel celofane. Os alimentos eram compostos de 5 ml de dieta de Bhatkar e Whitcomb (1970) e de cinco operárias de cupins *Armitermes* sp. (Isoptera: Termitidae).

Exemplares testemunhos da espécie de formiga foram depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e no Museu de Biodiversidade do Cerrado (MBC-UFU). O teste “ χ^2 ” foi utilizado para a comparação entre as categorias comportamentais de operárias e rainhas na colônia (Zar, 1984).

RESULTADOS

Foram registrados 30.651 atos, distribuídos entre 10 categorias e 58 comportamentos (Tabela 1). As operárias apresentaram o repertório comportamental mais diversificado, com 57 atos comportamentais (26.595 registros) e as rainhas com 34 atos comportamentais (4.056 registros) (Tabela 1).

As categorias de comportamento mais freqüentes em *C. formiciformis* foram: imobilidade, limpeza, exploração e cuidado parental. Imobilidade foi a categoria mais freqüentemente observadas em todas as castas. Outras atividades como exploração, limpeza e cuidado parental foram as mais freqüentes em operárias. As atividades mais observadas para rainhas foram alimentação, limpeza e cuidado parental (Tabela 1).

Os resultados deste estudo demonstraram que operárias e rainhas desempenham atividades diferentes na colônia. As atividades de alimentação, comunicação, cuidado parental e imobilidade são, comparativamente e significativamente, mais desempenhadas pelas rainhas do que por operárias ($p < 0,001$, X^2 ; Tabela 2). Já as atividades de construção de ninho, defesa, exploração, limpeza e relações agonísticas são mais executadas pelas operárias ($p < 0,001$, X^2 ; Tabela 2). A categoria denominada de “outros” que inclui os atos vibrando 1º par de pernas mais a cabeça, vibrando o 1º par de pernas e canibalismo, não apresentou diferença significativa entre estas duas castas ($p < 0,001$, X^2 ; Tabela 2).

Comentários gerais sobre alguns atos comportamentais descritos para *C. formiciformis* (Tabela 1).

A – Trofalaxis abdominal: neste ato, descrito por Wilson (1976), a rainha expele uma gota de um líquido pelo ânus que é prontamente coletado pelas operárias. O líquido expelido pode ser ingerido ou transportado e colocado no substrato pelas operárias.

B – Construção do ninho: o comportamento de tecelagem nesta categoria é especialmente restrito ao grupo das formigas tecelãs (Hölldobler e Wilson, 1990). O ato mais comumente observado foi o de tecer com a larva. As operárias conduzem as larvas entre suas mandíbulas, tocando a boca da larva em pontos desejados do substrato. Nesses pontos as larvas expelem seda ligando estruturas. Partículas podem ser adicionadas à malha de seda, neste estudo, as partículas cortadas e carregadas durante o experimento foram pedaços do papel de filtro da arena de forrageamento. Na natureza elas retiram pequenas partículas da casca de árvores e do solo, em especial de material vegetal fragmentado (veja Schremmer, 1979a,b).

C – “Drumming”: descrito por Markl e Fuchs (1972), consiste em bater múltiplas vezes algumas partes do corpo, no caso o gáster para formigas, contra o substrato. Comumente observado quando a operária se afrontava com os cupins.

D – Inspeccionando o substrato parada ou andando: estes atos foram executados com o indivíduo mantendo a mandíbula alinhada ao substrato, antenando o mesmo. Provavelmente investigando pistas químicas no ambiente (Hölldobler e Wilson, 1990).

E – Relações agonísticas: nesta categoria foram relatados atos relacionados a confrontos entre os indivíduos. O ato mais comum foi investir contra outro indivíduo, que consistia em correr rapidamente em direção ao outro indivíduo. Alguns confrontos duravam

minutos, como de duas operárias que morderam reciprocamente suas mandíbulas. Nestes confrontos não houve registro de morte das operárias.

F – Vibrando 1º par de pernas e cabeça ou apenas 1º par de pernas: Neste ato, o indivíduo tremia uma ou ambas as estruturas citadas, no plano horizontal, permanecendo neste estado por segundos ou até minutos.

TABELA 1 – Repertório comportamental de *Camponotus formiciformis* Forel 1884 (Formicidae: Formicinae) em condições de cativeiro (50 horas de observações quantitativas).

Categoria comportamental Ato comportamental	Operária (N = 176)	Rainha (N = 20)	Total
Alimentação			
1. Trofalaxis operária	0,0434	0,1425	0,0565
2. Trofalaxis rainha	0,0217	0,0030	0,0192
3. Trofalaxis abdominal	0,0011	0,0000	0,0009
4. Alimentando larva	0,0009	0,0000	0,0008
5. Alimentando de cupim	0,0005	0,0000	0,0005
6. Alimentando de dieta	0,0131	0,0000	0,0114
Comunicação			
7. Antenando operária	0,0384	0,0604	0,0413
8. Antenando rainha	0,0109	0,0229	0,0125
9. Marcando trilha	0,0010	0,0000	0,0009
Cuidado Parental			
10. Parada sobre ovos	0,0173	0,0422	0,0206
11. Parada sobre larvas	0,0158	0,0402	0,0191
12. Parada sobre pupas	0,0007	0,0005	0,0007
13. Manipulando ovos	0,0150	0,0069	0,0139
14. Manipulando larvas	0,0246	0,0084	0,0224
15. Manipulando pupas	0,0016	0,0017	0,0016
16. Manipulando recém eclodido	0,0001	0,0000	0,0001
17. Transportando ovos	0,0025	0,0002	0,0022
18. Transportando larvas	0,0130	0,0010	0,0115
19. Transportando pupas	0,0015	0,0000	0,0013
20. Auxiliando na eclosão	0,0006	0,0000	0,0005
21. Parada segurando ovo	0,0009	0,0000	0,0008
22. Parada segurando larva	0,0078	0,0007	0,0069
23. Parada segurando pupa	0,0001	0,0000	0,0001
24. Ovipondo	0,0000	0,0020	0,0003
25. Separando massas de ovos	0,0019	0,0000	0,0017
Construção de Ninhos			
26. Transportando larva tecelã	0,0029	0,0000	0,0025
27. Tecendo com a larva	0,0162	0,0000	0,0140
28. Cortando partícula	0,0012	0,0000	0,0010
29. Carregando partícula	0,0005	0,0000	0,0005
30. Inserindo partícula	0,0005	0,0000	0,0004
Defesa			
31. Guardando a entrada do ninho	0,0195	0,0000	0,0169
32. Parada observando	0,0040	0,0002	0,0035
33. Display agressivo	0,0087	0,0032	0,0080
34. Lançando ácido fórmico	0,0010	0,0000	0,0008
35. Atacando (mandíbula + ácido)	0,0010	0,0000	0,0008
36. Drumming	0,0103	0,0000	0,0089

TABELA 1 Cont. - Repertório comportamental de *Camponotus formiciformis* Forel 1884 (Formicidae: Formicinae) em condições de cativeiro (50 horas de observações quantitativa).

Categoria comportamental Ato comportamental	Operária (N = 176)	Rainha (N = 20)	Total
Exploração			
37. Andando na arena de forrageamento	0,0428	0,0000	0,0371
38. Andando na arena de nidificação	0,0859	0,0380	0,0795
39. Inspeccionando o substrato parada	0,0124	0,0005	0,0108
40. Inspeccionando o substrato andando	0,0034	0,0010	0,0031
Imobilidade			
41. Parada na arena de nidificação	0,3731	0,4739	0,3864
42. Parada na arena de forrageamento	0,0193	0,0000	0,0167
Limpeza			
43. Autolimpeza 1° par pernas	0,0309	0,0306	0,0309
44. Autolimpeza antena + 1° par pernas	0,0534	0,0434	0,0521
45. Autolimpeza 2° par pernas	0,0203	0,0032	0,0180
46. Autolimpeza 3° par pernas + abdome	0,0109	0,0084	0,0105
47. Autolimpeza ânus	0,0082	0,0071	0,0081
48. Allogrooming operária	0,0092	0,0424	0,0136
49. Allogrooming rainha	0,0027	0,0000	0,0024
50. Carregando indivíduo morto	0,0033	0,0000	0,0028
51. Carregando lixo	0,0011	0,0000	0,0010
Relações agonísticas			
52. Investida contra indivíduo	0,0196	0,0121	0,0186
53. Mordendo cabeça do indivíduo	0,0005	0,0012	0,0006
54. Mordendo por trás do indivíduo	0,0001	0,0005	0,0001
55. Disputando larva	0,0009	0,0012	0,0009
Outros			
56. Vibrando 1° par pernas + cabeça	0,0003	0,0000	0,0003
57. Vibrando 1° par pernas	0,0015	0,0000	0,0013
58. Canibalismo: comendo larva	0,0004	0,0005	0,0004
Total	1,0	1,0	1,0

Tabela 2 – Categorias comportamentais de operária e rainha de *Camponotus formiciformis* Forel 1884 (Formicidae: Formicinae) em condições de cativeiro (50 horas de observações quantitativa).

Categorias Comportamentais	Operária (N = 176)	Rainha (N = 20)	Total	χ^2	<i>p</i>
Alimentação	0,0807	0,1455	0,0892	389,92	p<0,001
Comunicação	0,0503	0,0833	0,0547	11,26	p<0,001
Cuidado parental	0,1034	0,1038	0,1035	422,78	p<0,001
Construção do ninho	0,0213	0,0000	0,0185	0	p<0,001
Defesa	0,0444	0,0035	0,0390	46,46	p<0,001
Exploração	0,1445	0,0394	0,1306	91,48	p<0,001
Imobilidade	0,3923	0,4739	0,4031	98,39	p<0,001
Limpeza	0,1400	0,1351	0,1393	390,99	p<0,001
Relações agonísticas	0,0209	0,0150	0,0202	17,56	p<0,001
Outros	0,0022	0,0005	0,0020	8,44	p>0,05
Total	1,0	1,0	1,0		

DISCUSSÃO

Etogramas são utilizados no estudo de formigas para gerar uma compreensão aprofundada do comportamento social e têm tido resultados satisfatórios para muitas espécies (Wilson, 1976; Brandão, 1978; Traniello e Jayasuriya, 1985), dentre as quais pode-se agora incluir *C. formiciformis*. Os repertórios comportamentais também podem fornecer dados específicos relacionados com divisão de casta e trabalho na colônia (Wilson, 1980; Wilson, 1984; Pratt, 1994). A comparação entre as atividades das operárias e das rainhas ratificou estas observações. Embora rainhas executem uma quantidade de atos comportamentais similares aos de operárias, a frequência com que cada ato é executado varia significativamente para a maioria das categorias. Em muitos aspectos esta variação é esperada, como por exemplo nas atividades exploratórias, pois enquanto as rainhas ficam limitadas ao interior dos ninhos, as operárias caminham dentro e fora das colônias, forrageando, explorando o ambiente ou patrulhando sua imediações. Outros comportamentos como a alimentação parecem refletir mais uma atenção especial conferida à casta reprodutiva, ou mesmo à menor densidade de rainhas nas colônias do que de operárias. Há muito mais operárias para atenderem uma rainha do que rainhas para serem atendidas ou solicitarem alimento. Assim sendo, em muitos aspectos as diferenças observadas possuem um real significado biológico, que se reflete ora sobre o papel específico da casta na colônia, ora devido a simples diferença na densidade dos indivíduos da casta.

Embora não haja diferenciação morfológica nas operárias de *C. senex* (Schremmer, 1979a,b), sugere-se que mais estudos, taxonômicos e comportamentais, sejam conduzidos para melhor compreensão da divisão de trabalho nas colônias dessa espécie. O mesmo é verdadeiro para *C. formiciformis*.

A imobilidade em formigas parece seguir um padrão geral, onde grande parte da colônia permanece neste estado. Provavelmente, este estado esteja relacionado com a contenção de gastos energéticos na colônia. *C. formiciformis* apresentou cerca de 40% da colônia em estado de imobilidade, comparativamente uma das mais altas registradas em formigas (veja Jaisson et al., 1992). De fato, *C. formiciformis* como outras tecelãs gastam grande parte do seu tempo na construção e manutenção dos ninhos, além disso, *C. senex* espécie irmã de *C. formiciformis*, possui o maior investimento de seda na construção dos ninhos dentre todas tecelãs (veja capítulo 1), o que pode justificar a alta contenção de gastos na colônia.

O comportamento agonístico em *C. formiciformis* merece atenção e estudos específicos sobre sua função. Conflitos entre rainhas, rainhas e operárias e entre operárias na colônia, são observados em algumas espécies de formigas (Bourke, 1991; Henriques e Moutinho, 1994) e eles podem estar relacionados, por exemplo, com o estabelecimento de hierarquia de dominância (Oliveira e Hölldobler, 1990). A trofalaxis abdominal, somada as observações de interações agonísticas entre rainhas e operárias e entre as operárias, sugere que este fenômeno possa também ocorrer em *C. formiciformis*. Em Ponerinae, sugando o ânus da rainha as operárias mais altas na hierarquia conseguem obter hormônios que permitem um maior desenvolvimento gonadal. Na ausência da rainha, são essas operárias que assumem a função reprodutiva da colônia, gerando apenas machos por não terem sido previamente fecundadas (Oliveira e Hölldobler, 1990).

O canibalismo, embora ainda não tão bem compreendido, é observado em algumas espécies (Wilson, 1976; Paiva e Brandão, 1989; Bourke, 1991) e pode estar relacionado, por exemplo, com dominância ou estresse na colônia (Carlin, 1988; Hölldobler e Wilson, 1990). O canibalismo de larvas por rainhas de *C. formiciformis*, ocorreu após a transferência das formigas para o ninho artificial, provável resultado do estresse provocado pela mudança.

O “drumming” observado em *C. formiciformis* e em outras espécies (Markl e Fuchs, 1972), pode servir para a formiga avaliar o tamanho da presa, ou mesmo a presença desta na face abaxial de uma folha por exemplo. Sugere-se que o comportamento de vibrar os primeiros pares de pernas e a cabeça, observados unicamente em *C. formiciformis* sejam uma variação do “drumming” ou do “jerking” (Hölldobler e Wilson, 1990), orientado para a percepção de vibrações produzidas no substrato. Possivelmente, teria então uma função mecanorreceptiva. Outros invertebrados se utilizam do contato de apêndices com o substrato para a detecção de presas e predadores, sendo essa atividade vital para sua sobrevivência (Polis 1990). Em *C. senex*, o “drumming” é utilizado como mecanismo defensivo, recrutando operárias para fora do ninho e advertindo sonoramente contra ataques de predadores (veja Capítulo 2). Como o comportamento, biologia e ecologia de *C. senex* e *C. formiciformis* são similares (veja Capítulo 1) é possível que o “drumming” tenha a mesma função para estas espécies.

As formigas possuem repertórios comportamentais que variam de espécie para espécie, mas em geral, as espécies apresentam entre 30 e 40 atos comportamentais descritos (veja Brandão, 1978; Wilson, 1984; Paiva e Brandão, 1989; Jaisson et al., 1992; Henriques e Moutinho, 1994). Até então, nenhuma espécie de formiga tinha apresentado tal diversidade de atos comportamentais como *C. formiciformis*. Portanto, os comportamentos amostrados nesta espécie indicam que ela possui um repertório comportamental complexo que pode estar relacionado com sua condição de espécie tecelã. Especificidades apresentadas em formigas como a especialização comportamental das castas, cooperação na construção do ninho e heterogeneidade e sofisticação na comunicação, são apontados como fatores pertencentes a uma sociedade complexa (Anderson e McShea, 2001). Tais fatores parecem estar presentes em *C. formiciformis* e comumente são observados em outras espécies tecelãs. Por exemplo, o sistema de recrutamento em *Oecophylla longinoda* é apontado como o mais avançado entre as

formigas (Hölldobler e Wilson, 1978), o que sugere que sistemas comportamentais complexos ocorram nas tecelãs.

Embora seja um dos gêneros de formigas mais comuns, especialmente nos Neotrópicos, há relativamente poucos estudos comportamentais utilizando etogramas para *Camponotus* (Sato, 1991 por exemplo). Os resultados aqui apresentados representam a primeira investigação detalhada sobre a distribuição das atividades em uma colônia de formigas tecelãs, servindo como modelos de comparação para este grupo, assim como para um dos gêneros mais amplamente distribuídos de formigas na Terra.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS¹

Alcock, J., 1997. *Animal behavior, an evolutionary approach*. Sunderland, Sinauer Associates. 3rd ed.

Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

Anderson, C. and D. W. McShea, 2001. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biol. Rev.* 76: 211-237.

Bhatkar, A. and W.H. Whitcomb, 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. *Fla. Entomol.* 53: 217-232.

Bourke, A. F. G., 1991. Queen behaviour, reproduction and egg cannibalism in multiple-queen colonies of the ant *Leptothorax acervorum*. *Anim. Behav.* 42: 295-310.

Brandão, C. R. F., 1978. Division of labor within the worker caste of *Formica perpilosa* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 85(2-3): 229-237.

Carlin, N. F., 1988. Species, kin and other forms recognition in the brood discrimination behavior of ants. In: *Advances in myrmecology* (J. C. Trager, Ed.), E. J. Brill, New York. Chapter 17, pp. 267-295.

¹ Veja normas na página 90

Henriques, A. e P. R. S. Moutinho, 1994. Algumas observações sobre a organização social de *Pachycondyla crassinoda* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Neotropical Entomology* 38(3-4): 605-611.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1977c. Weaver ants. *Sci. Am.* 237(6): 146-154.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 19-60.

Hölldobler, B. and E. O. Wilson, 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. 732 pp.

Krebs, J. R. and N. B. Davies, 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications Limited, Oxford. 3^a ed. 460pp.

Jaisson, P., D. Fresneau, R. W. Taylor and A. Lenoir, 1992. Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* Clack. *Insectes Sociaux* 39: 425-438.

Markl, H. and S. Fuchs, 1972. Klopfsignale mit alarmfunktion bei roßameisen (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera). *Z. Vergl. Physiologie* 76: 204-225.

Oliveira, P. S. and B. Hölldobler, 1990. Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 385-393.

Paiva, R. V. S. e C. R. F. Brandão, 1989. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Brasil. Biol.* 49(3): 783-792.

Pratt, S. C., 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux* 41: 255-262.

Polis, G. A., 1990. Ecology. In: *The biology of scorpions* (G. A. Polis, Ed.). Stanford University Press. Stanford, C. A. pp. 260-263.

Satoh, T., 1991. Behavioral differences of queens in monogynous and polygynous nests of the *Camponotus nawai* complex (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.* 38: 37-44.

Schremmer, F., 1979a. Das Nest der neotropischen Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* Smith (Hymenoptera : Formicidae). *Zool. Anz.* 203: 273-282.

Schremmer, F., 1979b. Die nahezu unbekannte neotropische Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* (Hymenoptera : Formicidae). *Entomol. Gen.* 5(4): 363-378.

Traniello, J. F. A. and A. K. Jayasuriya, 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae: Aneuretinae). II. The social ethogram and division of labor. *Insectes Soc.* 32(4): 375-388.

Wilson, E. O., 1976. A social ethogram of the Neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Anim. Behav.* 24: 354-363.

Wilson, E. O., 1980. Castes and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 143-156.

Wilson, E. O., 1984. The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 89-98.

Zar, J. H., 1984. *Biostatistical analyses*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall. 718pp.

FORMAT OF MANUSCRIPTS: REFERENCES - *INSECTES SOCIAUX**

The references should follow the acknowledgements and should include only those publications which are cited in the text. Papers in "press" may be cited provided the publishing journal is named. Unpublished results, papers submitted or in preparation and personal communications must be mentioned in the text only; they are not to be included in the reference list. They should be arranged alphabetically (with citation in the text by name and year in brackets) and presented as follows:

Sakagami, S.F. and K. Fukushima, 1957. *Vespa dybowskii* André as a facultative temporary social parasite. *Insectes Soc.* 4: 1–12.

Hölldobler, B. and E.O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

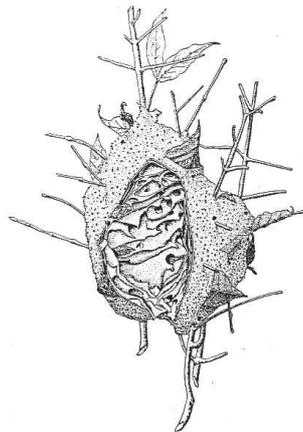
Noirot, C., 1990. Sexual castes and reproductive strategies in termites. In: *Social Insects, an Evolutionary Approach to Castes and Reproduction* (W. Engels, Ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 5–35.

**Insectes Sociaux* is the Journal of the International Union for the Study of Social Insects (IUSSI). It publishes original reviews, research papers and short communications on all aspects related to the biology and evolution of social insects and other presocial arthropods. The various areas it covers include Ecology, Ethology, Morphology, Systematics, Population Genetics, Reproduction, Communication, Sociobiology, Caste Differentiation and Social Parasitism.

CONCLUSÃO GERAL

ECOLOGIA E COMPORTAMENTO DE FORMIGAS TECELÃS

(*CAMPONOTUS*) DO CERRADO BRASILEIRO



CONCLUSÃO GERAL

O estudo da biologia, ecologia e comportamento de um animal são fundamentais para compreensão das relações bióticas e abióticas na natureza. As espécies *Camponotus (Myrmobrachys) senex* e *Camponotus (Myrmobrachys) formiciformis* até então, não haviam sido estudadas no Brasil. Na região Neotropical, apenas *C. senex* já havia sido estudada com menos detalhes. Os conhecimentos sobre a ecologia e comportamento levantados no Capítulo 1 desta dissertação mostraram que *C. senex* é uma espécie exclusivamente arborícola, ocorrendo em matas úmidas e culturas de frutas, de atividade diurna, alimenta-se de pequenos artrópodes e secreções de plantas e animais, forrageando sobre a vegetação e solo, apresenta ninhos grandes com alto investimento de seda larval e que ocorre fusão entre colônias aparentadas. Para *C. formiciformis* foi demonstrado que a ecologia, comportamento e história natural aparentam muito a de *C. senex* e que ninhos satélites apresentam homópteros cultivados por operárias.

No Capítulo 2 foi demonstrado que *C. senex* é uma espécie muito agressiva atacando com mandíbulas e ácido fórmico, além disso, o “drumming” é usado como sinal de advertência contra predadores. A intensidade do “drumming”, número de indivíduos e tempo sonoro, aumenta com o aumento do ataque de um predador. Nenhum estudo, até então, tinha abordado o “drumming” para a espécie e poucos estudos sobre o assunto havia na literatura para formigas.

No Capítulo 3 foi realizado o primeiro etograma para uma espécie tecelã e ficou demonstrado que *C. formiciformis* apresenta um repertório complexo com mais de 50 atos comportamentais. As formigas tecelãs são consideradas um grupo com alta sociabilidade, no entanto, nenhum estudo mais apurado tinha sido conduzido sobre as interações sociais dentro das colônias.