

MON
515.195
M3212
TES/MEM

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA E BIOQUÍMICA

ESTUDOS GENÉTICOS E COMPORTAMENTAIS DE
FORMIGAS CARPINTERAS *CAMPONOTUS ATRICEPS*
SMITH (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).



MARCUS TEIXEIRA MARCOLINO

Tese apresentada ao Departamento de Genética e Bioquímica da Universidade Federal de Uberlândia como pré-requisito para a obtenção do título de Mestre em Genética.

Uberlândia
Minas-Gerais – Brasil
Junho – 1999

Universidade Federal de Uberlândia
Departamento de Genética e Bioquímica

estudos Genéticos e Comportamentais de Formigas
Carpinteiras *Camponotus atriceps* Smith
(Hymenoptera, Formicidae).

Marcus Teixeira Marcolino

Tese apresentada ao Departamento de Genética e Bioquímica da Universidade Federal de Uberlândia como pré-requisito para a obtenção do título de Mestre em Genética.

ORIENTADOR

Prof. Dr. Malcon Antônio Manfredi
Brandeburgo

Uberlândia
Minas-Gerais – Brasil
Junho – 1999

DIRBI/UFU



1000187153

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

BIBLIOTECA CENTRAL

02595/99 ex. 1
08.10.99 - D. A/99

FU-00010097-1

0063-34260

Marcolino, Marcus Teixeira, 1973-
Estudos genéticos e comportamentais de formigas carpinteiras *Camponotus atriceps* Smith (Hymenoptera, Formicidae) / Marcus Teixeira Marcolino
Uberlândia, 1999.
62f.: il.
Orientador: Malcon Antônio Manfredi Brandeburgo.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia. Centro de Ciências Biomédicas.
Bibliografia: f. 54-60.
1. Formiga – *Camponotus atriceps*. 2. Biologia – Comportamento. 3. Genética. 4. Citogenética. I. Universidade Federal de Uberlândia. II. Título.

CDU: 595.796-15

Universidade Federal de Uberlândia
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOQUÍMICA
Campus Umuarama, Bloco 2E, sala 33
38400-902. Uberlândia - MG

DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
MESTRE EM GENÉTICA

1- Título da Tese: Estudos Genéticos e Comportamentais de Formigas Carpinteiras *Camponotus atriceps* Smith (Hymenoptera, Formicidae).

2- Aluno: Marcus Teixeira Marcolino

3- Professor Orientador: Dr. Malcon Antônio Manfredi Brandeburgo

4- Data: 21-06-1999.

Banca Examinadora:

Titular: Dr. Malcon Antônio Manfredi Brandeburgo

Titular: Dr. Odair Correa Bueno

Titular: Dr.^a Cecília Lomônaco de Paula

Suplente: Dr. Warwick Estevan Kerr

Suplente: Dr. Jairo Roberto Mendonça Lyra.

AS FORMIGAS

Há... vários caminhos nos quais formigas e humanos são semelhantes. Ambos estão procurando histórias de sucessos na evolução... e ambos tem alcançado seu sucesso por meio de sua habilidade de formar grupos sociais, em se comunicar e por manipular seu meio ambiente com grande destreza.

Edward O. Wilson

From an Interview, 1990

Os maiores inimigos das formigas são outras formigas, assim como os maiores inimigos do homens são outros homens.

Auguste Forel

Les Fourmis de la Suisse, 1874.

Há uma profunda inquietude inspirada por estas criaturas tão incomparavelmente melhores armadas e equipadas que nós mesmos, são nossos inimigos misteriosos que estão guardando energia, nossos maiores rivais em épocas passadas e talvez nossos sucessores.

Maurice Maeterlinck

The Life of the Bee, 1901.

À MÔNICA, MINHA QUERIDA ESPOSA
COM AMOR E CARINHO.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Malcon Brandeburgo, pela orientação, confiança, incentivo e esclarecimentos, além da grande amizade.

Ao Prof. Dr. Warwick Estevan Kerr, pelos inúmeros esclarecimentos, pelo exemplo, honrosa participação na elaboração dessa tese e pela grande amizade demonstrada.

Aos Professores, Dr. Odair Correa Bueno, Dr.^a Cecília Lomônaco de Paula e Dr. Jairo Roberto Mendonça Lyra pelas críticas e sugestões apresentadas.

A minha mãe, Vanir Teixeira Marcolino, pelo seu amor, trabalho e exemplo, a meu pai e amigo, José Carlos Marcolino, pelos conselhos, incentivos e apoio em todos os momentos e a minha irmã, Patrícia Teixeira Marcolino, pelo companheirismo.

Aos amigos José Maurício Dias Bezerra e Vania Alves Nascimento, pelo auxílio direto na realização desse trabalho

Aos amigos, Ana Paula, Ana Flávia, Andreia, Bárbara, Bonetti, Carlos Humberto, Cícero, Cláudio, Coletto, Cristina, Flávia, Gerson, Gislene, Guilherme, Gustavo, Jair, Jacqueline, Juliana, Katiere, Kleber, Machaím, Mantovani, Maria Alice, Míriam, Neuzeli, Ney, Rosana, Roselys, Soraya, Vanessa, Viviane e Waldesse.

Ao corpo docente do Departamento de Genética e Bioquímica da UFU, pelos ensinamentos.

Aos meus familiares e amigos, que contribuíram de forma direta ou indireta, na realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (Capes) e Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) e Universidade Federal de Uberlândia pelo apoio financeiro.

SUMÁRIO

	Pág.
1. Introdução.....	1
1.1. Aspectos Gerais.....	1
1.2. Himenópteros e a Razão Sexual.....	3
1.3. Fundação de Colônias.....	5
1.4. Organização Social.....	6
1.5. Citogenética.....	8
1.6. Morfometria e Análise de Componente Principal.....	9
1.7. <i>Camponotus atriceps</i> SMITH, 1858.....	10
2. Objetivos.....	12
3. Material e Métodos.....	13
3.1. Obtenção e manutenção dos ninhos de formigas.....	13
3.2. Fundação de colônias	14
3.3. Etogramas.....	17
3.4. Técnica de preparação para análise cromossômica.....	18
3.5. Análise morfométrica.....	20
4. Resultados e Discussão	23
4.1. Localização dos ninhos de formigas.....	23
4.2. Fundação de colônias.....	27
4.3. Etograma.....	30
4.4 Análises morfométricas e estatística multivariada.....	39
4.5 Citogenética.....	50
5. Conclusões.....	52
6. Resumo.....	53
7. Bibliografia.....	54
8. Apêndice.....	61

LISTA DE FIGURAS

Figura	Pág.
1 Ninhos artificiais de <i>Camponotus atriceps</i> , (sem a tampa de papelão). A: ninho com uma segunda bandeja com talco neutro (colônia poligínica). B: Vista superior mostrando recipientes com água, mel e caixa de papel no centro (colônia monogínica).....	15
2 A: Ninho em potes de cerâmica interligados por tubos plásticos. B: Pote em destaque mostrando a subdivisão de vidro (seta amarela) e a faixa de TEFLON TE 306 ^A (seta preta).....	16
3 Algumas fases de desenvolvimento de <i>Camponotus atriceps</i> . A seta indica a larva utilizada para preparo das lâminas.....	19
4 Medidas morfométricas (em micrômetros-µm) efetuadas e <i>Camponotus atriceps</i> A: operária e B soldado.....	21
5 Número de ninhos capturados de <i>Camponotus atriceps</i> por tipo de caixas iscas, Uberlândia, MG no período de 20 meses.....	26
6 Distribuição temporal da captura e coleta de <i>Camponotus atriceps</i> , no período de 20 meses.....	26
7 Freqüência de atos comportamentais de operárias de <i>Camponotus atriceps</i> , com 50 horas de observação, Uberlândia MG	33
8 Freqüência de atos comportamentais de soldados de <i>Camponotus atriceps</i> , com 50 horas de observação, Uberlândia MG.....	33
9 Alguns atos comportamentais de <i>Camponotus atriceps</i> observados em laboratório. Em sentido horário, começando no canto superior direito: operária sobre a cria, rainha fisogástrica, soldado limpando a antena, trofalaxia entre soldados, trofalaxia entre rainha e macho e uma operária transportando outra pela mandíbula.....	35
10 Divisão de trabalho de 5 operárias, em colônia monogínica de <i>Camponotus atriceps</i> , durante os primeiros 84 dias de vida.(20 horas de observação em condições de laboratório).....	37

11	Divisão de trabalho de 5 operárias, em colônia poligínica de <i>Camponotus atriceps</i> , durante os primeiros 84 dias de vida (20 horas de observação em condições de laboratório).....	37
12	Divisão de trabalho de 5 soldados, em colônia monogínica de <i>Camponotus atriceps</i> , durante os primeiros 84 dias de vida (20 horas de observação em condições de laboratório).....	38
13	Divisão de trabalho de 5 soldados, em colônia poligínica de <i>Camponotus atriceps</i> , durante os primeiros 84 dias de vida (20 horas de observação em condições de laboratório).....	38
14	Correlação entre cada uma das 12 medidas morfológicas de <i>Camponotus atriceps</i> (D1 a D12) com os componentes 3 principais (CP1, CP2 e CP3). Nos gráficos 1, 2 ao 3, são correlacionados as medidas de operárias e do 4 ao 6, as de soldados.....	41
15	Primeiro e segundo componentes principais da matriz de correlação de medidas morsométricas de <i>Camponotus atriceps</i> . Gráficos 1 operárias e os gráfico 2 soldados. As elipses abrangem 90% dos dados, P = poliginia e M = monoginia	42
16	Primeiro e segundo componente principal (CP1 e CP2) da matriz de correlação de caracteres morfológicos de <i>Camponotus atriceps</i> . Gráfico 1 operária/ monoginia, 2 operária/ poliginia, 3 soldado/ monoginia e 4 soldado/ poliginia.....	43
17	Primeiro e terceiro componente principal (CP1 e CP3) da matriz de correlação de caracteres morfológicos de <i>Camponotus atriceps</i> . Gráfico 1 operária/ monoginia, 2 operária/ poliginia, 3 soldado/ monoginia e 4 soldado/ poliginia.....	44
18	Segundo e terceiro componente principal (CP2 e CP3) da matriz de correlação de caracteres morfológicos de <i>Camponotus atriceps</i> . Gráfico 1 operária/ monoginia, 2 operária/ poliginia, 3 soldado/ monoginia e 4 soldado/ poliginia.....	45
19	Metáfase (1) e cariótipo (2) de <i>Camponotus atriceps</i> (aumento de 2000x). As setas indicam dois pontos de sobreposição.....	51

LISTA DE TABELAS

Tabela	Pág.
1 Colônias de formigas <i>Camponotus atriceps</i> coletadas no Campus Umuarama e meliponário UFU – Kerr, Uberlândia, MG no período de junho de 1997 a janeiro de 1999.....	24
2 Número de colônias de formigas capturadas pelos diversos tipos de caixas iscas, Uberlândia, MG no período de junho de 1997 a janeiro de 1999.....	25
3 Cronograma de fundação de colônia de <i>Camponotus atriceps</i> (fundação haplometrose - claustral).....	28
4 Categorias de atos comportamentais de Operárias de <i>Camponotus atriceps</i> , com 50 horas de observação, Uberlândia MG.....	31
5 Categorias de atos comportamentais de soldados de <i>Camponotus atriceps</i> , com 50 horas de observação, Uberlândia MG.....	32
6 Correlação dos 3 componentes com as 12 características morfológicas analisadas em operárias de <i>Camponotus atriceps</i> . Dados submetidos à análise de componente principal.....	40
7 Correlação dos 3 componentes com as 12 características morfológicas analisadas em soldados de <i>Camponotus atriceps</i> . Dados submetidos a análise de componente principal.....	40
8 Alocação canônica entre os grupos monogínico (M) e poligínico (P), baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de operárias de <i>Camponotus atriceps</i>	47
9 Alocação canônica entre os grupos monogínico (M) e poligínico (P), baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de soldados de <i>Camponotus atriceps</i>	47
10 Coeficientes das funções discriminantes dos grupos M e P. baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de operárias de <i>Camponotus atriceps</i>	48

11	Coeficientes das funções discriminantes dos grupos M e P baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de soldados de <i>Camponotus atriceps</i>	48
12	Análise de variância multivariada, entre operárias e soldados M e P de <i>Camponotus atriceps</i>	49
13	Coeficiente canônico (CAN1) e suas 12 características correlacionadas (r1). Análise entre M e P em operárias e soldado de <i>Camponotus atriceps</i>	49

1. INTRODUÇÃO

1.1. Aspectos Gerais

As formigas pertencem à ordem Hymenoptera, que também engloba vespas e abelhas. São da família Fomicidae que possui 16 subfamílias, 296 gêneros e 9.944 espécies (BOLTON, 1995). Estima-se que o número de espécies possa atingir 20.000 (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Nos neotrópicos o número ultrapassa 3.000 espécies e só no estado de São Paulo estima-se a ocorrência de 500 espécies (FOWLER, 1996). As formigas, na maioria dos ecossistemas, constituem um dos maiores grupos, tanto em riqueza de espécies quanto em abundância ou número de indivíduos (WILSON, 1987; FOWLER *et al.*, 1991; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; FOWLER, 1996). Esses insetos ocorrem em quase todos os ecossistemas, onde possuem um importante papel nos fluxos de energia e nutrientes (WILSON, 1987). Os insetos sociais, especialmente térmitas e formigas, são os mais abundantes artrópodes, nas florestas tropicais onde representam 50% da biomassa animal (WILSON, 1982; HOYT, 1998). Há registros fósseis de formigas da Era Mesozóica (WILSON, 1971). O sucesso ecológico das formigas, por mais de 50.000.000 de anos, parece decorrer do fato delas terem sido uns dos primeiros insetos predadores a explorar o solo e a vegetação da terra (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Entre os insetos, a sociabilidade encontra-se desenvolvida em diferentes níveis. De acordo com o grau de desenvolvimento, podem ser subdivididos em insetos subsociais, comunais, semi-sociais e eusociais, sendo esse último tipo encontrado somente nos Isoptera e Hymenoptera (DIEHL-FLEIG, 1995).

Todas as formigas são eusociais, ou seja, apresentam superposição de gerações, indivíduos estéreis e reprodutivos e cuidado cooperativo com a prole (WILSON, 1971).

O comportamento social destes insetos resulta da interação das instruções herdadas com o ambiente em que se desenvolve o organismo. A sociabilidade das formigas, aliada ao tamanho das suas forrageiras, facilita a obtenção de recursos alimentares em locais inacessíveis a outros insetos. Esse caráter possibilita às formigas nidificarem em solo, entre rochas, raízes, troncos, folhas (DIEHL-FLEIG, 1995), inclusive em ambientes antrópicos (FOWLER, 1990; FOWLER, *et al.*, 1991; DIEHL-FLEIG, 1995; FOWLER, *et al.*, 1995; FOWLER, 1996). Entretanto, é importante ressaltar que formigas operárias não são aladas, ficando portanto, restritas a um pequeno raio de ação ao redor da colônia onde forrageiam sobre a superfície (FOWLER, *et al.*, 1991).

A comunicação da descoberta de uma fonte alimentar e a eficiência na exploração desse recurso são essenciais à sobrevivência, crescimento e reprodução dos animais sociais. Na maioria das formigas a descoberta de recursos tende a ser um comportamento individual, e sua exploração, em geral, um comportamento coletivo ou social (FOWLER *et al.*, 1991; FOWLER, 1993). Operárias forrageiras ao encontrarem recursos recrutam outras operárias para explorá-los. Isso se dá via feromônios, outros tipos de sinais ou mesmo sons. Segundo HÖLLDOBLER (1978) os feromônios podem alterar o comportamento dos insetos sociais de diferentes formas. O autor classifica os feromônios em: de alarme, sexual, territorial e de recrutamento. Há ainda em abelhas feromônios que alteram a fisiologia dos indivíduos receptores, como o feromônio real, emitido pela rainha, que é capaz de inibir o desenvolvimento ovariano das operárias. Suspeita-se que esse feromônio

também exista nas formigas (VILELA & DELLA-LUCIA, 1987; FOWLER *et al.*, 1991)

1.2. Himenópteros e a Razão Sexual

Todos os himenópteros são haplodiplóides, com machos originando-se por arrenotoquia e fêmeas a partir de ovos fecundados. O comportamento social nos haplodiplóides tem sido sugerido como dependente do grau de parentesco entre os indivíduos de uma colônia. Da mesma forma, o altruísmo, conflito rainha x operária, taxa de investimento reprodutivo, valor adaptativo e outros conceitos são influenciados pela assimetria haplodiplóide dos himenópteros (MAYR, 1977; CROZIER, 1979; BOOMSMA & GRAFEN, 1990; DIEHL-FLEIG, 1995).

Insetos sociais exibem formas extremas de altruísmo em que alguns indivíduos permanecem estéreis e ajudam outros indivíduos na reprodução (GADAGKAR, 1997). A evolução do altruísmo é bem exemplificada nos insetos sociais e pode ser explicada pelo grau de parentesco decorrente do sistema haplodiplóide dos himenópteros. Segundo HALLIDAY (1996) o altruísmo é definido como um comportamento em que o indivíduo que promove a ação tem uma baixa no *fitness* (sobrevivência e sucesso reprodutivo) individual, mas aumenta o *fitness* de outros indivíduos.

HAMILTON (1964) mostrou a seleção parental como responsável pela evolução do altruísmo. Nos casos dos insetos eusociais, ele argumentou que a assimetria haplodiplóide levaria a um maior grau de parentesco entre irmãs do que essas com seus próprios descendentes. Dessa forma as operárias apresentariam um maior valor adaptativo mesmo sendo estéreis, já que

operárias entre si compartilham um *pool gênico* de 75% do total de genes, desde que sejam filhas de uma rainha monoândrica (HALLIDAY, 1996).

FISHER (1930) estabeleceu a teoria da proporção sexual. Em que a razão sexual autossomal de uma população panmítica é dependente da freqüência, levando assim a um investimento igual de recursos na descendência de machos e fêmeas. Apesar disso, muitas vezes a razão sexual varia da proporção esperada de 1:1.

Em formigas TRIVERS & HARE (1976) verificaram que os custos para se produzir um macho reprodutivo, comparado aos custo de produção de uma fêmea variam em torno de 10:1 (macho:fêmea). No entanto, como a razão sexual é inversamente correlacionada, aos custos de produção, fêmeas passam a ter um custo maior do que os machos. Consequentemente menos fêmeas tendem a ser produzidas. Além disto mortalidade diferencial de machos durante o período de investimento parental também afeta os custos relativos de machos e de fêmeas. Neste caso, o sexo que morre mais rápido (macho) é gerado mais rapidamente. Deste modo, a proximidade genética entre operárias e rainhas, faz com que as operárias tendam a um investimento desigual, com proporção sexual 1:3. Porém a rainha busca uma proporção sexual de 1:1. Assim, o grau parentesco das operárias com suas irmãs é integralmente cancelado pelo grande sucesso reprodutivo de seus irmãos, devido ao seu grande número na colônia.

Nas formigas, a estrutura social está estreitamente relacionada à existência de duas castas físicas. As rainhas e as operárias diferem em suas formas internas (músculos alares e órgãos reprodutivos) e externas (asas e tamanho). A ergatoginia ou ocorrência de intercasta, que combina caracteres externos e internos de rainhas e operárias, está presente em algumas espécies de formigas. Em certas espécies da subfamília Ponerinae, as ergatoginas

podem ser fecundadas e se reproduzir com sucesso. Em outras espécies que não apresentam rainhas são as operárias (gamerates) inseminadas que se reproduzem (PEETERS, 1991). Segundo HÖLLOBLER & WILSON (1990) a presença de castas totalmente estéreis é mais rara. ROSS & KELLER (1998) mostram que a organização social nas formigas lava-pés *Solenopsis invicta* é influenciada por controle genético. O gene codificador de proteína 6p-9 modifica os fenótipos reprodutivos e as estratégias comportamentais das rainhas. Esse gene controla também a tolerância de uma ou várias rainhas fisogástricas na colônia.

O número de operárias deixa de ser importante, quando comparado à capacidade das mesmas em obter e converter energia em novas fêmeas e machos reprodutivos. Isto ocorre porque, sob o ponto de vista evolutivo, A característica mais importante de uma colônia não é seu tamanho ou sua força, mas sua capacidade de gerar novas colônias nas próximas gerações (*fitness*).

1.3. Fundação de Colônias

Entender como uma colônia é formada, considerando os processos de fundação e o número de rainhas envolvidas, é fundamental para o entendimento da biologia da espécie envolvida (HAVE *et al.*, 1988).

Segundo HÖLLOBLER & WILSON (1990) a fundação de uma colônia pode ocorrer de diferentes formas: a) por sociotomia, que consiste na divisão de uma colônia em duas ou a transferência de uma rainha acompanhada por um número de operárias que formariam uma nova colônia; b) por haplometrose, que seria a fundação de uma colônia por uma única

rainha recém fecundada e c) por pleometrose, em que uma colônia é fundada por várias rainhas recém fecundadas.

A rainha que funda uma colônia pode apresentar dois tipos de comportamentos distintos. Ela pode ser claustral, onde buscaria energia proveniente da absorção dos músculos alares, após ter sido fecundada e perdido as asas, para criar a prole inicial; ou semiclaustral, em que a rainha sairia algumas vezes em busca de recursos para suas larvas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Uma colônia com apenas uma rainha é monogínica. Assim, uma colônia fundada por haplometrose seria monogínica, enquanto uma fundada por pleometrose seria poligínica. Uma colônia com duas rainhas pode ser chamada de oligogínica (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Podem ser encontradas espécies que apresentam os dois tipos de colônias, monogínica e poligínica. Tais espécies são classificadas como poligínicas facultativas (DIEHL-FLEIG, 1995).

A poliginia pode ocorrer por três meios: pleometrose, adoção de uma rainha extra recém fecundada (poliginia facultativa) ou por fusão de colônias pré existentes (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

1.4. Organização Social

A complexa organização social, juntamente com o comportamento altruístico, levaram as formigas a desenvolverem uma intricada divisão de trabalho. Há operárias especializadas em apenas poucos repertórios comportamentais. Por exemplo, um grupo busca alimento, enquanto um outro recebe e transfere o alimento para a prole. Não há um grupo executando todas

as tarefas. Outro aspecto da especialização está relacionada e associada, em muitas espécies, à idade e experiência do indivíduo (polietismo etário) ou à morfologia e tamanho (polietismo físico ou polimorfismo). As operárias de qualquer espécie de formiga variam em tamanho, em sensibilidade a estímulos e a quantidade de atividades que executam. Assim, pode-se dizer que essas variações são de extrema importância no sucesso das formigas, levando grupos de indivíduos a executarem tarefas específicas (BRANDÃO, 1978; HÖLLOBLER & WILSON, 1990; FOWLER *et al.*, 1991; DIEHL-FLEIG, 1995).

A descrição dos atos comportamentais de um animal ou animais é chamado de catálogo comportamental ou etograma (WILSON, 1976; FAGEN & GOLDMAN, 1977). Existem na literatura diversos exemplos de etogramas em formigas (HÖLLOBLER & WILSON, 1990). No entanto, para as espécies tropicais do novo mundo, não há quase nada feito.

Pode-se dizer que uma colônia seria um superorganismo, sendo as formigas suas células (HÖLLOBLER & WILSON, 1990). Sendo assim, é possível analisar, considerando a divisão de tarefas e a ocorrência de castas morfológicas, comportamentais e/ou fisiológicas, quais os processos que favorecem um maior *fitness* da colônia como um todo (DIEHL-FLEIG, 1995).

A grande diversidade de espécies de formigas reflete não somente a quantidade de variedades de *habitats* que possibilitam sua nidificação, mas também o sucesso ecológico obtido pela divisão de trabalho (WILSON, 1987). Por isso, as formigas seriam organismos especiais para estudos de comportamento, investigação de teorias como seleção parental e seleção de grupo; ou fenômenos como o altruísmo e competição entre níveis de organização individual, colonial e populacional (ROSS & FLETCHER, 1985; HÖLLOBLER & WILSON, 1990; HOYT, 1998).

1.5. Citogenética

As formigas são apontadas como um dos grupos mais bem estudados citogeneticamente, entre os himenópteros (IMAI, *et al.*, 1977, 1984). Todavia, estes estudos, em sua maioria, foram feitos em espécies de formigas da fauna do Hemisfério Norte e da Austrália (IMAI, *et al.*, 1977).

Segundo GUERRA (1988), o cariótipo de uma espécie pode ser caracterizado quanto a forma e o número de cromossomos. Estudos com cerca de 500 espécies de formigas mostraram que, a freqüência no número de cromossomos apresenta uma distribuição bimodal, com um antimodal de $n=12$. Assim espécies de formigas podem ser classificadas em dois grupos: com baixo ($n \leq 12$) e com alto número de cromossomos ($n \geq 12$) (IMAI, *et al.*, 1988). A caracterização cromossômica é extremamente importante para a reconstrução e melhor entendimento das rotas evolutivas (IMAI, *et al.*, 1984).

As colônias de insetos sociais quando são constituídas de membros geneticamente mais próximos, tendem a ser mais harmônicas. Isso deve ser favorecido pela seleção natural a nível de colônia (seleção de parentesco), isto é de rainhas (SHERMAN, 1979 *apud* HÖLLOBLER & WILSON, 1990). Um dos caminhos para o aumento do parentesco seria a redução da diferença genética como resultado do aumento do número de cromossomos. Nesta situação os genes estariam empacotados em grandes blocos por *linkage*, sendo seus constituintes igualmente distribuídos aos membros da colônia durante a meiose e a fertilização. O aumento nas taxas de *crossing over* produziriam o mesmo resultado (HÖLLOBLER & WILSON, 1990). Apoiando esta hipótese está o fato de que as formigas e térmitas assim como outros insetos eusociais apresentam maior número de cromossomos que espécies solitárias (SHERMAN, 1979 *apud* HÖLLOBLER & WILSON, 1990).

1.6. Morfometria e Análise de Componente Principal

Grande parte das variações morfológicas é de origem quantitativa, e estas seriam responsáveis por inúmeras mudanças evolutivas. O acúmulo de pequenas mudanças seriam então de grande importância para a evolução adaptativa (REIS, 1988; LEAL, 1991).

Análises morfométricas em estudos evolucionistas podem ser utilizadas para quantificar variações morfológicas, decompondo-as em elementos de forma e tamanho (REIS, 1988; REIS *et al.*, 1987). Uma das aplicações dos valores obtidos por esse método pode ser a comparação dos caracteres morfológicos com outros fatores (SKLORZ, 1992).

Segundo LEAL (1991) a formação de clines baseado em características morfológicas pode ser explicada por três diferentes formas. A primeira seria por fatores ambientais (temperatura, umidade, ritmo circadiano, precipitação e outros) que variam de forma gradual. Conseqüentemente, graduais seriam os caracteres que responderiam de diferentes formas à seleção natural. A segunda explicação, estaria relacionada com a migração entre populações, que sofrendo pressões seletivas distintas culminariam em clines. Uma terceira e ultima forma seria imposta pela migração após diferenciação genética devido à deriva por efeito fundador).

Determinar a forma de um indivíduo por meio de uma figura geométrica simples nem sempre é fácil. Assim, na tentativa de melhorar a compreensão da morfologia, têm-se usado análises multivariadas para estudos de tamanho e forma (JAMES & McCULLOCH, 1990).

Tradicional e geométrica, seriam as divisões existentes atualmente na análise morfométrica. A primeira baseada em estatística multivariada, e por isso, conhecida por morfometria multivariada. A segunda, caracterizada a

partir da geometria de uma estrutura, que comparada e quantificada entre organismos, possibilita a visualização da figura geométrica em planos bi ou tridimensionais (ROHLF & MARCUS, 1993; MONTEIRO, 1997)

A análise de componente principal permite examinar as relações de dependência existente entre características quantitativas e determinar como estas variações ocorrem dentro de uma população. Essa técnica foi originalmente descrita por Pearson em 1901 e depois aprimorada por Hotelling em 1933 e 1936 (LEAL, 1991). A utilização dos componentes principais depende da possibilidade de resumir o conjunto de variáveis originais em poucos componentes, os dados oriundos de n variáveis ou n dimensões correlacionadas (n = número de caracteres estudados), que seriam reduzidos a valores bi ou tridimensionais não correlacionados. Essa técnica simplifica de forma considerável a análise dos dados e consequentemente a sua interpretação, principalmente quando o n estudo é grande (LEAL, 1991; SKLORZ, 1992; CRUZ & REGAZZI, 1994; MONTEIRO, 1997).

1.7. *Camponotus atriceps* SMITH, 1858.

As formigas do gênero *Camponotus* estão distribuídas por todo o mundo e possuem cerca de 1000 espécies (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; HANSEN & AKRE, 1990). São conhecidas por formigas carpinteiras pelo fato de construírem seus ninhos, geralmente, em madeiras em processo de decomposição e troncos de árvores. São formigas de hábito noturno e facilmente atraídas por substâncias doces.

Nos últimos anos, a espécie estudada *Camponotus atriceps* (antes denominada *Camponotus abdominalis atriceps* {BOLTON, 1995}), tem

apresentado uma intensa atividade sinantrópica. Essa adaptação a ambientes urbanos, tem provocado prejuízos econômicos como os que já ocorrem com outras espécies de *Camponotus* nos EUA (FOWLER, 1990). No oeste dos EUA, formigas carpinteiros *C. modoc*, *C. vicinus*, e à leste *C. pennsylvanicus*, *C. herculeanus* são tidas como pestes estruturais. Já *C. abdominalis floridanus* é considerada importante inimigo natural das colônias de abelhas nos estados de Missouri e Flórida (BURRILL, 1926 *apud* AKRE & HANSEN, 1990). Segundo WINSTON *et al.* (1979) algumas formigas carpinteiros podem apresentar o mesmo comportamento predador na América do Sul.

Na região de Uberlândia MG, as formigas *C. atriceps* vêm causando incômodo e prejuízos econômicos. Constróem ninhos em diferentes locais das habitações humanas, causando danos em aparelhos eletrônicos e estruturas de madeiras. Prejudicam a apicultura e meliponicultura da região, sendo que, em determinadas situações, uma colônia inteira de abelhas pode ser eliminada em poucas horas pelas formigas (MARCOLINO 1996; TEIXEIRA *et al.*, 1997).



2. OBJETIVOS

Estudar alguns aspectos biológicos de *Camponotus atriceps*, priorizando:

descrever modos de fundação de colônias.

quantificar e qualificar os atos comportamentais de operárias e soldados, por meio de catálogos comportamentais, em condições de laboratório.

verificar o padrão de divisão de trabalho entre operárias e soldados.

caracterizar, por meio de medidas morfométricas e análise de componentes principais, os possíveis polimorfismos entre operárias e soldados em colônias monogínica e poligínica.

determinar o número de cromossomos dessa espécie.

estabelecer um meio alternativo de controle dessa formiga em áreas urbanas, por meio de caixas iscas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O material biológico deste trabalho é proveniente da coleta manual e captura com uso de armadilhas (caixas iscas) de ninhos de formigas *Camponotus atriceps*, no Campus Umuarama da Universidade Federal de Uberlândia – UFU e meliponário UFU- Kerr.

Todos os experimentos foram conduzidos no laboratório de Genética do Departamento de Genética e Bioquímica, da UFU.

3.1. Obtenção e manutenção dos ninhos de formigas.

Para a captura dos ninhos de formigas foram usados diversos tipos de caixas iscas: madeira, papelão e compensado. Tamanho e forma dessas caixas não foram padronizados. As caixas iscas de compensados consistiam de retalhos de divisórias, usadas para dividir cômodos na universidade. Os retalhos foram furados para permitir a entrada das formigas (BUENO, comunicação pessoal). As caixas de madeira e papelão seguiram o mesmo padrão.

As caixas foram distribuídas em 6 prédios do Campus Umuarama: Blocos 2E, 2D, 4C, mini apiário, biblioteca e hospital. Duas caixas de cada tipo foram colocadas em cada prédio em locais com conhecida incidência de formigas. Ninhos de formigas encontrados no Campus e em suas proximidades, também foram coletados.

As colônias capturadas ou coletadas, foram levadas para o laboratório e acondicionadas em 3 tipos de ninhos artificiais. Um dos tipos consistia de bandejas plásticas (capacidade aproximada 10 litros), havendo no interior dessas uma caixa de papel (9x9x5 cm), recipientes contendo mel, água e uma fonte protéica (larva de abelha ou biscoito de polvilho doce). Para que as formigas não pudessem escapar, as paredes internas das bandejas foram revestidas com uma camada de TEFLON TE 306^A da DUPONT BRASIL, que impossibilita a aderência das formigas às paredes da bandeja. Uma tampa de vidro transparente e uma outra de papelão sobre o ninho, fechavam o sistema.

Alguns ninhos com grande número de indivíduos foram colocados dentro de uma segunda bandeja que possuía em seu interior talco neutro, para evitar o escape de formigas para o laboratório no momento das revisões (Figura 1). Foram usados também 4 potes de cerâmica interligados por tubos plásticos. Em um dos potes havia uma subdivisão, fazendo com que esse ficasse com um segundo pavimento. Os substratos de alimentação e proteção, foram os mesmos usados nas bandejas, (Figura 2).

As formigas eram alimentadas em intervalos de 2 dias. A temperatura média do laboratório variou de $25 \pm 3^{\circ}\text{C}$ durante o período de estudo. Umidade e iluminação não foram acompanhadas.

3.2. Fundação de colônias

Durante os meses de setembro a novembro de 1998, período de acasalamento (coincidente com o início das chuvas na região) várias rainhas aladas foram coletadas e colocadas em ninhos artificiais para serem observadas.

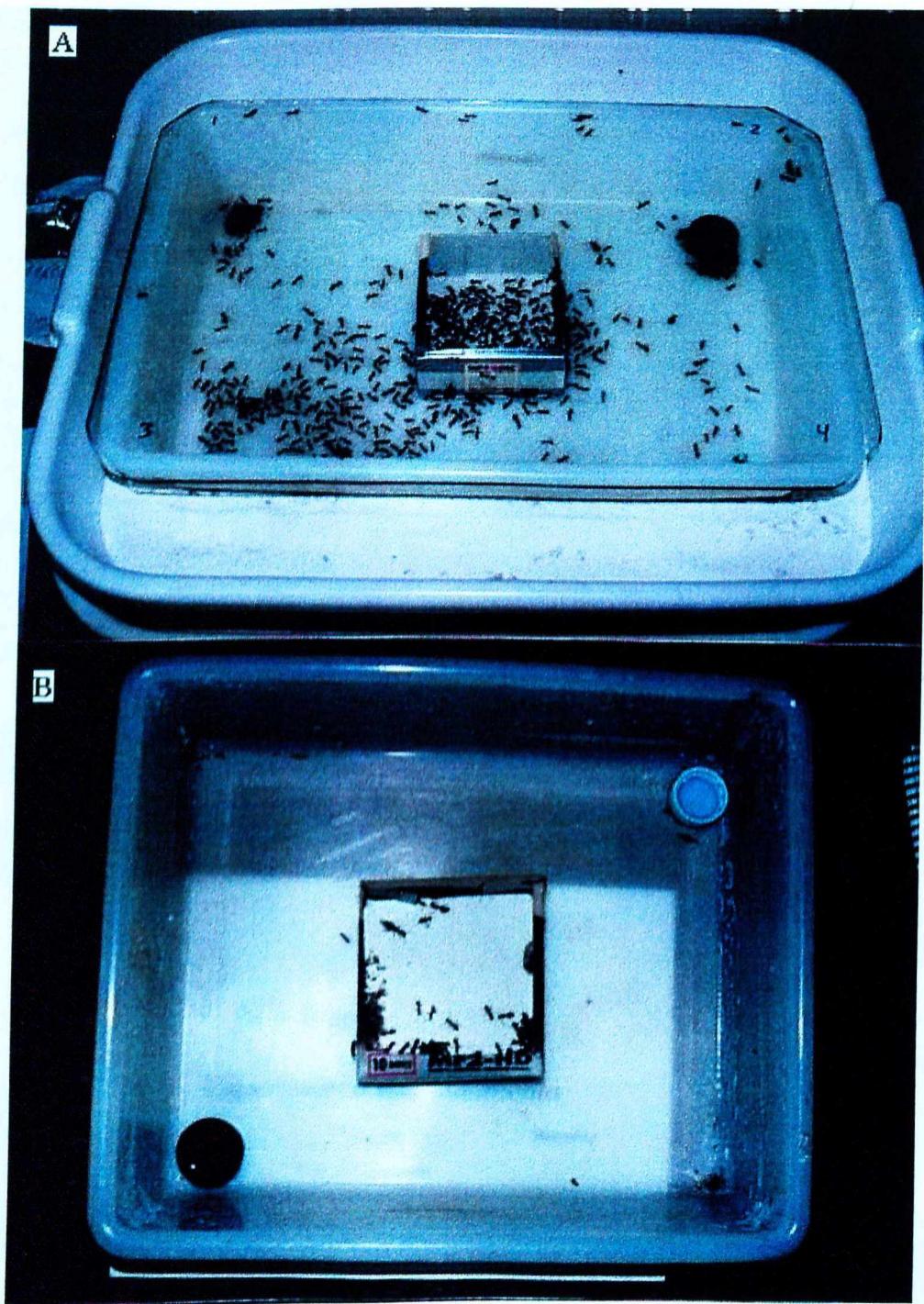


Figura 1. Ninhos artificiais de *Camponotus atriceps*, (sem a tampa de papelão). A: ninho com uma segunda bandeja com talco neutro (colônia poligínica). B: Vista superior mostrando recipientes com água, mel e caixa de papel no centro (colônia monogínica).



Figura 2. A: Ninho em potes de cerâmica interligados por tubos plásticos. B: Pote em destaque mostrando a subdivisão de vidro (seta amarela) e a faixa de TEFLON TE 306^A (seta preta).

Algumas colônias poligínicas foram acondicionadas em ninhos de barro com várias câmaras para serem analisadas quanto a ocorrência de divisão de colônia.

3.3. Etogramas

Previamente à confecção dos etogramas, foram realizados estudos de qualificação comportamental, estabelecendo um catálogo comportamental do grupo em estudo (soldado ou operária). A quantificação desses atos comportamentais, foi feita por meio de sessões de observação (scannings) sobre a superfície do ninho artificial. Os períodos de observação foram de meia hora por sessão, totalizando 50 horas distribuídas ao logo de 20 semanas.

Após este estudo preliminar foram feitos etogramas para se estabelecer o padrão de divisão de trabalho entre soldados e operárias. Para isto, foram acompanhados 4 grupos de 5 indivíduos de cada casta, sendo 2 grupos em colônia poligínica e 2 em colônia monogínica. As colônias possuíam um pequeno número de indivíduos. Esses, marcados com corretivo à base d'água (Marca HELIOS), foram observados desde o início da vida adulta até o final de 20 horas de observação, em sessões de meia hora diárias, em um período de 12 semanas. O registro dos comportamentos foram usados para gerar catálogos comportamentais referentes à divisão de trabalho.

Antes de cada sessão de observação, as tampas de papelão eram removidas. Porque a remoção das tampas de papelão pudesse perturbar as formigas, as observações iniciavam-se somente após cerca de 10 minutos.

Os etogramas foram feitos, utilizando-se colônias monogínicas, com exceção dos dois grupos observados em colônias poligínicas. A coleta dos

indivíduos para o estudo em colônias poligínica foram feitas ao acaso, não se sabendo de que rainha eram descendentes.

3.4. Técnica de preparação para análise cromossômica.

Cariótipos foram obtidos usando-se a técnica de IMAI *et al.* (1988), que produz uma alta qualidade de metáfases convencionais.

As soluções utilizadas foram: colchicina estoque (0,1% solução 0,1g colchicina / 1ml de H₂Od). Solução hipotônica (1% solução de citrato de sódio/ solução citrato trisódio dihidratado / 100ml de H₂Od). Solução colchicina hipotônica (0,005% colchicina: 0,5 ml solução estoque de colchicina / 9,5 ml solução hipotônica – preparada na hora). Fixador I (60% 1:1 ácido acético – etanol: ácido acético glacial 3ml / etanol 99,5% 3ml / H₂Od 4 ml – preparado na hora). Fixador II (1:1 ácido acético – etanol: ácido acético glacial 2ml / etanol 99,5% 2ml – preparado na hora). Fixador III (ácido acético glacial).

Como material biológico utilizou-se: gânglio cerebral de pré - pupa, em um estágio posterior a defecação. (Figura 3).

As lâminas foram preparadas utilizando-se um estereomicroscópio (Marca WILD, modelo 308700) realizaram-se os seguintes procedimentos: o gânglio cerebral foi dissecado em solução hipotônica de colchicina, sobre lâmina pré lavada. Usaram-se pinças e estiletes para remover excesso de gordura e tecidos. Cada órgão obtido foi então transferido para um recipiente individual contendo solução hipotônica de colchicina, onde permaneceu por 20 minutos à temperatura ambiente protegido de luz. Cada gânglio hipotonizado foi colocado sobre lâmina inclinada à 45°, afim de drenar o

excesso de solução hipotônica. Duas gotas do fixador I foram colocadas sobre o gânglio e, para facilitar a dissociação do tecido foram usados estiletes. Antes que o fixador I evaporasse, adicionaram-se sobre a lâmina 2 gotas do fixador II, para retirada do excesso de água. Sobre o fixador II colocaram-se 2 gotas do fixador III. A secagem deu-se à temperatura ambiente. A lâmina foi corada com Giensa por 20 minutos. Depois enxaguada em água corrente e analisada em microscópio óptico (marca NIKON, modelo MICROPHOT- FXA).

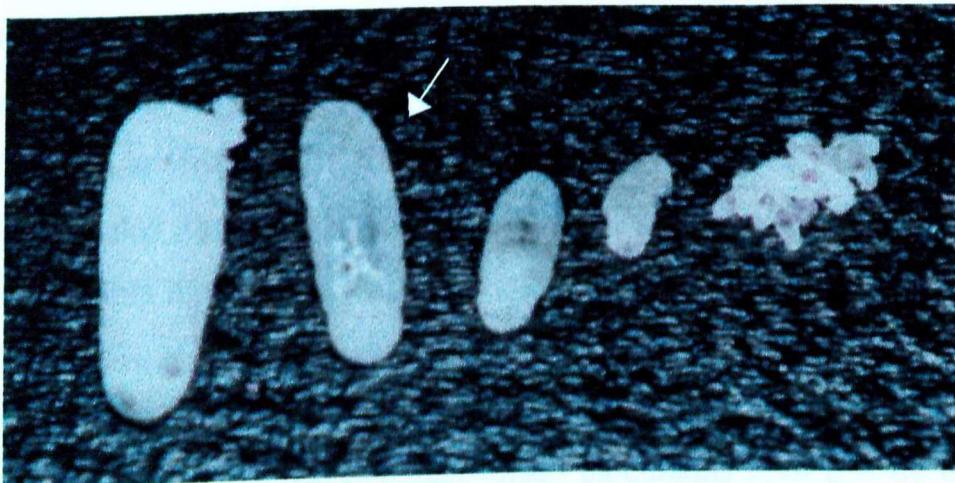


Figura 3. Algumas fases de desenvolvimento de *Camponotus atriceps*. A seta indica a larva utilizada para preparo das lâminas.

3.5. Análise morfométrica.

A análise morfométrica foi realizada com 32 indivíduos de cada colônia, sendo 16 operárias e 16 soldados, totalizando 160 indivíduos. As amostras foram retiradas em 5 colônias, sendo 3 monogínicas e 2 poliginicas. Os indivíduos foram mortos com CO₂. As cabeças foram retiradas e fixadas em lâmina com Verniz Cristal Brilhante (marca Ypiranga). Cada lâmina foi identificada com etiquetas, indicando a origem dos exemplares.

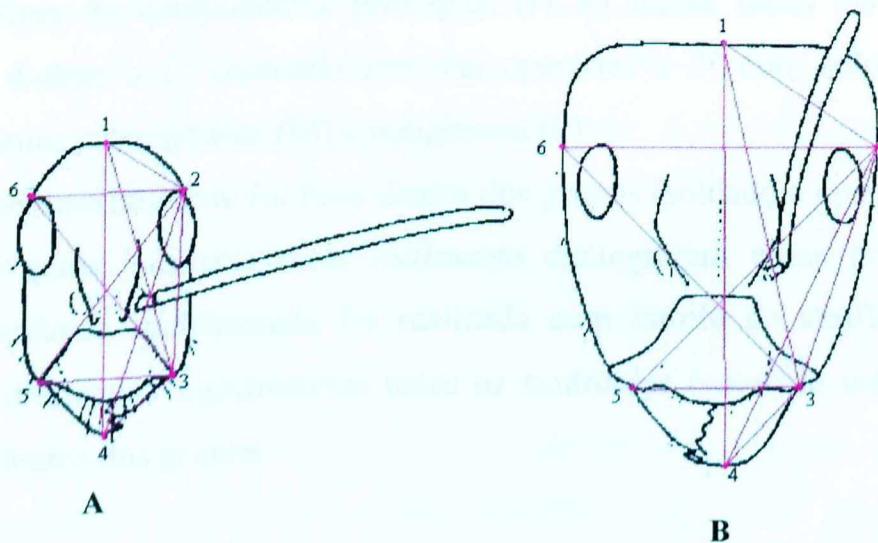
Fotografou-se cada cabeça em estereomicroscópio (Marca WILD, modelo 308700), utilizando-se película colorida (35mm, asa 400). As medidas foram feitas nas fotos.

Para a análise morfométrica estabeleceram-se seis pontos de referência nas cabeças das formigas, sendo um na parte superior, dois laterais logo acima dos olhos, dois na inserção da mandíbula e um ponto na parte mais distal da mandíbula (Figura 4).

Com as coordenadas geradas a partir desses pontos montou-se um sistema cartesiano. As coordenadas foram calculadas com uso de uma mesa digitalizadora (SUMMASKETCH III), acoplada a um computador (marca IBM, modelo PC 350 P75). Os dados obtidos foram submetidos ao programa DISTANCE (criado por Richard E. Strauss em 1988) para o cálculo da distância entre os pontos. Para cada cabeça foram tomadas 12 medidas, que expressam as distâncias ou áreas entre os seis pontos referenciais. A matriz com os resultados gerados pelo programa DISTANCE, está descrita no apêndice.

As medidas e pontos de referências (*landmarks*) foram escolhidos com base no método de treliça (*network truss*) sugerido por BOOKSTEIN *et al.*

(1995). Eles devem ser pontos de fácil reconhecimento, localizados homologamente em cada conjunto de dados.



Medidas de contorno, tomadas em linha reta.

D1: perímetro da figura, medido entre os pontos 1-6 e 1, D2: 1-2, D3: 2-3, D4: 3-4.

Medidas diagonais, tomadas em linha reta.

D5: 2-6, D6: 3-5, D7: 2-5, D8: 3-6, D9: 1-3, D10: 2-4, D11: 1-4.

Medida de área

D12:raiz quadrada da área compreendida entre os pontos 1-6 e 1

Figura 4. Medidas morfométricas (em micrômetros- μm) efetuadas em *Camponotus atriceps* A: operária e B soldado.

Análise Estatística

Os dados obtidos com a mesa digitalizadora foram analisados com o programa SYSTAT 5.0 FOR WINDOWS (WILKINSON, 1992).

As análises de componentes principais (PCA) foram feitas em dois conjuntos de dados: o 1º contendo somente operárias e 2º com soldados, ambos de colônias monogínica (M) e poligínica (P).

A análise discriminante foi feita dentro dos grupos (soldado e operária), para verificar quais variáveis mais facilmente distinguiram esses grupos. Análise de variância multivariada foi realizada com intuito de verificar a existência de diferenças significativas entre os centróides (vetor de médias) pré definidos dentro dos grupos .

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Localização dos ninhos de formigas.

Os ninhos de formigas *Camponotus atriceps* foram encontrados e coletados nos mais variados locais (Tabela 1), como por exemplo: sob estufas, em forros de geladeiras, dentro de computadores, no interior de portas, em arquivos de madeira contendo papéis e, principalmente, dentro de caixas de papel e caixas de madeira utilizadas para criar abelhas.

As caixas iscas mais eficientes na captura de ninhos foram as que possuíam estruturas de madeira e de papel. Em um período de 20 meses foram capturados respectivamente 26 e 20 ninhos nas caixas tipo madeira e papelão (Tabela 2). Caixas que já haviam capturado mais de um ninho, tiveram maior sucesso, provavelmente atraídas por restos metabólicos depositados na caixa, por colônias anteriores. Em uma caixa de madeira no mini apiário foram capturados 10 ninhos. As caixas iscas de madeira foram as únicas caixas que capturaram ninhos em todos os locais, até mesmo no Hospital Universitário, que recebe periodicamente tratamentos para controle de pragas.

O sucesso desse tipo de caixa, talvez seja devido às condições microambientais encontradas pelas formigas em seu interior, semelhantes às condições naturais da espécie, que nidifica em árvores mortas, tronco no solo e raízes no cerrado da região. A ocorrência constante em outros tipos de estruturas de madeiras, como portas, arquivos, móveis e caixas de abelhas pode comprovar essa hipótese.

Caixas de compensado tiveram pouco sucesso. Nelas apenas dois ninhos foram capturados (Figura 5).

O cronograma de captura dos ninhos, no período de junho de 1997 a janeiro de 1999, é mostrado na Figura 6.

Tabela 1. Colônias de formigas *Camponotus atriceps* coletadas no Campus Umuarama e meliponário UFU – Kerr, Uberlândia, MG no período de junho de 1997 a janeiro de 1999.

Local	Estrutura	Número de ninhos
Bloco 2E	Caixa de papel / papelão	8
	Atrás do rodapé da parede	1
	Dentro de portas	2
	Dentro de gavetas	2
	Dentro de caixa de isopor	3
	Dentro de microscópio	1
	Arquivo de madeira contendo papel	2
	Computador (CPU)	1
4C	Sob estufa	2
	Caixa de papel / papelão	3
	Bancada de madeira	1
2D	Forro de geladeira	1
	Caixa de papel / papelão	1
Mini apiário	Caixa de abelha (apicultura)	5
	Dentro de armário	1
Meliponário UFU- Kerr	Caixa de abelha (apicultura e meliponicultura)	9
Total		43

A distribuição temporal da captura das formigas, revelou os menores índices nos meses de junho. As baixas temperaturas desse período na região podem ter influenciado nesse número. Todavia, chuvas e temperaturas mais elevadas parecem elevar o número de dispersões, já que esses coincidem com o período de maior precipitação pluviométrica na região.

A alimentação feita com biscoito de polvilho doce (água 400ml, polvilho doce 1Kg, óleo vegetal 200ml, leite 200ml, 3 ovos e sal 15g) se mostrou mais eficiente que biscoito de polvilho azedo, que não foi consumido

por nenhum indivíduo durante o experimento. A alimentação com larvas de abelhas, assim como biscoitos, apresentou aumento na produção de novas crias.

Tabela 2. Número de colônias de formigas capturadas pelos diversos tipos de caixas iscas, Uberlândia, MG no período de junho de 1997 a janeiro de 1999.

Local	Tipo de caixa	Número de colônia
2E	Papel / papelão	9
	Madeira	5
	Compensado	0
2D	Papel / papelão	4
	Madeira	3
	Compensado	1
4C	Papel / papelão	3
	Madeira	5
	Compensado	0
Mini apiário	Papel / papelão	3
	Madeira	11
	Compensado	1
Biblioteca	Papel / papelão	1
	Madeira	1
	Compensado	0
Hospital	Papel / papelão	0
	Madeira	1
	Compensado	0
Total		48

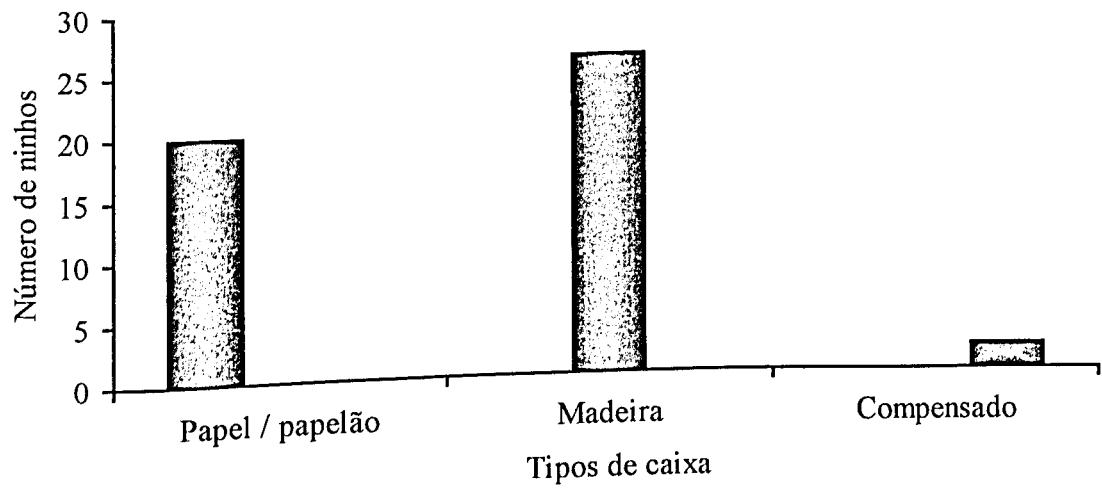


Figura 5. Número de ninhos capturados de *Camponotus atriceps* por tipo de caixas iscas, Uberlândia, MG no período de 20 meses.

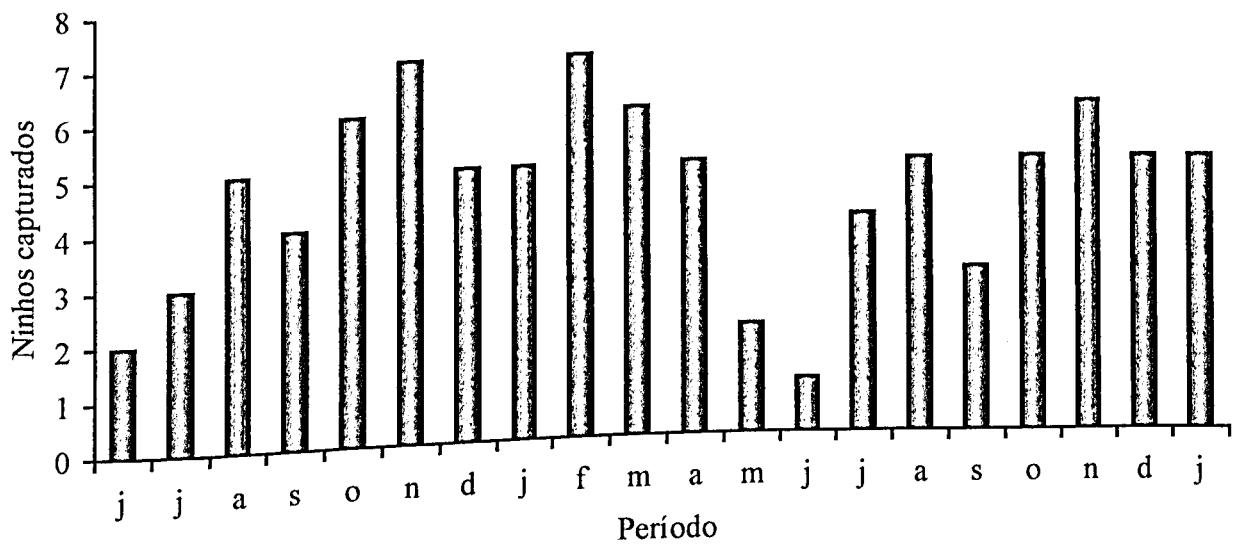


Figura 6. Distribuição temporal da captura e coleta de *Camponotus atriceps*, no período de 20 meses.

4.2. Fundação de colônias.

Inúmeras rainhas aladas foram coletadas após revoadas e colocadas em ninhos artificiais. Apenas uma delas fundou colônia. A rainha apresentou comportamento claustral, isto é, não saiu da colônia para buscar alimento, mesmo havendo recipientes com mel e uma fonte protéica disponíveis na arena da bandeja. Esse comportamento também foi verificado em *Camponotus ligniperda* e outras formigas (HÖLLODOBLER & WILSON, 1990; DIEHL-FLEIG, 1995; ARON & PASSERA, 1999). Segundo WHEELER & BUCK (1996) o consumo das reservas de lipídios e proteínas acumulados no mesossoma e gáster são tão importantes quanto o consumo do músculo alar, para alimentar as primeiras crias.

A rainha, após uma semana no ninho, começou a ovipor. De um aglutinado de ovos inicial, apenas duas operárias nasceram. Essas operárias passaram a auxiliar a rainha e a buscar alimento para a nova colônia. A população então aumentou progressivamente, apresentando no segundo mês 4 indivíduos adultos e no terceiro mês, 6 indivíduos, além da rainha. Duas operárias morreram no segundo mês (Tabela 3). Essas eram visualmente menores, se comparadas a outras. A presença de soldados não ocorreu até o final do terceiro mês.

De acordo com OSTER & WILSON (1978) a vida de uma colônia pode ser dividida em três fases: a primeira é a de fundação, quando a fêmea alada, fecundada, perde suas asas e inicia a colônia; a segunda fase é o estágio ergonômico, no qual a população cresce após alguns meses da fundação, aumentando inclusive o tamanho médio das operárias. Nessa fase as atividades são voltadas para a manutenção do ninho. A terceira fase é o estágio reprodutivo, quando se inicia a produção de indivíduos reprodutivos.

Tabela 3. Cronograma de fundação de colônia de *Camponotus atriceps* (fundação haplometrose - clustral).

Dia	Eventos
1º (26/01/1999)	Captura das rainhas
2º	Acondicionamento das rainhas em ninhos artificiais
3º	Uma das rainha ovipõe um aglutinado de ovos em uma das câmaras.
7º (1 semana)	A rainha e sua prole são separadas das demais rainhas
14º	Mais ovos são produzidos. Eclosão de 3 larvas
21º	Presença de 2 pupas, 4 larvas e ovos
32º (1 mês)	Presença de 2 operárias, 3 pupas, 3 larvas e ovos
60º	Presença de 4 operárias, 2 pupas, 5 larvas, ovos e 2 operárias mortas
90º	Presença de 6 operárias, 7 pupas, 4 larvas, ovos

Uma colônia poligínica capturada que possuía duas rainhas fisogástricas foi acondicionada em um ninho de barro contendo 4 câmaras. Depois de 2 meses de sua captura a colônia sofreu divisão espontânea, ocorrendo assim, uma fundação por sociotomia. Uma das rainhas com um grupo de operárias (aproximadamente 35% do total de indivíduos) separou-se do grupo principal e se instalou em uma das câmaras do ninho. As formigas após a divisão, continuaram a compartilhar a mesma fonte de alimento, não usando, contudo, o mesmo lixo.

Após um período de 15 dias, a inclusão de uma segunda fonte alimentar, próxima à nova colônia, fez com que as duas se separassem totalmente, não havendo nenhum tipo mais de interação entre ambas. É interessante ressaltar que a colônia antes de se dividir passou por um processo de ninho satélite, onde indivíduos e crias ocuparam a câmara antes que a rainha migrasse.

Camponotus atriceps apresentou desse modo, dois tipos de formação de ninhos monogínicos em laboratórios: um por fundação e outro por divisão. Entretanto, inúmeros ninhos poligínicos dessa formiga foram capturados. Segundo HÖLLODOBLER & WILSON (1990) ninhos monogínicos podem adotar rainhas fecundadas por serem poligínicas facultativas. Em ambientes com grande incidência de ninhos, as rainhas recém fecundadas dificilmente encontram um local para iniciar sua colônia, aumentando assim a poliginia facultativa. *Solenopsis invicta* por exemplo em determinada região é primariamente monogínica e em outra poligínica (HÖLLODOBLER & WILSON, 1990). Tal variação está provavelmente associada à disponibilidade de locais para nidificação.

Embora, segundo FOWLER *et al.*, (1991) existam poucos trabalhos sobre fundação de colônias em Formicinae, já foram verificadas fêmeas fundando colônias em grupos e colônias monogínicas se fundindo para formar colônias poligínicas.

A vantagem da fundação individual, originando colônias monogínicas está no maior grau de parentesco entre os indivíduos, o que geraria menor competição intraespecífica, exclusividade de territórios e manutenção do comportamento social (HÖLLODOBLER & WILSON 1990). A existência de colônias poligínicas pode ser vantajosa por gerar uma melhor adaptação em situações especiais, em que o fitness reprodutivo da colônia é melhorado, por redução na competição por território e recursos alimentares. As colônias poligínicas de *C. atriceps* capturadas ou coletadas (20 do total de 91 colônias), possuíam 2 rainhas e tinham número muito maior de indivíduos, quando comparado às colônias com apenas uma rainha.

HÖLLODOBLER & WILSON (1977) associam poliginia a ambientes efêmeros ou estáveis de distribuição irregular. Em *C. atriceps*, essas condições

são encontradas em ambientes urbanos, onde geralmente nidificam em locais de fácil acesso a recursos alimentares (cozinhas, copas e despensas).

É possível que *C. atriceps* siga o seguinte esquema de dispersão: a partir de colônias monogínicas já estabelecidas, pode haver fusão de ninhos ou adoção de novas rainhas, propiciando aumento no número de indivíduos. Colônias populosas podem originar ninhos satélites, levando à formação de ninhos monogínicos por sociotomia. A seqüência desses atos formariam um ciclo alternando monoginia e poliginia. Para a confirmação desta hipótese, faz-se necessário estudos em ambientes naturais.

4.3. Etograma.

Foram observados 41 atos comportamentais, divididos em 6 categorias, no repertório de *Camponotus atriceps*. Operárias apresentaram um número total de atos de 16.443 (Tabela 4) e, soldados um total de 10.456 (Tabela 5). Análises dos atos comportamentais mostraram que as operárias dispensaram 35,15 % do seu tempo em limpeza corporal. Desses 19,13 % foi gasto somente com as antenas e 1º par de pernas: cerca de 22,96 % dos atos comportamentais foram usados na alimentação; 11,85 % no cuidado parental; 12,48 % em comunicação; 4,27 % em defesa e 13,13 % em exploração do ninho (Figura 7). Os soldados devotaram mais tempo à alimentação (52,31 %). A trofalaxia entre soldados foi freqüente (31,10 %). O investimento em limpeza teve um percentual de 32,71 %, dentre os comportamentos executados, sendo a antena a estrutura limpa um maior número de vezes. Comportamentos de comunicação representaram 6,08%; de defesa 3,14 %; exploração da arena 3,71 % e cuidado parental 1,85 % (Figura 8).

Tabela 4. Categorias de atos comportamentais de Operárias de *Camponotus atriceps*, com 50 horas de observação, Uberlândia MG.

Categoria de atos comportamentais	n	n fracionado
Limpeza		
01. Auto limpeza 1º par de pernas e antenas	3146	0.1913
02. Auto limpeza 2º par de pernas	928	0.0570
03. Auto limpeza 3º par de pernas	560	0.0340
04. Auto limpeza anus	269	0.0163
05. "Allogrooming" macho	9	0.0005
06. "Allogrooming" operárias	674	0.0409
07. "Allogrooming" rainha (s)	88	0.0053
08. "Allogrooming" soldado	102	0.0062
Alimentação		
09. Trofalaxia operária – operária	2456	0.1493
10. Trofalaxia operária - femea alada	34	0.0020
11. Trofalaxia operária – macho	11	0.0006
12. Trofalaxia operária – soldado	361	0.0219
13. Trofalaxia operária – femea aptera	47	0.0028
14. Canibalismo de imaturos	1	0.0000
15. Alimentando-se de exuvia	8	0.0004
16. Alimentando-se de mel	384	0.0233
17. Alimentando-se de larvas ou biscoito	483	0.0293
Cuidado parental		
18. Operária parada sobre ovo	247	0.0150
19. Operária parada sobre larva	361	0.0219
20. Operária parada sobre pupa	328	0.0199
21. Manipulando ovo	33	0.0020
22. Manipulando larva	170	0.0103
23. Manipulando pupa	189	0.0114
24. Carregando ovo	26	0.0015
25. Carregando larva	66	0.0040
26. Carregando pupa	198	0.0120
27. Alimentando larva	154	0.0093
28. Limpando larva	85	0.0051
29. Limpando pupa	90	0.0054
30. Auxiliando eclosão	12	0.0007
Comunicação		
31. Antenando operária	1438	0.0874
32. Antenando soldado	446	0.0271
33. Antenando Femeas	165	0.0100
34. Antenando macho	1	0.0000
35. Marcando trilha com ácido	6	0.0003
Defesa		
36. Parando na porta do ninho	306	0.0186
37. Carregando operária morta	68	0.0041
38. Carregando lixo	207	0.0124
39. "Jerking"	50	0.0030
Exploração		
40. Escavando caixa de papel	77	0.0046
41. Explorando arena	2159	0.1313
Total	16443	1.0000

Tabela 5. Categorias de atos comportamentais de soldados de *Camponotus atriceps*, com 50 horas de observação, Uberlândia MG.

Categorias comportamentais	n	n fracionado
Limpeza		
01. Auto limpeza 1º par de pernas e antenas	2147	0.2053
02. Auto limpeza 2º par de pernas	359	0.0343
03. Auto limpeza 3º par de pernas	262	0.0250
04. Auto limpeza anus	114	0.0109
05. "Allogrooming" macho	33	0.0031
06. "Allogrooming" operárias	61	0.0058
07. "Allogrooming" rainha (s)	50	0.0047
08. "Allogrooming" soldado	398	0.0380
Alimentação		
09. Trofalaxia soldado – soldado	3252	0.3110
10. Trofalaxia soldado - fêmea alada	20	0.0019
11. Trofalaxia soldado - macho	333	0.0318
12. Trofalaxia soldado – operária	1222	0.1168
13. Trofalaxia soldado – fêmea aptera	24	0.0022
14. Canibalismo de imaturos	9	0.0008
15. Alimentando-se de exuvia	0	0.0000
16. Alimentando-se de mel	201	0.0192
17. Alimentando-se de larvas ou biscoito	413	0.0394
Cuidado Parental		
18. Soldado parado sobre ovo	6	0.0005
19. Soldado parado sobre larva	27	0.0025
20. Soldado parado sobre pupa	68	0.0065
21. Manipulando ovo	1	0.0000
22. Manipulando larva	20	0.0019
23. Manipulando pupa	7	0.0006
24. Carregando ovo	3	0.0002
25. Carregando larva	10	0.0009
26. Carregando pupa	6	0.0005
27. Alimentando larva	49	0.0046
28. Limpando larva	0	0.0000
29. Limpando pupa	4	0.0003
30. Auxiliando eclosão	0	0.0000
Comunicação		
31. Antenando operária	226	0.0216
32. Antenando soldado	242	0.0231
33. Antenando Femeas	90	0.0086
34. Antenando macho	12	0.0011
35. Marcando trilha com ácido	67	0.0064
Defesa		
36. Parando na porta do ninho	22	0.0021
37. Carregando operária morta	29	0.0027
38. Carregando lixo	63	0.0058
39. "Jerking"	0	0.0000
Exploração		
40. Escavando caixa de papel	218	0.0208
41. Explorando arena	388	0.0371
Total	10456	1.0000

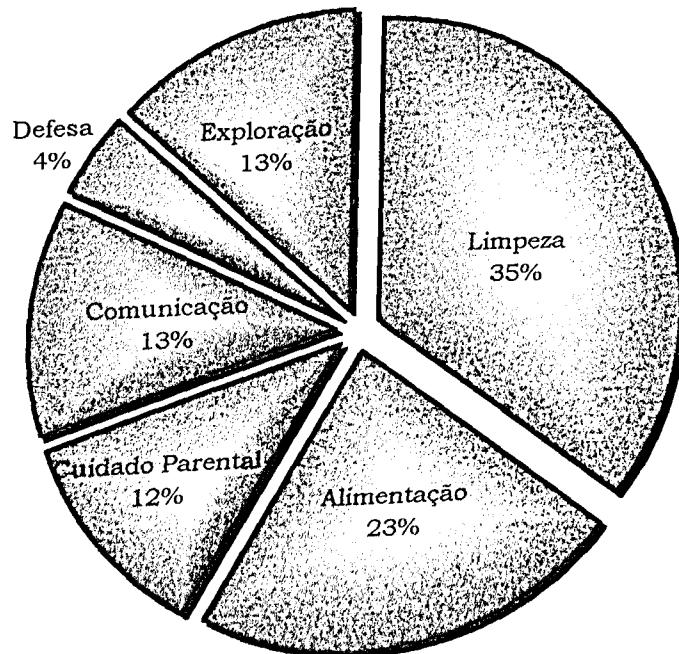


Figura 7. Freqüência de atos comportamentais de operárias de *Camponotus atriceps*, com 50 horas de observação, Uberlândia MG.

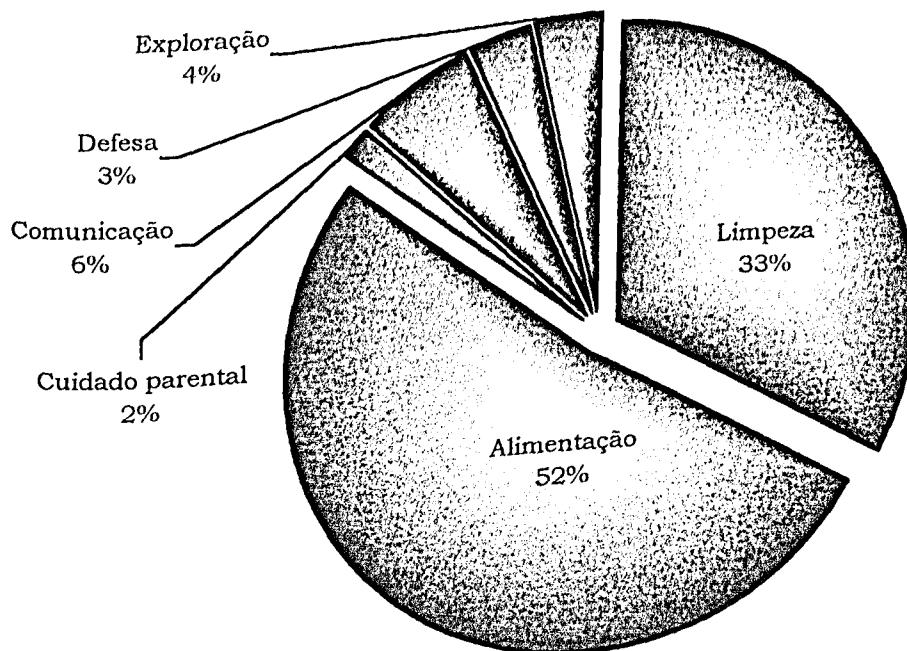


Figura 8. Freqüência de atos comportamentais de soldados de *Camponotus atriceps*, com 50 horas de observação, Uberlândia MG.

Os soldados gastaram 85% do seu tempo em alimentação e limpeza. O tempo utilizado em defesa (3%) foi portanto muito baixo. A falta de situações, como por exemplo, intrusos na colônia e captura de presas poderiam explicar a baixa freqüência desse comportamento.

Comparando as duas castas vemos que entre operárias, há distribuição mais regular de tarefas, o que mostra serem elas a base da organização social da colônia. A comunicação e o cuidado parental e a exploração do ambiente comportamentos típicos desta casta, fundamentam a estrutura da organização social.

Em ambos os grupos (operária e soldado), a distribuição de alimento por trofalaxia foi muito freqüente (Figura 9), e geralmente precedida de antenação. Algumas trofalaxia ocorreram até entre 4 indivíduos, principalmente soldados. A trofalaxia, além da troca de alimentos, inclui também trocas químicas importantes entre os membros da colônia (HOYT, 1998). A palavra trofalaxia, não se referem apenas troca de alimento oral ou anal (trofobiose entre pulgões e formigas) entre os indivíduos, mas também às trocas de informações (HOYT, 1998). As formigas lava-pés por exemplo transferem rapidamente alimento por trofalaxia para a cria. Essas regurgitam o excesso de alimento, agora processado, que por sua vez é coletado pelas formigas que cuidam das crias (*nurse workers*), e oferecido à rainha. Isso faz com que haja aumento na oviposição. Esse processo é chamado de ciclo de resposta positiva (*positive feedback loop*) (HOYT, 1998).

Durante a quantificação do etograma outros tipos de atos comportamentais foram observados: como alto índice de 'allogrooming' em operárias recém nascidas. As operárias, quando auxiliam a eclosão, geralmente fazem um corte transversal anterior no casulo, facilitando a eclosão.

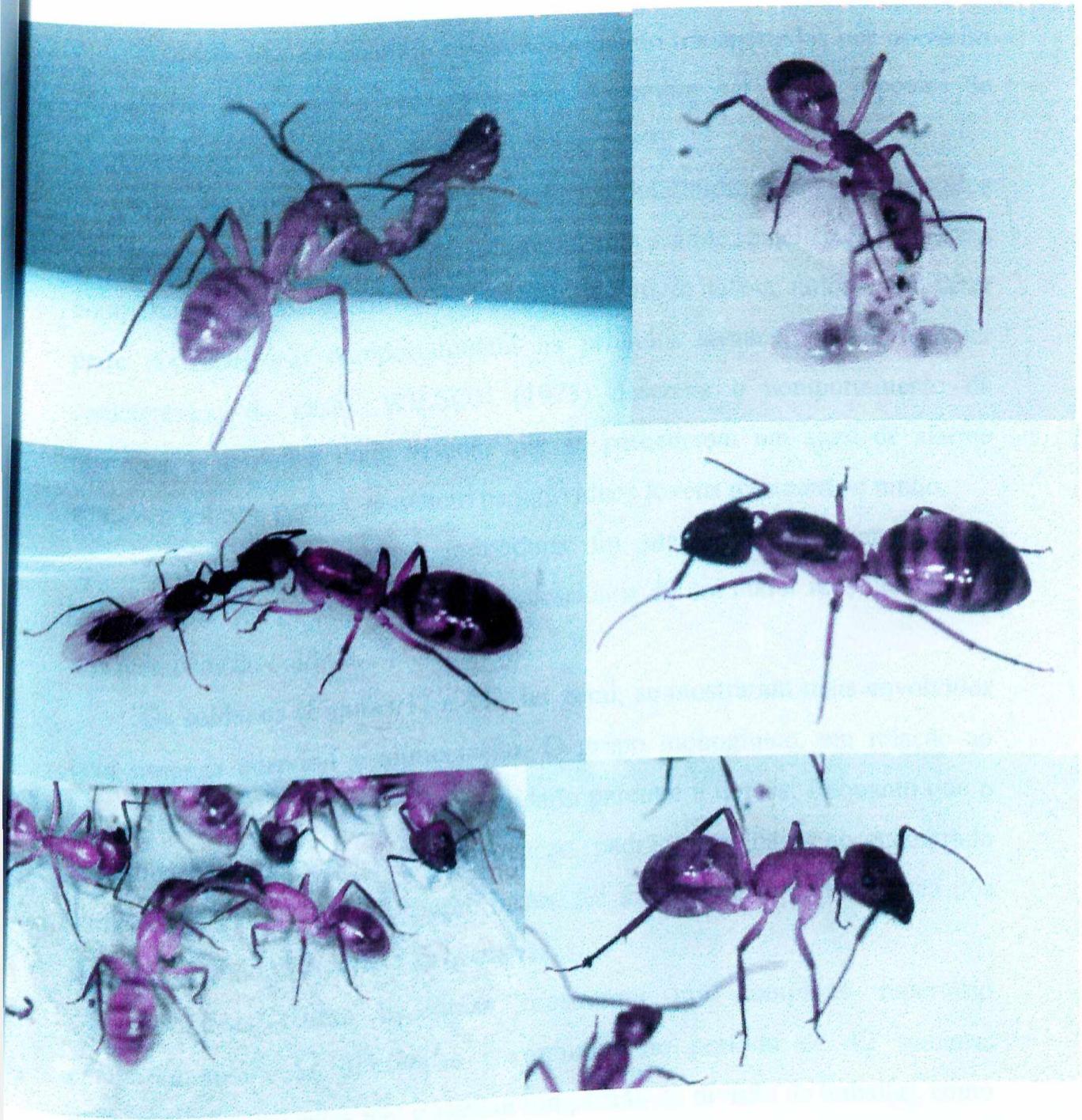


Figura 9. Alguns atos comportamentais de *Camponotus atriceps* observados em laboratório. Em sentido horário, começando no canto superior direito: operária sobre a cria, rainha fisogástrica, soldado limpando a antena, trofalaxia entre soldados, trofalaxia entre rainha e macho e uma operária transportando outra pela mandíbula.

Machos não apresentam resistência quando transportados por operárias (Figura 9). Esse último comportamento é comum em várias espécies de *Camponotus* (HÖLLODOBLER & WILSON, 1990).

Etogramas de colônias monogínicas e poligínicas estão representados nas figuras 10 e 11. Entre os dois grupos há uma grande semelhança no padrão comportamental das operárias. O comportamento de defesa, único a não fazer parte do repertório comportamental na primeira semana, parece não ser característico da casta. WILSON (1975) descreve o comportamento de operárias e soldados mais velhos, que ao perceberem um sinal de alarme avançam sobre o perigo, enquanto os indivíduos jovens retornam ao ninho.

A comunicação entre indivíduos foi mais freqüente em colônia poligínica, o que pode ser devido à necessidade de um maior reconhecimento dos membros da colônia.

Os soldados (Figuras 12 e 13), no geral, se mostraram mais envolvidos com limpeza corporal e alimentação. O grupo monogínico, em relação ao poligínico, gastou mais tempo em cuidado parental e defesa. Enquanto que o poligínico investiu mais em comunicação, padrão semelhante ao encontrado entre operárias. A defesa, sempre baixa, foi a tarefa mais característica dos soldados quando comparado às operárias.

As duas castas estudadas mostraram um complexo repertório comportamental. As diferenças encontradas no período de 12 semanas mostraram que as castas não possuem um padrão de divisão de trabalho, como acontece em *Apis mellifera*. Nessas abelhas a idade indica qual o papel que deverão desempenhar dentro da colônia (RÖSCH, 1925; RIBBANDS, 1953; WINSTON *et al.*, 1979; FREE, 1980 e OLIVEIRA JR, 1999).

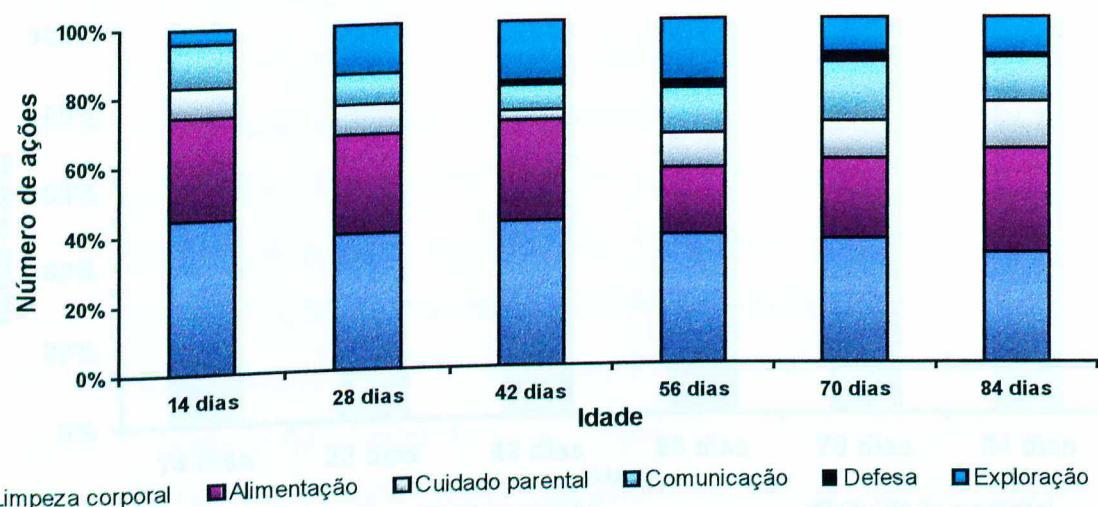


Figura 10. Divisão de trabalho de 5 operárias, em colônia monogínica de *Camponotus atriceps*, durante os primeiros 84 dias de vida.(20 horas de observação em condições de laboratório).

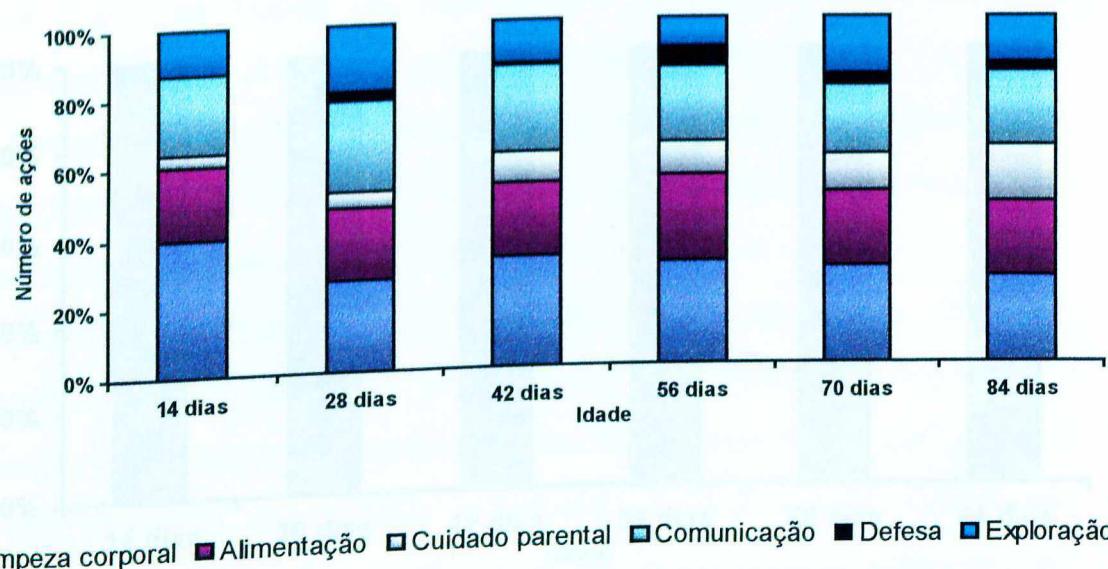


Figura 11. Divisão de trabalho de 5 operárias, em colônia poligínica de *Camponotus atriceps*, durante os primeiros 84 dias de vida (20 horas de observação em condições de laboratório).

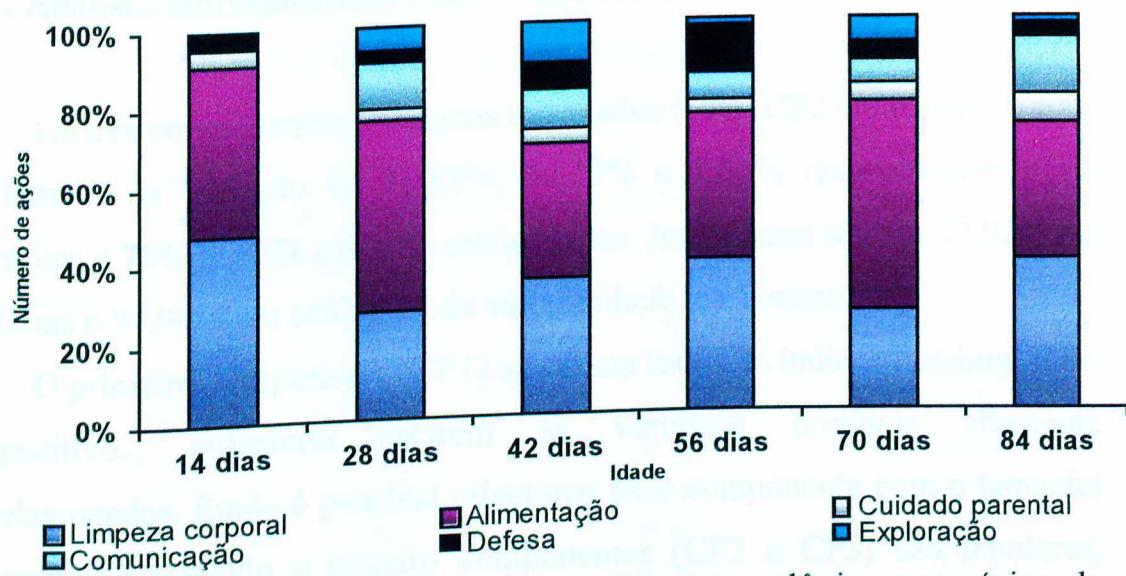


Figura 12. Divisão de trabalho de 5 soldados, em colônia monogínica de *Camponotus atriceps*, durante os primeiros 84 dias de vida (20 horas de observação em condições de laboratório).

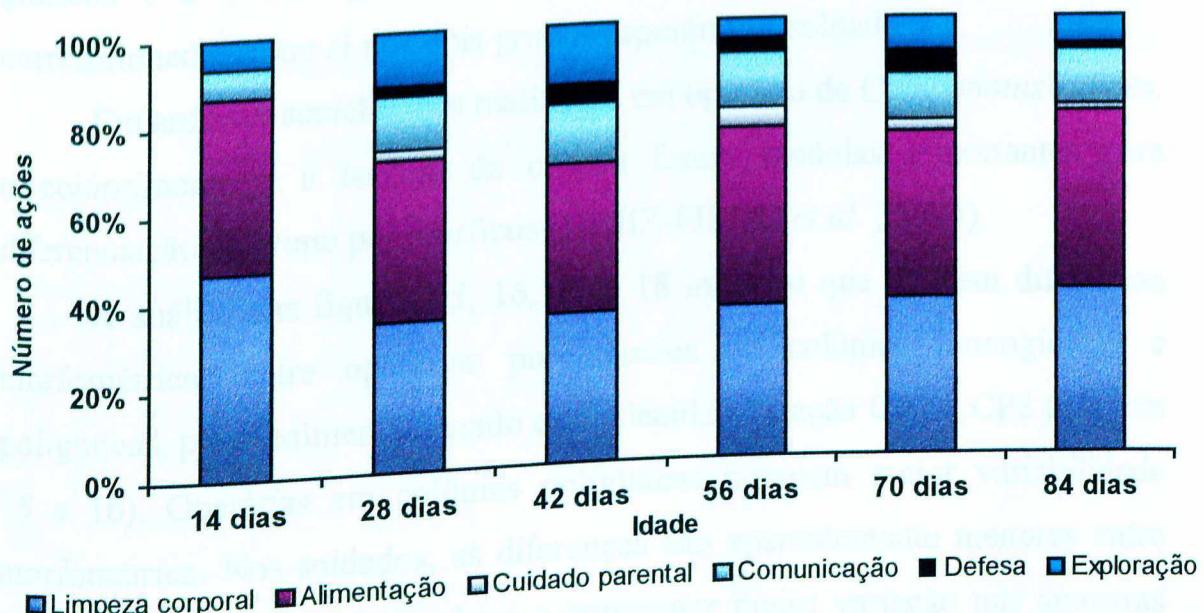


Figura 13. Divisão de trabalho de 5 soldados, em colônia poligínica de *Camponotus atriceps*, durante os primeiros 84 dias de vida (20 horas de observação em condições de laboratório).

4.4 . Análises morfométricas e estatística multivariada

Os três componentes principais analisados (CP1, CP2 e CP3) mostraram percentuais de variação de 81,85%, 10,30% e 4,86% respectivamente em operárias; e 78%, 9,66% e 6,38% em soldados. Juntos representam 97,01% em operárias e 94,04% em soldados, da variabilidade total encontrada.

O primeiro componente (CP1) apresenta todos os índices (loading) altos e positivos, indicando estarem as variáveis originais altamente correlacionadas. Então é possível relacionar esse componente com o tamanho em geral. O segundo e terceiro componentes (CP2 e CP3) são bipolares, podendo ser relacionados com a forma (MONTEIRO, 1997) (Figura 14).

Em operárias, as características D4 e D6 tiveram as mais baixas correlações com CP1 e as mais altas correlações com CP2 (Tabela 6). Em soldados, estas características apresentaram o mesmo padrão (Tabela 7). Os gráficos 1 e 4 da Figura 14, sugerem que as medidas D4 e D6 estão correlacionados entre si nos dois grupos (operárias e soldados).

Em análises semelhantes realizadas em operária de *Camponotus rufipes*, o comprimento e a largura da cabeça foram medidas importantes para diferenciação de grupo polimorficos (DINIZ-FILHO *et al.* , 1994).

A análise das figuras 15, 16, 17 e 18 mostrou que existem diferenças morfométricas entre operárias provenientes de colônias monogínicas e poligínicas, principalmente quando estabelecida a relação CP1 x CP2 (Figuras 15 e 16). Operárias em colônias poligínicas possuem maior variabilidade morfométrica. Nos soldados, as diferenças são aparentemente menores entre os dois grupos, tendendo também a apresentar maior variação nas amostras poligínicas (Figuras 15, 16, 17 e 18). A menor variação apresentada em

amostras monogínicas de soldados, pode ser devido ao maior grau de parentesco entre os indivíduos ou que reduziria a variabilidade entre eles.

Tabela 6. Correlação dos 3 componentes com as 12 características morfológicas analisadas em operárias de *Camponotus atriceps*. Dados submetidos à análise de componente principal.

Característica	r 1	r 2	r 3
D1	0.999	0.007	-0.009
D2	0.849	0.015	-0.492
D3	0.855	0.420	0.285
D4	0.595	-0.760	-0.341
D5	0.904	0.019	-0.021
D6	0.765	-0.602	
D7	0.971	0.123	0.123
D8	0.970	0.154	0.006
D9	0.942	0.271	0.009
D10	0.955	0.028	0.276
D11	0.973	0.033	0.071
D12	0.992	-0.067	-0.080
Variação Total	81.85%	10.30%	4.86%

Tabela 7. Correlação dos 3 componentes com as 12 características morfológicas analisadas em soldados de *Camponotus atriceps*. Dados submetidos a análise de componente principal.

Característica	r 1	r 2	r 3
D1	0.995	0.032	-0.024
D2	0.808	0.052	-0.547
D3	0.786	0.462	0.394
D4	0.596	-0.755	0.177
D5	0.879	0.101	-0.323
D6	0.779	-0.543	0.010
D7	0.951	0.088	0.150
D8	0.947	0.113	0.077
D9	0.927	0.206	-0.094
D10	0.918	0.034	0.354
D11	0.935	-0.035	-0.042
D12	0.992	-0.034	-0.089
Variação Total	78%	9.66%	6.38%

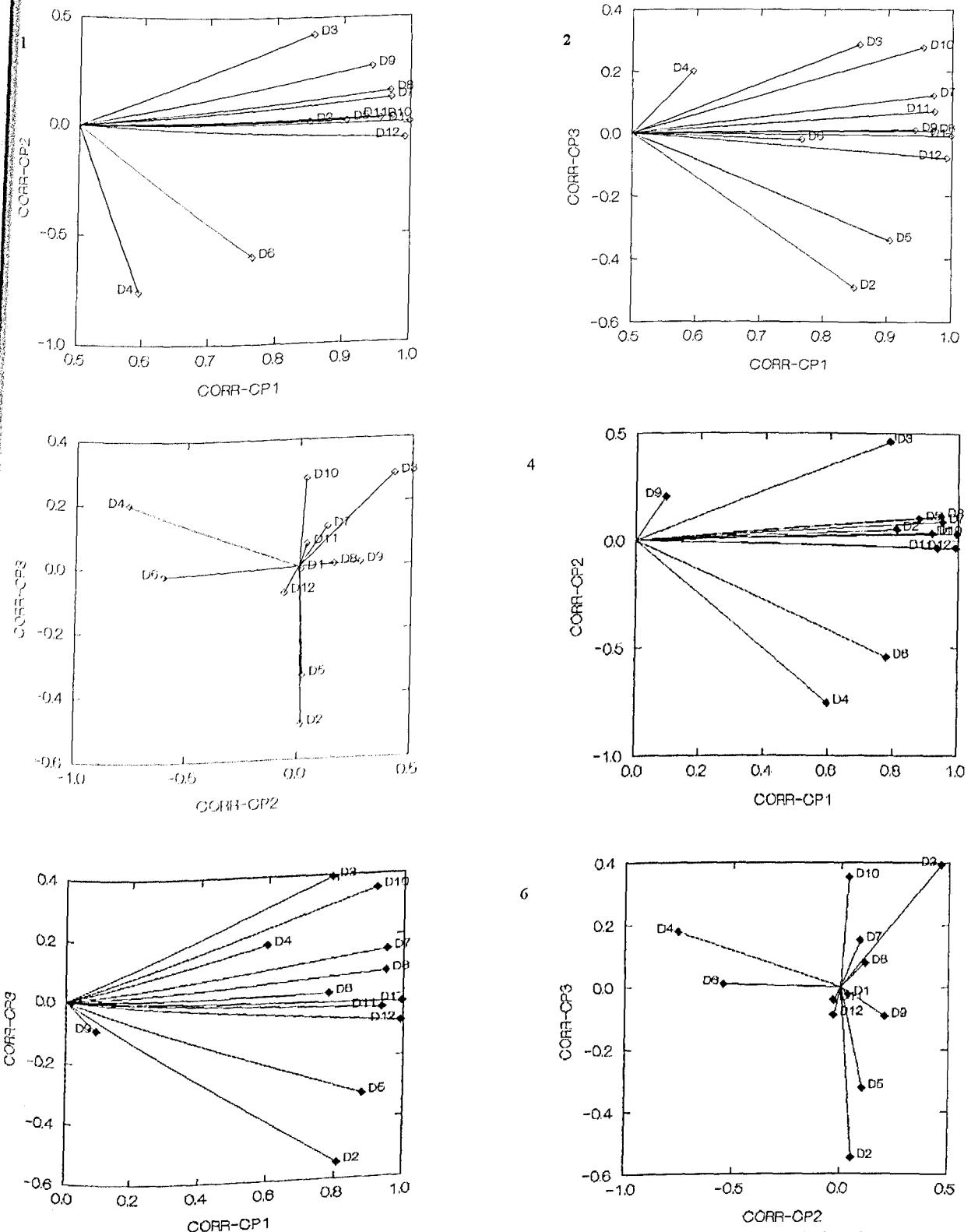


Figura 14. Correlação entre cada uma das 12 medidas morfológicas de *Camponotus atriceps* (D1 a D12) com os componentes principais (CP1, CP2 e CP3). Nos gráficos 1, 2 ao 3, são correlacionados as medidas de operárias e do 4 ao 6, as de soldados.

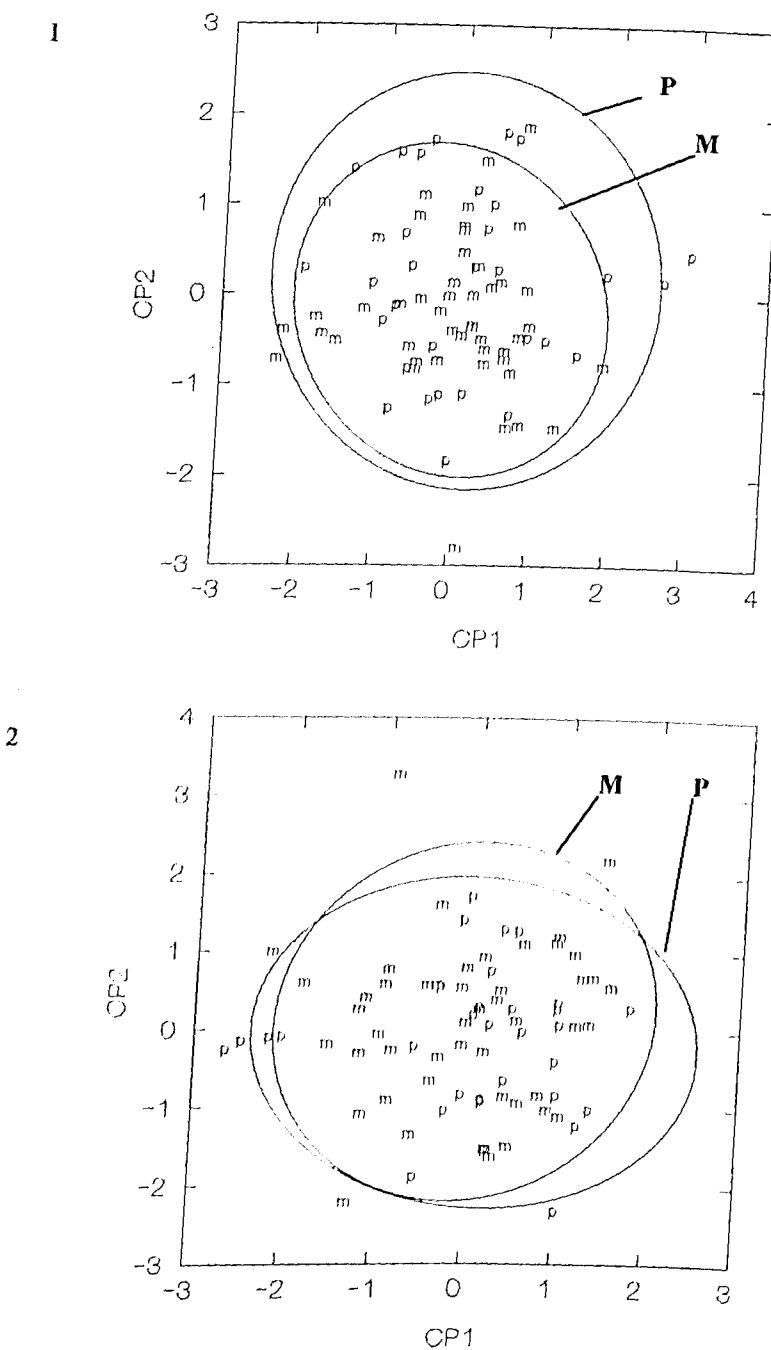


Figura 15. Primeiro e segundo componentes principais da matriz de correlação de medidas morfométricas de *Camponotus atriceps*. Gráficos 1 operárias e o gráfico 2 soldados. As elipses abrangem 90% dos dados, P = poliginia e M = monoginia.

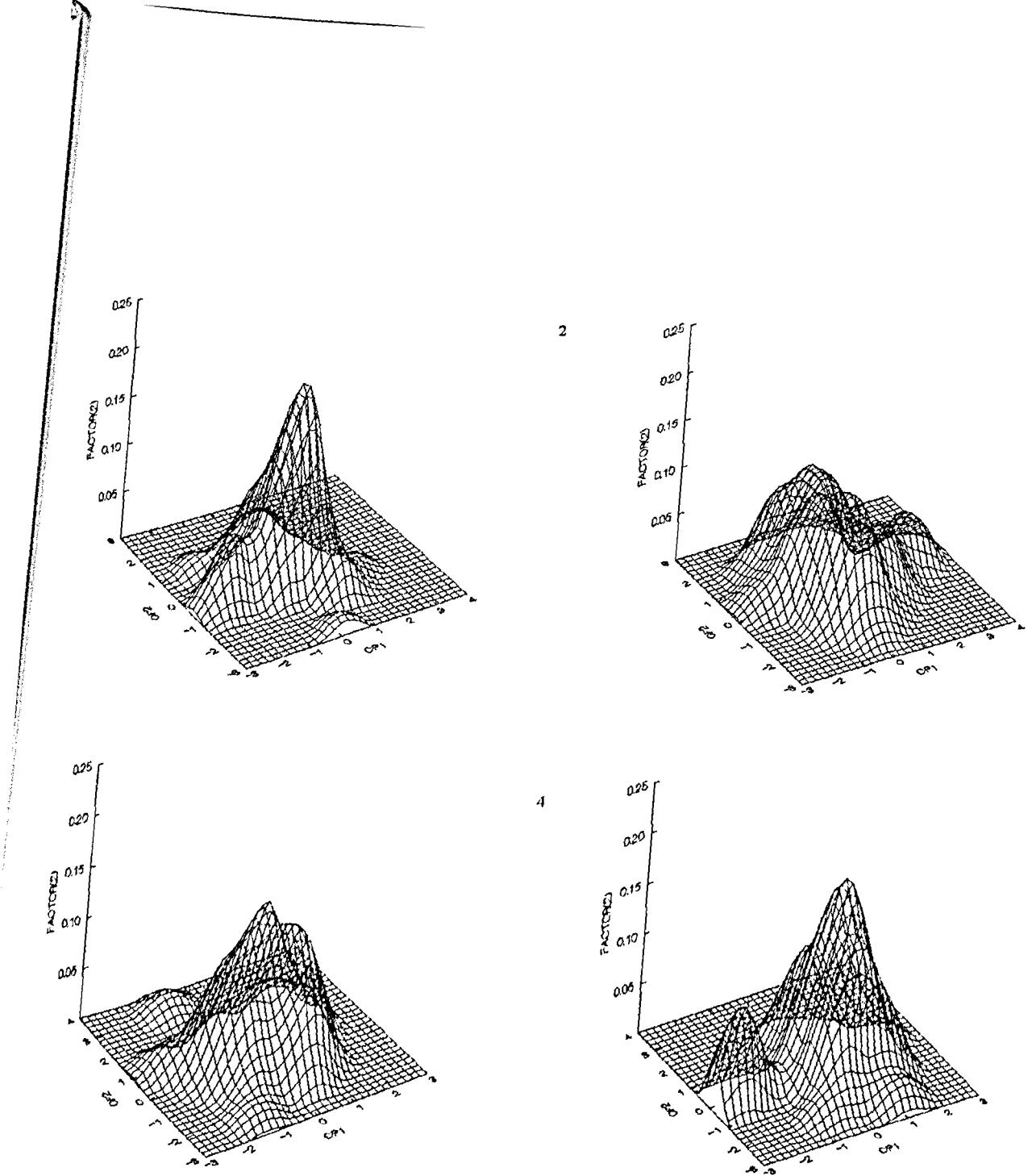


Figura 16. Primeiro e segundo componente principal (CP1 e CP2) da matriz de correlação de caracteres morfológicos de *Camponotus atriceps*. Gráfico 1 operária/ monoginia, 2 operária/ poliginia, 3 soldado/ monoginia e 4 soldado/ poliginia.

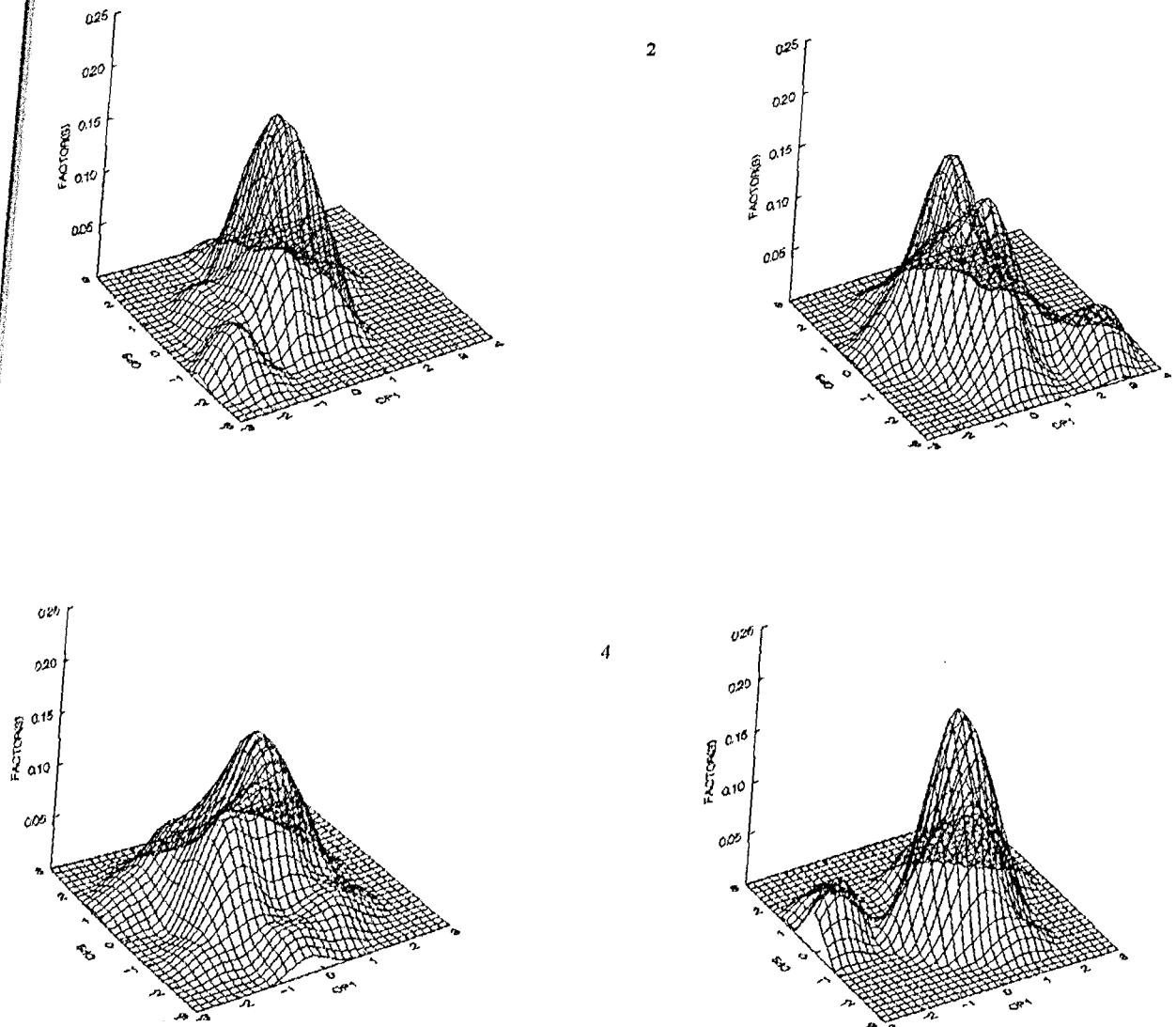


Figura 17. Primeiro e terceiro componente principal (CP1 e CP3) da matriz de correlação de caracteres morfológicos de *Camponotus atriceps*. Gráfico 1 operária/ monoginia, 2 operária/ poliginia, 3 soldado/ monoginia e 4 soldado/ poliginia.

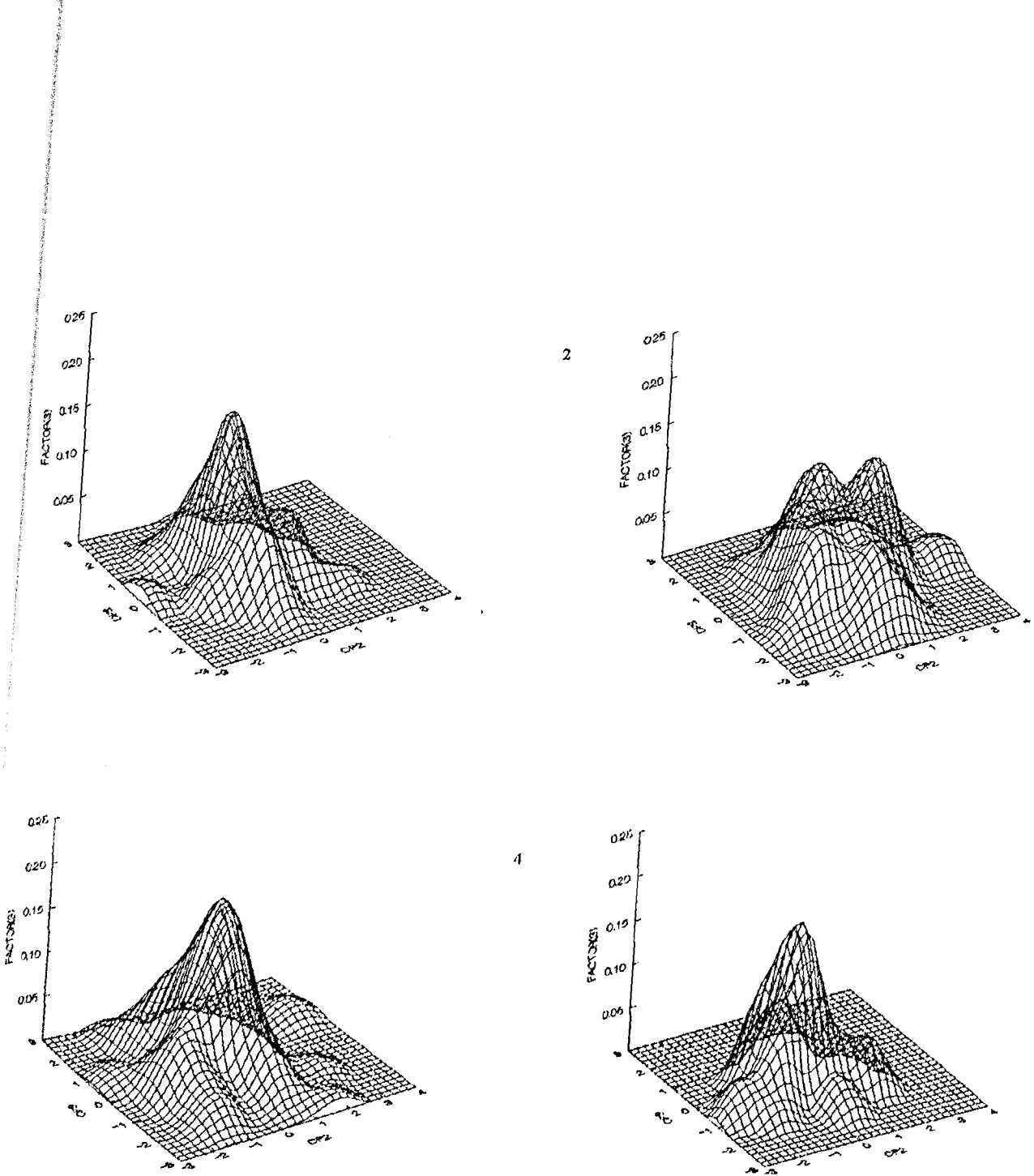


Figura 18. Segundo e terceiro componente principal (CP2 e CP3) da matriz de correlação de caracteres morfológicos de *Camponotus atriceps*. Gráfico 1 operária/ monoginia, 2 operária/ poliginia, 3 soldado/ monoginia e 4 soldado/ poliginia.

Análise discriminante

A análise discriminante utilizando dados morfométricos de soldados e operárias teve por objetivo verificar quais variáveis poderiam distinguir grupos monogínicos (M) e poligínicos (P). As Tabelas 8 e 9 mostram os resultados obtidos nesta análise. O percentual de erro nos dois grupos foi de 27,5% para as operárias e 36,25% para os soldados. Esses percentuais dão uma idéia do quanto as operárias variam a mais que os soldados. Nas tabelas 10 e 11 temos os coeficientes das funções discriminantes dos grupos M e P entre operárias e soldados.

Análise de variância multivariada

O valor de Lambda apresentado pela análise de variância multivariada, tomando-se como fatores os tipos de colônia M e P (MANOVA) foi de $\lambda = 0,786$ para operárias e $\lambda = 0,896$ para soldados (Tabela 12). Em ambos os casos diferenças entre os centróides não foram significativas ($P > 0,05$). A Tabela 13 mostra os valores da variável canônica (CAN1) e os coeficientes de correlação (r_1) de cada dependente. As medidas (D2, D6 e D9) relacionadas à altura da cabeça e largura da mandíbula (Figura 4), foram as mais importantes dentro dos grupos para discriminação das castas de operária e soldado entre colônias poligínicas e monogínicas.

Segundo DINIZ-FILHO *et al.* (1994) a análise estatística multivariada é uma ótima ferramenta para discriminar variações em castas. Além de possuir inúmeras vantagens sobre outras técnicas bi – variadas, geralmente usadas.

Tabela 8. Alocação canônica entre os grupos monogínico (M) e poligínico (P), baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de operárias de *Camponotus atriceps*.

Grupo ao qual o Indivíduo pertence	Grupo onde foi alocado		
	M	P	Total
M	36	12*	48
P	10*	22	32
Total	46	34	80

* erro de classificação

Tabela 9. Alocação canônica entre os grupos monogínico (M) e poligínico (P), baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de soldados de *Camponotus atriceps*.

Grupo ao qual o Indivíduo pertence	Grupo onde foi alocado		
	M	P	Total
M	33	15*	48
P	14*	18	32
Total	47	33	80

* erro de classificação

Tabela 10. Coeficientes das funções discriminantes dos grupos M e P, baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de operárias de *Camponotus atriceps*.

Característica	M	P
Constante	-79.266	-82.258
D1	0.036	0.157
D2	-0.318	-0.374
D3	-1.647	-1.871
D4	-0.529	-0.596
D5	-0.406	-0.360
D6	-0.376	-0.319
D7	0.014	0.021
D8	-0.048	-0.079
D9	1.188	1.412
D10	1.408	1.577
D11	-1.213	-1.424
D12	1.095	0.657

Tabela 11. Coeficientes das funções discriminantes dos grupos M e P baseada nas 12 características morfométricas obtidas em cabeças de soldados de *Camponotus atriceps*.

Característica	M	P
Constante	-351.534	-347.772
D1	0.529	0.506
D2	-0.654	-0.672
D3	-1.935	-2.098
D4	-0.848	-0.945
D5	-0.246	-0.240
D6	-0.236	-0.229
D7	-0.297	-0.290
D8	-0.527	-0.509
D9	1.651	1.741
D10	1.802	1.964
D11	-1.539	-1.606
D12	0.131	0.160

Tabela 12. Análise de variância multivariada, entre operárias e soldados M e P
de *Camponotus atriceps*.

Variável Canônica	Poli e Monoginia em operárias	Poli e Monoginia em soldados
Wilk's λ	0.789	0.896
F	1.520	0.650
G.L.	12.67	12.67
Prob.	0.139	0.792

Tabela 13. Coeficiente canônico (CAN1) e suas 12 características correlacionadas (r1). Análise entre M e P em operárias e soldado de *Camponotus atriceps*.

Variáveis	Operárias		Soldados	
	CAN1	r1	CAN1	r1
D1	61.405	0.213	-13.546	0.157
D2	-5.240	0.385	-2.339	0.450
D3	-31.846	0.266	-25.992	-0.264
D4	-5.480	-0.185	-10.080	0.206
D5	7.310	0.254	1.213	0.248
D6	6.320	-0.127	1.091	0.485
D7	1.241	0.182	1.611	0.101
D8	-4.915	0.255	3.513	0.108
D9	37.765	0.374	15.364	0.136
D10	29.733	0.134	30.986	-0.115
D11	-41.307	0.243	-12.683	0.126
D12	-58.401	0.183	4.503	0.249

4.5 Citogenética.

Foram dissecadas cerca de 100 larvas. Destas apenas 30 apresentaram metáfases. Cerca de 50 metáfases foram analisadas. Houve variação do número de cromossomos entre indivíduos e no mesmo indivíduo. A variação foi de 36 a 45 cromossomos, número diplóide.

A análise foi feita por “scannings” sobre a superfície da lâmina, selecionando-se as metáfases com um número considerável de cromossomos. As metáfases com reduzido número de cromossomos foram desconsideradas.

As alterações observadas no número de cromossomos podem ser explicadas pela perda ou adição de cromossomos de células adjacentes ou devido a sobreposição de cromossomos.

Das metáfases analisadas 78% apresentaram $2n$ igual a 40 (Figura 19).

No gênero *Camponotus* já foram encontradas variações de 18 a 52 cromossomos ($2n$). Mas grande parte das espécies possui $2n$ igual a 40 (CROZIER, 1970; IMAI *et al.*, 1977; 1988 e RIBEIRO *et al.*, 1998).

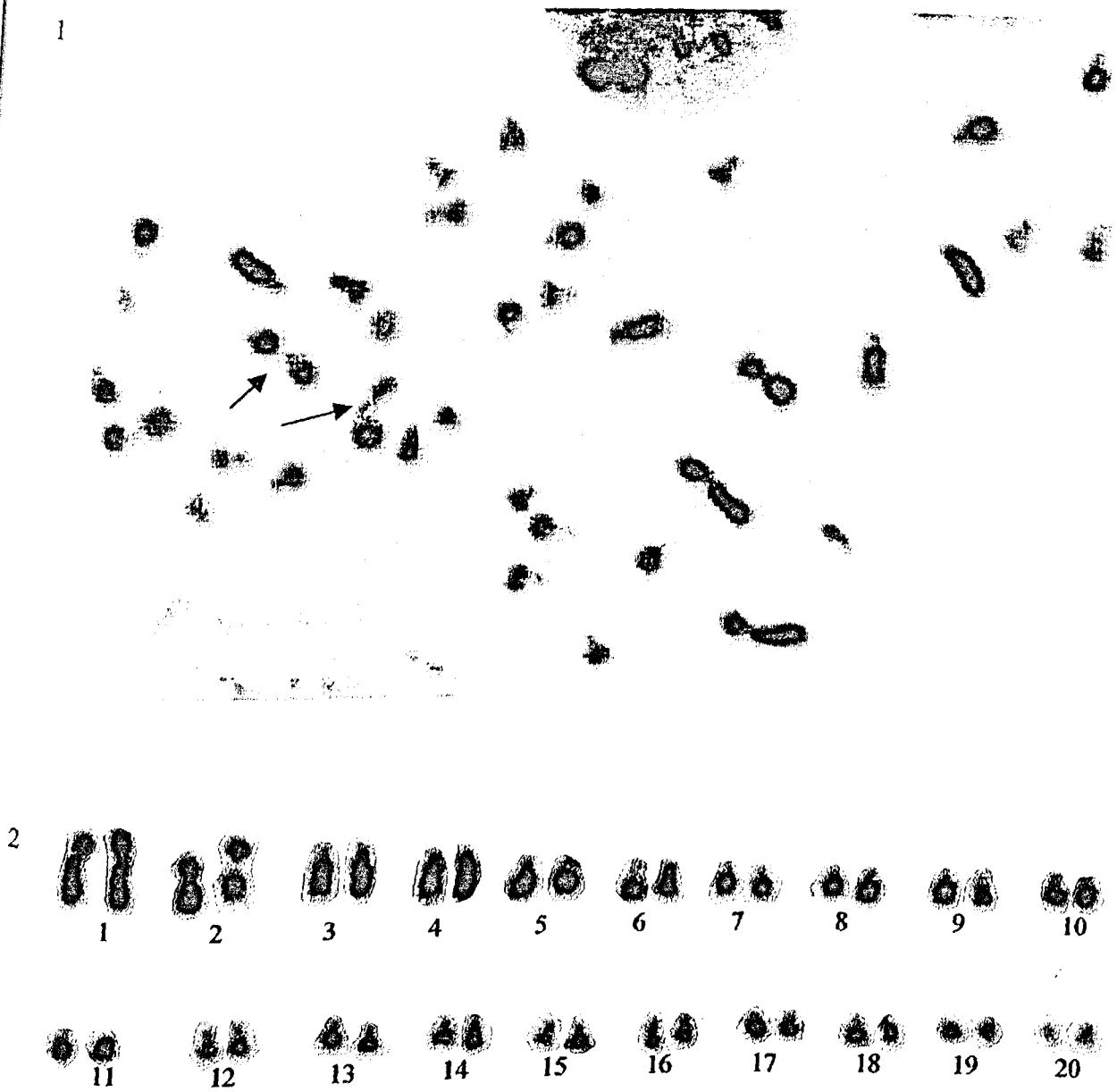


Figura 19. Metáfase (1) e cariótipo (2) de *Camponotus atriceps* (aumento de 2000x). As setas indicam dois pontos de sobreposição.

5. CONCLUSÕES

Rainhas de *Camponotus atriceps* apresentam comportamento claustral e são haplometrósicas. Colônias poligínicas apresentam divisão por sociotomia.

Os etogramas mostraram que as operárias tiveram distribuição de tarefas mais homogêneas do que os soldados. O cuidado parental foi acentuado em operárias. Os soldados se mostraram mais envolvidos, com alimentação e trofalaxia.

Os grupos acompanhados, nos dois tipos de colônias (M e P), evidenciaram que a comunicação é mais acentuada em colônias poligínicas.

Colônias poligínicas apresentaram maior número de indivíduos em condições naturais e de laboratório.

As diferenças encontradas, por análise de componentes principais, entre operárias de colônias monogínica e poligínica evidenciam maior polimorfismo e variabilidade em colônias poligínicas..

As caixas iscas foram eficientes na captura dessas formigas. Podendo ser usadas para controle, sem o uso de agentes químicos.

O cariótipo em de *C. atriceps* apresentou $n = 20$ cromossomos.

O uso de biscoitos de polvilho doce, como complemento alimentar para as formigas foi tão satisfatório quanto o uso de larvas de abelhas.

6. RESUMO

As formigas *C. atriceps* têm apresentado crescimento exponencial em ambientes antrópicos. Em condições de laboratório foi possível verificar que as colônias são fundadas de forma claustral, por uma só rainha (Haplometrose). Observou-se também a formação de colônias monogínicas (M) a partir de colônia poligínica (P), por sociotomia. Operárias, tanto em M com P apresentaram uma distribuição de tarefas mais homogênea. O comportamento de cuidado parental foi característico em operárias. Em P a comunicação foi mais intensa tanto em soldados quanto operárias. Possivelmente o reconhecimento parental é importante para os indivíduos de espécies eusociais. Análise estatísticas multivariadas feitas, utilizando-se de medidas efetuadas na região da cabeça de operárias e soldados possibilitou a detecção de diferenças de variabilidade entre colônias M e P. O número de cromossomo também foi determinado, sendo o $n = 20$. Apesar dos conhecimentos obtidos sobre essa formiga, são necessários mais estudos sobre sua biologia. Principalmente em condições de campo.

7. BIBLIOGRAFIA

- AKRE, R. D. & HANSEN, L. D. (1990). Management of carpenter ants. In: R. K Vander Meer; K. Jaffe & A. Cedeno, (Eds.), **Applied myrmecology a wold perspective**. Westview Press, Boulder, Colorado. pp 693-700.
- ARON, S. & PASSERA, L. (1999). Mode of colony foundation influences the primary sex ratio in ants. **Animal Behaviour** 57: 325-329.
- BOLTON, B. (1995). **A new general catalogue of the ants of the world**. Harvard University Press, Cambridge, London, England. 504p.
- BOOKSTEIN, F. L.; CHERNOFF, B.; ELDER, R. L.; HUMPHRIES JR., J. M.; SMITH, G. R. & STRAUSS, R. E. (1995). **Morphometrics in evolutionary biology**. Academic of Natural Sciences of Philadelphia. 277p.
- BOOMSMA, J. J. & GRAFEN, A. (1990). Intraspecific variantion in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. **Evolution** 44: 1026 – 1034.
- BRANDÃO, C. R. F. (1978). Division of labor within the worker caste of *Formica peprpilosa* wheeler (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche** 85: 229-237.
- BURRIL, A. C. (1926). Ants that infest beehives. **American Bee Journal** 66: 29-31.
- CROZIER, R. H. (1970). Karyotypes of twenty-one ant species (Hymenoptera; Formicidae), with reviews of the known ant karyotypes. **Can. J. Genet. Cytol.** 12: 109-128.
- CROZIER, R. H. (1979). Genetics of sociality. pp. 223–287. In: Hermann, H. R. (Ed.) **Social Insects** vol. 1 Academic Press. New York.

- CRUZ, C. D. & REGAZZI, A. J. (1994). **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético** Ed. Univ. Fed. Viçosa, Viçosa, MG. 1ed. 390p.
- DIEHL-FLEIG, E. (1995). **Formigas: organização social e ecologia comportamental**. São Leopoldo. Editora Unisinos. 168p.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; VON ZUBEN, C. J.; FOWLER, H. G.; SCHLINDWEIN, M. N. & BUENO, O. C. (1994). Multivariate morphometrics and allometry in a polymorphic ant. *Insectes Sociaux* 41: 153-163.
- FAGEN, R. M. & GOLDMAN, R. N. (1977). Behavioural catalogue analysis methods. *Animal Behaviour* 25: 261 – 274.
- FISHER, R. A. (1930). **The genetical theory of natural selection**. Oxford Univ. Press. Oxford. pp 172.
- FOWLER, H. G. (1990). Carpenter ants (*Camponotus* spp.): pest status and human perception. In: R. K Vander Meer; K. Jaffe & A. Cedeno, (eds.), **Applied myrmecology a world perspective**. Westview Press, Boulder, Colorado. pp 525-532.
- FOWLER, H. G. (1993). Differential recruitment in *Camponotus rufipes* (Hymenoptera, Formicidae) to protein and carbohydrate resources. *Naturalia* 18: 9-13.
- FOWLER, H. G. (1996). **Biodiversidade em assembleias de formigas neotropicais (Hymenoptera: formicidae): efeitos de escala espacial, biogeografia e comportamento específicos sobre a organização e estrutura das diversidades locais e regionais**. Tese livre docente, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Brasil.
- FOWLER, H. G., FORTI, L.C., BRANDÃO, C. R. F. , DELABIE, J. H. C. & VASCONCELOS, H. L. (1991). Ecologia nutricional de formigas. p. 131-223. In: Panizzi, A. R. & Parra, J. R. P., (Eds) **Ecologia nutricional de**

insetos e suas implicações no manejo de pragas. Editora Manole Ltda.
São Paulo, Brasil.

FOWLER, H. G. BUENO, O. B. & ANARUMA FILHO, F., (1995). Spatial organization of the ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of a small private hospital in southeastern Brazil. **Naturalia** **20**: 83-87.

FREE, J. B. (1980). **A organização social das abelhas (*Apis*)**. EPU: Ed. da Universidade de São Paulo. São Paulo, 79p.

GADAGKAR, R. (1997). Social evolution-has nature ever rewound the tape? **Current Science** **72** (12): 950-956.

GRAIG, R. & CROZIER, R. H. (1979). Relatedness in the polygynous ant *Myrmecia pilosula*. **Evolution** **33**: 335 – 341.

GUERRA, M. (1988). **Introdução a citogenética**. Guanabara, São Paulo, Brasil.

HAMILTON, W. D. (1964). Genetical evolution of social behavior II. **J. Theoretical Biol.** **7**: 17-52.

HALLIDAY, T. (1996). The focus of selection *In:* Skelton, P. **Evolution a biological and palaentological aproach**. Addism Wesley Publ. Camp. Wokinhan, England.

HANSEN, L. D. & AKRE, R. D. (1990). Biology of carpenter ants. *In:* R. K Vander Meer; K. Jaffe & A. Cedeno, (Eds.), **Applieind myrmecology a wold perspective**. Westview Press, Boulder, Colorado. pp 274-280.

HAVE, T. M.; BOOMSMA, J. J. & MENKEN S. B. J. (1988). Sex – investment ratios and relatedness in the monogynous ant *Lasius niger* (L.). **Evolution** **42**: 160 – 172.

HÖLLDOBLER, B. (1978). Ethological aspects of chemical communication in ants. **Adv. Stud. Behav.** **8**: 75-115.

- HÖLLOBLER, B. & WILSON, E. O. (1977). The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- HÖLLOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990). *The ants*. Belkanap-Harvard, Cambridge, Massachusetts. 733p.
- HOYT, E. (1998). *The earth dwellers: Adventure in the land of ants*. Mainstream Publishing. London. England. 318p.
- IMAI, H. T.; CROZIER, R. H. & TAYLOR, R. W. (1977). Karyotype evolution in australian ants. *Chromossoma* 59: 341-393.
- IMAI, H. T.; URBANI, C. B.; KUBOTA, M.; SHARMA, G. P.; NARASIMHANNA, M.N.; DAS, B. C.; SHARMA, A. K.; SHARMA, A.; DEODIKAR, G. B.; VAIDYA, V. G. & RAJASEKARASETTY, M. R. (1984). Karyological survey of indian ants. *Japanese Journal Genetics* 59: 1-32.
- IMAI, H. T.; TAYLOR, R. M.; CROSLAND, W. J. & CROZIER R. H. (1988). Modes of spontaneous chromossomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interation hypothesis. *Japanese Journal Genetics* 63: 159-185.
- JAMES, F.C. & McCULLOCH, C. E. (1990). Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or pandora's box? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 129-166.
- LEAL, B. C. P. BM. (1991). *Variação morfológica de Drosophila mediopunctata na população do Parque Nacional do Itatiaia*. Tese de Mestrado, Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil.
- MARCOLINO, M. T. (1996). *Aspectos da predação de colônias de abelhas africanizadas Apis mellifera, por formigas Camponotus abdominalis*

- (Formicidae). Monografia de bacharelado do curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Uberlândia, Brasil.
- MAYR, E. (1977). **Populações, espécies e evolução**. São Paulo, Ed. Nacional - EDUSP. 484p.
- MONTEIRO, S. G. (1997). **Morfometria multivariada de populações naturais de *Drosophila serido***. Tese de Doutorado, Departamento de Genética, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, Brasil.
- OLIVEIRA JR, W. P. (1999). **Análise da expressão gênica diferencial na divisão de trabalho em *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Apidae) por DDRT-PCR**. Tese de Mestrado. Departamento de Genética e Bioquímica, Universidade Federal de Uberlândia, Brasil.
- OSTER, G. F. & WILSON, E. O. (1978). **Caste and ecology in the social insects**. Monographs in population biology, 12. Princeton University press. 352p.
- PEETERS, C. P. (1991). Ergatogid queens and intercastes in ants: two distinct forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. **Insectes Sociaux** 38 (1): 1 – 15.
- REIS, S. F. (1988). Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. **Revista Brasileira de Zoologia** 5 (4): 571-580.
- REIS, S. F.; CUNHA, R. A.; CARAVELHO, J. C. & ABE, A. S. (1987). Discriminação pela forma em relação ao tamanho: um exemplo com peixes do gênero *Leporinus*. **Ciência e Cultura** 39 (8): 757-761.
- RIBBANDS, C. R. (1953). **The behaviour and social life of honeybees**. Bee Research Association Limited, London, 352p.
- RIBEIRO, A. P. O.; NEPOMUCENO, J. C. & POMPOLO, S. G. (1998) **Genetics and Molecular Biology** 21 (3): 48.

- ROHLF, F. J. & MARCUS, L. F. (1993). A revolution in morphometrics.
Tree 8 (4): 129-132.
- RÖSCH, G. A. (1925). Untersuchungen über die arbeitsteilung im bienenstaat.
I die tätigkeiten im normalen bienestaate und ihre beziehungen zum alter
der arbeitsbien. *Z. Vergl. Physiol.* 2: 571-631.
- ROSS, K. G. & FLETCHER, D. J. C. (1985). Comparative study of genetic
and social structure in two forms of the fire ant *Solenopsis invicta*
(Hymenoptera: Formicidae). *Behaviour Ecology Sociobiology*. 17: 349–
356.
- ROSS, K. G. & KELLER L. (1998). Genetic control of social organization in
na ant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 14232-14237.
- SATOH, T. (1991). Behavioral differences of queens in monogynous and
polygynous nests of the *Camponotus nawai* complex (Hymenoptera:
Formicidae). *Insectes Sociaux* 38: 37–44.
- SHERMAN, P. W. (1979). Insect chromosome numbers and eusociality.
American Naturalist, 113 (6): 925-935.
- SKLORZ, R. T. (1992). Identificação da fauna de *Drosophila* (Diptera,
Drosophilidae) da cadeia do espinhaço, e análise morfométrica das
população da espécie politípica *D. serido*. Tese de Doutorado,
Departamento de Genética, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto,
Ribeirão Preto, Brasil.
- TEIXEIRA, F. M.; MARCOLINO, M. T. & BRANDEBURGO, M. A. M.
(1997) Caracterização do processo de invasão de uma colônia de abelhas
africanizadas *Apis mellifera* por formigas carpinteiras *Camponotus*
atriceps (Formicidae). *Anais do XV Encontro Anual de Etologia*.
Universidade Federal de São Carlos, Brasil.

- TRIVERS, R. L. & HARE, H. (1976). Haplodiploidy and the evolution of the insects. *Science* 191: 249 – 263.
- VILELA, E. F. & DELLA LUCIA, T. M. C. (1987). *Feromônios de insetos: Biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Viçosa, UFV. 155p.
- WHEELER, D. E. & BUCK, N. (1996). Depletion of reserves in ant queens during claustral colony founding. *Insectes Sociaux* 43 (3): 297-302.
- WILKINSON, L. (1992). **SYSTAT**: The System for Statistcs. Evanston, IL: Systat, Inc.
- WILSON, E. O. (1971). **The insects societies**. Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Mass.
- WILSON, E. O. (1975). Enemy specification in the alarm recruitment system of an ant. *Science* 190: 798-800.
- WILSON, E. O. (1976). A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (FR. Smith). *Animal Behaviour* 24: 354-363.
- WILSON, E. O. (1982). Of insects and man. In: Breed, M. D., Michener, C. D. e Evans, H. E. **The biology of social insects**. Westview Press, Boulder, Colorado.
- WILSON, E. O. (1987). Causes of ecological sucess: the case of the ants. *Journal animal ecology* 56: 1-9.
- WINSTON, M. L. OTIS, G. W. & TAYLOR JR, O. R., (1979). Absconding behaviour of the africanized honeybee in South America. *Journal Apicultural Research* 18: 85 – 94.

8. APÊNDICE

Matriz dos dados gerados pelo programa DISTANCE. Os valores das variáveis D1 a D12 estão em micrômetros.

Indivíduo	D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D8	D9	D10	D11	D12
01030101	5247.286	683.430	1338.348	583.412	1170.738	788.345	1716.754	1725.008	1738.189	1827.248	2089.598	1306.051
01030102	6076.972	841.900	1584.875	687.311	1425.830	961.685	2008.862	1913.612	2010.791	2153.049	2391.530	1533.750
01030103	5463.240	691.430	1440.749	664.292	1158.780	896.744	1812.777	1719.254	1838.239	1971.072	2208.093	1366.310
01030104	5973.053	820.960	1448.789	719.505	1422.041	1047.995	1931.707	1853.623	1916.786	2060.643	2342.897	1525.441
01030105	6019.092	853.130	1567.519	551.718	1410.576	933.108	1945.089	1958.458	2082.460	2012.363	2379.911	1524.228
01030106	5993.429	819.020	1468.962	661.150	1372.088	988.065	1936.977	1890.645	1925.393	2063.311	2371.356	1509.381
01030107	5336.600	706.050	1436.245	589.875	1188.084	833.150	1755.466	1690.441	1793.200	2025.083	2134.166	1333.656
01030108	5986.095	737.980	1547.276	720.494	1266.578	980.664	1936.845	1845.384	1990.365	2166.248	2442.187	1489.488
01030109	5658.460	709.840	1583.324	580.240	1167.667	781.247	1856.328	1845.576	1961.492	2073.403	2327.167	1376.348
01030110	6084.318	858.140	1566.767	643.797	1443.235	932.962	1971.512	1925.181	2030.547	2113.891	2410.134	1533.133
01030111	5773.619	787.990	1615.449	503.006	1227.276	841.630	1862.140	1866.340	2060.305	2041.775	2371.750	1423.731
01030112	5301.978	768.720	1575.030	628.203	1377.048	905.706	1966.049	1836.586	1956.274	2108.759	2339.815	1482.213
01030113	6017.000	834.340	1556.068	667.334	1327.277	1001.534	1938.746	1964.755	1996.635	2116.003	2381.044	1511.382
01030114	5623.321	663.320	1545.093	639.430	1212.832	952.115	1875.178	1783.551	1851.860	2066.309	2226.493	1410.885
01030115	5726.237	749.540	1472.709	638.698	1282.850	915.976	1862.948	1817.574	1908.984	2008.062	2293.897	1438.572
01030116	5693.763	764.540	1515.112	624.378	1285.934	946.212	1851.475	1782.480	1894.384	2041.839	2264.331	1433.248
01030201	6699.960	1257.210	2152.443	912.155	2483.760	1424.407	2086.960	2796.880	2645.133	2904.869	3039.682	2244.138
01030202	8941.962	1412.430	2045.156	916.405	2602.968	1440.880	2792.561	2919.572	2733.058	2824.255	3237.216	2312.281
01030203	9151.912	1381.690	2284.529	870.373	2658.023	1443.210	3038.371	2915.517	2850.084	3001.156	3266.138	2367.081
01030204	3020.245	1340.380	2269.215	824.115	2540.157	1386.253	2997.046	2915.077	2803.909	2977.575	3249.624	2313.088
01030205	9027.800	1340.040	2290.122	892.407	2506.553	1469.538	3104.472	2862.828	2796.393	3021.171	3221.278	2329.327
01030206	9148.316	1498.220	2308.306	770.085	2711.334	1318.787	3007.641	2923.112	2849.593	2976.520	3241.538	2346.795
01030207	8943.132	1357.120	2275.069	815.191	2538.176	1340.796	2951.947	2875.841	2765.774	2981.657	3208.930	2285.640
01030208	8438.633	1417.430	2058.886	700.608	2519.089	1212.348	2603.690	2691.585	2601.422	2667.193	3049.033	2174.265
01030209	8355.364	1340.670	2028.337	843.688	2350.623	1340.797	2705.218	2634.301	2009.286	2768.382	3069.253	2149.470
01030210	8911.447	1281.930	2184.755	961.540	2450.654	1360.138	2803.711	2837.664	2675.615	3044.751	3263.197	2257.896
01030211	8914.071	1254.600	2249.793	940.787	2412.822	1521.564	3016.816	2819.499	2716.744	3049.385	3223.602	2294.586
01030212	8992.711	1329.010	2358.407	873.058	2451.125	1421.169	2976.129	2911.304	2800.165	3085.095	3237.833	2291.814
01030213	8396.067	1356.540	1997.937	770.888	2426.021	1208.735	2640.239	2703.127	2603.113	2662.774	3094.245	2159.769
01030214	8916.422	1418.290	2336.420	824.306	2557.086	1313.965	2927.512	2871.596	2776.799	2945.917	3200.475	2281.932
01030215	8569.768	1309.020	2130.635	872.958	2346.026	1350.125	2006.080	2791.013	2721.072	2850.698	3146.858	2203.541
01030216	8676.745	1369.790	2151.795	845.876	2508.531	1284.908	2887.840	2749.815	2638.716	2894.179	3094.861	2210.046
01040101	5790.255	673.630	1543.604	679.965	1266.331	936.156	1865.819	1931.895	1919.122	2067.191	2283.432	1448.890
01040102	5843.143	739.850	1409.713	677.761	1237.744	935.710	1899.415	1848.490	1932.993	2074.352	2374.875	1453.159
01040103	5562.665	755.520	1466.207	642.763	1228.195	802.016	1802.275	1749.142	1651.212	2005.736	2238.577	1388.596
01040104	5326.826	729.830	1314.346	590.335	1202.779	803.045	1706.385	1665.590	1753.047	1827.377	2136.290	1342.505
01040105	5725.624	750.120	1280.223	798.750	1216.184	1067.226	1793.943	1742.125	1814.137	1957.940	2331.969	1447.005
01040106	6273.371	809.490	1619.050	818.491	1341.832	1060.483	1998.536	2026.422	2073.349	2266.180	2509.244	1570.230
01040107	5655.193	780.900	1500.946	541.558	1230.428	848.875	1832.047	1774.106	1970.065	1966.461	2312.351	1407.198
01040108	5719.562	653.490	1590.712	625.504	1077.601	944.397	1881.303	1833.283	1982.902	2097.887	2367.311	1407.238
01040109	5976.007	769.400	1522.322	659.071	1390.106	979.933	1925.313	1909.539	1909.728	2106.123	2338.203	1504.588
01040110	5827.376	720.460	1533.397	723.170	1194.952	916.555	1869.940	1808.333	1942.674	2151.788	2409.264	1431.313
01040111	6055.978	869.330	1460.464	608.144	1354.729	947.004	1984.423	1916.552	1885.650	2070.178	2230.361	1475.317
01040112	5849.759	692.880	1585.844	737.444	1476.629	1139.700	2149.391	2080.784	2214.655	2293.611	2651.553	1679.389
01040113	6630.025	885.040	1679.023	625.704	1077.601	944.397	1881.303	1833.283	1982.902	2097.887	2367.311	1407.238
01040114	5370.635	698.710	1347.004	611.934	1142.951	863.488	1703.553	1769.481	1776.559	1883.302	2163.967	1334.936
01040115	4959.196	613.050	1356.849	588.552	1047.580	742.164	1656.592	1578.933	1649.231	1844.215	1999.693	1220.418
01040116	4670.885	640.600	1198.525	526.261	1072.502	764.565	1542.618	1492.109	1560.705	1621.829	1841.193	1183.241
01040201	8743.644	1421.920	1985.773	914.730	2520.938	1435.664	2796.387	2704.407	2718.168	2798.328	3234.091	2266.370
01040202	9101.844	1354.200	2291.685	856.820	2511.776	1421.435	3005.922	2992.559	2900.033	3022.073	3251.067	2325.439
01040203	8751.973	1340.790	2127.384	907.831	2419.112	1446.649	2907.445	2817.278	2600.008	2902.396	3149.870	2253.391
01040204	8577.052	1327.180	2180.340	810.235	2377.329	1259.656	2804.845	2778.523	2741.113	2857.685	3144.841	2193.338
01040205	8460.586	1294.060	2171.007	808.180	2364.165	1254.212	2783.185	2696.173	2663.973	2909.017	3106.535	2162.102
01040206	8049.962	1256.790	1933.581	841.179	2204.536	1298.749	2578.520	2604.406	2580.474	2627.287	2988.429	2077.264
01040207	8762.448	1317.210	2263.056	830.884	2343.318	1267.178	2854.393	2799.381	2784.272	2998.860	3278.432	2216.246
01040208	8528.379	1230.150	2130.200	873.754	2337.157	1287.071	2786.784	2731.136	2652.815	2882.701	3145.390	2175.261
01040209	8028.492	1159.830	1906.088	914.807	2115.128	1323.004	2553.127	2497.228	2544.059	2696.071	3080.856	2059.666
01040210	8707.879	1329.360	2171.614	872.458	2399.970	1336.812	2835.049	2797.817	2800.671	2885.925	3222.288	2239.758
01040211	8528.443	1244.400	2161.285	822.611	2407.836	1270.516	2757.553	2783.269	2654.161	2851.162	3080.201	2176.682
01040212	8966.978	1380.340	2037.616	899.473	2557.311	1401.267	2955.717	2820.612	2792.639	3010.212	3259.818	2307.063
01040213	8630.070	1318.070	2048.669	852.458	2466.799	1473.314	2834.311	2725.727	2662.242	2824.233	3123.281	2242.746
01040214	8170.281	1242.440	1976.424	761.104	2296.248	1165.985	2596.158	2592.657	2564.653	2666.382	3042.883	2081.680
01040215	8572.219	1345.000	2119.267	830.095	2409.610	1298.210	2801.568	2767.093	2718.739	2844.415	3180.083	2201.911
01040216	8606.978	1380.340	2037.616	935.837	2456.812	1404.890	2798.065	2672.476	2641.223	2862.334	3153.665	2182.862
01050101	4656.804	608.830	1298.428	439.445	1000.828	658.609	1560.677	1540.286	1636.853	1647.673	1878.209	1151.247
01050102	4414.484	63										

01050112	5314.086	779.230	1309.770	625.694	1188.807	882.392	1660.751	1706.515	1815.953	1810.550	2143.293	1340.576
01050113	5011.574	721.030	1358.923	510.462	1097.184	728.743	1652.369	1611.288	1762.664	1767.773	2031.307	1244.876
01050114	4426.693	613.360	1111.225	490.953	1052.847	712.433	1448.447	1410.647	1472.875	1509.477	1738.492	1125.184
01050115	4753.900	586.380	1289.702	564.992	1012.576	787.615	1573.291	1559.306	1580.101	1729.294	1875.993	1189.567
01050116	4674.161	692.840	1135.835	512.985	1128.073	700.114	1462.522	1491.160	1552.766	1579.520	1862.053	1175.678
01050201	8240.802	1221.360	2034.287	779.444	2356.675	1339.333	2733.573	2589.482	2508.083	2724.111	2961.887	2122.745
01050202	8233.759	1171.150	2233.704	655.459	2319.618	1008.049	2770.941	2633.507	2643.179	2793.407	3010.724	2077.998
01050203	8158.361	1232.770	2061.046	783.226	2434.352	1180.399	2664.328	2542.974	2551.736	2722.417	2935.745	2094.972
01050204	8064.114	1238.330	2029.770	785.578	2291.528	1183.127	2644.236	2560.507	2511.757	2708.592	2935.074	2060.381
01050205	7722.831	1070.350	2020.416	669.576	2158.275	1156.811	2574.702	2522.888	2389.065	2584.468	2750.620	1970.078
01050206	8241.204	1158.370	2050.600	893.283	2290.781	1248.257	2681.624	2679.788	2471.992	2814.642	2963.489	2089.772
01050207	7971.877	1090.510	2033.824	807.819	2235.994	1181.843	2624.045	2522.703	2426.674	2737.231	2904.366	2025.592
01050208	8195.988	1162.130	2076.822	809.937	2286.486	1246.574	2650.464	2632.185	2501.911	2786.763	2977.823	2082.143
01050209	8540.350	1207.230	2215.412	804.742	2376.426	1297.416	2786.848	2797.930	2661.320	2882.680	3076.156	2178.024
01050210	8731.543	1276.550	2191.173	859.555	2535.648	1271.262	2845.254	2856.483	2647.908	2911.238	3081.392	2224.599
01050211	8442.370	1257.610	2044.002	862.731	2373.920	1269.105	2772.438	2738.820	2623.140	2766.236	3062.749	2166.888
01050212	8271.232	1268.720	2000.431	880.609	2373.034	1372.429	2743.621	2616.128	2537.736	2738.257	2969.452	2142.311
01050213	8103.880	1207.260	1998.052	829.730	2320.972	1185.672	2596.022	2574.643	2501.135	2718.470	2964.536	2066.286
01050214	8249.784	1306.040	2013.578	758.868	2426.901	1154.639	2667.470	2608.668	2546.414	2692.420	2983.385	2108.025
01050215	7892.680	1244.120	1918.894	698.387	2267.188	1140.775	2512.406	2481.369	2462.983	2563.239	2909.572	2014.035
01050216	8448.677	1264.610	2119.851	808.550	2393.605	1210.400	2793.568	2600.374	2591.740	2860.018	3109.041	2147.271
02010101	6254.599	894.630	1533.059	687.474	1470.067	998.762	1957.764	1954.421	2107.910	2114.482	2518.123	1580.967
02010102	5454.935	821.940	1334.597	569.680	1279.902	945.638	1702.453	1688.716	1856.076	1817.555	2187.382	1389.856
02010103	5301.070	576.670	1347.832	620.553	1174.451	888.962	1692.508	1704.291	1736.254	1868.047	2111.866	1333.420
02010104	5244.481	743.810	1416.172	552.309	1189.106	798.663	1739.359	1684.981	1785.621	1874.060	2077.023	1312.968
02010105	5164.291	721.740	1257.529	636.635	1217.309	874.557	1657.144	1637.119	1642.639	1803.420	2019.158	1308.121
02010106	5531.027	853.090	1306.936	710.082	1255.742	1007.466	1695.729	1740.030	1876.871	1865.844	2219.845	1410.068
02010107	5259.327	712.490	1396.825	523.407	1138.431	756.496	1697.939	1691.390	1834.675	1837.318	2156.050	1300.425
02010108	5501.807	810.550	1334.112	662.692	1201.294	928.330	1733.748	1719.376	1859.372	1888.989	2240.597	1383.635
02010109	6030.975	778.350	1477.857	717.717	1379.868	1043.963	1921.187	1911.912	1925.916	2097.328	2380.893	1527.082
02010110	5427.290	683.010	1419.638	691.725	1113.692	917.120	1749.886	1708.482	1793.900	1991.682	2204.606	1349.990
02010111	7066.018	1067.210	1725.654	694.109	1802.991	1095.678	2222.370	2291.280	2314.497	2330.782	2725.988	1797.810
02010112	5906.120	711.940	1574.196	638.634	1221.507	801.206	1873.468	1872.528	2061.681	2107.683	2457.238	1451.397
02010113	7215.244	1086.990	1814.875	676.947	1818.784	1142.950	2331.725	2304.636	2399.069	2394.391	2785.020	1043.294
02010114	5131.386	650.110	1326.440	555.381	1092.422	846.751	1627.040	1662.632	1742.317	1785.310	2080.177	1284.521
02010115	5201.424	637.920	1392.632	597.566	1107.768	851.033	1696.836	1685.319	1732.612	1862.592	2080.413	1298.692
02010116	6656.265	961.920	1683.257	684.620	1686.134	908.933	2142.092	2111.449	2173.470	2276.663	2582.220	1684.253
02010201	8966.430	1346.700	2035.400	981.384	2561.079	1558.799	2893.899	2708.100	2722.861	2906.297	3288.113	1326.902
02010202	8950.115	1452.950	2134.717	924.227	2536.649	1411.641	2781.825	2714.084	2609.107	2829.222	3115.292	2229.086
02010203	7549.953	1126.730	1919.256	740.414	2106.559	1139.229	2507.754	2405.443	2354.148	2546.217	2747.681	1932.039
02010204	8596.219	1339.240	2070.251	802.960	2525.040	1421.137	2817.272	2725.022	2597.067	2023.661	3024.567	2226.622
02010205	8992.606	1305.510	2112.292	906.190	2369.023	1490.793	2900.935	2845.077	2698.615	2920.827	3219.777	2318.377
02010206	8996.709	1394.000	2167.590	867.276	2591.470	1384.306	2918.985	2811.666	2743.347	2957.461	3276.177	2305.894
02010207	8615.874	1365.750	2129.348	746.459	2498.306	1159.126	2762.412	2718.743	2706.946	2804.727	3164.415	2193.410
02010208	8641.977	1394.770	2009.033	924.227	2536.649	1411.641	2781.825	2714.084	2609.107	2829.222	3115.292	2229.086
02010209	8641.069	1317.950	2136.593	845.664	2507.533	1330.254	2849.282	2700.183	2664.291	2701.097	3126.164	2223.545
02010210	8752.575	1338.390	2226.055	716.624	2549.313	1336.673	2890.054	2839.872	2730.599	2860.856	3085.859	2254.777
02010211	7679.136	1111.820	1935.708	750.738	2128.620	1162.268	2475.667	2487.349	2443.882	2556.329	2929.897	1967.833
02010212	7465.109	1141.420	1874.720	748.001	2028.302	1103.664	2375.890	2379.739	2424.717	2505.621	2820.080	1905.083
02010213	8752.187	1309.080	2221.522	804.493	2457.929	1379.576	2942.452	2836.284	2683.359	2947.050	3099.104	2245.343
02010214	8439.121	1312.200	2010.613	888.342	2430.207	1343.788	2724.765	2677.667	2632.023	2758.805	3076.880	2181.955
02010215	8724.915	1358.260	2164.456	771.793	2489.059	1269.368	2831.203	2795.045	2746.690	2842.271	3179.906	2234.879
02010216	9049.231	1356.010	2170.254	1001.017	2600.267	1421.323	2800.918	2794.793	2739.767	3013.663	3245.406	2317.518
02020101	5329.604	692.440	1488.740	487.008	1181.814	608.560	1773.256	1760.363	1860.110	1893.479	2152.313	1308.130
02020102	6427.561	879.170	1638.981	741.681	1464.035	1047.046	2083.755	2062.768	2140.533	2243.722	2548.947	1622.274
02020103	5856.594	874.300	1510.733	531.274	1457.989	839.581	1873.596	1874.405	2029.303	1940.578	2319.117	1484.126
02020104	6065.577	838.200	1591.135	716.308	1421.834	936.694	2012.893	1891.906	1989.205	2188.252	2391.229	1522.390
02020105	5648.993	828.680	1391.778	684.006	1338.325	931.718	1828.133	1774.489	1815.027	1982.089	2213.446	1434.058
02020106	5853.642	833.060	1693.403	543.631	1289.050	764.167	1998.924	1893.125	2048.994	2142.837	2350.424	1434.058
02020107	5272.452	680.910	1419.155	470.534	1143.288	657.288	1658.519	1734.093	1868.709	1827.027	2187.799	1280.607
02020108	5460.954	773.410	1468.603	478.393	1315.622	694.721	1742.549	1774.236	1987.312	1879.189	2297.130	1323.004
02020109	5811.408	813.430	1523.443	548.518	1430.861	863.599	1918.302	1920.552	1914.240	1980.912	2218.331	1468.020
02020110	5004.545	570.020	1411.788	559.231	1039.571	779.770	1722.394	1596.981	1707.929	1845.340	2017.320	1241.385
02020111	4851.235	630.630	1403.233	448.673	997.161	658.532	1627.117	1575.092	1743.905	1765.508	2001.571	1182.864
02020112	5961.452	746.230	1745.911	576.092	1299.387	780.397	1996.887	1920.989	2130.878	2186.390	2431.352	1460.541
02020113	5711.303	685.610	1599.923	649.029	1232.442	825.586	1889.232	1787.167	1961.061	2119.082	233	