



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

HÉLIO SOARES JÚNIOR

HISTÓRIA NATURAL, COMPORTAMENTO E ECOLOGIA DE  
*CAMPONOTUS LEYDIGI* FOREL (HYMENOPTERA:  
FORMICIDAE) EM VEGETAÇÃO DE CERRADO

CAMPINAS

2018

**HÉLIO SOARES JÚNIOR**

**HISTÓRIA NATURAL, COMPORTAMENTO E ECOLOGIA DE  
*CAMPONOTUS LEYDIGI* FOREL (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)  
EM VEGETAÇÃO DE CERRADO**

*Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Estadual de  
Campinas como parte dos requisitos exigidos  
para a obtenção do Título de Mestre em  
Biologia Animal, na Área de Biodiversidade  
Animal.*

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À  
VERSÃO FINAL DA DISSERTAÇÃO  
DEFENDIDA PELO ALUNO HÉLIO SOARES  
JÚNIOR E ORIENTADA PELO PROF. DR.  
PAULO SÉRGIO MOREIRA CARVALHO DE  
OLIVEIRA.

ORIENTADOR: PROF. DR. PAULO SÉRGIO MOREIRA CARVALHO DE OLIVEIRA.

**CAMPINAS**

**2018**

**Agência(s) de fomento e nº(s) de processo(s):** CAPES

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

So11h Soares Júnior, Hélio, 1985-  
História natural, comportamento e ecologia de *Camponotus leydigi* Forel (Hymenoptera: Formicidae) em vegetação de cerrado / Hélio Soares Júnior. – Campinas, SP : [s.n.], 2018.

Orientador: Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira.  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Formiga - Ecologia. 2. Forrageamento. 3. Construção do ninho. 4. Ácido úrico. 5. Colônias (Biologia). I. Oliveira, Paulo Sergio Moreira Carvalho de, 1957-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em outro idioma:** Natural history, behavior and ecology of *Camponotus leydigi* Forel (Hymenoptera: Formicidae) in cerrado vegetation **Palavras-chave em inglês:**

Ants - Ecology

Foraging

Nest building

Uric acid

Colonies (Biology)

**Área de concentração:** Biodiversidade Animal

**Titulação:** Mestre em Biologia Animal

**Banca examinadora:**

Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira [Orientador]

André Victor Lucci Freitas

Alexander Vicente Christianini

**Data de defesa:** 05-11-2018

**Programa de Pós-Graduação:** Biologia Animal

## **COMISSÃO EXAMINADORA**

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini

*Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.*

*“Caminante, son tus huellas  
el camino y nada más;  
Al andar se hace el camino,  
y al volver la vista atrás  
se ve la senda que nunca  
se ha de volver a pisar.  
Caminante no hay camino  
sino estelas en la mar”*  
- Antonio Machado

*“All is connected”*  
- Alexander Humboldt

*À Lucinda e ao Hélió, meus pais.  
Com quem eu sempre pude contar.  
Dedico.*

## AGRADECIMENTOS

Começo agradecendo a realização deste trabalho a toda minha família, principalmente aos meus pais, Lucinda e Hélio, que sempre estiveram ao meu lado, mesmo morando em outra cidade. Além de me apoiarem durante todo o mestrado, eles ainda experimentaram por um dia a carreira de biólogo ao me ajudar a realizar o segundo padrão de atividade de minhas colônias. De uma forma bastante resumida eu posso dizer que sou inteiramente grato aos meus pais justamente porque foi por causa deles que eu cheguei até aqui.

Agradeço o Prof. Dr. Paulo S. Oliveira por sua orientação nesse mestrado. Pela oportunidade a mim oferecida de frequentar o seu Laboratório de Ecologia e Comportamento de Formigas desde o ano de 2008. Durante esse tempo que permaneci em seu laboratório eu convivi com muitos de seus alunos, realizei voluntariados com saídas de campo, tive treinamento com taxonomia de formigas, concluí uma bolsa de treinamento técnico e visitei belíssimos parques nacionais que conservam o nosso belíssimo Cerrado. Junto com a colaboração do prof. Paulo, publicamos uma matéria na “extinta” revista Terra da Gente abordando o mundo das formigas numa linguagem clara para os seus leitores de todo Brasil. E foi com grande privilégio também que pude ser o autor da fotografia da capa do seu mais recente livro (registrada em um dos parques visitados). Ainda sou grato ao Professor por ter me permitido ser aluno ouvinte do seu curso de Ecologia Básica, onde pude enriquecer enormemente a minha concepção sobre mundo natural a partir de seus ensinamentos. Ensinamentos estes que levarei por toda vida. Sem essas experiências obtidas através de todas essas conquistas este trabalho não poderia ter sido realizado.

Agradeço ao Luis, vulgo garoto enxaqueca, meu amigo e apreciador da cultura de *El chavo*. O agradeço por me aturar por 24 horas observando ninhos de formigas num dia frio de inverno. Pela ajuda no começo do projeto. Pelas caronas de campo e pela ajuda nas análises dos dados. Não menos importante, também o agradeço pelas conversas em laboratório sobre o mestrado que sempre foram muito produtivas, mesmo que no final das contas nós sempre chegávamos à conclusão de que seria melhor ter assistido ao filme do Pelé.

Agradeço a Nádia por nossa amizade durante esses três anos. Sou grato por sua ajuda, tanto em meus campos como em laboratório. Digo obrigado a ela pelas caronas ao campo e pelas longas conversas sobre a vida. Sempre sendo minha amiga em quando se

tratava de me passar bons conselhos, a Nádia me mostrou como se deve trabalhar através de uma forma experiente. E todas essas lições foram passadas com a sua calma ao falar e com o seu jeito mineiro gentil de ser.

Gostaria de agradecer a todas as pessoas que conheci e que foram importantes durante essa fase do meu mestrado. Ao técnico André Tacioli pelas companhias e grande ajuda nos meus campos. Agradeço as minhas amigas “Marianes” (Mary e Maru) pela ajuda em campo, conversas boas no laboratório, pelas risadas e também pelos bons conselhos. Sou grato também a todos os outros colegas de laboratório que conheci durante essa jornada: Luísa, Ana, Felipe, Sebastian, Daniel, Pedro, Cláudia, Danilo, Gabriela, Mayra, Verônica e Javier.

Agradeço a minha querida amiga Iana, pelas incontáveis horas de conversas filosóficas sobre a vida e de como relevar os anseios sobre a pós-graduação. À Fátima e ao laboratório do Prof. Dr. Gustavo Romero por me permitirem usar a estufa para a secagem dos itens alimentares. Agradeço também a Dra. Natashi Pilon pela identificação das plantas que eu observava a minha formiga de estudo forrageando.

O meu muito obrigado a todos os funcionários do Instituto Florestal de Itirapina: Dona Izabel, Cristina, José, e Zé por sempre me atenderem bem ao me receberem. Ao Gilson por todo apoio e pelas breves conversas durante os encontros repentinos no campo. Também ao Paulo Rufino, por sua ajuda ao tentar realizar o projeto da foto panorâmica. Ao Japão por sempre me emprestar a enxada quando precisava. Ao Dhemerson por ter se disponibilizado em realizar as fotografias aéreas com o drone do Instituto. O drone sobrevoou as rotas por onde eu segui as formigas e mostrou exatamente por onde passaram esses pequenos seres, tal resultado me deixou bastante contente.

Os meus agradecimentos também aos membros da banca, os Professores Dr. André Freitas e Dr. Alexander Christianini, a Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Pátricia Tyssen e a Dr<sup>a</sup>. Camila Vieira.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Número do Processo: 1669378. O trabalho também teve a ajuda financeira também da CNPq e FAPESP.



## RESUMO

A formiga *Camponotus leydigi* se apresenta amplamente distribuída na região Neotropical e comumente é observada no cerrado onde as forrageadoras buscam por recursos líquidos e sólidos no solo e na vegetação. Nesse estudo, nós fornecemos uma pesquisa de campo sobre a biologia e comportamento de *C. leydigi* em um reserva de cerrado localizada em Itirapina, sudeste do Brasil. Especificamente nós descrevemos a arquitetura dos ninhos, amostramos os padrões de atividade de suas colônias, definimos o tipo da sua dieta, evidenciamos a área de vida utilizada pelas forrageadoras e registramos interessantes observações de campo e de laboratório sobre a biologia da espécie. Utilizamos gesso ortodôntico para descrever a arquitetura dos ninhos de *C. leydigi*. Padrões de atividades das colônias foram monitorados nas estações quente-chuvosa e fria-seca. Filmadoras posicionadas nas entradas dos ninhos e coletas de dietas sólidas foram utilizadas para o estudo do hábito alimentar. A área de vida foi avaliada ao seguir forrageadoras marcadas. A arquitetura dos ninhos de *C. leydigi* se mostrou simples, consistindo de 3 a 7 câmaras, com túneis iniciais superficiais e paralelos ao nível do solo. Operárias de *C. leydigi* forrageiam solitariamente e a atividade de suas colônias varia sazonalmente, com um aumento no número de operárias forrageando durante o dia na estação quente-chuvosa. A espécie apresenta dieta onívora. Sua dieta sólida consistiu 65% de artrópodos. As operárias também frequentemente coletavam unidades de ácido úrico solidificado no solo proveniente de fezes de Squamata, provavelmente para suplementação de nitrogênio. Colônias de *C. leydigi* se apresentaram como polidômicas, com múltiplos subninhos que se conectam por distâncias de até 30 metros. Comportamentos de transporte de prole, *tandem running*, operárias repletas e transporte de adultos foram observados durante as ligações entre os subninhos estabelecendo a sua conexão social. As observações pertinentes em campo incluem o comportamento de fragmose por soldados de *C. leydigi* e uma técnica de bloqueio das entradas dos seus ninhos desempenhada pela formiga *Ectatomma brunneum* (Ectatomminae). O nosso estudo acrescenta informações sobre a importância ecológica de *C. leydigi* no cerrado e também se trata do primeiro estudo que documenta um caso raro de polidomia de formigas nesse tipo de vegetação. Ainda contribui para futuras pesquisas que possam envolver competição, coleta de ácido úrico e arquitetura de ninhos em formigas.

**Palavras-chave:** ácido úrico, arquitetura do ninho, dieta, forrageamento, polidomia, super colônia

## ABSTRACT

The *Camponotus leydigi* ant is distributed throughout the Neotropics and is common in cerrado savanna, where foragers search for solid and liquid food on the ground and on vegetation. Here, we provide a field account of the biology and behavior of this species in a cerrado reserve at Itirapina, SE Brazil. We described the nest architecture, the activity schedule, diet, home range, and we also registered important field and laboratory observations about its biology. We used orthodontal plaster to describe nest architecture of *C. leydigi*. Colony activity rhythm was monitored in the hot/rainy and cold/dry seasons. Video cameras at nest entrances and retrieved food items were used to study its diet. Home ranges were estimated by following painted foragers. The nest architecture in *C. leydigi* is simple and consists of 3 to 7 chambers, with initial tunnels superficial and parallel to the soil surface. Workers of *C. leydigi* forage solitarily and colony activity varies seasonally, with increased numbers of workers foraging during daytime in the hot season. The species has an omnivorous diet, its solid diet consisted 65% of arthropods. Workers also frequently collect uric acid on the ground from Squamata feces, probably as nitrogen supplementation. Colonies of *C. leydigi* are typically polydomous, with multiple satellite nests up to 30 m apart from one another. Brood transport, tandem running, repletes workers, and adult transport behaviors are seen between nests routes providing its social connection. Important field observations include the phragmosis behavior by *C. leydigi* soldiers and the blocking *C. leydigi*'s nest technique performed by the *Ectatomma brunneum* (Ectatomminae) ants. Our study highlights the ecological role of *C. leydigi* in the cerrado savanna, also documents a rare case of ant polydomy in these vegetation. He hope this study can contribute to future researches about competition, acid uric collecting and nest architecture in ants.

**Key-words:** diet, foraging, nest architecture, polydomy, supercolony, uric acid

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>12</b>
<b>A VEGETAÇÃO DO CERRADO E AS FORMIGAS.....</b>	<b>13</b>
<b>O GÊNERO <i>CAMPONOTUS</i> E A ESPÉCIE ESTUDO: <i>C. LEYDIGI</i>.....</b>	<b>14</b>
<b>OBJETIVOS GERAIS.....</b>	<b>16</b>
<b>ÁREA DE ESTUDO.....</b>	<b>17</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>19</b>
<b>HISTÓRIA NATURAL, COMPORTAMENTO E ECOLOGIA DE <i>CAMPONOTUS</i></b>	
<b><i>LEYDIGI</i> FOREL (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM</b>	
<b>VEGETAÇÃO DE</b>	
<b>CERRADO.....</b>	<b>25</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>26</b>
<b>METODOLOGIA.....</b>	<b>28</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>32</b>
<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>48</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>59</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>60</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>68</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) surgiram há 120 milhões de anos, no período Cretáceo, e se tornaram o mais rico e diversificado grupo de insetos sociais da Terra (Hölldobler & Wilson 1990, Grimaldi & Engel 2005). Sendo animais extremamente abundantes, os Formicidae podem ser encontrados em todos os ambientes terrestres, excluindo apenas as regiões polares (Brandão 1999). Calcula-se que um terço da biomassa global da fauna de insetos seja constituído por formigas (Wilson 1990). No solo de uma floresta tropical, por exemplo, Fittkau e Klinge (1973) estimaram que para cada hectare pudessem ser encontradas mais de oito milhões de formigas. Em ambientes tropicais, as formigas se destacam como sendo o grupo dos animais dominantes (Beattie & Hughes 2002).

Por conta de sua abundância e de muitas contribuições para processos ecológicos e reestruturação física de habitats terrestres, as formigas fazem parte do grupo de organismos denominados engenheiros de ecossistemas (Lavelle et al. 1997, Jouquet et al. 2006). Formigas são fundamentais para o fluxo de energia e biomassa dos ecossistemas terrestres e também para a estrutura de comunidades desses mesmos ecossistemas (Hölldobler & Wilson 1990). Considerando a energia que flui através nas populações de formigas supera as de populações de homeotérmicos que vivem no mesmo habitat, esses insetos sociais que apresentam interações com outros animais, plantas e fungos e principalmente por virtude de sua dieta predatória, são animais que exercem um impacto significativo em todos os níveis tróficos (Petal 1978, Tobin 1995).

Formigas são também organismos dominantes no solo de ecossistemas tropicais, participando de uma ampla gama de interações com outros artrópodos e plantas neste substrato. Representando o primeiro grupo de insetos sociais predadores que viveram e forragearam primariamente no solo e na serapilheira (Hölldobler & Wilson 1990), as formigas, assim como a maioria dos insetos aculeados, são predadoras eficientes nesses locais por utilizarem outros artrópodos como fonte para suprir suas necessidades de proteína (Sudd 1982).

Uma interação comum entre formigas e outros animais se trata da relação simbiótica com insetos ditos trofobiontes. Insetos trofobiontes secretam para as formigas atendentes um alimento líquido (“honeydew”) rico em açúcares, aminoácidos, vitaminas e minerais (Hölldobler & Wilson 1990). Essa associação, que surgiu a cerca de 50 milhões de anos, conferiu às formigas um alimento líquido previsível no tempo e no espaço, e um papel

protetor contra predadores e parasitas dos trofobiontes (Stadler & Dixon 2008). As formigas por sua vez, sofreram modificações em seus tratos digestivos de forma especializada, além também de aperfeiçoar comportamentos alimentares para coletar, transportar, e compartilhar o alimento com outros integrantes da colônia. Dessa maneira o exsudado se tornou a principal fonte de energia para muitas espécies de formigas e também o foco dos seus esforços durante o forrageio (Hölldobler & Wilson 1990, Hansen & Klotz 2005).

Plantas que possuem nectários extraflorais (NEFs), glândulas nectaríferas não relacionadas à polinização, estão entre os principais exemplos de associação entre formigas e plantas (Bentley 1976). As formigas visitantes se beneficiam por ingerir recursos (exsudados) líquidos nutritivos e, por forragearem constantemente na folhagem em busca destes recursos, também atuam como predadoras oportunistas de insetos herbívoros e assim estabelecem uma relação mutualística com as plantas visitadas (Koptur 1992, Lundgren 2009, Lach et al. 2009, Byk & Del-Claro 2011).

Uma interação proeminente nos Neotrópicos envolve as formigas do Grupo *Atta* (Myrmicinae), as quais se associam com fungos basidiomicetos da família Lepiotaceae. Essas formigas atuam como agricultoras ao coletar massivas quantidades de fragmentos de folhas e materiais orgânicos em decomposição que são transportados e depositados em câmaras de cultivo de fungo em seus ninhos. Nesses locais, o material coletado serve como substrato para o fungo que por sua vez será o principal alimento da colônia. Essa interação formiga-fungo é bastante especializada e foi estabelecida há cerca de 50 a 60 milhões de anos (Hölldobler & Wilson 2009).

### **A vegetação de cerrado e as formigas**

O cerrado é considerado um *hotspot* global de diversidade (Myers et al. 2000, Oliveira-Filho & Ratter 2002, Strassburg et al. 2017). A área dos cerrados equivale a 22% do território do brasileiro, mas apenas 2,2% de seu território original são protegidos legalmente (Machado et al. 2004). A vegetação de cerrado caracteriza-se por apresentar uma variação de grandes áreas abertas formadas por gramíneas até fisionomias mais fechadas, dominadas por árvores e arbustos. Assim, o domínio dos cerrados consiste de um mosaico composto por grande variação fisionômica, apresentando desde campos, designados como campo limpo e campo sujo, até savanas típicas como os campos cerrados e os cerrados, além também de fisionomias florestais, como o cerradão e as matas de galeria (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

Em se tratando de formigas, o cerrado se destaca por apresentar uma alta diversidade ao ser comparado com outras savanas do mundo (Oliveira & Brandão 1991, Lopes & Vasconcelos 2008, Schoereder et al. 2010, Camacho & Vasconcelos 2015). Em 29 áreas amostradas do cerrado, Vasconcelos e colaboradores (2017) encontraram um total de 455 espécies de formigas (e 17, 298 ocorrências de espécies) oriundas de 72 gêneros. Essa alta diversidade pode estar relacionada com os diversos tipos de interações em que as formigas do cerrado têm com as plantas. As formigas forrageiam intensamente na folhagem do cerrado e muitas espécies de plantas oferecem recursos para as formigas (alimento e/ou locais para nidificação), que estimulam sua presença na vegetação (Oliveira & Freitas 2004). Dois tipos de alimento líquido são os principais promotores do forrageamento de formigas sobre as plantas do cerrado: o néctar extrafloral de plantas (Oliveira & Leitão-Filho 1987) e o exsudado de insetos trofobiontes, especialmente hemípteros e larvas de borboletas (Del-Claro & Oliveira 1999, Kaminski et al. 2010). Além da ocorrência de alimento líquido na folhagem, muitas espécies de formigas nidificam em plantas do cerrado, contribuindo ainda mais para a predominância destes insetos na vegetação (Morais & Benson, 1988, Araújo et al. 1995). Vários estudos experimentais de campo já demonstraram que o forrageamento frequente de formigas na vegetação pode trazer consequências diversas para insetos herbívoros do cerrado, através de interações antagônicas ou mutualísticas (Oliveira & Freitas 2004, Sendoya et al. 2009, Kaminski et al. 2010, Vidal et al. 2016, Sendoya & Oliveira 2017). Tais interações se definem pela as associações das formigas com as plantas que possuem nectários extraflorais (Bentley 1976), das associações com os insetos trofobiontes (Hölldobler & Wilson 1990) e também com os fungos basidiomicetos (Hölldobler & Wilson 2009).

Formigas são também organismos dominantes no solo do cerrado (e.g., Christianini et al. 2007, Yamamoto & Del-Claro 2008, Lopes & Vasconcelos 2008, Camacho & Vasconcelos 2015). Dois importantes serviços ecológicos que as formigas prestam às plantas do cerrado são o enriquecimento do solo através do material trazido aos ninhos, e a dispersão secundária de sementes e frutos carnosos caídos ao chão (Leal & Oliveira 1998, Christianini & Oliveira 2010, Magalhães et al. 2018).

### **O gênero *Camponotus* e a espécie de estudo: *Camponotus leydigi***

A estimativa do número de espécies de formigas é em torno de 15.000 a 20.000 (Hölldobler & Wilson 1990), sendo 1.023 espécies (AntWeb 2018) descritas pertencentes

somente ao gênero *Camponotus*. Com registros desde o Oligoceno, o gênero *Camponotus* é o maior e o mais prevalente entre todos os gêneros de formigas, sendo também o mais diversificado ecologicamente (Wilson 1976).

A ampla distribuição das formigas *Camponotus* em ecossistemas terrestres e a sua diversificação ecológica podem estar relacionadas ao fato do gênero apresentar uma grande variedade na construção em tipos de ninhos, tanto no solo quanto na vegetação (Hölldobler & Wilson 1990, McArthur 2007). No cerrado, as formigas do gênero *Camponotus* possuem ampla variação nos hábitos de nidificação e também na alimentação (**Fig. 1**), como a predação de artrópodes, consumo de frutos carnosos, e secreções açucaradas de insetos e de plantas (Del-Claro & Oliveira 1999, Christianini et al. 2007, Lopes & Vasconcelos 2008, Santos & Del-Claro 2009, Schoederer et al. 2010, Camacho & Vasconcelos 2015, Ronque et al. 2016, 2018).

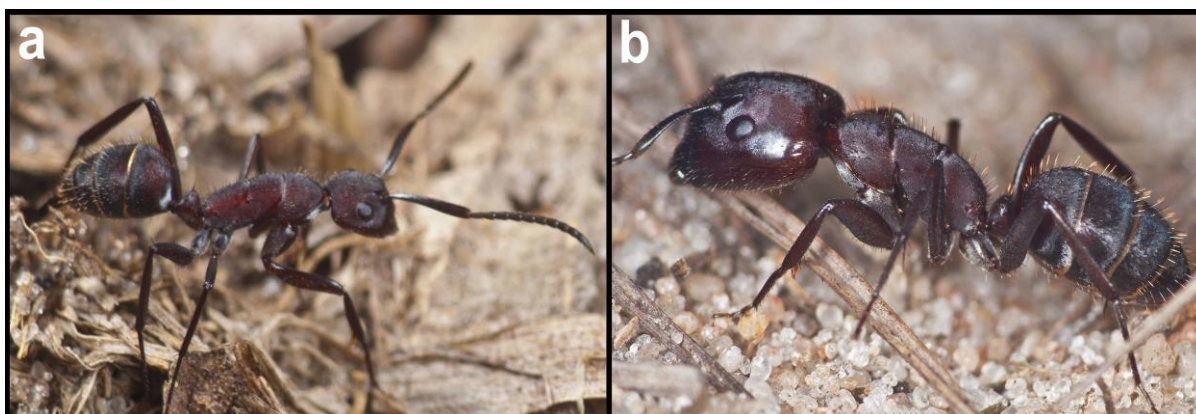


**Figura 1:** Interações de formigas *Camponotus* no Cerrado. **a** - Operária de *Camponotus* sp. se alimentando de exsudados do NEF da planta *Chamaecrista desvauxii* (Fabales: Fabaceae). **b** - Operária da formiga *Camponotus rufipes* atende uma ninfa de membracideo (Hemiptera: Membracidae) na planta *Byrsonima intermedia* (Malpighiales: Malpighiaceae). Nessas relações mutualísticas, as formigas oferecem proteção às plantas e aos membracídeos contra herbívoros e predadores, recebendo em troca alimento líquido. Estação Ecológica de Itirapina. Fotos: H. Soares Jr.

As formigas *Camponotus* são popularmente chamadas de formigas carpinteiras pelo fato de nidificarem em madeira, em árvores vivas ou mortas (Zonzernon 2011). No cerrado, são conhecidas espécies que constroem ninhos com palha como é o caso de *Camponotus rufipes* (Ronque et al. 2016, 2018) e *Camponotus senex*, conhecida também como formiga tecelã por usar a seda proveniente de suas larvas para construção do ninho com

palha ou folhas (Santos & Del Claro 2009). Os ninhos de algumas espécies de *Camponotus* podem ser polidômicos, definidos por múltiplos ninhos que são espalhados espacialmente, mas conectados socialmente (polidomia; veja Elis et al. 2016). Esse conjunto de subninhos promove um aumento nas taxas de sobrevivência de uma super colônia, ao contrário de uma colônia que permanece situada somente num único lugar (Santos & Del-Claro 2002, 2009).

A espécie de estudo dessa pesquisa, *Camponotus leydigi* (**Fig. 2**) foi descrita pelo mirmecólogo suíço Auguste-Henri Forel, que a coletou no estado da Bahia (Forel 1886). Segundo Kempf (1960), também há registros da espécie em outros estados brasileiros, de São Paulo ao Maranhão, e também em outros países como nas Guianas, Paraguai e Argentina.



**Figura 2:** A formiga *Camponotus leydigi*. **a** - Operária. **b** - Soldado. Estação Ecológica de Itirapina. Fotos: H. Soares Jr.

Alguns aspectos do comportamento de *Camponotus leydigi* já foram observados, como o fato da espécie atender lagartas de borboletas secretoras de exsudados (Kaminski et al. 2009). *C. leydigi* já foi registrada também visitando NEFs em plantas de cerrado, onde também possivelmente exerça um papel protetor para as plantas contra insetos herbívoros (Schoereder et al., 2010). Muito provavelmente a espécie também atende hemípteros trofobiontes, protegendo-os contra predadores e parasitas, como já demonstrado para outras espécies de *Camponotus* no cerrado (Del-Claro & Oliveira 2000).

## OBJETIVOS GERAIS

O objetivo deste estudo é descrever a história natural da formiga *Camponotus leydigi*, especificamente: 1) descrever o modo de nidificação e a arquitetura dos ninhos, 2) investigar o padrão de atividade diário das colônias durante as estações fria/seca e



quente/chuvosa, 3) determinar a dieta da espécie, e 4) avaliar a área de forrageamento das colônias.

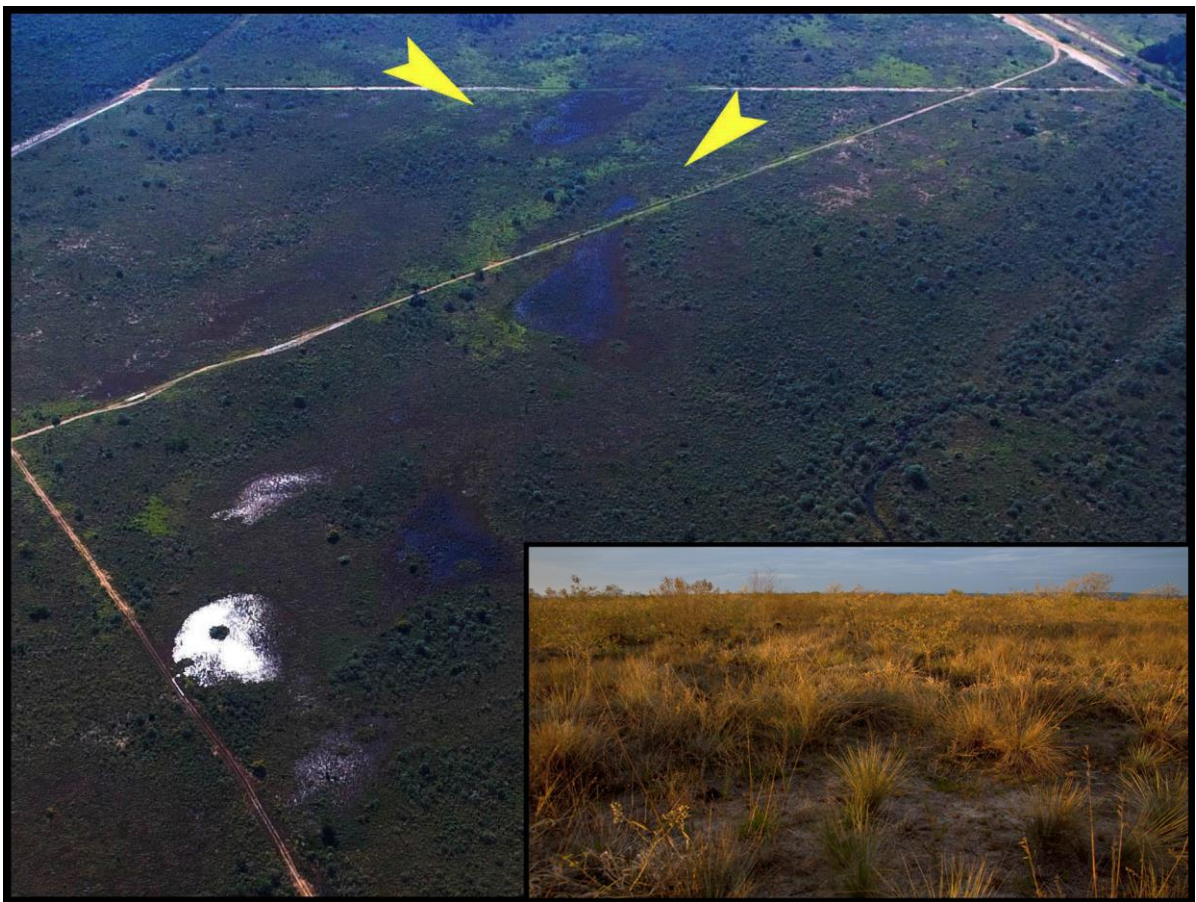
## ÁREA DE ESTUDO

O cerrado está localizado majoritariamente na região central do território brasileiro (**Fig. 3a**), sendo que no limite sul de sua distribuição ocupa áreas periféricas dos estados de São Paulo e Paraná (Ribeiro & Walter 1998, Durigan et al. 2004). O presente estudo foi realizado numa região remanescente de cerrado do estado de São Paulo, na Estação Ecológica de Itirapina, localizada no Município de Itirapina (22°15'10"S, 47°49'22" O). Coordenado pelo Instituto Florestal, órgão da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, a unidade conta com uma superfície de 2.300 hectares (**Fig. 3b**) e possui uma cobertura vegetal principalmente constituída por fisionomias abertas de cerrado *sensu lato*, campo cerrado, campo sujo e campo limpo, além de manchas compostas de cerradão e de cerrado *sensu stricto* (Tannus & Assis 2004, Tannus et al. 2006, Zanchetta et al. 2006). A temperatura média anual é de 21,9°C, sendo que nos meses mais quentes (janeiro e fevereiro) as médias variam de 24,8 a 24,9°C, e na época mais fria (junho e julho) varia de 17,8 a 17,9°C. A precipitação média anual é de 1459 mm, sendo os meses entre outubro e março os mais chuvosos (1128 mm em média), e os meses de abril a setembro o período mais seco (331 mm) (Zanchetta et al. 2006).

As duas áreas de estudo (22°14'37.3"S, 47°53'24.2"O e 22°14'32.6"S 47°53'18.8"O ) utilizadas nessa pesquisa, se localizavam em baixadas úmidas na Estação Ecológica de Itirapina e apresentavam drenagem no solo deficiente por influencia do lençol freático superficial, por essas razões essas áreas (**Fig.4**) são caracterizadas por apresentar cobertura vegetal de cerrado campo úmido (Ribeiro & Walter 1998, Coutinho 1978, Tannus et al. 2006).



**Figura 3:** **a** - Distribuição do cerrado em território brasileiro (vermelho). Localização da Estação Ecológica de Itirapina - SP (amarelo). **b** - Limites da Estação Ecológica de Itirapina (vermelho) e os dois locais de estudo (amarelo). Fonte: Adaptado de <http://www.cepf.net> e © Google 2017 via satélite.



**Figura 4:** Imagem aérea da vegetação de cerrado campo úmido nas duas áreas de estudo (setas amarelas) localizadas na Estação Ecológica de Itirapina. Áreas alagadas evidenciam a baixa drenagem do solo. Imagem inserida: Visão local de uma das áreas de estudo. Fotos: D. Conciani e H. Soares Jr.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AntWeb (2018) San Francisco: California academy of sciences. [accessed 2018 Mar 15].  
<https://www.antweb.org/description.do?subfamily=formicinae&genus=camponotus&rank=genus>
- Almeida SP de, Sano SM (1998) Cerrado: ambiente e flora. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados, Ministério da Agricultura e do Abastecimento, Planaltina, DF
- Araújo LM, Lara ACF, Fernandes GW (1995) Utilization of *Apion* sp. (Coleoptera Apionidae) galls by an ant community in southeastern Brazil. *Tropical Zoology* 8:319–324
- Bentley BL (1976) Plants Bearing Extrafloral Nectaries and the Associated Ant Community: Interhabitat Differences in the Reduction of Herbivore Damage. *Ecology* 57:815–820
- Brandão CRF (1999) Reino Animalia: Formicidae. In: Joly, C.A., & Cancellato, E.M. (eds) invertebrados terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo: síntese do conhecimento ao final do século XX. São Paulo, FAPESP, 279P
- Brian MV (ed) (1978) Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press, Cambridge [Eng.]; New York
- Byk J, Del-Claro K (2011) Ant–plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology* 53:327–332
- Camacho GP, Vasconcelos HL (2015) Ants of the Panga Ecological Station, a Cerrado Reserve in Central Brazil. *Sociobiology* 62
- Christianini AV, Mayhé-Nunes AJ, Oliveira PS (2007) The role of ants in the removal of non-myrmechochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 23:343–351
- Christianini AV, Oliveira PS (2010) Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. *Journal of Ecology* 98:573–582
- Coutinho LM (1978) O conceito de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*. 7(1):17-23

- Del-Claro K, Oliveira PS (2000) Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124:156–165
- Del-Claro K, Oliveira PS (1999) Ant-Homoptera Interactions in a Neotropical Savanna: The Honeydew-Producing Treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its Associated Ant Fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae)1. *Biotropica* 31:135–144
- Durigan G, Baitello JB, Franco GADC, Siqueira MF (2004). Plantas do cerrado paulista: imagens de uma paisagem ameaçada. Páginas e Letras Editora e Gráfica, São Paulo
- Elliott JM, Wilson EO (1991) Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects. *The Journal of Animal Ecology* 60:718
- Fittkau EJ, Klinge H (1973) On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* 5:2
- Forel A (1886) Études myrmécologiques. Extrait des Annales de la Société Entomologique de Belgique. Tome xxx
- Grimaldi D, Engel MS (2005) Evolution of insects. Massachussets, Cambridge University Press, 755p
- Hansen LD, Klotz JH (2005) Carpenter ants of the United States and Canada. Comstock Pub. Associates, Ithaca
- Herrera CM, Pellmyr O (eds) (2002) Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell Science, Oxford, UK ; Malden, MA
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass
- Hölldobler B, Wilson EO (2009) The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies, 1st ed. W.W. Norton, New York

- Jouquet P, Dauber J, Lagerlöf J, et al (2006) Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32:153–164
- Kaminski LA, Sendoya SF, Freitas AVL, Oliveira PS (2009) Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoros: interações entre formigas e lepidópteros. *Oecologia Australis* 13:27–44
- Koptur S (1992) Extrafloral Nectary-mediated interactions between insects and plants. In: *Insect-plant interactions* (ed. Bernays E). CRC Press Boca Raton, pp. 81-129
- Lach L, Hobbs RJ, Majer JD (2009) Herbivory-induced extrafloral nectar increases native and invasive ant worker survival. *Population Ecology* 51:237–243
- Lavelle P, Bignell D, Lepage M, Wolters V, Roger P, Ineson P, Heal OW, Dhillon (1997) Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, v.33, p.159-193
- Leal IR, Oliveira PS (1998) Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 30:170–178
- Lopes CT, Vasconcelos HL (2008) Evaluation of three methods for sampling ground-dwelling Ants in the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 37:399–405
- Lundgren JG (2009) *Relationships of natural enemies and non-prey foods*. Springer, Dordrecht
- Machado RB, Ramos-Neto MB, Pereira PGP, Caldas E, Gonçalves DA, Santos NS, Tabor K, Steininger M (2004) Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Relatório técnico, Conservação Internacional Brasil, Brasília
- Madureira M, Schoereder J, Ribas C, et al (2010) The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical cerrado savanna. *Terrestrial Arthropod Reviews* 3:3–27
- Magalhães VB, Espírito Santo NB, Salles LFP, et al (2018) Secondary seed dispersal by ants in Neotropical cerrado savanna: species-specific effects on seeds and seedlings of

- Siparuna guianensis (Siparunaceae): Secondary seed dispersal by ants. *Ecological Entomology* 43:665–674
- Mcarthur AJ (2007) A key to *Camponotus* Mayr of Australia: In: Snelling, R.R., Fisher, B. L. & Ward, P. S. (Eds.): *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae) homage to E. O. Wilson, 50 years of contributions*. *Memoirs of the American Entomological Institute* 80: 290-351
- Morais HC, Benson WW (1988) Recolonização de vegetação de cerrado após queimada por formigas arborícolas. *Revista Brasileira de Biologia*, 48: 459-466
- Oliveira PS, Brandão CRF (1991) The ant community associated with extrafloral nectaries in Brazilian cerrados. In: *Ant-Plant Interactions*. Cutler, D.F. & Huxley, C.R. (editors). Oxford University Press, Oxford. pp. 198-212
- Oliveira PS, Freitas AVL (2004) Ant plant herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–570
- Oliveira PS, Leitao-Filho HF (1987) Extrafloral Nectaries: Their Taxonomic Distribution and Abundance in the Woody Flora of Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 19:140
- Oliveira PS, Marquis RJ (eds) (2002) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York Chichester, West Sussex
- Ronque MUV, Azevedo-Silva M, Mori GM, et al (2016) Three ways to distinguish species: using behavioural, ecological, and molecular data to tell apart two closely related ants, *Camponotus renggeri* and *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae): Differentiation patterns in ant species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 176:170–181
- Ronque MUV, Fourcassié V, Oliveira PS (2018) Ecology and field biology of two dominant *Camponotus* ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Brazilian savannah. *Journal of Natural History* 52:237–252
- Santos JC, Del-Claro K (2002) As formigas tecelãs do cerrado. *Ciência Hoje* V.32, P68-71

- Santos JC, Del-Claro K (2009) Ecology and behaviour of the weaver ant *Camponotus*( *Myrmobrachys* ) *senex*. *Journal of Natural History* 43:1423–1435
- Sendoya SF, Freitas AVL, Oliveira PS (2009) Egg-Laying Butterflies Distinguish Predaceous Ants by Sight. *The American Naturalist* 174:134–140
- Sendoya SF, Oliveira PS (2017) Behavioural ecology of defence in a risky environment: caterpillars versus ants in a Neotropical savanna: Caterpillar defence against ant predation. *Ecological Entomology* 42:553–564
- Stadler B, Dixon AFG (2008) Mutualism: ants and their insect partners. Cambridge University Press, Cambridge ; New York
- Strassburg BBN, Brooks T, Feltran-Barbieri R, et al (2017) Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution* 1:0099
- Sudd JH (1982) Ants: foraging, brood behaviour, and polyethism. In Herman, H.R. (ed). *Social insects*. New York, Academic Press, 1982, 385p
- Tannus JLS, Assis MA (2004) Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina - SP, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27:489–506
- Tannus JLS, Assis MA, Morellato LPC (2006) Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina-SP. *Biota Neotropica* v6(n3)
- Tobin JE (1995) Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: Lowman, M. D.; Nadkarni, N.M. (eds) *Forest Canopies*. New York. Academic Press, 1995, 624p
- Vasconcelos HL, Maravalhas JB, Feitosa RM, et al (2018) Neotropical savanna ants show a reversed latitudinal gradient of species richness, with climatic drivers reflecting the forest origin of the fauna. *Journal of Biogeography* 45:248–258
- Vidal MC, Sendoya SF, Oliveira PS (2016) Mutualism exploitation: predatory drosophilid larvae sugar-trap ants and jeopardize facultative ant-plant mutualism. *Ecology* 97:1650–1657

- Wilson EO (1976) Which are the most prevalent ant genera? *Studia Entomologica*, n.s., 19 (1-4): 187-200
- Yamamoto M, Del-Claro K (2008) Natural history and foraging behavior of the Carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Camponotini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethologica* 11:55–65
- Zanchetta D, Silva CEF, Reis CM, Silva DA, Fernandes FF.S, Lutgens HD, Tannus JLS, Pinheiro LS, Martins MRC, Sawaya R (2006) Plano de Manejo Integrado. Estações Ecológica e Experimental de Itirapina/SP. Primeira R., Itirapina, SP
- Zorzenon FJ, Campos AEC, Justi Jr, Potenza MR (2011) Principais pragas da arborização urbana II: Formigas carpinteiras. Disponível em: [http://www.biologico.sp.gov.br/artigos\\_ok.php?id\\_artigo=166](http://www.biologico.sp.gov.br/artigos_ok.php?id_artigo=166)>. Acessado em 15 de agosto, 2017



HISTÓRIA NATURAL, COMPORTAMENTO E ECOLOGIA DE  
*CAMPONOTUS LEYDIGI* FOREL (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)  
EM VEGETAÇÃO DE CERRADO

## INTRODUÇÃO

Os ecossistemas tropicais são extremamente complexos e a compreensão de sua estrutura trófica e rede de interações requer um conhecimento detalhado do modo de vida das espécies neles inseridas. A importância da história natural vem de sua base como fonte para a compreensão da biologia da espécie em questão, permitindo uma busca por padrões em nível específico, das interações entre espécies, ou ainda em padrões ecológicos mais amplos nas diversas escalas da comunidade. As observações de história natural no campo são importantes não apenas para descrever comportamentos de um organismo, mas também para identificar os fatores que moldam a estrutura de comunidades biológicas, contribuindo também para testar teorias. Desta maneira, o estudo de história natural das espécies é essencial para o entendimento da manutenção, origem, e significância da biodiversidade (Fleischner 2002, Ricklefs 2012).

A biodiversidade animal da Terra é necessariamente representada pelos artrópodos, grupo que também se destaca como sendo o mais dominante e por possuir uma estimativa de 30 milhões de espécies em regiões tropicais (Erwin 1982, Wilson 1987). Dentre os Insecta, a família Formicidae se destaca como sendo a mais dominante, além de apresentar ampla distribuição geográfica (Hölldobler & Wilson 1990). O seu modo de vida eusocial, a sua estabilidade populacional, abundância local, eficiência no forrageamento e a sua diversidade alimentar são alguns dos fatores que conferiram o sucesso ecológico aos Formicidae (Hölldobler & Wilson 1990). Acerca da diversidade dos hábitos alimentares das formigas, podemos citar as interações estabelecidas com outros seres vivos, como as associações com os insetos trofobiontes (Hölldobler & Wilson 1990), associações com plantas que possuem nectários extraflorais (Bentley 1976), associações com fungos basidiomicetos e também a representatividade das formigas como importantes predadores de solo (Hölldobler & Wilson 1990).

Em se tratando das 16.025 espécies de formigas que foram descritas, cerca de 6% (1.023) pertencem somente ao gênero *Camponotus*. O gênero é atualmente o maior da família Formicidae e também se encontra amplamente distribuído nos ambientes terrestres (AntWeb 2018). No caso da região Neotropical, as espécies de *Camponotus* encontram-se distribuídas em uma grande variedade de ambientes, de regiões com densas florestas tropicais a ambientes abertos semiáridos (Kempf 1972). No cerrado, *Camponotus* exercem importantes contribuições ecológicas por consumirem secreções açucaradas de plantas e insetos, se

alimentarem de frutos carnosos e também por predarem artrópodos (Del-Claro & Oliveira 1999, Christianini et al. 2007, Lopes & Vasconcelos 2008, Santos & Del-Claro 2009, Schoereder et al. 2010, Camacho & Vasconcelos 2015, Ronque et al. 2016, 2018).

A formiga *Camponotus leydigi* atualmente se encontra citada em estudos que envolvem amostragens de formigas (Marques et al. 2002, Born et al. 2009, Souza & Delabie 2012, Corassa et al. 2013). Sendo amplamente distribuída na região do território brasileiro, a espécie possui sua biologia desconhecida. Aparentemente *C. leydigi* pode apresentar importantes papéis ecológicos no cerrado por já existirem registros de interações suas com plantas e insetos trofobiontes (Kaminski et al. 2009, Schoereder et al. 2010). Assim o estudo de sua história natural seria importante para sabermos mais não apenas sobre o gênero *Camponotus*, mas também para compreendermos mais sobre os hábitos comportamentais e ecológicos deste grupo de formigas que é tão importante nas relações com plantas e outros artrópodes no cerrado (Oliveira & Freitas 2004).

O objetivo deste estudo é investigar o hábito de nidificação, o comportamento, a ecologia e outros fatores que envolvem a história natural da formiga *Camponotus leydigi* em vegetação de cerrado. Especificamente têm-se como objetivos: (1) investigar o padrão de atividade diário das colônias durante as estações fria/seca e quente/chuvosa; (2) determinar a dieta da espécie; (3) avaliar a área de forrageamento das colônias; (4) descrever o modo de nidificação e a arquitetura dos ninhos e (5) coletar dados naturalísticos no campo sobre *Camponotus leydigi*, acrescentando dessa forma, mais informações sobre a biologia desta espécie.

## METODOLOGIA

### Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica de Itirapina, localizada no Município de Itirapina (22°14'43'' S, 47°53'23''O). A unidade possui vegetação constituída por fisionomias abertas de cerrado *sensu lato* e por manchas compostas de cerradão e de cerrado *sensu stricto*, no entanto as áreas de estudo se caracterizavam como a de cerrado campo úmido (Tannus & Assis 2004, Tannus et al. 2006, Zanchetta et al. 2006). A temperatura média anual é de 21,9°C, sendo que nos meses mais quentes (janeiro e fevereiro) varia de 24,8 a 24,9°C, e na época mais fria (junho e julho) varia de 17,8 a 17,9°C. A precipitação média anual é de 1459 mm, sendo os meses entre outubro e março os mais chuvosos (1128 mm em média), e os meses de abril a setembro o período mais seco (331 mm) (Zanchetta et al. 2006).

### Localização das entradas dos ninhos

Operárias de *Camponotus leydigi* que forrageavam na vegetação e no solo foram encontradas por varredura visual em uma área equivalente a cerca de 12 m<sup>2</sup>. Quantidades pequenas de solução de água e açúcar eram então colocadas nas proximidades das operárias, com auxílio de um conta-gotas. Após descobrirem a solução açucarada, as operárias ingeriam o líquido, ficavam repletas (gáster cheio) e dirigiam-se até as entradas dos seus ninhos, cuja localização era então registrada. Dessa maneira, foram encontrados 42 entradas de ninhos de *C. leydigi* na Estação Ecológica de Itirapina. Os subninhos foram designados numericamente de acordo com a ordem em que foram encontrados e também com letras (ex. N11, NN03, NV etc.)

### Padrão de atividade

Para se realizar os levantamentos do ritmo da atividade das operárias de *C. leydigi*, oito subninhos foram observados na Estação Ecológica de Itirapina, sendo que quatro subninhos foram amostrados em setembro de 2015 (estação fria/seca) e outros quatro subninhos durante o início do mês de março em 2017 (estação quente/chuvosa). As sessões de amostragem foram realizadas em intervalos de 2 horas, ao longo de 24 horas. Em cada sessão, quatro subninhos foram observados de forma que seu ritmo de atividade foi determinado por meio de 12 sessões que duravam 20 minutos cada. Durante as amostragens foram registrados

o número de formigas que entravam e saíam de cada subninho, assim como a temperatura ambiente e umidade relativa do ar.

Os subninhos utilizados para registrar o padrão de atividade na estação fria/seca distavam 11 a 44 m entre si, e foram designados como N2, N6, N9 e N15. Os subninhos utilizados na estação quente/chuvosa distavam 38 a 81 m entre si, e foram designados como NN07, NL, NV e NC. Os subninhos amostrados em diferentes estações do ano distavam entre si cerca de 200 m. Depois de completadas as amostragens, os dados de padrão de atividade foram analisados pelo coeficiente de Spearman.

## **Dieta**

Foram utilizadas duas metodologias para as coletas de dados sobre o hábito alimentar da formiga *Camponotus leydigi* na Estação Ecológica de Itirapina. Uma metodologia consistia da captura de formigas que carregavam itens alimentares (avaliação da alimentação sólida) e outra que se tratava da análise da proporção entre dieta líquida e sólida registrada por filmagens nas entradas dos subninhos.

No que se refere às dietas sólidas, foram feitas observações divididas em dois períodos do dia. O primeiro período era realizado durante a manhã, das 8:00 às 11:00 h. O segundo período era das 16:00 às 18:30 h. As observações foram feitas durante os meses de dezembro de 2015 (subninhos N2, N4, N8, N11), durante agosto a novembro 2016 (subninhos NN03 e NN04) e durante fevereiro a março 2017 (subninhos NN10, NN04, NN09, NN12). Ao total foram contabilizadas 72 horas de observações em nove dos subninhos marcados.

Indivíduos de *C. leydigi* avistados retornando ao subninhos com itens entre suas mandíbulas eram aprisionados com pequenos frascos de plástico transparentes e de formato cilíndrico. Os frascos eram fixados em solo arenoso com sua abertura voltada para baixo, prendendo desta maneira a formiga que estava carregando a presa. No instante que a formiga subia na parede do frasco, o mesmo era tampado e o item alimentar era liberado pela formiga e coletado com pinça. Depois de coletados e de acordo com sua natureza, os itens foram armazenados em *ependorfs* contendo álcool 70% ou guardados a seco. No laboratório, todo o montante recolhido e já identificado era mantido em estufa a 60°C durante 48 horas. Depois de secos, os itens eram pesados em uma balança de precisão Shimadzu Ay 220.

Foram feitos registros em vídeo (filmadora Sony Handycam DCR-SR85) para amostragem da relação entre dieta líquida e sólida em *C. leydigi*. Por meio de filmagens consecutivas nas entradas de quatro subninhos (52 horas), foi registrado o número de operárias de *C. leydigi* retornando aos subninhos com o gáster repleto (caracterizadas por apresentarem o gáster com as membranas dos inter-segmentos distendidas, em razão da ingestão de alimento líquido) o número de indivíduos trazendo itens sólidos (dieta sólida), e também o número de indivíduos retornando aos subninhos sem qualquer tipo de alimento.

### **Área de vida - forrageamento**

A fim de se determinar a área de vida de colônias de *C. leydigi*, 215 operárias foram marcadas com tinta esmaltada (Testors Co. Rockford) na região do tórax, gáster e pernas. Foram utilizadas três cores de tinta para designar os três subninhos monitorados (NN03 - branca, NN04 - verde e NN10 - amarela). Para atrair as formigas a serem marcadas, pequenos recipientes contendo água e açúcar foram dispostos no entorno das entradas dos subninhos mencionados. Depois da marcação, 48 forrageadoras foram monitoradas a partir do momento que saíram dos seus respectivos subninhos (09 formigas do NN03, 24 formigas do NN04 e 15 formigas do NN10). As formigas foram seguidas até a sua distância máxima antes de retornarem aos respectivos subninhos, ou até onde foi possível observá-las. As rotas seguidas pelas formigas foram mapeadas por meio da fixação no solo de estacas amarelas numeradas. Ao seguir as formigas marcadas, era fixada uma nova estaca no solo a cada mudança de direção do trajeto. O monitoramento de forrageamento das operárias e o mapeamento das rotas foram realizados nos meses de abril e setembro de 2016 e em fevereiro de 2017, totalizando de 96 horas de observações.

Depois de completado o mapeamento das diferentes trajetórias seguidas pelas formigas monitoradas, foram colocados pratos (total de 225) descartáveis de cor rosa sob as estacas amarelas. Esses pratos serviram de referência visual para se construir um mapa geral com todas as rotas que as formigas marcadas utilizaram. A partir de fotografias aéreas georreferenciadas (35 e 85m de altitude) capturadas em 90° por um drone (Phantom 4 DJI), foi construído um mapa da área de vida que *C. leydigi* apresentou nos meses monitorados.

## Nidificação

Para descrever a arquitetura dos subninhos, foi utilizada a técnica de moldagem com gesso ortodôntico, aplicada por Tschinkel (2005). O gesso ortodôntico em pó (Yamayi®) apresenta menor tempo de secagem do que o gesso convencional, e possui também uma maior rigidez e durabilidade. Imerso em solução aquosa, o composto foi derramado nas entradas de oito subninhos de *C. leydigi*. Depois de enrijecido, a arquitetura interna dos subninhos fica evidenciada, incluindo a disposição dos túneis e câmaras subterrâneas. Para complementar essa etapa do estudo, 12 subninhos de *C. leydigi* foram descritos a partir de escavações.

## Observações naturalísticas de campo

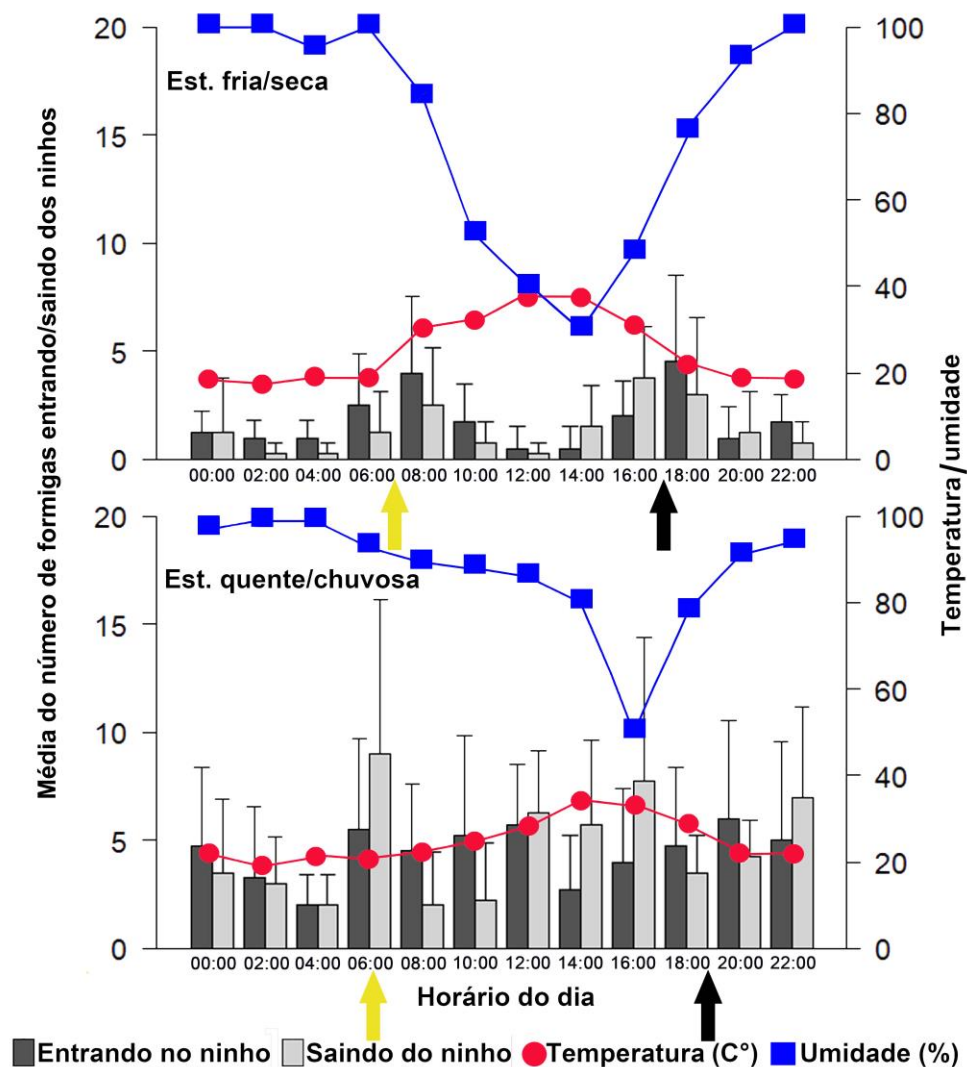
Durante as visitas ao campo, todos os comportamentos relevantes à biologia de *C. leydigi* foram registrados em notas, gravações de voz, em vídeos e em fotografias. Os vídeos, muito utilizados para análises de comportamentos das operárias que saíam e voltavam dos subninhos, foram feitos com a filmadora Sony Handycam DCR-SR85 que possui modo de filmagem noturna. A partir da utilização desses vídeos foi possível registrar diversos comportamentos da espécie de estudo. Já as fotografias presentes nesse trabalho foram feitas com a câmera DSRL Nikon D90 e acessórios para macrofotografia.

Para complementar as observações de campo, colônias de *C. leydigi* foram coletadas (N = 8) e acomodadas na sala de criação de formigas, localizada no Departamento de Biologia Animal da Universidade Estadual de Campinas. O número de adultos e imaturos das colônias coletadas foi registrado em laboratório.

## RESULTADOS

### Padrão de Atividade

Na amostragem realizada durante a estação fria/seca, as operárias de *C. leydigi* exibiram um padrão de atividade com distribuição bimodal, definido por um maior ritmo de suas operárias retornando e deixando os ninhos no início da manhã (06:00 às 08:00 h) e no fim da tarde (16:00 às 18:00 h), ficando caracterizado entre esses dois períodos e também durante o período noturno, uma baixa atividade de forrageio. Ainda como nota, foi registrado que um dos subninhos amostrados teve a sua entrada obstruída por indivíduos de *E. brunneum* (veja pág. 48) durante um dos intervalos de monitoramento. **Fig. 5.**



**Figura 5:** Atividade diária de colônias *Camponotus leydigi* no cerrado da Estação Ecológica de Itirapina, monitoradas na estação fria/seca (setembro de 2015: 4 colônias) e quente/chuvosa



(março de 2017: 4 colônias). As barras verticais indicam a média ( $\pm$  desvio padrão) do número das operárias de *C. leydigi* que chegavam (cinza escuro) e deixavam (cinza claro) os subninhos marcados (N=8) em intervalos de 20 minutos. As linhas em vermelho indicam a temperatura e as azuis se referem à umidade relativa do ar. As setas amarelas e pretas indicam o nascer e o pôr do sol, respectivamente.

Na estação quente/chuvosa a atividade de *C. leydigi* foi bem mais intensa do que na estação fria/seca e mais homogênea ao longo das 24 horas, havendo inclusive maior forrageamento noturno (**Fig.5**). Foi observado também que assim como na estação fria/seca, inicialmente houve um aumento da atividade de operárias registrado durante a faixa compreendida entre 06:00 às 08:00 h, no entanto a atividade das formigas permaneceu relativamente alta até a faixa entre 20:00 às 22:00 h, período que se definiu por atingir o pico de atividade. De uma maneira menos intensa comparada à estação fria/seca, indivíduos de *E. brunneum* também foram observados obstruindo um dos ninhos amostrados.

Nas duas estações do ano, o padrão de atividade das colônias de *C. leydigi* monitoradas não foi significativamente influenciado pela temperatura (Coeficiente de correlação de Spearman: Verão =  $p = 0.547$ ,  $\rho = 0.193$  / Inverno =  $p = 0.904$ ,  $\rho = -0.038$ ) nem pela umidade (Verão =  $p = 0.262$ ,  $\rho = -0.351$  / Inverno =  $p = 0.898$ ,  $\rho = 0.041$ ).

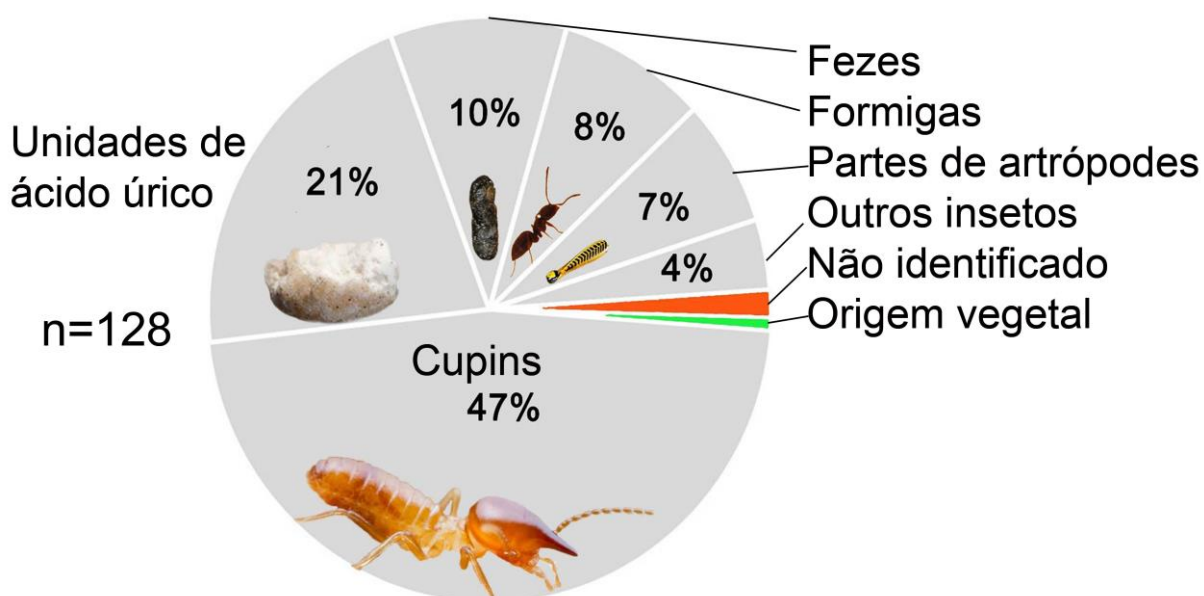
## Dieta

Operários de cupins representaram cerca de 47% dos itens alimentares (**Tabela 1 e Fig.6**) recolhidos pelas operárias de *C. leydigi*. Somado a outros grupos de presas capturadas/recolhidas por operárias de *C. leydigi*, tais como outras espécies de formigas, insetos e partes corporais de insetos e outros artrópodes, cerca de 65% do total dos itens sólidos consistiram de itens alimentares de origem animal (insetos e outros artrópodes).

**Tabela 1:** Itens alimentares coletados por operárias de *C. leydigi* no cerrado da Estação Ecológica de Itirapina. Nove subninhos de *C. leydigi* foram monitorados em períodos intermitentes entre dezembro de 2015 a março de 2017, totalizando 72 horas de observações.

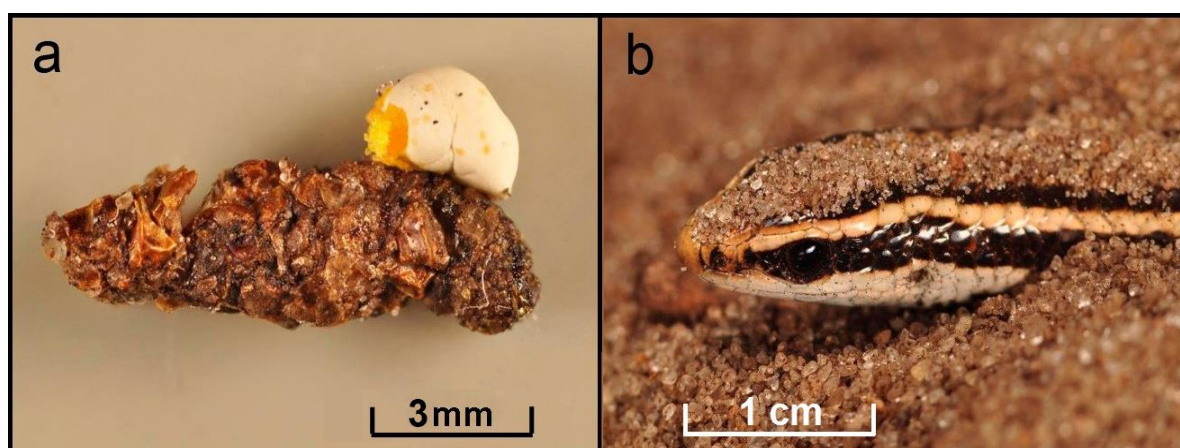
Identificação	(N/%)
Termitidae sp.	60 (46,8)
Unidades de ácido úrico solidificado de Squamata	27 (21)
<i>Pellets</i> de fezes	13 (10)
<i>Ectatomma brunneum</i>	8 (5,6)
<i>Pheidole</i> sp.	2 (1,4)
<i>Camponotus</i> sp.	1 (0,7)
Perna de Orthoptera	1 (0,7)
Perna de Insecta	1 (0,7)
Abdômen de Insecta	1 (0,7)
Cefalotórax de aranha	1 (0,7)
Partes de artrópodos	5 (3,5)
Diptera sp.	1 (0,7)
Buprestidae sp.	1 (0,7)
Cicadellidae sp.	3 (2,1)
*Não identificado	2 (1,4)
Origem vegetal	1 (0,7)
TOTAL	128

\* Aglomerado de grãos de areia envolto a pequenos detritos de coloração marrom escura.



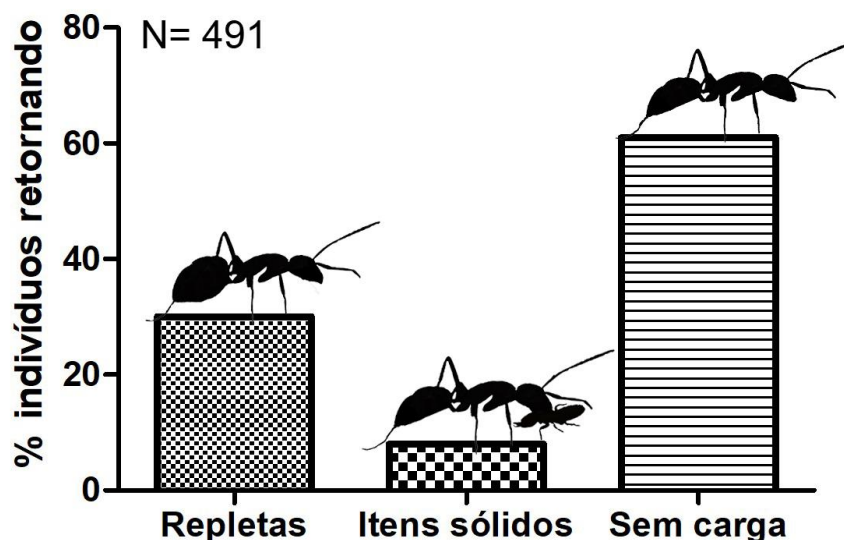
**Figura 6:** Gráfico resumido sobre a frequência de itens alimentares coletados por operárias de *C. leydigi* no cerrado da Estação Ecológica de Itirapina. N = 128 itens alimentares. Fotos: Soares H. Jr. e Wild A.

O segundo grupo de itens mais coletados pelas operárias (21%, **Tab. 1**) consistiu de unidades de ácido úrico solidificado que estão presentes nas fezes de pequenos lagartos e outros Squamata que habitam a região (**Fig. 7a**). Essas excretas são provenientes de indivíduos de *Micrablepharus atticolus* (Squamata: Gymnophthalmidae) (**Fig. 7b**). Observações no campo confirmaram que as unidades de ácido úrico encontrados em fezes *M. atticolus* são de fato coletados por operárias de *C. leydigi* nas proximidades do subninho, tal comportamento foi registrado em vídeo. Possivelmente *C. leydigi* também coleta unidades de ácido úrico de outros lagartos, como os pertencentes aos gêneros *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) e *Ameiva* (Squamata: Teiidae), já observados próximos aos locais dos subninhos monitorados. A coleta desses recursos também pode ser proveniente de excretas de cobras que habitam a região. Pequenos *pellets* de fezes de vertebrados e invertebrados foram coletados em menor quantidade por operárias de *C. leydigi* (**Tab. 1**).



**Figura 7:** **a** - Ácido úrico solidificado (estrutura branca) nas fezes do lagarto *Micrablepharus atticolus*. **b** - O pequeno lagarto *Micrablepharus atticolus* registrado nas proximidades dos subninhos de *C. leydigi* na Estação Ecológica de Itirapina. Fotos: H. Soares Jr.

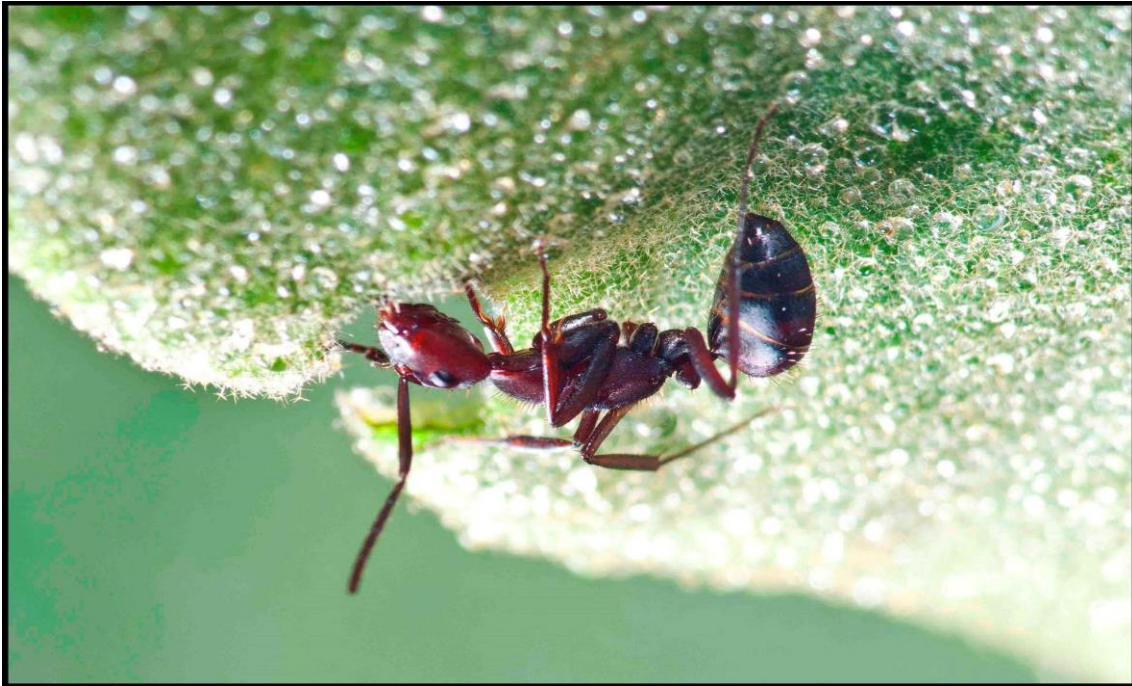
A comparação entre a dieta sólida e líquida através de filmagens nas entradas dos subninhos mostrou que as operárias de *C. leydigi* (N= 491) retornam (também solitariamente) aos subninhos trazendo recursos líquidos 3,7 mais vezes do que com recursos sólidos (31% versus 8% das forrageadoras) (**Fig. 8**). Esse resultado demonstra que o consumo de exsudados de plantas com NEFs e de insetos trofobiontes (membracídeos, afídeos, coccídeos e pseudococcídeos) é predominante nesta espécie do cerrado (ver exemplos na **Fig. 12**). As filmagens confirmaram ainda que boa parte dos itens sólidos trazidos pelas forrageadoras (e que puderam ser identificadas em vídeo) consistia de cupins e de unidades de ácido úrico solidificado.



**Figura 8:** A frequência entre as forrageadoras de *C. leydigi* retornando aos subninhos carregando recursos alimentares líquidos, sólidos ou recursos ausentes. Os dados se baseiam em quatro subninhos monitorados durante 53 horas de filmagens.

Operárias de *C. leydigi* foram também observadas consumindo o limbo foliar de arbustos de *Gocnathia barrosii* (Asteraceae; **Fig. 9**). Outras espécies de formigas, e também vespas, já foram observadas consumindo folhas desta espécie no local de estudo (H. Soares Jr., observação pessoal; S. F. Sendoya, dados não publicados). Foram observados casos de necrofagia entre indivíduos de *C. leydigi* nas colônias mantidas em ninhos artificiais no laboratório. Esse hábito foi descoberto porque frequentemente eram encontradas operárias mortas que foram inteiramente desmembradas, sendo que as diferentes partes corporais (antenas, pernas, cabeça, tórax, gáster) maiores se mostraram ocas (**Fig. 10a**). A constatação do hábito necrófago se comprovou com observações diretas e registros em vídeo do comportamento de operárias levando pedaços das formigas mortas para dentro dos tubos de ensaio. Certa vez em campo também foi observada uma operária de *C. leydigi* carregando um indivíduo desmembrado para o interior do subninho (**Fig. 10b**).





**Figura 9:** Operária de *C. leydigi* consumindo limbo foliar de *Gocnathia barrosii*.  
Foto: H. Soares Jr.

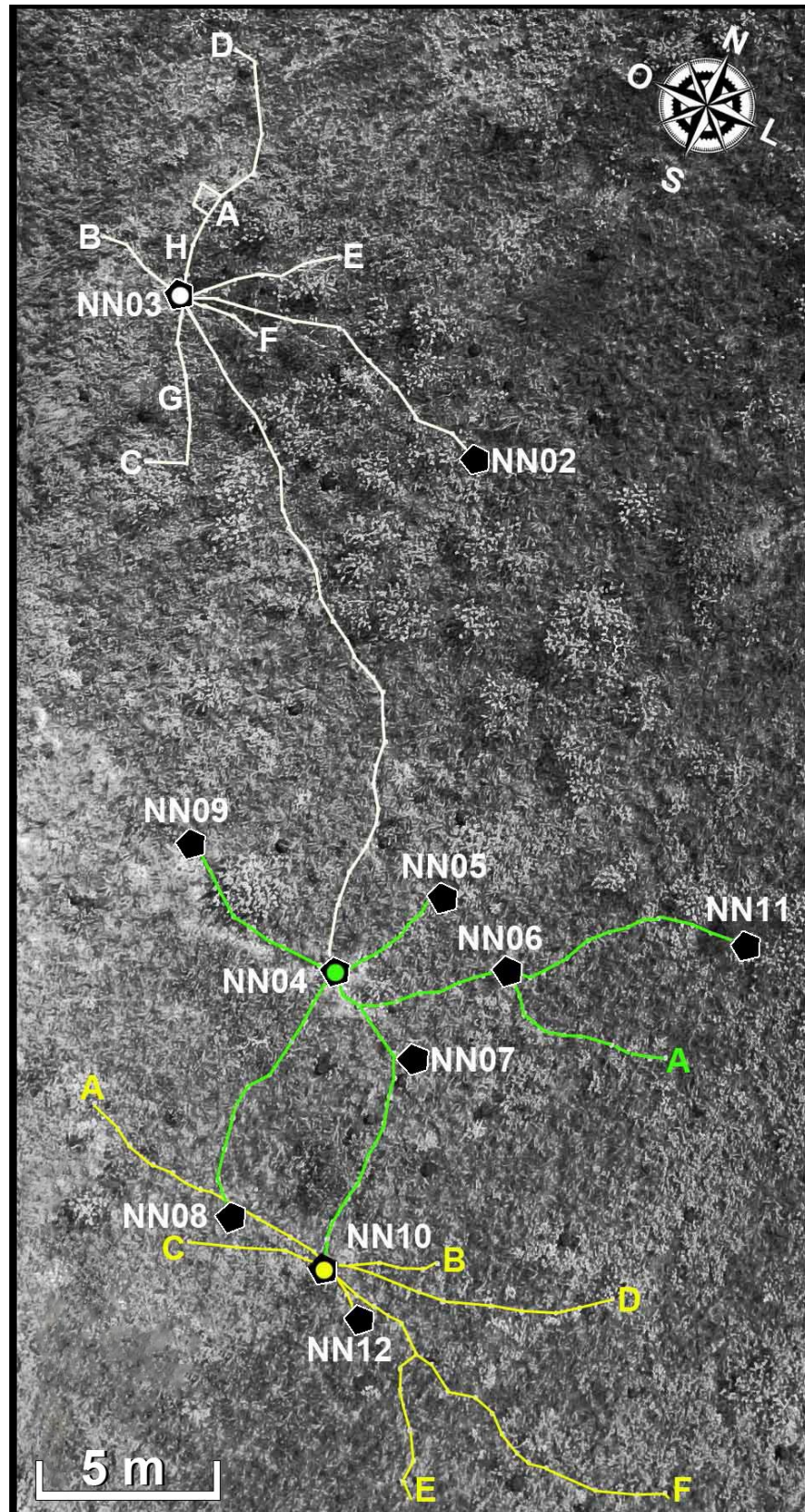


**Figura 10:** Necrofagia em *C. leydigi*. **a** - Durante a manutenção das colônias trazidas ao laboratório, operárias de *C. leydigi* eram frequentemente encontradas desmembradas junto de outros exoesqueletos. **b** - Em campo, um registro de uma forrageadora de *C. leydigi* carregando outro indivíduo desmembrado em direção ao subninho. Fotos: H. Soares Jr.

### Área de vida-forrageamento

Como resultado do monitoramento de três subninhos de *C. leydigi* na Estação Ecológica de Itirapina, foi construído um mapa (**Fig. 11**) a partir dos percursos apresentados pelas formigas que foram seguidas (evidenciado no mapa em diferentes cores).





**Figura 11:** Uma super colônia de *C. leydigi* observada a 85 m de altura na Estação Ecológica de Itirapina. Durante os meses de abril e setembro de 2016, e fevereiro de 2017, 48 formigas provenientes de três subninhos (NN03 - rotas brancas, NN04 - rotas verdes e NN10 - rotas amarelas) foram seguidas, levando a descoberta de outros subninhos por meio de uma rede de rotas de longa duração.

Em abril de 2016, nove operárias de *C. leydigi* marcadas com a cor branca foram seguidas a partir da entrada no subninho NN03. Nenhum registro de recrutamento foi observado. Foi observado que formigas não marcadas utilizaram as mesmas rotas seguidas pelas operárias marcadas. O monitoramento do subninho NN04, realizado em setembro de 2017, envolveu o acompanhamento de 24 operárias (em sua maioria marcadas com a cor verde) e permitiu a descoberta de entradas de outros subninhos associados. O subninho NN04 apresentou conexões com outros seis subninhos (NN05, NN06, NN07, NN08, NN09 e NN10). A terceira etapa de marcação de formigas ocorreu no fim do mês de fevereiro de 2017 e foi realizada no subninho designado como NN10. A seguir, na **Tabela 2**, são apresentadas um resumo dos comportamentos observados em *C. leydigi* que foram monitoradas durante o estudo de área de vida.

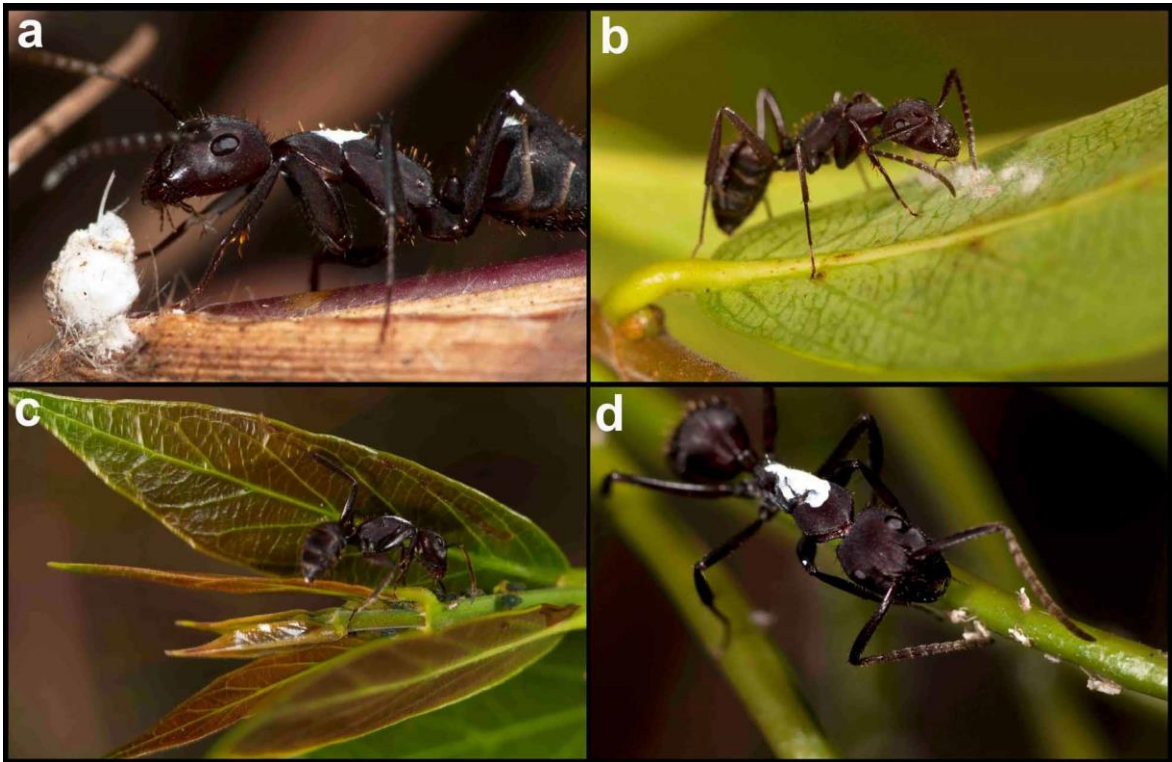
**Tabela 2:** Comportamentos registrados em operárias de *C. leydigi* monitoradas durante os meses de abril e setembro de 2016 e fevereiro de 2017.

Comportamentos observados	Nº indivíduos	Rota(s) Fig. 11	Distâncias (m)	Registros
01 - Interações com trofobiontes em <i>Melinis minutiflora</i> (Poaceae) e <i>F. glabrescens</i> (Apocynaceae).	1	NN03-H	1,5	<b>Fig. 12a-b</b>
02 - Interações com trofobiontes em <i>Byrsonima intermedia</i> (Malphiaceae).	1	NN03-E	6,5	--
03 - Interações (NEFs) em <i>Chamaecrista desvauxii</i> (Fabaceae).	1	NN03-F	3,6	<b>Fig. 21b</b>
04 - Conexão entre subninhos por operária repleta.	1	NN03-NN04	30	--
05 - Interações com afídeos em <i>Fosteronia glabrescens</i> (Apocynaceae).	1	NN03-A	11	<b>Fig. 12c</b>
06 - Ataques de <i>spray</i> fórmico por indivíduos de <i>Camponotus</i> sp.	2	NN03-C, G	12	<b>Vídeo</b>
07 - Forrageio de operárias solitárias.	2	**NN03-B, D	13,5	--
08 - Conexões entre subninhos por operárias solitárias e repletas.	6	NN04-NN05, NN07, NN08	21	--
09 - Conexões entre subninhos por operárias solitárias.	3	NN04-NN09, NN08, NN06	26,5	--
10 - Conexão entre subninhos envolvendo transporte de ácido úrico.	1	NN04-NN05	5	<b>Vídeo</b>



11 - Conexões entre subninhos por recrutamento pareado operária-operária.	4	NN04-NN05, NN10	17	<b>Fig. 13</b>
12 - Conexão entre subninhos por recrutamento pareado operária-soldado.	2	NN04-NN09	7,8	--
13 - Conexões entre subninhos envolvendo transporte de prole.	4	NN04-NN10, NN05, NN07, NN09	28,5	<b>Fig. 14</b>
14 - Conexões entre subninhos por operárias solitárias e repletas.	2	NN06-NN04	7	--
15 - Conexão entre subninhos por operária.	1	NN06-NN11	8,6	--
16 - Conexão entre subninhos por operária repleta.	1	NN05-NN04	5	--
17 - Recrutamento pareado operária-operária até <i>Gocnathia polymorpha</i> .	2	NN10-A	12,3	--
18 - Recrutamento pareado operária-operária até <i>Gocnathia barrosii</i> .	2	NN10-D	13	<b>Vídeo</b>
19 - Conexão entre subninhos envolvendo <i>adult transport</i> .	2	NN10-NN12	3,5	<b>Vídeo</b>
20 - Recrutamento pareados, transporte de prole, operárias repletas.	9	*NN10-B, C, E, F	48	--
<b>Total</b>	<b>48</b>	<b>33</b>	<b>281</b>	

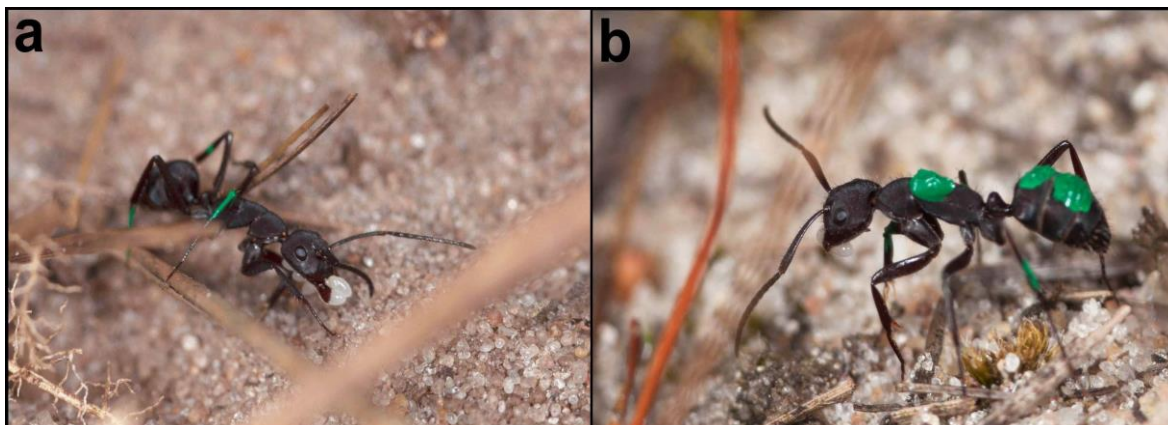
\*Nesses segmentos (comportamentos 7 e 20), as operárias de *C. leydigi* foram desavistadas, sendo marcadas no solo as suas últimas localizações observadas.



**Figura 12:** Monitoramentos de forrageadoras solitárias de *C. leydigi* interagindo com insetos trofobiontes na vegetação de cerrado de Itirapina. **a, b** - Operárias atendem coccídeos em *M. minutiflora* e *F. glabrescens*, respectivamente. **c, d** - Operárias atendem afídeos em folhas novas de *F. glabrescens*. Fotos: H. Soares Jr.



**Figura 13:** Conexões entre os subninhos por *tandem running* em *C. leydigi* na vegetação de cerrado de Itirapina. Ao sair do subninho NN04, uma operária marcada guiou outro indivíduo até um subninho NN10. Veja também a **Fig. 11 e Tab. 2**. Fotos: H. Soares Jr.



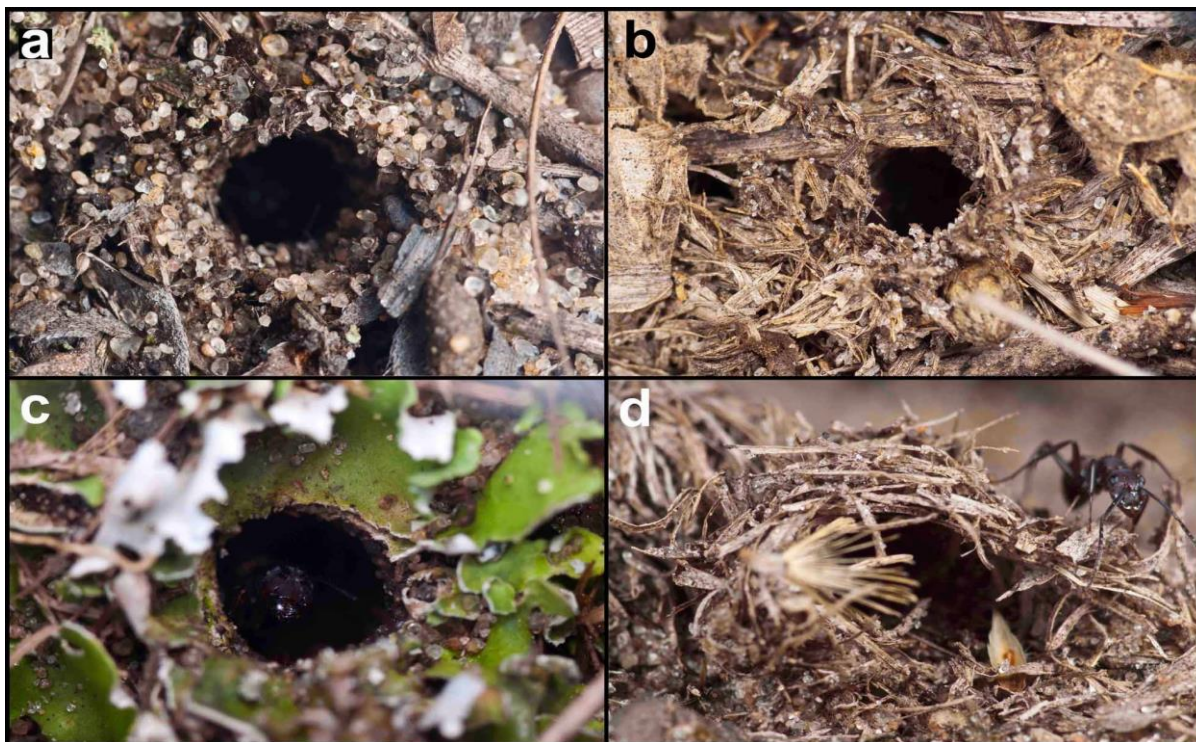
**Figura 14:** O compartilhamento de prole entre os subninhos da super colônia de *C. leydigi* na vegetação de cerrado de Itirapina. **a** - Ao sair do subninho NN04, uma operária marcada carregou ovos ao subninho NN07. **b** - Operária marcada transporta um único ovo do subninho NN04 ao subninho NN09. Veja também a **Fig. 11 e Tab. 2**. Fotos: H. Soares Jr.

## Nidificação

*Camponotus leydigi* é uma espécie de formiga terrícola, ou seja, seus subninhos são subterrâneos (**Fig. 15**). No total, foram encontrados 42 subninhos na Estação Ecológica de Itirapina. Durante as escavações, notou-se que o solo do local de estudo pode ser considerado como arenoso/escuro, não possuindo acúmulos de rochas ou demais sedimentos e se caracterizando por se apresentar amarelado e argiloso a partir de uma profundidade de cerca de 50 cm.

Quanto à entrada dos subninhos encontrados, a maioria ( $n = 37$ ) apresentou aberturas em formatos circulares (**Fig. 15a**). Quando a entrada do subninho se encontrava envolta por material vegetal seco (capim), ou mesmo por líquens, a abertura mantinha a mesma característica (**Fig. 15b, c**). Com um tamanho de abertura próximo ao da cabeça de um soldado, as entradas dos subninhos tinham cerca de 5 mm de diâmetro. Em sete subninhos foi observado a presença de uma estrutura semelhante a um toldo (**Fig. 15d**), que cobria seu orifício de entrada. Observada em lupa, notou-se que essas estruturas eram constituídas por capim.



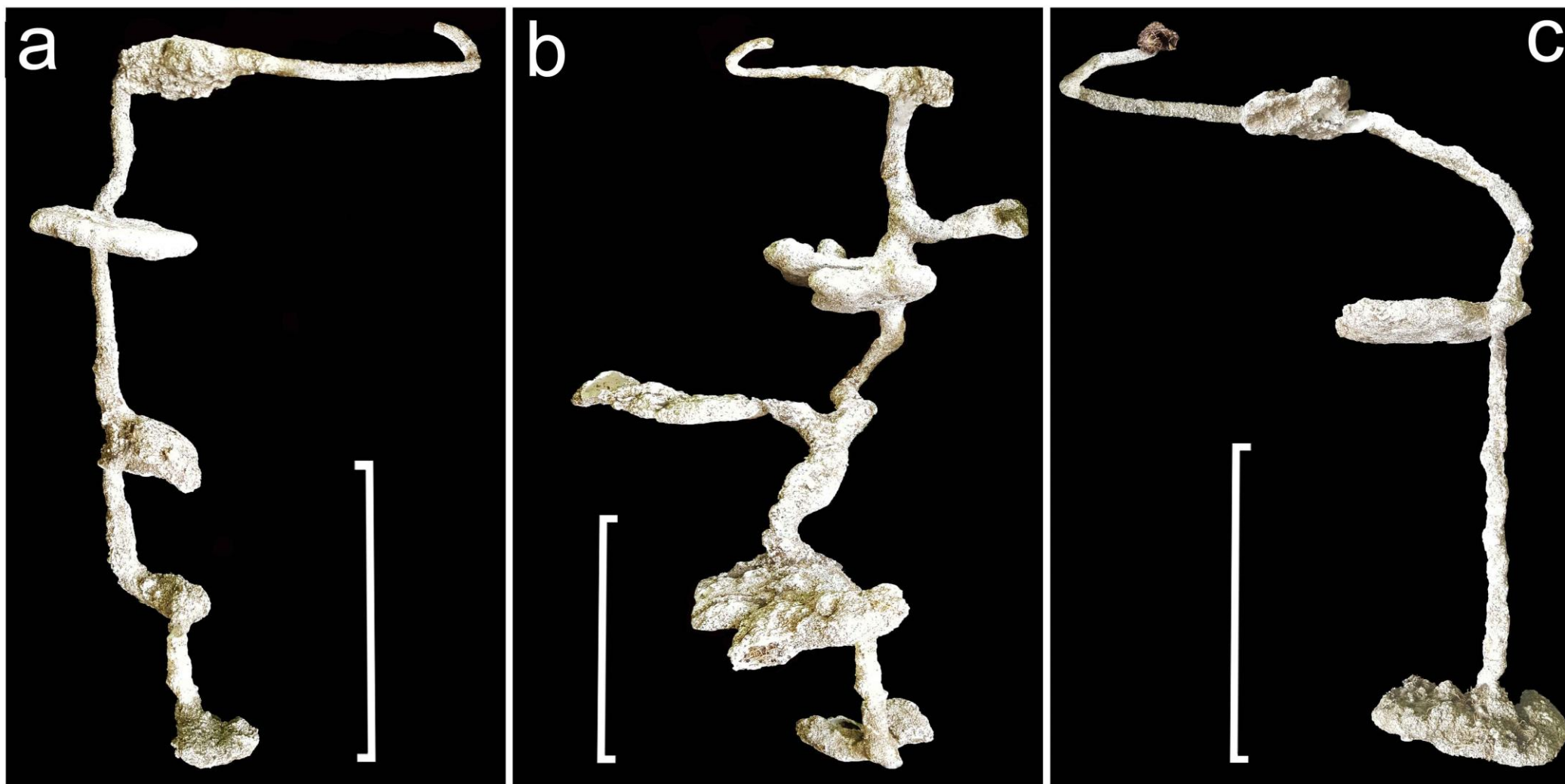


**Figura 15:** As entradas dos subninhos terrícolas de *C. leydigi*. **a** - Entrada em solo arenoso. **b** - Entrada envolta por material vegetal seco. **c** - Entrada envolta por líquen. **d** - Estrutura de toldo cobrindo a entrada do subninho. Fotos: H. Soares Jr.

Logo após o orifício de entrada, os subninhos de *C. leydigi* apresentam um túnel horizontal curvo, seguido por um túnel mais retilíneo, também horizontal e próximo a superfície do solo, esse túnel se segue por túneis verticais a maiores profundidades (**Fig. 16**). Os túneis verticais levam às sucessivas câmaras (de três a sete) e atingem aproximadamente de 35 a 55 cm de profundidade.

A maioria dos subninhos de *C. leydigi* registrados não são complexos em termos estruturais, possuindo um túnel único que se liga a sucessivas câmaras. Alguns subninhos mais simples possuem apenas duas pequenas câmaras situadas a menos de 10 cm da superfície do solo, com poucas operárias e um acúmulo de partes corporais de presas. Subninhos mais complexos podem atingir 55 cm de profundidade e apresentam túneis com bifurcações e mais câmaras (**Fig. 16b**).

Em três ocasiões foi observado que *C. leydigi* pode utilizar a estrutura radicular do capim nativo *Leptocoryphium* sp. (Poaceae) para nidificar, sendo possível observar adultos, pupas e larvas em meio às raízes da planta. No entanto, não foram encontrados resquícios de câmaras adicionais ou túneis a maiores profundidades, nem na periferia desses locais.



**Figura 16:** Moldes representativos dos subninhos de *C. leydigi*. Escalas = 15 cm (barras brancas). **a** - Um subninho simples. **b** - Um subninho complexo (NN04) que apresenta bifurcações de túneis, maior número de câmaras e maior profundidade. **c** - Um subninho simples com a estrutura de toldo na entrada.



## Observações naturalísticas de campo

### Bloqueio das entradas de subninhos por *Ectatomma brunneum*

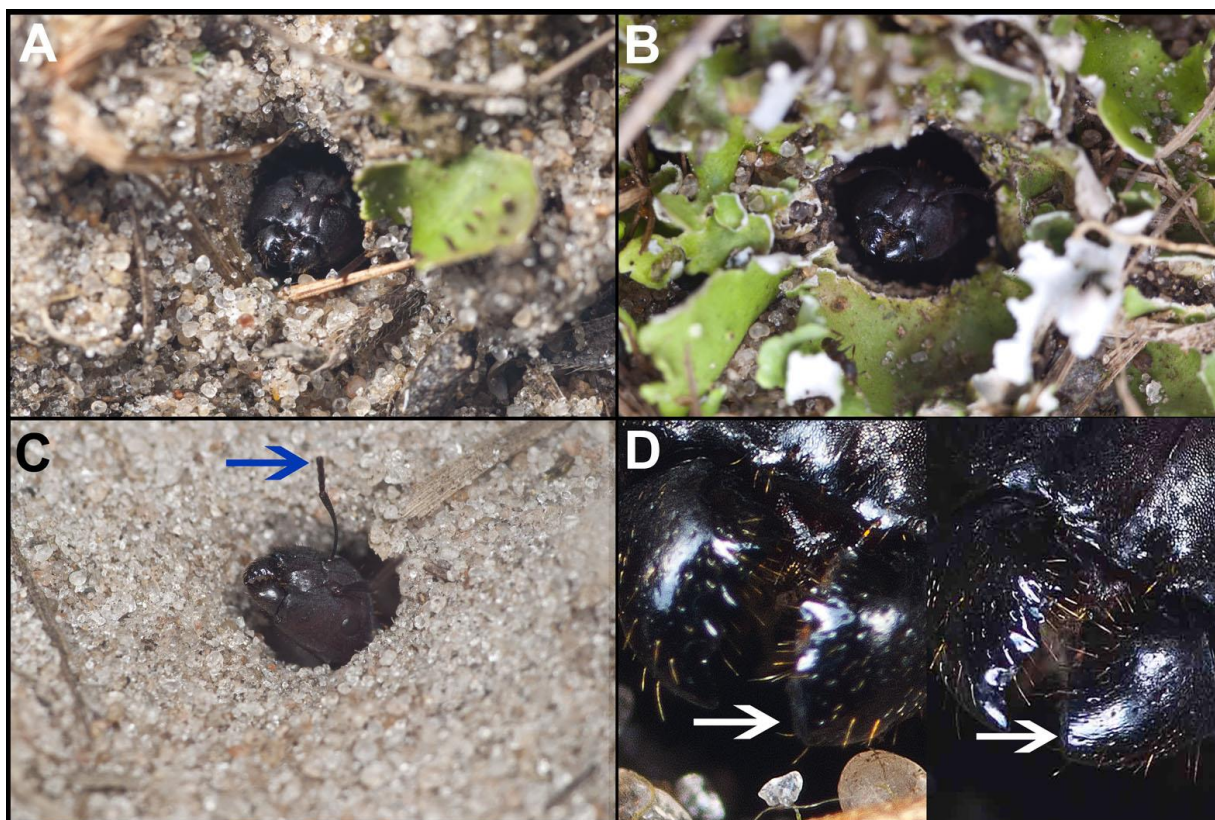
Operárias de *Ectatomma brunneum* (Ectatomminae) podem bloquear a entrada de subninhos de *C. leydigi* com pequenos gravetos, pedaços de folhas e outros materiais que encontram nas proximidades (**Fig. 17**). Foi notado que *E. brunneum* bloqueia os orifícios de entrada dos subninhos com materiais menores e maiores em comparação ao tamanho das entradas dos ninhos. Além do bloqueio, operárias solitárias de *E. brunneum* permanecem por extensos períodos nas proximidades da entrada do subninho de *C. leydigi* e comportam-se agressivamente, impedindo as operárias de *C. leydigi* de saírem para forragear através de investidas nas entradas dos subninhos e também tentando preda-las. Indivíduos de *C. leydigi* que regressam ao subninho também são atacados por *E. brunneum*. Ao serem inibidas de entrar no subninho, operárias de *C. leydigi* frequentemente refugiam-se na vegetação. Foi registrado também que indivíduos de *E. brunneum* invadem os ninhos de *C. leydigi*.



**Figura 17:** a, b e c - Entradas de subninhos de *C. leydigi* obstruídos pela ação de *E. brunneum* que utiliza diversos materiais encontrados nas proximidades. c - Devido à obstrução do subninho por *E. brunneum* (orifício à direita), indivíduos de *C. leydigi* podem criar um orifício de entrada alternativo (à esquerda), conforme registrado em filmagens. Fotos: H. Soares Jr.

### Fragmose em *Camponotus leydigi*

Em resposta ao comportamento agressivo de *E. brunneum*, soldados de *C. leydigi* permanecem como sentinelas, utilizando a cabeça para bloquear as entradas do subninho contra investidas da formiga agressora. Este comportamento de defesa do ninho é conhecido como fragmose. Indivíduos de *C. leydigi* que atuavam como sentinelas apresentavam injúrias nas mandíbulas (dentes quebrados) e também antenas mutiladas (**Fig. 18**). Foram também observados três casos de indivíduos de *E. brunneum* carregando soldados de *C. leydigi*. Ao retornarem ao subninho, forrageadoras de *C. leydigi* adentravam ao mesmo após rápidos toques antenais com os soldados sentinelas.



**Figura 18:** a, b e c - Fragamose por soldados de *C. leydigi*. Note em c uma antena mutilada (seta azul). d: Close das mandíbulas dos soldados das imagens a e b, ambos os soldados apresentam os dentes esquerdos (setas brancas) de suas mandíbulas quebrados, possivelmente por injúrias aos ataques de *E. brunneum*. Fotos: H. Soares Jr.



## DISCUSSÃO

### Padrão de atividade

Espera-se em teoria que cada espécie de formiga apresenta a sua atividade operando numa extensão entre a temperatura e umidade, sendo as operárias forrageadoras os indivíduos da colônia que são mais afetados pelas variações de temperatura e umidade impostas pelo ambiente (Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, outros fatores também podem afetar o padrão de atividade em espécies de formigas, como por exemplo, a presença de predadores ou parasitoides, competidores e também a disponibilidade dos recursos alimentares (Carroll & Janzen 1973). Embora não avaliado especificamente, esse conjunto de fatores foi observado durante a pesquisa e aparentemente pôde ter influenciado o padrão de atividade observado nas colônias de *C. leydigi*, sendo que os registros de temperatura avaliados em ambas as estações foram similares.

Durante visitas a campo, em cinco ocasiões, operárias de *C. leydigi* foram observadas sendo predadas por indivíduos de *E. brunneum*, por aranhas, larva de Neuroptero e também sendo parasitadas por Eucharitideos pertencentes ao gênero *Obeza* sp. (Anexos, pág. 68). A competição com a formiga *Ectatomma brunneum* aparenta se tornar evidente devido a seu comportamento de bloqueio da entrada dos ninhos de *C. leydigi*. Embora observado nas duas estações do ano, o comportamento ocorreu de uma forma mais intensa em um dos subninhos amostrados durante a estação fria/seca. Esse acontecimento pode ter influenciado o padrão de atividade dessa colônia já que as forrageadoras de *C. leydigi* ficaram impedidas de sair e também foram inibidas de entrar no subninho. Observações de campo ainda evidenciaram que indivíduos de *E. brunneum* frequentemente consumiam exsudados de plantas e *honeydew* de insetos em localidades próximas aos subninhos de *C. leydigi* estudados (Anexos, pág. 69). Além de consumir tais recursos, as operárias de *E. brunneum* exibiam um comportamento bastante agressivo com as formigas *Camponotus leydigi* e *Camponotus* sp. que se aproximavam desses locais.

De fato, os exsudados e *honeydew* provenientes de plantas e de insetos (definidos como recursos renováveis) têm importante relação com os períodos de preferência do forrageamento em espécies de formigas, já que a competição por tais recursos é grande (Rico-Gray & Oliveira 2007). Entre as espécies de *Camponotus*, a competição por esses recursos também pode afetar a segregação da atividade de suas operárias no cerrado. Um exemplo é o caso das operárias de *C. rufipes* que atendem trofobiontes durante 24 h enquanto as operárias de *C. renggeri* atendem os trofobiontes somente durante o período noturno (Del-Claro & Oliveira 1999). Tal exemplo é importante de ser mencionado já que durante o estudo da área



de vida foram registradas interações de *Camponotus* sp. em plantas e insetos trofobiontes nos mesmos locais em que indivíduos de *C. leydigi* foram observados consumindo exsudatos e *honeydew* (Anexos, pág. 69). Somado a isso, ainda durante o monitoramento da área de vida de *C. leydigi*, duas operárias que estavam sendo seguidas foram atacadas com ácido fórmico provenientes de indivíduos de *Camponotus* sp.

Além da disponibilidade de alimento líquido proveniente de trofobiontes e plantas, a disponibilidade de presas também pode ter sido um fator que influenciou o padrão de atividade em operárias de *C. leydigi* tanto na estação seca quanto na chuvosa, uma vez que a abundância desses recursos é mediada pela umidade nas regiões tropicais (Janzen & Schoener 1968, Wolda 1988). No caso da época quente, a maior umidade no solo ocasionada pelas chuvas diminui o risco de dessecação e permite a manutenção das populações de invertebrados que modelam as cadeias alimentares (Levings & Windsor 1984). Em detrimento de uma maior disponibilidade de presas nessas épocas mais quentes, as formigas se reproduzem e passam a alimentar suas larvas. Sendo as larvas as maiores consumidoras de proteínas na colônia, elas passam a requerer um aumento dos níveis deste tipo recurso que são trazidos pelas forrageadoras, aumentando dessa maneira as suas atividades (Stradling 1987, Weeks et al. 2004, Judd 2005). Raimundo et al. (2009) observaram que *Odontomachus chelifer* (Ponerinae) aumentou sua atividade de forrageio na época quente/chuvosa coincidindo, aparentemente, com o período de maior quantidade de prole. No cerrado, Yamamoto e Del Claro (2008) também obtiveram resultados similares para *Camponotus sericeiventris*.

Um fator que ainda pode ter influenciado o padrão de atividade registrado nas colônias de *C. leydigi* seria a alternância do período claro/escuro. O fator de alternância do período claro/escuro é um sinal externo responsável por poder alterar o padrão de atividade nas espécies de formigas (Hölldobler & Wilson 1990, Heinrich 1993). No cerrado, assim como para *C. renggeri* e *C. rufipes*, *C. leydigi* apresentou um hábito noturno significativo na estação quente (Ronque et al. 2018). Essa atividade noturna é característica para as espécies de formigas e artrópodos (Rosengren 1977, Heinrich 1993, Machado et al. 2000, Raimundo et al. 2009).

## Dieta

Assim como ocorre com a maioria das espécies pertencentes ao gênero *Camponotus* e assim como para a maioria das formigas, *Camponotus leydigi* apresenta uma dieta onívora, combinando a predação de artrópodos (grande parte consistindo de cupins) e o

consumo de exsudados e *honeydew* provenientes de nectários extraflorais e de insetos trofobiontes (Stradling 1978).

Um interessante fator comportamental observado e relacionado com a sua dieta foi também o seu hábito de forrageio solitário. Todos os 128 itens sólidos foram recolhidos de operárias que retornavam solitariamente aos subninhos. A relação entre os recursos sólido e líquido também mostrou que as 491 também retornaram solitariamente aos subninhos. Tais resultados sobre o comportamento de forrageio de *C. leydigi* são relevantes já que espécies de *Camponotus* podem forragear solitariamente ou em pequenos grupos por meio de um sistema de recrutamento, como *C. gigas* (Pfeiffer & Linsenmair 2000) e *C. pennsylvanicus* (Cannon 1998). No cerrado, forrageadoras de *C. sericeiventris* podem deixar seus ninhos em grupos, no entanto, Yamamoto e Del-Claro (2008) observaram que frequentemente as operárias buscam por comida de forma solitária.

O fato de cupins serem o item mais frequente na dieta de *C. leydigi* é condizente com dois fatores principais: pela grande abundância que esse grupo de insetos apresenta e pela preferência por parte das formigas a este tipo de presa. Cupinzeiros podem alcançar elevados níveis de densidade no cerrado, fazendo dos cupins organismos particularmente abundantes (Peres-Filho et al. 2012). No local de estudo foram contabilizados 32 cupinzeiros que se encontravam nas proximidades dos subninhos de *C. leydigi* que foram monitorados durante a etapa do estudo do hábito alimentar, somente na região próxima ao ninho NN04 foram encontrados 16 cupinzeiros. Já a questão da preferência é explicada pela razão das formigas serem os principais predadores dos cupins (Hölldobler & Wilson 1990). Essa relação de predação formiga-cupim data de 100 milhões de anos de coexistência entre os dois grupos, e sendo *Camponotus* e *Pheidole* dois grandes grupos em espécies de formigas, também são grandes consumidores de cupins (Hölldobler & Wilson 1990). Observações de campo mostraram operárias de *C. leydigi* atacando cupins. Além disso, muitos dos cupins recolhidos durante a coleta dos itens alimentares apresentaram sinais de vida pela movimentação sutil de pernas e antenas, características essas que enfatizam que esses insetos foram subjugados por forrageadoras de *C. leydigi*. Essas observações corroboram que a espécie é uma predadora em potencial de cupins, como também registrado para outras espécies de formigas como *Odontomachus chelifer* (Raimundo et al. 2009), *Pachycondyla striata* (Medeiros & Oliveira 2009), *Gnamptogenys moelleri* (Cogni & Oliveira 2004) e *Neoponera marginata* (Leal & Oliveira 1995).

O tamanho corporal das presas que as operárias solitárias de *C. leydigi* trazem, também se relaciona ao tipo de estratégia de predação que a espécie apresenta. Basicamente, as estratégias de forrageio de formigas predadoras se dividem em duas categorias: por operárias solitárias que utilizam suas mandíbulas e aplicam ferroadas (no caso de *C. leydigi*, a utilização de mandíbulas e liberação de ácido fórmico) para subjugar e capturar pequenas presas, ou por formigas que forrageiam cooperativamente formando grandes grupos de ataques que são capazes de dominar e carregar para os seus subninhos grandes itens de presas (Hölldobler & Wilson 1990). Desta maneira, as operárias que forrageiam solitariamente são limitadas pela escolha do tamanho de suas presas, o que consequentemente gera uma correlação entre o tamanho corporal da formiga e o tamanho da presa propriamente dita. Ou seja, as presas obtidas individualmente se relacionam com o tamanho das diferentes espécies de formigas (e suas castas polimórficas) que podem ter a capacidade de carregá-las (Traniello 1987, 1989).

A grande quantidade de presas, também é explicada pela própria história evolutiva das formigas. As formigas representam o primeiro grupo de insetos sociais predadores que viveram e forragearam primariamente no solo e na serapilheira (Sudd 1982). Como a maioria dos insetos aculeados, as formigas utilizam outros artrópodos como fonte para suprir suas necessidades de proteína (Sudd 1982, Hölldobler & Wilson 1990). Essas necessidades proteicas são essenciais o desenvolvimento de uma colônia, pois são direcionadas para produção de ovos e também para o crescimento das larvas, enquanto que as operárias e rainhas da colônia consomem principalmente carboidratos (Fowler et al. 1991).

A elevada quantia de unidades de ácido úrico solidificado na dieta de *C. leydigi* pode estar relacionada com o alto consumo de exsudados produzidos por plantas e de *honeydew* produzidos por insetos trofobiontes. Uma vez que esses recursos são ricos em carboidratos, as formigas que dependem substancialmente destes líquidos para obtenção de aminoácidos e peptídeos precisam processar grandes volumes dos mesmos para satisfazer suas necessidades proteicas (Davidson 1997). Tais espécies, assim como *C. leydigi* e *Camponotus* sp. também registrada em vídeo carregando ácido úrico solidificado possuem sistemas digestivos adaptados para coletar, armazenar e processar grandes volumes de alimentos líquidos com eficiência (Davidson 1997, Blüthgen & Fiedler 2004). Essas formigas precisam aumentar significativamente suas taxas de aquisição de recursos que contenham nitrogênio, incluindo os aminoácidos essenciais, já que os exsudados são relativamente pobres em tais componentes (Davidson 1997, Eisner 1957, Davidson & Patrell-Kim 1996). Dessa maneira, *C. leydigi* pode estar coletando as unidades de ácido úrico solidificado proveniente das fezes de Squamata para suprir suas demandas de nitrogênio. As unidades de ácido úrico solidificado

ainda reforçam o hábito de forrageamento solitário da espécie, uma vez que ficam espalhados aleatoriamente no ambiente, sem exatidão espaço-temporal, podendo ser encontrados por forrageadoras solitárias (Fresneau 1985, Traniello 1989). Assim como as unidades de ácido úrico, as fezes e partes de insetos também se distribuem aleatoriamente e podem ser usadas por muitas formigas como fonte de nitrogênio (Lach et al. 2010). Ainda como nota de curiosidade em relação às unidades de ácido úrico solidificado, foi observado que aparentemente as formigas não removem esse material das fezes dos Squamata. Ao encontrar fezes (possivelmente de um lagarto) e ao filmar com a pretensão de registrar formigas que se interessariam por este tipo de recurso, foram observados coleópteros e moscas que chegaram no local primeiro. Os coleópteros removeram as fezes, sobrando apenas as unidades de ácido úrico nos locais onde os mesmos estiveram.

A alta frequência de operárias de *C. leydigi* repletas entrando nos subninhos observado na etapa sobre a relação entre dieta líquida e sólida reforçam que essas formigas se alimentaram satisfatoriamente de exsudados e *honeydew* provenientes de plantas e insetos trofobiontes. Esse resultado não é incomum já que esse tipo de dieta é característico para as formigas que especialmente habitam savanas (Del-Claro & Oliveira 1999). Ainda, *Camponotus* se destaca como um importante gênero envolvido em interações entre formigas-plantas na região tropical (Oliveira & Brandão 1991, Rico-Gray et al. 1998, Del-Claro 2004a, Oliveira & Del-Claro 2005).

### **Área de vida-forrageamento**

O monitoramento de forrageadoras do subninho NN03 durante o mês de abril comprovou um dado já registrado pela literatura: que operárias de *C. leydigi* se alimentam de exsudados e *honeydew* oriundos de plantas e insetos trofobiontes (Kaminski et al. 2009, Schoereder et al. 2010). Esse comportamento alimentar observado durante essa etapa, também ilustra a maior procura por esse tipo de alimento, evidenciado também durante o estudo da relação entre recursos líquidos e sólidos utilizadas por esta espécie de formiga.

Majoritariamente, durante essa etapa foram seguidas formigas que se alimentaram por longos períodos de afídeos, membracídeos e coccídeos. Numa ocasião, (comportamento 5), o atendimento a hemípteros trofobiontes durou aproximadamente 2,5 h, fator que pode estar associado à lenta alimentação e à queda da temperatura pela chegada do período noturno.

Muito provavelmente a baixa temperatura à noite resultou num efeito letárgico para a forrageadora, deixando-a inativa durante todo esse período. No dia seguinte pela manhã,

com o aumento da temperatura, a operária continuou a se alimentar dos hemípteros por um período, retornando rapidamente ao subninho em seguida.

Sobre a polidomia registrada em *C. leydigi*, seria importante ressaltar que em fevereiro de 2016, a descoberta do ninho NN03 se deu por seguir uma operária (não marcada) que saiu com o gáster repleto do subninho NN02 e entrou no subninho NN03 (segmento NN02-NN03). A polidomia foi de fato confirmada com monitoramento do subninho NN03, por meio da conexão NN03-NN04, ao seguir uma operária marcada e repleta. Posteriormente, durante o monitoramento do subninho NN04, a polidomia foi intensificada, onde todos os acompanhamentos das formigas levaram a ligações a outros subninhos. O comportamento polidômico, definido pela ocupação de vários subninhos espacialmente separados, mas socialmente conectados (Debout 2007, Robinson 2014) não é incomum para as espécies de formigas do gênero *Camponotus* (Pfeiffer & Linsenmair 1998, Buczkowski 2011, Kumari et al. 2016). A literatura conta com 166 espécies de formigas que apresentam polidomia facultativa ou obrigatória. O registro de polidomia em *C. leydigi* acrescenta às 14 espécies do gênero *Camponotus* onde este hábito é conhecido (Debout et al. 2007). No domínio do cerrado, Ronque e colaboradores (2018), observaram que muitas operárias de *C. rufipes* se deslocavam entre a vizinhança de subninhos próximos, indicando provavelmente que essa espécie de formiga também apresente polidomia.

Os registros das operárias de *C. leydigi* apresentando o gáster repleto que saíram do subninho NN04 para se dirigirem a outros três subninhos (NN05, NN07 e NN08) pode estar relacionado com a manutenção alimentar da super colônia. Essas operárias levaram aos outros subninhos reservas alimentares provenientes da dieta líquida, feitas pela ingestão de exsudados e *honeydew* provenientes de plantas e insetos. Segundo Ellis e colaboradores (2017), o compartilhamento de recursos derivados do ambiente seria uma ferramenta biológica relevante para se definir uma conexão social entre subninhos de uma espécie de formiga polidômica. O compartilhamento sugere que esses subninhos pertencem a uma mesma colônia de *C. leydigi*, formando uma única unidade cooperativa. O transporte de um recurso específico ainda como a unidade ácido úrico solidificado entre subninhos NN04-NN05 é uma forte evidência sobre essa unidade cooperativa e do hábito polidômico em *C. leydigi*.

O compartilhamento de prole por operárias de *C. leydigi* partindo do ninho NN04 em direção a diversos subninhos justificam registros em vídeo durante o início da pesquisa que mostravam operárias solitárias entrando e saindo das entradas dos subninhos transportando larvas. Os acompanhamentos de formigas que saíram do subninho NN04 carregando prole a outros subninhos levam a intuir que o subninho em questão abrigava a rainha e também indica

que esses subninhos conectados fazem parte de uma mesma sociedade (Ellis et al. 2017). Sendo que a divisão do esforço reprodutivo é uma característica definidora de sociedades eussociais (Oster & Wilson 1978, Bourke & Franks 1995).

O recrutamento em *tandem* se caracteriza como uma forma de comunicação usada por algumas espécies de formigas durante a exploração ou recrutamento, na qual um dos indivíduos segue uma líder de forma bem próxima, frequentemente tocando o abdômen da líder com suas antenas. Nesse comportamento, a líder e a seguidora permanecem fortemente unidas no recrutamento através de trocas contínuas de sinais (Hölldobler & Wilson 2008). Esse comportamento foi observado em operárias de *C. leydigi*, ao recrutarem outras operárias e também soldados para outros subninhos, o que é importante para a defesa da colônia já que esses soldados podem desempenhar o comportamento de fragmose. Além da partilha de recursos e prole observados durante o monitoramento do subninho NN04, outra abordagem utilizada para se confirmar a existência de conexão entre os subninhos de uma espécie de formiga polidômica diz respeito ao próprio compartilhamento dos indivíduos da colônia, que por sua vez podem se tratar de imaturos, de operárias ou de castas reprodutivas (Ellis et al. 2017). Mesmo as operárias não repletas que saíram solitariamente do ninho NN04 e entraram em outros subninhos são consideradas como uma forma de recurso.

O intermitente fluxo das operárias de *C. leydigi* entre os subninhos também chama a atenção para a manutenção do odor uniforme de uma super colônia. Em espécies de formigas polidômicas é requerido um constante movimento de suas operárias entre os seus subninhos, pois é através dessa maneira que as formigas realizam extensivos contatos entre si ao compartilharem seus odores por meio de suas glândulas secretoras. Assim as formigas de subninhos polidômicos evitam mudanças unilaterais na composição de odor da super colônia (Hölldobler & Wilson 1990, Bourke & Franks 1995). Tal transferência de hidrocarbonetos entre superfícies cuticulares de indivíduos já foi observada em *Camponotus vagus* (Meskali et al. 1995).

Outra forma de ligação observada entre subninhos de *C. leydigi* durante o monitoramento do ninho NN10 foi a conexão através do transporte de adultos. Este comportamento que é complexo e estereotipado ocorre quando uma operária se curva em posição fetal, permitindo que sua companheira a levante com as mandíbulas e a carregue. O transporte de adultos é um comportamento frequentemente observado durante a relocação dos subninhos, neste caso, uma formiga pode relocar sua companheira para outro local onde sua presença é necessária, carregando-a ao invés de direcioná-la por meio de recrutamento. O transporte de adultos durante relocação pode ainda ter uma função ergonômica no caso de ser

menos custoso em comparação ao deslocamento individual de duas formigas, separadamente, para outro local (Hölldobler & Wilson 1990).

Uma questão muito relevante do transporte de adultos para a polidomia de *C. leydigi* é que tal comportamento pode estar relacionado com a expansão da super colônia. Segundo Imamura (1978), ao estudar o mesmo comportamento em subninhos de *Formica* sp. (Formicinae), observou que as formigas transportadas podem participar de escavações nos subninhos alvo para os quais são levadas, onde são estimuladas a participarem da escavação já em andamento. O autor salienta ainda que a atividade de escavação no novo subninho pelas formigas transportadas é realizada mesmo que elas fizessem atividades diferentes nos subninhos de origem. Em um estudo com *Cataglyphis iberica* (Formicinae), foi observado que as formigas transportadas em sua maioria são formigas jovens que ainda não estão totalmente preparadas para se orientar, necessitando que as operárias mais velhas e experientes as transportem para outros subninhos (Dahbi et al. 1997). O mesmo estudo sugere que o transporte de adultos em *Cataglyphis iberica* pode ser explicado pela manutenção do odor entre operárias mais velhas e jovens, promovendo a uniformidade do odor entre os subninhos satélites por meio de *allogrooming* e da trofalaxia. O transporte de adultos de um subninho ao outro já foi descrito para outras espécies de *Camponotus*, como *C. consobrinus*, *C. pennsylvanicus*, *C. perthiana* (Hölldobler & Wilson 1990), *C. sericeus* (Hölldobler et al. 1974) e *C. socius* (Hölldobler 1971c).

Durante a marcação e monitoramento dos três subninhos, foi observada uma fidelidade das operárias marcadas e não marcadas em utilizarem as mesmas rotas de conexão entre os subninhos. Como observação adicional sobre rota NN03-NN04, a partir de uma filmagem posicionada na entrada do subninho NN04 durante o mês de maio de 2016, foram registradas duas operárias de *C. leydigi* marcadas com a cor branca tentando entrar no subninho NN04 que aparentemente se encontrava bloqueado. Embora essas operárias não tenham sido monitoradas, é muito esperado que essas formigas também tenham utilizado a mesma rota NN03-NN04 observada no mês anterior. Ainda, em fevereiro de 2017, uma operária foi observada transportando uma larva do subninho NN09 para o subninho NN04, através da mesma rota (NN04-NN09), previamente registrada em setembro de 2016.

Análises moleculares de operárias de *C. leydigi* coletadas dos subninhos NN12, NN10, NN07, NN04, NN06 e NN09, se encontram em preparação.

## Nidificação

As estruturas chamadas de toldos que cobrem as entradas dos subninhos de *C. leydigi* são similares aos ninhos de palha de *Camponotus rufipes* (Ronque et al. 2016, 2018). O que fica claro no caso dos toldos de *C. leydigi* é que essas estruturas foram construídas a partir de um material selecionado de origem vegetal. Essa ideia é fortalecida por um registro realizado em vídeo que mostra o comportamento de uma operária adicionando material ao toldo. Uma questão levantada seria que os toldos localizados nas entradas dos subninhos de *C. leydigi* podem ter como finalidade funcionar como uma barreira contra a técnica de bloqueio de *E. brunneum*. Além disso um subninho que apresentasse o toldo quebraria o formato característico de acesso, não o deixando tão evidente.

O padrão encontrado nos túneis iniciais e superficiais nos subninhos de *C. leydigi*, também poderia se tratar de uma resposta à técnica de obstrução por *E. brunneum*. Sendo comuns os bloqueios nas entradas de seus subninhos por parte da possível formiga competidora, o túnel paralelo ao nível do solo facilitaria uma abertura de uma segunda entrada adjacente por operárias de *C. leydigi*. De fato, como registrado em vídeo, após a obstrução da entrada do subninho de *C. leydigi* por *E. brunneum*, seguiu-se a criação de uma abertura adjacente. Como registrado, entradas duplas adjacentes foram observadas em três ocasiões em subninhos de *C. leydigi* (ver **Fig.17c**, pág. 46).

A simplicidade estrutural dos subninhos de *C. leydigi* (contendo poucas câmaras e túneis) pode estar relacionada com o hábito polidômico desta espécie (Tschinkel 2005). Muitas espécies de formigas do gênero *Camponotus* apresentam polidomia (Debout et al. 2007) e tal condição se relaciona com a natureza dos subninhos, os quais não se apresentam como complexos em termos estruturais, mas aumentam a eficiência da super colônia por serem numerosos. Outro fator que pode influenciar a arquitetura de um ninho se relaciona com a composição das colônias (ver **Tab.3**, pág. 68) e também com o seu crescimento, uma vez que mais câmaras são necessárias à medida que aumentam o número de seus indivíduos (Vieira et al. 2007). Já a maior complexidade estrutural encontrada no subninho NN04 (ver **Fig.16b**, pág. 45) provavelmente é devida ao fato deste ser a principal unidade da super colônia, já que apresentou o maior número de conexões com outros subninhos (ver **Fig.11**, pág. 38). O subninho NN04 provavelmente abrigava a rainha, uma vez foi observado o transporte de prole deste local para outros subninhos.

A arquitetura interna dos subninhos de *C. leydigi* consistiu de túneis iniciais superficiais e paralelos ao nível do solo, seguidos por poucas câmaras conectadas por túneis verticais. Cada espécie de formiga terrícola constrói o seu ninho de uma determinada maneira,



podendo apresentar câmaras e túneis que variam no tamanho, forma, número, bem como na disposição horizontal ou vertical (Tschinkel 2005, Mikheyev & Tschinkel 2005, Moreira et al. 2004). Portanto, os subninhos de formigas são estruturas que fazem parte do fenótipo estendido destes insetos, podendo ser considerados seus órgãos externos (Hölldobler & Wilson 2008).

### **Observações naturalísticas de campo**

#### **Bloqueio das entradas de subninhos por *Ectatomma brunneum***

O curioso comportamento de bloqueio das entradas dos subninhos por formigas já foi observado por Möglich & Alpert (1979) e também por Gordon (1988b). No primeiro caso, as formigas do deserto *Dorymyrmex bicolor* (Dolichoderinae) foram observadas coletando seixos diminutos e outros materiais com suas mandíbulas para depois soltá-los dentro as entradas dos subninhos de *Myrmecocystus* (Formicinae). Diferentemente de *E. brunneum*, formigas *D. bicolor* bloqueiam os subninhos das residentes em uma ação conjunta envolvendo várias operárias, e alteram o comportamento de *Myrmecocystus*, diminuindo significativamente a atividade de forrageamento dessas formigas (Hölldobler & Wilson 1990, Möglich & Alpert 1979).

O bloqueio das entradas dos subninhos por *E. brunneum* também reduz a atividade de forrageamento de *C. leydigi*, conforme evidenciadas nas filmagens. A primeira parte do vídeo mostra um subninho que se encontrava obstruído antes da filmagem. Depois de desobstruído manualmente, o registro mostra uma operária de *E. brunneum* obstruindo novamente a entrada do subninho com detritos e materiais vegetais durante cerca de 1,45 h. Durante esse tempo a formiga também se locomovia pela proximidade do subninho a fim de buscar por mais materiais para o bloqueio. Na segunda parte da filmagem, em outro subninho, o comportamento de sentinela de *E. brunneum* fica evidente por meio de filmagens consecutivas que mostram a mesma formiga agressora (caracterizada por ter o fêmur anterior direito mutilado) atuando em 70 tentativas de retorno de forrageadoras de *C. leydigi*, em 11 tentativas de saídas de forrageadoras e em 5 tentativas de predação. Os vídeos que foram realizados durante dois dias, entre os períodos da manhã e da tarde mostram o conjunto de comportamentos agressivos descritos acima por uma mesma formiga que durou por cerca de 13,15 h. O bloqueio e o patrulhamento da entrada do subninho por *E. brunneum* acaba impossibilitando temporariamente o compartilhamento dos recursos coletados pelas forrageadoras de *C. leydigi* com suas companheiras nos subninhos obstruídos. As forrageadoras ao serem impedidas de retornarem, sobem na vegetação ou ficam nas

proximidades do subninho. As operárias de *C. leydigi* só conseguem adentrar os subninhos após os indivíduos de *E. brunneum* se afastarem dos subninhos.

Ao pesquisar o comportamento de bloqueio das entradas dos subninhos de *Pogonomyrmex barbatus* por *Aphaenogaster cockerelli*, Gordon (1988b) encontrou uma relação entre a proximidade dos subninhos das duas espécies com a quantidade dos subninhos que se apresentavam obstruídos, concluindo que quanto mais próximos os subninhos, mais entradas bloqueadas eram encontradas. Embora não quantificada, a mesma relação parece ocorrer entre os subninhos obstruídos de *C. leydigi* e sua proximidade com subninhos de *E. brunneum*. Outros aspectos ecológicos entre *C. leydigi* e *E. brunneum* registrados durante essa pesquisa apontam para uma aparente competição dessas espécies de formigas, como o fato de ambas apresentarem a mesma estratégia de forrageio solitário (H. Soares Jr., observação pessoal, Overal 1986, Gomes et al. 2009) e de se alimentarem dos mesmos recursos ao forragearem majoritariamente no solo (H. Soares Jr., observação pessoal, Overal 1986, Giannotti & Machado 1992).

#### Fragmose em *Camponotus leydigi*

A fragmose, comportamento desempenhado por soldados de formigas que bloqueiam as entradas dos seus subninhos usando as suas cabeças (Wheeler 1927), ocorre em *C. leydigi* e se trata de um dos comportamentos defensivos mais especializados em Formicidae. Exemplos bem conhecidos incluem as formigas *Colobopsis truncatus* e *Cephalotes varians*. Soldados de ambas as espécies possuem especializações corporais que os possibilitam agir como verdadeiras “portas vivas” dos seus ninhos. O formato das cabeças dessas formigas se encaixa no orifício de entrada dos seus ninhos, protegendo-os contra intrusos (Forel 1974, Wilson 1976a).

Assim como observado em *C. leydigi*, a cabeça dos soldados da espécie australiana *Camponotus ephippium* tem quase o mesmo tamanho do orifício de entrada do ninho, funcionando também como um *plug* permitindo apenas a passagem de suas irmãs forrageadoras (Hölldobler & Wilson 1990). De forma similar às observações sobre o antagonismo entre *C. leydigi* e *E. brunneum* na Estação Ecológica de Itirapina, esta espécie da savana australiana também nidifica no solo nas proximidades de *Iridomyrmex purpureus* (Dolichoderinae), uma formiga dominante, territorial e agressiva na região (Hölldobler & Wilson 1990). Assim, é provável que a comportamento de defesa da entrada do ninho em soldados de espécies de *Camponotus* tenha sido favorecido num contexto competitivo com espécies agressivas locais.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir de um estudo sobre a história natural da formiga *Camponotus leydigi*, questões importantes sobre a sua biologia foram descritas. As perguntas referentes sobre a definição do padrão de atividade de suas colônias, a descrição da arquitetura dos seus subninhos, a preferência alimentar e a caracterização da sua área de vida foram respondidas.

Através dessas informações obtidas, outro conjunto de aspectos ecológicos também foi registrado, como as interações de *C. leydigi* com plantas, as interações com insetos trofobiontes, o comportamento de forrageio solitário, a polidomia e a curiosa coleta de unidades ácido úrico solidificado no solo. Ainda, a interação de *C. leydigi* com a formiga *Ectatomma brunneum* se tornou evidente pelo comportamento de obstrução dos ninhos que essa espécie de ectatomminae faz com os ninhos de *C. leydigi*, e também pelo comportamento de bloqueio da entrada do ninho que os soldados de *C. leydigi* utilizam contra *E. brunneum*.

Além de confirmarmos a importância que a formiga *C. leydigi* tem por interagir com outras espécies de plantas e animais, esse estudo também salienta a importância de trabalhos sobre história natural. Este é o primeiro estudo que comprova (conexão social envolvendo transporte de prole, de adulto, e de alimento) polidomia em uma espécie de formiga do cerrado. Esperamos que este trabalho estimule futuras pesquisas em ecologia e história natural de outras espécies de formigas no cerrado.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AntWeb (2018) San Francisco: California academy of sciences. [accessed 2018 Mar 15].  
<https://www.antweb.org/description.do?subfamily=formicinae&genus=camponotus&rank=genus>
- Bentley BL (1976) Plants Bearing Extrafloral Nectaries and the Associated Ant Community: Interhabitat. Differences in the Reduction of Herbivore Damage. *Ecology* 57:815–820
- Blüthgen N, Fiedler K (2004) Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *Journal of Animal Ecology* 73:155–166
- Born FS, Broglio-Micheletti SMF, Lima IMM, Araújo MJCJ, Delabie HC (2009) Avaliação preliminar da mirmecofauna associada ao agronegócio floricultura com *Heliconia* spp. (Heliconiaceae) no estado de Alagoas, Caatinga, Brasil (Mossoró, Brasil) v.22, n.2
- Bourke AFG, Franks NR (1995) Social evolution in ants. Princeton University Press, Princeton, N.J
- Brian MV (ed) (1978) Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press, Cambridge [Eng.]; New York
- Buczkowski G (2011) Suburban sprawl: environmental features affect colony social and spatial structure in the black carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus*. *Ecological Entomology* 36:62–71
- Cannon CA (1998) Nutritional Ecology of the Carpenter Ant *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer): Macronutrient Preference and Particle Consumption. Doctor Thesis of Philosophy in Entomology. Virginia, USA
- Camacho GP, Vasconcelos HL (2015) Ants of the Panga Ecological Station, a Cerrado Reserve in Central Brazil. *Sociobiology* 62
- Carroll CR, Janzen DH (1973) Ecology of Foraging by Ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:231–257
- Christianini AV, Mayhé-Nunes AJ, Oliveira PS (2007) The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 23:343–351

- Cogni R, Oliveira PS (2004) Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux* 51:123–130
- Corassa JN, Magistrali IC, Moreno JC, Cantarelli EB, Corassa A (2013) Efeito de iscas formicidas granuladas sobre a biodiversidade de mirmecofauna não alvo em serapilheira de eucalipto. *Comunicata Scientiae* 4(1): 35-42
- Dahbi A, Cerdá X, Hefetz A, Lenoir A (1997) Adult transport in the ant *Cataglyphis iberica*: a means to maintain a uniform colonial odour in a species with multiple nests. *Physiological Entomology* 22:13–19
- Davidson DW, Patrell-Kim L (1996) Tropical arboreal ants: why so abundant? In: Gibson AC, ed. *Neotropical biodiversity and conservation*. Los Angeles, CA: UCLA Botanical Garden, Publication no. 1
- Davidson DW (1997) The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153–181
- Debout G, Schatz B, Elias M, Mckey D (2007) Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done: Polydomy in ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 90:319–348
- Del-Claro K (2004) Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33
- Del-Claro K, Oliveira PS (1999) Ant-Homoptera Interactions in a Neotropical Savanna: The Honeydew-Producing Treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its Associated Ant Fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae)1. *Biotropica* 31:135–144
- Ellis S, Procter DS, Buckham-Bonnett P, Robinson EJH (2017) Inferring polydomy: a review of functional, spatial and genetic methods for identifying colony boundaries. *Insectes Sociaux* 64:19–37
- Eisner T (1957) A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of the Mumm of Comparative* 116: 429490, 25 pls
- Erwin TL (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists' Bulletin*, 36: 74-75

- Fleischner TL (2002) Natural history and the spiral of offering. *Wild Earth* 11 (3/4): 10-13
- Forel A (1974) *Les fourmis de la Suisse*. Société Helvétique des Sciences Naturelles, Zurich. iv + 452 pp. Revised and corrected, Imprimerie Coopérative, La Chaux-de-Fonds (1920). Xvi + 333 pp
- Fowler HG, Forti LC, Brandão CRF, Delabie JHC, Vasconcelos HL (1991) Ecologia nutricional de formigas. In: Panizzi, A.R.; Parra, J.R.P. (eds). *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. São Paulo, Editora Manole, 359p
- Fresneau D (1985) Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Insectes Sociaux* 32:109–116
- Giannotti E, Machado VLL (1992) Notes on the foraging of two species of Ponerinae ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera; Formicidae). *Bioikos Campinas* 6(½): 7-17
- Gomes L, Desuó IC, Gomes G, Giannotti E (2009) Behavior of *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ectatomminae) Preying on dipterans in field conditions. *Sociobiology* Vol. 53, no. 3
- Goodland R (1971) A Physiognomic Analysis of the “Cerrado” Vegetation of Central Brasil. *The Journal of Ecology* 59:411
- Gordon DM (1988) Nest-plugging: interference competition in desert ants (*Novomessor cockerelli* and *Pogonomyrmex barbatus*). *Oecologia* 75:114–118
- Gullan PJ, Cranston PS (2010) *The insects: an outline of entomology*, 4th ed. Wiley-Blackwel, Chichester, West Sussex, UK ; Hoboken, NJ
- Heinrich B (1993) *The Hot-Blooded Insects*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Hölldobler B (1971c) Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym. Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 75(2): 123-142
- Hölldobler B, Möglich M, Maschwitz U (1974) Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *Journal of Comparative Physiology* 90:105–127
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg

- Hölldobler B, Wilson EO (1977) The number of queens: An important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64:8–15
- Hölldobler B, Wilson EO (2009) The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies, 1st ed. W.W. Norton, New York
- Imamura S (1978) Adult transport in a supercolony of *Formica* (*Formica*) *yessensis* Forel, with special reference to its relation with digging. *Jap.J.Ecol.* 28:73–84
- Janzen DH, Schoener TW (1968) Differences in Insect Abundance and Diversity Between Wetter and Drier Sites During a Tropical Dry Season. *Ecology* 49:96–110.
- Jarau S, Hrnčir M (2009) Food Exploitation By Social Insects: Ecological, Behavioral, and Theoretical Approaches. CRC Press, Hoboken
- Medeiros FNS, Oliveira OS (2009) Season-dependent foraging patterns: case study of a neotropical forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata*; Ponerinae). In: In Jarau S, Hrnčir M, editors. Food Exploitation by Social Insects: Ecological, Behavioral, and Theoretical Approaches. pp. 81–95. CRC Press
- Judd TM (2005) The Effects of Water, Season, and Colony Composition on Foraging Preferences of *Pheidole ceres* [Hymenoptera: Formicidae]. *Journal of Insect Behavior* 18:781–803
- Kaminski LA, Sendoya SF, Freitas AVL, Oliveira PS (2009) Ecologia Comportamental na Interface Formiga-Planta-Herbívoro: Interações entre Formigas e Lepidópteros. *Oecologia Australis* 13:27–44. doi: 10.4257/oeco.2009.1301.03
- Kempf WW (1972) Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica* 15: 1–344
- Kumari S, Singh H, Rastogi N (2016) Influence of the sugar-loving ant, *Camponotus compressus* (Fabricus, 1787) on soil physico-chemical characteristics. *Halteres*, 7, 163–174
- Lach L, Parr CL, Abbott KL (eds) (2010) Ant ecology. Oxford University Press, Oxford
- Leal IR, Oliveira PS (1995) Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:373–383

- Levings SC, Windsor DM (1984) Litter Moisture Content as a Determinant of Litter Arthropod Distribution and Abundance During the Dry Season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 16:125
- Linsenmair KE, Pfeiffer M (1998) Polydomy and the organization of foraging in a colony of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hym./Form.). *Oecologia* 117:579–590
- Lopes CT, Vasconcelos HL (2008) Evaluation of three methods for sampling ground-dwelling Ants in the Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 37:399–405
- Machado G, Raimundo RLG, Oliveira PS (2000) Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Natural History* 34:587–596
- Madureira M, Schoereder J, Ribas C, et al (2010) The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical cerrado savanna. *Terrestrial Arthropod Reviews* 3:3–27
- Meskali M, Bonavita-Cougourdan A, Provost E, et al (1995) Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (SCOP.) (Hymenoptera: Formicidae): Role of postpharyngeal glands. *Journal of Chemical Ecology* 21:1127–1148
- Mikheyev AS, Tschinkel WR (2004) Nest architecture of the ant *Formica pallidefulva*: structure, costs and rules of excavation. *Insectes Sociaux* 51:30–36
- Möglich MHJ, Alpert GD (1979) Stone dropping by *Conomyrma bicolor* (Hymenoptera: Formicidae): A new technique of interference competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:105–113
- Moreira AA, Forti LC, Boaretto MAC, et al (2004) External and internal structure of *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests: External and internal structure of *Atta bisphaerica* nests. *Journal of Applied Entomology* 128:204–211
- Oliveira PS, Brandão CRF (1991) The ant community associated with extrafloral nectaries in Brazilian cerrados. In: *Ant-Plant Interactions*. Cutler, D.F. & Huxley, C.R. (editors). Oxford University Press, Oxford. pp. 198-212



- Oliveira PS, Marquis RJ (eds) (2002) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York Chichester, West Sussex
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and the woody flora of the cerrado biome. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis, Eds. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York, NY: Columbia University Press, pp. 91-120
- Oliveira PS, Freitas AVL (2004) Ant plant herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–570
- Oliveira PS, Del-Claro K (2005) Multitrophic interactions in a neotropical savanna: Ant-hemipteran systems, associated insect herbivores, and a host plant. In: *Biotic Interactions in the Tropics*. Burslem, DFRP, Pinard, MA & Hartley, SE (editors). Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 414-438
- Oster GF, Wilson EO (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, N.J
- Overall WL (1986). Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi Zoologia*, Belém 2(2): 113-135
- Peres Filho O, Souza JC de, Souza MD de, Dorval A (2012) Distribuição espacial de cupinzeiros de *Cornitermes snyderi* (Isoptera: Termitidae) e sua associação com teca. *Pesquisa Florestal Brasileira* 32:59–66
- Pfeiffer M, Linsenmair KE (2000) Contributions to the life history of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hymenoptera, Formicidae): *Insectes Sociaux* 47:123–132
- Raimundo RLG, Freitas AVL, Oliveira PS (2009) Seasonal Patterns in Activity Rhythm and Foraging Ecology in the Neotropical Forest-Dwelling Ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America* 102:1151–1157
- Ricklefs RE (2012) Naturalists, Natural History, and the Nature of Biological Diversity: (American Society of Naturalists Address). *The American Naturalist* 179:423–435

- Rico-Gray V, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press, Chicago
- Rico-Gray V, Palacios-Rios M, Garcia-Franco JG, Mackay WP (1998) Richness and Seasonal Variation of Ant-Plant Associations Mediated by Plant-Derived Food Resources in the Semiarid Zapotitlán Valley, México. *The American Midland Naturalist* 140:21–26
- Robinson EJ (2014) Polydomy: the organisation and adaptive function of complex nest systems in ants. *Current Opinion in Insect Science* 5:37–43
- Ronque MUV, Azevedo-Silva M, Mori GM, et al (2016) Three ways to distinguish species: using behavioural, ecological, and molecular data to tell apart two closely related ants, *Camponotus renggeri* and *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae): Differentiation patterns in ant species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 176:170–181
- Ronque MUV, Fourcassié V, Oliveira PS (2018) Ecology and field biology of two dominant *Camponotus* ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Brazilian savannah. *Journal of Natural History* 52:237–252
- Rosengren R (1977) Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group), I: age polyethism and topographic traditions. *Acta Zool Fennica*. 149:1-30
- Santos JC, Del-Claro K (2009) Ecology and behavior of the weaver ant *Camponotus* (Myrmobrachys) *senex*. *Journal of Nature History* v.43, p.1423-1435
- Souza HJ, Delabie JHC (2012) Contrasting “carrasco” and forest ant communities in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Sociobiology* Vol. 59, No. 3
- Stradling DJ (1978) Food and feeding habits of ants. In M.V. Brian, ed. *Production Ecology of Ants and Termites*, pp. 81-106. Cambridge University Press, Cambridge
- Sudd JH (1982) Ants: foraging, brood behaviour, and polyethism. In Herman, H.R. (ed). *Social insects*. New York, Academic Press, 1982, 385p
- Traniello JFA (1987) Comparative foraging ecology of north temperate ants: The role of worker size and cooperative foraging in prey selection. *Insectes Sociaux* 34:118–130
- Traniello JFA (1989) Foraging Strategies of Ants. *Annual Review of Entomology* 34:191–210

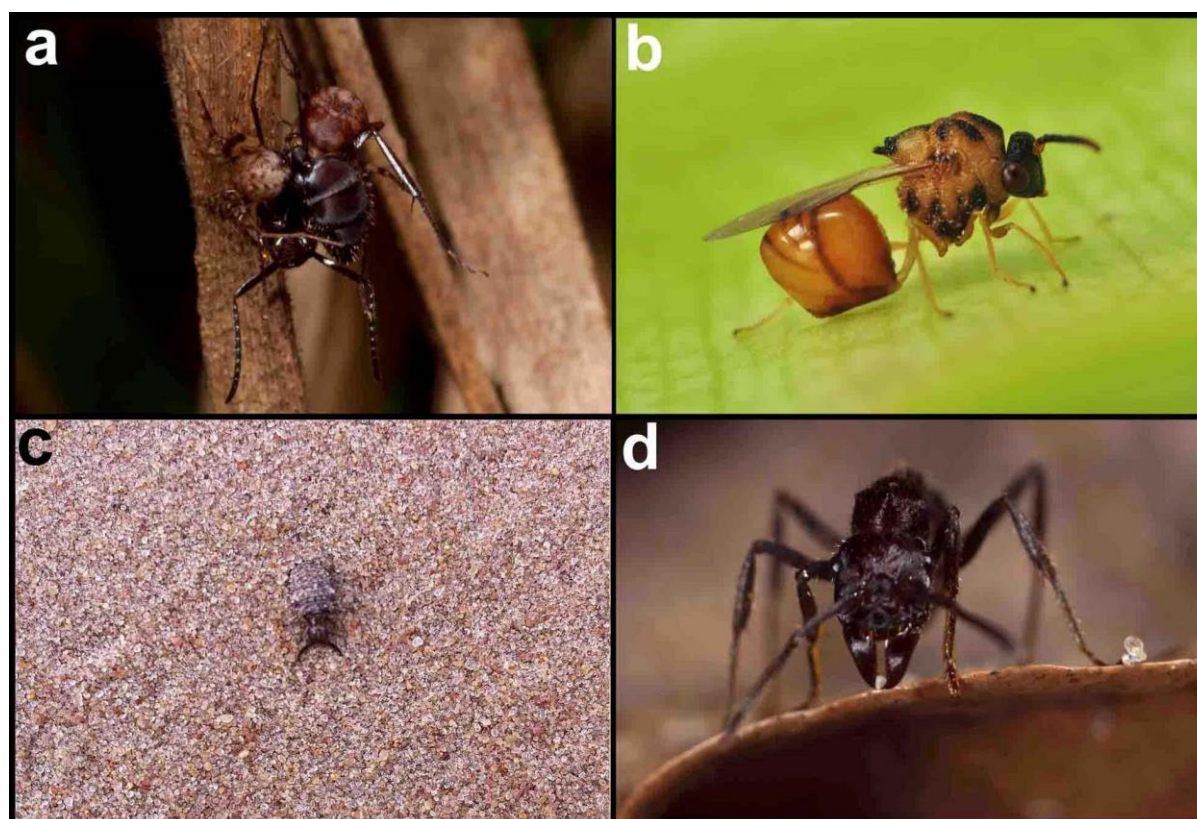
- Tschinkel WR (2005) The nest architecture of the ant, *Camponotus socius*. *Journal of Insect Science* 5:1–18
- Vieira AS, Antonialli-Junior WF, Fernandes WD (2007) Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 51:489–493
- Weeks RD, Wilson LT, Vinson SB, James WD (2004) Flow of Carbohydrates, Lipids, and Protein Among Colonies of Polygyne Red Imported Fire Ants, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 97:105–110
- Wheeler WM (1927) The Physiognomy of Insects. *The Quarterly Review of Biology* 2:1–36
- Wilson EO (1976) A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Animal Behaviour* 24:354–363
- Wolda H (1988) Insect Seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1–18
- Yamamoto M, Del-Claro K (2008) Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Camponotini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethologica* 11:55–65
- Zanchetta D, Silva CEF, Reis CM, Silva DA, Fernandes FFS, Lutgens HD, Tannus JLS, Pinheiro LS, Martins MRC, Sawaya R (2006) Plano de Manejo Integrado. Estações Ecológica e Experimental de Itirapina/SP. Primeira R., Itirapina, SP

## ANEXOS

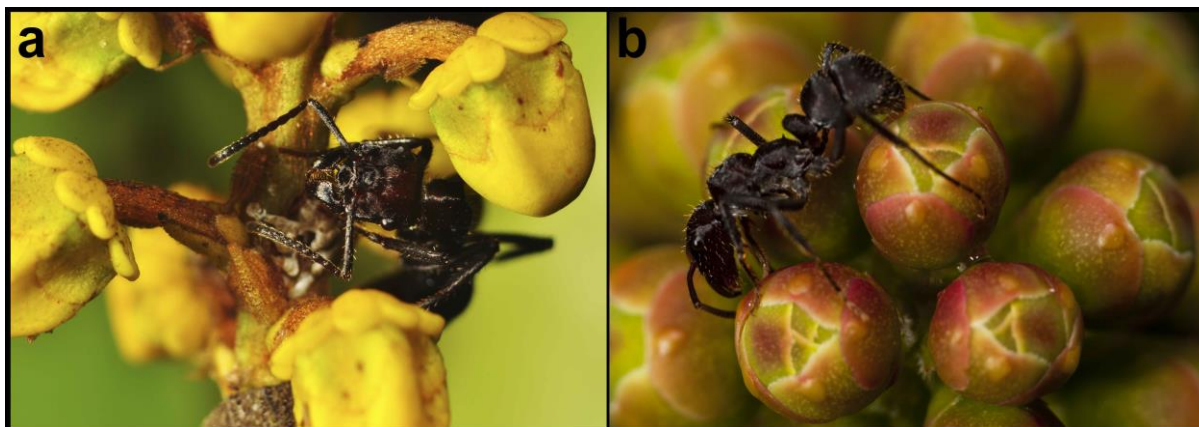
**Tabela 3:** Composição das colônias de *C. leydigi* (não contendo rainhas e zangões) que foram coletadas em área de vegetação do cerrado na Estação Ecológica de Itirapina.

Identificação da colônia	Nº de operárias	Nº de soldados	Nº de ovos	Nº de larvas	Nº de pupas
NV	105	09	11	42	70
NC	217	08	12	31	72
NL	186	14	95	42	78
NX	133	03	0	16	69
NZ	404	19	0	21	0
NY	414	18	-	-	-

- Dado não disponível.



**Figura 19:** Alguns inimigos naturais de *C. leydigi* registrados na Estação Ecológica de Itirapina. **a** - Duas aranhas consumindo ao mesmo tempo uma operária que andava no solo. **b** - Adulto do parasitoide *Obeza* sp. Dois indivíduos do mesmo parasitoide foram observados sendo carregados por operárias de *C. leydigi* para fora de seus ninhos, completando o fim do ciclo de permanência no ninho de suas hospedeiras. Em laboratório, três indivíduos de *Obeza* sp. emergiram em colônias de *C. leydigi* trazidas de campo. **c** - Larva de Neuroptera (Myrmeleontidae). **d** - *Ectatomma brunneum*. Fotos: H. Soares Jr.



**Figura 20:** Indivíduos de *Ectatomma brunneum* consumindo *honeydew* e exsudados em locais próximos aos ninhos monitorados de *C. leydigi*. Além de ser um inimigo natural de *C. leydigi*, *E. brunneum* apresenta comportamento agressivo ao inibir outras formigas de usufruírem dessas fontes de recursos. **a** - *E. brunneum* protegendo trofobiontes na planta *Byrsonima intermedia* (Malpighiales: Malpighiaceae). **b** - *E. brunneum* consumindo exsudados de NEFs de *Caryocar brasiliensis* (Malpighiales: Caryocaraceae). Fotos: H. Soares. Jr.



**Figura 21:** Indivíduos de *Camponotus* sp. consumindo *honeydew* e exsudados nas mesmas plantas visitadas por operárias de *C. leydigi*. Ainda como nota de observação durante a etapa de área de vida, indivíduos de *C. leydigi* que subiram na vegetação foram atacados por essa espécie de *Camponotus*. **a** - *Camponotus* sp. atendendo trofobiontes em *Forsteronia glabrescens* (Gentianales: Apocynaceae). **b** - *Camponotus* sp. consumindo exsudados de NEFs de *Chamaecrista desvauxii* (Fabales: Fabaceae). Fotos: H. Soares Jr.





**Figura 22:** O ninho NN04 (seta), observado a 35 m de altura, apresentando as suas ligações com outros subninhos (pratos brancos) pelas rotas (pratos cor de rosa) criadas pelas formigas seguidas. Manchas escuras são cupinzeiros (setas brancas). Foto: D. Conciani.



COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
Universidade Estadual de Campinas  
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil  
Fone (19) 3521-6378. email: cpgeb@unicamp.br



## DECLARAÇÃO

Em observância ao §5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Dissertação de Mestrado, intitulada ***“História natural, comportamento e ecologia de Camponotus leydigi Forel (Hymenoptera: Formicidae) em vegetação de cerrado”***, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: \_\_\_\_\_

Nome do(a) aluno(a): Hélio Soares Júnior

Assinatura: \_\_\_\_\_

Nome do(a) orientador(a): Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira

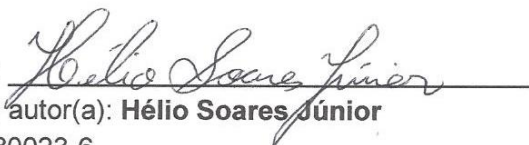
Data: 26/11/2018

### Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **História natural, comportamento e ecologia de Camponotus leydigi Forel (Hymenoptera: Formicidae) em vegetação de cerrado**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 26/11/2018

Assinatura :



Nome do(a) autor(a): **Hélio Soares Júnior**

RG n.º 34980023-6

Assinatura :



Nome do(a) orientador(a): **Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira**

RG n.º 18798559-5