



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DA FORMIGA *PACHYCONDYLA STRIATA* FR.
SMITH (FORMICIDAE: PONERINAE) EM UMA FLORESTA DO SUDESTE DO
BRASIL

FLAVIA NATÉRCIA DA SILVA MEDEIROS

Tese apresentada à Universidade Estadual de
Campinas como requisito parcial à obtenção do
título de Mestre em Ciências Biológicas (Ecologia).

Orientador: Prof. Dr. PAULO SÉRGIO OLIVEIRA

CAMPINAS

1997

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato a)
Flávia Natércia da
Silva Medeiros
e aprovada pela Comissão Julgadora.

14/02/97 *Paulo Sérgio Oliveira*

105571

N.º CHAMADA: T/Unicamp
 M 467 e
 V. 1.º 30376
 PREC. 281197
 C ☐ D ☒
 PREÇO R\$ 11,00
 DATA 22/05/97
 N.º CPD

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
 BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

CM-00097999-4

M467e

Medeiros, Flavia Natércia da Silva

Ecologia comportamental da formiga *Pachycondyla striata* Fr. Smith (Formicidae : Ponerinae) em uma floresta no Sudeste do Brasil / Flavia Natércia da Silva Medeiros. -- Campinas, SP : [s.n.], 1997.

Orientador: Paulo S. Oliveira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

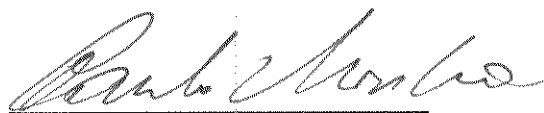
1. Ecologia. 2. Formiga - Comportamento. I. Oliveira, Paulo Sérgio Moreira Carvalho de. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 14 de fevereiro de 1997.

BANCA EXAMINADORA

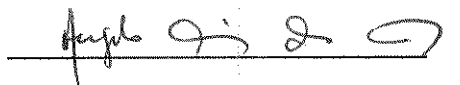
TITULARES:

Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira



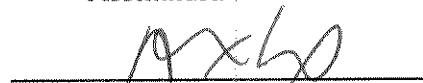
Assinatura

Prof. Dr. Ângelo Pires do Prado



Assinatura

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares



Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. José Roberto Trigo



Assinatura

“Você há de me perguntar por que tomo conta do mundo. É que nasci incumbida.

Tomei em criança conta de uma fileira de formigas: elas andam em fila indiana carregando um mínimo de folha. O que não impede que cada uma comunique alguma coisa à que vier em direção oposta. Formiga e abelha já não são it. São elas.

Li o livro sobre as abelhas e desde então tomo conta sobretudo da rainha-mãe. As abelhas voam e lidam com flores. É banal? Isto eu mesma constatei. Faz parte do trabalho registrar o óbvio. Na pequena formiga cabe todo um mundo que me escapa se eu não tomar cuidado. Por exemplo: cabe senso instintivo de organização, linguagem para além do supersônico e sentimentos de sexo. Agora não encontro uma só formiga para olhar. Que não houve matança eu sei, porque senão já teria sabido.

Tomar conta do mundo exige também muita paciência: tenho que esperar pelo dia em que me apareça uma formiga.”

Água viva - Clarice Lispector

A minha **Dinda**, que tornou minha vida mais doce;
a meu **irmão** Diego, que a fez mais bela e jocosa e
a minha **Mãe**, que tornou tudo possível.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira pela amizade e pela orientação cuidadosa e atenta ao longo já de 7 incompletos anos, que compreendem minha iniciação científica, “aperfeiçoamento” e mestrado.

Aos Profs. Drs. Ivan Sazima, Keith Brown Jr. e Paulo Sérgio Oliveira, meus caros “mestres”, por fazerem da Biologia uma ciência fascinante, rica em perguntas, unificada pela teoria da evolução.

Ao amigo Luciano, a quem devo em grande parte minha incursão no maravilhoso mundo das formigas e com quem dividi as primeiras dificuldades e glórias da pesquisa científica.

Aos amigos Pedro Paulo Strucchi Júnior e Augusto Henrique Arantes Portugal, pela ajuda no início da coleta de dados, tão prestimosa, dedicada, enfim: fundamental.

Aos colegas Jorge Rodolfo, Arlindo, Norma, Cibele, Ana Maria, Ricardo, Luciana, Marcos, Andy, Pira, Adriana e Nanda pela presença companheira durante os períodos de “24 horas”.

À amiga Luciana Passos pelo apoio e pela cessão de sua saudosa Brasília para as “24 horas”.

Ao guardinha da Reserva Valdivino, ao funcionário do Departamento de Zoologia Zé Carlos e aos amigos Paulinho, Márcio Pie, Augusto, Marco Aurélio e Inara pelo auxílio imprescindível na coleta de colônias de *Pachycondyla striata* na Mata.

Ao Prof. Dr. João Semyr pela identificação das sementes de Euphorbiaceae.

Ao Prof. Dr. Arício Xavier Linhares pela identificação de um dos besouros coletados.

Ao Prof. Dr. Thomas Lewinsohn e ao Paulo Inácio pela ajuda no momento desespero em que a discussão corrigida quase “foi por água abaixo”.

Aos amigos André Victor ("Bacu"), Inara (a "Ê") e Márcio Pie pela identificação de boa parte dos itens alimentares coletados.

Ao Jarbas pela participação em praticamente todas as fases do trabalho, me dando incentivo, carinho e inspiração.

A meus tios David e Deborah e a minha Dinda pela ajuda financeira nos meses sem bolsa.

Aos "tios" Joaquim e Isidoro, guardinhas da Reserva, pelo tratamento respeitoso e carinho com que me trataram durante todos esses anos de campo na Mata.

Às famílias que de certa forma me adotaram e me apoiaram de diversas formas, cada uma a seu modo, durante toda minha permanência em Campinas:

Cibele, Seu Aparecido, Dona Cecília, Ana e Andréa; Nanda "Amore", Seu Carlos, Dona Norma e Rodrigo; Rodriguinho, Zezé, Alê, "Vô" Zé Maria, "Vó" Gioconda, Sônia, Cláudio, Bitá e Nika.

À Capes pela bolsa de estudos concedida para realização deste trabalho.

Aos professores que participaram da pré-banca e da banca pelas críticas e sugestões pertinentes.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia e do Instituto de Biologia, sempre tão solícitos, com os quais pude conviver mui prazerosamente por todo esse tempo.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1. A subfamília Ponerinae	4
2. O gênero <i>Pachycondyla</i>	6
OBJETIVOS	8
MATERIAL E MÉTODOS	8
1. Área de estudo	8
2. Métodos	9
RESULTADOS	15
1. Caracterização dos ninhos	15
1.1. Estrutura dos ninhos	15
1.2. Demografia das colônias	17
2. Padrão de atividade	19
3. Dieta de <i>Pachycondyla striata</i>	22
3.1. Itens alimentares	22
3.2. Estratégias de forrageamento	25
3.3. Comportamento de caça	27
4. Área de vida	28
5. Comportamento agonístico entre as formigas	34
DISCUSSÃO	35
1. Caracterização dos ninhos	35
1.1. Estrutura dos ninhos	35
1.2. Demografia das colônias	37
2. Padrão de atividade	39
3. Dieta	41
3.1. Itens alimentares	41

3.2. Estratégias de forrageamento	44
3.3. Comportamento de caça	49
4. Área de vida	49
5. Comportamento de caça	53
CONCLUSÕES	54
RESUMO	56
ABSTRACT	58
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60

INTRODUÇÃO

Formigas (Formicidae) figuram entre os organismos de maior abundância do mundo. Esses insetos sociais perfazem, sozinhos, de 10 a 15 por cento da biomassa animal do ambiente terrestre e, juntamente com abelhas, vespas e cupins, representam mais de 75 por cento do total de biomassa de insetos (Fittkau e Klinge 1973). Além disso, formigas apresentam uma enorme diversidade, tendo evoluído para ocupar uma ampla gama de nichos alimentares no solo e na vegetação (Wheeler 1910). O impacto de formigas sobre o ambiente é correspondentemente grande, visto que são encontradas por praticamente todo o globo (Hölldobler e Wilson 1990).

Formigas têm recebido muita atenção de taxonomistas, etólogos e bioquímicos, mas poucos estudos abordam os aspectos ecológicos da apreensão de itens alimentares, que representa uma força seletiva importante, da qual depende o sucesso das colônias (Carroll e Janzen 1973). A família Formicidae apresenta um espectro de itens alimentares em sua dieta absolutamente incomum quando comparada com outras famílias de insetos (Hölldobler e Wilson 1990). Assim, podemos observar espécies especializadas no cultivo de fungos (Cherrett 1968, Wilson 1980), predadoras de sementes (Brown *et al.* 1979, Davidson *et al.* 1980) ou ovos de artrópodes (Brown 1979) e caçadoras exclusivas de cupins (Leal e Oliveira 1995), bem como centenas de espécies com hábitos alimentares generalizados, incluindo também em sua dieta secreções açucaradas de plantas (Beattie 1985, Oliveira e Leitão-Filho 1987), exudações de homópteros (Del-Claro e Oliveira, comunicação pessoal) ou larvas de lepidópteros (De Vries 1984). Além disto, em muitos habitats, as formigas destacam-se como os principais predadores de outros insetos e pequenos invertebrados apresentando quase todas um certo grau de especialização por presas (Wilson 1971, Jeanne 1979, Léviéux 1982).

Segundo Hölldobler e Wilson (1990), as 8800 espécies conhecidas de formigas têm procedimentos muito diversificados para descoberta e manipulação do alimento, divididos em três etapas principais: caça, manipulação e defesa. A primeira etapa possui três subdivisões, enquanto a segunda e a terceira possuem quatro cada. As diferentes combinações desses elementos permitem formar 48 técnicas distintas de forrageamento. Em um extremo encontram-se as espécies de quase todas as subfamílias cujas forrageadoras são completamente solitárias e de hábito predatório ou detritívoro. Em outro extremo, estão os “exércitos” de caçadoras das formigas de correição dos gêneros *Eciton* e *Dorylus* (Ecitoninae e Dorylinae), as quais chegam a se alimentar de presas do porte de pequenos anuros. A estratégia de forrageamento adotada pelas diferentes espécies é determinada pela combinação de duas ou mais técnicas, de acordo com a natureza e a qualidade do alimento utilizado (Hölldobler e Wilson 1990).

O transporte até o ninho dos itens alimentares capturados ou coletados constitui uma etapa crucial para organismos como formigas, cujos requerimentos nutricionais e áreas de vida são em geral generalistas e amplos, podendo se sobrepor aos de outras espécies (Traniello 1989). Como a estratégia mais comum de procura do alimento é solitária e nem sempre o item encontrado pode ser transportado com sucesso por uma única operária, espécies de formigas capazes de alguma forma de recrutamento podem explorar uma gama mais ampla de itens alimentares. As diversas espécies mostram diferentes estratégias de recrutamento de companheiras e a forma mais comum é realizada por intermédio da formação de trilhas químicas (Hölldobler 1977). Assim como se observa com os sistemas de castas, os sistemas de comunicação mais elaborados ocorrem entre as espécies de colônias grandes e perenes, como por exemplo entre as formigas legionárias e as formigas cortadeiras (Hölldobler e Wilson 1990).

Muitas espécies de formigas forrageiam dentro de um espaço determinado, o que permite que seus ninhos sejam mapeados e as interações de diferentes colônias sejam seguidas (Levings e Franks 1982). Operárias de um mesmo ninho frequentemente apresentam diferenças no grau de especialização espacial durante o forrageamento. A ocorrência de persistência individual num sítio de forrageamento já foi documentada nas formigas cortadeiras do gênero *Atta* (Lewis *et al.* 1974); nas coletoras de sementes dos gêneros *Messor*, *Pheidole*, *Monomorium* e *Pogonomyrmex* (Hölldobler 1976, Hölldobler e Möglich 1980, Onoyama e Abe 1982, Davidson 1982); na espécie européia *Lasius fuliginosus* (Dobrzánska 1966) e na norte-americana *Lasius neoniger* (Traniello e Levings 1986) bem como nas espécies do grupo *Formica rufa* (Rosengren 1971, 1977, Herbers 1977, Rosengren e Fortelius 1986).

Nas espécies predadoras, ao passar dos serviços internos à atividade de caça, as operárias mostram-se "tímidas", pois aprendem apenas progressivamente a se orientar nos entornos do ninho. Nas primeiras incursões em sua área de forrageamento, as operárias afastam-se pouco do ninho e vão, assim, acumulando os sinais necessários para sua orientação. O papel desse aprendizado foi verificado tanto em formigas da tribo Dacetini (Myrmicinae), considerada derivada, quanto em poneríneos, considerados primitivos (Déjean 1983 a, b, Déjean *et al.* 1983).

Uma das características mais conspícuas na qual as espécies de formigas diferem entre si é o horário do dia no qual suas forrageadoras encontram-se ativas. No sudeste da Austrália, por exemplo, observa-se uma mudança precisa na fauna de formigas ao cair da tarde: operárias de *Myrmecia*, *Rhytidoponera*, *Dacryon* e de algumas espécies de *Iridomyrmex* são substituídas por outras, de *Colobostruma*, *Iridomyrmex* e *Camponotus*, cuja atividade é predominantemente noturna (Wilson 1971). Essa troca de turnos também foi observada em arbustos de *Ouratea hexasperma* por Oliveira *et al.* (1995) e em *Caryocar brasiliense* (Oliveira e Brandão 1991) onde várias

espécies de formigas associam-se a nectários extraflorais em cerrados brasileiros. O mesmo padrão foi registrado por Del-Claro e Oliveira (Universidade Estadual de Campinas, comunicação pessoal) para a fauna de formigas associada a homópteros no cerrado de Mogi-Guaçu, São Paulo. Poucos estudos desse tipo existem para poneríneos, cujas espécies são predominantemente carnívoras. Entretanto, um exemplo bem documentado dessas alterações ocorre com *Paraponera clavata*, espécie que utiliza secreções açucaradas de plantas (Harrison e Breed 1987): durante horas de chuva forte a atividade de forrageamento se interrompe. Na Ilha de Barro Colorado, Panamá, *Ectatomma ruidum* e *E. tuberculatum* ocorrem em simpatria. *E. ruidum* tem maior atividade durante o dia, ao passo que *E. tuberculatum* é predominantemente noturna (Wheeler 1986, Pratt 1989).

1. A SUBFAMÍLIA PONERINAE

Poneríneos são considerados primitivos, constituindo provavelmente uma linhagem ancestral dentro da família Formicidae (Wheeler 1910). São comuns nessa subfamília características tais como: fundação de colônias por várias rainhas, forrageamento de rainhas durante a fundação das colônias, operárias e rainhas de tamanhos ligeiramente diferentes, alimentação de larvas com fragmentos de insetos e ausência de forrageamento coordenado. Formigas de subfamílias mais derivadas, como Myrmicinae e Formicinae, de modo geral, apresentam fundação claustral de colônias por uma única rainha, operárias e rainhas bem distintas anatomicamente, larvas alimentadas por alimento processado ou ovos tróficos, forrageamento coordenado por sofisticados sistemas de recrutamento e uma divisão de trabalho baseada no polimorfismo de suas castas estéreis (Hölldobler e Wilson 1990). Algumas espécies das Tribos Ectatommini, Odontomachini e Ponerini exibem uma série de características que as aproximam da subfamília mais derivada Myrmicinae,

mas a relação filogenética entre essas duas subfamílias ainda não foi bem estabelecida (Brown 1958, Déjean e Lachaud, 1994).

É possível observar espécies onde não se verifica grande distinção entre as castas estéril e reprodutiva, sendo crescente o número de relatos de poneríneos nos quais rainhas são substituídas por formas reprodutivas anatomicamente indistinguíveis de operárias como ocorre em todas as espécies dos gêneros *Diacamma*, *Dinoponera* e *Ophtalmopone*, várias espécies de *Rhytidoponera* e em *Platythyrea schultzei* (Peeters 1993).

Poneríneos, de um modo geral, caracterizam-se pelo monomorfismo de sua casta estéril embora haja exceções entre as espécies pertencentes ao gênero *Megaponera* (Agbogba e Howse 1992). Em espécies do gênero *Amblyopone* não há padrões físicos ou temporais determinando a divisão de tarefas dentro da colônia (Traniello 1978). No entanto, em algumas espécies, pode ocorrer divisão de trabalho baseada na idade das operárias (polietismo etário), como observado em *Prionopelta amabilis* (Hölldobler e Wilson 1986) e *Ectatomma ruidum* (Corbara *et al.* 1986).

As tarefas dentro da colônia podem ser, grosso modo, divididas em dois grupos: (1) cuidado com a rainha e a prole e (2) forrageamento (Agbogba e Howse 1992). Quando diferentemente distribuídas entre as operárias de acordo com sua idade, os indivíduos mais velhos são encarregados de se arriscar buscando alimento. Em *Ponera pennsylvanica*, por exemplo, as operárias mais jovens realizam cuidado com a prole com frequência maior que outras tarefas, enquanto que as operárias mais velhas dedicam-se principalmente ao forrageamento (Pratt *et al.* 1994).

Durante a busca de alimentos, os recursos são localizados e selecionados de acordo com diversos fatores, tais como: qualidade nutricional do alimento, subcasta física, idade e experiência anterior da forrageadora, distância do trajeto, estresse térmico ou hídrico, e “status” nutricional da colônia como um todo (Traniello 1989). O forrageamento em poneríneos é

geralmente individual e difuso, embora haja relatos da existência de formas incipientes de recrutamento possibilitando a apreensão de itens grandes e mesmo predação de insetos sociais como formigas e cupins (Wilson 1958, Maschwitz e Schönege 1983, Traniello 1989, Déjean *et al.* 1993, Leal e Oliveira 1995).

Ferrões e mandíbulas denteadas grandes são características importantes para espécies predadoras como os poneríneos dos gêneros *Thaumatomyrmex* (Diniz e Brandão 1989), *Odontomachus* (Brown 1976) e *Pachycondyla* (Wheeler 1936).

2. O GENERO *PACHYCONDYLA*

O gênero *Pachycondyla* tem distribuição ampla, ocorrendo desde a Louisiana, USA, até a Argentina (Kempf 1972). Embora poneríneos geralmente apresentem castas estéreis monomórficas, em diversas espécies de *Pachycondyla* observa-se divisão de tarefas. Em *Pachycondyla cafraria*, por exemplo, aproximadamente um terço das operárias forrageia enquanto o restante se ocupa do cuidado com a prole (Bonavita e Poveda 1970). Em *Pachycondyla apicalis*, por sua vez, existe ainda um grupo intermediário pronto a substituir operárias perdidas de qualquer um dos outros dois grupos (Pratt *et al.* 1994). As larvas são alimentadas diretamente com pedaços de artrópodes o que resulta numa íntima associação entre o forrageamento e o cuidado com a prole por parte de operárias (Pratt *et al.* 1994). Nessa espécie, as operárias mais velhas engajam-se mais frequentemente no forrageamento, enquanto que as jovens cuidam da rainha e dos imaturos.

Poneríneos são de grande interesse para estudos sobre a evolução de sistemas de recrutamento. O recrutamento em *Pachycondyla* em geral é do tipo “tandem”, no qual uma operária segue outra de volta ao local onde foi encontrado um item alimentar normalmente de tamanho grande. Descoberta a

fonte de alimento, entre o retorno ao ninho e a chegada da dupla de operárias decorre um pequeno lapso de tempo. Este tipo de recrutamento pode ser deflagrado por secreções da glândula pigidial, conforme se nota em *Pachycondyla obscuricornis* (Traniello e Hölldobler 1984) ou por estímulo físico com movimentos mandibulares (uma operária puxa a outra) como em *P. tesserinoda* (Maschwitz *et al.* 1974). Nos dois casos, o resultado é o deslocamento coordenado do par de operárias com a segunda seguindo de perto e tocando com suas antenas o par posterior de patas da primeira (Hölldobler e Wilson 1990).

Pachycondyla striata é encontrada na América do Sul, do Brasil à Argentina (Kempf 1972) e foi previamente estudada por Gianotti e Machado (1994), que registraram seu ciclo de atividades e sua dieta. Nesse estudo, *P. striata* é considerada uma espécie de hábitos generalistas, coletando principalmente carcaças de insetos e predando cupins, larvas de artrópodes e minhocas.

Na Reserva Municipal de Santa Genebra, *P. striata* é uma espécie bastante abundante. Suas operárias são grandes e podem ser vistas forrageando sobre o folhíço solitariamente ou em pares de “tandem”. Os ninhos são encontrados em locais sombreados geralmente na proximidade de árvores.

Poucos estudos foram feitos sobre a ecologia comportamental de *Pachycondyla* no campo. A maior parte dos estudos realizados foi feita em laboratório, contemplando aspectos tais como: glândulas e feromônios, comunicação e recrutamento, divisão de trabalho, dominância reprodutiva e cuidado com a prole. No campo há alguns estudos sobre área de vida, fundação de colônias, recrutamento, formação de trilhas e predação em espécies especializadas na caça de cupins, conforme sintetizado acima (revisto por Hölldobler e Wilson 1990). A antiguidade filogenética de um grupo não implica necessariamente a existência de comportamento primitivo ou de

organização social primitiva (Traniello e Jayasuriya 1985, Villet 1990). Em espécies do gênero *Myrmecia* (Myrmeciinae) e na espécie *Nothomyrmecia macrops* (Nothomyrmeciinae), que exibem uma série de características primitivas, também se observam características típicas de colônias com organização social derivada (Hölldobler e Wilson 1990). Assim, ainda restam muitos aspectos pouco conhecidos sobre a ecologia comportamental de espécies da subfamília Ponerinae. Estudos comportamentais no campo certamente levarão a uma melhor compreensão da evolução da família Formicidae de maneira geral e das relações filogenéticas existentes entre algumas linhagens (Nelson *et al.* 1991).

OBJETIVOS

Este trabalho objetivou investigar a ecologia comportamental de *Pachycondyla striata* Fr. Smith na Mata de Santa Genebra em Campinas, São Paulo. Foram abordados os seguintes aspectos:

- Caracterização dos ninhos e colônias
- Padrão de atividade
- Dieta
- Área de vida

MATERIAL E MÉTODOS

1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, situada no município de Campinas, São Paulo (22° 49' S, 47° 06' W; 670 m de altitude). A Reserva tem uma área de 250 ha cuja vegetação pode ser

classificada de modo mais abrangente como floresta mesófila semidecídua, mas é possível reconhecer três subtipos vegetacionais: floresta tropical sazonal com diferentes graus de perturbação, floresta úmida (“brejos”) e vegetação de beira de mata ou secundária (Morellato 1991).

O clima da região de Campinas é do tipo sazonal com uma estação mais fria e seca que se estende de abril a setembro e uma estação úmida e quente compreendida entre outubro e março (Morellato 1991).

2. Métodos

Entre os meses de novembro de 1994 e março de 1995, foram marcados 50 ninhos de *P. striata*, localizados por intermédio de iscas de sardinha dispostas ao longo da trilha principal central e da trilha secundária (Fig. 1), bem como na vegetação contígua (até 1 m) a essas trilhas no interior da Mata de Santa Genebra. Iscas de sardinha são amplamente utilizadas com esse intuito, podendo ser substituídas por atum ou mel diluído de acordo com os hábitos das espécies em questão (Fellers 1987, Levings e Franks 1982, Hölldobler e Wilson 1990).

Para determinação do padrão de atividades, quatro colônias marcadas, duas no interior da mata e duas na borda, distando entre si pelo menos 10 metros, tiveram duas ou mais de suas entradas monitoradas durante 24 horas. O monitoramento da atividade das colônias consistiu na contagem, por 20 minutos a cada hora, dos indivíduos que entravam ou saíam pelas entradas marcadas. Simultaneamente a cada censo, foram tomadas medidas de temperatura e umidade do ar com auxílio de termômetro seco/úmido, visto que as condições do tempo podem influenciar fortemente o padrão de atividade de colônias de formigas (Young e Hermann 1980). Esse procedimento é usualmente adotado em estudos desse tipo, embora possa variar bastante a duração dos censos de monitoramento (Leal e Oliveira 1995). Uma lanterna

foi usada durante os censos noturnos. O monitoramento do ciclo de atividades das quatro colônias foi feito na estação chuvosa (outubro a março) e repetido na estação seca (abril a setembro).

A partir do conhecimento do horário de pico de atividades das colônias de *P. striata*, os itens que compõem sua dieta foram amostrados como em Déjean e Lachaud (1994). Os dados de dieta foram obtidos através de observações de todas as colônias marcadas na área de estudo (N = 50). Os itens transportados por operárias dirigindo-se ao ninho foram coletados e mantidos em álcool 70% para posterior identificação. O material vegetal de modo geral foi identificado pelo Prof. João Semir (Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas). Artrópodes foram identificados em sua maioria com o auxílio de Inara Roberta Leal, Márcio R. Pie e André Victor Lucci Freitas (Pós-graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas) e o Prof. Arício Xavier Linhares (Departamento de Parasitologia, Universidade Estadual de Campinas) identificou um dos coleópteros coletados.

Uma vez identificados, os itens alimentares foram colocados em estufa a aproximadamente 60° C por 24 horas para obtenção de seu peso seco em Balança Mettler H51 Ar.

As operárias forrageadoras das quatro colônias designadas acima foram atraídas com iscas de sardinha dispostas em redor do ninho e marcadas individualmente, no tórax e no gaster (Fig. 2a), com tinta Enamel (Enamel Paint, Testors Co., Rockford, IL, USA). A utilização das iscas permitiu a marcação de um grande número de operárias, o que possibilitou segui-las individualmente a fim de determinar a área de vida das quatro colônias.

A marcação de operárias e rainhas vem sendo muito utilizada para estudos de investigação de fenômenos ligados a repertórios comportamentais individuais como no caso de sistemas de hierarquias de dominância (Corbara *et al.* 1989, Medeiros *et al.* 1992, Oliveira e Hölldobler 1990, 1991), sistemas de divisão de trabalho (Pratt *et al.* 1994) ou quando as forrageadoras de uma

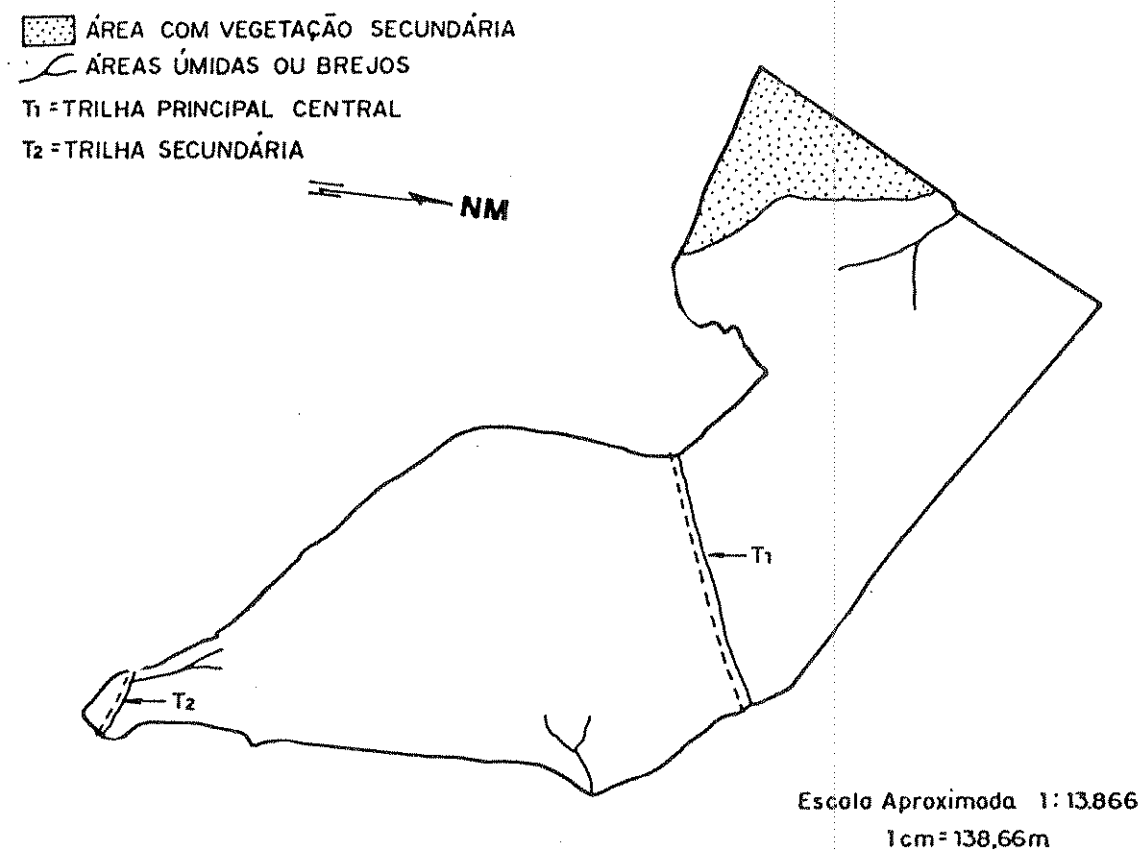


Figura 1: Mapa diagramático da Reserva Municipal de Santa Genebra, mostrando as trilhas principal e secundária onde foram marcadas, coletadas e estudadas as colônias.

colônia parecem se engajar em atividades distintas (Agbogba e Howse 1992) ou exibir fidelidade de rota (Breed e Benet 1985, Déjean *et al.* 1993).

As áreas de vida ("home range") de cada uma das quatro colônias foram mapeadas e suas dimensões foram estimadas durante as estações seca e chuvosa. As rotas de operárias em atividade de forrageamento foram delimitadas com o auxílio de palitos numerados fincados ao longo de suas trajetórias. Este procedimento foi necessário para evitar a perturbação dos indivíduos e uma possível alteração em suas rotas. Nos mapas de forrageamento foram indicadas a direção Norte-Sul e as distâncias máximas das trajetórias de forrageamento utilizadas pelas operárias marcadas em relação aos seus respectivos ninhos. As áreas de vida foram, então, estimadas a partir do polígono formado pela união dos pontos mais distantes a intervalos de 10 graus nos quais as operárias foram vistas forrageando. Mapas desse tipo já foram confeccionados em diversos trabalhos sobre área de vida em formigas (e.g., Breed *et al.* 1990, Fresneau 1985, Hölldobler 1976), permitindo uma melhor compreensão da forma como esses insetos se deslocam em seus habitats.

Foram escavados 4 ninhos ao longo do ano. Foi adotado o seguinte procedimento de coleta: após remover o folhiço num raio de 1 m em volta da entrada principal, o círculo assim formado era cuidadosamente escavado. Uma vez encontrada uma câmara, seu conteúdo era transferido para uma bandeja de plástico. Depois disso, era feita a contagem de imaturos (ovos, larvas e pupas) e adultos. Para reproduzir a arquitetura durante a escavação dos ninhos foram anotadas medidas de distância entre as câmaras e profundidade das câmaras.

Para análise dos dados de área de vida foi utilizado o teste de Mann-Whitney.

Figura 2: (A) Operária de *Pachycondyla striata* marcada no tórax e no gaster com tinta Enamel para estudo de área de vida. (B) Operária de *Pachycondyla striata* predando operária de *Odontomachus chelifer*. (C) Operária de *Pachycondyla striata* transportando operário do cupim *Neocapritermes opacus*. (D) Operária de *Pachycondyla striata* transportando soldado de *Neocapritermes opacus*. As operárias medem aproximadamente 15 mm.



B



D



A



C

RESULTADOS

1. Caracterização dos ninhos e colônias

1.1. Estrutura dos ninhos

Pachycondyla striata nidifica no solo, geralmente nas proximidades de grandes troncos de árvores, sob as quais o ninho pode se estender.

Os ninhos têm múltiplas entradas, a maior parte das quais sob o folhíço e por isso localizadas somente pelo trânsito de operárias. Dos quatro ninhos estudados mais detalhadamente, o primeiro tinha 2 entradas, o segundo tinha 5, o terceiro, 6, e o quarto, 8. As entradas distam entre si de 20 a 80 cm aproximadamente. Embora houvesse sempre uma entrada principal, pela qual havia maior trânsito de operárias, algumas destas pareciam forragear com maior frequência em torno de uma das entradas (principal ou acessórias) de seu ninho.

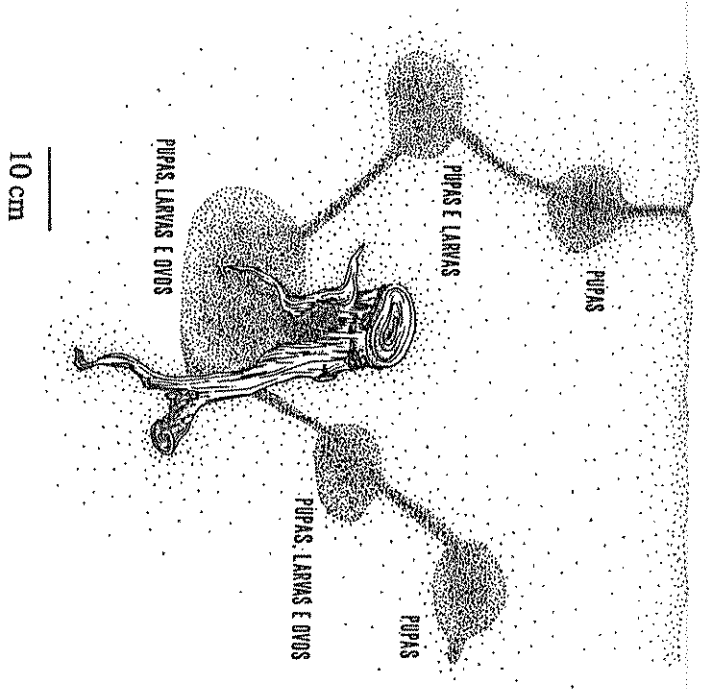
As entradas dos ninhos foram comumente localizadas junto a troncos de árvores, possuindo túneis que se abrem nas arenas de forrageamento. Tanto no interior da mata quanto na borda, os ninhos foram encontrados em locais sombreados.

Os ninhos escavados ($N = 4$) apresentaram de 5 a 6 câmaras, que podiam ou não ser interconectadas por túneis, estendendo-se sob as raízes de árvores. Dos quatro ninhos escavados, a câmara mais profunda estava a 80 cm da superfície do solo e a mais superficial, a 5 cm. Pupas, larvas grandes e fêmeas aladas foram encontradas nas câmaras mais superficiais, ao passo que larvas menores e ovos só foram encontrados nas câmaras abaixo de 30 cm. As arquiteturas de dois dos ninhos coletados estão esquematizadas na Figura 3. A única rainha estava alojada na câmara mais profunda de seu ninho.

Figura 3: Desenhos esquemáticos representando os ninhos coletados em fevereiro (A) e março (B) na Reserva Municipal de Santa Genebra, mostrando a distribuição de adultos e imaturos (ovos, larvas e pupas).

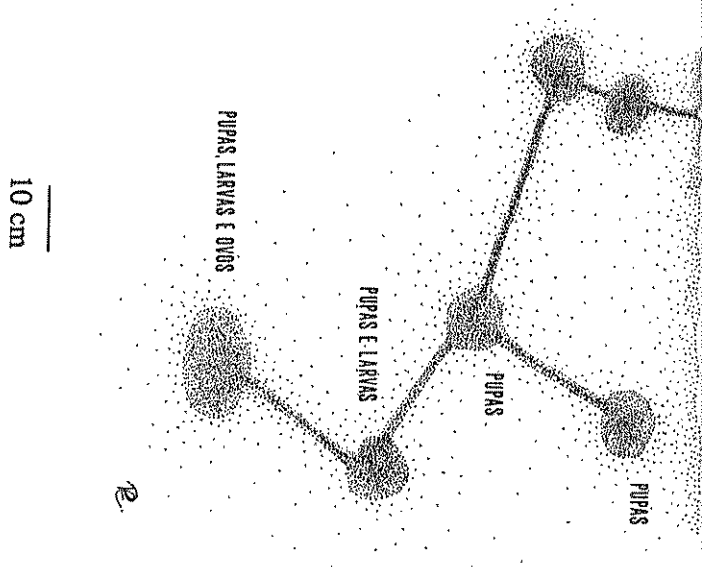
(A)

Superfície do solo



(B)

Superfície do solo



Algumas câmaras pareciam isoladas, podendo distar entre si até 80 cm. Aparentemente, na primeira colônia um túnel emergia a 100 cm do ninho, pois nesse ponto havia uma entrada ligada à primeira câmara encontrada por onde transitavam operárias. Em outras tentativas de coleta, entradas por onde as operárias transportavam pedaços de isca levavam a uma ou duas câmaras sem que o restante do ninho fosse encontrado. Juntamente com a existência de múltiplas entradas, a existência desses túneis aponta para uma estrutura possivelmente polidômica indicando que a colônia está distribuída em várias sub-unidades espaciais (Fig. 3; ver também Hölldobler e Wilson 1990).

1.2. Estrutura das colônias

Foram coletadas 4 colônias de *P. striata* ao longo de 1995. Os dados demográficos são apresentados na Tabela 1.

A única colônia apresentando rainha foi coletada em outubro (Tab. 1). A colônia coletada em março e uma incompletamente coletada em abril revelaram a presença de fêmeas aladas. Pode-se observar também na Tabela 1 que um maior número de imaturos foi encontrado na estação chuvosa (outubro a março).

Tabela 1. Dados referentes à estrutura etária das quatro colônias de *Pachycondyla striata* coletadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo.

Data da coleta	Nº de rainhas	Nº de ovos	Nº de larvas	Nº de pupas	Nº de fêmeas aladas	Nº de adultos
15/01/95	0	256	77	80	0	219
25/02/95	0	74	5	12	0	234
31/03/95	0	0	12	2	6	79
08/10/95	1	1	10	4	0	50

2. Padrão de atividade

As colônias tiveram maior atividade durante o dia e tanto na estação seca quanto na chuvosa apenas poucos indivíduos foram vistos forrageando à noite. Nas duas estações, houve correspondência entre o pico de atividade das colônias e os horários mais quentes do dia (Figs. 4 e 5); entretanto, na estação seca, entre as 17:00 e as 19:00 h, nota-se um número médio de operárias ativas igual ou superior a 3, e é nesse período que a umidade relativa do ar se encontrava em elevação. *Pachycondyla striata* pode forragear na Reserva Municipal de Santa Genebra sob temperaturas que vão de 12 a 26,5° C.

Na estação chuvosa, pode-se notar que entre 7:00 e 18:00 h havia em média 4 ou mais operárias forrageando com um pico de atividade em torno das 11:00 h. Na estação seca, porém, o padrão de atividade modificou-se, com um menor número médio de operárias ativas ao longo de todo o período, o que foi verificado para as 4 colônias; o forrageamento deu-se com maior intensidade entre 11:00 e 19:00 h (Figs. 4 e 5). Na maior parte dos censos, o número médio de operárias em atividade foi inferior a 2 indivíduos.

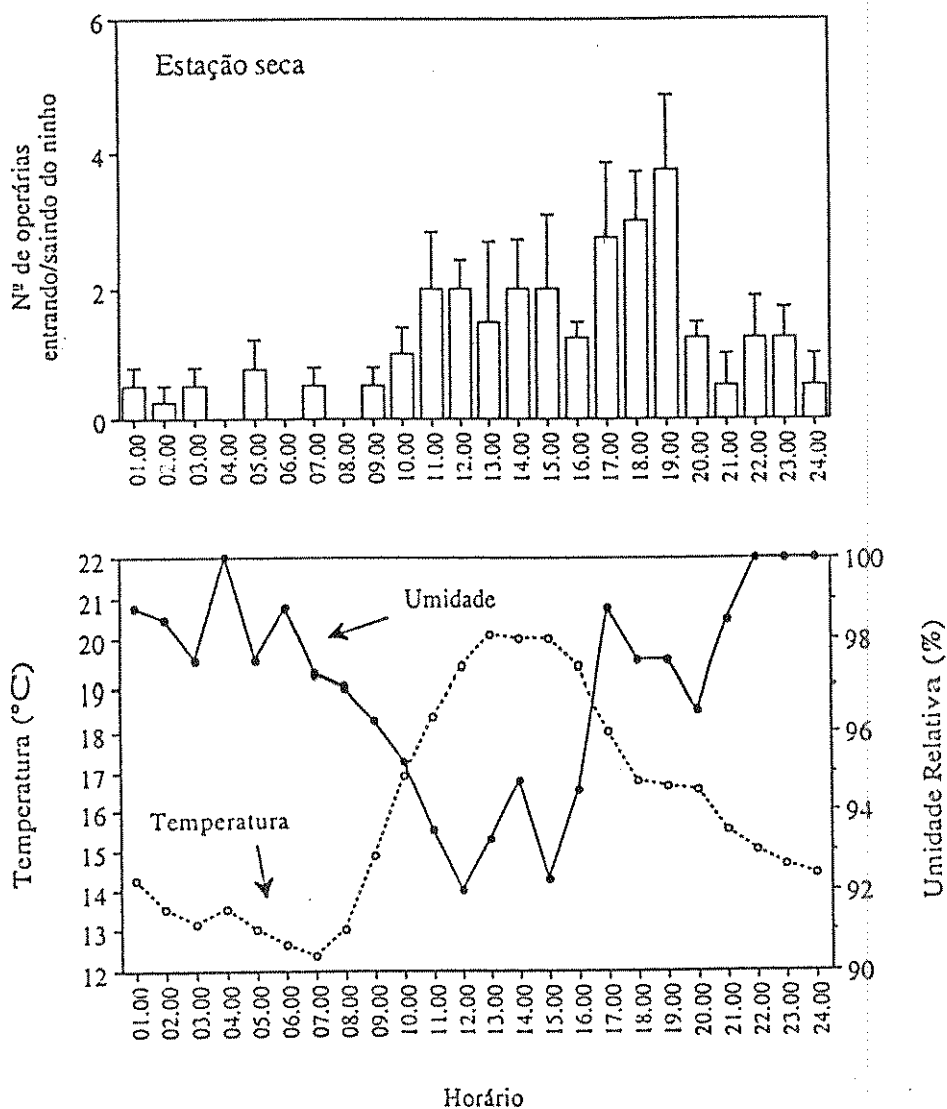


Figura 4: Ciclo de atividades das colônias A, B, C e D de *Pachycondyla striata* ao longo de 24 horas na estação seca e dados de umidade e temperatura do ar tomados durante os censos na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Os números plotados representam a média de operárias ativas das quatro colônias nesse período com o respectivo erro-padrão.

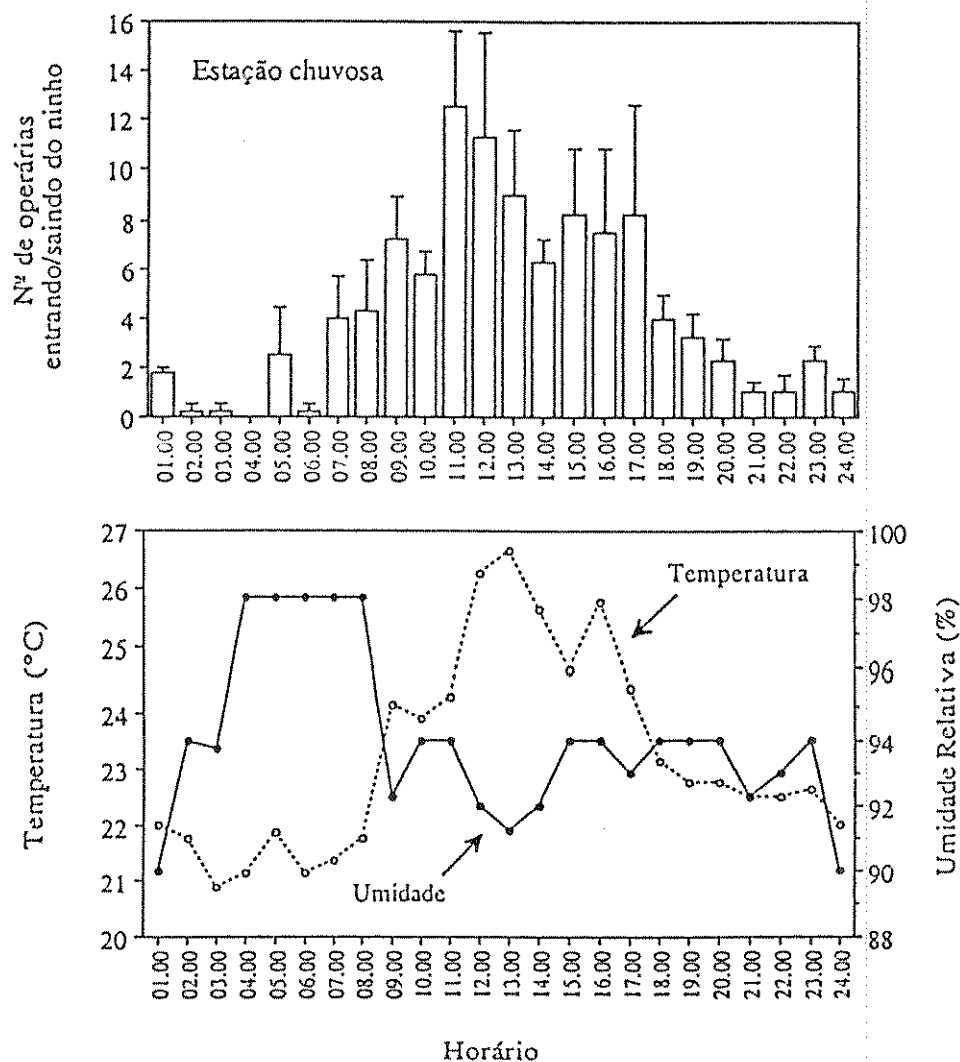


Figura 5: Ciclo de atividades das colônias A, B, C e D de *Pachycondyla striata* ao longo de 24 horas na estação chuvosa e dados de umidade e temperatura do ar tomados durante os censos na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Os números plotados representam a média de operárias ativas das quatro colônias nesse período com o respectivo erro-padrão.

3. Dieta de *Pachycondyla striata*

3.1. Itens alimentares

Foi registrado um total de 132 itens constituintes da dieta das colônias de *P. striata* na Mata de Santa Genebra. De maneira geral, artrópodes representaram a maioria dos itens consumidos por *P. striata* (Fig. 6). Entretanto, deve-se ressaltar que dentro desse grupo há importantes distinções a fazer. Formigas adultas, entre as quais se incluem *Camponotus abdominalis*, *C. sericeiventris*, *C. crassus*, *Solenopsis* sp., *Atta sexdens*, *Pheidole* sp., *Odontomachus chelifer*, *Pachycondyla cosmia*, *P. marginata* e mesmo *P. striata*, ou suas formas imaturas (larvas, pupas e ovos) representaram 32,84% dos itens consumidos. Do total de formigas consumidas por *P. striata* apenas 6,97% (3/43) foram capturadas vivas, sendo o restante constituído por operárias encontradas mortas. Cupins (operários, soldados e fêmeas aladas) e ortopteróides (gafanhotos, esperanças e louva-a-deuses) representaram 11,94% enquanto que besouros e lepidópteros (larvas e adultos) perfizeram respectivamente 8,95% e 5,97 % da dieta de *P. striata*. Pedacos de artrópodes também foram importantes, atingindo 6,72% dos itens coletados. O mesmo pode ser dito dos quilópodes, cuja proporção na dieta foi de 5,22%. Hemípteros, homópteros, baratas, abelhas e aranhas constituíram itens ocasionais. Deve-se ressaltar ainda a presença de material vegetal na dieta de *Pachycondyla striata*, que chegou a coletar flores, sementes e líquens.

A maior parte dos itens transportados para o ninho pelas operárias de *P. striata* tiveram peso menor ou igual a 3 mg, como mostra a distribuição de frequência por peso seco dos itens coletados (Fig. 7).

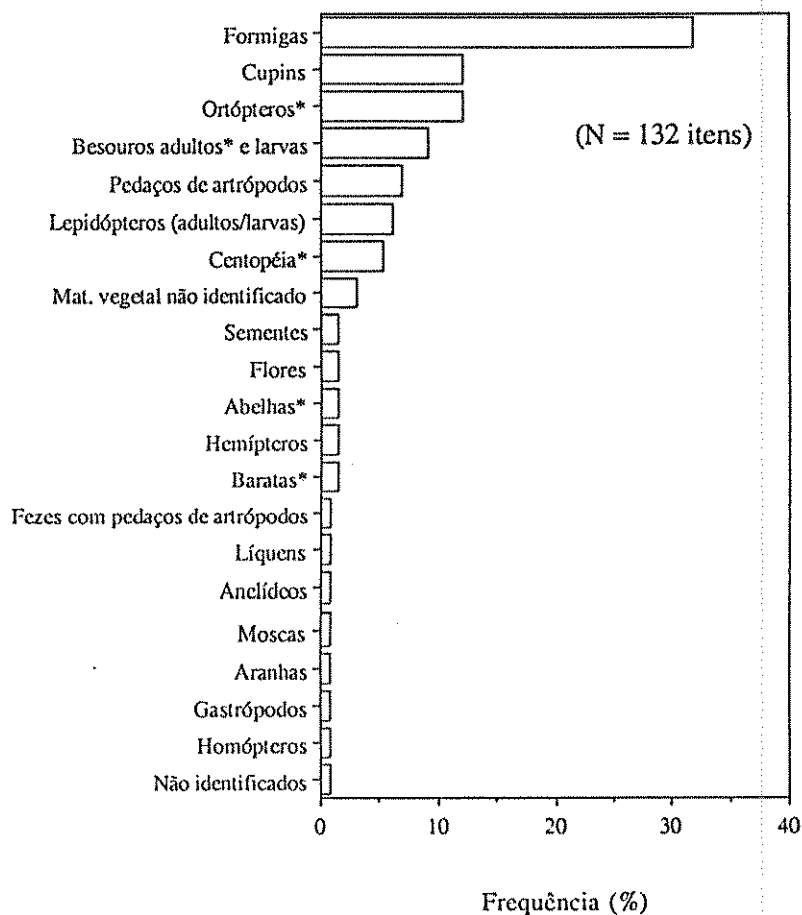


Figura 6: Itens alimentares transportados por operárias de *Pachycondyla striata* para o ninho na Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, São Paulo) apresentados em ordem decrescente de frequência. Os asteriscos discriminam os itens que podiam ser encontrados inteiros ou em partes.

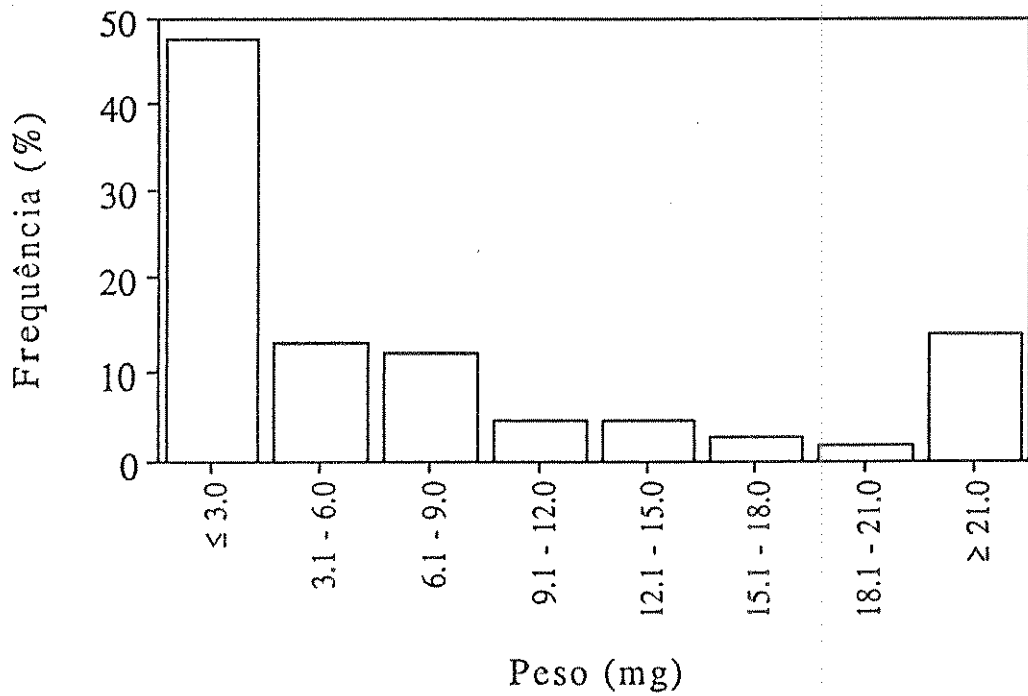


Figura 7: Distribuição de frequência do peso seco dos 126 itens alimentares retirados das mandíbulas de operárias de *Pachycondyla striata* na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo.

3.2. Estratégias de forrageamento

As operárias de *P. striata* forrageiam no solo, sob ou sobre o folhiço, deslocando-se furtivamente entre as folhas secas, embora tenham sido ocasionalmente vistas forragendo na vegetação herbácea mais próxima ao chão.

As operárias de *P. striata* podem utilizar diversas estratégias ao buscarem alimento no chão da mata e na vegetação rasteira da Mata de Santa Genebra. A principal delas é a coleta de artrópodes mortos por forrageadoras solitárias, representando 76,8% dos casos registrados. No entanto, a forrageadora solitária pode também atuar como descobridora ("scout") ao encontrar um item que supere sua capacidade de transporte. Nesse caso, companheiras da colônia são recrutadas para a fonte alimentar recém-descoberta. Essa estratégia foi usada em 7,5% dos casos observados.

Apesar de serem principalmente detritívoras (Fig. 8), operárias de *P. striata* são capazes de efetivamente predar artrópodes vivos (10,6% dos casos). Cupins foram de fato predados (e não coletados) em circunstâncias especiais. Durante a época de revoada (setembro), por exemplo, há uma intensa movimentação na entrada dos cupinzeiros e, assim, não só as formas aladas mas também soldados e operários se tornam presas potenciais de *P. striata*, bem como de outros artrópodes predadores. Por ocasião da revoada de um cupinzeiro na Mata de Santa Genebra foi possível observar 3-5 operárias de *P. striata* predando as fêmeas já dealadas que procuravam sítios de nidificação. A predação de cupins por *P. striata* foi observada, ainda, em associação com operárias da formiga termitófaga obrigatória *P. marginata*, muito abundante na Reserva Municipal de Santa Genebra (Leal e Oliveira 1995). Em meio à movimentação provocada no cupinzeiro pela invasão de seus predadores especializados, operárias infiltradas de *P. striata* podem

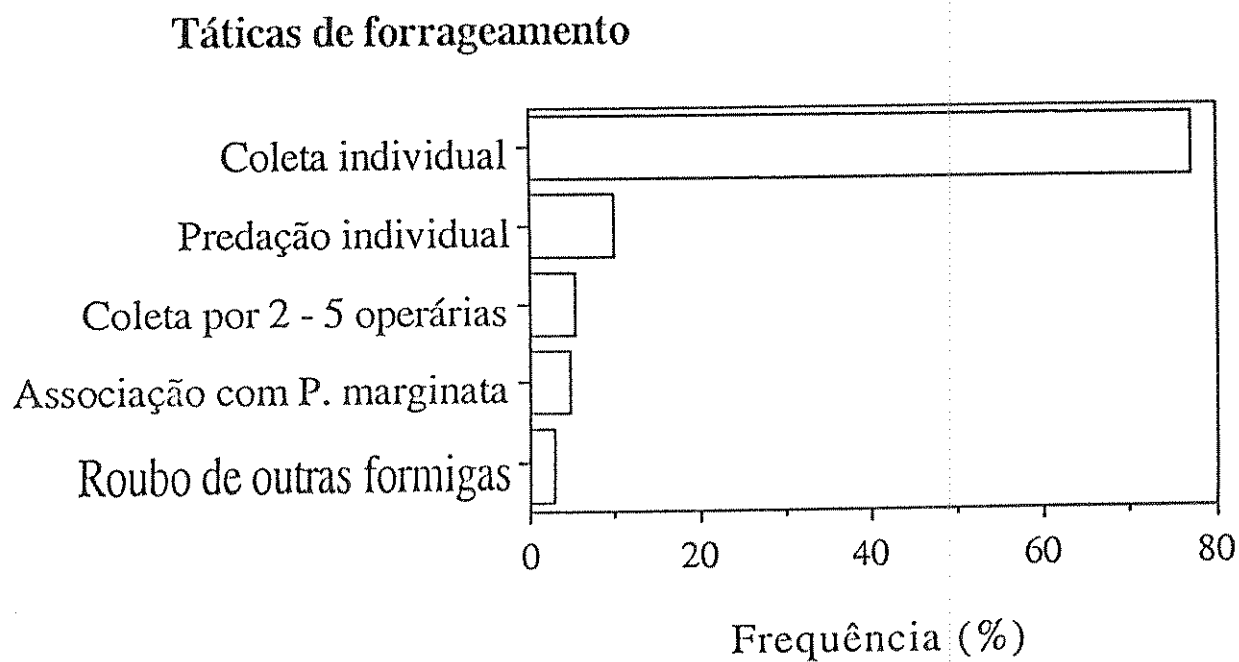


Figura 8: Táticas de forrageamento utilizadas pelas operárias de *Pachycondyla striata* para provisionamento de suas colônias na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, apresentadas em ordem decrescente de frequência.

predar operários, soldados ou alados do cupim *Neocapritermes opacus* (Fig. 8).

Outro item predado em circunstância especial foi uma operária de *P. marginata*. O evento de predação teve lugar após uma interação agonística violenta entre as operárias, que se mordiam e se ferroavam mutuamente. Ao final do embate, a operária de *P. marginata* agonizante foi transportada pela oponente.

A predação de formigas por *P. striata* também parece restrita a circunstâncias especiais uma vez que apenas três casos foram registrados. Numa ocasião, uma operária de *P. striata* capturou uma operária de *Camponotus crassus* que, por sua vez, havia capturado uma fêmea alada de *Camponotus* sp.

Por último, as operárias de *P. striata* podem roubar alimento de outras formigas. Três espécies foram vítimas dessa cleptobiose: *Odontomachus chelifer*, *Pheidole* sp. e *Camponotus crassus* (caso descrito no parágrafo anterior). No caso de *O. chelifer*, a operária de *P. striata* se posicionou frontalmente e retirou das mandíbulas da oponente uma mariposa que esta transportava para o ninho. Em outra ocasião, uma operária de *P. striata* apropriou-se de uma larva de besouro que estava sendo transportada por 15-20 operárias de *Pheidole* sp.

3.3. Comportamento de caça

Ao se depararem com um item alimentar, as operárias de *Pachycondyla striata*, tocam-no com as antenas várias vezes antes de capturá-lo. Isto não se verifica, entretanto, com operários de cupins e centopéias, os quais se locomovem rapidamente e são capturados imediatamente pela porção posterior do corpo.

Por outro lado, presas grandes e/ou perigosas fazem com que operárias de *P. striata* antenem mais intensamente sobre o corpo da presa e demorem mais a capturá-la. Este comportamento foi observado em relação a uma larva grande de lepidóptero, um besouro escarabeídeo e uma esperança. Vivos, agonizantes ou mortos, organismos bem maiores ou potencialmente perigosos levavam a operária descobridora a realizar um escrutínio cuidadoso antes de tentar ferroar e transportar o item. Após inspecioná-lo repetidas vezes (por mais de 30 s), a operária descobridora retornava ao ninho e iniciava o recrutamento por “tandem” de suas companheiras.

O recrutamento por “tandem” em *P. striata* tem como particularidade a possibilidade da operária líder ser seguida não apenas por uma, mas também por duas companheiras do ninho. Em outras ocasiões, a líder podia, ainda, guiar outras operárias até a área de forrageamento sem que houvesse um item grande em vista. Além disso, aparentemente este tipo de recrutamento pode ser utilizado para trazer fêmeas aladas virgens de volta para o ninho.

4. Área de vida

A área de vida das 4 colônias foi significativamente maior na estação chuvosa que na seca (teste de Mann-Whitney, $U=15.5$, $p=0.028$). Embora haja diferenças entre as colônias, a marcação das operárias revelou que estas se afastaram mais do ninho durante a estação chuvosa (Figs. 9-12). Além disso, houve maior atividade de forrageamento na estação chuvosa, ou seja, um maior número de operárias ativas fora do ninho (Figs. 9-12; ver também Figs. 3 e 4).

A menor área foi verificada para a colônia I, na estação seca: $1,5 \text{ m}^2$. A maior por sua vez, foi a área utilizada pela colônia IV, na estação chuvosa: 19 m^2 . Entretanto, parece haver uma área central na vizinhança imediata da colônia mais intensamente explorada nas duas estações. Esta sugestão é

corroborada pela maior concentração de operárias observada nas vizinhanças do ninho (Figs. 9-12). Por outro lado, há operárias que se afastam mais das entradas de seus ninhos ou subunidades e são responsáveis pelos pontos cuja união formam os contornos dos polígonos que representam as áreas utilizadas por cada uma das colônias nas estações seca e chuvosa (Figs. 9-12).

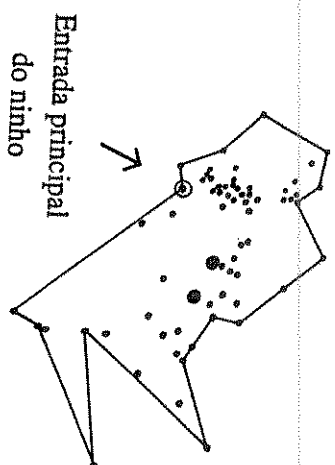
Para a colônia III, além de uma expansão da área de forrageamento durante a estação chuvosa, foi notada também uma rotação de aproximadamente 180° da área utilizada pelas formigas para a busca do alimento (Figs. 9-12).

Cabe ressaltar que, quando as operárias foram marcadas, muitas vezes pode-se observar que nem sempre as operárias coletaram sardinha nas iscas mais próximas da entrada de seus ninhos. Iscas mais próximas foram, assim, muitas vezes ignoradas, o que sugere a existência de fidelidade de rota para essa espécie. As observações feitas durante a coleta dos dados para confecção dos mapas de área de vida confirmam esta idéia, mas a metodologia utilizada não permitiu quantificar satisfatoriamente a permanência de operárias individuais em determinados sítios. Os dados, portanto, referem-se à colônia de modo geral, não sendo possível acompanhar a contento as rotas diárias de cada forrageadora. Entretanto, pode-se notar nos mapas (Figs. 9-12) que há pontos que se repetem, o que talvez indique a existência de fidelidade de rota por parte de algumas operárias.

Figura 9: Área de vida da colônia I com mapas representando a estação seca (A), a estação chuvosa (B) e a superposição das áreas utilizadas nas duas estações (C). Os polígonos unem os pontos de maior afastamento de operárias e os pontos localizados dentro dos polígonos representam o deslocamento das outras. Os pontos de menor diâmetro representam observações únicas e os de maior diâmetro designam pontos onde operárias foram observadas em mais de uma ocasião.

(A)

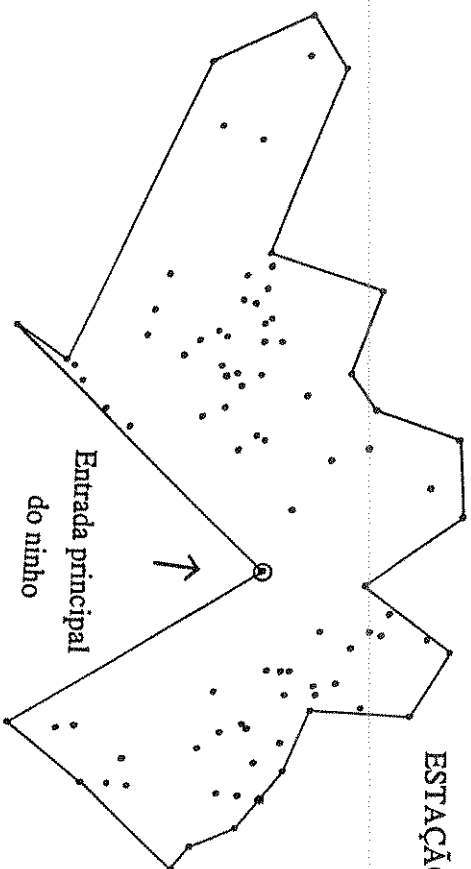
ESTAÇÃO SECA



NORTE

(B)

ESTAÇÃO CHUVOSA



1 m

(C)

COLÔNIA I

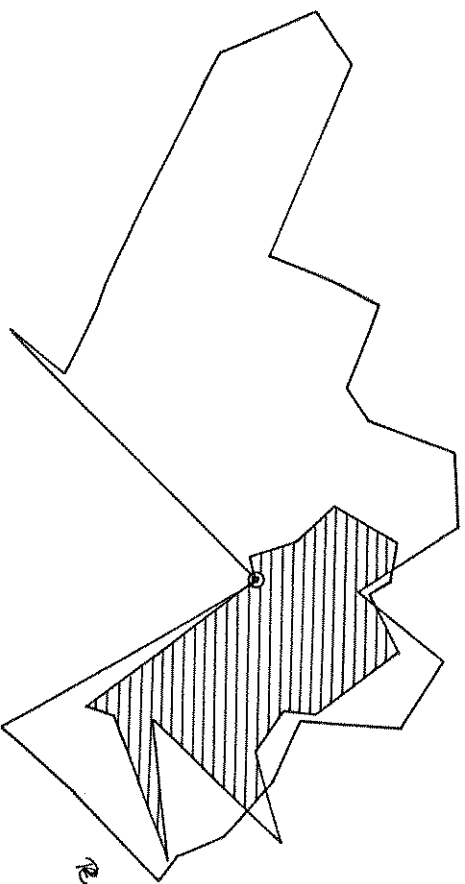


Figura 10: Área de vida da colônia II com mapas representando a estação seca (A), a estação chuvosa (B) e a superposição das áreas utilizadas nas duas estações (C). Os polígonos unem os pontos de maior afastamento de operárias e os pontos localizados dentro dos polígonos representam o deslocamento das outras. Os pontos de menor diâmetro representam observações únicas e os de maior diâmetro designam pontos onde operárias foram observadas em mais de uma ocasião.

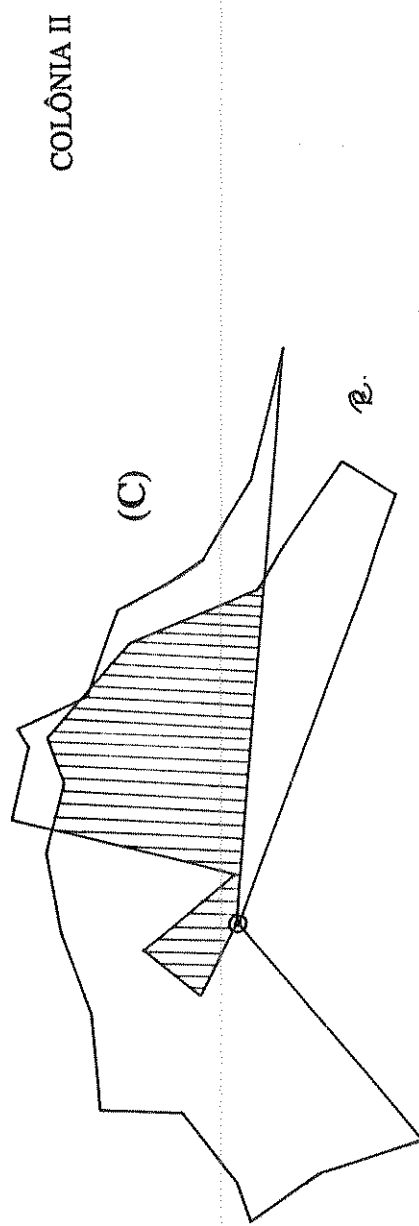
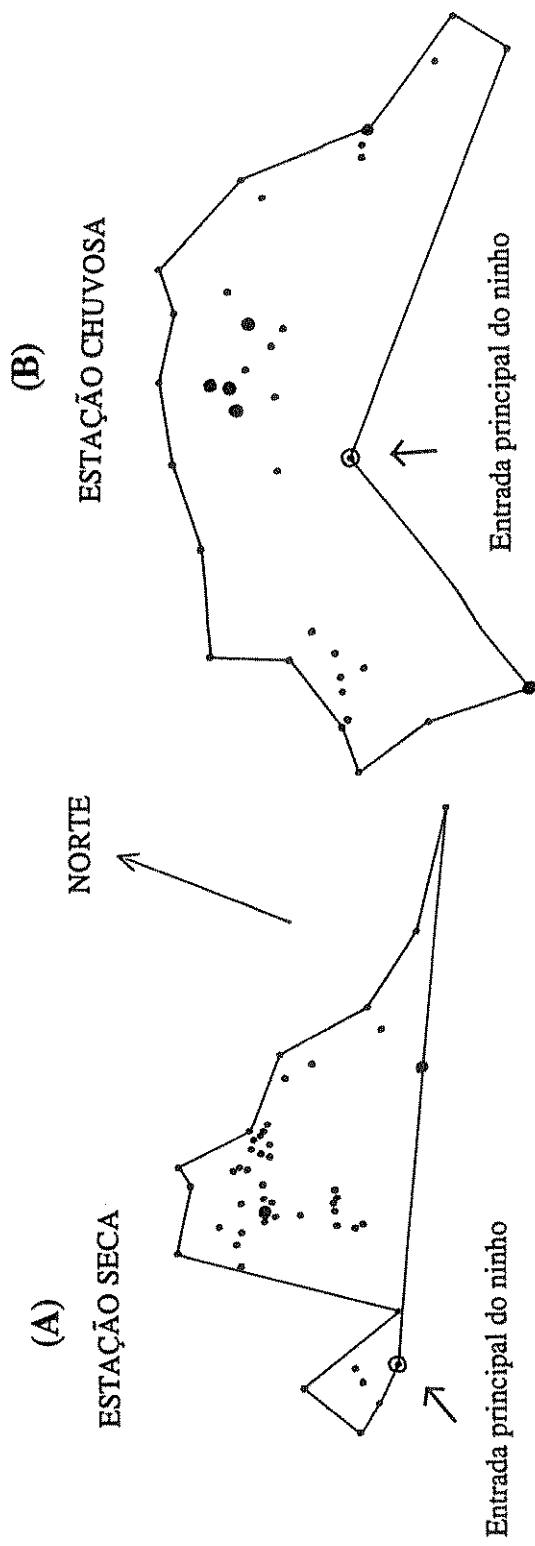


Figura 11: Área de vida da colônia III com mapas representando a estação seca (A), a estação chuvosa (B) e a superposição das áreas utilizadas nas duas estações (C). Os polígonos unem os pontos de maior afastamento de operárias e os pontos localizados dentro dos polígonos representam o deslocamento das outras. Os pontos de menor diâmetro representam observações únicas e os de maior diâmetro designam pontos onde operárias foram observadas em mais de uma ocasião.

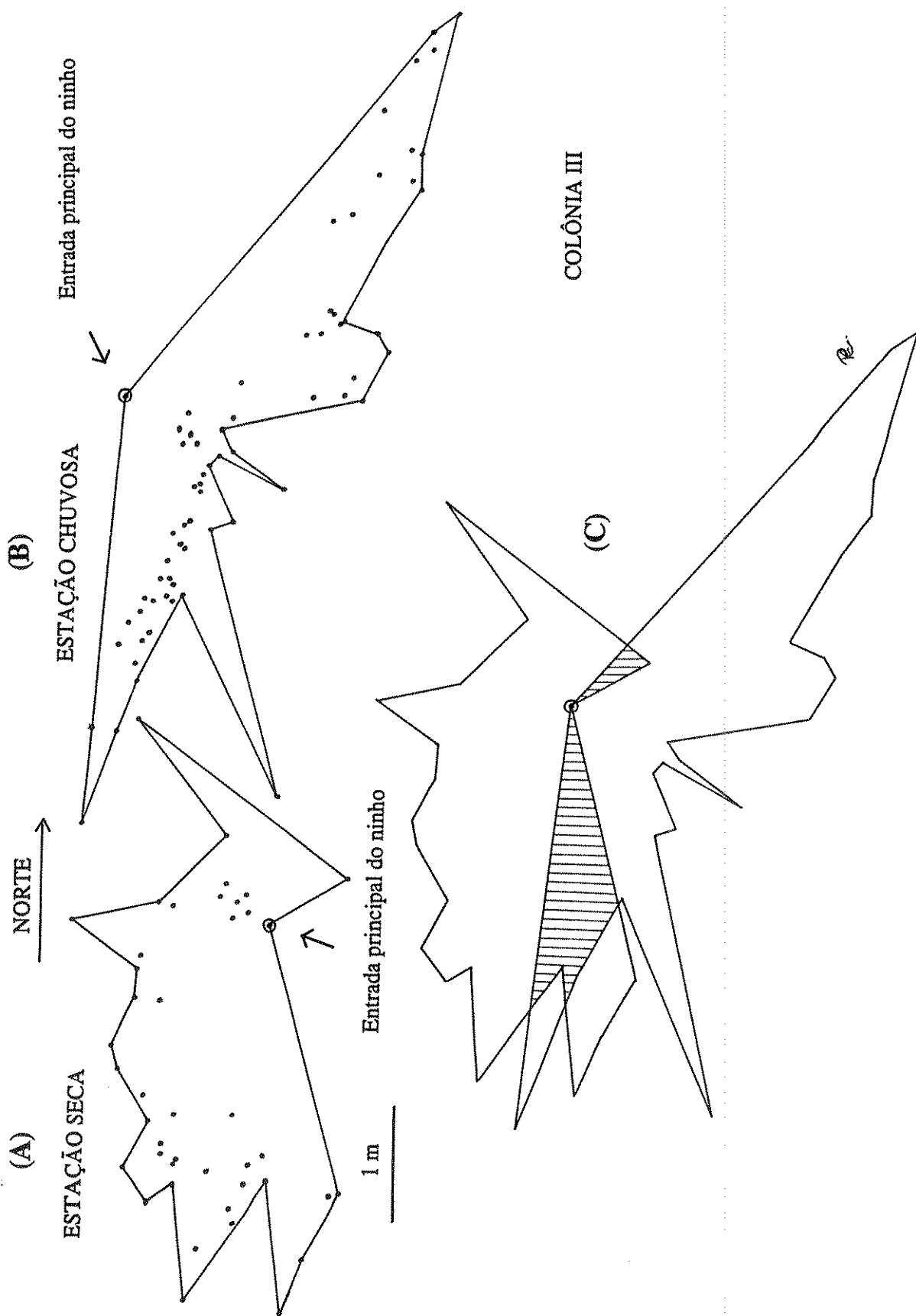
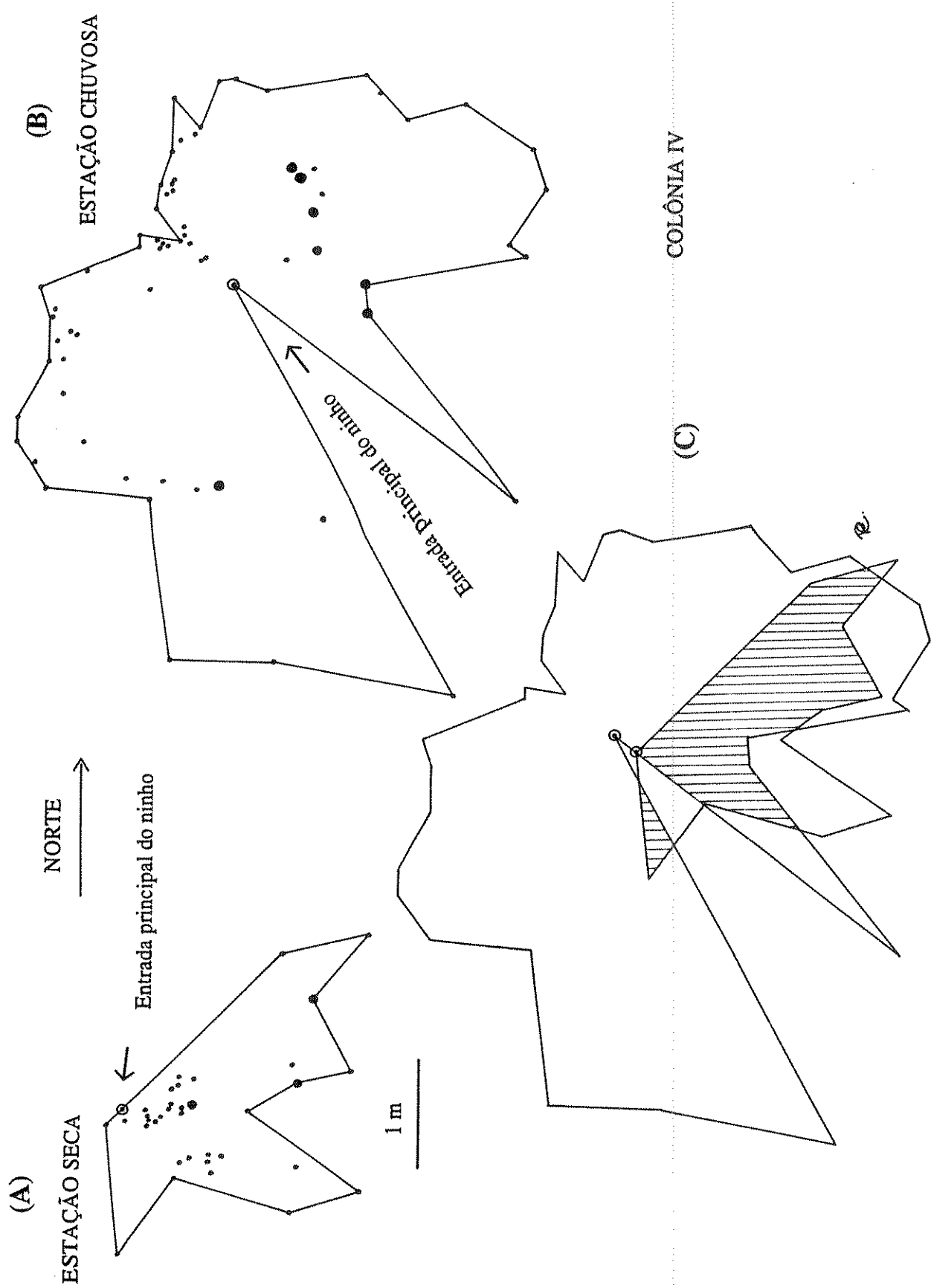


Figura 12: Área de vida da colônia IV com mapas representando a estação seca (A), a estação chuvosa (B) e a superposição das áreas utilizadas nas duas estações (C). Os polígonos unem os pontos de maior afastamento de operárias e os pontos localizados dentro dos polígonos representam o deslocamento das outras. Os pontos de menor diâmetro representam observações únicas e os de maior diâmetro designam pontos onde operárias foram observadas em mais de uma ocasião.



5. Comportamento agonístico entre as formigas

Ao encontrarem outras formigas não-pertencentes a sua colônia da mesma espécie ou não, as operárias de *P. striata* atacaram-nas com as mandíbulas e o combate entre elas podia durar mais de uma hora. Estas lutas podiam envolver ferroadas mútuas e as formigas oponentes podiam ficar atracadas por mais de meia hora. Por vezes, morreram as duas combatentes; no entanto uma delas podia resistir e sair vitoriosa, transportando a oponente, morta ou agonizante, para seu próprio ninho.

É comum observar indivíduos com antenas e pernas mutiladas, provavelmente resultantes de conflitos territoriais intra ou interespecíficos entre formigas.

Os conflitos observados com maior frequência deram-se entre operárias de *P. striata*, mas houve interações agonísticas de operárias e rainhas coespecíficas, rainha de *P. striata* e operárias de *Pachycondyla marginata*, bem como de operárias de *P. striata* e soldados de saúvas.

Rainhas de *P. striata*, forrageando ou tentando fundar colônias no solo próximo a um ninho já estabelecido da mesma espécie, eram atacadas com ferroadas e liberação de uma secreção branca, por uma ou duas operárias residentes.

Indivíduos de *P. striata* podem servir como alimento para outras espécies de formigas. Em algumas ocasiões carcaças dessa espécie foram observadas como itens coletados por operárias de *Pheidole* e *Solenopsis*, que caçam cooperativamente.

Interações agonísticas com saúvas ocorreram em várias circunstâncias. Numa delas, operárias de *P. striata* e *Atta* sp. atacaram-se mutuamente enquanto removiam uma polpa caída no solo. Em outra ocasião, uma operária de *P. striata* atravessou uma trilha de forrageamento de uma colônia de *Atta*

sexdens e foi expulsa. O contrário também foi observado: operárias de *P. striata* podiam expulsar saúvas que estivessem forrageando em suas trilhas.

Operárias de *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* normalmente evitam se encontrar; ambas alteram suas trajetórias caso fiquem muito próximas. No entanto, foi possível observar a perseguição de uma fêmea alada de *P. striata* por uma operária de *O. chelifer*. Operárias de *P. striata* podem também perseguir operárias de *O. chelifer* e, eventualmente, roubar itens alimentares desta última.

Em relação à *Pachycondyla marginata*, operárias de *P. striata* também são muito agressivas. Ao se encontrarem, operárias de tais espécies podem travar combates demorados, durando mais que 30 min, durante os quais há liberação de secreção espumosa branca e ferroadas por parte de ambas. Num desses conflitos uma operária de *P. marginata* agonizante foi capturada e transportada para o ninho por *P. striata*.

DISCUSSÃO

1. Caracterização dos ninhos e colônias

1.1. Estrutura dos ninhos

Colônias de formigas que nidificam no solo encontram-se numa circunstância tal que, mesmo a poucos centímetros do chão, a variação de temperatura e umidade ao longo do ano é muito pequena (Wilson 1971). Na porção mais quente da zona temperada, a maior parte das espécies constrói seus ninhos no solo ou em sua superfície junto a rochas ou à camada de folhiço e húmus e muitas ocupam pedaços de madeira em decomposição. Esse padrão se altera em florestas tropicais: a maioria utiliza pedaços de tronco em decomposição no chão, outras nidificam em árvores ou em troncos

caídos, mas poucas fazem seus ninhos inteiramente no solo (Hölldobler e Wilson 1990).

Na subfamília Ponerinae há espécies que fazem ninhos extremamente simples, que consistem em cavidades tão rásas que, ao serem escavadas, tendo-se a impressão de estarem adultos e imaturos meramente enterrados no solo. Esse é o caso de *Ectatomma opaciventre*, que ocorre no Cerrado (Medeiros e Oliveira, dados não-publicados). Por outro lado, há espécies como *Harpegnathos saltator*, cujo ninho tem arquitetura complexa e paredes parcial ou completamente revestidas de cascas de pupas (Peeters *et al.* 1994).

Pachycondyla striata nidifica no chão, como *Odontomachus chelifer* (Fowler 1980, Medeiros *et al.* 1992), *Pachycondyla marginata* (Leal e Oliveira 1995), *Ectatomma quadridens* (Overal 1986) e *Ectatomma ruidum* (Pratt 1989). O ninho tem diversas câmaras, que podem atingir até 80 cm de profundidade. A estrutura fragmentária do ninho, dividido em diversas subunidades, permite caracterizá-lo como sendo polidômico, o que também ocorre no poneríneo *Prionopelta modesta* (Hölldobler e Wilson 1986).

O chão da Reserva Municipal de Santa Genebra fica coberto por uma espessa camada de folhiço durante a maior parte do ano, o que provavelmente fornece às forrageadoras de *P. striata* proteção tanto contra a dessecação quanto contra inimigos naturais. As operárias deslocam-se furtivamente entre as folhas caídas e reagem a qualquer perturbação escondendo-se sob a serapilheira.

Os ninhos de *Pachycondyla striata* têm diversas entradas, entre as quais uma parece ser a principal, enquanto as outras seriam acessórias. Na espécie africana *Paltothyreus tarsatus*, Déjean *et al.* (1993) verificaram a existência de dois grupos de entradas múltiplas: uma zona central e uma zona periférica, padrão que se repete na floresta e numa área arenosa. As operárias constroem galerias que emergem diretamente na área de forrageamento, como também foi relatado para *Brachyponera senaarensis*

(Lévieux e Diomande 1978). Esta estratégia de distribuição espacial permite à colônia explorar uma ampla área de forrageamento e minimizar os riscos de predação (Déjean *et al.* 1993).

Em *Ectatomma tuberculatum*, um poneríneo que forrageia em árvores mas nidifica no chão, na base de árvores, também se verifica a existência de diversas entradas no ninho (Wheeler 1986). Segundo esta autora, as entradas múltiplas apresentam a vantagem de que pelo menos uma delas estará disponível em momentos de perigo para a colônia, visto que frequentemente entradas encontram-se danificadas pela ação de predadores-escavadores ou pela queda de árvores

1.2. Estrutura das colônias

Como apenas um ninho foi coletado com rainha, é possível que a profundidade máxima encontrada (80 cm) não represente a última câmara. Por outro lado, os ninhos mostraram-se tipicamente polidômicos; sendo assim, a câmara onde a rainha se aloja também pode estar localizada em qualquer ponto dentro da área ocupada pela colônia.

Há uma forte relação entre os sítios preferenciais de nidificação e o tamanho da colônia madura. Nas florestas tropicais da Nova Guiné, por exemplo, as espécies que nidificam em troncos caídos no chão, pertencentes quase sempre às subfamílias Ponerinae e Myrmicinae, formam colônias menores que as das espécies que nidificam em solo aberto e nas árvores (Wilson 1971). Variações no tamanho de colônias entre diversas espécies pertencentes a um determinado grupo taxonômico atestam sua capacidade de responder a condições ambientais variáveis. As colônias de Ponerinae em geral são pequenas, contando com um contingente de operárias inferior a 500 indivíduos (Peeters e Tsuji 1993). Colônias maiores são mais raras entre poneríneos; espécies de hábitos especializados (predadoras de outros insetos

sociais) como *Leptogenys purpurea*, *L. ocellifera* e *Megaponera foetens* podem chegar a ter milhares de operárias. Nos estudos feitos com o gênero *Pachycondyla* até o presente, encontrou-se o seguinte número de operárias: 90 para *P. apicalis* (Fresneau 1985), 60 a 127 para *P. cafraria* (Agbogba e Howse 1992), 19 a 100 para *P. obscuricornis* (Fresneau 1984, Oliveira e Hölldobler 1991), 50 a 170 para *P. tesserinoda* (Jessen e Maschwitz 1986), mais de 400 para *P. commutata* (Mill 1982), 18 a 500 para *P. villosa* (Heinze *et al.* 1996), 500 a 1.500 para *P. marginata* (Leal e Oliveira 1995). Entre as espécies conhecidas de formigas as colônias têm desde algumas poucas dezenas até 20.000.000 de indivíduos (Beckers *et al.* 1989).

O tamanho das colônias de *Pachycondyla striata* parece ser compatível com a estrutura polidômica dos ninhos, a estratégia predominante de provisionamento (o forrageamento solitário com a coleta de itens mortos), o recrutamento por “tandem” e a estratégia de utilização da área de vida. Com o ninho dividido em subunidades e túneis que se abrem para a arena de forrageamento, as operárias de *P. striata* podem explorar uma área grande, com pouca sobreposição entre as rotas adotadas pelas diferentes forrageadoras. Os itens mortos, principais constituintes de sua dieta, normalmente são encontrados sem que seja necessário um grande deslocamento. Itens maiores, mais raramente localizados, podem ser transportados com auxílio de operárias adicionais, recrutadas por “tandem”, no qual uma operária segue de perto a recrutante, há uma maior transmissão de informação direcional. Esta tática de recrutamento, possivelmente, reduz a probabilidade de haver erros direcionais associados à estrutura polidômica dos ninhos.

2. Padrão de atividade

Formigas são extremamente sensíveis a alterações meteorológicas e sua atividade de forrageamento é, portanto, fortemente influenciada por temperatura, estresse hídrico e outros fatores físicos que podem afetar os custos do forrageamento (Hölldobler e Wilson 1990). Algumas espécies de formigas ajustam efetivamente o horário de sua atividade de forrageamento em função das condições do tempo (temperatura e umidade), da disponibilidade de alimento e de operárias forrageadoras presentes na colônia. Hölldobler (1976) verificou que as respostas de recrutamento de espécies coletoras de sementes do gênero *Pogonomyrmex* variam fortemente de acordo com as condições de temperatura e umidade. Bernstein (1974) observou grande variação no horário de forrageamento de *P. rugosus*, *P. californicus* e *Veromessor pergandei*. Em formigas associadas a nectários extraflorais (Oliveira *et al.* 1995) ou a homópteros (Del-Claro e Oliveira, Universidade Estadual de Campinas, comunicação pessoal) ocorre uma alternância de espécies noturnas e diurnas.

De maneira geral, formigas estão sujeitas ao estresse da dessecação em todo tipo de ambiente e, mesmo em florestas tropicais, há relatos de migração de colônias durante a estação seca (Leal e Oliveira 1995). As espécies lançam mão de diversas técnicas para regular a umidade de seus ninhos. No poneríneo *Diacamma rugosum*, por exemplo, encontrado no sudeste da Índia, as operárias aprovisionam os entornos do ninho com objetos higroscópicos como penas de aves e formigas mortas; as gotículas de água acumuladas nos objetos são coletadas pelas operárias no início da manhã (Moffett 1985). Em *Pachycondyla villosa*, espécie que ocorre do México a Argentina (Kempf 1972), as operárias chegam a transportar gotas d'água para o ninho do mesmo modo como normalmente transportam néctar (Hölldobler 1985). *Pachycondyla striata* reduz drasticamente sua atividade de

forrageamento durante a estação seca. Aparentemente há uma maior influência da temperatura que da umidade no padrão de atividade das 4 colônias monitoradas nesse estudo. Temperaturas mais altas coincidem com um maior número de indivíduos ativos. No entanto, a umidade relativa do ar durante a estação seca parece influenciar também e fortemente o padrão de atividades das colônias (Figs. 4 e 5).

Bernstein (1979) ressalta que, além das características morfológicas, fisiológicas e comportamentais de operárias que determinariam suas respostas às condições climáticas e as obrigaria a forragear apenas durante o período favorável do dia e do ano, encontros agressivos entre operárias de diferentes colônias coespecíficas ou de outras espécies poderiam exercer alguma influência sobre o período de atividade de formigas de modo geral (ver abaixo). Isso explicaria porque o forrageamento não é mantido continuamente em níveis altos nem mesmo durante a estação mais favorável e ajudaria na compreensão de variação observada dentro das populações da mesma espécie e colônias de uma mesma área.

O poneríneo neotropical *E. tuberculatum* forrageia mais intensamente à noite na Ilha de Barro Colorado (Panamá); a atividade das operárias se reduz ao amanhecer e mantém-se baixa ao longo de todo o dia (Pratt 1989). Por sua vez, *E. ruidum* tem maior atividade de forrageamento durante o dia. Estas duas espécies exploram recursos semelhantes e podem se afetar mutuamente no que concerne aos picos de atividade de forrageamento (Pratt 1989). Entretanto, em La Pacífica, Costa Rica, *E. tuberculatum* mostrou outro padrão de atividade forrageando intensamente tanto de dia quanto à noite (Wheeler 1986).

Na Reserva Municipal de Santa Genebra, uma espécie que deve competir com *Pachycondyla striata* é *Odontomachus chelifer*. Ao longo deste estudo, as operárias de *O. chelifer* foram vistas coletando itens semelhantes aos coletados por *P. striata*: larvas de coleópteros e lepidópteros, cupins e

diversos itens mortos como mariposas e formigas. Não se sobrepõem somente os itens coletados: é muito comum observar operárias das duas espécies forrageando numa mesma área. Enquanto *P. striata* é predominantemente diurna na estação seca ou na estação chuvosa, *O. chelifer* forrageia mais intensamente à noite (F. N. S. Medeiros, Universidade Estadual de Campinas, obs. pessoal). Esta espécie é capaz de perceber e capturar o alimento mais rapidamente que *P. striata* (Fowler 1980), mas as operárias da última podem roubar alimento de *O. chelifer*. Operárias das duas espécies normalmente se evitam, sendo possível que uma exerça influência sobre o padrão de atividades da outra sempre que suas colônias ocorram em locais próximos.

O padrão de atividade de *Pachycondyla striata*, variando claramente entre as estações seca e chuvosa e de forma menos conspícua entre as diferentes colônias, constitui uma das características flexíveis desta espécie e pode responder a condições ambientais diversas.

3. Dieta de *Pachycondyla striata*

3.1. Itens alimentares

Na subfamília Ponerinae, encontram-se predadores com diversos graus de especialização por presas. Na tribo Amblyoponini, considerada a mais primitiva desse grupo, há por exemplo *Prionopelta amabilis*, que se alimenta sobretudo de Diplura, quilópodos geofilomorfos e possivelmente de mais um número limitado de artrópodes (Hölldobler e Wilson 1986) e *Amblyopone pallipes*, que consome primariamente quilópodos geofilídeos (Traniello 1982). Na tribo Ectatommini, por sua vez, há *Gnamptogenys horni*, cujo principal item da dieta são formigas (Pratt 1994); *Discothyrea bidens*, que consome ovos de aranha e *D. poweri*, que utiliza ovos de artrópodes (Brown 1979). Diversas espécies do gênero *Cerapachys* (tribo Cerapachyini) predam outras formigas,

sobretudo do gênero *Pheidole* (Wilson 1958, 1959). A tribo Ponerini possui também várias espécies que são predadoras especializadas (ver Hölldobler e Wilson 1990); mesmo dentro do gênero *Pachycondyla*, existem predadores mais ou menos especializados (Wheeler 1933, 1936, Longhurst *et al.* 1978, Lévieux 1983). *P. commutata* constitui um predador especializado na caça de cupins *Syntermes*, os maiores do Novo Mundo (Mill 1984, Hölldobler e Wilson 1990). *Pachycondyla soror* é considerada uma espécie predadora generalista, mas apresenta um grau incipiente de especialização por cupins, os quais constituem os itens mais abundantes no habitat em que vive (Déjean 1991). *Pachycondyla striata*, por sua vez, mostrou-se extremamente generalista neste estudo.

As operárias de *Gnamptogenys horni* exploram uma ampla gama de itens alimentares incluindo cupins, besouros estafilínídeos e curculionídeos, ácaros e diversas espécies de formigas (Pratt 1994). Entretanto, como também relatado para *P. striata* neste estudo, formigas constituem o principal item da dieta de *G. horni* (Pratt 1994).

Uma grande variedade de itens alimentares encontra-se na dieta de *Ectatomma ruidum*, incluindo artrópodes pequenos ou médios, anelídeos, isópodos e até pedaços de um roedor (Pratt 1989). Entre as presas de *Ectatomma tuberculatum*, por sua vez, estão formigas, outros himenópteros, cupins, larvas de lepidópteros e outros pequenos insetos (Wheeler 1986). Gastrópodes e fezes contendo pedaços de insetos também fazem parte da dieta dessa espécie assim como em *P. striata*. Já *Ectatomma quadridens* tem entre os principais itens de sua dieta artrópodes terrestres vivos ou recém-mortos dos seguintes grupos: Acrididae (34%), Blattodea (21%), Lepidoptera (15%), Diptera (12%), Araneae (8%) e Homoptera (5%) (Overal 1986).

Por outro lado, a espécie *Brachyponera senaarensis* tem uma dieta tipicamente onívora, variando de acordo com a oferta de sementes ao longo do ano: uma dieta mista observada durante a estação chuvosa é substituída por

uma dieta exclusivamente composta por sementes durante a estação seca (Déjean e Lachaud 1994).

Quando a semente possui elaiossomo, considerado quimicamente análogo a insetos mortos, uma ampla variedade de formigas predadoras ou detritívoras pode dispersá-la ao remover este órgão gorduroso (Carroll e Janzen 1973). Algumas espécies de poneríneos dos gêneros *Rhytidoponera* na Austrália (Berg 1975) e *Odontomachus* e *Pachycondyla* no México (Horvitz e Beattie 1980) foram observadas coletando e dispersando sementes portadoras de elaiossomos. Do mesmo modo que *Pachycondyla apicalis* e *P. harpax* estão envolvidas na dispersão de *Calathea microcephala* (Horvitz 1981), *P. striata* já foi observada por Pizo (1994) transportando sementes de *Cabralea canjerana* para dentro de seus ninhos em duas áreas de mata (Mata Atlântica e na Reserva Municipal de Santa Genebra) em São Paulo durante o dia e a noite. No presente estudo, *P. striata* foi vista transportando sementes de duas espécies não-identificadas de Euphorbiaceae. Diversas espécies desta família de plantas são dispersas por formigas (Beattie 1985) e recentemente Passos e Ferreira (1996) relataram este fenômeno para *Croton priscus* na Reserva Municipal de Santa Genebra.

A relação entre morfologia (forma das mandíbulas, estrutura da cabeça, tamanho da operária) e a ecologia do forrageamento nem sempre é muito clara (Traniello 1989). Embora Fowler (1980) tenha visto, no Paraguai, *Odontomachus chelifer* preda cupins, na Reserva Municipal de Santa Genebra, essa espécie aparentemente se comporta como *P. striata*, alternando predação e coleta de itens mortos de acordo com o que se encontra disponível no ambiente; além disso, na Mata Atlântica, *Odontomachus chelifer* está entre as principais espécies que removem arilo de sementes de *Cabralea canjerana* (Pizo e Oliveira, Universidade Estadual de Campinas, comunicação pessoal).. Essas duas espécies pertencem a gêneros morfologicamente adaptados para preda: *Odontomachus* com mandíbulas que se abrem em

180° e suas sensilas para percepção do alimento (Brown 1976); *Pachycondyla* com mandíbulas denteadas (Wheeler 1936). No entanto, ambas podem estar se comportando alternativamente como detritívoras e coletoras de sementes em função da oferta de recursos no fragmento florestal de 250 ha que constitui a Reserva Municipal de Santa Genebra.

Segundo Déjean e Lachaud (1994), a transição de uma dieta parcialmente granívora para uma totalmente granívora, dependendo das condições ambientais, constitui um atributo relevante da biologia de *Brachyponera senaarensis*, muito abundante no continente africano. Certamente a condição generalista permite à espécie *P. striata* ocupar abundantemente a Reserva Municipal de Santa Genebra, fragmento florestal onde a oferta de recursos pode ser limitante para espécies de hábitos mais especializados (Leal e Oliveira 1995).

3.2. Estratégias de forrageamento

Formigas em geral utilizam alimentos muito diversos que requerem estratégias de forrageamento mistas no espaço e no tempo (Carroll e Janzen 1973). *Gnamptogenys horni* tem como estratégias alternativas de forrageamento a coleta ou a predação de itens alimentares e, ainda que possam se alimentar mais de formigas, outros artrópodes também se incluem em sua dieta (Pratt 1994). Mesmo as operárias de *Brachyponera senaarensis*, espécie parcialmente granívora, têm como estratégias alternativas de forrageamento a predação ou coleta de itens de origem animal no chão e na vegetação herbácea (Déjean e Lachaud 1994).

Déjean *et al.* (1993) chamam atenção para o fato de que, entre os poneríneos, algumas espécies são predadores generalistas com forrageamento individual apenas, enquanto outras são predadores especializados capazes de realizar recrutamento durante a busca de alimento.

Desse modo, fazem-se necessários mais estudos descritivos e comparativos sobre o forrageamento de poneríneos. Estudos desse tipo revelam, não raro, a existência de estratégias mistas, como em *Paltothyreus tarsatus* (Déjean *et al.* 1993), *Brachyponera senaarensis* (Déjean e Lachaud 1994) e *Pachycondyla striata*, conforme relatado neste estudo.

As operárias de *Pachycondyla striata* forrageiam solitariamente, manipulando e transportando sozinhas o alimento sempre que possível. Apesar de serem grandes quando comparadas a outras formigas, operárias foram vistas transportando itens relativamente pequenos. Coletando ou predando normalmente itens com peso menor que 20 mg, as operárias de *P. striata* lograram dividir e transportar um besouro escarabeídeo de mais de 200 mg. Na espécie *Paltothyreus tarsatus*, presas como grilídeos (60 a 70 mm), diplópodos e quilópodos (60 a 150 mm) também superam a capacidade de transporte de uma única operária, deflagrando o comportamento de formação de trilha por esta espécie de formiga (Déjean *et al.* 1993). Assim, *P. tarsatus* alterna diferentes estratégias, mostrando forrageamento individual ou em grupo (Déjean *et al.* 1993). De forma similar, as operárias de *Ectatomma ruidum* recrutam suas companheiras de ninho sempre que encontram fontes de alimento ricas ou difíceis de capturar (Breed *et al.* 1990). Nessas condições, *P. striata* também recruta companheiras.

Se o item encontrado excede a capacidade de transporte de uma operária, a descobridora volta ao ninho em busca de reforços. Desse modo, *P. striata* pode capturar grandes larvas de lepidópteros ou coletar besouros escarabeídeos cujo peso seco excede 200 mg. O mesmo foi observado entre as operárias do gênero *Pogonomyrmex*, que se alimentam sobretudo de sementes: se um item é suficientemente pequeno, ele pode ser transportado por um único indivíduo. Itens grandes ou um conjunto de itens pequenos deflagram a formação de uma trilha de recrutamento pela liberação de secreções da glândula de veneno (Hölldobler 1976). As operárias de *P. striata*

não parecem capazes de formar trilhas desse tipo, realizando um recrutamento mais incipiente: suas companheiras são trazidas em “tandem “. Pode-se, então, afirmar que o recrutamento de companheiras permite a exploração de uma gama maior de itens. A correspondência positiva entre o tamanho das operárias de *Formica*, *Lasius*, *Monomorium* e *Myrmica* e seus itens alimentares quebra-se quando as operárias forrageiam cooperativamente e capturam itens de tamanho avantajado (Hölldobler e Wilson 1990).

Itens grandes são menos frequentemente capturados por operárias de *P. striata* (Fig. 7), o que faz com que a coleta cooperativa de itens desempenhem um papel secundário na ecologia alimentar dessa espécie (Fig. 8), ao contrário do que se observa, por exemplo, entre as formigas granívoras do gênero *Pogonomyrmex* (Hölldobler 1976). Entre essas espécies, o recrutamento tem um significado ecológico bem definido, num contexto marcado por forte competição e territorialidade: sendo eficiente, permitirá que uma delas domine a coleta de sementes num sítio de forrageamento determinado (Hölldobler 1976).

Grande parte das espécies de Ponerinae é oligófaga e tem nas secreções ou exudados coletados em plantas (nectários extraflorais ou homópteros) um importante item de sua dieta (Rico-Gray 1993, Del-Claro e Oliveira, Universidade Estadual de Campinas, comunicação pessoal). Mesmo espécies terrícolas podem forragear nas plantas buscando carboidratos (Fowler 1980, Young e Hermann 1980, Breed e Bennett 1985, Pratt 1989, Lachaud e Déjean 1991, Oliveira e Brandão 1991, Del-Claro e Oliveira, comunicação pessoal). *Odontomachus troglodytes* é uma espécie africana bem conhecida por ser um dos principais predadores da camada de folhiço, mas que é igualmente capaz de explorar secreções ou exudados de coccídeos e afídeos (Lachaud e Déjean 1991). *Pachycondyla striata* forrageia epigeicamente, explorando a espessa camada de folhiço durante a maior parte do ano, subindo em plantas do estrato herbáceo apenas em algumas ocasiões.

O mesmo comportamento é relatado por Overal (1986) para *Ectatomma quadridens* na Amazônia. Desse modo, essas espécies raramente têm acesso a exudações de homópteros ou nectários extraflorais.

Num estudo do padrão de dispersão de ninhos de espécies terrícolas na Ilha de Barro Colorado (Panamá), Levings and Franks (1982) classificam *Ectatomma ruidum*, *E. tuberculatum*, *Odontomachus bauri*, *Pachycondyla harpax*, *P. impressa* e *P. apicalis* como generalistas, incluindo em suas dietas açúcares, animais mortos e animais capturados vivos. Gianotti e Machado (1994) já haviam classificado *P. striata* como uma espécie generalista, que coleta principalmente carcaças de insetos e preda cupins, larvas de artrópodes e minhocas. Entretanto, devido à grande variedade de hábitos alimentares e níveis de organização social em formigas, Traniello (1989) sugere que os sistemas de forrageamento nesses insetos sejam analisados como uma série de componentes os quais devem sofrer influências diversas, tendo evoluído em resposta a diferentes pressões, como o padrão de distribuição de recursos, competição e predação. Neste estudo, carcaças de formigas foram mais frequentemente registradas entre os itens alimentares de *P. striata* e a espécie deve ser considerada principalmente detritívora.

Existe um grande número de gêneros cujas espécies são quase que inteiramente detritívoras, como por exemplo: *Tetramorium*, *Monomorium*, *Solenopsis*, *Pheidole*, *Myrmica*, *Leptothorax*, *Iridomyrmex* e *Lasius* (Hölldobler e Wilson 1990). Entretanto, a maioria das operárias de formigas coleta, de maneira oportunista, carcaças de insetos e vertebrados, fezes de vertebrados, pedaços de frutos e restos deixados por grandes predadores (Carroll e Janzen 1973).

Na competição por fontes de alimento, formigas empregam várias técnicas de interferência, produzindo substâncias químicas repelentes, monopolizando itens alimentares por recrutamento em massa de forrageadoras ou invadindo a área de forrageamento de outra colônia

(Hölldobler 1976) . Outras espécies mais agressivas estabelecem territórios interespecíficos pelos quais lutam fisicamente (Adams e Traniello 1981, Hölldobler 1982). Uma forma também muito comum de competição entre as formigas é a cleptobiose ou o “roubo” de alimentos (“food robbing”). Um desses casos foi bem relatado por Hölldobler (1976), envolvendo *Myrmecocystus mimicus* e diversas espécies do gênero *Pogonomyrmex*. Apesar de serem principalmente coletoras de sementes e material vegetal, as espécies desse gênero também consomem carcaças de insetos e predam cupins e, assim, ocasionalmente, sua dieta se sobrepõe parcialmente com a de *Myrmecocystus mimicus*. *M. mimicus*, por sua vez, é capaz de roubar os itens capturados por operárias de *Pogonomyrmex* quando estas retornam ao ninho. No local onde o estudo foi realizado, um deserto do Sudeste dos EUA, dependendo da espécie de *Pogonomyrmex*, até 35% dos ninhos podiam ser roubados pelos cleptobiontes (Hölldobler 1976). Na Reserva Municipal de Santa Genebra, *Pachycondyla striata* pode roubar alimentos de outras espécies como *Pheidole* sp., *Camponotus crassus* e *Odontomachus chelifer*.

Pachycondyla striata, sendo generalista, busca alimentos de qualidade e localização imprevisíveis, utilizando-se principalmente do forrageamento individual na serapilheira, com as diversas operárias seguindo em múltiplas direções. Esse sistema de organização comporta também um certo grau de flexibilidade. As operárias podem mudar de trajetória sazonalmente (Figs. 9-12) e utilizar o recrutamento por “tandem”, para liderar companheiras da colônia diretamente a fontes alimentares ricas que necessitem de exploração ou remoção coletivas.

Horvitz e Beattie (1980) encontraram analogias entre o comportamento predatório de poneríneos e o comportamento utilizado na coleta de sementes. Desse modo, o hábito predatório permite que uma espécie passe a utilizar tanto itens mortos quanto sementes com elaiossomos cuja composição se assemelha à de animais (Carroll e Janzen 1973).

É possível que em outras áreas *P. striata* apresente outras estratégias alimentares ou uma proporção diferente para cada uma das estratégias observadas neste estudo realizado num fragmento florestal.

3.3. Comportamento de caça

Quando confrontadas com espécies com sistemas de defesa químicos, as operárias devem aprender a evitá-las. Assim ocorre com as operárias caçadoras de *Odontomachus troglodytes*, as quais evitam larvas de Chrysomelidae, e *Ectatomma tuberculatum*, que evitam as larvas do lepidóptero *Acrolepiopsis assectella* (Déjean *et al.* 1990).

No poneríneo africano *Paltothyreus tarsatus*, algumas operárias adotam postura de prudência diante de presas perigosas como os soldados de cupins; ao capturar e ferroar a presa, mantêm suas antenas retraídas e erguem o primeiro par de pernas, evitando o contato dessas partes com as mandíbulas da presa. O mesmo é observado em *Pachycondyla villosa* diante de soldados de Rhinotermitidae no México (Déjean *et al.* 1990) e em *P. soror* frente a soldados de *Cubitermes* sp., em cujos ninhos encontraram-se diversas colônias daquela espécie. *P. striata* comportou-se do mesmo modo em relação a presas potencialmente perigosas como soldados de *Neocapritermes opacus* ou uma larva grande de lepidóptero.

4. Área de vida

Táticas de forrageamento que partem de um “sítio central” são encontradas em animais que alimentam seus filhotes em locais fixos (ninhos) e/ou armazenam alimentos. Insetos sociais enquadram-se tipicamente nesta categoria (Bernstein 1975). Muitas das sociedades de formigas são estacionárias, passando toda a vida num determinado ponto do ambiente, uma vez que somente as formas aladas se dispersam durante o vôo nupcial. O

contexto de recursos e competidores é definido essencialmente pela localização do ninho (Traniello 1989). Nas proximidades do ninho, as operárias progressivamente acumulam informações espaciais sobre a distribuição de recursos na área (Hölldobler 1981).

Num estudo na região de Kikwit (África), Déjean e Lachaud (1994) determinaram a estrutura e as dimensões da área de forrageamento de três colônias do poneríneo *Brachyponera senaarensis*. Unindo os pontos de maior afastamento das operárias de cada zona, obtiveram polígonos a partir dos quais puderam calcular a área potencial de cada colônia. Com algumas exceções, constituídas por operárias que se afastaram mais de 10 m do ninho, as forrageadoras deslocavam-se de 0.4 a 2.1 m, perfazendo uma área total de 10 a 20 m². Na estação seca, muitas das entradas secundárias foram abandonadas enquanto outras foram criadas ou passaram a ser exploradas mais intensamente.

A área de vida efetiva de colônias de *Paltothyreus tarsatus* na África é de 25 m² em florestas do Quênia, de 75 m² em uma savana da Costa do Marfim e variou de 24 a 177 m² nas áreas de floresta e de 57 a 1320 m² nas áreas arenosas no Zaire (Déjean *et al.* 1993). O forrageamento é mais intenso na zona central que na periferia; apenas algumas operárias, consideradas descobridoras, são observadas forrageando a mais de 20 m. Em *Pachycondyla striata* também parece haver uma área nuclear mais intensamente explorada. Há relatos de formigas nas quais as operárias mais jovens se afastam menos do ninho que as mais velhas. Estudos com *Pogonomyrmex barbatus* revelaram ainda que o comportamento de forrageadoras de colônias pequenas e jovens difere do comportamento das mesmas em colônias maiores e mais velhas (Gordon 1992).

Em circunstâncias ecológicas nas quais a coleta de alimento é uma variável importante, a seleção natural deverá favorecer indivíduos capazes de otimizar a eficiência energética não só pela escolha dos itens alimentares, mas

também pelas estratégias de forrageamento (Pyke 1984). As distâncias nas quais as operárias se arriscam na busca do alimento dependem em parte da disponibilidade do recurso (Rissing 1988). Bernstein (1974), estudando as estratégias de forrageamento de três espécies de formigas do deserto norte-americano (*Pogonomyrmex californicus*, *P. rugosus* e *Veromessor pergandei*), observou variações no comprimento e na taxa de rotação das colunas de operárias de acordo com tal disponibilidade. Quando há maior densidade de itens alimentares, colônias de espécies com áreas de forrageamento menores tornam-se mais abundantes.

No deserto do Arizona (EUA), ao menos cinco espécies do gênero *Pogonomyrmex* coexistem e Hölldobler (1976) estudou o recrutamento, a competição e a área de vida de três delas: *P. rugosus*, *P. barbatus* e *P. maricopa*. As duas primeiras seguem trilhas de forrageamento que se distribuem radialmente em torno do ninho enquanto que a última não apresenta esse sistema e suas operárias podem se afastar mais de 25 m do ninho. As espécies que formam trilhas conseguem uma partilha mais efetiva das áreas potenciais de forrageamento, evitando encontros agressivos entre colônias intra e interespecíficas. Além disso, suas operárias exibem fidelidade de rota.

Quando a coleta de alimentos pela colônia se estrutura de maneira tal que as operárias tornam-se bem familiarizadas com uma pequena fração da área de forrageamento, esta pode aumentar muito, tornando-se um mosaico de áreas intensamente visitadas e conhecidas e áreas visitadas apenas ocasionalmente (Carroll e Janzen 1973). As entradas acessórias dos ninhos de *P. striata*, mais ou menos afastadas da entrada principal, podem constituir os pontos de emergência de túneis de forrageamento, pelos quais as operárias percorreriam parte da distância a ser cumprida durante seu período de atividade com menor exposição ao risco de predação. Essa estratégia espacial foi verificada em outras espécies de Ponerinae (*Brachyponera*

senaarensis, *Bothroponera pachyderma*, *Psalidomyrmex foveolatus* e *Paltothyreus tarsatus*, por exemplo), nas quais se conciliam duas importantes e opostas componentes do forrageamento: prevenção / defesa contra o ataque de predadores e outros inimigos naturais e procura / captura/ transporte de itens alimentares (Déjean *et al.* 1993).

Déjean e Lachaud (1994) observaram mudanças sazonais na utilização da área de vida em *Brachyponera senaarensis*: alguns grupos de entradas acessórias chegam a ser completamente abandonados enquanto outros surgem e começam a ser explorados. Na Reserva de Santa Genebra, *Pachycondyla striata* exibe uma variação sazonal das áreas exploradas pelas colônias tal que, na estação chuvosa, se observa, de modo geral, uma expansão da área de vida de suas colônias. Além disto, as operárias de *P. striata* afastam-se menos do ninho na estação seca (Figs. 9-12), provavelmente expondo-se menos ao risco da dessecação que é comum às formigas dos mais diversos ambientes. Por outro lado, nessa época deve haver menos recursos disponíveis. Na estação seca parece haver também menor quantidade de imaturos no ninho (Tab. 1), o que faz com que o requerimento nutricional seja menor.

Breed *et al.* (1990) observaram que existe uma relação entre o tamanho da área de vida e o número de operárias nas colônias de *Ectatomma ruidum*. A menor área foi de 0,46 m², correspondendo a uma colônia com menos de 50 operárias. Uma colônia com mais de 200 operárias possui uma área de vida de 8,05 m². Relações desse tipo precisam ser estudadas para outras espécies, para melhor compreensão do modo como se organizam os sistemas de forrageamento de formigas.

A forma como a demografia das colônias se modifica ao longo do tempo e se ajusta às condições ambientais foi bem estudada em algumas espécies filogeneticamente derivadas, cuja casta estéril é polimórfica, como *Atta cephalotes* (Wilson 1983 a, b), *Solenopsis invicta* (Porter e Tschinkel 1986) e

Pheidole dentata (Johnston e Wilson 1985). No entanto, segundo Hölldobler e Wilson (1990), os principais fatores ambientais que influenciam a demografia de colônias de formigas foram até então pouco estudados. Para melhor compreensão desse fenômeno, denominado “demografia adaptativa”, deve ser de suma importância o estudo de poneríneos, cuja casta estéril é quase sempre monomórfica, podendo apresentar outros tipos de ajuste e resposta às pressões impostas pelo ambiente. Neste estudo *Pachycondyla striata* mostrou variação no tamanho da área de vida entre colônias de idade e tamanho provavelmente diferentes e entre as estações seca e chuvosa.

5. Comportamento agonístico entre as formigas

Segundo Hölldobler (1976), há três tipos básicos de encontros agressivos entre formigas: agressão no nível da colônia, que se dá quando operárias de uma colônia atacam as de outra colônia; agressão de operárias de uma colônia contra rainhas que estão fundando suas colônias e, finalmente, agressão entre rainhas fundadoras. Em *Pogonomyrmex*, Hölldobler observou os três tipos de agressão. Em *Pachycondyla striata*, observaram-se apenas os dois primeiros.

A fundação do ninho em *Pachycondyla striata* não é claustral. A rainha não se arrisca somente durante o acasalamento e a procura de um sítio de nidificação. Durante os primórdios da colônia, há um risco constante associado à atividade de forrageamento da rainha pela possibilidade de encontrar predadores e outros inimigos naturais, como operárias coespecíficas. *Brachyponera senaarensis*, espécie pertencente à mesma tribo de *P. striata*, produz rainhas capazes de fundar suas colônias de maneira claustral (Déjean e Lachaud 1994). Rainhas de outras espécies de Ponerinae também forrageiam no estágio inicial da colônia, como no caso de *Ectatomma tuberculatum* (Déjean e Lachaud 1992).

Juntamente com a competição, a agressão de operárias em relação a rainhas coespecíficas, que não raro leva à morte, faz com que haja uma forte separação entre áreas de forrageamento (Lévieux 1971, Carroll e Janzen 1973).

As outras interações observadas, com operárias de *Atta* sp. e *Pachycondyla marginata*, inserem-se no contexto de conflitos territoriais. Na formiga *Aneuretus simoni* (Aneuretinae), encontrada no Sri Lanka e considerada primitiva, as operárias normalmente evitam contato com operárias simpátricas de gêneros tais como *Pheidole*, *Paratrechina*, *Tetramorium*, *Monomorium* e *Odontomachus* (Jayasuriya e Traniello 1985). Em relação a *Odontomachus chelifer*, operárias de *P. striata* comportaram-se geralmente dessa maneira. Em colônias incipientes ou colônias maduras cujo contingente de operárias é relativamente pequeno como na maioria dos Ponerinae (Peeters e Tsuji 1993), a perda de indivíduos resultante de conflitos territoriais pode ser crucial. Assim, mecanismos que evitam combates mortais entre forrageadoras rivais tenderiam a ser favorecidos entre as espécies desta subfamília.

CONCLUSÕES

De acordo com diversas características da ecologia comportamental de *Pachycondyla striata* observadas nesse estudo tais como hábito alimentar, estratégias de forrageamento, comportamento de caça, fundação da colônia, estrutura dos ninhos e demografia das colônias, podemos concluir que:

- 1) A fundação dos ninhos não é claustral nessa espécie.
- 2) *P. striata* nidifica no solo em locais sombreados junto a troncos de árvores; os ninhos são simples e polidômicos, apresentando diversas entradas.
- 3) As colônias dessa espécie são relativamente pequenas e mostraram maior atividade durante o dia. Na estação seca, pode-se notar um menor número de

operárias forrageando. Aparentemente, tanto umidade quanto temperatura influenciam seu padrão de atividade.

4) O hábito alimentar é tipicamente generalista. Além de artrópodes, que representam a maior parte dos itens coletados, a dieta de *P. striata* inclui também material vegetal (flores, sementes e líquens).

5) A maior parte dos itens utilizados por *P. striata* tem peso seco de até 3 mg e a principal estratégia para apreensão desses itens é a coleta individual, o que faz dessa espécie, na Reserva Municipal de Santa Genebra, principalmente detritívora. Outras estratégias possíveis são a predação individual, a coleta cooperativa de itens com auxílio de recrutamento, a predação em associação com *P. marginata* e o roubo de itens alimentares de outras espécies.

6) Ao forragearem e se depararem com um item, as operárias de *P. striata* tocam-no com as antenas diversas vezes antes de se lançarem à captura propriamente dita. Esse escrutínio é mais cuidadoso em relação a itens grandes e/ou potencialmente perigosos.

7) O recrutamento nessa espécie é feito por “tandem”, podendo ser utilizado tanto para coleta de itens grandes quanto para guiar operárias pela área de forrageamento ou levar de volta ao ninho fêmeas aladas virgens.

8) A área de vida das colônias de *P. striata* varia ao longo do ano, contraindo-se na estação seca e expandindo-se na estação chuvosa.

9) As operárias de *P. striata* se mostram agressivas em relação a operárias não-pertencentes a suas colônias, da mesma espécie ou de outras. Foram observadas interações agonísticas com pelo menos 3 outras espécies.

A flexibilidade associada a diversos aspectos da biologia de *P. striata*, como área de vida, dieta e estratégias alimentares, por exemplo, deve explicar ao menos em parte a grande abundância desta espécie no fragmento florestal da Reserva Municipal de Santa Genebra.

RESUMO

Este estudo investigou a ecologia comportamental da formiga neotropical *Pachycondyla striata*, abordando os seguintes aspectos: estrutura dos ninhos, demografia das colônias, padrão de atividade, dieta, estratégias alimentares, comportamento de caça e interações agonísticas intra e interespecíficas. A área de estudo foi a Reserva Municipal de Santa Genebra, localizada em Campinas, São Paulo, cuja vegetação é classificada como floresta semidecídua estacional. Foram marcadas 50 colônias nas trilhas principal e secundária da Reserva, das quais 4 foram observadas mais detalhadamente durante um ano. *Pachycondyla striata* nidifica no solo, apresentando colônias que contam com até 234 adultos. A espécie é predominantemente diurna, tendo uma atividade de forrageamento menor à noite tanto na estação seca quanto na chuvosa. Seu padrão de atividade parece ser mais fortemente influenciado pela temperatura. Entretanto, na estação seca, a umidade aparentemente também afeta as forrageadoras, cujo pico de atividade se desloca em direção às horas em que a umidade relativa do ar é mais alta. Na estação seca a atividade de forrageamento se reduz; nesta estação parece haver menor quantidade de imaturos na colônia e, provavelmente, as operárias evitam o risco de dessecação. A dieta de *P. striata* inclui itens variados, estando formigas entre os itens mais comumente consumidos. Na Reserva Municipal de Santa Genebra, as forrageadoras desta espécie utilizam mais frequentemente a coleta de artrópodes mortos como estratégia alimentar, predando apenas ocasionalmente cupins, quilópodes e outras espécies de formigas. Material vegetal como sementes, flores e líquens também podem ser transportados por operárias. As forrageadoras coletam, na maior parte das vezes, itens de peso seco menor que ou igual a 3 mg. As áreas de vida das colônias variam não só entre as colônias em cada estação, como também sazonalmente para cada colônia,

sendo maiores na estação chuvosa que na seca. O comportamento de caça de *P. striata* é similar ao de outras formigas da subfamília Ponerinae e do gênero *Pachycondyla*. Antes da captura itens grandes e/ou potencialmente perigosos, como larvas de lepidópteros dotadas de defesas químicas, as formigas normalmente inspecionam demoradamente a presa potencial. As operárias se mostram agressivas em relação a operárias e rainhas coespecíficas e também de outras espécies; vários conflitos territoriais foram observados. Rainhas fundam o ninho solitariamente e podem ser vigorosamente atacadas ao tentar escavar o solo próximo a colônias maduras. A espécie *Odontomachus chelifer*, que nidifica no solo e utiliza itens alimentares semelhantes aos coletados por *P. striata*, constitui uma competidora potencial desta espécie e talvez possa influenciar, juntamente com outros fatores, seu padrão de atividade na Reserva Municipal de Santa Genebra. A combinação das diversas características estudadas (nidificação e forrageamento no solo, dieta diversificada, estrutura polidômica dos ninhos, possibilidade de recrutamento por "tandem", variação sazonal da área de vida e comportamento territorial) talvez explique a grande abundância de *P. striata* na Reserva Municipal de Santa Genebra, onde a oferta de recursos deve ser limitante para espécies de hábitos mais especializados.

ABSTRACT

This study investigated the behavioral ecology of the neotropical ant *Pachycondyla striata*, with emphasis on the following aspects: nest structure, colony demography, activity pattern, feeding strategies, home range, hunting behavior, intra and interespecific agonistic interactions. The study was carried out at the seasonal semideciduous forest of the Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. A total of 50 colonies of *P. striata* was marked at the main and secondary trails of the reserve, four of which were monitored in greater detail during one year. *Pachycondyla striata* nests on the ground, and colonies may contain up to 234 ants. Both during the dry and wet seasons the ants are active mostly during the day, although they may also forage less intensively at night. The activity pattern seems tightly linked to temperature. However, humidity apparently also affects ant activity during the dry season, and the peak of foraging at this period occurs at hours of higher air relative humidity. In general foraging activity decreases during the dry season, when immatures are less numerous and the risk of dissection faced by foraging workers is probably greater. The diet of *P. striata* includes many types of food items, ants being the most frequent ones. The commonest feeding strategy employed by *P. striata* workers is the collection of dead arthropods (scavenging), but the ants may also occasionally prey on live termites, Chilopoda, and ants on the forest floor. Plant materials such as seeds, flowers and lichens are also transported by foraging ants to their nests. The majority of the food items collected by workers of *P. striata* are of up to 3 mg in dry weight. Home range was variable among colonies within a given season, as well as across different seasons. Marked colonies had larger home ranges during the wet season. Hunting behavior by workers of *P. striata* is similar to that reported for other species of *Pachycondyla*, as well as for other members of the subfamily Ponerinae. Before capturing large and/or potentially dangerous food

items, such as lepidopteran larvae with chemical defense, the ants normally inspect cautiously the potential prey. Workers of *P. striata* are very aggressive towards homospecific or heterospecific intruding ants (workers and queens), and several territorial conflicts were observed in the field. Solitary founding queens of *P. striata* may be vigorously attacked by resident workers of nearby mature colonies. The common ground-nesting species *Odontomachus chelifer*, whose diet is similar to that of *P. striata*, may be one of the factors affecting the activity pattern of the latter in the study area. A combination of many of the features of the behavioral ecology of *P. striata* such as nesting habit and foraging activity on the ground, generalized diet, tandem recruitment, seasonal home range, and territorial, probably accounts for the high abundance of this species in the Santa Genebra Reserve, where resource availability may possibly restrain the occurrence of other more specialized ant species.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, E. S. e Traniello, J. F. A. 1981. Chemical interference competition by *Monomorium minimum* (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 51: 265-270.
- Agbogba, C. e Howse, P. E. 1992. Division of labour between foraging workers of the ponerine ant *Pachycondyla cafferaria* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 39: 455-458.
- Beattie, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, New York.
- Beckers, R.; Goss, S.; Deneubourg, J. L. and Pasteels, J. M. 1989. Colony size, communication and foraging strategy. *Psyche*, 96 (3-4): 239-256.
- Berg, R. Y. 1975. Myrmecorous plants in Australia and their dispersal by ants. *Austr. J. Bot.*, 23 (3): 475-508.
- Bernstein, R. A. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *Am. Nat.*, 108: 490-498.
- Bernstein, R. A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56: 213-219.
- Bernstein, R. A. 1979. Schedules of foraging activity in species of ants. *J. Anim. Ecol.*, 48: 921-930.
- Bonavita, A. e Poveda, A. 1970. Mise en évidence d'une division de travail chez une fourmi primitive. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 270: 515-518.
- Breed, M. D. e Bennet, B. 1985. Mass recruitment to nectar resources in *Paraponera clavata*: a field study. *Ins. Soc.*, 32 (2): 198-208.
- Breed, M.; Abel, P.; Bleuze, T. J. e Denton, S. E. 1990. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. *Oecologia*, 84: 117-121.
- Brown, J. H., Reichmann, O. J. e Davidson, D. W. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 201-227.

- Brown, W. L. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae, II: Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard, 118 (5): 173-362.
- Brown, W. L. 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae, part IV: Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti, Section A: Introduction, subtribal characters, genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica*, n. s., 19 (1-4): 67-171.
- Brown, W. L. 1979. A remarkable new species of *Proceratium*, with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 86 (4): 337-346.
- Carroll, C. R. e Janzen, D. H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 231-257.
- Cherrett, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae), I: Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 37 (2): 387-403.
- Corbara, B., Fresneau, D., Lachaud, J.-P., Leclerc, Y. e Goodall, G. 1986. An automated photographic technique for behavioural investigations of social insects. *Behav. Processes*, 13 (3): 237-249.
- Corbara, B., Lachaud, J.-P. e Fresneau, D. 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 82: 89-100.
- Davidson, D. W., Brown, J. H. e Inoye, R. S. 1980. Competition and the structure of granivore communities. *BioScience*, 30 (4): 233-238.
- Davison, E. A. 1982. Seed utilization by harvester ants. In R. C. Buckley, ed., *Ant-plant interactions in Australia*, pp. 1-6. Dr. W. Junk, The Hague.
- Déjean, A. 1991. Le comportement prédateur de *Pachycondyla soror*. *Entomol. Exp. Appl.*, 58: 123-135.

- Déjean, A., Beugnon, G. e Lachaud, J.-P. 1993. Spatial components of foraging behavior in an African ponerine ant, *Paltothyreus tarsatus*. *J. Insect Behav.*, 6 (3): 271-285.
- Déjean, A., Corbara, B. e Oliva-Rivera, J. 1990. Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae, Ponerinae). *Behaviour*, 115 (3-4): 175-187.
- Déjean, A., Kanika, K., Masens, D., Nsudi, M. e Buka, M. 1983a. La recherche des proies et le retour au nid chez *Serrastruma lujae* (Formicidae - Myrmicinae - Dacetini). *Bull. SFECA* 2, pp. 21-32.
- Déjean, A. e Lachaud, J.-P. 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Ins. Soc.*, 39: 129-143 .
- Déjean, A. e Lachaud, J.-P. 1994. Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). *Ins. Soc.*, 41: 191-210.
- Déjean, A., Lachaud, J.-P. e Beugnon, G. 1993. Efficiency in the exploitation of patchy environments by the ponerine ant *Paltothyreus tarsatus*: an ecological consequence of the flexibility of prey capture behavior. *J. Ethol.*, 11: 43-53.
- Déjean, A., Masens, D., Kanika, K., Nsudi, N. e Buka, M. 1983b. Première approche des modalités du retour au nid chez les ouvrières pourvoyeuses d'*Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae- Ponerinae). *Actes Coll. Ins. Soc.* 1, pp. 39-47.
- De Vries, P. J. 1984. Of crazy-ants and Curetinae: are *Curetis* butterflies tended by ants? *Zool. J. Linn. Soc.*, 80 (1): 59-66.
- Diniz, J. L. e Brandão, C. R. F. 1989. Feeding behavior of *Thaumatomyrmex*. *Notes from Underground* (Cambridge, Mass.), n° 2, p. 13.
- Dobrzánska, J. 1966. The control of the territory by *Lasius fuliginosus* Latr. *Acta Biol. Exp.*, 26 (2): 193-213.

- Evans, H. C. e Leston, D. 1971. A Ponerine ant (Hym., Formicidae) associated with Homoptera on cocoa in Ghana. *Bull. Ent. Res.*, 61: 357-362.
- Fellers, J. H. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, 68 (5): 1466-1478.
- Fittkau, E. J. e Klinge, H. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5 (1): 2-14.
- Fowler, H. G. 1980. Populations, prey capture and sharing, and foraging of the Paraguayan Ponerine *Odontomachus chelifer* Latreille. *J. Nat. Hist.*, 14: 79-84.
- Fresneau, D. 1984. Développement ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hym. - Form., Ponerinae). *Ins. Soc.*, 31: 387-402.
- Fresneau, D. 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Ins. Soc.*, 32 (2): 109-116.
- Gianotti, E. e Machado, V. L. L. 1994. Notes on the foraging of two species of ponerine ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera, Formicidae). *Bioikos*, 6 (1-2): 7-17.
- Gordon, D. M. 1992. How colony growth affects forager intrusion between neighboring harvester ant colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31: 417-427.
- Harrison, J. M. and Breed, M. D. 1987. Temporal learning in the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *Physiol. Entomol.*, 12 (3): 317-320.
- Heinze, J., Trunzer, B., Oliveira, P. S. e Hölldobler, B. 1996. Regulation of reproduction in the Neotropical ponerine ant *Pachycondyla villosa*. *J. Insect Behav.*, 9 (3): 441-450.
- Herbers, J. M. 1977. Behavioral constancy in *Formica obscuripes* (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 70 (4): 485-486.
- Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in Harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1: 3-44.

- Hölldobler, B. 1977. Communication in social Hymenoptera. In T. A. Sebeok, ed., *How animals communicate*, pp. 418-471. Indiana University Press, Bloomington.
- Hölldobler, B. 1981. Foraging and spatiotemporal territories in the Honey Ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 9: 301-314.
- Hölldobler, B. 1982. Interference strategy of *Iridomyrmex pruinosum* (Hymenoptera: Formicidae) during foraging. *Oecologia*, 52: 208-213.
- Hölldobler, B. 1985. Liquid food transmission and antennation signals in ponerine ants. *Isr. J. Entomol.*, 19: 89-99.
- Hölldobler, B. 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia*, 69: 12-15.
- Hölldobler, B., Janssen, E., Bestmann, H. J., Leal, I. R., Oliveira, P. S., Kern, F., König, W. A. 1996. Communication in the migratory termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata* (Formicidae, Ponerinae). *J. Comp. Physiol. A*, 178: 47-53.
- Hölldobler, B. e Möglich, M. 1980. The foraging system of *Pheidole militica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 27 (3): 237-264.
- Hölldobler, B. e Wilson, E. O. 1977. Weaver ants: social establishment and maintenance of territory. *Science*, 210: 732-739.
- Hölldobler, B. e Wilson, E. O. 1986. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 33 (1): 45-58.
- Hölldobler, B. e Wilson, E. O. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard Press, Cambridge, Mass. xii + 733 pp.
- Horvitz, C. C. 1981. Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecore *Calathea macrocephala* (P. & E.) Koernicke (Maranthaceae): microsite selection and aril removal by Neotropical ants,

- Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). *Oecologia*, 51: 47-52.
- Horvitz, C. C. e Beattie, A. J. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *Am. J. Bot.*, 67 (3): 321-326.
- Ito, F. 1993. Observation of group recruitment to prey in a primitive ponerine ant, *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 40:163-167.
- Jayasuriya, A. K. e Traniello, J. F. A. 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae: Aneuretinae) I. Distribution, abundance, colony structure, and foraging ecology. *Ins. Soc.*, 32 (4): 363-374.
- Jeanne, R. L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, 60 (6): 1211-1224.
- Jessen, K. e Maschwitz, U. 1986. Orientation and recruitment behavior in the ponerine ant *Pachycondyla tesserinoda* (Emery): laying of individual-specific trails during tandem running. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19: 151-155.
- Johnston, A. B. e Wilson, E. O. 1985. Correlations of variation in the major-minor ratio of the ant, *Pheidole dentata* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 78 (1): 8-11.
- Kempf, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica*, n. s., 15: 449-464.
- Lachaud, J. P. e Déjean, A. 1991. Food sharing in *Odontomachus troglodytes* (Santschi): a behavioral intermediate stage in the evolution of social food exchange in ants. *An. Biol.*, 17 (6): 53-61.
- Leal, I. R. e Oliveira, P. S. 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 373-383.

- Lévieux, P. S. 1971. Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* à l'aide de radio-isotopes. *Ins. Soc.* 18: 29-48.
- Lévieux, J. 1975. La nutrition des fourmis tropicales: I. Cycle d'activité et régime alimentaire de *Camponotus solon* (Forel) (Hymenoptera Formicidae). *Ins. Soc.*, 22 (4): 381-390.
- Lévieux, J. 1976. Étude de la structure du nid de quelques espèces terricoles de fourmis tropicales. *Ann. Univ. Abidjan*, ser. C, 12: 23-33.
- Lévieux, J. 1978. La nutrition des fourmis granivores, II: Cycle d'activité et régime alimentaire de *Brachyponera senaarensis* (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.*, 25: 187-196.
- Lévieux, J. 1982. A comparison of the ground dwelling ant populations between a Guinea savanna and an evergreen rain forest of the Ivory Coast. In M. D. Breed, C. D. Michener e H. E. Evans, eds., *The ecology of social insects* (Proceedings of the Ninth Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Boulder, Colorado, 1982), pp. 48-53. Westview Press, Boulder.
- Lévieux, J. 1983. The soil fauna of tropical savannas, IV: The ants. In F. Bourlière, ed., *Tropical savannas*, pp. 525-540. Elsevier, Amsterdam.
- Lévieux, J. e Diomande, T. 1978. La nutrition des fourmis granivores: I. Cycle d'activité et régime alimentaire de *Messor galla* et de *Messor* (= *Cratomyrmex*) *regalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Ins. Soc.*, 25 (2): 127-139.
- Levings, S. C. e Franks, N. R. 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, 63 (2): 338-344.
- Lewis, T., Pollard, G. V. e Dibley, G. C. 1974. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *J. Anim. Ecol.*, 43(1): 129-141.

- Longhurst, C., Johnston, R. A. e Wood, T. G. 1978. Predation by *Megaponera* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae) on termites in the Nigerian southern Guinea savanna. *Oecologia*, 32: 101-107.
- Maschwitz, U., Hölldobler, B. e Möglich, M. 1974. Tandemlaufen als Rekrutierungsverhalten bei *Bothroponera tesserinoda* Forel (Formicidae: Ponerinae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 35 (2): 113-123.
- Maschwitz, U. e Mühlenberg, M. 1975. Zur Jagdstrategie einiger orientalischer *Leptogenys*-Arten (Formicidae: Ponerinae). *Oecologia*, 20 (1): 65-83.
- Maschwitz, U. e Schönege, P. 1983. Forage communication, nest moving recruitment and prey specialization in the oriental ponerine *Leptogenys chinensis*. *Oecologia*, 57: 175-182.
- Medeiros, F. N. S., Lopes, L. E., Moutinho, P. R. S., Oliveira, P. S. e Hölldobler, B. 1992. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the Neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 91: 134-146.
- Mill, A. E. 1982. Emigration of a colony of the giant termite hunter *Pachycondyla commutata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae). *Entomol. Mon. Mag.* 118: 243-245.
- Mill, A. E. 1984. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. *J. Nat. Hist.*, 18: 405-410.
- Moffett, M. W. 1985. An Indian ant's novel method for obtaining water. *Natl. Geogr. Res.*, 1 (1) (Winter): 146-149.
- Morellato, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Nelson, C. R., Jorgensen, C. D., Black, H. L. e Whiting, J. 1991. Maintenance of foraging trails by the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Insecta: Formicidae: Ponerinae). *Ins. Soc.*, 38: 221-228.

- Oliveira, P. S. 1988. Sobre a interação de formigas com pequi do Cerrado, *Caryocar brasiliense* Camb. (Caryocaraceae): o significado ecológico de nectários extraflorais. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Oliveira, P. S. e Brandão, C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: *Ant-plant interactions*, C. R. Huxley & D. F. Cutler (eds), Oxford University Press, Oxford. pp. 198-212.
- Oliveira, P. S. e Hölldobler, B. 1989. Orientation and communication in the Neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 83: 154-166.
- Oliveira, P. S. e Hölldobler, B. 1990. Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 385-393.
- Oliveira, P. S. e Hölldobler, B. 1991. Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*, 98: 215-226.
- Oliveira, P. S., Klitzke, C. e Vieira, E. 1995. The ant fauna associated with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of Cerrado vegetation in Central Brazil. *Entomol. Mon. Mag.*, 131: 77-82.
- Oliveira, P. S. e Leitão-Filho, H. F. 1987. Extrafloral nectaries: Their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, 19: 140-148.
- Onoyama, K. e Abe, T. 1982. Foraging behavior of the harvester ant *Messor aciculatus* in relation to the amount and distribution of food. *Jpn. J. Ecol.*, 32 (3): 383-393.
- Overal, W. L. 1986. Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, Zool.*, 2 (2): 113-135.

- Passos, L. C. e Ferreira, S. O. 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seeds in a tropical semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica*, 28 (4).
- Peeters, C. e Tsuji, K. 1993. Reproductive conflict among ant workers in *Diacamma* sp. from Japan: Dominance and oviposition in the absence of the gamergate. *Ins. Soc.*, 40: 119-136.
- Peeters, C., Hölldobler, B., Moffett, M. e Musthak-Ali, T. M. 1994. "Wall-paperying" and elaborate nest architecture in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. *Ins. Soc.*, 41: 211-218.
- Pizo, M. A. 1994. Estudo comparado da dispersão e predação de sementes de *Cabralea canjerana* (Meliaceae) em duas áreas de mata do Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Porter, S. D. e Tschinkel, W. R. 1986. Adaptive value of nanitic workers in newly founded red imported fire ant colonies (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79 (4): 723-726.
- Pratt, S. C. 1989. Recruitment and other communication behavior in the Ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Ethology*, 81: 313-331.
- Pratt, S. C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). *Ins. Soc.*, 41: 255-262.
- Pratt, S. C., Carlin, N. F. e Calabi, P. 1994. Division of labor in *Ponera pennsylvannica* (Formicidae: Ponerinae). *Ins. Soc.*, 41: 43-61.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523-575.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the Dry Tropical Lowlands of Coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica*, 25: 301-315.
- Rissing, S. W. 1988. Dietary similarity and foraging range of two seed-harvester ants during resource fluctuations. *Oecologia*, 75: 362-366.

- Rosengren, R. 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fenn.*, n° 133, 106 pp.
- Rosengren, R. 1977a. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group), I: Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zool. Fenn.*, n° 149, 30 pp.
- Rosengren, R. 1977b. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group), II: Nocturnal orientation and diel periodicity. *Acta Zool. Fenn.*, n° 150, 30 pp.
- Rosengren, R. e Fortelius, 1986. Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group - hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Ins. Soc.*, 33 (3): 306-337.
- Traniello, J. F. A. 1978. Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science*, 202: 770-772.
- Traniello, J. F. A. 1987. Comparative foraging ecology of North temperate ants: the role of worker size and cooperative foraging in prey selection. *Ins. Soc.*, 34 (2): 118-130.
- Traniello, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.*, 34: 191-210.
- Traniello, J. F. A. e Hölldobler, B. 1984. Chemical communication during tandem running in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.*, 10 (5): 783-794.
- Traniello, J. F. A. e Jayasuriya, A. K. 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae: Aneuretinae) II. The social ethogram and division of labor. *Ins. Soc.*, 32 (4): 375-388.
- Traniello, J. F. A. e Levings, S. C. 1986. Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia*, 69 (3): 413-419.

- Villet, M. 1990. Qualitative relations of egg size, egg production and colony size in some ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Nat. Hist.*, 24: 1321-1331.
- Wheeler, D. E. 1986. *Ectatomma tuberculatum*: foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 79: 300-303.
- Wheeler, W. M. 1910. *Ants - their structure, development and behavior*. Columbia University Press, Nova York.
- Wheeler, W. M. 1933. *Colony-founding among ants, with an account of some primitive Australian species*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. x + 179 pp.
- Wheeler, W. M. 1936. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 71: 159-243.
- Wilson, E. O. 1958. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution*, 12: 24-36.
- Wilson, E. O. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology*, 40 (3): 437-447.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard Press, Cambridge, Mass. x + 548 pp.
- Wilson, E. O. 1980a. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*), I: The overall pattern in *Atta sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7 (2): 143-156.
- Wilson, E. O. 1980b. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*), II: The ergonomic optimization of leaf cutting. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7 (2): 157-165.
- Wilson, E. O. 1983a. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*), III: Ergonomic resiliency in foraging by *A. cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 14 (1): 47-54.