MARIANE UEDA VAZ RONQUE

"HISTÓRIA NATURAL, COMPORTAMENTO E ECOLOGIA DE *CAMPONOTUS RUFIPES* E *CAMPONOTUS RENGGERI* (FORMICIDAE: FORMICINAE): UM ESTUDO COMPARATIVO EM VEGETAÇÃO DO CERRADO"

CAMPINAS
2013

MARIANE UEDA VAZ RONQUE

HISTÓRIA NATURAL, COMPORTAMENTO E ECOLOGIA DE *CAMPONOTUS RUFIPES* E *CAMPONOTUS RENGGERI* (FORMICIDAE: FORMICINAE): UM ESTUDO COMPARATIVO EM VEGETAÇÃO DO CERRADO

Este exemplar corresponde à redação final da Dissertação defendida pela candidata *MARIANE UEDA VAZ RONQUE* e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da UNICAMP para obtenção do Título de Mestra em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Sergio Moreira Carvalho De Oliveira

CAMPINAS
2013

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

R669h

Ronque, Mariane Ueda Vaz, 1986-
História natural, comportamento e ecologia de *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* (Formicidae: Formicinae) : um estudo comparativo em vegetação do Cerrado / Mariane Ueda Vaz Ronque. – Campinas, SP : [s.n.], 2013.

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

1. *Camponotus rufipes*. 2. *Camponotus renggeri*. 3. Cerrados. 4. Locais de nidificação. 5. Padrão de atividade. I. Oliveira, Paulo Sérgio Moreira Carvalho de,1957-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Natural history, behavior and ecology of *Camponotus rufipes* and *Camponotus renggeri* (Formicidae: Formicinae) : a comparative study in Cerrado vegetation
Palavras-chave em inglês:
Camponotus rufipes
Camponotus renggeri
Cerrados
Nesting sites
Activity pattern
Área de concentração: Ecologia
Titulação: Mestra em Ecologia
Banca examinadora:
Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira [Orientador]
Alexander Vicente Christianini
Rodrigo dos Santos Machado Feitosa
Data de defesa: 17-06-2013
Programa de Pós-Graduação: Ecologia

Campinas, 17 de junho de 2013

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Sergio Moreira Carvalho De Oliveira(orientador)

Assinatura

Prof. Dr. Alexander Vicente Christianini

Assinatura

Prof. Dr. Rodrigo Dos Santos Machado Feitosa

Assinatura

Prof. Dr. Flavio Dias Passos

Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas

Assinatura

Dedico à natureza: que a cada dia me inspira, me faz ver a beleza e a simplicidade na vida, e me faz querer ir adiante na biologia.

Ofereço aos meus pais Enio e Denise, meus grandes amores.

“As vezes ouço passar o vento; e só de ouvir o vento passar, vale a pena ter nascido.”

(Fernando Pessoa)

“(...) Quando todas as cidades estiverem mortas há muito tempo, e a vida, em sua totalidade se encontrar no derradeiro limiar de sua extinção no globo; nesse momento, num pedaço de líquen que crescer numa rocha escalvada, (...) estará pousado um minúsculo inseto, limpando as antenas ao brilho de um sol exaurido, representando o único sobrevivente da vida animal na face da Terra: um melancólico bichinho.”

(W. J. Holland)

AGRADECIMENTOS

Ao meu Deus, que guia meus passos e me leva adiante nessa caminhada.

Aos meus pais Enio e Denise, por todo amor e dedicação de uma vida toda. Agradeço o incentivo, paciência nas horas de mau humor, compreensão nas minhas ausências, confiança e respeito nas minhas decisões, além do "paitrocínio" nos momentos que o aperto batia. Pai e mãe: obrigada, sem vocês isso tudo não seria possível!

Agradeço meus avós Alice, Dayzo, Edson e Rosa, que deram todos os exemplos e suporte para eu me tornar a pessoa que sou hoje.

Ao meu orientador Prof. Dr. Paulo S. Oliveira, por toda confiança em mim depositada desde o primeiro momento, quando eu ainda era aluna de graduação da UEL. Agradeço todos os ensinamentos a mim passados nesses três anos, a orientação cuidadosa nesse trabalho e pela nossa amizade.

Ao Prof. Dr. Vincent Fourcassié (Universidade de Toulouse, França) por toda ajuda nas análises de dados e paciência por me ensinar e discutir a estatística desse trabalho. Obrigada também por todas as discussões e ideias ao longo do trabalho e pelas ajudas no campo.

Ao Prof. Dr. Alexander Christianini, Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas e Prof. Dr. Rodrigo Feitosa, membros da pré-banca, o meu muito obrigada pelas considerações e sugestões que contribuíram muito para a dissertação. E também agradeço ao Prof. Dr. Alexander Christianini e Prof. Dr. Rodrigo Feitosa por fazerem parte da banca e pelas sugestões valiosas para a versão final da dissertação e também para os manuscritos.

Ao Prof. Jorge Tamashiro pela identificação das plantas.

A todos os professores que tive na Pós-graduação em Ecologia da UNICAMP e que contribuíram para meu crescimento na ecologia.

A todos os funcionários departamento de biologia animal, sempre muito solícitos.

Agradeço as amigas Gabi e Cau, que me ajudaram muito quando cheguei na UNICAMP sem saber quase nada de formigas. A Gabi e Paulinho por abrir as portas de casa para essa desconhecida do Paraná.

Agradeço a todos meus amigos de laboratório: Nádia, Mayra, Cau, Gabi, Sebá, Luísa e Marianne. Agradeço também a amiga da ecologia Camila Vieira e os amigos do Laboratório de Borboletas. Obrigada a todos pela ótima convivência, por todas as conversas (sérias e não sérias) e por toda ajuda, seja no trabalho ou na minha vida pessoal. Com vocês minha vida em Campinas ficou mais doce e alegre.

Agradeço também a todos meus amigos e colegas de pós-graduação (não cito nomes, pois certamente esqueceria muitos), que me ajudaram nessa caminhada com sorrisos sinceros, conselhos amigos, convívio dentro e fora da UNICAMP e lógico com muitas discussões ecológicas. E a outras pessoas que passaram pela minha vida nesses anos e que deixaram muito amadurecimento, crescimento e boas lembranças.

Obrigada César Leite pelas ajudas em campo e pela amizade. Agradeço também a todos que me ajudaram em campo: Cau (por me ensinar a fazer o tão “temido” padrão de atividade), Bianca Barijan, Caio Guimarães, Marianne Azevedo e Luísa Motta. Em especial agradeço a Nádia pela ajuda em campo, por várias noites de trabalho, pelas discussões, pela companhia, pelos socorros nas crises alérgicas, enfim, por fazer meu campo mais alegre e tranquilo.

Agradeço ao técnico André, pelas ajudas no laboratório e por cuidar das minhas formigas.

As minhas irmãs de coração: Isis, Gabi, Carol, Carla e Dani. E aos meus grandes amigos de UEL: Eliandro, Rafa e Van. Obrigada pela amizade, carinho e compreensão nos vários momentos de ausência (o que nunca significou esquecimento).

Aos meus amigos que se tornaram minha família campineira: João, Rose, Nádia e Tato. Obrigada pelo carinho, ajuda e dedicação.

Ao Instituto de Botânica do estado de São Paulo, a Reserva Biológica de Mogi Guaçu e ao IBAMA por permitir a execução desse meu trabalho.

Agradeço a todos da Fazenda Campininha. Aos diretores João Del Giudice Neto e Marcos Mecca Pinto, obrigada por todo apoio na logística e por fazerem o máximo para que meu trabalho de campo fosse realizado com sucesso. Ao Moacir por toda ajuda no campo, pelas noites inteiras de trabalho, por me ensinar cada cantinho desse Cerrado, pela ótima convivência e companhia, pelas risadas, por me acalmar nos momentos de desespero, me socorrer nas crises alérgicas e também por me "emprestar" sua família nos muitos dias sozinha na Campininha. A amiga Mara que me deu todo o suporte como de uma mãe, com sua ajuda todo o trabalho de campo ficou mais fácil e os dias mais agradáveis. Aos amigos Adão, Edson, Ana e Maura: obrigada pela ótima convivência, pelas conversas divertidas e toda ajuda nesse meu um ano de campo.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da UNICAMP e a secretária Maria Célia, sempre muito gentil e solicita nas questões burocráticas.

Agradeço a FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pela concessão de 19 meses de bolsa de mestrado (processo nª 2011/04667-4) e auxílio regular à pesquisa (processo nº 2011/18580-8). E também a CAPES pelos seis meses de bolsa de mestrado.

A todos o meu muito obrigada!

ÍNDICE

RESUMO....1
ABSTRACT....3
INTRODUÇÃO GERAL....5
OBJETIVOS GERAIS....14
ÁREA DE ESTUDO....14
REFERÊNCIAS....17
CAPÍTULO 1: Ecologia e comportamento de nidificação de *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* (Formicidae: Formicinae) em duas fisionomias de Cerrado....21
Resumo....22
Abstract....23
Introdução....24
Objetivos....26
Metodologia....26
Resultados....28
Discussão....41
Referências....48
CAPÍTULO 2: Padrão de atividade e área de vida em duas espécies de formigas do Cerrado brasileiro: *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* (Formicidae: Formicinae).....51
Resumo....52
Abstract....53
Introdução....54
Objetivos....55
Metodologia....56
Resultados....59
Discussão....76
Referências....81
CONSIDERAÇÕES FINAIS....85
APÊNDICES....87

RESUMO

O gênero *Camponotus* é considerado o segundo gênero mais diverso em espécies da região Neotropical, sendo a maioria das espécies oportunistas com relação ao local de nidificação e onívoras em sua dieta. As duas espécies de estudo -- *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* -- são morfologicamente semelhantes e conhecidas por apresentarem relações mutualísticas com trofobiontes e nectários extraflorais no Cerrado. Este estudo apresenta a história natural de *C. rufipes* e *C. renggeri* em área de Cerrado, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, estado de São Paulo. Foram investigados aspectos ecológicos e comportamentais dessas duas espécies, com relação à nidificação, ao padrão diário de atividade, às áreas de vida utilizadas e aos substratos visitados para forrageamento. O estudo foi desenvolvido em área de cerradão e cerrado *sensu stricto*, tanto na estação chuvosa quanto na estação seca. No capítulo 1 (referente à ecologia de nidificação), observamos que *C. rufipes* nidificou em ninhos de palha seca, palha seca e tronco, no solo, em troncos mortos eretos e caídos. Já *C. renggeri* nidificou em três categorias diferentes de ninhos: no solo e em troncos mortos eretos ou caídos. O padrão de distribuição dos ninhos de *C. rufipes* foi agregado, enquanto de *C. renggeri* foi aleatório. Comparativamente, ninhos de *C. rufipes* persistiram mais ao longo do tempo. Esse fato pode estar correlacionado com a disponibilidade de locais de nidificação nos dois ambientes. Colônias de *C. rufipes* são em geral mais populosas do que as de *C. renggeri* e em ambas as espécies encontramos mais de uma rainha, podendo se tratar de espécies poligínicas. No capítulo 2 foram evidenciadas diferenças entre as áreas de vida utilizadas pelas duas espécies, sendo que *C. rufipes* apresentou áreas de vida maiores do que as de *C. renggeri*. As áreas de vida de *C. rufipes* variam sazonalmente, enquanto as de *C. renggeri* não diferem entre estações e entre fisionomias do Cerrado. Adicionalmente, *C. renggeri* foi mais frequente no substrato arbóreo do que *C. rufipes*, embora as duas espécies sejam conhecidas por forragear na vegetação devido às relações mutualísticas com trofobiontes e nectários extraflorais. Ambas as espécies tiveram períodos de atividade predominantemente noturnos, com temperatura e horas do dia influenciando no nível de atividade. A resposta às mudanças de temperatura entre as duas espécies foi diferente, sendo que a termopreferência de *C. rufipes* foi mais alta do que a de *C. renggeri.* Neste estudo foi possível observar diferenças notáveis entre *C. rufipes* e *C. renggeri* com relação a sua ecologia e comportamento, nos indicando que são de fato espécies distintas. Com esses resultados esperamos contribuir para um melhor

entendimento do status taxonômico de *C. rufipes* e *C. renggeri*, além de ressaltar a importância de estudos de história natural para servir de base para pesquisas de ecologia, comportamento e sistemática.

Palavras-chave: *Camponotus rufipes*; *Camponotus renggeri*; Cerrado; ecologia de nidificação; padrão de atividade; área de vida.

ABSTRACT

The genus *Camponotus* is the second most diverse genus in species in the Neotropics, and most of the species are opportunistic with respect to nesting locations and omnivorous in their diets. The species in this study -- *Camponotus rufipes* and *Camponotus renggeri* -- are similar morphologically and are known to exhibit mutualistic interactions with insect trophobionts and with plants bearing extrafloral nectaries in the Brazilian savannah (Cerrado). This study provides an account of the natural history of *C. rufipes* and *C. renggeri* in area of Cerrado near Mogi Guaçu, state of São Paulo. We investigated ecological and behavioral aspects of both species with respect to their nesting habits, daily activity schedules, home range, and foraging substrates. The study was carried out in area of cerradão and cerrado *sensu stricto*, in the hot/rainy season and in the cold/dry season. *Camponotus rufipes* presented five categories of nests: nests of dry straw, dry straw and trunk, beneath the ground, erect dead trunk and fallen dead trunk. *C. renggeri* had three categories of nests: beneath the ground, erect dead trunk and fallen dead trunk. All *C. rufipes* nests were found in cerrado *sensu stricto*, whereas *C. renggeri* was observed in cerradão (78.3% of the nests) and cerrado *sensu stricto* (21.7%). The distribution pattern of *C. rufipes* nests was aggregated whereas of *C. renggeri* nests was random. Nest persistence over time was higher in *C. rufipes* compared to *C. renggeri*. This fact may be correlated with the availability of the nesting sites in the two types of Cerrado. Colonies of *C. rufipes* were generally more populous than those of *C. renggeri* and in both species we found more than one dealated queen, suggesting a polygynous habit. The home range of *C. rufipes* colonies varied seasonally and were larger compared to *C. renggeri*. The home range in *C. renggeri* colonies did not vary seasonally or between Cerrado physiognomies. Foragers of *C. renggeri* were more frequent in the arboreal substrate than those of *C. rufipes*. Both species, however, were seen interacting with insect trophobionts and extrafloral nectaries on plants. *Camponotus rufipes* and *C. renggeri* were predominantly nocturnal, and their level of activity was affected both by the temperature and time of day. The two species differed in their response to temperature, with *C. rufipes* presenting a higher thermal preference than *C. renggeri*. In this study was possible to observe differences between *C. rufipes* and *C. renggeri*, which indicate that they are different

species. We hope that this study can contribute for a better understanding of the taxonomic status of *C. rufipes* and *C. renggeri* and highlight the importance of natural history data as a basis for research in ecology, behavior and systematics.

Key-words: *Camponotus rufipes*; *Camponotus renggeri*; Cerrado; nesting ecology; activity rhythm; home ranges.

INTRODUÇÃO GERAL

As Formigas (Hymenoptera: Formicidae) constituem um dos grupos de insetos mais comuns e dominantes na Terra, apresentando ampla distribuição geográfica, não ocorrendo apenas na Antártida, em algumas ilhas distantes do continente e no topo de altas montanhas (Hölldobler e Wilson 1990). A sua dominância numérica é combinada com uma grande diversidade ecológica (a maior entre os insetos sociais), com uma vasta diversidade taxonômica e inúmeras relações mutualísticas ou antagônicas com plantas e outros artrópodes (Hölldobler e Wilson 1990, Lach e Parr 2010).

De 10 a 15% da biomassa animal total do ambiente terrestre é representada pelas formigas, as quais compreendem cerca de 12600 espécies em aproximadamente um milhão de insetos descritos (Agosti e Johnson 2013). Nas florestas de terra firme da Amazônia, por exemplo, foi estimado que cerca de um terço de toda a biomassa animal é formada por formigas e cupins, sendo que cada hectare de solo contem mais de oito milhões de formigas (Fittkau e Klinge 1973). O sucesso ecológico desses insetos é atribuído a sua abundância local, a diversidade de hábitos alimentares, estabilidade populacional, eficiência no forrageamento e seu modo de vida eusocial (Hölldobler e Wilson 1990).

As formigas apresentam papéis relevantes nos ecossistemas terrestres como predadores de outros insetos e pequenos invertebrados (Hölldobler e Wilson 1990), predadoras e dispersoras de sementes e polinizadoras (Rico-Gray e Oliveira 2007, Blüthgen e Feldhaar 2010), além de poderem atuar como engenheiras do ecossistema, alterando o seu ambiente físico profundamente através da modificação do fluxo de nutrientes e consequentemente a distribuição das plântulas (Hölldobler e Wilson 1990). Entretanto, muitas das interações de formigas com outros animais e plantas mantêm-se

desconhecidas por falta da delimitação taxonômica e o do entendimento das relações filogenéticas no grupo das formigas (Ward 2010).

O conhecimento de aspectos básicos da ecologia, história natural e comportamento das espécies de formigas ajudam a melhorar a compreensão das interações ecológicas das quais esse grupo participa, além de preencher as lacunas taxonômicas existentes para várias espécies de formigas. Há estudos que demonstram que dados ecológicos, características comportamentais, morfologia e análises moleculares são importantes na delimitação das espécies de insetos (e.g., Stuart e Currie 2001, Noll 2002). Assim, a compreensão da ecologia e comportamento das formigas pode ajudar a entender as relações filogenéticas desse grupo, além das relações intra e interespecíficas.

Formigas no Cerrado

O Cerrado brasileiro cobre aproximadamente 22% do território do país e sua vegetação consiste em uma estrutura muito variável, desde áreas com vegetação dominada por árvores e arbustos de 3 a 8 metros de altura até áreas abertas compostas por gramíneas (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Quando comparado com outras savanas do resto do mundo, o Cerrado apresenta uma maior diversidade de formigas sendo a subfamília Formicinae a mais diversa e representativa (Oliveira e Brandão 1991, Schoereder *et al*. 2010).

As formigas forrageiam intensamente na vegetação do Cerrado e diversas espécies de plantas oferecem recursos para as formigas (alimento e/ou locais para nidificação), que estimulam sua presença na vegetação (Oliveira e Freitas 2004). Dois tipos de alimento líquido são os principais indutores do forrageamento de formigas sobre as plantas do Cerrado: o néctar extrafloral de plantas (Oliveira e Leitão-Filho 1987) e o exsudato de insetos trofobiontes, especialmente hemípteros e lepidópteros (Del-Claro e

Oliveira 1999, Kaminski *et al*. 2010). Por exemplo, o pequizeiro (*Caryocar brasiliense*, Caryocaraceae) apresenta nectários extraflorais que atraem 34 espécies de formigas (Oliveira e Brandão 1991). Já o hemíptero trofobionte *Guayaquila xiphias* presente no arbusto *Didymopanax vinosum* é atendido por 21 espécies de formigas que se alimentam de suas secreções no Cerrado da Fazenda Campininha (Del-Claro 1995) (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies de formigas que atendem o membracídeo *Guayaquila xiphias* em *Didymopanax vinosum* na Fazenda Campininha (extraído de Del-Claro 1995).

Formicinae	**Ponerinae**	**Myrmecinae**
Camponotus crassus	*Ectatomma edentatum*	*Zacryptocerus clypeatus*
Camponotus renggeri	*Ectatomma planidens*	*Zacryptocerus pusillus*
Camponotus rufipes		*Cephalotes atratus*
Camponotus abdominalis		*Pheidole* sp.
Camponotus lespesi		*Crematogaster* sp.
Camponotus pallescens		
Camponotus blandus		
Camponotus sericeiventris		
Camponotus sp. 1		
Camponotus sp .2		
Camponotus sp. 3		
Camponotus sp. 4		
Brachymyrmex sp. 1		
Brachymyrmex sp. 2		

Vários estudos experimentais recentes têm demonstrado que o forrageamento frequente de formigas na folhagem do Cerrado pode trazer consequências diversas para insetos herbívoros, através de interações antagônicas ou mutualísticas (Oliveira e Freitas 2004). Foi demonstrado por Davidson *et al.* (2003) que o consumo de líquidos açucarados pelas formigas geralmente vem acompanhado da predação de insetos herbívoros presentes nas plantas, a fim de complementar a dieta dessas formigas. Além da ocorrência de alimento líquido na folhagem, muitas espécies de formigas nidificam em plantas do Cerrado, contribuindo ainda mais para a predominância destes insetos na vegetação (Morais e Benson 1988, Araújo *et al*. 1995). As galerias cavadas por besouros

brocadores em troncos de muitas plantas do Cerrado, por exemplo, servem como sítio de nidificação para muitas espécies de formigas que ocupam o sustrato arbustivo, o que estimula o intenso patrulhamento por parte das formigas nas folhas dessa planta (Schoereder *et al*. 2010).

Formigas são também organismos dominantes no solo do Cerrado, participando de uma ampla gama de interações com outros artrópodos e plantas neste substrato (Yamamoto e Del-Claro 2008, Marques e Del-Claro 2010). Christianini *et al*. (2007) demonstraram que as formigas podem atuar como dispersoras secundárias de sementes no Cerrado de Itirapina (estado de São Paulo), onde atuam na dispersão a pequenas distâncias, levando os frutos maduros que caem em baixo da planta mãe para dentro dos seus ninhos. Já no estudo de Leal e Oliveira (1998) foi visto que a remoção da polpa de frutos por formigas da tribo Attini aumenta a taxa de germinação de várias plantas caracteristicas do Cerrado, dispersando frutos a até 12 metros de distância da planta mãe. Esses resultados evidenciam que as formigas tem papel ecológico relevante no solo do Cerrado.

O gênero *Camponotus* e as espécies de estudo

O gênero *Camponotus* (Mayr, 1861) é considerado o segundo mais diverso em espécies da região Neotropical e do mundo. Esse gênero apresenta aproximadamente 1100 espécies descritas (AntWeb 2013) e Mackay atuamente está revisando este grupo para a região Neotropical. O gênero *Camponotus* apresenta uma distribuição cosmopolita, com ampla cobertura geográfica e com um número expressivo de espécies nas regiões tropicais (Bolton 1994).

Essas formigas são oportunistas e generalistas em relação à nidificação, pois constroem seus ninhos em locais como galhos e troncos podres de árvores, no solo, em montes de matéria orgânica, embaixo de rochas e associado à raizes de plantas. Porém,

nidificam preferencialmente em troncos podres caídos no chão da floresta e algumas espécies constroem ninhos de palha seca e gravetos (Silvestre *et al.* 2003). *Camponotus gigas*, por exemplo, que é tipica das florestas tropicais de Bornéu (Malásia/Indonésia) constroem seus ninhos no solo (Pfeiffer e Linsenmair 1998), enquanto que *C. pennsylvanicus* nidifica em madeira em decomposição nas florestas temperadas dos Estados Unidos (Traniello 1977).

As formigas *Camponotus* são onívoras, alimentando-se de secreções de plantas, exsudatos de hemípteros e de outros insetos (Hansen e Klotz 2005; Rico-Gray e Oliveira 2007). A maioria das espécies forrageia no solo ou na vegetação, como é o caso de *Camponotus sericeiventris* e *Camponotus senex,* que forrageiam principalmente na planta hospedeira, mas são também vistas em menor frequência caçando no solo perto da planta hospedeira (Yamamoto e Del-Claro 2008, Santos *et al.* 2005). Formigas do gênero *Camponotus* geralmente são agressivas e realizam recrutamento massivo de companheiras de ninho quando descobrem uma fonte alimentar abundante, além de utilizar de defesa química na disputa pelo alimento com outras espécies competidoras (Hölldobler e Wilson 1990).

As duas espécies abordadas nesta dissertação, *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775) e *Camponotus renggeri* (Emery, 1894), pertencem ao mesmo subgênero, *Myrmothrix* e são muito semelhantes em sua morfologia. De acordo com Hashmi (1973), as duas espécies podem ser separadas baseado nos seguintes caracteres: *C. rufipes* apresenta tegumento opaco com coloração que varia do preto ao marrom ferrugem, enquanto que *C. renggeri* apresenta tegumento brilhante e sempre preto; a pilosidade no gáster de *C. rufipes* é mais densa do que em *C. renggeri*; a coloração das pernas (tíbia e tarso) de *C. rufipes* é avermelhada enquanto que de *C. renggeri* é amarela, fazendo um grande contraste com o resto do corpo (Figura 1). A coloração das pernas e o brilho do tegumento são as características chaves para a separação dessas duas espécies.

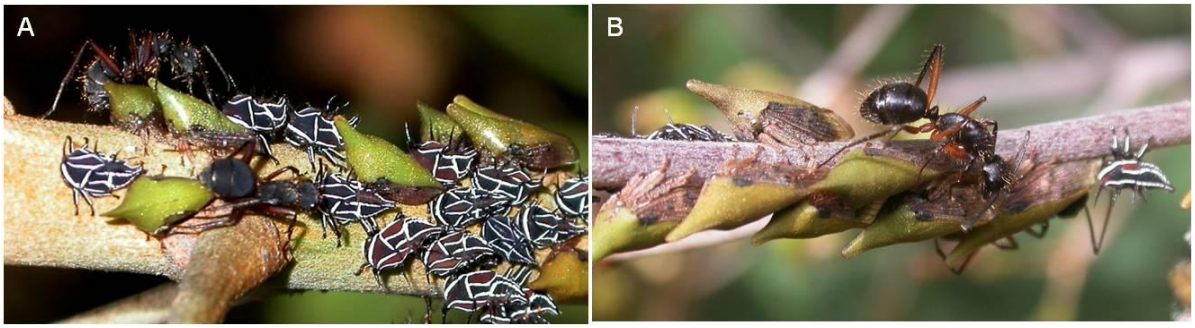


Figura 1. (A) *Camponotus rufipes* (foto A.V.L. Freitas) e **(B)** *C. renggeri* (foto L.A. Kaminski) atendendo agregações do membracídeo *Guayquila xiphias* no Cerrado de Itirapina-SP.

Ambas as espécies são polimórficas, com operárias de diferentes tamanhos e rainhas maiores que as operárias (Figuras 2 e 3). Operárias de *C. rufipes* e *C. renggeri* são muito parecidas, bem como as rainhas, rainhas aladas e machos (Figura 2 e 3). A divisão do trabalho está relacionada diretamente com o polimorfismo (Hölldobler e Wilson 1990), e nessas espécies foi visto que operárias maiores quase sempre patrulham o ninho e forrageiam, enquanto que operárias menores cuidam da manutenção do ninho (M. Ronque, obs. pessoal).

Muitas espécies de *Camponotus* mantêm relações mutualistas com hemípteros trofobiontes, como é o caso de *C. rufipes* e *C. renggeri* em relação ao membracídeo *Guayaquila xiphias* no Cerrado (Figura 1). Del-Claro e Oliveira (2000) observaram que agregações de *G. xiphias* são atendidas dia e noite por *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* e que ambas as espécies se comportam agressivamente em relação a outros organismos que se aproximam das agregações de *G. xiphias*. De forma similar, *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* são visitantes frequentes de nectários extraflorais no Cerrado e efetivamente atacam insetos herbívoros que estejam próximos de suas fontes de alimento na folhagem de diferentes espécies de plantas (Oliveira *et al*. 1987; Oliveira e Brandão 1991; Oliveira 1997).

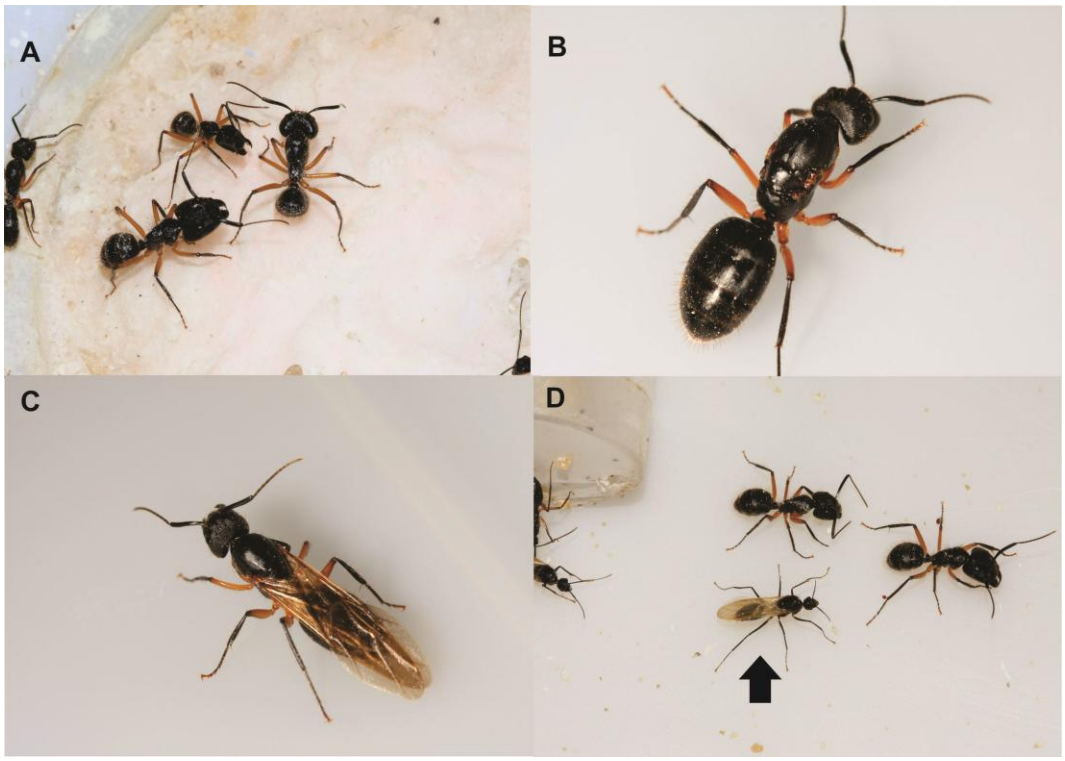


Figura 2. Operárias de *C. renggeri* **(A)**, rainha de *C. renggeri* **(B)**, rainha alada de *C. renggeri* **(C)** e macho de *C. renggeri*, indicado com seta **(D)** (Fotos: Ronque, M.U.V. e Sendoya, S.F.).

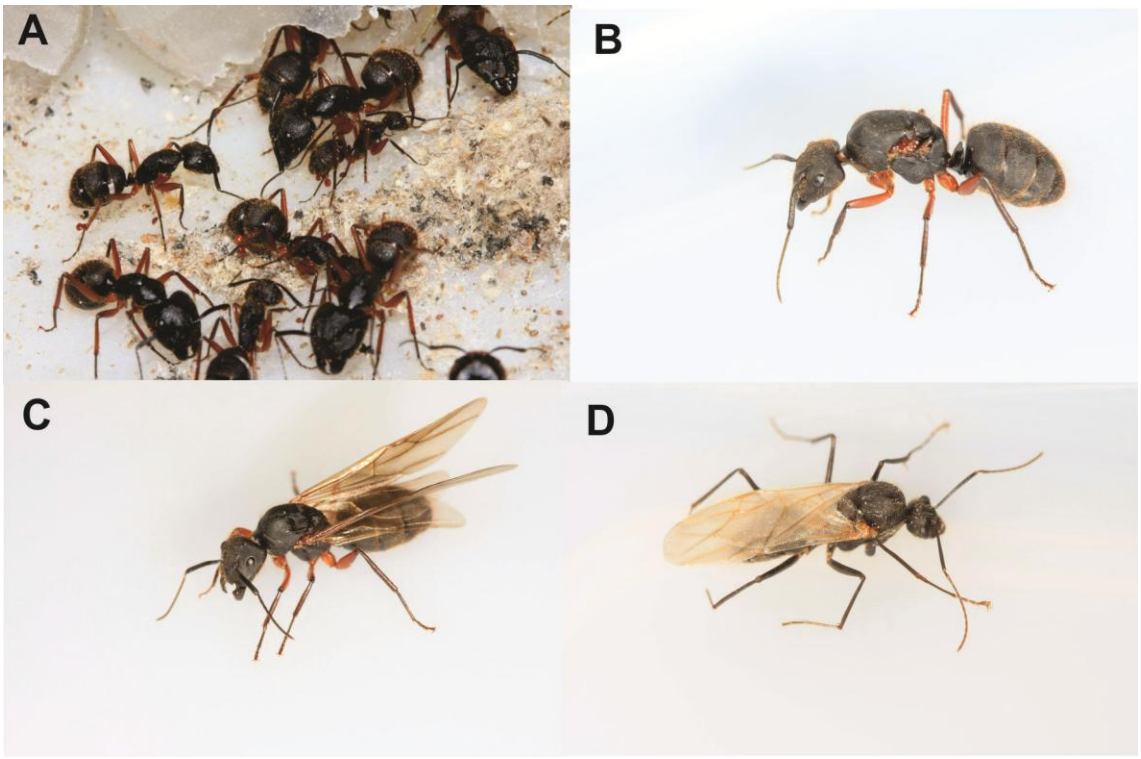


Figura 3. Operárias de *C. rufipes* **(A)**, rainha de *C. rufipes* **(B)**, rainha alada de *C. rufipes* **(C)** e macho de *C. rufipes* **(D)** (Fotos: Ronque, M.U.V. e Sendoya, S.F.).

O padrão de atividade das formigas do gênero *Camponotus* varia bastante entre espécies, havendo espécies exclusivamente diurnas ou exclusivamente noturnas, além daquelas que apresentam atividade em ambos os turnos. *Camponotus sericeiventris*, por exemplo, tem um padrão de atividade diurno, sendo ativa das 6:00 h às 18:00 h (Yamamoto e Del-Claro 2008). *Camponotus rufipes*, por outro lado, embora seja mais ativa durante a noite, pode estender suas atividades durante o dia quando associadas a hemípteros trofobiontes (Oliveira *et al*. 1995, Del-Claro e Oliveira 1999). *Camponotus renggeri* geralmente é vista apenas durante a noite no Cerrado, com atividade a partir das 20:00 h até aproximadamente às 6:00 h, indepedentemente da associação com hemípteros trofobiontes (Oliveira *et al*. 1995, Del-Claro e Oliveira 1999). Enquanto visitantes de nectários extraflorais de plantas, tanto *C. rufipes* como *C. renggeri*

apresentam um padrão de atividade predominantemente noturno (Oliveira e Brandão 1991).

As espécies do subgênero *Myrmothrix* nidificam preferencialmente em troncos podres caídos, no solo e também constroem ninhos com palha seca que podem se extender da base de um arbusto até ficarem suspensos no tronco ou mesmo na folhagem da planta (Silvestre *et al*. 2003). No Cerrado de Itirapina (SP), foi observado que *C. rufipes* nidifica tanto em troncos podres como também em ninhos feitos com palha e madeira. *Camponotus renggeri*, entretanto, não constroi ninhos de palha em Itirapina e só é vista nidificando em troncos caídos, frequentemente associados a tufos de capim (P.S. Oliveira, obs. pessoal).

Camponotus rufipes e *C. renggeri* são espécies muito próximas, havendo incerteza sobre os limites taxonômicos entre elas, visto que são bastante semelhantes morfologicamente. Recentemente, Mackay (2011) sugeriu que *C. rufipes* e *C. renggeri* se tratem de uma mesma espécie devido às semelhanças morfológicas, em que considera características como brilho do tegumento e pernas amarelas de *C. renggeri* como variações da espécie *C. rufipes*, uma vez que as outras características morfológicas são muito semelhantes. Entretanto, a ecologia e o comportamento de cada espécie são desconsiderados por Mackay. Assim, nesse contexto considerando a importância de dados ecológicos, comportamentais e de história natural, esse trabalho visa contribuir para um melhor entendimento da taxonomia e da relevância ecológica dessas duas espécies abundantes do Cerrado brasileiro.

OBJETIVOS GERAIS

A partir do cenário mostrado acima, o presente estudo objetiva fornecer dados quantitativos e qualitativos sobre a biologia, ecologia e comportamento de *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri*, duas espécies abundantes do Cerrado brasileiro, a fim de contribuir para uma melhor compreensão do status taxonômico destes táxons relacionados.

No primeiro capítulo da dissertação a ecologia de nidificação das duas espécies é abordada, com ênfase em: 1) distribuição dos ninhos em duas fisionomias de Cerrado (cerrado *sensu stricto* e cerradão), 2) caracterização desses ninhos, e 3) demografia das colônias. O foco no segundo capítulo é o estudo comportamental dessas duas espécies no Cerrado, sendo avaliados: 1) o padrão de atividade de cada espécie, 2) suas áreas de vida, e 3) as plantas visitadas por essas formigas e os recursos ali presentes.

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu (22°18'S e 47°11'W), localizada no município de Mogi Guaçu no estado de São Paulo. A reserva está sob a responsabilidade do Instituto de Botânica do estado de São Paulo, inserida dentro da Fazenda Campininha, onde também se encontram a Estação Ecológica e a Estação Experimental de Mogi Guaçu, pertencentes ao Instituto Florestal (Figura 4).

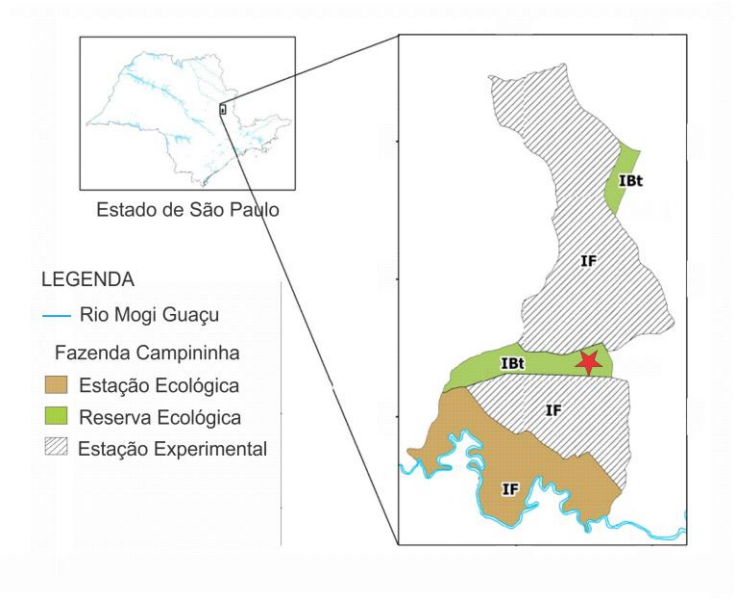


Figura 4. Localização da Fazenda Campininha no estado de São Paulo (município de Mogi Guaçu) e as divisões das áreas de Cerrado da fazenda pertencentes ao Instituto de Botânica e ao Instituto Florestal. Estrela vermelha indica onde as áreas de estudo se inserem dentro da fazenda. (Fonte: Plano de manejo da Reserva Biológica de Mogi Guaçu).

A reserva Biológica de Mogi Guaçu está situada na zona de transição entre os biomas do Cerrado e da Mata Atlântica, sendo que a área correspondente à reserva tem 470 ha de Cerrado. Essa área é uma mancha de Cerrado que apresenta as seguintes fisionomias: cerrado *sensu stricto* (Figura 5 A), cerradão (Figura 5 B), e campo limpo (Figura 5 C) (dados da Reserva Biológica de Mogi Guaçu). O cerradão se caracteriza por apresentar 50 a 90% da cobertura vegetal formada por árvores de 10 a 12 metros, enquanto que o cerrado *sensu stricto* possui até 30% da cobertura arbórea formada por arbustos de 3 a 8 metros, e o campo limpo não possui cobertura arbórea, somente um estrato herbáceo (Oliveira-Filho e Ratter 2002).

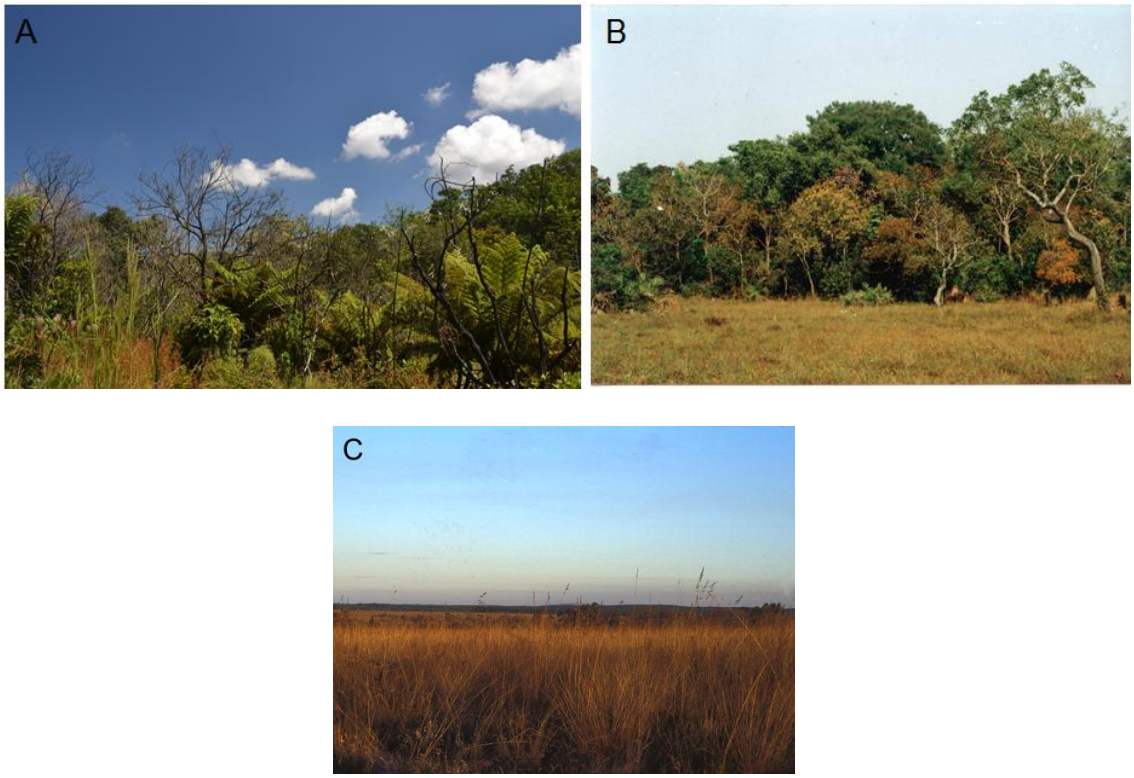


Figura 5. (A) Cerrado *sensu stricto* na Fazenda Campininha, Mogi Guaçu-SP (foto Mota, L.L.); **(B)** Cerradão (foto Ronque, M.U.V.) na Fazenda Campininha, Mogi Guaçu-SP. **(C)** Campo limpo em Itirapina-SP (Fonte: http://eco.ib.usp.br).

O clima da região de acordo com o sistema internacional de Köppen é mesotérmico com duas estações bem definidas: verão quente e úmido e inverno seco. A estação fria/seca inicia-se geralmente em abril e estende-se até setembro, enquanto que a estação quente/úmida inicia-se em outubro e vai até março. As temperaturas médias anuais variam de 20,5°C a 22,5°C e a precipitação média acumulada varia de 1100 a 1200 mm na estação quente/chuvosa e 250 a 300 mm na estação fria/seca (dados da Reserva Biológica de Mogi Guaçu).

REFERÊNCIAS

Agosti D.; Johnson N. F. (editors). 2013. Antbase. World Wide Web electronic publication. antbase.org, version (05/2005).

AntWeb, versão 5.06. Disponível em: http://www.antweb.org/ (Acessado em 01/08/2013).

Araújo L.M.; Lara A. C. F.; Fernandez G. W. 1995. Utilization of *Apion* sp. (Coleoptera: Apionidae) galls by an ant community in southeast Brazil. **Tropical Zoology** 8: 319–324.

Blüthgen N.; Feldhaar H. 2010. Food and shelter: How resources influence ant ecology. **In: Ant Ecology**. Lach, L.; Parr, C. L.; Abbott, K. L. (editors). Oxford University Press, Oxford, pp. 115-136.

Bolton B. 1994. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press, Cambridge.

Christianini A. V; Mayhé-Nunes A. J.; Oliveira P. S. 2007. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a Neotropical savanna. **Journal of Tropical Ecology** 23: 343-351.

Davidson D.W.; Cook S.C.; Snelling R.R.; Chua T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science** 300:969-972.

Del-Claro K. 1995. **Ecologia da interação entre formigas e *Guayaquila xiphias* (Homoptera: Membracidae) em *Didymopanax vinosum* (Araliaceae).** Campinas: Instituto de Biologia; Universidade Estadual de Campinas. 101 p. Tese de Doutorado em Ecologia.

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

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

Fernández F. 2003. Subfamilia Formicinae. **In: Introducción a las hormigas de La región Neotropical.** Fernández F. (editor). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colômbia.

Fittkau E. J.; Klinge H. 1973. On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecossystem. **Biotropica**, 5: 2-14.

Hansen L.D.; Klotz J.H. 2005. **Carpenter ants of the United States and Canada**. Cornell University Press, New York.

Hashmi A. A. 1973. A revision of the Neotropical ant subgenus Myrmothrix of genus *Camponotus*. **Studia Entomologica** 16: 1-140.

Hölldobler B.; Wilson E. O. 1990. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge.

Kaminski L. A.; Freitas A.V.L.; Oliveira P.S. 2010. Interaction between mutualisms: Ant-tended butterflies exploit enemy-free space provided by ant-treehopper associations. **American Naturalist** 176: 322-334.

Lach L.; Parr C. L.; Abbott K. L. 2010. **Ant Ecology**. Oxford Univerty Press, Oxford.

Leal I. R.; Oliveira P. S. 1998. Interactions Between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica** 30: 170-178.

Mackay W. P. 2011. **The systematic and biology of the new world carpenter ants of the hyperdiverse genus *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae).** www.utep.edu/leb/ants/Camponotus.htm (Manuscrito não publicado). Último acesso 20/05/2013.

Marques G. V. D.; Del-Claro K. 2010. Sazonalidade, abundância e biomassa de insetos de solo em uma reserva de Cerrado. **Revista Brasileira de Zoociências** 12: 141-150.

Morais H. C.; Benson W. W. 1988. Recolonização de vegetação de Cerrado após queimada por formigas arborícolas. **Revista Brasileira de Biologia** 48: 459-466.

Noll F. B. 2002. Behavioral phylogeny of Corbiculate Apidae (Hymenoptera: Apinae), with special reference to social behavior. **Cladistics** 18: 137-153.

Oliveira-Filho A. T.; Ratter J. A. 2002. Vegetation physiognomies and the woody flora of the Cerrado biome. **In: The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna.** Oliveira, P. S.; Marquis, R. J. (editors). Columbia University Press, New York, pp. 91-120.

Oliveira P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Functional Ecology** 11**:** 323-330.

Oliveira P. S.; Brandão C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian Cerrados. **In: Ant-Plant Interactions.** Cutler, D.F.; Huxley, C.R. (editors). Oxford University Press, Oxford, pp. 198-212.

Oliveira P. S.; Freitas A. V. L. 2004. Ant-Plant-Herbivore Interactions in the Neotropical Cerrado Savanna. **Naturwissenschaften** 91: 557-570.

Oliveira P. S.; Klitzke C.; Vieira E. 1995. The ant fauna associated with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of Cerrado vegetation in central Brazil. **Entomologist's Monthly Magazine** 131: 77-82.

Oliveira P. S.; 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.

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

Pfeiffer M.; Linsenmair K.E. 1998. Polidomy and the organization of foraging in a colony of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hym./Form.). **Oecologia** 117: 579-590.

Rico-Gray V.; Oliveira P. S. 2007. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions.** The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Santos, J. C.; Yamamoto, M.; Oliveira, F. R.; Del-Claro, K. 2005. Behavioral repertory of the weaver ant *Camponotus* (Myrmobrachys) *senex* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** 45: 1-11.

Schoereder J. H.; Sobrinho T. G.; Madureira M. S.; Ribas C. R.; Oliveira P.S. 2010. The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical Cerrado savanna. **Terrestrial Arthropod Reviews** 3: 3-27.

Silvestre R.; Brandão C. R. F.; da Silva R. R. 2003. Gupo funcionales de hormigas: el caso de los grêmios del Cerrado. **In: Introducción a las hormigas de La región Neotropical.** Fernández F. (editor). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colômbia.

Stuart A. E.; Currie D. C. 2001. Using caddisfly (Thichoptera) case-building behavior in higher level phylogeny reconstruction. **Canadian Journal Zoology** 79: 1842-1854.

Traniello J.F.A. 1977. Recruitment behavior, orientation and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 2: 61-79.

Ward P.S. 2010. Taxonomy, phylogenetics, and evolution. **In: Ant Ecology.** Lach L.; Parr C.L.; Abbott K.L. Oxford University Press, New York, pp. 3-17.

Yamamoto M.; Del-Claro K. 2008. Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Campotonini) in the Brazilian tropical savanna. **Acta Ethologica** 11: 55-65.

CAPÍTULO 1:

Ecologia e comportamento de nidificação de *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* (Formicidae: Formicinae) em duas fisionomias de Cerrado.

RESUMO

O ninho é uma estrutura importante no ciclo de vida das formigas, pois é o local que abriga a rainha e a prole, estoca o alimento e onde há troca de alimento entre as operárias. A ecologia de nidificação de *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* foi estudada em área de Cerrado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, estado de São Paulo. Investigamos como os ninhos dessas duas espécies se distribuem espacialmente em duas fisionomias do Cerrado (cerradão e cerrado *sensu stricto*), como se caracterizam estruturalmente e como persistem no tempo. Estudamos também a demografia das colônias das duas espécies. Foram marcados 40 ninhos de *C. rufipes* e 46 de *C. renggeri*. *Camponotus rufipes* ocupou cinco categorias diferentes de ninhos: palha seca, palha seca e tronco, solo, tronco ereto morto e tronco caído morto. Já *C. renggeri* ocupou ninhos no solo, em tronco caído e ereto morto. Todos os ninhos de *C. rufipes* ocorreram em cerrado *sensu stricto*, já 78,3% dos ninhos de *C. renggeri* ocorreram em cerradão e 21,7% em cerrado *sensu stricto*. Os ninhos de *C. rufipes* persistiram mais ao longo do tempo do que os de *C. renggeri*, sendo que a persistência de ninhos de *C. renggeri* foi maior na estação chuvosa. A menor persistência dos ninhos de *C. renggeri* pode estar relacionada com uma maior instabilidade dos sítios de nidificação no cerradão (troncos caídos). O padrão de distribuição dos ninhos de *C. rufipe*s numa área de 5000 m^2 foi agregado, enquanto de *C. renggeri* foi aleatório numa área de 6000 m^2, o que pode indicar que as espécies sofrem pressões ambientais diferentes (como predação, competição e disponibilidade de recursos). Colônias de *C. rufipes* foram em geral mais populosas do que as de *C. renggeri* e em ambas as espécies encontramos mais de uma rainha, podendo se tratar de espécies poligínicas. Os dados ecológicos e comportamentais evidenciaram algumas diferenças notáveis entre essas duas espécies, o que contribui para a delimitação taxonômica entre *C. rufipes* e *C. renggeri*.

Palavras-chave: *Camponotus rufipes*; *Camponotus renggeri*; ecologia de nidificação; Cerrado.

ABSTRACT

The nest constitutes an important structure in the ants' life cycle, because it shelters the queen and the brood, stocks the food and is the place where workers exchange food. The nesting ecology of *Camponotus rufipes* and *Camponotus renggeri* was studied in an area of Cerrado near Mogi Guaçu, state of São Paulo. We investigated how the nests of these two species are spatially distributed in two physiognomies of Cerrado (cerradão and cerrado *sensu stricto*), how they are structurally characterized and how they persist through time. We tagged 40 nests of *C. rufipes* and 46 of *C. renggeri*. *Camponotus rufipes* presented five categories of nests: nests of dry straw, dry straw and trunk, beneath the ground, erect dead trunk and fallen dead trunk. *C. renggeri* had three categories of nests: beneath the ground, erect dead trunk and fallen dead trunk. All *C. rufipes* nests were found in cerrado *sensu stricto*, whereas *C. renggeri* was observed in cerradão (78.3% of the nests) and cerrado *sensu stricto* (21.7%). Nest persistence over time was higher in *C. rufipes* compared to *C. renggeri*. The lower persistence of *C. renggeri* nests may related with the increased instability of nesting sites at the cerradão (fallen dead trunks). The distribution pattern of *C. rufipes* nests was aggregated whereas of *C. renggeri* nests was random, which may suggest that these species face different environmental pressures (e.g. predation, competition and availability of resources). Colonies of *C. rufipes* were generally more populous than those of *C. renggeri* and in both species we found more than one dealated queen, suggesting a polygynous habit. The ecological and behavioral data show notable differences between these two species, which contributes for the taxonomic delimitation between *C. rufipes* and *C. renggeri.*

Key-words: *Camponotus rufipes*; *Camponotus renggeri*; nesting ecology; Cerrado.

INTRODUÇÃO

Formigas são organismos eusociais e suas colônias são descritas como superorganismos, em que operárias desempenham diversos papéis funcionais e a reprodução ocorre em nível da colônia (Wilson e Sober 1989). Dessa forma, ninhos são importantes para as formigas, pois é o local que abriga a rainha e a prole, estoca comida, e onde ocorrem as trocas de alimento entre as operárias. As condições ambientais tais como temperatura, tipo de solo e vegetação contribuem para a escolha do sítio de nidificação, além de mediarem em grande parte o comportamento alimentar intrínseco da espécie (e.g., se são espécies predadoras de solo, espécies que se alimentam de secreções de plantas, ou espécies onívoras) (Blüthgen e Feldhaar 2010).

A disponibilidade de sítios de nidificação é um aspecto importante da ecologia de formigas, estruturando fortemente a comunidade desses insetos (Blüthgen e Feldhaar 2010). A relação entre o hábito de nidificação e a preferência alimentar são elementos importantes na determinação do nicho de uma espécie, sendo importante na diferenciação das comunidades de formigas e permitindo a coexistência de diferentes espécies num mesmo ambiente (Blüthgen e Feldhaar 2010). Dessa forma, disponibilidade de recursos alimentares pode determinar o padrão de distribuição dos ninhos, além da competição intra e interespecífica tanto pelo local de nidificação quanto pelos recursos alimentares.

Em habitats tropicais as formigas apresentam diferentes hábitos de nidificação, uma vez que esses ambientes são altamente heterogêneos em sua composição, apresentando diferentes formações vegetacionais e uma grande disponibilidade de sítios para nidificação (Wilson 1959). O Cerrado brasileiro ocupa 22% do território brasileiro e consiste de uma estrutura savânica variável, com diferentes fisionomias que são determinadas de acordo com a cobertura vegetacional (Oliveira-Filho e Ratter 2002).

Sendo assim, o Cerrado também é um ambiente heterogêneo e apresenta a maior diversidade de formigas quando comparado com outras savanas do resto do mundo (Oliveira e Brandão 1991, Schoereder *et al*. 2010). Campos (2009), por exemplo, verificou que em uma área de Cerrado de Uberlândia (MG) a riqueza e abundância de formigas é quase três vezes maior do que numa área de savana australiana em Darwin.

As formigas do Cerrado nidificam em diversos locais, como no solo, em troncos de árvores e cavidades de plantas, em troncos caídos, entre outros. Por exemplo: as grandes predadoras representadas pelas Ponerinae apresentam ninhos subterrâneos ou arbóreos, as cortadeiras (Attini) constroem seus ninhos no solo, as formigas do gênero *Camponotus* são generalistas tanto em relação ao local para nidificação (e.g., solo, troncos podres, vegetação) quanto na dieta, os gêneros arborícolas (e.g., *Azteca*, *Linepithema* e *Crematogaster*) nidificam e se alimentam na vegetação (Silvestre *et al.* 2003).

Considerando a questão taxonômica de *C. rufipes* e *C. renggeri*, sobre as quais Mackey (2011) sugere que se tratem de uma única espécie, esse capítulo tem como objetivo investigar a ecologia de nidificação dessas duas espécies em vegetação de Cerrado. O estudo fornecerá um panorama geral da nidificação dessas espécies em fisionomias distintas do Cerrado, visando obter resultados que possam contribuir para a delimitação taxonômica de *C. rufipes* e *C. renggeri*.

OBJETIVOS

O presente estudo tem como objetivo:

(1) Apresentar um mapa de distribuição dos ninhos de *C. rufipes* e *C. renggeri* em duas fisionomias diferentes do Cerrado;

(2) Determinar o padrão de distribuição desses ninhos e sua permanência ao longo do tempo;

(3) Caracterizar estruturalmente os ninhos das duas espécies;

(4) Descrever a demografia de colônias de *C. rufipes* e *C. renggeri*.

METODOLOGIA

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Biológica de Mogi Guaçu – SP (22°18'S e 47°11'W), um fragmento de Cerrado com variações que vão desde manchas de cerradão até campos limpos. O clima da região é mesotérmico com duas estações bem definidas, verão quente/chuvoso e inverno frio/seco. A precipitação anual é de 1335 mm e a temperatura média anual é de 20,5º C (dados da Reserva Biológica de Mogi Guaçu).

Localização dos ninhos

Foram determinadas duas áreas para o estudo: uma área de cerradão (com 50 a 90% de cobertura arbórea) de 6000 m^2 (50 m x 120 m), e uma área de cerrado *sensu stricto* (com até 30% de cobertura arbórea) de 5000 m^2 (20 m x 250 m). Marcamos os ninhos nestas áreas através de procura ativa. Além disso, espalhamos iscas de sardinha e mel durante a manhã (a partir das 8:00 h) e a noite (a partir das 20:00 h), para atrair formigas dessas duas espécies e segui-las até seus ninhos.

Os ninhos foram marcados entre dezembro de 2011 e agosto de 2012, sendo que ao longo desses oito meses realizamos dois censos de monitoramento (em abril e agosto), durante os quais registramos os ninhos que desapareceram, que surgiram, ou que se juntaram. A categoria "ninhos que se juntaram" foi considerada a partir da observação de fluxo de operárias entre ninhos vizinhos, seguido do desaparecimento de um deles após um determinado período (aproximadamente um mês). A partir de todos os ninhos marcados, geramos mapas com a localização dos mesmos e calculamos a frequência de ocorrência dos ninhos de cada espécie nas duas fisionomias.

Permanência e distribuição dos ninhos

A partir dos censos foi possível fazer uma comparação sobre a permanência dos ninhos ao longo do tempo para as duas espécies, utilizando o teste G. A distribuição dos ninhos de ambas as espécies foi feita a partir do mapeamento dos mesmos nas áreas de estudo. Calculamos para cada período (dezembro, abril e agosto) o índice de distribuição (ver tabela com ninhos utilizados para cada período - Apêndices 1 e 2). Avaliamos o padrão de distribuição dos ninhos baseado na distância do vizinho mais próximo, onde R=1 indica uma distribuição aleatória, R=0 indica uma distribuição com o máximo de agregação, e R=2,1491 indica uma distribuição perfeitamente uniforme (ver Clark e Evans 1954). O valor de *P* indica se o padrão de distribuição é significativamente diferente da distribuição aleatória. O índice de Clark e Evans foi calculado para *C. rufipes* em cerrado *sensu stricto* e *C. renggeri* em cerradão (esta espécie teve poucos ninhos registrados em cerrado *sensu stricto*).

Caracterização dos ninhos

Os ninhos de ambas as espécies foram caracterizados de acordo com a estrutura, localização (no solo, na vegetação, em galho vivo/morto, com/sem estrutura de palha

seca, etc) e ocorrência de plantas associadas aos mesmos. Comparamos os tipos de ninhos para as duas espécies através do teste G e identificamos as plantas até o nível de espécie. Um ninho de palha característico de *C. rufipes* foi coletado a fim de se descrever a arquitetura interna em maior detalhe.

Demografia das colônias

Foram coletadas quatro colônias de cada espécie a fim de descrever a composição demográfica das mesmas. Contamos o número de operárias, machos, rainhas, fêmeas aladas e prole (e.g., ovos, larvas e pupas). As colônias foram coletadas entre setembro e dezembro de 2012. Uma colônia de *C. renggeri* foi coletada fora da área delimitada de estudo, mas dentro da área correspondente ao cerradão, por consequência da falta de ninhos dentro da área delimitada. Esse ninho não foi numerado, mas denominado de ninho "A".

RESULTADOS

Localização dos ninhos

Foram marcados 40 ninhos de *Camponotus rufipe*s e 46 ninhos de *Camponotus renggeri*, entre dezembro de 2011 e agosto de 2012. Ao longo destes oito meses foram realizados dois censos de monitoramento dos ninhos (um em abril e outro em agosto), representado por três mapas (Figura 1, cerradão, e Figura 2, cerrado *sensu stricto*), em que são indicados os ninhos que desapareceram, os que persistiram, os que surgiram e os que se juntaram. No mês de abril não foram marcados ninhos de *C. renggeri* na área de cerrado *sensu stricto*.

Em ambas as estações (quente/chuvosa e fria/seca), observamos que entre alguns ninhos de *C. rufipes* localizados muito próximos uns dos outros houve fluxo de

operárias (carregando pupas ou alimento) ao longo do dia e da noite (ninhos 4 e 5, ninhos 8 e 11, ninhos 16, 17 e 18, e ninhos 21 e 31). Esse fato é uma evidência de que os ninhos pertenciam de fato a uma única colônia.

Em cerrado *sensu stricto*, onde há registros tanto de *C. rufipes* como de *C. renggeri*, pode-se observar que as duas espécies parecem se segregar espacialmente, havendo áreas com ninhos de *C. rufipes* e áreas com ninhos de *C. renggeri* (Figura 2).

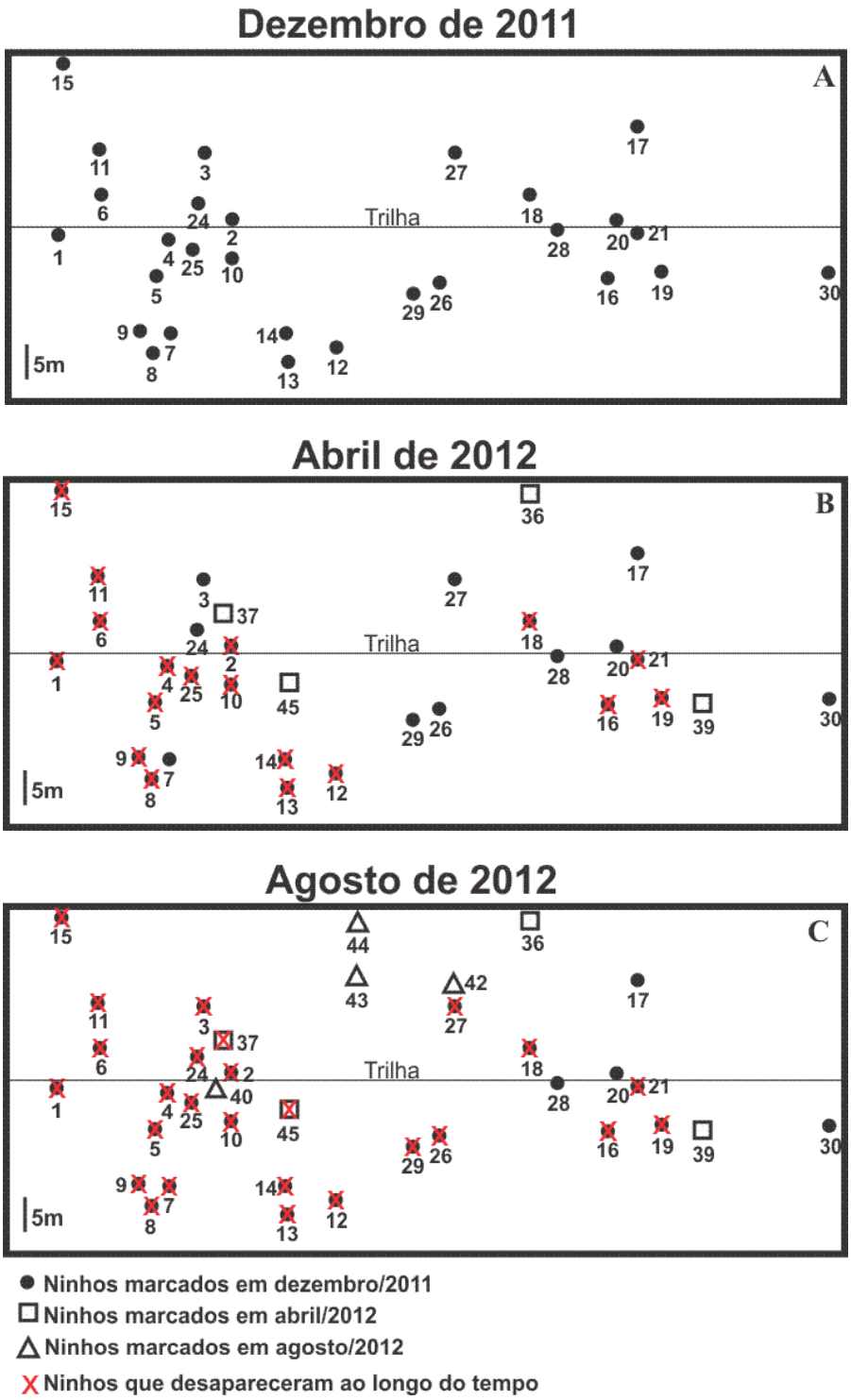


Figura 1. Mapas de distribuição dos ninhos de *Camponotus renggeri* na área de cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. **(A)** Distribuição dos ninhos em dezembro de 2011. **(B)** Distribuição dos ninhos em abril de 2012. **(C)** Distribuição dos ninhos em agosto de 2012.

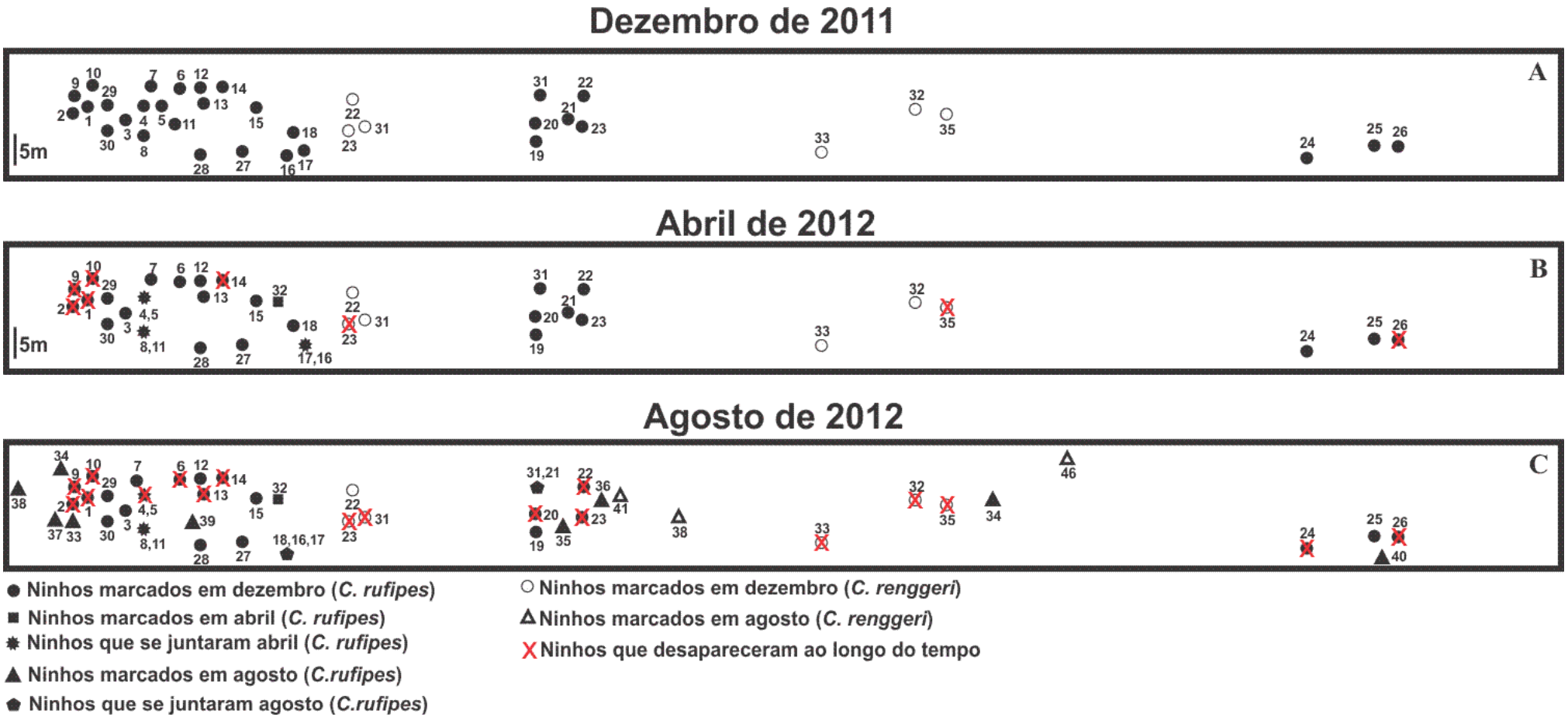


Figura 2. Mapas de distribuição dos ninhos de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* na área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. **(A)** Distribuição dos ninhos em dezembro de 2011. **(B)** Distribuição dos ninhos em abril de 2012; não houveram ninhos de *C. renggeri* marcados neste mês. **(C)** Distribuição dos ninhos em agosto de 2012.

Os ninhos de *C. rufipes* ocorrem exclusivamente na área de cerrado *sensu stricto.* Por outro lado 78,3% dos ninhos de *C. renggeri* ocorrem em cerradão e 21,7% em cerrado *sensu stricto* (Figura 3).

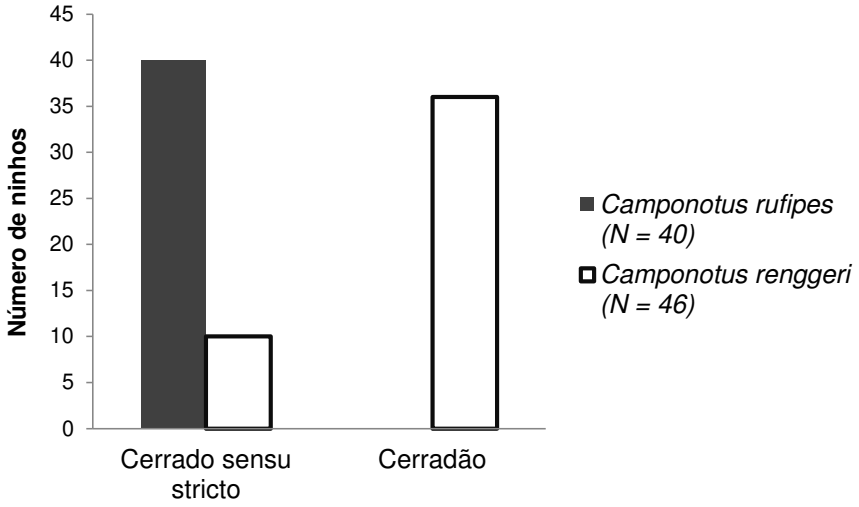


Figura 3. Número de ninhos de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* em duas fisionomias de Cerrado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Permanência e distribuição dos ninhos

A taxa de permanência para *C. rufipes* entre dezembro de 2011 e abril de 2012 foi de 71%, enquanto que para *C. renggeri* foi de 41,2% (G = 9,16; gl = 1; *P* = 0,002) (Figura 4 A). Já no período de abril a agosto de 2012, 60,9% dos ninhos de *C. rufipes* permaneceram, contra 38,9% dos ninhos de *C. renggeri* (G = 3,04; gl = 1; *P* = 0,081) (Figura 4 B). Os dados indicam que os ninhos de *C. rufipes* persistem mais que os de *C. renggeri* ao longo do tempo, sendo que a persistência de ninhos de *C. renggeri* é maior na estação chuvosa. Em ambos os períodos tiveram ninhos de *C. rufipes* que se juntaram.

O padrão de distribuição dos ninhos de *C. rufipes* mostrou-se agregado para dezembro de 2011 (R = 0,42; *P* < 0,0001), abril de 2012 (R = 0,44; *P* < 0,0001) e agosto de 2012 (R = 0,42; *P* < 0,0001). *Camponotus renggeri* apresentou um padrão de

distribuição dos ninhos aleatório em dezembro de 2011 (R = 0,79; *P* = 0,072), abril de 2012 (R = 0,79; *P* = 0,074) e agosto de 2012 (R = 0,97; *P* = 0,9).

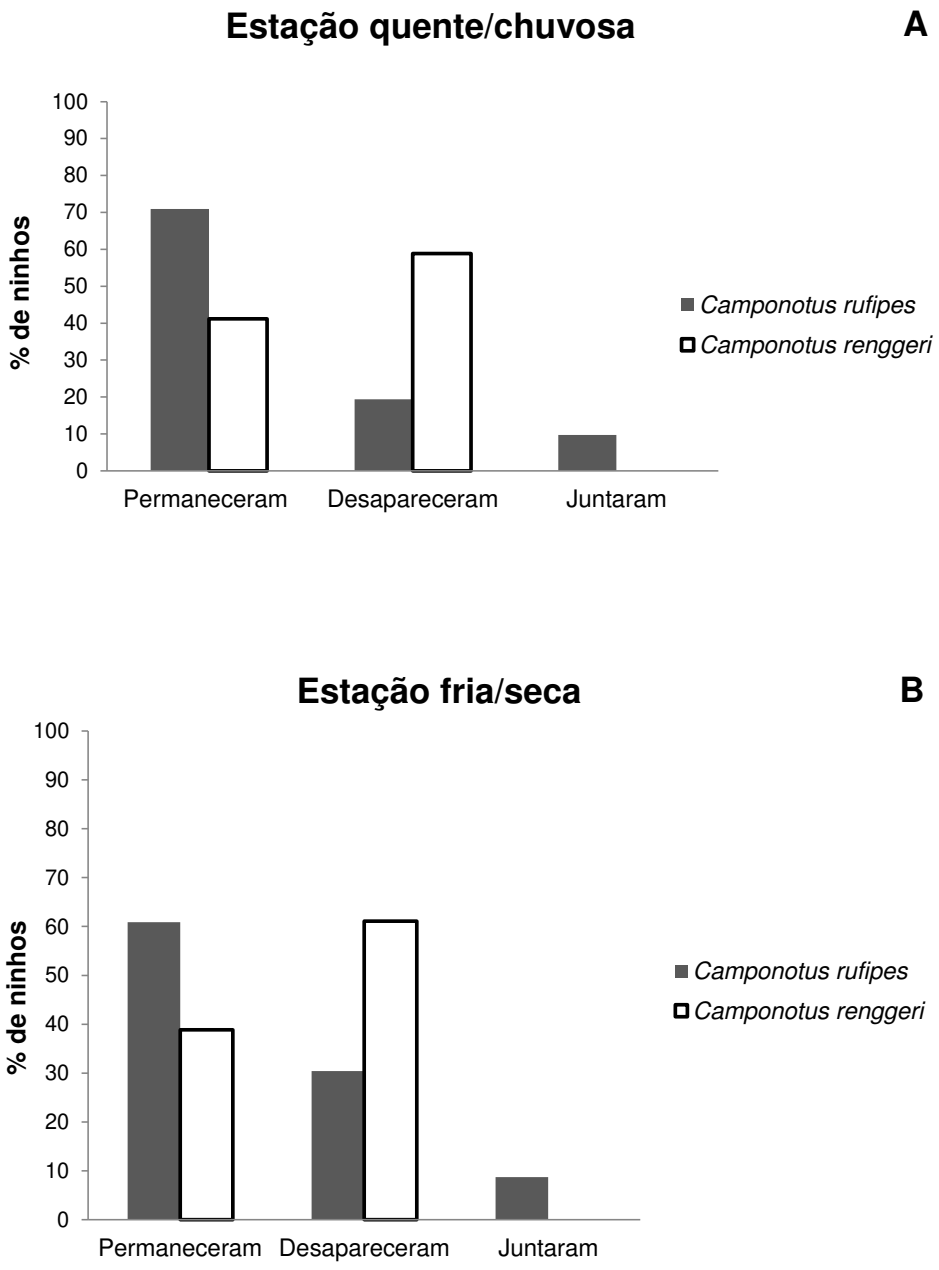


Figura 4. Porcentagem de ninhos que persistiram, que desapareceram e que juntaram de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* em cerrado *sensu str*icto e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. (A) Período de dezembro de 2011 a abril de 2012. (B) Período de abril de 2012 a agosto de 2012.

Caracterização dos ninhos

Camponotus rufipes ocupa cinco categorias diferentes de ninhos: (1) ninhos de palha seca; (2) ninhos de palha seca e tronco; (3) ninhos no solo; (4) ninhos em tronco caído morto e (5) ninhos em tronco ereto morto (Figura 5 A, B, C, D, E). Para *C. renggeri* foram identificadas três categorias de ninhos: (1) ninhos em tronco caído morto; (2) ninhos no solo e (3) ninhos em tronco ereto morto (Figura 6 A, B, C). Enquanto que os ninhos de palha seca foram exclusivos de *C. rufipes*, *C. renggeri* nidificou principalmente em troncos caídos mortos (63%) (Tabela 1). Esse resultado mostra uma diferença no hábito de nidificação entre as duas espécies, as quais ocupam as categorias de ninhos em diferentes proporções ($G = 37,62$; $gl = 4$; $P < 0,0001$). *C. rufipes* utiliza muito troncos mortos (caídos ou eretos) de samambaia para nidificação, uma vez que são muito abundantes nesta área de cerrado *sensu stricto* que está próximo a um curso de água (Figura 5 D e E).

Tabela 1. Categorias de ninhos de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* amostrados em área de cerradão e cerrado *sensu stricto* de Mogi Guaçu, SP.

Tipos de ninhos	***Camponotus rufipes***	***Camponotus renggeri* (cerradão)**	***Camponotus renggeri* (cerrado *sensu stricto*)**
Palha seca	11	0	0
Palha seca e tronco	8	0	0
Solo	4	6	3
Tronco caído morto	10	24	5
Tronco ereto morto	7	6	2
Total	40	36	10

Figura 5. Categorias de ninhos de *Camponotus rufipes* em área de cerrado *sensu stricto*. **(A)** Ninho de palha seca; **(B)** Ninho de palha seca e tronco; **(C)** Ninho no solo (seta indica entrada do ninho); **(D)** Ninho em tronco caído morto **(E)** Ninho em tronco morto ereto. (Fotos: Ronque, M.U.V)

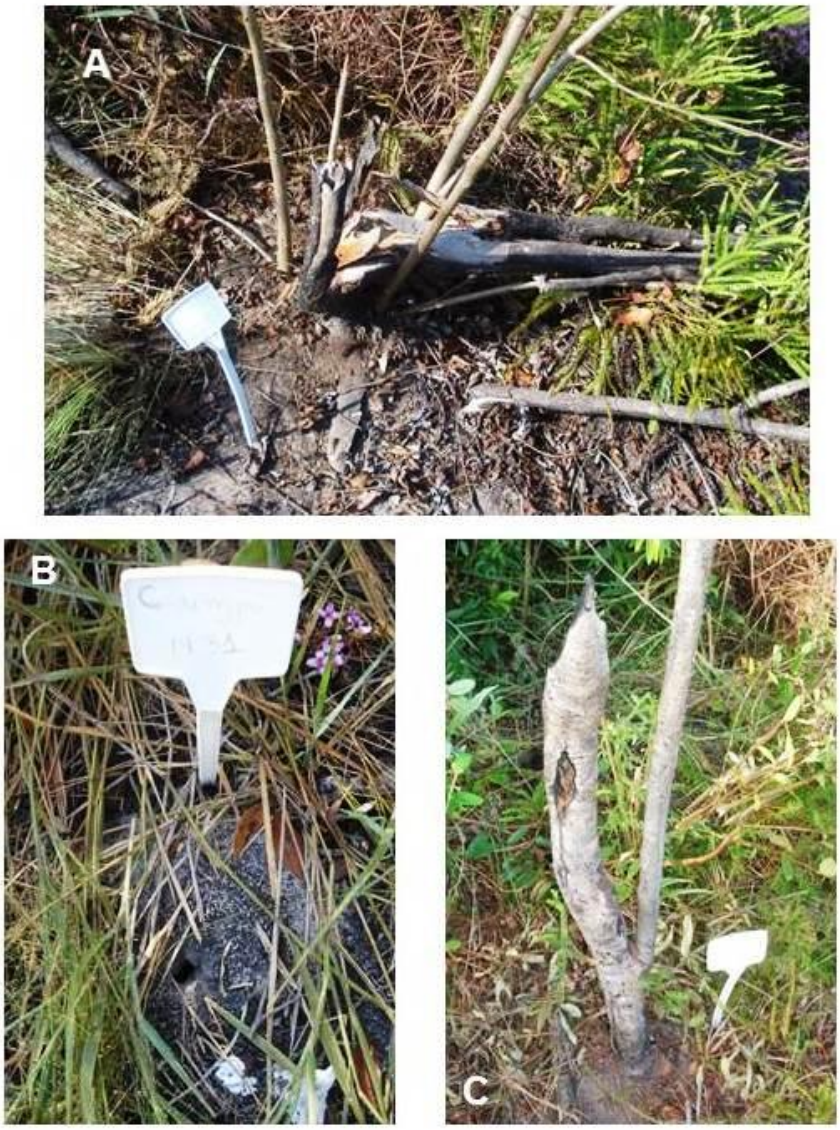


Figura 6. Categorias de ninhos de *Camponotus renggeri* em área de cerrado *sensu stricto* e cerradão. **(A)** Ninho em tronco caído morto; **(B)** Ninho no solo; **(C)** Ninho em tronco morto ereto. (Fotos: Ronque, M.U.V)

A arquitetura interna de ninhos de *C. rufipes* e *C. renggeri* é difícil de ser descrita, uma vez que essas espécies utilizam muito troncos podres para nidificação. Com relação ao único ninho de palha coletado, sua arquitetura interna mostra um padrão de muitas câmaras conectadas por túneis por todo o ninho. A prole foi vista por todo o ninho, mas em maior quantidade numa câmara grande na base do ninho (junto ao solo), onde

também se alojava rainhas e várias fêmeas aladas. A base do ninho estava em maior contato com o solo, caracterizando um lugar mais protegido, úmido e talvez com temperaturas mais estáveis. As operárias patrulham todo o ninho de palha ao longo do dia, movimentando-se por entre os túneis (Figura 7).

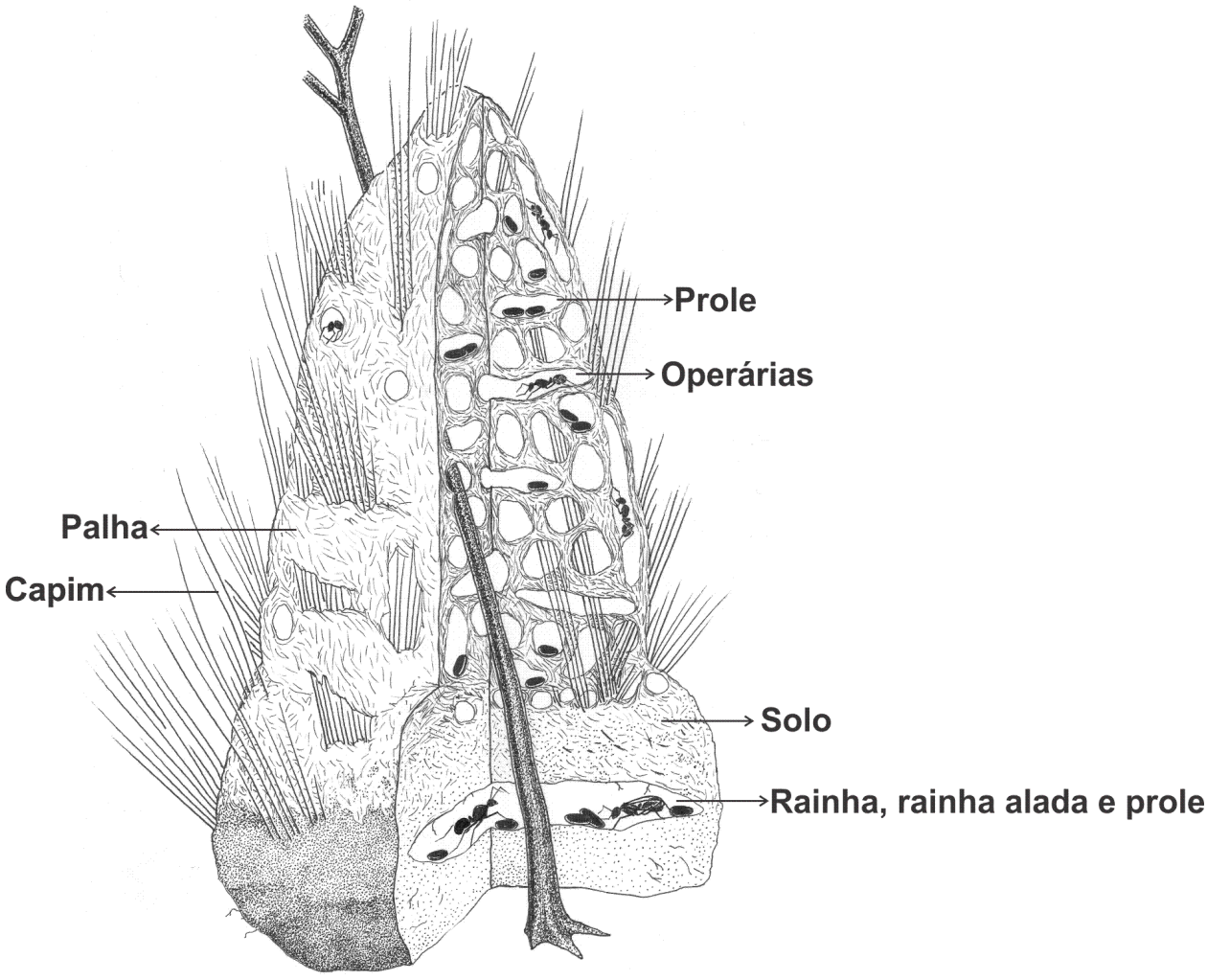


Figura 7. Desenho esquemático da arquitetura interna de ninho de palha de *Camponotus rufipes*, coletado em área de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP (Desenho: Luísa L. Mota).

As duas espécies apresentam ninhos associados a plantas do Cerrado. *Camponotus rufipes* tem 52,5% dos seus ninhos associados a plantas, enquanto que *C. renggeri* tem 21,7%. Algumas das plantas associadas aos ninhos de *C. rufipes* apresentam nectários extraflorais (23,8%) ou são ocupadas por cochonilhas ou pulgões (47,6%) (Tabela 2). Já para *C. renggeri*, nenhuma das plantas associadas apresentou nectários extraflorais, mas na maioria havia cochonilhas ou pulgões (80%) (Tabela 3).

Tabela 2. Relação dos ninhos de *Camponotus rufipes* associados a plantas em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Ninho	Espécie	Família	Nectário extrafloral	Cochonilhas/Pulgões
1	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
2	*	Poaceae	ausente	**presente**
7	*Clethra scabra*	Clethraceae	ausente	ausente
8	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
12	*	Myrtaceae	ausente	ausente
16	*Leandra lacunosa*	Melastomataceae	ausente	**presente**
16	*Byrsonima intermedia*	Malpighiaceae	**presente**	ausente
17	*Miconia albicans*	Melastomataceae	ausente	**presente**
19	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
23	*Qualea grandiflora*	Vochysiaceae	**presente**	ausente
24	*Caryocar brasiliense*	Caryocaraceae	**presente**	ausente
24	*Dicranopteris flexuosa*	Gleicheniaceae	ausente	ausente
25	*Qualea grandiflora*	Vochysiaceae	**presente**	ausente
27	*Qualea grandiflora*	Vochysiaceae	**presente**	ausente
28	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
29	*Vochysia tucanorum*	Vochysiaceae	ausente	ausente
31	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
32	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
33	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
39	*Vochysia tucanorum*	Vochysiaceae	ausente	ausente
41	*Dicranopteris flexuosa*	Gleicheniaceae	ausente	ausente

* Plantas que não puderam ser identificadas até gênero/espécie.

Tabela 3. Relação dos ninhos de *Camponotus renggeri* associados a plantas em área de cerrado *sensu stricto* e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Ninho	Área	Espécie	Família	Nectário extrafloral	Cochonilhas/Pulgões
3	cerradão	*Syagrus petraea*	Arecaceae	ausente	**presente**
6	cerradão	*Schefflera vinosa*	Araliaceae	ausente	ausente
6	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**
9	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**
22	*sensu stricto*	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
23	*sensu stricto*	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
34	*sensu stricto*	*Xylopia aromatica*	Annonaceae	ausente	ausente
38	*sensu stricto*	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
41	cerradão	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**
46	*sensu stricto*	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**

Demografia das colônias

As colônias coletadas de *C. rufipes* tiveram mais operárias no geral que as de *C. renggeri* (Tabelas 4 e 5). A colônia em ninho de palha de *C. rufipes* foi a mais populosa (3816 indivíduos), enquanto que as de *C. renggeri* em geral não ultrapassaram 600 indivíduos. Como *C. renggeri* nidifica em lugares mais vulneráveis (e.g., troncos caídos), é possível que colônias muito populosas se dividam durante a realocação do ninho em caso de dano.

Colônias de *C. rufipes* e *C. renggeri* apresentaram uma ou duas rainhas com abdômen desenvolvido, podendo indicar que se tratem de espécies poligínicas. Para ambas as espécies, os ninhos coletados apresentaram muitas fêmeas aladas e machos, uma vez que os ninhos foram coletados em período de revoada das formigas.

Tabela 4. Demografia das colônias de *Camponotus rufipes* em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Data da coleta	Identificação do ninho	Nº de rainhas	Nº de fêmeas aladas	Nº de machos	Nº de operárias	Nº de prole	Total de indivíduos
19/09/2012	34	2	80	-	3654	80	3816
26/11/2012	27	1	2	-	816	-	819
26/11/2012	37	2	82	72	922	647	1725
26/11/2012	39	-	19	50	251	-	320

Tabela 5. Demografia das colônias de *Camponotus renggeri*, em área de Cerrado da Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Data da coleta	Identificação do ninho	Nº de rainhas	Nº de fêmeas aladas	Nº de machos	Nº de operárias	Nº de prole	Total de indivíduos
26/11/2012	22*	1	15	15	199	-	230
26/11/2012	33*	-	1	7	217	83	308
05/12/2012	46*	2	10	59	105	-	176
05/12/2012	A**	7	17	56	340	146	566

*Ninhos do cerrado *sensu stricto*
**Ninho de cerradão

Os resultados mostraram várias diferenças com relação à ecologia de nidificação de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*. As principais características observadas para cada espécie foi resumida na tabela abaixo (Tabela 6).

Tabela 6. Principais características com relação à ecologia de nidificação observadas para *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri*.

	Camponotus rufipes	***Camponotus renggeri***
Número de ninhos encontrados	40	46
Área que ocupa	Somente em cerrado *sensu stricto*	Predominante no cerradão
Polidomia observada	Sim	Não
Permanência ao longo do tempo	Maior persistência dos ninhos	Menor persistência dos ninhos
Padrão distribuição	Agregado	Aleatório
Tipos de ninhos	5 categorias: palha seca, palha seca e tronco, solo, tronco caído ou ereto morto	3 categorias: solo, tronco caído ou ereto morto
Demografia das colônias	Colônias mais populosas	Colônias menos populosas
Número de rainhas nas colônias	1 ou mais	1 ou mais

DISCUSSÃO

Localização dos ninhos

Camponotus rufipes e *C. renggeri* ocorreram de forma diferente entre às fisionomias do Cerrado; enquanto *Camponotus rufipes* ocorreu com maior frequência em áreas mais abertas (cerrado *sensu stricto*), *C. renggeri* estava principalmente em áreas de mata (cerradão). Quando as duas co-ocorreram numa mesma área (*sensu stricto*) foi possível observar que houve uma segregação espacial entre elas. Como essas duas espécies são muito próximas taxonomicamente (Mackay 2011) e apresentam hábitos alimentares (recursos líquidos) e de nidificação similares, é possível que evitem a competição por esses recursos através da partição do ambiente. Yamamoto e Del-Claro (2008) também viram que *C. sericeiventris* apresentou preferência entre diferentes fisionomias do Cerrado em Minas Gerais, sendo encontrada apenas nas áreas de cerradão e mata de galeria. Por outro lado, Andrade *et al.* (2007) fizeram um estudo de composição de formigas em três fisionomias do Cerrado (campo cerrado, cerrado *sensu stricto* e cerradão) em Urbelândia-MG. A subfamília Formicinae foi registrada em maior número na área de campo cerrado e *Camponotus renggeri* teve maior abundância na área de cerrado *sensu stricto*, diferentemente do encontrado no nosso estudo.

Camponotus rufipes apresentou colônias polidômicas, uma vez que ao longo do trabalho de campo foram vistas operárias transitando entre ninhos. A polidomia pode ser vantajosa, pois pode aumentar a área de forrageamento, permitir maior proximidade a um recurso alimentar e/ou reduzir o risco da extinção da colônia por predação (Debout *et al*. 2007). Pfeiffer e Linsenmaier (2000) observaram que todas as colônias marcadas de *C. gigas* numa floresta tropical primária em Bornéu eram polidômicas: uma única colônia podia ter de 8 a 14 ninhos. *Camponotus socius* também apresenta colônias polidômicas, podendo ter até três ninhos (Tschinkel 2005). Já C*amponotus pennsylvanicus* apresenta

polidomia facultativa, em que inicialmente as colônias são monogínicas e monodômicas, mas se tornam poligínicas e polidômicas conforme a colônia cresce e as exigências nutricionais e de espaço mudam (Buczkowski 2011).

Permanência e distribuição dos ninhos

Ninhos de *Camponotus rufipes* apresentaram distribuição agregada. A agregação de ninhos pode ser resultado da polidomia observada, além de poder indicar que a distribuição de possíveis sítios de nidificação (troncos caídos mortos) e/ou os recursos utilizados por *C. rufipes* também se encontrem agregados na área de cerrado *sensu stricto*. Já é conhecido que a distribuição de troncos caídos numa floresta não é uniforme (Luizão 1989). Além disso, Herbers (1994) considera as interações mutualísticas como fator para a distribuição agregada e é bem descrito que *C. rufipes* apresenta relações mutualísticas com nectários extraflorais e insetos trofobiontes (Oliveira *et al*. 1987, Oliveira e Brandão 1991, Oliveira 1997, Del-Claro e Oliveira 2000).

Camponotus renggeri apresentou distribuição aleatória de seus ninhos no cerradão, o que pode indicar que nessa área haja maior influencia de competição intra ou interespecífica envolvendo esta espécie, uma vez que indivíduos envolvidos nesse tipo de competição evitam a proximidade para diminuir a competição pelos recursos (Herbers 1994). Yamamoto e Del-Claro (2008) viram que *Camponotus sericeiventris* apresenta a densidade de um ninho por 100 m^2, e Santos e Del-Claro (2009) observaram que os ninhos de *Camponotus senex* estavam distantes entre si aproximadamente 46 m. Esses dados sugerem uma distribuição aleatória entre essas espécies.

Os ninhos de *C. renggeri* apresentaram baixa taxa de persistência ao longo do tempo. Foi observado no campo que danos mecânicos no ninho de *C. renggeri* levaram a saída massiva de operárias carregando prole. Já foi descrito que distúrbios no ninho que permitem a entrada de luz e ar nas câmaras da prole, causam uma saída imediata das

operárias com a prole e alimento estocado (Hölldobler e Wilson 1990). De acordo com McGlinn (2012), ninhos de insetos sociais não são entidades fixas, sobre os quais forças seletivas tais como crescimento da colônia, competição, predação e danos podem levar a realocação para locais alternativos. Pfeiffer e Linsenmair (2000) verificaram ao longo do seu estudo que ninhos de *C. gigas* foram abandonados e novos surgiram, principalmente em decorrência de danos mecânicos (e.g., quedas de árvores).

Adicionalmente, foi visto que formigas que apresentam ninhos muito simples e investem pouco na construção e manutenção dos mesmos mudam seus ninhos com frequência, como *Pristomyrmex pungens* (mudam seus ninhos em média a cada 15 dias). Por outro lado, algumas formigas do gênero *Atta* e *Camponotus* investem muito tempo e energia na construção de seus ninhos, e estes persistem por um longo período. Foi observado que ninhos de *Camponotus herculeanus* permanecem no mesmo local por mais de dez anos (Hölldobler e Wilson 1990).

A menor permanência dos ninhos de *C. renggeri* pode estar relacionada com o custo da construção destes ninhos. Como *C. renggeri* nidifica principalmente em troncos podres caídos no chão do cerradão, talvez não seja vantajoso investir no reparo e na manutenção do ninho caso este sofra algum dano, mas sim realocá-lo para outro local. Já a maioria dos ninhos de *C. rufipes* é de palha ou em troncos mortos caídos. Assim, o custo da manutenção pode ser mais vantajoso para *C. rufipes* do que a construção de um novo ninho ou a procura por outro sítio de nidificação, uma vez que em cerrado *sensu stricto* pode ter menor disponibilidade de troncos caídos devido à vegetação ser mais arbustiva.

Caracterização dos ninhos

Espécies do gênero *Camponotus* em geral são consideradas oportunistas com relação ao local de nidificação. Nas áreas de Cerrado, a ocorrência desse gênero está

correlacionada com a disponibilidade de troncos podres no sub-bosque, com a biomassa vegetal, além da densidade de trofobiontes como recurso alimentar (Silvestre *et al*. 2003). Como aqui relatado, *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* nidificaram em troncos mortos eretos/caídos, no solo e no caso de *C. rufipes*, constroem ninhos de palha. Essas duas espécies pertencentes ao subgênero *Myrmothrix* apresentam hábitos de nidificação muito similares às outras espécies desse subgênero, que apresentam ninhos em troncos podres caídos, em troncos que se ramificam para dentro do solo e no solo (Silvestre *et al*. 2003).

Dentro do gênero *Camponotus* há espécies com diversos hábitos de nidificação. O estudo de Yamamoto e Del-Claro (2009) em área de Cerrado em Uberlândia - MG mostrou que *Camponotus sericeiventris* nidifica principalmente em troncos e galhos vivos. *Camponotus senex*, uma espécie Neotropical comum na América do Sul constrói ninhos na vegetação (Santos e Del-Claro 2009). *Camponotus crassus*, muito comum nas áreas de Cerrado, utilizam troncos e galhos caídos mortos como ninho (Morais e Benson 1988). Em outras partes do mundo podemos também observar espécies que têm colônias subterrâneas associadas a raízes, como *C. gigas* em florestas tropicais de Bornéu (Pfeiffer e Linsenmair 2000), as que nidificam em madeira morta de florestas temperadas dos estados Unidos como *C. pennsylvanicus* e as que nidificam exclusivamente no solo como *C. socius* (Tschinkel 2005).

Os estudos sobre arquitetura interna são na maioria das vezes realizados com ninhos subterrâneos, onde são reportados desenhos baseados em escavações com a localização das câmaras, mas com poucos detalhes da arquitetura (Tschinkel 2005). Para o ninho de palha construído por *C. rufipes* foi visto muitas câmaras e túneis internos com presença de operárias e prole. Weidenmüller *et al.* (2009) mostraram que ninhos de *C. rufipes* na Argentina são construídos de fragmentos de plantas e são permeados com muitas câmaras onde ficam a prole, semelhante ao descrito para *C. rufipes* de Mogi Guaçu - SP neste estudo.

As espécies estudadas tiveram seus ninhos associados a plantas com insetos trofobiontes, ou a plantas com nectários extraflorais. A associação dos ninhos à plantas que possuem alguma fonte de recurso líquido é vantajosa para as formigas, pois estas gastam menos energia na procura pelo alimento e na defesa do recurso (Oliveira *et al*. 2002). Uma fonte de recurso estável, como nectários extraflorais ou insetos trofobiontes, reforça a visitação das formigas na planta e promove intensa atividade na folhagem, o que pode interferir positiva ou negativamente em outros herbívoros que também ocorram na planta (Oliveira e Freitas 2004, Sendoya *et al*. 2009, Kaminski *et al*. 2010).

Demografia das colônias

Formigas da subfamília Formicinae apresentam grande diversidade com relação ao tamanho de suas colônias. Dentro do gênero *Camponotus* o número de indivíduos numa colônia é variável (Hölldobler e Wilson 1990). A demografia de colônias de *C. rufipes* e *C. renggeri* vistas nesse estudo é semelhante a outras espécies do mesmo gênero. No Cerrado brasileiro, *C. senex* apresenta colônias com até 5000 indivíduos (Santos e Del-Claro 2009) e *C. gigas,* de floresta tropical da Malásia, colônias com até 7000 indivíduos (Pfeiffer e Linsenmair 2000). Espécies de *Camponotus* de florestas tropicais da Nova Guiné apresentam colônias menores, tais como: *Camponotus confusus* com 200 indivíduos, *Camponotus papua* com 300 indivíduos e maiores como *Camponotus vitreus* com mais de 4000 indivíduos (Wilson 1959). Já algumas espécies estudadas em florestas temperadas da América do Norte possuem colônias populosas, tais como *Camponotus herculeanus* com 13000 indivíduos, *Camponotus noveboracensis* com até 11000 indivíduos (Sanders 1970) e *Camponotus pennsylvanicus* com em média 3000 indivíduos (Pricer 1908).

Camponotus rufipes e *C. renggeri* apresentaram mais de uma rainha em algumas colônias, sugerindo que possam ser espécies poligínicas. Muitas vezes a presença de

mais de uma fêmea reprodutiva não significa que todas estejam colocando ovos, pois a presença de uma rainha dominante pode inibir as outras rainhas (Hölldobler e Wilson 1990). Akre *et al*. (1994) mostraram que a poliginia de espécies de *Camponotus* da América do Norte está relacionada com seus hábitos de nidificação. *Camponotus vicinus,* que apresenta múltiplas rainhas funcionais, nidifica principalmente em lugares muito pequenos e com variações extremas de temperatura. Já *C. herculeanus* e *C. modoc* são essencialmente monogínicas e nidificam em grandes troncos caídos que oferecem maior proteção aos indivíduos da colônia. Santos e Del-Claro (2009) demonstraram que *C. senex* apresenta colônias com várias rainhas no Cerrado de Minas Gerais.

O número de rainhas em uma colônia altera a organização, o crescimento, o número e a distribuição dos ninhos. Há uma forte correlação entre poliginia e a maneira em que as colônias ocupam os sítios de nidificação. Por exemplo, a poliginia pode estar correlacionada com ninhos efêmeros de espécies oportunistas com relação ao sítio de nidificação (ocupam lugares muito pequenos ou instáveis) (Hölldobler e Wilson 1990). Assim, Hölldobler e Wilson (1990) sugerem que a poliginia está intimamente relacionada com a polidomia, pois a fragmentação de uma colônia em subunidades que podem não ter contato por um longo período é favorecida se há fêmeas reprodutivas suficientes para servir cada subunidade. Assim, é possível que a polidomia em *C. rufipes* e a efemeridade dos ninhos de *C. renggeri*, se relacionem com a poliginia. Entretanto, um estudo mais acurado nesse âmbito é necessário para afirmações mais conclusivas tanto com relação à polidomia de *C. rufipes* e a poliginia de ambas as espécies.

Nesse capítulo podemos concluir que a ecologia de nidificação de *C. rufipes* e *C. renggeri* apresentaram diferenças, sendo que características com relação ao habitat influenciam essas duas espécies. *Camponotus rufipes* está presente principalmente no cerrado *sensu stricto*, enquanto que *C. renggeri* no cerradão, sugerindo uma segregação

de habitat entre essas espécies. *Camponotus rufipes* apresenta ninhos com palha, o que não foi visto para *C. renggeri*. Além disso, os ninhos de *C. rufipes* persistiram mais ao longo do tempo do que os de *C. renggeri.* O padrão de distribuição dos ninhos de *C. rufipe*s foi agregado, enquanto de *C. renggeri* foi aleatório, o que pode indicar que as espécies sofrem pressões ambientais diferentes. Colônias de *C. rufipes* foram em geral mais populosas do que as de *C. renggeri*, o que pode estar relacionado com o ambiente e ao tipo de ninho que ocupam.

Diante desse panorama geral podemos visualizar que diferenças ecológicas e comportamentais estão presentes entre *C. rufipes* e *C. renggeri*. Dados ecológicos e comportamentais são importantes, pois preenchem lacunas taxonômicas existentes para várias espécies de formigas, além de constituírem informações úteis na delimitação de espécies muito semelhantes. Noll (2002), por exemplo, utilizou características comportamentais (e.g. tipo de ninho, comportamento social ou solitário), morfológicas e genéticas para estabelecer o parentesco entre abelhas corbiculatas (Hymenoptera, Apinae). Já Stuart e Currie (2001) basearam a relação de parentesco do grupo Trichoptera no comportamento da construção de casulo e características morfológicas do grupo. Assim, as características comportamentais e ecológicas são ferramentas úteis na delimitação de espécies relacionadas de formigas. As diferenças no modo que *C. rufipes* e *C. renggeri* exploram os recursos do ambiente nos mostram que essas espécies são unidades ecológicas distintas, se tratando de duas espécies diferentes. As características ecológicas e comportamentais com relação à nidificação vistas nesse capítulo são importantes na delimitação do status taxonômico entre *C. rufipes* e *C. renggeri*, bem como as características morfológicas já descritas para essas duas espécies.

REFERÊNCIAS

Akre R. D.; Hansen L. D.; Mayhre E. A. 1994. Colony size and polygyny in carpenter ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 67: 1-9.

Andrade T.; Marques G. D. V.; Del-Claro K. 2007. Diversity of ground dwelling ants in Cerrado: an analysis of temporal variations and distinctive physiognomies of vegetation (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** 50:1-14.

Blüthgen N.; Feldhaar H. 2010. Food and shelter: How resources influence ant ecology. **In: Ant ecology.** Lach, L.; Parr, C. L.; Abbott, K. L. (editors). Oxford University Press, Oxford, pp. 115-136.

Buczkowski G. 2011. Suburban sprawl: environmental features affect colony social and spatial structure in the black carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus*. **Ecological Entomology** 36:62-71.

Campos R. I. 2009. **Estrutura de comunidades de formigas em savanas arbóreas tropicais: um teste da generalidade de padrões ecológicos constrastando Brasil e Austrália.** Uberlândia: Universidade Federal de Uberlândia. 134 p. Tese de Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais.

Clark P.J.; Evans F.C. 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spation relationships in populations. **Ecology** 35: 445-453.

Debout G.; Schatz B.; Elias M.; McKey D. 2007. Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. **Biological Journal of the Linnean Society** 90:319-348.

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

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

Herbers J. M. 1994. Structure of an Australian ant community with comparisons to North American counterparts (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** 24: 293-306.

Hölldobler B.; Wilson E. O. 1990. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge.

Kaminski L.A.; Freitas A.V.L.; Oliveira P.S. 2010. Interaction between mutualisms: Ant-tended butterflies exploit enemy-free space provided by ant-treehopper associations. **American Naturalist** 176: 322-334.

Luizão F. J. 1989. Litter production and mineral element imput to the forest floor in a Central Amazonian forest. **Geo Journal** 19: 407-417.

Mackay W. P. 2011. **The systematic and biology of the new world carpenter ants of the hyperdiverse genus Camponotus (Hymenoptera: Formicidae)**. ww.utep.edu/leb/ants/Camponotus.htm (Manuscrito não publicado).

McGlynn T. P. 2012. The ecology of nest movement in social insects. **Annual Review of Entomology** 57: 291-308.

Medeiros F. N. S.; Oliveira P.S. 2009. Season-dependent foraging patterns: case study of a Neotropical forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata*; Ponerinae). **In: Food exploitation by social insects: ecological behavioral, and theoretical approaches.** Jarau S.; Hrncir M. (editors). Taylor & Francis Group, p.81-95.

Morais H. C.; Benson W. W. 1988 . Recolonização de vegetação de Cerrado após queimada por formigas arborícolas. **Revista Brasileira de Biologia** 48: 459-466.

Noll F.B. 2002. Behavioral phylogeny of Corbiculate Apidae (Hymenoptera: Apinae), with special reference to social behavior. **Cladistics** 18: 137-153.

Oliveira-Filho A. T.; Ratter J. A. 2002. Vegetation physiognomies and the woody flora of the Cerrado biome**. In: The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Oliveira P. S.; Marquis R. J. (editors). Columbia University Press, New York, pp. 91-120.

Oliveira P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Functional Ecology** 11: 323-330.

Oliveira P. S.; Brandão C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian Cerrados. **In: Ant-Plant Interactions**. Cutler D.F.; Huxley C.R. (editors). Oxford University Press, Oxford, pp. 198-212.

Oliveira P. S.; Freitas A. V. L. 2004. Ant-Plant-Herbivore Interactions in the Neotropical Cerrado Savanna. **Naturwissenschaften** 91: 557-570.

Oliveira P. S.; Freitas A. V. L.; Del-Claro K. 2002. Ant foraging on plant foliage: contrasting effects on the behavioral ecology of insect herbivores. **In: The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. Oliveira P. S.; Marquis R. J. (editors). Columbia University Press, New York, pp. 287-305.

Oliveira P. S.; Klitzke C.; Vieira E. 1995. The ant fauna associated with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of Cerrado vegetation in central Brazil. **Entomologist's Monthly Magazine** 131: 77-82.

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

Pfeiffer M.; Lisenmair K.E. 2000. Contributions to the life history of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux** 47: 123-132.

Pricer J. L. 1908. The life history of the carpenter ant. **Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole** 14: 177-218.

Sanders C. J. 1970. The distribution of carpenter ant colonies in the spruce-fir forests of northwestern Ontario. **Ecology** 51: 868-873.

Santos J. C.; Del-Claro K. 2009. Ecology and behaviour of the weaver ant Camponotus (Myrmobrachys) *senex.* **Journal of Natural History** 43: 1423-1435.

Schoereder J. H.; Sobrinho T. G.; Madureira M. S.; Ribas C. R.; Oliveira P.S. 2010. The arboreal ant community visiting extrafloral nectaries in the Neotropical Cerrado savanna. **Terrestrial Arthropod Reviews** 3: 3-27.

Sendoya S. F.; Freitas A. V. L.; Oliveira P. S. 2009. Egg-laying butterflies distinguish predaceous ants by sight. **American Naturalist** 174: 134–140.

Silvestre R.; Brandão C. R. F.; da Silva R. R. 2003. Gupo funcionales de hormigas: el caso de los grêmios del Cerrado. **In: Introducción a las hormigas de La región Neotropical.** Fernández F. (editor). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colômbia.

Stuart A.E.; Currie D.C. 2001. Using caddisfly (Trichoptera) case-building behaviour in higher level phylogeny reconstruction. **Canadian Journal Zoology** 79: 1842-1854.

Tschinkel W. R. 2005. The nest architecture of the ant, *Camponotus socius*. **Journal of Insect Science** 5: 1-18.

Weidenmüller A.; Mayr C.; Kleineidam C. J.; Roces F. 2009. Preimaginal and adult experience modulates the thermal response behavior of ants. **Current Biology** 19: 1897-1902.

Wilson E. O. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. **Ecology** 40: 437-447.

Wilson D.; Sober E. 1989. Reviving the superorganismo. **Journal of Theoretical Biology** 136: 337-356.

Yamamoto M.; Del-Claro K. 2008. Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventri*s Guérin, 1838 (Formicinae, Campotonini) in the Brazilian tropical savanna. **Acta Ethologica** 11: 55-65.

CAPÍTULO 2:

Padrão de atividade e área de vida em duas espécies de formigas do Cerrado brasileiro: *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* (Formicidae: Formicinae).

RESUMO

O padrão de atividade diário e a área de vida utilizada pelas formigas *Camponotus rufipes* e *Camponotus renggeri* foram estudados e comparados em duas fisionomias de Cerrado (cerradão e cerrado *sensu stricto*), na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, estado de São Paulo. Investigamos ainda como o padrão diário de atividade e área de vida utilizada por *C. rufipes* e *C. renggeri* variam sazonalmente. Ao longo das estações quente/chuvosa e fria/seca a atividade de ambas as espécies foi predominantemente noturna, com poucas operárias forrageando durante o dia. A temperatura e as horas do dia tiveram efeito significativo no nível de atividade das duas espécies e foi possível observar uma diferença marginal da atividade de *C. rufipes* entre estação fria/seca e quente/chuvosa. Para *C. renggeri*, o nível de atividade variou de forma diferente entre cerradão e cerrado *sensu stricto* ao longo do dia. A atividade de *C. renggeri* foi mais intensa na primeira parte da noite no cerrado *sensu stricto* e na segunda parte da noite foi mais intensa no cerradão. Adicionalmente, as duas espécies não respondem igualmente às variações de temperatura, sendo a termopreferência de *C. rufipes* mais alta que a de *C. renggeri*. As áreas de vida para *C. rufipes* vão de 1,2 m^2 a 12,6 m^2, e as de *C. renggeri* de 0,8 m^2 a 8,9 m^2. As áreas de vida de *C. rufipes* e *C. renggeri* em cerrado *sensu stricto* foram diferentes, sendo as de *C. rufipes* maiores. As áreas de *C. rufipes* foram diferentes entre as estações, sendo maiores na estação quente/chuvosa. Já as áreas de *C. renggeri* não diferiram entre estações ou entre fisionomias do Cerrado. As duas espécies forragearam no solo ou na vegetação, uma vez que apresentam relações mutualísticas com trofobiontes e visitam nectários extraflorais. Entretanto, *C. renggeri* foi mais frequente no substrato arbóreo do que *C. rufipes*, tanto na estação quente/chuvosa quanto na estação fria/seca. Dados quantitativos em relação à área de vida e padrão de atividade nos permitem evidenciar diferenças ecológicas e comportamentais entre *C. rufipes* e *C. renggeri*, contribuindo para melhor entendimento do status taxonômico destas espécies.

Palavras-chave: *Camponotus rufipes*; *Camponotus renggeri*; Cerrado; padrão de atividade; área de vida.

ABSTRACT

This study investigates the seasonal activity rhythm and home range of the ant species *Camponotus rufipes* and *Camponotus renggeri* in two Cerrado physiognomies (cerradão and cerrado *sensu stricto*) near Mogi Guaçu, state of São Paulo. Both in the hot/rainy season and in the cold/dry season the activity schedules of *C. rufipes* and *C. renggeri* were mainly nocturnal, with few workers foraging during the day. The temperature and time of day had a significant effect on the level of activity of the two species, with a slight variation in the activity rhythm of C*. rufipes* between the hot/rainy season and the dry/cold season. The level of activity in *C. renggeri* varied in different ways between cerradão e cerrado *sensu stricto*: while in the cerrado *sensu stricto* the activity was more intense in the first part of the night, in the cerradão the ants were more active in the second part of the night. The two species differed in their response to temperature, with *C. rufipes* presenting a higher thermal preference than *C. renggeri*. The home range of *C. rufipes* colonies (1.2 m^2 to 12.6 m^2) varied seasonally and were larger compared to *C. renggeri* (0.8 m^2 to 8.9 m^2). The home range in *C. renggeri* colonies did not vary seasonally or between Cerrado physiognomies. Foragers of *C. renggeri* were more frequent in the arboreal substrate than those of *C. rufipes*. Both species, however, were seen interacting with insect trophobionts and extrafloral nectaries on plants. This field study shows how quantitative data on activity rhythms and home ranges can help detecting ecological and behavioral differences between *C. rufipes* and *C. renggeri,* and contribute for a better understanding of their taxonomic status.

Key-words: *Camponotus rufipes*; *Camponotus renggeri*; Cerrado; activity rhythm; home range.

INTRODUÇÃO

Uma das principais razões para o sucesso ecológico das formigas é a grande diversidade de comportamentos sociais desses organismos. A significância ecológica das atividades sociais das formigas, como recrutamento, comportamento territorial, estratégias de forrageamento e ciclos diários de atividade, só podem ser compreendidos através da combinação de análises ecológicas e comportamentais (Hölldobler 1976).

A maioria das espécies de formigas apresenta plasticidade dos comportamentos sociais e se ajustam às mudanças ambientais (Hölldobler e Wilson 1990). Nesse contexto insere-se a maneira como as formigas exploram o ambiente ao redor de sua colônia para a obtenção de recursos alimentares. Em muitas espécies há um recrutamento massivo das operárias para o forrageamento, enquanto que em outras espécies esse comportamento é solitário (Hölldobler e Wilson 1900).

Espécies de formigas forrageiam num espaço determinado, o que permite o mapeamento das áreas de vida utilizadas por cada colônia e a identificação de possíveis interações com outros organismos (Levings e Franks 1982). No caso das formigas, a área de vida se relaciona à colônia e não a um indivíduo, e as áreas podem ser afetadas tanto por fatores bióticos (competição, predação, inimigos naturais) quanto por fatores abióticos (temperatura e umidade), além de poder variar sazonalmente (Carroll e Janzen 1973, Traniello 1989).

A forma como cada espécie de formiga distribui sua atividade ao longo do dia é um padrão inerente à própria espécie, além de também constituir uma resposta flexível às pressões do ambiente. O padrão de atividade em geral está relacionado ao ciclo circadiano do indivíduo e aos estímulos externos (como temperatura e umidade) (Heinrich 1993). Espécies como *Myrmecocystus mimicus* e *Formica pilicornis* apresentam horários de atividade bimodal, com declínio ao meio dia e aumento no crepúsculo. Quando essas

espécies são mantidas em laboratório com temperatura constante e ciclos alternados de claro e escuro, elas mantêm o mesmo padrão de atividade que na natureza. Nesse caso o ciclo circadiano tem maior influência na atividade dessas espécies (McCluskey e Soong 1979). Às vezes, entretanto, diferenças na atividade de espécies simpátricas são resultados da partição temporal dos recursos, a fim de se evitar a competição direta. Essas espécies apresentam tolerâncias diferentes a temperatura e umidade, sendo um resultado evolutivo da competição interespecífica (Hölldobler e Wilson 1990).

Camponotus rufipes e *C. renggeri* são espécies taxonomicamente próximas, que ocorrem no mesmo ambiente (são abundantes no Cerrado brasileiro) e utilizam muitas vezes os mesmos recursos para sobrevivência (e.g. Oliveira e Brandão 1991, Del-Claro e Oliveira 1999). Nesse capítulo descrevemos como *C.rufipes* e *C. renggeri* utilizam o ambiente em que estão inseridas. Mais especificamente, investigamos as características ecológicas e comportamentais dessas duas espécies com relação ao padrão de atividade e uso do espaço numa área de Cerrado no sudeste brasileiro.

OBJETIVOS

O presente estudo tem como objetivos:

(1) determinar o padrão de atividade diário de *C. rufipes* e *C. renggeri*,

(2) determinar a área de vida utilizada por essas duas espécies, bem como verificar os substratos utilizados para forrageamento.

METODOLOGIA

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Biológica de Mogi Guaçu – SP (22°18'S e 47°11'W), um fragmento de Cerrado com variações que vão desde manchas de cerradão até campos limpos. O clima da região é mesotérmico com duas estações bem definidas, verão quente/chuvoso e inverno frio/seco. A precipitação anual é de 1335 mm e a temperatura média anual é de 20,5º C (dados da Reserva Biológica de Mogi Guaçu).

Padrão de atividade

A coleta de dados sobre o ritmo de atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri* foram feitas durante a estação quente/chuvosa (março de 2012) e fria/seca (agosto de 2012). As amostragens foram realizadas com 12 colônias: quatro colônias de *C. rufipes* em cerrado *sensu stricto* e oito colônias de *C. renggeri* (quatro em Cerrado *sensu stricto* e quatro em cerradão). As amostragens da estação quente/chuvosa ocorreram em dias diferentes, mas com condições meteorológicas semelhantes e as da estação fria/seca sempre no mesmo dia. Ninhos polidômicos de *C. rufipes* não foram utilizados para o padrão de atividade.

Determinamos o padrão de atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri* através de censos realizados ao longo de 24 horas. Os censos foram realizados a cada duas horas, em sessões de 30 minutos durante os quais também foram tomadas medidas de temperatura e umidade relativa do ambiente. Em cada sessão de amostragem anotamos o número de forrageadoras saindo e entrando no ninho.

Os dados foram analisados através de modelos lineares generalizados (GLM), em que buscamos quais variáveis explanatórias (temperatura, umidade, estação, fisionomia do Cerrado e hora do dia) melhor explicavam o padrão de atividade diário de *C. rufipes* e

C. renggeri. Para a construção dos modelos utilizamos o software R (R Development Core Team 2010). Foi utilizada nos modelos a distribuição de erro de Quasi-Poisson. Para considerar a relação do ciclo circadiano com as horas do dia, modelamos as horas do dia introduzindo duas variáveis independentes auxiliares: *Hcos* = cos(2π hour/24) e *Hsin* = sin(2π hour/24). Desta forma o padrão de oscilação da atividade ao longo das horas do dia se aproxima da realidade, sendo considerada uma função sinusoidal e não uma função linear (ver Crawley 2002 e Oudenhove *et al*. 2011). Como o padrão de distribuição da temperatura e umidade não são lineares, a temperatura e umidade foram inseridas como polinomiais de segundo grau a fim de dar mais flexibilidade ao efeito desses fatores. Utilizamos uma simplificação passo-a-passo para remover os termos não significativos e os desvios dos modelos gerados comparados através do teste F.

Área de vida

O tamanho da área e o tipo de substrato utilizado pelas operárias foram monitorados em colônias selecionadas: quatro colônias de *C. rufipes* e oito colônias de *C. renggeri* (quatro colônias no cerradão e quatro colônias em cerrado *sensu stricto*). Quando as operárias saíam para forragear, elas eram seguidas até alcançarem sua distância máxima em relação ao ninho, bem como ao longo de todo o trajeto de retorno a este. A distância máxima percorrida era marcada com estaca numerada fincada no chão, sendo o substrato utilizado para forrageamento (plantas) também marcado. Foi realizado um total de 200 horas de observação para cada estação, sendo que observamos cada colônia por aproximadamente 16 horas na estação quente/chuvosa e 16 horas na estação fria/seca. Ninhos polidômicos de *C. rufipes* não foram utilizados para as áreas de vida.

As distâncias máximas percorridas a partir do ninho foram medidas e suas direções determinadas com uma bússola. Indicamos nos mapas de área de vida a direção

norte-sul e os pontos marcados que indicam a distância máxima percorrida. As plantas visitadas pelas formigas foram coletadas para identificação posterior.

Para a confecção dos mapas de área de vida foi utilizado o software R (R Development Core Team 2010) e o pacote *adehabitatHR*. Utilizamos o método do Mínimo Polígono Convexo para ligar os pontos da área de vida e calcular a área utilizada. O mínimo polígono convexo contém os pontos observados e a área entre esses pontos é o tamanho estimado para a área de vida. Os pontos marcados em substrato arbóreo foram considerados como pontos refletidos no chão. Assim, foi possível estimar a área em metros quadrados.

A fim de evitar os pontos extremos que são raros (*outliers*) e que acontecem eventualmente ao longo das observações, consideramos 95% dos pontos marcados e desconsideramos os 5% dos pontos mais distantes. De acordo com Anderson (1982), na maioria dos casos de estudos de área de vida, entre 90 e 95% dos pontos marcados reflete a real área utilizada pelo indivíduo para forrageamento, encontro de parceiros e cuidado com a prole, os pontos mais extremos são eventuais e não devem ser considerados no cálculo da área.

Para o tratamento dos dados de área de vida foi utilizada uma análise de variância (ANOVA fatorial), em que consideramos como fatores as espécies, as estações e os ambientes. Para comparar as áreas de vida das duas espécies, consideramos apenas dados de cerrado *sensu stricto*, uma vez que somente nesta fisionomia encontramos ambas as espécies simultaneamente. Para diferenças em relação ao substrato utilizado pelas duas espécies (solo ou planta), foi feito um teste de proporções (teste G) utilizando o número de forrageadoras vistas em cada substrato.

RESULTADOS

Padrão de atividade

Ao longo das estações quente/chuvosa e fria/seca, o padrão de atividade de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* é predominantemente noturno, com poucas operárias ativas durante o dia. Observa-se que para ambas as espécies durante as duas estações, a atividade mais intensa começa logo após o sol se pôr e encerra-se antes do sol nascer (Figuras 1, 2 e 3). As variações de temperatura e umidade em áreas de cerrado *sensu stricto* são mais intensas que no cerradão. Mesmo na estação fria/seca, quando as temperaturas ao longo do dia são mais amenas em ambas as áreas, as duas espécies preferiram forragear ao longo da noite, em temperaturas mais baixas (Figuras 1, 2 e 3)

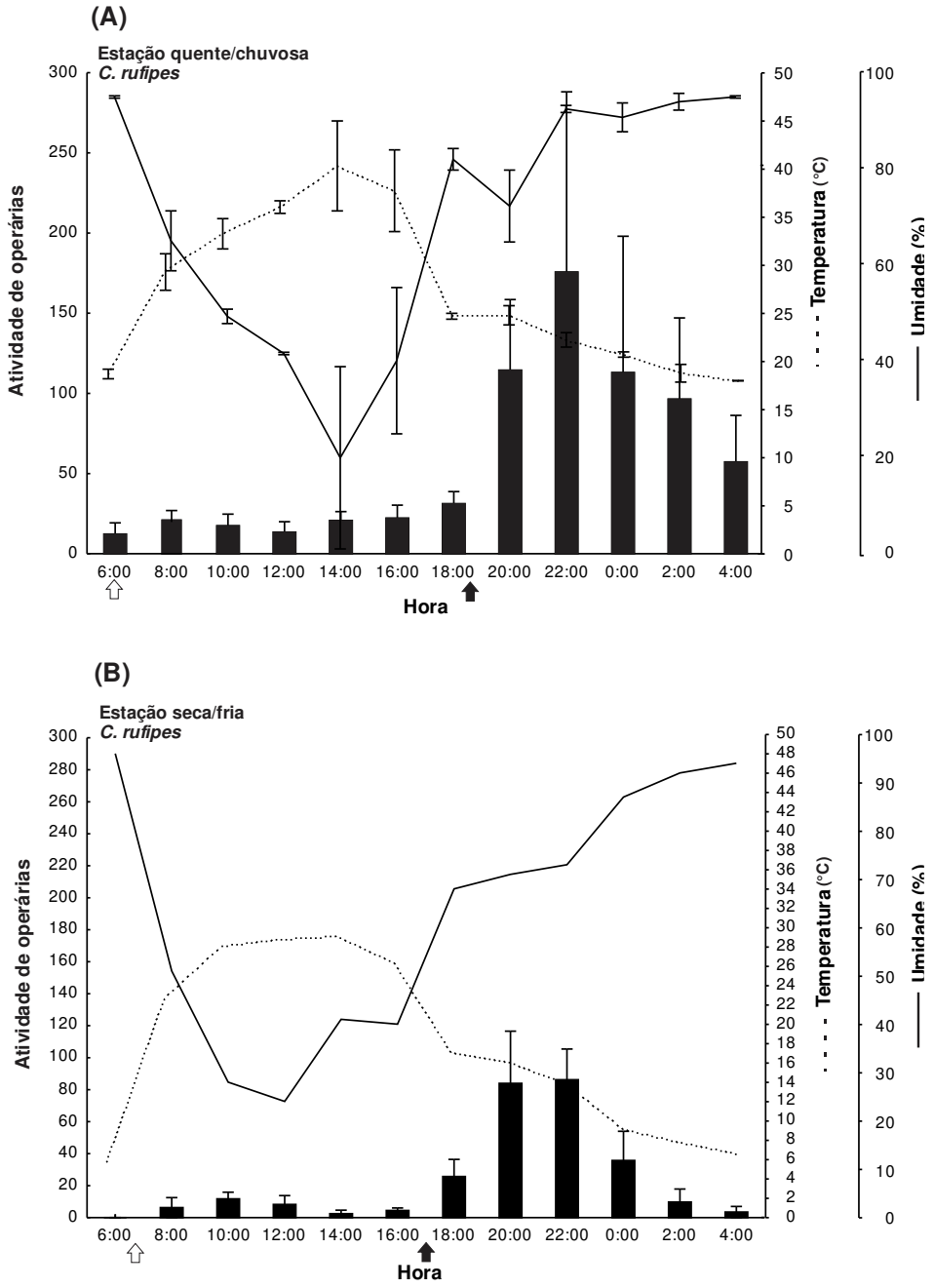


Figura 1. Variação diária e sazonal no padrão de atividade de *Camponotus rufipes* em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu - SP. Foi considerada como atividade a soma de entradas e saídas de operárias. A atividade de quatro colônias foi avaliada uma vez durante estação quente/chuvosa (A) e uma vez durante a estação fria/seca (B). Temperatura e umidade do ar foram registradas simultaneamente com a atividade das formigas. Barras verticais indicam média ± EP. Setas brancas indicam o nascer do sol e pretas o pôr do sol.

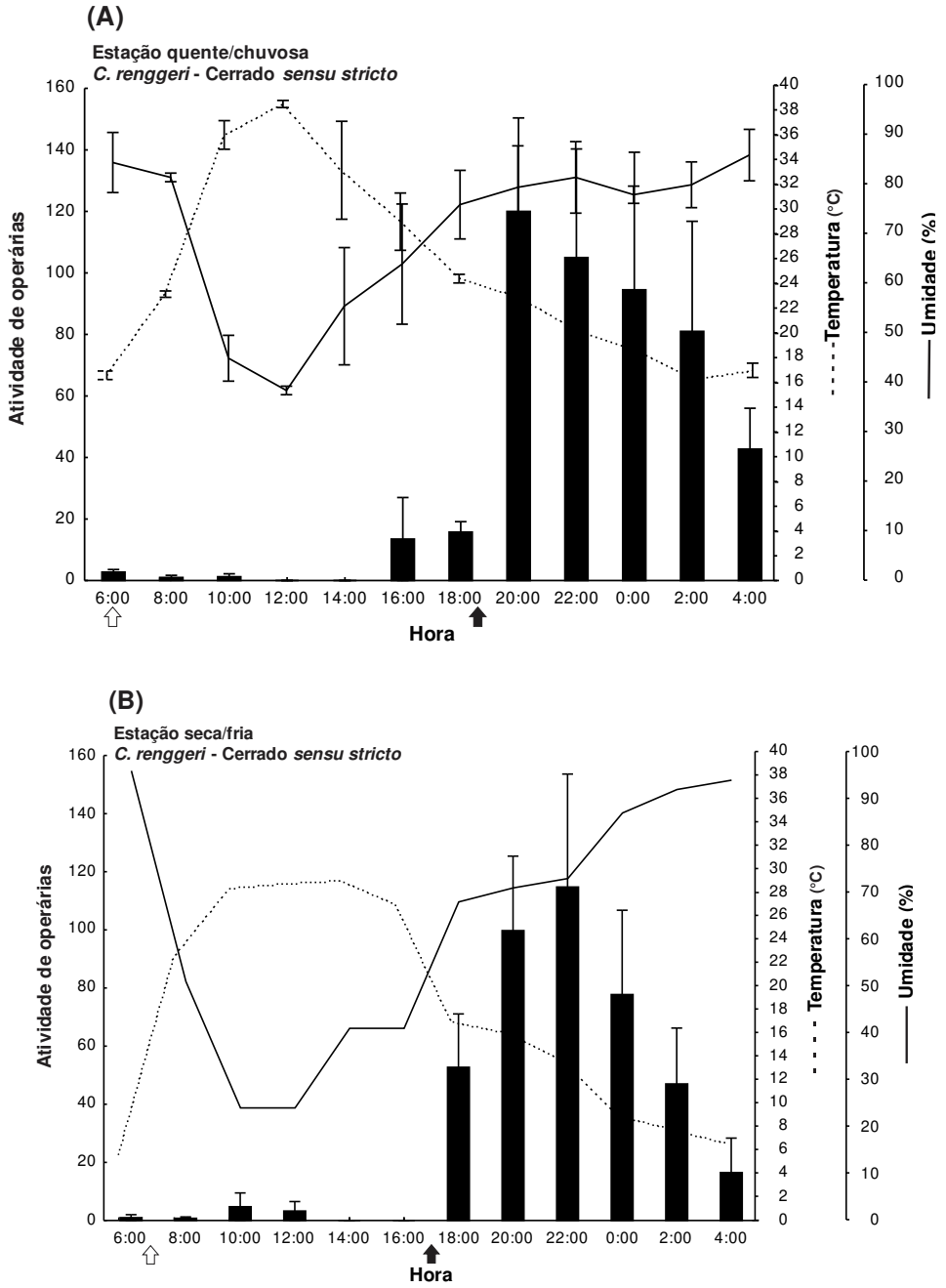


Figura 2. Variação diária e sazonal no padrão de atividade de *Camponotus renggeri* em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu - SP. Foi considerada como atividade a soma de entradas e saídas de operárias. A atividade de quatro colônias foi avaliada uma vez durante estação quente/chuvosa (A) e uma vez durante a estação fria/seca (B). Temperatura e umidade do ar foram registradas simultaneamente com a atividade das formigas. Barras verticais indicam média ± EP. Setas brancas indicam o nascer do sol e pretas o pôr do sol.

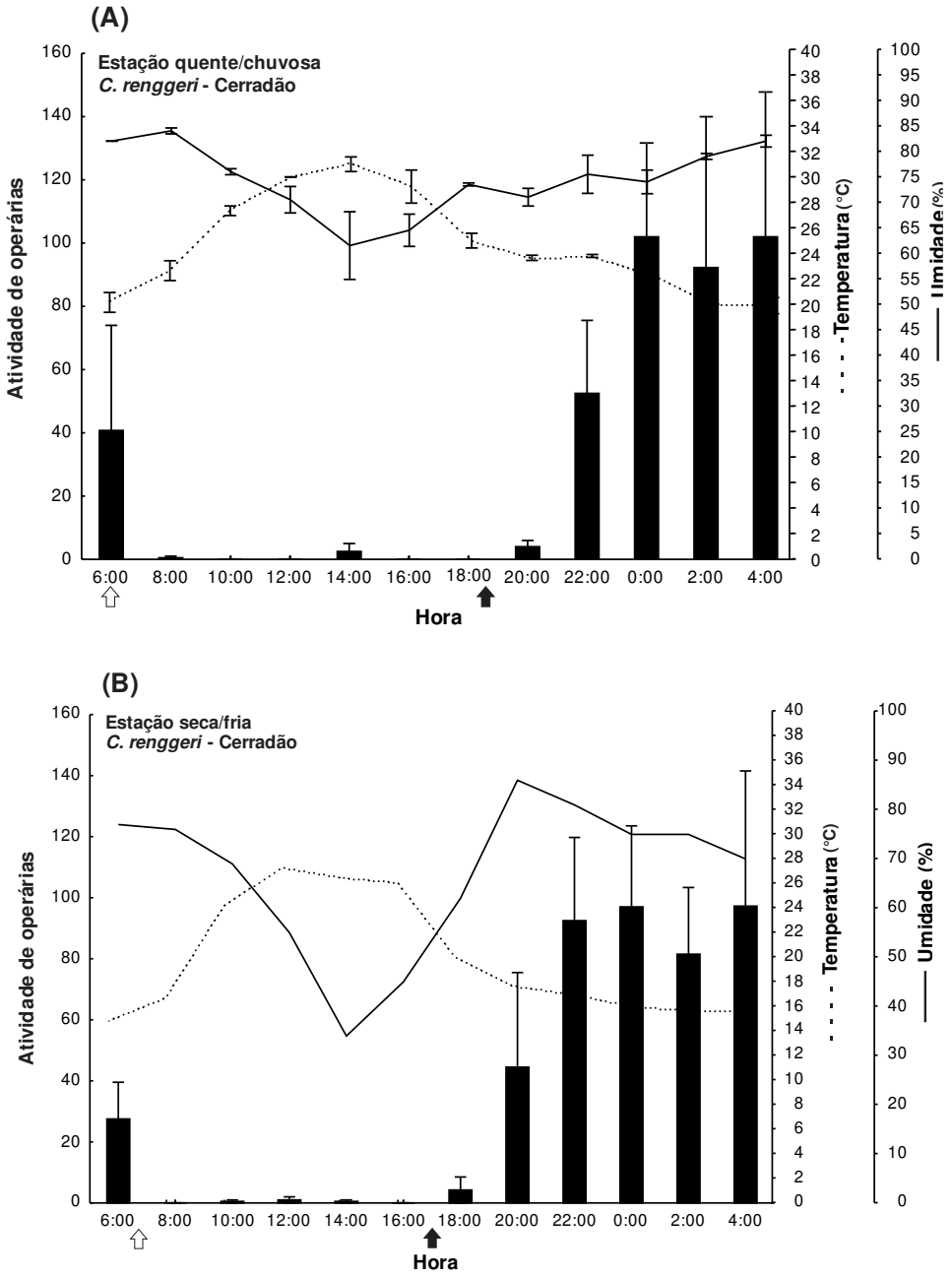


Figura 3. Variação diária e sazonal no padrão de atividade de *Camponotus renggeri* em área de cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu - SP. Foi considerada como atividade a soma de entradas e saídas de operárias. A atividade de quatro colônias foi avaliada uma vez durante estação quente/chuvosa (A) e uma vez durante a estação fria/seca (B). Temperatura e umidade do ar foram registradas simultaneamente com a atividade das formigas. Barras verticais indicam média ± EP. Setas brancas indicam o nascer do sol e pretas o pôr do sol.

Fatores que afetam a atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri*

Para verificar quais variáveis afetam o nível de atividade de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*, consideramos no modelo geral os seguintes fatores: temperatura, umidade, estação do ano e horas do dia.

O melhor modelo estatístico para verificar quais fatores afetam o nível de atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri* inclui a temperatura, a temperatura como função quadrática e as horas do dia. Dessa forma, a temperatura e as horas do dia tiveram efeito significativo no nível de atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri* (Tabelas 1 e 2). Embora, a estação não foi retida no modelo final de *C. rufipes*, é possível observar que há uma leve diferença na atividade dessa espécie entre a estação chuvosa e seca, com atividade maior durante a chuvosa (Figura 4). Para *C. renggeri*, a estação do ano e a umidade não foram retidas no modelo final, não apresentando efeito significativo sobre sua atividade (Tabela 2, Figura 5). Variações da temperatura ao longo do dia em conjunto com as horas do dia explicam a variação no nível de atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri* (Tabelas 1 e 2).

Tabela 1. Resultado do modelo estatístico final (GLM), em que há efeito significativo da temperatura e as horas do dia no nível de atividade de *Camponotus rufipes* em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Efeito	Coeficientes	Erro padrão	t	P
Temperatura	0,209	0,054	3,845	<0,001
Temperatura^2	-0,002	0,001	-2,133	<0,001
H_{cos}	1,914	0,231	8,272	<0,001

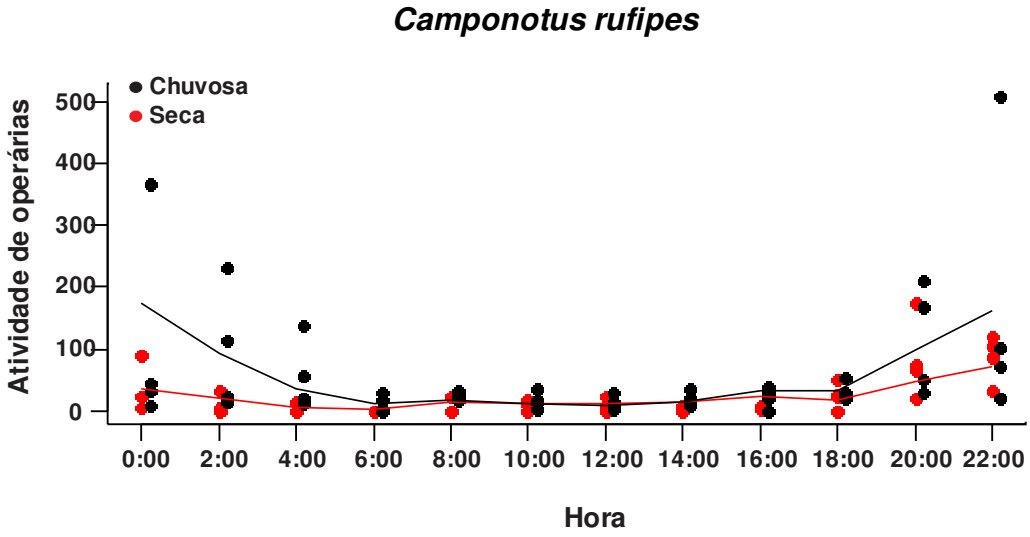


Figura 4. Atividade de operárias de *Camponotus rufipes*, considerando as entradas e saídas como atividade ao longo de 24 horas durante a estação quente/chuvosa e fria/seca no cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Para cada estação foram monitorados quatro ninhos. Os censos foram realizados ao longo de 24 horas a cada 2 horas, em sessões de 30 minutos.

Tabela 2. Resultado do modelo estatístico final (GLM), em que há efeito significativo da temperatura e das horas do dia no nível de atividade de *Camponotus renggeri* em área de cerrado *sensu stricto* e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Efeito	Coeficientes	Erro padrão	t	*P*
Temperatura	0,351	0,094	3,712	<0,001
Temperatura^2	-0,010	0,002	-3,739	<0,001
H_{cos}	1,626	0,207	7,850	<0,001

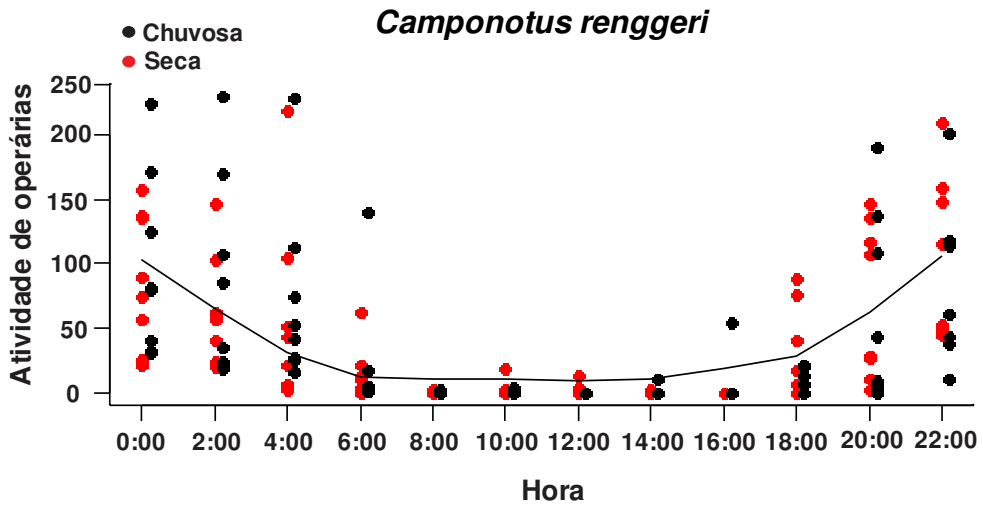


Figura 5. Atividade de operárias de *Camponotus renggeri,* considerando as entradas e saídas como atividade ao longo de 24 horas durante a estação quente/chuvosa e fria/seca no cerrado *sensu stricto* e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Para cada estação foram monitorados quatro ninhos em cada fisionomia. Os censos foram realizados ao longo de 24 horas a cada 2 horas, em sessões de 30 minutos.

Fatores que afetam a atividade de *Camponotus renggeri* em diferentes fisionomias do Cerrado

Para verificar quais variáveis afetam o nível de atividade de *C. renggeri* entre as duas áreas de Cerrado consideramos no modelo geral os fatores: temperatura, horas do dia e as fisionomias do Cerrado.

O modelo final mostra que há uma interação significativa entre a hora do dia e a fisionomia do Cerrado no nível de atividade de *C. renggeri* (Tabela 3). Essa interação entre hora do dia e o ambiente indica que independentemente da temperatura, o nível de atividade de *C. renggeri* varia de forma diferente entre os dois ambientes (cerradão e cerrado *sensu stricto*) ao longo do dia. Embora a atividade de *C. renggeri* seja predominantemente noturna nos dois ambientes, o nível de atividade de *C. renggeri* é

mais intenso na primeira parte da noite no cerrado *sensu stricto* e na segunda parte da noite é mais intenso no cerradão (Figura 6).

Tabela 3. Resultado do modelo estatístico final (GLM), em que há efeito significativo da temperatura, horas do dia e fisionomia no nível de atividade de *C. renggeri* em área de cerrado *sensu stricto* e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Efeito	Coeficientes	Erro padrão	t	*P*
Temperatura	0,234	0,094	2,469	0,014
Temperatura^2	-0,007	0,002	-2,576	0,010
H_{cos}	1,854	0,203	9,114	<0,001
H_{sin}	0,602	0,183	3,277	<0,001
Fisionomia	0,110	0,164	0,671	0,503
H_{sin} : fisionomia	-1,358	0,264	-5,134	<0,001

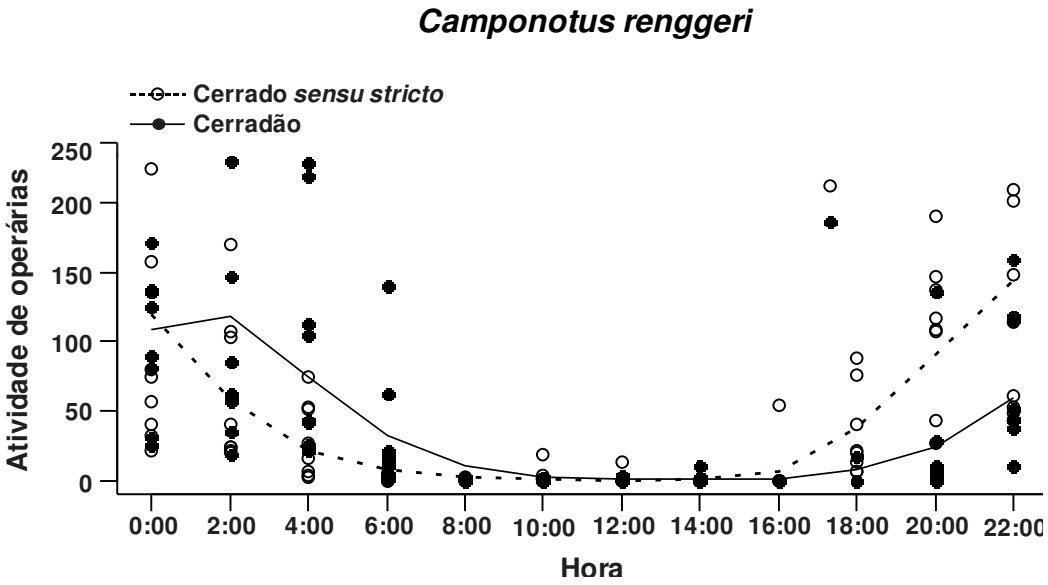


Figura 6. Atividade de operárias de *Camponotus renggeri,* considerando as entradas e saídas como atividade ao longo de 24 horas, em cerrado *sensu stricto* e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Os censos foram realizados ao longo de 24 horas a cada 2 horas, em sessões de 30 minutos.

Níveis de atividade e termopreferência em *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*

Para verificar quais variáveis afetam o nível de atividade e termopreferência de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*, consideramos no modelo geral os fatores: temperatura, umidade, estação do ano e horas do dia.

Nesse modelo foi detectada uma interação significativa entre temperatura e espécie afetando o nível de atividade das formigas. São mediadores significativos também a temperatura, a espécie e a hora do dia (Tabela 4). A diferença entre o nível de atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri* é explicada pela resposta que cada espécie tem em relação à temperatura, sendo que a atividade é semelhante para *C. rufipes* e *C. renggeri* ao longo do dia e durante as primeiras horas da noite, mas na segunda parte da noite a atividade de *C. renggeri* é maior do que a de *C. rufipes* (Figura 7).

Tabela 4. Resultado do modelo estatístico final (GLM), em que há efeito significativo da temperatura, espécie e horas do dia no nível de atividade de *C. rufipes* e *C. renggeri* em área de cerrado *sensu stricto* e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

Efeito	Coeficientes	Erro padrão	t	*P*
Temperatura	0,247	0,048	5,129	<0,001
Temperatura^2	-0,007	0,001	-4,924	<0,001
Espécie	1,396	0,310	-4,493	<0,001
H_{cos}	1,779	0,152	11,689	<0,001
Temperatura : Espécie	0,004	0,0007	5,562	<0,001

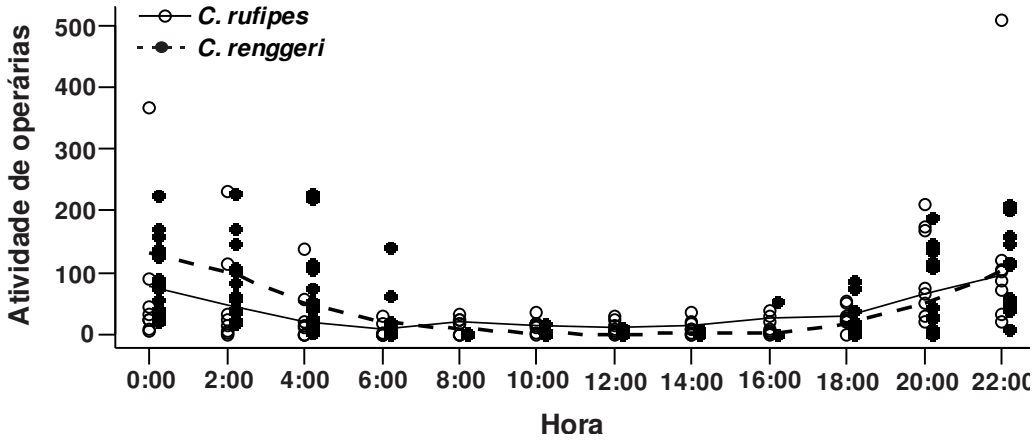


Figura 7. Atividade de operárias de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*, considerando as entradas e saídas como atividade ao longo de 24 horas durante a estação quente/chuvosa e fria/seca no cerrado *sensu stricto* e cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Para cada estação foram monitorados quatro ninhos em cada fisionomia de *C. rufipes* e *C. renggeri*. Os censos foram realizados ao longo de 24 horas a cada 2 horas, em sessões de 30 minutos.

As duas espécies não respondem igualmente às variações de temperatura. Em temperaturas mais baixas (entre 10 e 18°C) a atividade de *C. renggeri* é mais intensa, enquanto que em temperaturas acima dos 18°C, *Camponotus rufipes* é mais ativa (Figura 8). Assim, a termopreferência de *C. rufipes* é mais alta que a de *C. renggeri*.

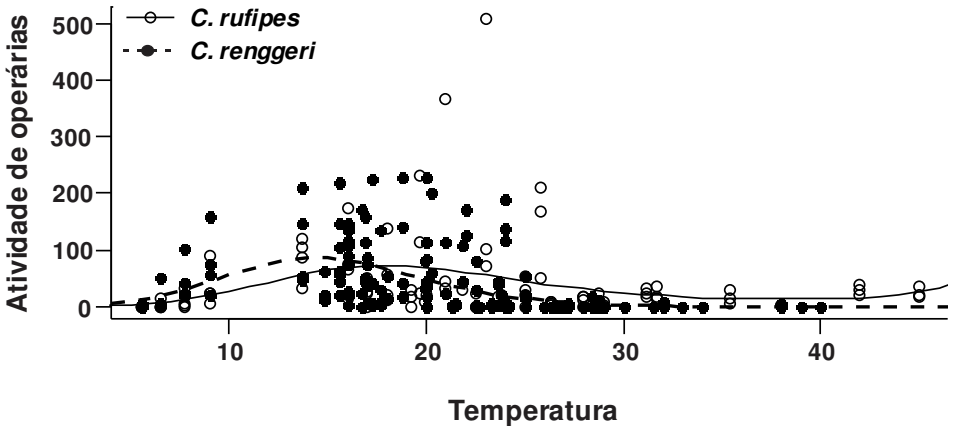


Figura 8. Atividade de operárias de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri,* considerando as entradas e saídas como atividade em relação à temperatura. Ninhos (N = 8 para *C. rufipes*, N = 16 para *C. renggeri*) e temperaturas monitorados na estação quente/chuvosa e fria/seca, em área de cerradão e cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. A termopreferência de *C. rufipes* é próxima aos 20°C e sua atividade mais estendida acima dos 20°C do que a de *C. renggeri*.

Área de vida

As áreas utilizadas por operárias de *C. rufipes* para forragear incluem desde áreas pequenas de 1,2 m^2 (estação fria/seca) até áreas grandes de 12,6 m^2 (estação quente/chuvosa). Operárias de *C. renggeri* também utilizaram diferentes áreas para forragear, sendo a menor área 0,8 m^2 (cerradão, estação fria/seca) e a maior área 8,9 m^2 (cerradão, estação quente/chuvosa) (Apêndices 3, 4, 5, 6, 7 e 8).

Na fisionomia de cerrado *sensu stricto* há diferença entre as áreas de vida de *C. rufipes* e *C. renggeri*, sendo as áreas de *C. rufipes* maiores (Figura 15). Quando analisamos a interação entre estação do ano e espécie, o valor de *P* é marginalmente significativo (*P* = 0,056), sendo assim podemos inferir que o modo que a estação interfere nas áreas de vida de cada espécie é diferente (Figura 9, Tabela 5). Isso se deve ao fato de que *C. rufipes* apresenta áreas de vida significativamente maiores na estação quente/chuvosa (Figura 9, Tabela 5 e 6). Não há diferenças nas áreas de vida de *C.*

renggeri entre as estações do ano ou entre cerradão e cerrado *sensu stricto* (Figuras 9 e 10; Tabelas 5 e 6).

Tabela 5. ANOVA fatorial comparando as áreas de vida de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* nas estações fria/seca e quente/chuvosa em área de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

	GL	SQ	QM	F	*P*
Espécie	1	74,39	74,39	12,91	0,003*
Estação	1	29,98	29,98	5,20	0,041*
Espécie : Estação	1	25,76	25,76	4,47	0,056
Resíduo	12	69,13	5,76		

* Indicam valores de P < 0.05.

Tabela 6. ANOVA fatorial comparando as áreas de vida de *Camponotus renggeri* nas estações fria/seca e quente/chuvosa e em cerrado *sensu stricto* e cerradão, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP.

	GL	SQ	QM	F	*P*
Estação	1	1,16	1,15	0,19	0,67
Fisionomia	1	2,64	2,64	0,43	0,52
Estação : Fisionomia	1	0,46	0,46	0,07	0,78
Resíduo	12	73,11	6,09		

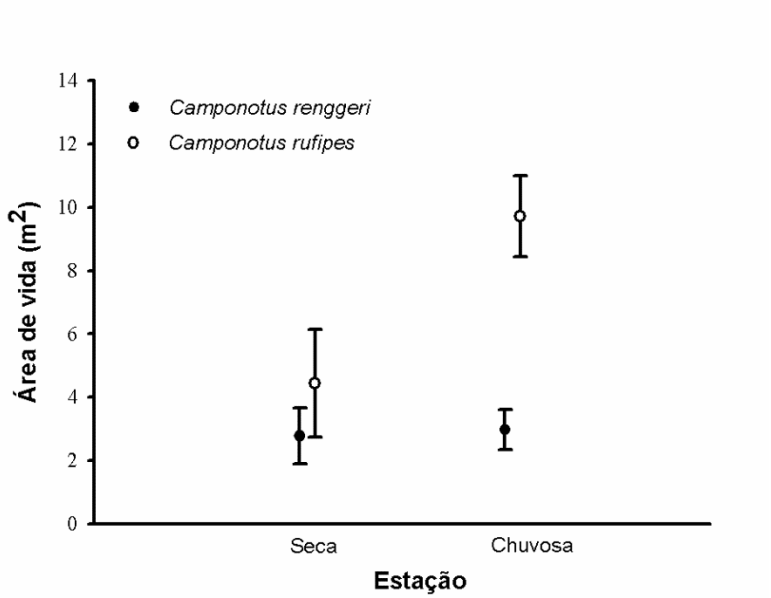


Figura 9. Áreas de vida (em m^2) de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* nas estações fria/seca e quente/chuvosa em área de cerrado *sensu stricto*, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Barras verticais indicam média ± EP.

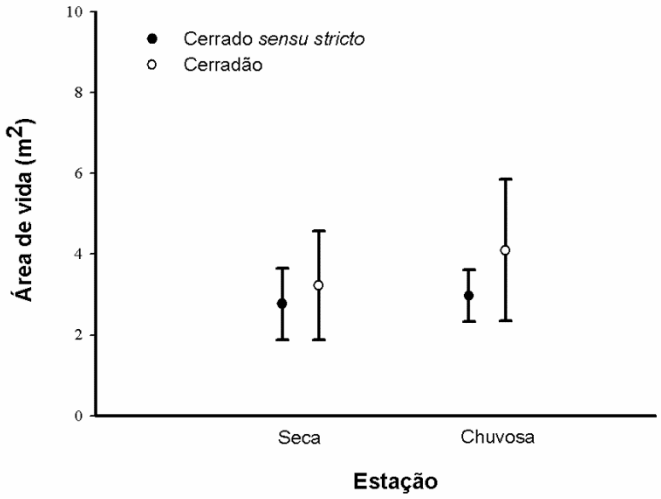


Figura 10. Áreas de vida (em m^2) de *Camponotus renggeri* nas estações fria/seca e quente/chuvosa em área de cerrado *sensu stricto* e cerradão, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Barras verticais indicam média ± EP.

Substrato de forrageamento em *Camponotus rufipes* e *C. renggeri*

As duas espécies utilizam o chão e as plantas como substratos para forrageamento. Entretanto, *C. renggeri* utiliza mais o substrato arbóreo que *C. rufipes*, e podem subir na folhagem a alturas superiores a 2 m. Operárias de *C. renggeri* utilizam o substrato arbóreo tanto para forragear (quando cuidam de hemípteros trofobiontes) quanto para deslocamentos na folhagem, sendo que utilizam quase sempre da mesma rota na vegetação, sugerindo uma fidelidade de rota.

Ao longo das observações de área de vida, *C. rufipes* apresentou maior número de operárias forrageando no chão do que *C. renggeri*, tanto na estação quente/chuvosa quanto na estação fria/seca (Figuras 17). Por outro lado, em ambas as estações *C. renggeri* apresentou um maior número de registros no substrato arbóreo do que *C. rufipes* (Figura 17). Dessa forma, há diferença significativa entre a proporção de forrageadoras registradas no chão e no substrato arbóreo entre *C. rufipes* e *C. renggeri* durante a estação quente/chuvosa ($G = 106,9$; $gl = 1$; $P < 0,0001$) e também durante a estação fria/seca ($G = 218,6$; $gl = 1$; $P < 0,0001$).

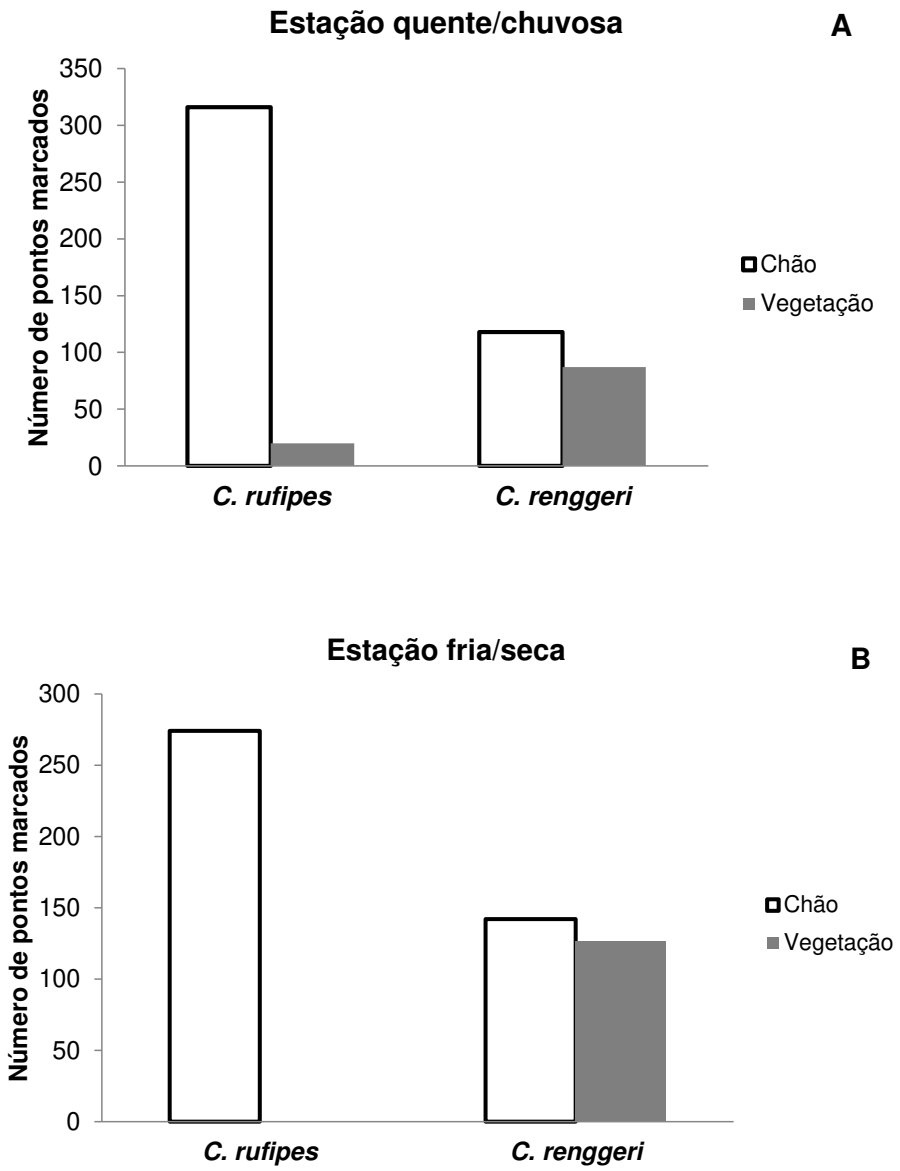


Figura 17. Número de registros de operárias de *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* forrageando no chão e na vegetação, em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. **(A)** Estação quente/chuvosa; **(B)** Estação fria/seca.

As duas espécies estudadas apresentaram operárias visitando plantas ao redor dos ninhos. Das plantas visitadas por *C. rufipes*, a maioria apresentava trofobiontes (cochonilhas e pulgões), mas nenhuma apresentou nectários extraflorais. As plantas visitadas por *C. rufipes* estavam sobre o ninho, ou até 2,80 m de distância deste (Tabela 7). Operárias de *C. renggeri* visitaram um maior número de plantas do que *C. rufipes*, em ambas as fisionomias de Cerrado estudadas. Das plantas visitadas por *C. renggeri*, apenas 8% possuíam nectários extraflorais, enquanto 50% apresentavam trofobiontes tais como cochonilhas e pulgões (Tabela 8).

Tabela 7. Relação dos ninhos de *Camponotus rufipes* em cerrado *sensu stricto* que apresentaram operárias forrageando em substrato arbustivo, as espécies visitadas, presença de recurso alimentar e a distância de cada planta visitada com relação ao ninho, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu - SP.

Ninho	Espécie	Família	Nectário extrafloral	Trofobiontes	Distância do ninho (m)
8	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**	em cima do ninho
8	*	Poaceae	ausente	**presente**	1,25
8	*Leandra aurea*	Melastomataceae	ausente	**presente**	2,60
8	*Xylopia aromatica*	Annonaceae	ausente	ausente	2,70
21	*	Poaceae	ausente	**presente**	0,80
21	*Trembleya parviflora*	Melastomataceae	ausente	**presente**	0,40
28	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**	1,80
28	*Miconia albicans*	Melastomataceae	ausente	**presente**	2,80
28	*Leandra lacunosa*	Melastomataceae	ausente	**presente**	2,80

Tabela 8. Relação dos ninhos de *Camponotus renggeri* em cerrado *sensu stricto* e cerradão que apresentaram operárias forrageando em substrato arbustivo, as espécies visitadas, presença de recurso alimentar e a distância de cada planta visitada com relação ao ninho, na Reserva Biológica de Mogi Guaçu - SP.

Ninho	Área	Espécie	Família	Nectário extrafloral	Trofobiontes	Distância do ninho (m)
22	*sensu stricto*	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**	0,60
22	*sensu stricto*	*Xylopia aromatica*	Annonaceae	ausente	ausente	0,70
22	*sensu stricto*	*Xylopia aromatica*	Annonaceae	ausente	ausente	1,20
32	*sensu stricto*	*Tapirira guianensis*	Anacardiaceae	ausente	ausente	0,30
32	*sensu stricto*	*Sticherus bifidus*	Gleicheniaceae	ausente	ausente	1,00
33	*sensu stricto*	*Leandra lacunosa*	Melastomataceae	ausente	**presente**	1,50
33	*sensu stricto*	*Ocotea minarum*	Lauraceae	ausente	ausente	1,20
33	*sensu stricto*	*Erythroxylum cuneifolum*	Erythroxylaceae	ausente	ausente	0,90
33	*sensu stricto*	*Byrsonima coccolobifolia*	Malpighiaceae	**presente**	ausente	2,25
34	*sensu stricto*	*Lippia* sp.1	Verbenaceae	ausente	ausente	0,35
38	*sensu stricto*	*Macairea* sp.1	Melastomataceae	ausente	**presente**	0,40
38	*sensu stricto*	*Xylopia aromatica*	Annonaceae	ausente	ausente	1,20
38	*sensu stricto*	*Xylopia aromatica*	Annonaceae	ausente	ausente	1,80
28	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	em cima do ninho
28	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	0,50
28	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	0,65
28	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	0,65
28	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	0,65
28	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	0,30
28	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	1,65
28	cerradão	*Miconia albicans*	Melastomataceae	ausente	**presente**	1,20
36	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	em cima do ninho
37	cerradão	*Anadenanthera falcata*	Fabaceae	**presente**	ausente	0,45
37	cerradão	*Siparuna guianensis*	Siparunaceae	ausente	**presente**	0,50
37	cerradão	*Tapirira guianensis*	Anacardiaceae	ausente	ausente	0,60
45	cerradão	*Syagrus petraea*	Arecaceae	ausente	ausente	0,50

DISCUSSÃO

Contrastando-se ninhos de *Camponotus renggeri* estudados em cerrado *sensu stricto* e cerradão, na segunda parte da noite a atividade permaneceu mais intensa no cerradão, provavelmente pelo fato de a cobertura arbórea deste ambiente reter mais calor ao longo da madrugada, possibilitando que a atividade se estendesse durante toda a noite.

Nesse estudo, *C. rufipes* e *C. renggeri* apresentaram-se essencialmente noturnas, com baixa atividade ao longo do dia. Já foi visto que no Cerrado operárias de *C. rufipes* podem estender suas atividades ao longo de todo o dia quando estão atendendo agregações de hemípteros trofobiontes, o que não foi visto para *C. renggeri* (Oliveira *et al.* 1995; Del-Claro e Oliveira 1999). Entretanto, também foi visto que as duas espécies estão mais ativas a temperaturas mais amenas (entre 18 e 20 °C), o que também pode explicar sua atividade durante a noite, uma vez que no Cerrado as temperaturas ao longo do dia são elevadas. Esse padrão de atividade noturno é mais frequentemente visto em formigas que habitam lugares quentes, como *C. gigas* em florestas tropicais de Bornéu (Pfeiffer e Linsenmair 2000, Orr e Charles 2007), *Dinoponera gigantea* na Amazônia (Fourcassié e Oliveira 2002) e *Odontomachus chelifer* e *O. hastatus* em Mata Atlântica em área de restinga (Bottcher 2010, Camargo e Oliveira 2012). Outras espécies de *Camponotus* alternam suas atividades entre a noite e o dia, dependendo da época do ano. Por exemplo, *C. cruentatus* é tipicamente noturna na primavera e outono, estendendo suas atividades durante todo o dia no verão e, ficam inativas no inverno sob temperaturas muito baixas (Alsina *et al.* 1988).

As duas espécies estudadas não se mostraram muito ativas em temperaturas maiores que 30°C e menores que 10°C. Porém, a termopreferência para *C. rufipes* foi maior, sendo mais ativa acima dos 18°C. Muitas espécies próximas filogeneticamente e

que são potenciais competidoras podem apresentar diferentes tolerâncias à temperatura e umidade e, consequentemente, apresentar padrões de atividades diferentes. Assim, as espécies podem evitar competição direta por recursos através da diferença em suas atividades diárias (Hölldobler e Wilson 1990). Klotz (1984) verificou no Kansas que *Camponotus pennsylvanicus* e *Formica subsericea* utilizam *honeydew* do mesmo afídeo, mas de uma forma segregada. *Camponotus pennsylvanicus* forrageia principalmente em temperaturas baixas e a noite, e *F. subsericea* em temperaturas mais altas e durante o dia. O mesmo foi observado para *C. socius* e *C. floridanus* na Flórida central, em que as duas espécies coexistem e utilizam a mesma fonte de *honeydew*, porém *C. socius* é diurna e *C. floridanus* noturna (Hölldobler e Wilson 1990). Também foi observado para *Camponotus planatus* e *C. abdominalis*, visitantes de *Opuntia stricta* (Cactaceae) em dunas costeiras de Veracruz (México), alternância do período de forrageamento nos nectários extraflorais desta planta. *Camponotus planatus* alimenta-se durante o dia e *C. abdominalis* durante a noite (Oliveira *et al*. 1999).

Esta alternância de períodos para forrageamento em formigas é especialmente relevante para recursos renováveis, como exsudatos de plantas e insetos, uma vez que a competição é grande por esses recursos (Rico-Gray e Oliveira 2007). No Cerrado, algumas espécies de *Camponotus* que se alimentam de exsudatos de plantas e insetos podem apresentar padrão de atividade diurno, independente das temperaturas elevadas deste ambiente (Del-Claro e Oliveira 1999). *Camponotus sericeiventris*, por exemplo, tem pico de atividade durante o dia, com declínio a partir das 18 horas (Yamamoto e Del-Claro 2008); *Camponotus crassus* e *Camponotus blandus* estão ativas durante todo o dia, mas param de forragear durante a noite (Morais e Benson 1988). Esses padrões podem ser mediados pela competição, sendo a temperatura menos relevante.

Em ambientes de florestas tropicais os recursos podem variar no espaço e no tempo (Levings 1983), sendo que o patrulhamento de áreas adjacentes ao ninho pode

resultar em maior eficiência no forrageamento (Stephens e Krebs 1986). Na maioria dos casos, áreas de vida de animais mudam ao longo do tempo e podem ser influenciadas pelas estações do ano, temperatura, umidade, disponibilidade de recursos e competição (Wittenberger 1981, McGlynn *et al.* 2003).

Nossos resultados mostram que colônias de *Camponotus rufipes* apresentaram áreas de vida maiores durante a estação quente e chuvosa. Para *C. renggeri*, entretanto, não houve diferença sazonal nas áreas de vida das colônias monitoradas. Assim, é possível que a sazonalidade afete a ecologia e comportamento de *C. rufipes* e *C. renggeri* de forma diferente, tanto no padrão de atividade diário como também na área de vida utilizada pelas colônias ao longo do ano. Em *C. rufipes*, a estação do ano teve um leve efeito sobre o padrão de atividade diário e no tamanho da área de vida. Enquanto isto, para *C. renggeri*, não foi observado efeito da estação do ano sobre a atividade, tampouco sobre o tamanho da área de vida. Desse modo, a estação do ano associada à temperatura são fatores que também influenciam as áreas de vida e a atividade de *C. rufipes*. Outros grupos de formigas também apresentaram áreas de vida influenciadas pela estação do ano. Medeiros e Oliveira (2009) e Bottcher (2010), por exemplo, mostraram que *Pachycondyla striata* possui áreas de vida maiores na estação quente e chuvosa. Do mesmo modo, Cogni e Oliveira (2004) viram que *Gnamptogenys moelleri* utiliza áreas maiores para caça durante o verão, além do número de forrageiras e a distância percorrida também aumentarem nessa estação. Já Belchior *et al*. (2012) viram em área de Cerrado de Minas Gerais que a formigas *Pogonomyrmex naegelii* possui áreas de vida maiores na estação fria/seca.

De acordo com Breed *et al*. (1990), o tamanho da área de vida está em formigas relacionado com o número de indivíduos numa colônia e consequentemente com o número de operárias disponíveis para a procura de alimento. Além disso, a presença de imaturos dentro da colônia na estação chuvosa contribui para um maior esforço de

forrageamento por parte das operárias (Medeiros e Oliveira 2009). Em vegetação de Cerrado a disponibilidade de recursos alimentares para formigas aumenta na estação quente/chuvosa, havendo maior número de trofobiontes nas plantas (Lopes 1995), de nectários extraflorais ativos (Silva e Oliveira 2010) e de artrópodes (Marques e Del-Claro 2010).

Estudos sobre áreas de vida para o gênero *Camponotus* são ainda escassos. Foi observado para *C. gigas* que a área utilizada para forrageamento é de aproximadamente 8000 m^2 em uma floresta primária em Bornéu (Pfeiffer e Linsenmair 2000). Essa área muito grande, entretanto deve-se ao fato dessa espécie ser polidômica, e dos autores terem somado as áreas de vida utilizadas de cada ninho de uma mesma colônia. Já Yamamoto e Del-Claro (2008) registraram para *C. sericeiventris* uma distância máxima percorrida a partir do ninho de 7,5 m e observaram que essas formigas visitaram plantas que estavam num raio de 10 m ao redor do ninho.

Ambas as espécies estudadas são visitantes frequentes de plantas no Cerrado, porém nesse estudo foi visto que *C. renggeri* visita mais o substrato arbustivo que *C. rufipes.* Em contrapartida, no capítulo anterior foi visto que *C. rufipes* comumente associa seus ninhos a plantas do Cerrado. Dessa forma, ambas parecem ser dependentes do substrato arbustivo e dos recursos ali presentes. De fato, espécies de *Camponotus* forrageiam no solo ou na vegetação, e muitas apresentam relações mutualísticas com trofobiontes e/ou são visitantes de nectários extraflorais, como é o caso de *C. rufipes* e *C. renggeri* (Oliveira e Leitão-Filho1987, Oliveira e Brandão 1991, Oliveira 1997, Del-Claro e Oliveira 2000). Além disso, *C. rufipes* e *C. renggeri* podem interagir com frutos caídos de *Erythroxylum pelleterianum* no chão do Cerrado, alimentando-se dos líquidos provenientes destes frutos (Christianini *et al*. 2007, Christianini e Oliveira 2012).

O fato de *C. rufipes* ser mais abundante no chão do Cerrado que *C. renggeri*, pode ser devido ao ambiente que ocupa. No caso, o cerrado *sensu stricto* apresenta maiores

variações com relação à temperatura e umidade entre as estações do ano em comparação ao cerradão, e assim os recursos líquidos podem ser mais sazonais neste ambiente, obrigando esta espécie a forragear no solo quando estes forem escassos. *Camponotus sericeiventris* e *C. senex* forrageiam principalmente em suas plantas hospedeiras, mas são também vistas em menor frequência caçando no solo (Yamamoto e Del-Claro 2008; Santos *et al.* 2005). Pfeiffer e Linsenmair (2000) também observaram que *C. gigas* utiliza tanto do estrato arbóreo quanto o solo para forragear, uma vez que essa formiga utiliza de nectários extraflorais e associações com trofobiontes para se alimentar; além de complementar a dieta com caça de outros invertebrados e suprir as necessidades de nitrogênio através dos excrementos de aves e outros artrópodes.

Em conclusão, esse capítulo mostra a importância do registro de comportamentos diários, como área utilizada para forrageamento e ritmo de atividade, para melhor compreensão da ecologia de *C. rufipes* e *C. renggeri*. O padrão de atividade para ambas as espécies é essencialmente noturno. Os fatores principais que influenciaram essas duas espécies foram temperatura e os horários do dia, sugerindo que *C. rufipes* e *C. renggeri* apresentam um componente forte de seus ciclos circadianos e fisiologia (e.g. tolerâncias à temperatura) regendo suas atividades. As áreas de vida de *C. rufipes* apresentaram leve influencia da estação do ano e são maiores que as áreas de *C. renggeri*. Além disso, embora as duas espécies utilizem o substrato arbóreo para forragear, *C. renggeri* foi observada com maior frequência sobre as plantas do que *C. rufipes*. Entretanto, os resultados demonstraram que cada espécie responde de forma diferente aos fatores exógenos, como temperatura e estações do ano, tanto no nível de atividade quanto na área utilizada para forrageamento. Entretanto, estudos adicionais relacionando fenologia de colônias, a disponibilidade de alimento e uso do espaço de

forrageamento são necessários para uma melhor compreensão dos aspectos sazonais na ecologia dessas formigas no Cerrado

Diante das respostas contrastantes que cada espécie apresentou às variações do ambiente, esse capítulo nos mostra que diferenças com relação à atividade diária e ao uso do espaço para forrageamento são características importantes para delimitar os limites taxonômicos entre as duas espécies. As características com relação à ecologia de nidificação (primeiro capítulo) em conjunto com os diferentes padrões de *C. rufipes* e *C. renggeri* no que se refere à atividade diária e à área de vida utilizada, além das diferenças morfológicas, nos permite inferir que *C. rufipes* e *C. renggeri* são espécies distintas.

REFERÊNCIAS

Alsina A.; Cerdá X.; Retana J.; Bosch J. 1988. Foraging ecology of the aphid-tending ant *Camponotus cruentatus* (Hymenoptera, Formicidae) in a savanna-like grassland. **Miscellania Zoologica** 12:195-204.

Anderson D. J. 1982. The home range: A new nonparametric estimation technique. **Ecology** 63: 103-112.

Bottcher C. 2010. **O consumo de sementes e frutos carnosos por formigas em Mata Atlântica: história natural, ecologia e variação espacial de uma interação proeminente**. Campinas: Instituto de Biologia; Universidade Estadual de Campinas. 118 p. Tese de Doutorado em Ecologia.

Breed M.; Abel P.; Bleuze T. J.; Denton S.E. 1990. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. **Oecologia** 87: 117-121.

Burt W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. **Journal of Mammalogy** 24: 346-352.

Camargo R. X.; Oliveira P. S. 2012. Natural history of the Neotropical arboreal ant, *Odontomachus hastatus*: Nest sites, foraging schedule, and diet. **Journal of Insect Science** 12: 1-9.

Carroll C. R.; Janzen D. H. 1973. Ecology of foraging by ants. **Annual Review of Ecology and Systematics** 4: 231-257.

Cogni R.; Oliveira P. S. 2004. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux** 51: 123-130.

Crawley M. J. 2002. **The R book**. John Wiley & Sons, England.

Christianini A. V.; Mayhé-Nunes A. J.; Oliveira P. S. 2007. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. **Journal of Tropical Ecology** 23: 343-351.

Christianini A. V.; Oliveira P. S. 2012. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions** 1-9.

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

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

Fourcassié V.; Oliveira P. S. 2002. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History** 36: 2211-2227.

Heinrich B. 1993. **The hot-blooded insects: Strategies and mechanisms of thermoregulation.** Harvard University Press, Cambridge.

Hölldobler B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation, and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 1: 3-44.

Hölldobler B.; Wilson E. O. 1990. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge.

Klotz J. H. 1984. Diel differences in foraging in two ant species (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 57: 111-118.

Levings S. C. 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: Some causes of patchy species distributions. **Ecological Monographs** 53: 435-455.

Levings S. C.; Franks N. R. 1982. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. **Ecology** 63: 338-344.

Lopes B. C. 1995. Treehoppers (Homoptera: Membracidae) in southeastern Brazil: use of host plants. **Revista Brasileira de Zoologia** 12: 595-608.

McCluskey E. S.; Soong S. M. A. 1979. Rhythm variables as taxonomic characters in ants. **Psyche** 86: 91-102.

McGlynn T. P.; Shotell M. D.; Kelly M. S. 2003. Responding to a variable environment: home range, foraging behavior, and nest relocation in the Costa Rican Rainforest ant *Aphaenogaster araneoides*. **Journal of Insect Behavior** 16: 687-701.

Medeiros F. N. S.; Oliveira P.S. 2009. Season-dependent foraging patterns: case study of a Neotropical forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata*; Ponerinae). **In: Food exploitation by social insects: ecological behavioral, and theoretical approaches.** Jarau S.; Hrncir M. (editors). Taylor & Francis Group, p.81-95.

Morais H. C.; Benson W. W. 1988 . Recolonização de vegetação de Cerrado após queimada por formigas arborícolas. **Revista Brasileira de Biologia**, 48: 459-466.

Oliveira P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Functional Ecology** 11: 323-330.

Oliveira P. S.; Brandão C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian Cerrados. **In: Ant-Plant Interactions.** Cutler, D.F.; Huxley, C.R. (editors). Oxford University Press, Oxford, pp. 198-212.

Oliveira P. S.; Klitzke C.; Vieira E. 1995. The ant fauna associated with the extrafloral nectaries of *Ouratea hexasperma* (Ochnaceae) in an area of Cerrado vegetation in central Brazil. **Entomologist's Monthly Magazine** 131: 77-82.

Oliveira P. S.; 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.

Oliveira P. S.; Rico-Gray V.; Díaz-Castelazo C.; Castillo-Guevara C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). **Functional Ecology** 13: 623-631.

Orr A.G.; Charles J.K. 2007. Foraging in the giant forest ant, *Camponotus gigas* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae): evidence for temporal and spatial specialization in foraging activity. **Journal of Natural History** 28: 861-872.

Oudenhove L.; Billoir E.; Boulay R.; Bernstein C.; Cerdá X. 2011. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. **Naturwissenschaften** 98: 1009-1017.

Pfeiffer M.; Lisenmair K.E. 2000. Contributions to the life history of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux** 47: 123-132.

Rico-Gray V.; Oliveira P. S. 2007. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions.** The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Santos J. C.; Yamamoto M.; Oliveira F. R.; Del-Claro K. 2005. Behavioral repertory of the weaver ant *Camponotus* (Myrmobrachys) *senex* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** 45: 1-11.

Silva D. P.; Oliveira P. S. 2010. Field biology of *Edessa rufomarginata* (Hemiptera: Pentatomidae): Phenology, behavior, and patterns of host plant use. **Environmental Entomology** 39: 1903-1910.

Stephens D. W.; Krebs J. R. 1986. **Foraging Theory.** Princeton University Press, Princeton.

Traniello J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. **Annual Review of Entomology** 34: 191-210.

Wittenberger J. F. 1981. **Animal Social Behaviour**. Dexbury Press, Boston.

Yamamoto M.; Del-Claro K. 2008. Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Campotonini) in the Brazilian tropical savanna. **Acta Ethologica** 11: 55-65.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

De modo geral, *Camponotus rufipes* e *C. renggeri* apresentaram diferenças com relação à nidificação, padrão de atividade e áreas de vida utilizadas. Embora essas duas espécies sejam próximas taxonomicamente ficou evidente que existem diferenças ecológicas e comportamentais entre elas.

No capítulo 1 foi demonstrado que essas espécies apresentaram ocorrências diferentes em relação às fisionomias do Cerrado (cerrado *sensu stricto* e cerradão), em que *C. rufipes* ocorre somente em cerrado *sensu stricto* e *C. renggeri* é predominante no cerradão. Da mesma forma, detectamos diferenças claras aos tipos de ninhos utilizados por cada espécie e a permanência destes ao longo do tempo e a demografia das colônias. Além disso, os ninhos de cada espécie tiveram distribuições diferentes, sendo *C. rufipes* uma distribuição agregada e *C. renggeri* aleatória. Os dados ecológicos e comportamentais deste capítulo evidenciaram diferenças notáveis entre essas duas espécies, o que contribui para a delimitação taxonômica de *C. rufipes* e *C. renggeri*.

No capítulo 2 mostramos que existem diferenças entre as duas espécies com relação ao padrão de atividade e as áreas de vida utilizadas. Fatores ambientais como a temperatura e as fisionomias da vegetação aparentemente são relevantes para os padrões da atividade diária das colônias e áreas de forrageamento utilizadas. Entretanto, a sazonalidade parece afetar mais a ecologia e comportamento de C*. rufipes*. Ambas as espécies visitam o substrato arbóreo, porém *C. renggeri* visitou mais o substrato arbóreo que *C. rufipes* em ambas as estações do ano. Dessa forma, o padrão de atividade e áreas utilizadas para forrageamento parecem estar correlacionados. Esses dados permitem uma melhor compreensão das diferenças ecológicas entre *C. rufipes* e *C. renggeri*, ajudando na delimitação taxonômica entre elas.

As diferenças ecológicas e comportamentais aqui destacadas entre *C. rufipes* e *C. renggeri*, somadas às diferenças morfológicas (coloração das pernas e brilho do tegumento), nos mostra que *C. rufipes* e *C. renggeri* se tratem de fato de espécies distintas. De acordo com Ernst Mayr, o modo como cada população explora os recursos disponíveis no ambiente é importante na delimitação de uma espécie, uma vez que espécies distintas formam unidades ecológicas distintas. Assim, esse estudo mostra que *C. rufipes* e *C. renggeri* caracterizam duas espécies, pois formam unidades ecológicas distintas e utilizam recursos de forma diferente. Além disso, estudos complementares considerando as variações genéticas entre essas espécies também são necessários para interligar os três aspectos na diferenciação de espécies: características morfológicas, ecológicas e genéticas.

APÊNDICES

Apêndice 1. Ninhos utilizados de *Camponotus rufipes* para cálculo do índice de distribuição dos ninhos em área de Cerrado *sensu stricto* (Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP) para os períodos de dezembro de 2011, abril de 2012 e agosto de 2012.

Ninho	Período
N1	Dezembro de 2011
N2	Dezembro de 2011
N3	Dezembro de 2011
N4	Dezembro de 2011
N5	Dezembro de 2011
N6	Dezembro de 2011
N7	Dezembro de 2011
N8	Dezembro de 2011
N9	Dezembro de 2011
N10	Dezembro de 2011
N11	Dezembro de 2011
N12	Dezembro de 2011
N13	Dezembro de 2011
N14	Dezembro de 2011
N15	Dezembro de 2011
N16	Dezembro de 2011
N17	Dezembro de 2011
N18	Dezembro de 2011
N19	Dezembro de 2011
N20	Dezembro de 2011
N21	Dezembro de 2011
N22	Dezembro de 2011
N23	Dezembro de 2011
N24	Dezembro de 2011
N25	Dezembro de 2011

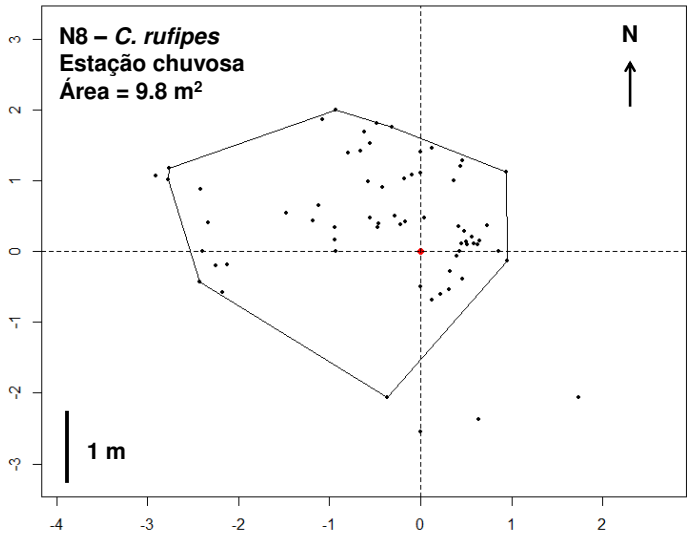
Ninho	Período
N27	Dezembro de 2011
N28	Dezembro de 2011
N29	Dezembro de 2011
N30	Dezembro de 2011
N31	Dezembro de 2011
N3	Abril de 2012
N4	Abril de 2012
N6	Abril de 2012
N7	Abril de 2012
N8	Abril de 2012
N12	Abril de 2012
N13	Abril de 2012
N15	Abril de 2012
N17	Abril de 2012
N18	Abril de 2012
N19	Abril de 2012
N20	Abril de 2012
N21	Abril de 2012
N22	Abril de 2012
N23	Abril de 2012
N24	Abril de 2012
N25	Abril de 2012
N27	Abril de 2012
N28	Abril de 2012
N29	Abril de 2012

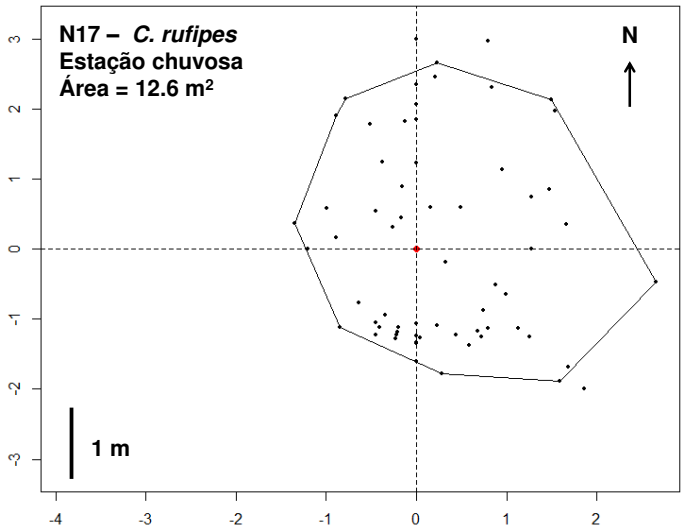
Ninho	Período
N30	Abril de 2012
N31	Abril de 2012
N32	Abril de 2012
N3	Agosto de 2012
N7	Agosto de 2012
N8	Agosto de 2012
N12	Agosto de 2012
N15	Agosto de 2012
N18	Agosto de 2012
N19	Agosto de 2012
N25	Agosto de 2012
N27	Agosto de 2012
N28	Agosto de 2012
N29	Agosto de 2012
N30	Agosto de 2012
N31	Agosto de 2012
N32	Agosto de 2012
N33	Agosto de 2012
N34	Agosto de 2012
N35	Agosto de 2012
N36	Agosto de 2012
N37	Agosto de 2012
N38	Agosto de 2012
N39	Agosto de 2012
N40	Agosto de 2012

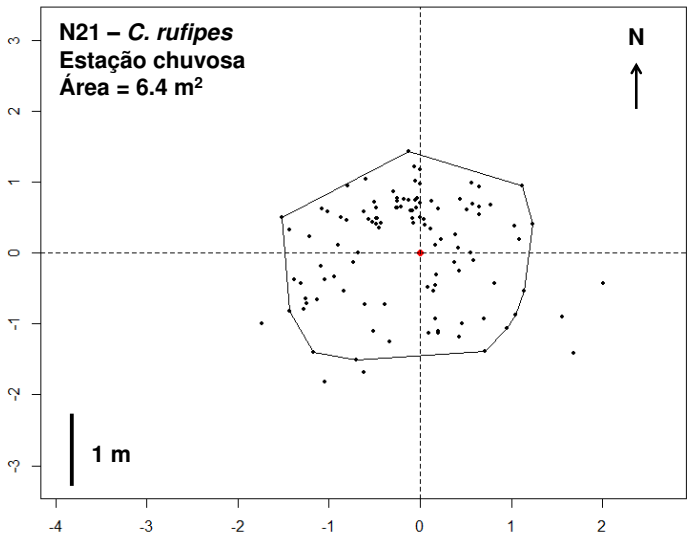
Apêndice 2. Ninhos utilizados de *Camponotus renggeri* para cálculo do índice de distribuição dos ninhos em área de cerradão (Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP) para os períodos de dezembro de 2011, abril de 2012 e agosto de 2012.

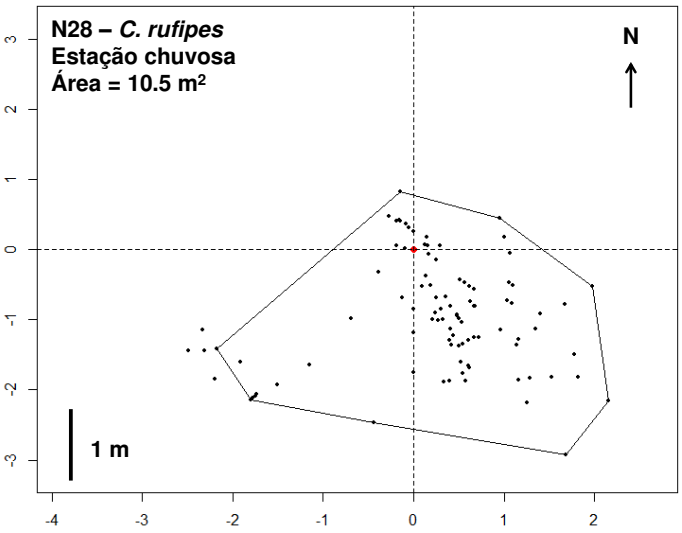
Ninho	Período
N1	Dezembro de 2011
N2	Dezembro de 2011
N3	Dezembro de 2011
N4	Dezembro de 2011
N5	Dezembro de 2011
N6	Dezembro de 2011
N7	Dezembro de 2011
N8	Dezembro de 2011
N9	Dezembro de 2011
N10	Dezembro de 2011
N11	Dezembro de 2011
N12	Dezembro de 2011
N13	Dezembro de 2011
N14	Dezembro de 2011
N15	Dezembro de 2011
N16	Dezembro de 2011
N17	Dezembro de 2011
N18	Dezembro de 2011
N19	Dezembro de 2011
N20	Dezembro de 2011
N21	Dezembro de 2011
N24	Dezembro de 2011
N25	Dezembro de 2011
N26	Dezembro de 2011
N27	Dezembro de 2011
N28	Dezembro de 2011
N29	Dezembro de 2011
N30	Dezembro de 2011
N3	Abril de 2012
N7	Abril de 2012
N17	Abril de 2012
N20	Abril de 2012
N24	Abril de 2012
N26	Abril de 2012
N27	Abril de 2012
N28	Abril de 2012
N29	Abril de 2012
N30	Abril de 2012
N36	Abril de 2012
N37	Abril de 2012
N39	Abril de 2012
N45	Abril de 2012
N17	Agosto de 2012
N20	Agosto de 2012
N28	Agosto de 2012
N30	Agosto de 2012
N36	Agosto de 2012
N39	Agosto de 2012
N40	Agosto de 2012
N42	Agosto de 2012
N43	Agosto de 2012
N44	Agosto de 2012

Apêndice 3. Área de vida de quatro colônias de *Camponotus rufipes* durante a estação quente/chuvosa em área de Cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Um ponto vermelho indica o ninho. A direção Norte encontra-se indicada em todas as figuras.

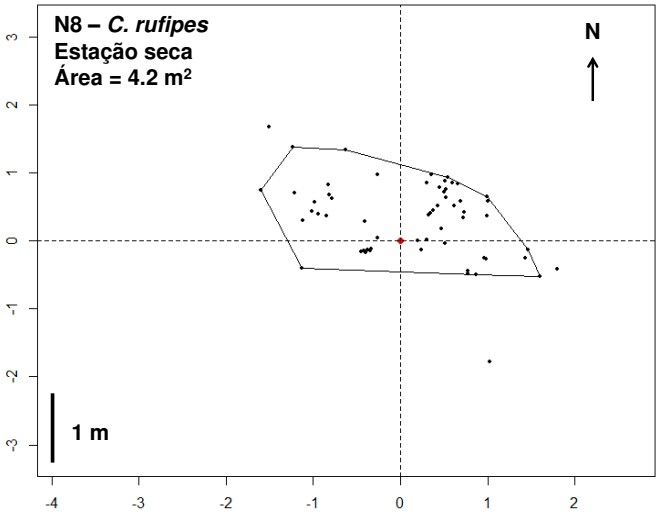


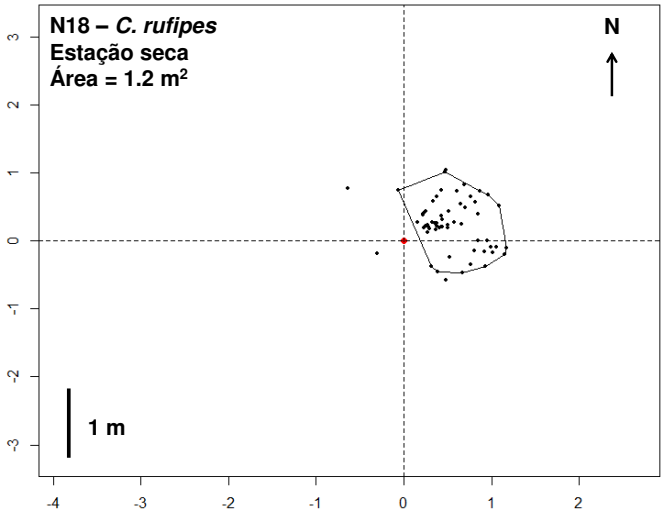


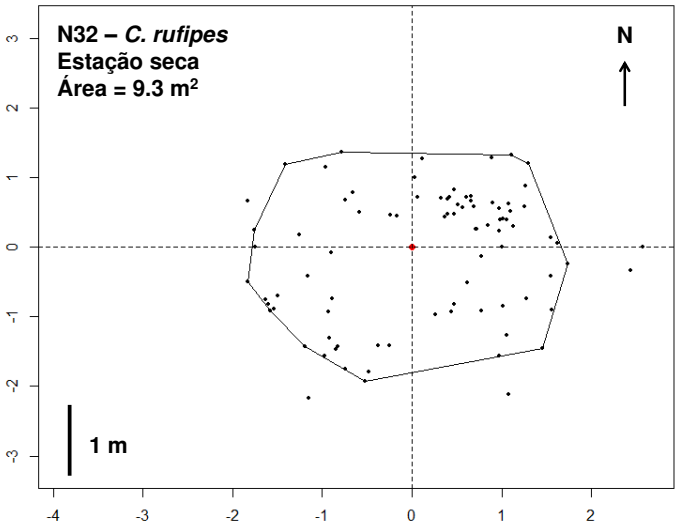


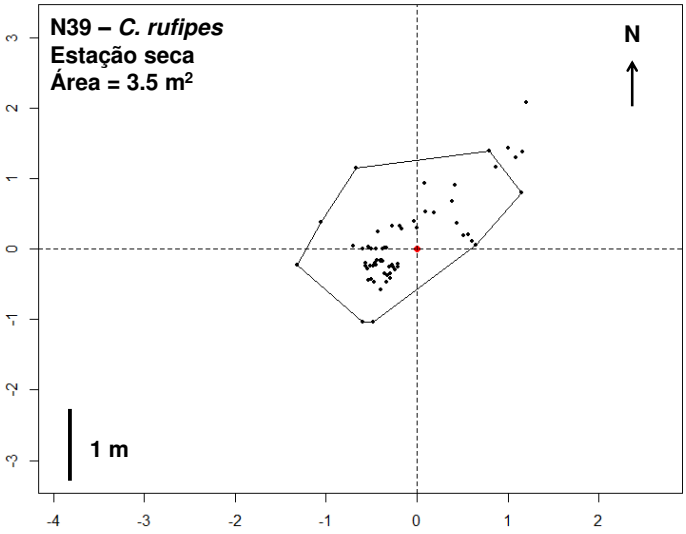


Apêndice 4. Área de vida de quatro colônias de *C. rufipes* durante a estação fria/seca em área de Cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Um ponto vermelho indica o ninho. A direção Norte encontra-se indicada em todas as figuras.

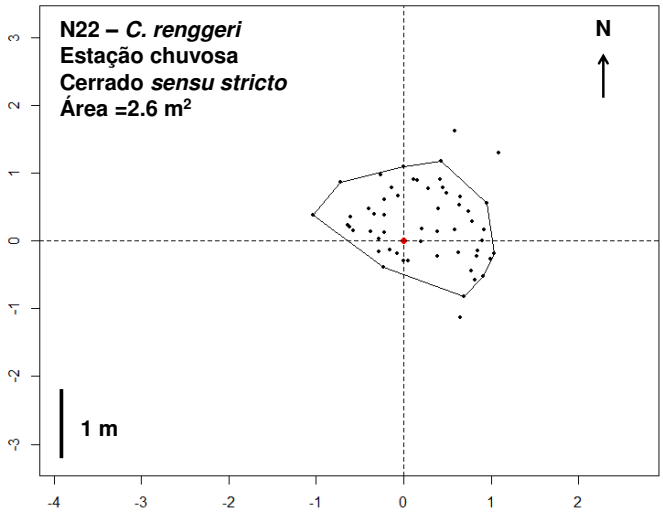


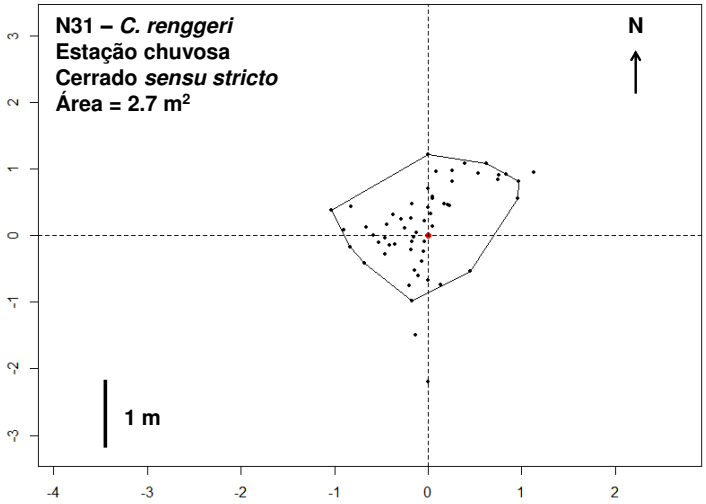


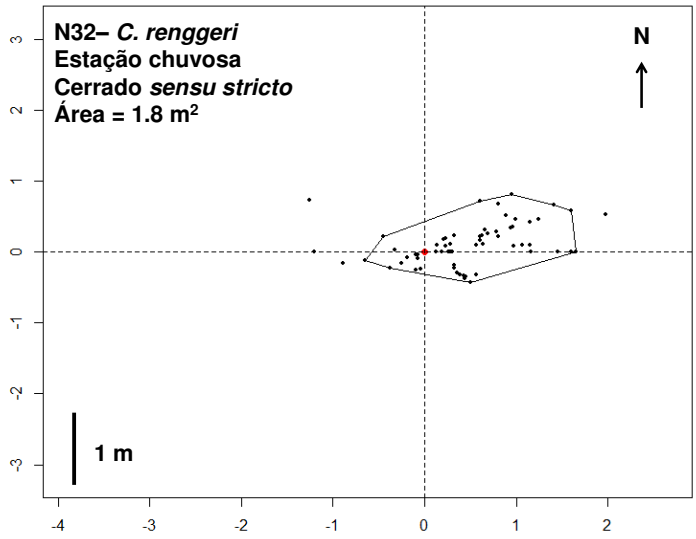


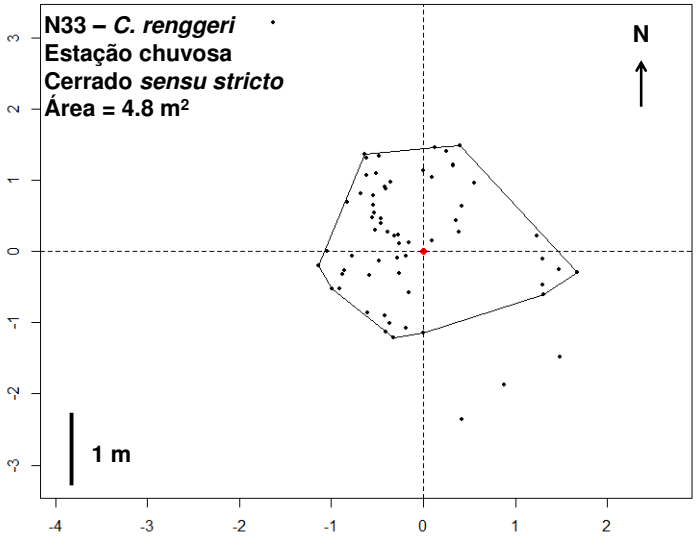


Apêndice 5. Área de vida de quatro colônias de *C. renggeri* durante a estação quente/chuvosa em área de Cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Um ponto vermelho indica o ninho. A direção Norte encontra-se indicada em todas as figuras.

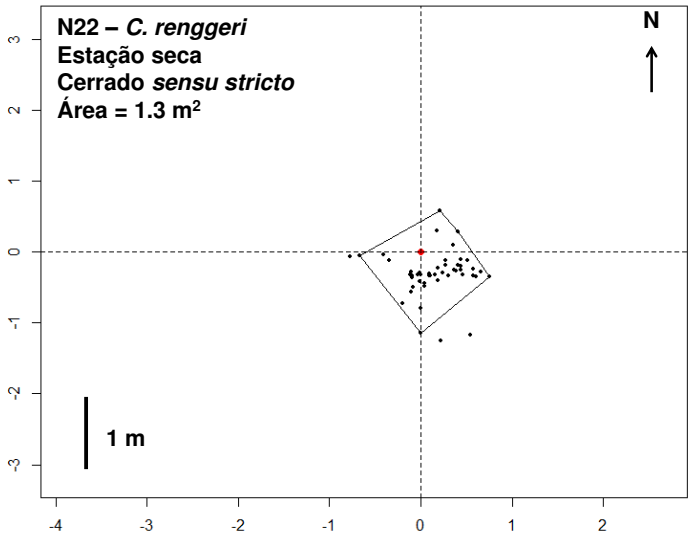


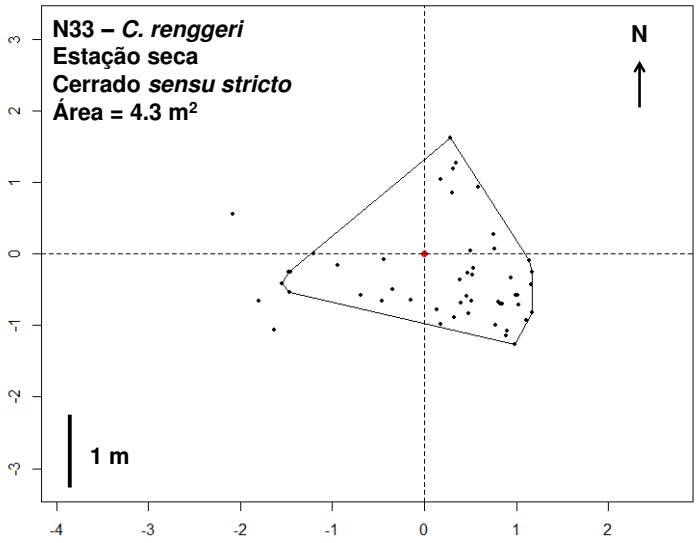


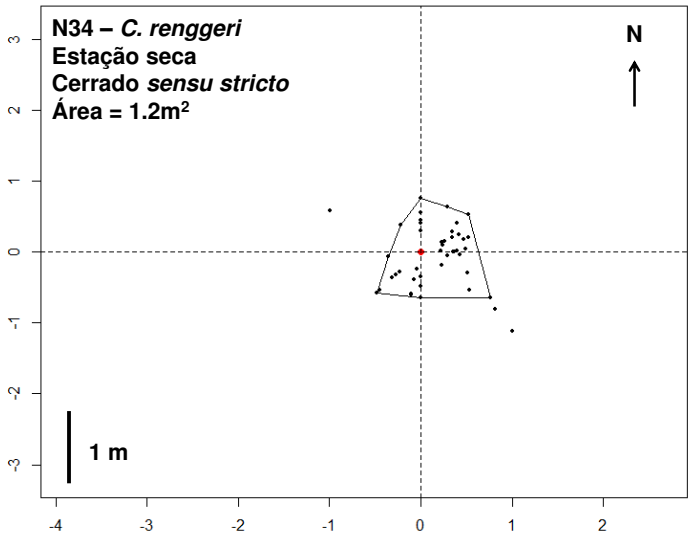


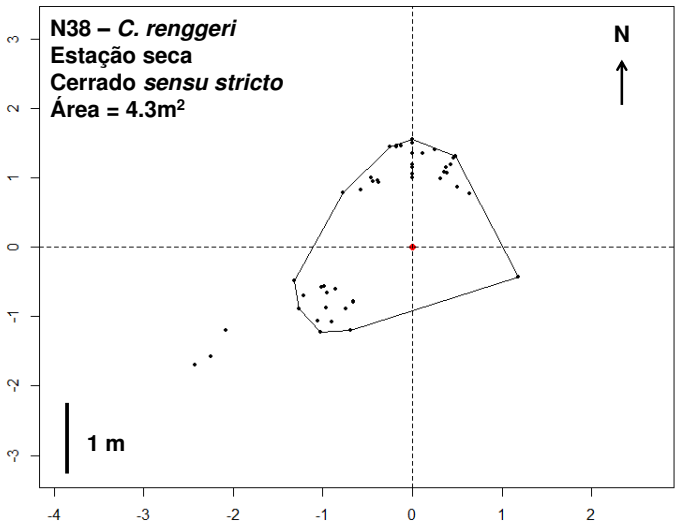


Apêndice 6. Área de vida de quatro colônias de *C. renggeri* durante a estação fria/seca em área de Cerrado *sensu stricto* na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Um ponto vermelho indica o ninho. A direção Norte encontra-se indicada em todas as figuras.

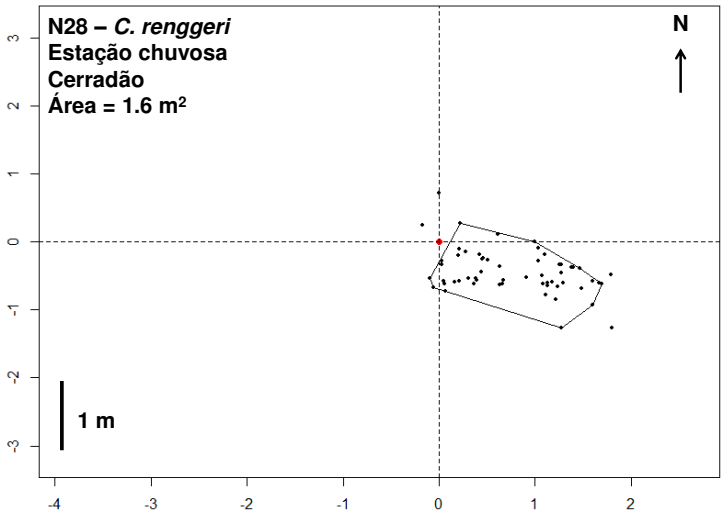


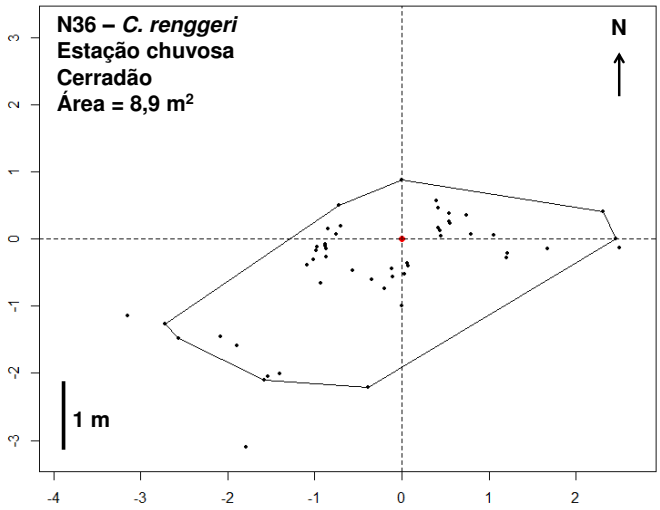


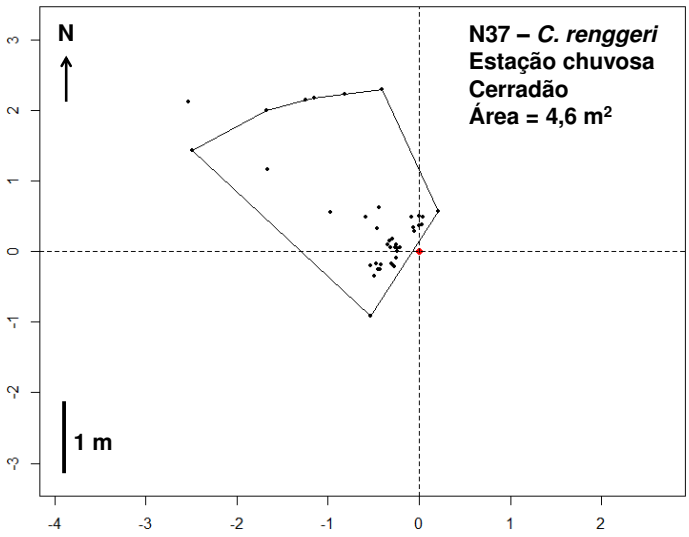


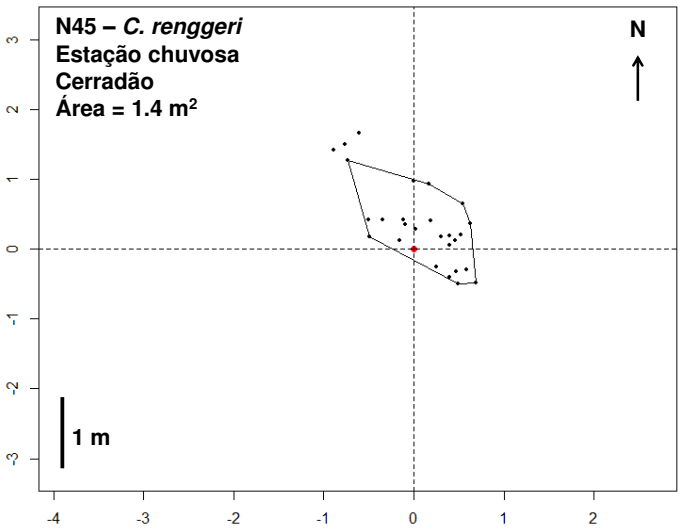
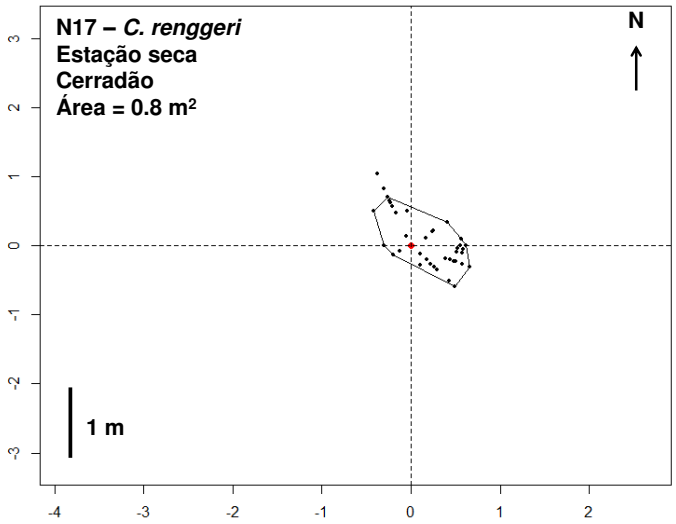
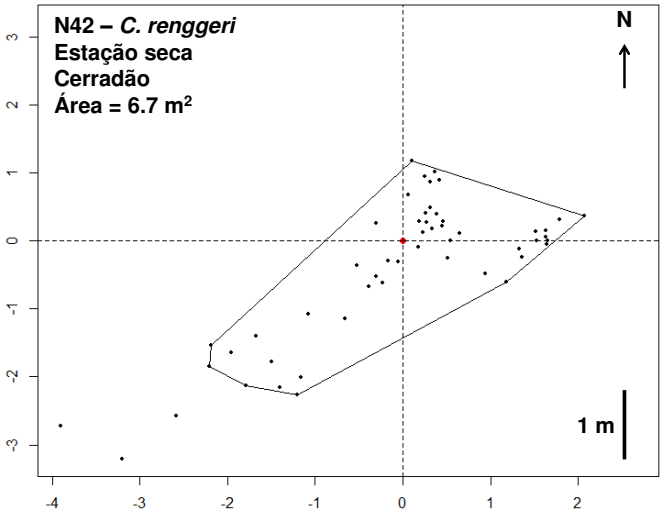
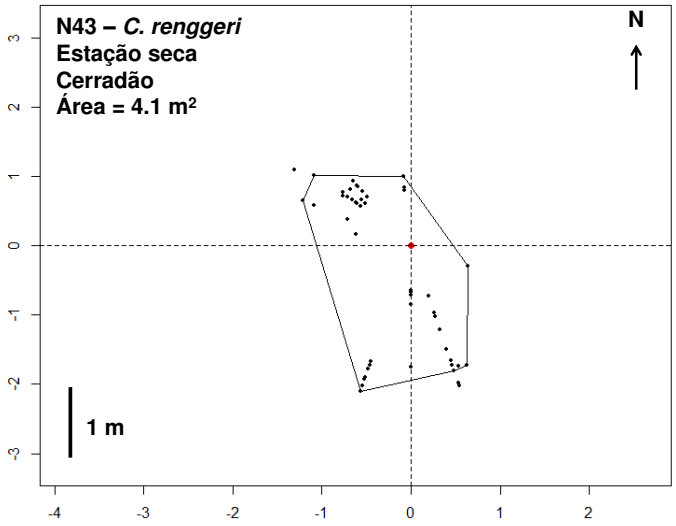
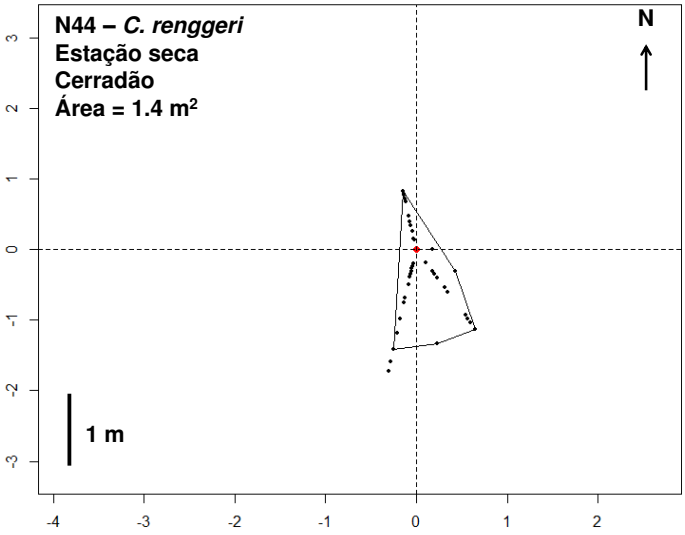


Apêndice 7. Área de vida de quatro colônias de *C. renggeri* durante a estação quente/chuvosa em área de cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Um ponto vermelho indica o ninho. A direção Norte encontra-se indicada em todas as figuras.









Apêndice 8. Área de vida de quatro colônias de *C. renggeri* durante a estação fria/seca em área de cerradão na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. Um ponto vermelho indica o ninho. A direção Norte encontra-se indicada em todas as figuras.