

Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD)
Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade

ESTUDOS BIOLÓGICOS E ETOLÓGICOS DA FORMIGA
***Ectatomma vizottoi* Almeida, 1987 (FORMICIDAE:**
ECTATOMMINAE)

Alexsandro Santana Vieira

Orientador

William Fernando Antonialli Junior

Co-orientador

Wedson Desidério Fernandes

Dourados-MS
Fevereiro/2008

Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD)
Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade

ESTUDOS BIOLÓGICOS E ETOLÓGICOS DA FORMIGA
Ectatomma vizottoi Almeida, 1987 (FORMICIDAE:
ECTATOMMINAE)

Alexsandro Santana Vieira

Orientador

William Fernando Antonialli Junior

Co-orientador

Wedson Desidério Fernandes

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Entomologia e Conservação da Biodiversidade.

Dourados-MS
Fevereiro/2008

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central - UFGD

595.796 Vieira, Alexsandro Santana
V658e Estudos biológicos e etológicos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida, 1987 (Formicidae: Ectatomminae). / Alexsandro Santana Vieira. – Dourados MS: UFGD, 2008. 112p.

Orientador: Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior

Dissertação (Mestrado em Entomologia e Conservação da Biodiversidade) – Universidade Federal da Grande Dourados.

1. Formigas – Comportamento. 2. Formigas - Morfologia. I. Título.

**“Estudos Biológicos e Etológicos da Formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida,
1987 (Formicidae: Ectatomminae)”**

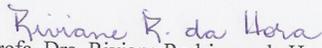
Por

Alexsandro Santana Vieira

Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD),
como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de
MESTRE EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE
Área de Concentração: Entomologia



Prof. Dr. William Fernando Antonialli Junior
Orientador – UEMS



Profa. Dra. Riviane Rodrigues da Hora
Membro Titular – UFV



Prof. Dr. Valter Vieira Alves Junior
Membro Titular – UFGD

Aprovada em: 15 de fevereiro de 2008.

“Somos máquinas de sobrevivência, subordinados pelos nossos genes”.

Richard Dawkins

SUMÁRIO

CAPÍTULO I - Modelo arquitetônico de ninhos da formiga <i>Ectatomma vizottoi</i> Almeida (Hymenoptera: Formicidae)*.....	07
Abstract.....	08
Resumo.....	08
1 INTRODUÇÃO.....	09
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	10
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	11
4 AGRADECIMENTOS.....	19
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	19
CAPÍTULO II - Descrição dos estágios imaturos e dos adultos de <i>Ectatomma vizottoi</i> Almeida, 1987 (Formicidae: Ectatomminae)**.....	22
Resumo.....	23
1 INTRODUÇÃO.....	23
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	25
2.1 Estágios imaturos.....	25
2.2 Diferenciação de castas.....	25
3 RESULTADOS.....	26
3.1 Estágios imaturos.....	26
3.2 Diferenciação de castas.....	29
4 DISCUSSÃO.....	30
5 AGRADECIMENTOS.....	35
6 REFERÊNCIAS.....	35
CAPÍTULO III - Divisão de trabalho em <i>Ectatomma vizottoi</i> Almeida (Formicidae, Ectatomminae)*.....	39
Abstract.....	40
Resumo.....	40
1 INTRODUÇÃO.....	41
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	43
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	45
3.1 Repertório comportamental.....	45
3.1.1 Localização espacial dos indivíduos nos ninhos artificiais.....	45
3.1.2 Etograma.....	46
3.1.3 Repertório comportamental de machos.....	70
3.2 Análise do desenvolvimento ovariano de operárias, rainhas e ginas.....	73
4 AGRADECIMENTOS.....	79
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	79
CAPÍTULO IV - Polietismo etário em operárias de <i>Ectatomma vizottoi</i> Almeida (Formicidae: Ectatomminae)***.....	86
Resumo.....	87
1 INTRODUÇÃO.....	87

2 METODOLOGIA.....	90
2.1 Análise dos dados.....	91
3 RESULTADOS.....	91
4 DISCUSSÃO.....	92
5 AGRADECIMENTOS.....	97
6 REFERÊNCIAS.....	97
ANEXOS: NORMAS DE PERIÓDICOS.....	102
*REVISTA BRASILEIRA DE ENTOMOLOGIA.....	102
**JOURNAL OF NATURAL HISTORY.....	104
***JOURNAL OF INSECT BEHAVIOR.....	109

CAPÍTULO I

Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera: Formicidae)*

Alexsandro Santana Vieira¹; William Fernando Antonialli-Junior^{1, 2} & Wedson Desidério Fernandes^{1,3}

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil. alexsvieira@yahoo.com.br

²Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 351, 79804-907, Dourados-MS, Brasil. williamantonialli@yahoo.com.br

³Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil. wedson@ufgd.edu.br

*Manuscrito publicado na Revista Brasileira de Entomologia. Volume 51, fascículo 4, páginas 313-317.

Abstract. Nest architecture of the ant *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). The construction pattern and occupancy of *Ectatomma vizottoi* was described, during November 2004-August 2006 period, in Dourados, state of Mato Grosso do Sul by excavation of eight nests. The entrance openings, or exit, have an ellipsoid shape and lead to a wide tunnel, similar to a hall, which is connected to other deeper chambers in the nest. The nests reach up to 360 cm deep and contain three to ten chambers. Nests are constructed independently of plants and roots presence, and the soil of the tunnels and chambers are compacted, with specific compartments for colony deposit of detritus. The increase of the ant density led to an increase in nest depth and number of chambers, maintaining an average nest volume, which indicates a standard size for nest chambers.

Keywords - Ectatomminae, structure of nests, population.

Resumo. Para descrever o padrão de construção e ocupação dos ninhos de *Ectatomma vizottoi*, foram escavados oito ninhos durante o período de novembro de 2004 a agosto de 2006, em Dourados-MS. Os orifícios de entrada ou saída dos ninhos desta espécie possuem formato elipsóide, com acesso a um túnel alargado, similar a uma antecâmara, a qual é conectada com câmaras mais profundas do ninho. Nesta espécie, os ninhos podem alcançar até 360 cm de profundidade, e apresentam de três a dez câmaras. São construídos independentemente de raízes de plantas, e o solo de seus túneis e câmaras é compactado, apresentando compartimentos específicos para depósitos de detritos da colônia. O aumento da densidade de formigas conduz a um aumento do número de câmaras, bem como da profundidade do ninho, mantendo, entretanto, um volume médio para o mesmo, evidenciando um padrão para o tamanho das câmaras dos ninhos dessa espécie.

Palavras-chave – Ectatomminae, estrutura de ninhos, população.

1 INTRODUÇÃO

Ectatomma vizottoi Almeida (1987) é uma espécie de formiga do grupo das Poneromorfas, pertencente à subfamília Ectatomminae que apresentam como apomorfia o orifício da glândula metapleural. Varia de uma fissura longitudinal estreita a uma fenda estreita curvada obliquamente, fenda essa, limitada, abaixo, por uma margem convexa da cutícula, que se dirige dorsalmente, ou posterodorsalmente, a esse orifício (Bolton 2003). O gênero apresenta diferenciação morfológica entre operárias e rainhas, como é o caso de *E. opaciventre* Roger (1861) sendo as rainhas maiores do que as operárias (Antonialli-Junior & Giannotti 1997).

Os ninhos de insetos sociais são, dentre os demais artefatos animais, os mais sofisticados (Theraulaz *et al.* 1998). Arquitetura de ninhos de térmitas, vespas e de abelhas recebem considerável atenção, enquanto que os ninhos de formigas, geralmente subterrâneos e construídos por remoção de terra, são pouco estudados (Hölldobler & Wilson 1990). Segundo Sudd & Franks (1987), os ninhos de formiga são locais que apresentam variação favorável de temperatura, alta umidade, e uma arquitetura que fornece importantes subsídios à organização e cria da prole, além de diversos outros animais que procuram abrigo por razões semelhantes às das formigas. Antonialli-Junior & Giannotti (1997) e Lapola *et al.* (2003), por meio da análise da ocupação por outros artrópodes dos ninhos de *E. opaciventre* e *E. brunneum* F. Smith (1858), descreveram como habitantes, isópodes, diplópodes e hemípteros da família Cydiniidae.

Em estudos realizados sobre a arquitetura de ninhos de *E. opaciventre* e *E. edentatum* Roger (1863), por Antonialli-Junior & Giannotti (1997, 2001), foram descritos ninhos de arquitetura simples, com padrões definidos e sistemas regulares de túneis e câmaras. Lapola *et al.* (2003) e Vieira & Antonialli-Junior (2006), estudando *E. brunneum*, também observaram ninhos de arquitetura simples, com sistemas regulares de túneis e câmaras. Segundo Overall

(1986), *E. brunneum* nidifica em ambientes alterados, como plantações, pastos, gramados, estradas e em clareiras de mata, mas não em seu interior (Vasconcelos 1999).

Nos ninhos de algumas formigas do gênero *Ectatomma*, os orifícios de entrada ou saída são estruturas construídas no formato de chaminés, constituídas de uma mistura de solo e material vegetal, como é o caso dos ninhos de *E. opaciventre* estudados por Antonialli-Junior & Giannotti (1997) e de *E. tuberculatum* Olivier (1792) estudados por Delabie (1990). Estas estruturas provavelmente servem para evitar, ou minimizar a entrada de água nos ninhos em épocas de chuva (Antonialli-Junior & Giannotti 1997).

Em geral, os componentes arquitetônicos de ninhos de formigas no solo são relativamente simples, no entanto sua estrutura pode variar em volume, complexidade e forma, conforme as espécies (Hasiotis 2003; Tschinkel 2003). Nesse contexto, o presente trabalho teve por objetivo descrever o padrão de construção e ocupação dos ninhos de *E. vizottoi*.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

Foram coletadas oito colônias de *Ectatomma vizottoi* durante o período de novembro de 2004 a agosto de 2006, no Campus da UEMS, Dourados-MS (22°13'16''S; 54°48'20''W). Os exemplares coletados foram identificados através da comparação com os da coleção mirmecológica do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau (Ceplac-Ilhéus, BA), no qual os espécimes *voucher* foram depositados sob o número 2196.

Os ninhos subterrâneos foram escavados a partir de uma trincheira circular de aproximadamente 50 cm de profundidade contornando o orifício de entrada ou saída a uma distância de cerca de 30 cm de raio, de forma a restar um cilindro contendo o ninho. A escavação, então, passou a ser feita lateralmente, até o ponto em que foram encontradas as câmaras dos ninhos. Foram anotadas as seguintes medidas: o diâmetro do orifício de entrada

ou saída, a profundidade de cada câmara, da superfície do solo até o piso da mesma, o comprimento, largura e a altura das câmaras, conforme metodologia utilizada por Antonialli-Junior & Giannotti (1997, 2001). Em seguida todos os ninhos foram esquematizados (Figura 1).

Para análise de uma possível correlação entre o volume das câmaras e suas profundidades, foi usado o teste de correlação de Pearson. Utilizou-se, também, a regressão linear simples com o intuito de se verificar eventuais relações entre o número de operárias e o número de câmaras, bem como entre o volume médio e a profundidade máxima dos ninhos.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todos os ninhos apresentaram somente um orifício de entrada ou saída de formato elipsóide. Possuíam de $2,5 \pm 0,71$ cm de diâmetro maior por $1,4 \pm 0,23$ cm de diâmetro menor. Em nenhum dos ninhos foi encontrada, nos orifícios de entrada ou saída, a estrutura em forma de chaminé, como descrito em ninhos de *E. opaciventre* por Antonialli-Junior & Giannotti (1997), *E. tuberculatum* por Delabie (1990) e *E. brunneum* por Vieira & Antonialli-Junior (2006). Os túneis internos, construídos geralmente na posição vertical, ou levemente inclinados, apresentaram $1,21 \pm 0,71$ cm de diâmetro, sendo mais largos próximo à entrada, e progressivamente, menores de acordo com a profundidade. Os túneis conduziam às câmaras, que se encontravam na posição horizontal (Fig. 1). O ninho menos profundo alcançou 62 cm, enquanto que o mais profundo chegou a 360 cm de profundidade, valor superior ao encontrado em ninhos outras espécies do mesmo gênero, estudadas por Delabie (1990), Antonialli-Junior & Giannotti (1997, 2001), Lapola *et al.* (2003) e Vieira & Antonialli-Junior (2006). O número médio de seis câmaras dos ninhos de *E. vizottoi*, comparado às outras espécies de *Ectatomma*, foi maior (Tabela I), chegando a apresentar, em um único ninho, dez câmaras (Fig. 1II, ninho7). Lapola *et al.* (2003), em estudo sobre *E. brunneum* encontraram

oito câmaras horizontais em um único ninho, embora tenha descrito uma média menor de câmaras. Delabie (1990) descreveu ninhos de *E. tuberculatum* que variaram de uma a cinco câmaras, enquanto Antonialli-Junior & Giannotti (1997), estudando *E. opaciventre*, encontraram ninhos que variavam entre três e cinco câmaras. Ainda Antonialli-Junior & Giannotti (2001), descreveram, para *E. edentatum*, ninhos que variavam de duas a quatro câmaras, enquanto, em outros estudos, Vieira & Antonialli-Junior (2006) e Paiva & Brandão (1989), analisando respectivamente os ninhos de *E. brunneum* e de *E. permagnum* Forel (1908), encontraram os mesmos com até quatro câmaras.

Os ninhos de *E. vizottoi* são construídos independentemente das raízes de plantas, como nos casos de *E. opaciventre* (Antonialli-Junior & Giannotti 1997), *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2001) e *E. brunneum* descritos por Lapola *et al.* (2003) e Vieira & Antonialli-Junior (2006). Entretanto, são diferentes dos de *E. tuberculatum*, que constroem seus ninhos associados a raízes e troncos de árvores (Delabie 1990).

Todos os ninhos escavados apresentaram solo compactado nos túneis e câmaras, além de aparente impermeabilização por uma substância, rica em proteína, secretada pela glândula salivar, como ocorre em ninhos de *E. opaciventre* (Antonialli-Junior & Giannotti 1997) e de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2001). Algumas formigas da subfamília Ponerinae, segundo Jaffé (1993), utilizam secreções salivares para compactar e impermeabilizar o solo e são freqüentemente usadas para cobrir o orifício de entrada, bem como as paredes internas das câmaras. Uma substância similar foi detectada em espécies como, *Paltothyreus tarsatus* (Fabricius 1798) por Braun (1989) e em *Harpegnathos saltator* Jerdon (1851), que constroem um sistema de revestimento interno no ninho denominado “wallpapering” (Peeters *et al.* 1994).

Tabela I. Dimensão e profundidade (cm) das câmaras dos ninhos de *Ectatomma vizottoi*, escavados durante o período de novembro de 2004 a agosto de 2006 em Dourados-MS. Prof.= profundidade; Comp.= comprimento; Larg.= largura e Alt.= altura das câmaras.

Ninhos	Medidas	Câmaras										Anêndice
		1 ^a	2 ^a	3 ^a	4 ^a	5 ^a	6 ^a	7 ^a	8 ^a	9 ^a	10 ^a	
1	Prof.	6,0	22,0	50,0	62,0							28,0
	Comp.	6,0	13,0	15,0	12,5							6,5
	Larg.	4,5	2,0	11,0	6,5							2,5
	Alt.	4,5	2,0	3,4	6,5							3,4
2	Prof.	7,0	10,0	23,0	54,0	106,0						
	Comp.	4,3	12,5	12,0	9,5	12,0						
	Larg.	2,0	7,0	12,0	6,5	8,0						
	Alt.	2,3	3,0	6,0	2,4	3,5						
3	Prof.	5,0	9,0	18,0	75,0	183,0						
	Comp.	9,5	10,0	14,0	11,0	9,0						
	Larg.	4,5	10,0	7,5	6,5	4,0						
	Alt.	3,0	4,5	4,5	3,5	3,0						
4	Prof.	13,5	36,0	96,0								
	Comp.	8,0	5,5	9,5								
	Larg.	6,5	3,5	7,5								
	Alt.	1,8	2,5	2,0								
5	Prof.	11,0	19,0	30,0	116,0	190,0						40,0 ¹
	Comp.	8,0	10,0	13,0	10,5	11,0						5,6 ¹
	Larg.	8,0	8,5	6,0	7,5	5,0						3,6 ¹
	Alt.	3,0	4,5	2,8	2,0	2,0						2,3 ¹
6	Prof.	9,0	22,0	68,0	150,0	160,0	215,0					12,5
	Comp.	8,0	14,0	10,5	13,0	9,0	12,0					3,5
	Larg.	5,5	12,0	8,0	8,5	8,5	5,0					2,5
	Alt.	3,5	5,2	2,5	3,0	2,0	2,5					1,7
7	Prof.	16,0	23,0	42,0	95,0	152,0	168,0	204,0	285,0	290,0	360,0	
	Comp.	14,0	14,0	14,0	8,5	8,0	16,0	10,0	13,0	10,5	10,5	6,5 ²
	Larg.	6,0	10,0	13,5	7,5	5,0	4,0	7,5	10,0	8,5	10,0	2,8 ²
	Alt.	1,5	2,0	2,0	2,0	1,5	2,0	2,5	2,0	1,0	2,0	2,0 ²
8	Prof.	14,0	32,0	67,0	150,0	273,0	352,0					7,0
	Comp.	16,0	9,5	7,0	8,5	10,5	8,0					7,0
	Larg.	9,0	5,5	6,0	8,0	7,5	7,5					3,5
	Alt.	1,5	2,0	2,0	1,5	2,0	2,0					2,0

Os números (¹) indicam a média de sete apêndices e (²) indicam a média de dois apêndices.

Os orifícios de entrada ou saída dos ninhos levavam a um túnel alargado, similar a uma “antecâmara”, os quais foram mais evidentes em alguns ninhos (Fig. 1 I, ninhos 2, 4; Fig. 1 II, ninhos 5, 7 e 8) com dimensões médias de $2,5 \pm 0,9$ cm de profundidade, $3,5 \pm 1,2$ cm de comprimento, $1,7 \pm 0,7$ cm de largura e $2,5 \pm 0,9$ cm de altura. Estas estruturas não foram consideradas como sendo as primeiras câmaras dos ninhos, pois além, de apresentarem

dimensões diferentes das outras câmaras nunca foram encontrados imaturos nestas estruturas e, provavelmente, funcionam como um local de monitoramento do acesso para o restante do ninho, onde sempre foram encontradas várias operárias inspecionando o local. Em ninhos de outras formigas do gênero *Ectatomma* não foi observada essa estrutura, como é o caso de *E. opaciventre* (Antonialli–Junior & Giannotti 1997), *E. edentatum* (Antonialli–Junior & Giannotti 2001), *E. tuberculatum* (Delabie 1990) e *E. brunneum* (Lapola *et al.* 2003; Vieira & Antonialli–Junior 2006).

Tab. II. População de *Ectatomma vizottoi* nos ninhos escavados durante o período de novembro de 2004 a agosto de 2006 em Dourados-MS.

Meses	Colônias	Ovos	Larvas	Pupas	Operárias	Machos	Rainhas
Novembro/04	1	-	08	-	66	-	01
Março/05	2	-	-	-	59	-	-
Abril/05	3	-	01	06	92	-	05
Junho/05	4	-	-	-	41	-	03
Agosto/05	5	-	-	-	68	73	10
Mai/06	6	14	26	29	82	-	05
Julho/06	7	-	-	-	227	35	-
Agosto/06	8	25	185	37	123	11	07

As câmaras dos ninhos da espécie estudada apresentaram formas variadas, podendo ser retangulares (Fig. 1 I e II), hexagonais com dois lóbulos (Fig. 1 I, ninho 2 b) ou irregulares (Fig.1 I ninho 3 c; Fig. 1 II, ninho 6 f), similares as de *E. brunneum* (Vieira & Antonialli-Junior 2006). No entanto, essas câmaras mostraram-se diferentes das que foram observadas por Lapola *et al.* (2003), que descreveram as câmaras dos ninhos de *E. brunneum* sempre com formas arredondadas.

Em quatro ninhos foi detectada a presença de estruturas similares às encontradas em ninhos de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2001), em forma de apêndices (Fig. 1 I, ninho 1 a; Fig.1 II, ninhos 5 d, 6 e, 7 h), geralmente conectadas às últimas câmaras, onde sempre foram encontrados detritos das colônias, ou seja, compartimentos específicos para depósitos desses itens. É possível que essas estruturas representem uma escavação em andamento, ou uma ampliação de câmara, como sugerido por Lapola *et al.* (2003) em ninhos

de *E. brunneum*, embora não tenha sido encontrado nenhum detrito nos apêndices dos ninhos dessa espécie. Essas estruturas também foram observadas em ninhos de *E. edentatum* (Antonialli–Junior & Giannotti 2001), porém, novamente, as estruturas nem sempre apresentavam detritos. No quinto ninho foram observados, ainda, a 40 cm de profundidade, sete apêndices, todos contendo detritos (Fig. 1 II, ninho 5 d) e aparentemente independentes entre si. Tais estruturas se assemelham às câmaras de detritos dos ninhos de *Atta* (Fabricius 1804), segundo Jaffé (1993), as últimas câmaras dos ninhos de *Atta* são as de detritos, onde ocorre produção de calor e dióxido de carbono pela ação da fermentação bacteriana. Geralmente essas câmaras são maiores do que as mais superficiais e teriam a capacidade de manter a temperatura constante durante o ano todo (Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, a função dos apêndices nos ninhos dessa espécie precisa ser ainda melhor investigada.

Convém salientar outra diferença marcante dos ninhos de *E. vizottoi* em relação a outras formigas do mesmo gênero. Em dois ninhos dessa espécie, a antecâmara apresentou duas conexões com o restante do ninho. Em um dos ninhos (Fig.1 II, ninho 7 g) partia da antecâmara, uma conexão para um apêndice a 6 cm de profundidade, e a partir da base deste um outro túnel conectava-se com a segunda câmara, a 23 cm de profundidade. Uma segunda conexão, presente na base da antecâmara, conduzia diretamente a primeira câmara, propriamente dita, a 16 cm de profundidade. Em um outro ninho (Fig. 1 II, ninho 8 i), a primeira conexão da antecâmara conduzia também a um apêndice, mas este de fundo cego, ou seja, não havia nenhum túnel de ligação com o restante do ninho. A segunda conexão ligava-se diretamente com a primeira câmara. Este padrão de construção descrito não é seguido por espécies do mesmo gênero, estudadas por Antonialli–Junior & Giannotti (1997, 2001), Delabie (1990), Paiva & Brandão (1989), Lapola *et al.* (2003) e Vieira & Antonialli–Junior (2006), nas quais todas as estruturas apresentaram uma única conexão com outras partes dos ninhos.

O volume médio das câmaras (Tab. I) dos ninhos de *E. vizottoi* apresentou-se maior do que o observado em qualquer outra espécie do gênero *Ectatomma*, já estudadas por Antonialli-Junior & Giannotti (1997, 2001), Lapola *et al.* (2003) e Vieira & Antonialli-Junior (2006). Contudo, a correlação entre volume e localização das câmaras em relação à profundidade não foi significativa ($r = 0,219$; $p = 0,147$). Isso indica que as câmaras mais distantes da entrada não possuem dimensões maiores do que as superficiais. Este resultado foi diferente daquele encontrado em *E. opaciventre* (Antonialli-Junior & Giannotti 1997) e *E. brunneum* por Lapola *et al.* (2003) e Vieira & Antonialli-Junior (2006), que por sua vez as últimas câmaras eram maiores do que as superficiais e onde a maioria da população se localizava.

O teste de regressão linear foi significativo para o número de operárias e o número de câmaras de cada ninho ($r^2 = 0,837$; $f = 30,747$; $p = 0,001$) bem como para o número de operárias e a profundidade máxima de cada ninho ($r^2 = 0,698$; $f = 13,864$; $p = 0,001$). No entanto, o resultado não foi significativo para a análise entre o número de operárias e o volume médio das câmaras de cada ninho ($r^2 = 0,016$; $f = 2,312$; $p = 0,763$). Estes resultados permitem inferir que o aumento da população irá causar um aumento do número de câmaras e, por conseguinte, o aumento da profundidade dos ninhos. Entretanto, o volume médio das câmaras é mantido, existindo, portanto, um volume padrão para as câmaras dos ninhos de *E. vizottoi*.

A população média das colônias foi de $94,75 \pm 58,75$ indivíduos adultos (Tab. 2). As colônias de *E. permagnum* apresentaram em média 34 indivíduos (Paiva & Brandão 1989), *E. brunneum*, com 50 e 44 indivíduos, respectivamente por Lapola *et al.* (2003), Vieira & Antonialli-Junior (2006), *E. opaciventre*, mostrando 24 indivíduos (Antonialli-Junior & Giannotti 1997) e *E. edentatum*, com 45 indivíduos (Antonialli-Junior & Giannotti 2001). Já colônias monogínicas de *E. tuberculatum* (Hora *et al.* 2007) apresentaram 157 indivíduos.

De forma geral os imaturos, quando encontrados, estavam nas últimas câmaras dos ninhos, como foi descrito em ninhos de *E. edentatum* por Antonialli-Junior & Giannotti (1997, 2001), *E. brunneum* por Lapola *et al.* (2003) e Vieira & Antonialli-Junior (2006). Contudo, deve ser levado em consideração que as perturbações causadas durante a escavação do ninho possivelmente estimularam as operárias a carregarem as formas imaturas para as câmaras mais profundas, afastando-as da fonte de perturbação.

Todas as colônias, com exceção das colônias dois e sete apresentaram rainhas (Tab. II), que variavam, em número, de uma até dez, mas não se sabe se todas estavam inseminadas. Esse resultado não foi exclusivo de *E. vizottoi*, em outras espécies de *Ectatomma* também ocorre à presença de várias rainhas, como é o caso de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. tuberculatum* (Hora *et al.* 2005), bem como de outras espécies estudadas, tais quais *E. ruidum* Roger (1860), (Lachaud *et al.* 1999), *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2001) e a *E. brunneum* (Lapola *et al.* 2003; Vieira & Antonialli-Junior 2006).

Os detritos encontrados nos ninhos um, três, cinco, seis e sete eram compostos de fragmentos de exoesqueleto de artrópodes e restos de casulos. Nesses detritos foram encontrados isópodes, o que corrobora com as observações de Antonialli-Junior & Giannotti (1997, 2001), realizadas sobre os ninhos das espécies *E. opaciventre* e *E. edentatum*, respectivamente, e de Lapola *et al.* (2003), sobre os ninhos de *E. brunneum*. No ninho três foi observada a presença de diplópodes, como habitantes, também encontrados em ninhos de *E. opaciventre* (Antonialli-Junior & Giannotti 1997), *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2001) e *E. brunneum* (Vieira & Antonialli-Junior 2006). Segundo Jaffé (1993), esses animais usam ninhos de formiga porque oferecem um ambiente propício à sobrevivência, além de temperatura e umidade constantes.

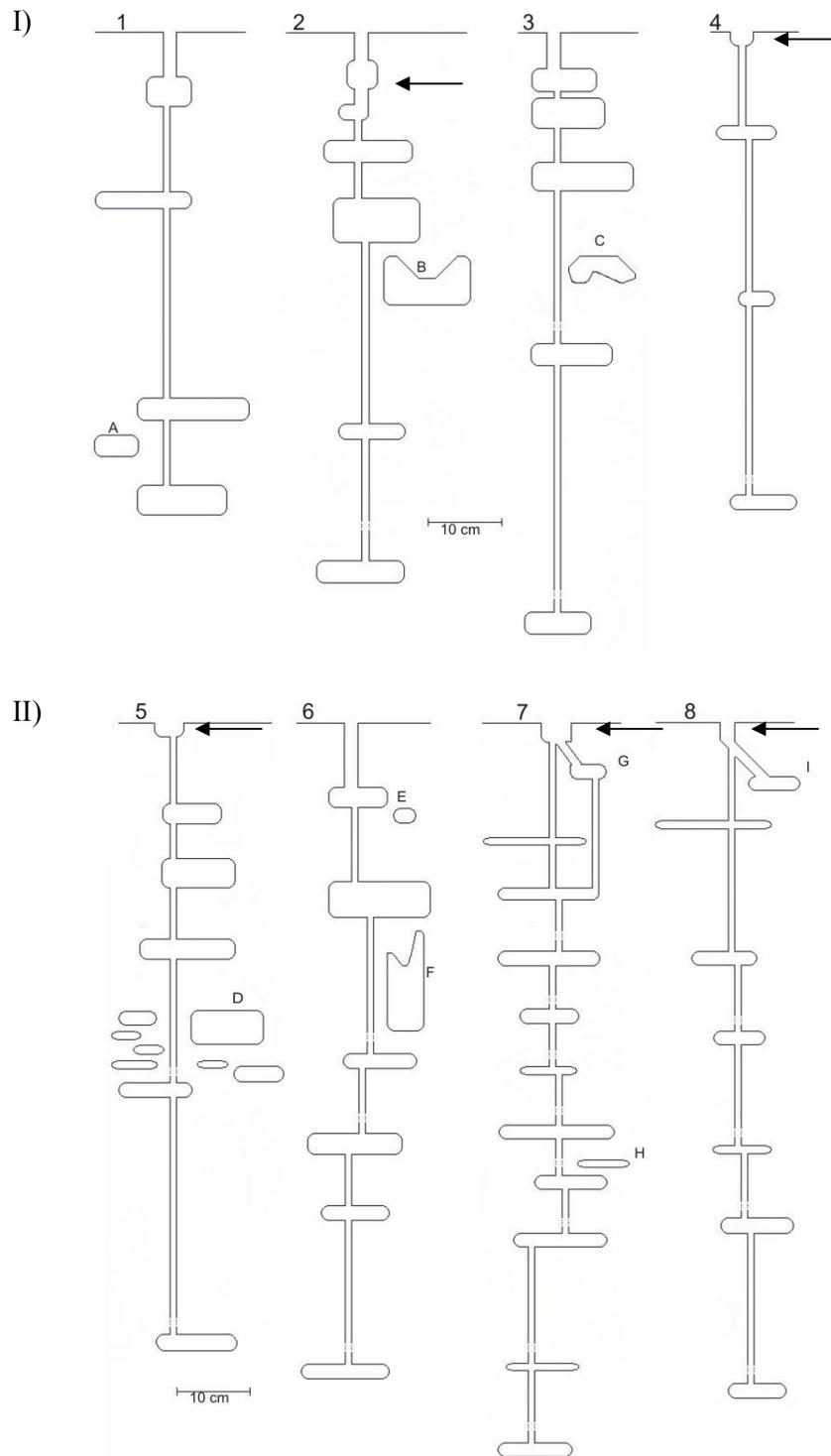


Fig. 1. Perfil esquemático dos ninhos de *Ectatomma vizottoi*, escavados no período de novembro de 2004 a agosto de 2006 em Dourados-MS. (I) ninhos 1, 2, 3 e 4. a- apêndice da câmara 3 do ninho 1. b- visão superior da câmara 3 do ninho 2. c- visão superior da câmara 3 do ninho 3. (II) ninhos 5, 6, 7 e 8 de *E. vizottoi*. d- apêndices entre as câmaras 3 e 4 do ninho 5. e- apêndice da câmara 1 do ninho 6. f- visão superior da câmara 2 do ninho 6. g- apêndice de conexão com a segunda câmara do ninho 7. h- apêndice da câmara 6 do ninho 7. i- apêndice de fundo cego do ninho 8. As setas indicam as antecâmaras

Conclui-se que os ninhos dessa espécie são mais elaborados do que outras espécies do mesmo gênero apresentando forma diferenciada no orifício de entrada ou saída, maior profundidade e volume das câmaras, além de sistemas de apêndices mais elaborados, que nunca foram observados em ninhos de outras espécies de Ectatomminae.

4 AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao pesquisador Jacques Hubert Charles Delabie do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisa do Cacau (Ceplac-Ilhéus, BA), pela identificação dos exemplares. Ao Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez do Laboratório de Ecologia (CInAM-UEMS-MS), pelo auxílio nas análises estatísticas, à Ivete Aparecida da Silva Santiago, à Bianca Cavichia Desidério pela revisão lingüística e a CAPES pela concessão da bolsa de Mestrado para o primeiro autor.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, A. J. 1987. Descrição de seis fêmeas do gênero *Ectatomma* Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Anais Sociedade Nordestina Zoologia 1**: 175-183.
- Antonialli-Junior, W. F. & E. Giannotti, 1997. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Advanced Zoology 18**: 64-71.
- Antonialli-Junior, W. F. & E. Giannotti. 2001. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology 38**: 1-12.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and Classification of Formicidae. **The American Entomological Institute 71**: 1-370.
- Braun, U; C. Peeters & B. Hölldobler. 1989. The giant nest of the African stink ant *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae, Ponerinae). **Biotropica 26**: 308-311.

- Breed, M. D. & J. Harrison. 1989. Arboreal nesting in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 2: 133 -135.
- Delabie, J. H. C. 1990. The ant problems of cocoa farms in Brazil. p. 555-569. In R.K. Vander Meer; K. Jaffe & A. Cedeño (eds.) **Applied Myrmecology: A world perspective**, Westview Press, Boulder, Colorado, USA, 741p.
- Hasiotis, S. T. 2003. Complex ichnofossils of solitary and social soil organisms: understanding their evolution and roles in terrestrial paleoecosystems. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 192: 259-320.
- Hölldobler, B; E. O. Wilson. 1990. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge, UK, 732 pp.
- Hora, R. R; Vilela, E; Fénéron, R; Pezon, A; D. Fresneau & J. Delabie. 2005. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). **Insectes Sociaux** 52: 194-200.
- Jaffé, K. C. 1993 - **El mundo de las hormigas**. Equinoccio, Ed. de la Univ. Simon Bolivar, 183 pp.
- Jerdon, T. C. 1851. A catalogue of the species of ants found in southern India. **Madras Journal of Literature and Science** 17: 103-127.
- Lachaud, J. P; Cadena, A; Schatz, B; G. Pérez-Lachaud & G. Ibarra- Nunez.1999. Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. **Oecologia** 120: 515–523.
- Lapola, D. M; W. F. Antonialli-Junior & E. Giannotti. 2003. Arquitetura de ninho da formiga neotropical *Ectatomma brunneum* F. Smith, 1858 (Formicidae: Ponerinae) em ambientes alterados. **Revista Brasileira de Zoociências** 5: 177 – 188.
- Overall, W. L. 1986. Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Zoologia)** 2: 113-135.
- Paiva, R. V. S. & C. R. F. Brandão. 1989. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia** 49: 783-792.
- Peeters, C; Hölldobler, B; M. Moffett & T. M. Musthak-Ali. 1994. “Wallpapering” and elaborated nest architecture in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. **Insectes Sociaux** 41: 211-218.

- Sudd, J. H. & N. R. Franks. 1987. **The Behavioural Ecology of Ants**. New York, Chapman and Hall, 206p.
- Theraulaz, G.; E. Bonabeau & J. L. Deneubourg. 1998. The origin of nest complexity in social insects. **Complexity** **3**: 15:25.
- Tschinkel, W. R. 2003. Subterranean ant nests: trace fossils past and future? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **192**: 321-333.
- Vasconcelos, H. L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground foraging ant communities in central Amazonia. **Biodiversity and Conservation** **8**: 409-420.
- Vieira, A. S.; W. F. Antonialli-Junior. 2006. Populational fluctuation and nest architecture of *Ectatomma brunneum* (Hymenoptera, Formicidae) in remaining areas of pasture, Dourados- MS, Brasil. **Sociobiology** **47**: 275-287.

CAPÍTULO II

Descrição dos estágios imaturos e dos adultos de *Ectatomma vizottoi* Almeida, 1987

(Formicidae: Ectatomminae)

Alexsandro S. Vieira¹; William F. Antonialli-Junior²; Wedson D. Fernandes³; Viviana C. Tofolo⁴ & Edilberto Giannotti⁴

¹*Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados;* ²*Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul;* ³*Universidade Federal da Grande Dourados. Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, e* ⁴*Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP).*

Correspondência: William F. Antonialli Junior, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Rodovia Dourados Itahum Km 12, Cidade Universitária, 79804-970, Dourados, MS, Brasil. E-mail: williamantonialli@yahoo.com.br

Resumo. No presente trabalho é apresentado o número de instares larvais da Ectatomminae *Ectatomma vizottoi*. Foi realizada a análise da largura máxima da cápsula cefálica de 208 larvas. A espécie apresenta três instares larvais durante o período de desenvolvimento pós-embriônico. Foi descrita a morfologia dos estágios imaturos (ovos, larvas e pupas). Ovos reprodutivos são marrons escuro; pêlos estão presentes desde o primeiro instar larval, distribuídos uniformemente sobre o corpo larval, e não variou em comprimento até o terceiro instar. As pupas são cobertas com casulo de seda marrom. Nesta espécie ocorre uma diferenciação de casta entre operárias e rainhas.

Palavras-chave: Formigas, regra de Dyar, cápsula cefálica, instar larval, poneromorfias.

1 INTRODUÇÃO

O exoesqueleto dos insetos possibilitou o sucesso evolutivo no ambiente terrestre, e dentre muitas características físicas importantes estão a rigidez e a impermeabilidade. A presença do exoesqueleto determinou uma forma distinta de crescimento quando comparado com vertebrados. O principal mecanismo do crescimento dos insetos é marcado por uma série de mudas ou ecdises, as quais são precedidas por um período de intenso crescimento e em seguida por um período onde raramente o inseto aumenta o seu tamanho corpóreo (Wigglesworth 1972). A regra de Dyar (Dyar 1890) diz que a cápsula cefálica de larvas e lagartas cresce em alguma progressão aritmética, aumentando em largura a cada mudança de instar, em uma taxa constante específica no intervalo de 1,1 a 1,9 mm, com média de 1,4 mm. Nos insetos o número de instares larvais pode variar de três a quarenta, já em Hymenoptera pode ocorrer de três a seis (Sehnal 1985; Chapman 1998). Em formigas geralmente ocorrem

quatro instares larvais (Hölldobler e Wilson 1990), variando de três a seis instares, sendo que seis instares larvais é menos comum (Masuko 1990).

A distinção e a descrição dos instares larvais freqüentemente são pré-requisitos para investigações ecológicas em insetos sociais tais como estudos de desenvolvimento da colônia pela análise da distribuição de idades (Masuko 1990).

Muitos estudos sobre o número de instares larvais foram conduzidos em espécies pertencentes a duas subfamílias mais derivadas, Myrmicinae e Formicinae (Masuko 1990). Esse tipo de investigação no grupo das poneromorfas não tem ocorrido com a devida ênfase, sendo até então, realizados trabalhos com *Amblyopone silvestri*, Amblyoponinae (Masuko 1990), com *Ectatomma edentatum*, Ectatomminae (Antonialli-Junior e Giannotti 2000) e nas Ponerinae *Brachyponera chinensis* (Masuko 1990), *Odontomachus haematodes* (Colombel 1978) e *Pachycondyla villosa* (Zara e Caetano 2001).

A larva das poneromorfas vista lateralmente apresenta o tórax e parte do abdome alongado e um “pescoço” dobrado ventralmente, com o resto do perfil ventral reto e dorsal convexo, além de arredondado na região caudal. O perfil da larva varia pouco entre as espécies do mesmo gênero e as pupas geralmente estão cobertas por um casulo construído com seda produzida pela própria larva (Wheeler e Wheeler 1979).

Em apenas duas espécies do gênero *Ectatomma*, por exemplo, *E. opaciventre* e *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti 1997, 2001) foi realizado o estudo sobre a diferenciação morfológica entre operárias e rainhas, sendo descritas que as rainhas são maiores do que as operárias. Nesse contexto, o presente trabalho teve por objetivo descrever os estágios imaturos e a diferenciação morfométrica entre as castas operária, rainha, bem como os machos de *Ectatomma vizottoi* Almeida, 1987. É uma espécie de

formiga pertencente à subfamília Ectatomminae, grupo das subfamílias poneromorfas, que se distribui pela região Neotropical (Bolton 2003).

2 MATERIAIS E MÉTODOS

Foram coletadas oito colônias de *Ectatomma vizottoi*, durante o período de Novembro de 2004 a Agosto de 2006, no Campus da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS), Dourados-MS (22°13'16"S; 54°48'20"W). Os ninhos subterrâneos foram escavados segundo o método descrito por Antonialli-Junior e Giannotti (1997).

2.1 Estágios imaturos

Foram medidos o comprimento e diâmetro de 44 ovos (1 unidade ocular igual a 0,20 mm) e de 50 pupas (1 unidade ocular igual a 1,0 mm). Para determinação do número de ínstaes larvais foi medida a largura da cápsula cefálica de 208 larvas (1 unidade ocular igual a 0,20 mm) e aplicada a regra de Dyar, segundo Dyar (1890). As médias dos diferentes grupos larvais foram submetidas à análise pelo teste de Tukey (Parra e Haddad 1989), com cada grupo sendo considerado como instar.

2.2 Diferenciação morfológica de castas

Mediu-se o comprimento máximo da cabeça; comprimento do escapo antenal; comprimento do extremo anterior do pronoto até a parte posterior do propódeo, ou seja, mesossoma e a largura máxima do segundo tergito gastral de 96 indivíduos adultos (9 rainhas, 57 operárias e 30 machos). As medidas foram tomadas com auxílio de um estereomicroscópico equipado com um retículo ocular (1 unidade ocular igual 0,1 mm). Os dados foram analisados usando o teste *t* de *Student* para amostras desiguais, com

valor de significância de $P < 0.05$, entre as médias das medidas de rainhas e as operárias. Após esta etapa, um indivíduo de cada casta foi desenhado.

3 RESULTADOS

3.1 Estágios imaturos

Ovos

Os ovos dessa espécie são alongados e em formato elipsóide (Figura 1a). A coloração varia de um marrom bem escuro a quase preto. O comprimento médio dos ovos reprodutivos é de aproximadamente $1,361 \pm 0,004$ mm e, o diâmetro médio foi de $0,768 \pm 0,003$ mm ($n=44$).

Larvas

As larvas de *E. vizottoi* apresentam o perfil das pogonomyrmecíde (Figuras 1 b-d), são de coloração branca e apresentam numerosos pêlos ou tubérculos, além de mandíbulas fortemente esclerotinizadas de coloração marrom, e um par de dentes desde o primeiro instar, sem evidência de mudanças morfológicas durante todo o desenvolvimento (Figuras 1e-g).

Os declives da curva de distribuição de frequência da largura da cápsula cefálica indicaram a existência de três picos distintos (Figura 2), sugerindo a ocorrência de três possíveis instares larvais. A largura média das cápsulas cefálicas de cada instar larval foi de $0,20 \pm 0,028$ mm para o primeiro instar, $0,28 \pm 0,057$ mm para o segundo e $0,38 \pm 0,071$ mm para o terceiro (Tabela I).

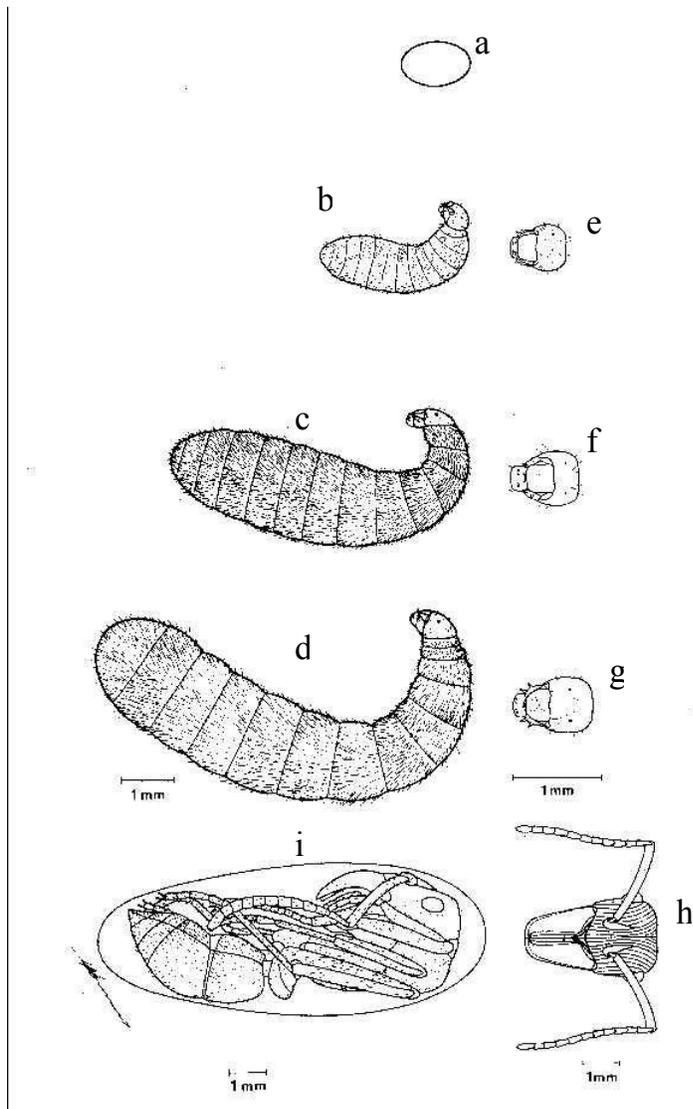


Figura 1. Estágios imaturos de *Ectatomma vizottoi*. a – Ovo; b, c, d – visão lateral do 1º, 2º e 3º instar larval; e, f, g – visão frontal da cabeça do 1º, 2º e 3º instar larval; h – visão frontal da cabeça de uma pupa; i – visão lateral de uma pupa. Desenhado por Jayme R. Somera.

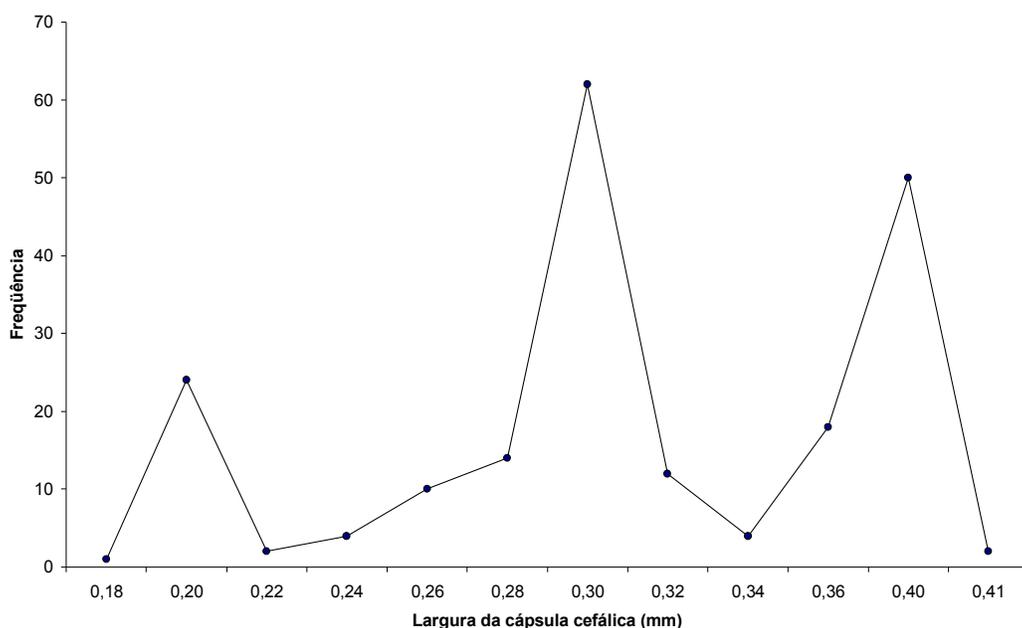


Figura 2. Distribuição de frequência da largura (mm) da cápsula cefálica de larvas da formiga *Ectatomma vizottoi*.

A taxa de crescimento da cápsula cefálica foi de 1,4 mm do primeiro para o segundo instar e 1,375 mm do segundo para o terceiro. E a taxa média de crescimento da espécie foi de 1.387 mm (Tabela I).

Tabela I – Médias da largura (mm) da cápsula cefálica de larvas da formiga *Ectatomma vizottoi* e taxa de crescimento dos ínstaes larvais.

Ínstaes larvais	Amplitude (mm)	Frequência	Média do comprimento (mm)	Desvio padrão (mm)	Taxa de crescimento	Taxa média de crescimento
1°	0,180-0,220	28	0,200	0,028	-	-
2°	0,240-0,320	106	0,280	0,057	1,400	1,387
3°	0,340-0,440	74	0,385	0,071	1,375	-

Houve diferenças significativas pelo teste Tukey entre as medias dos três grupos (Tabela II), confirmando então, a existência de três ínstaes durante o desenvolvimento larval da espécie (Figuras 1b-g).

Tabela II – Teste Tukey aplicado para os valores médios dos três instares larvais detectado em larvas de *Ectatomma vizottoi*. *resultado significativo.

Instares larvais	Média (1°)	Média (2°)	Média (3°)
	0,200	0,280	0,385
1°	-	0,0464*	0,0004*
2°	0,0464*	-	0,0051*
3°	0,0004*	0,0051*	-

Pupas

As pupas (n=50) apresentaram um comprimento médio de $9,450 \pm 2,887$ mm e diâmetro médio de $4,13 \pm 0,274$ mm e são envoltas por um casulo de seda marrom claro (Figura 1h-i).

3.2 Diferenciação morfológica de castas

As rainhas de *E. vizottoi* são visualmente maiores do que as operárias (Figuras 3 e 4). Elas possuem asas ou cicatrizes alares, uma vez que as asas são perdidas, a tégula e três ocelos sobre a cabeça da rainha, além do abdome mais desenvolvido (Figuras 3, a e b).

Todas as medidas morfológicas analisadas foram significativas, sendo que o comprimento máximo da cabeça apresentou uma média de $2,20 \pm 0,16$ mm (n=57) para operárias, e $3,09 \pm 0,12$ mm (n=9) para rainha (t=18,59; p=0,000). A média do comprimento do escapo antenal foi de $3,18 \pm 0,25$ mm nas operárias, e $3,51 \pm 0,24$ mm nas rainhas (t= 3,688; p= 0,002). O comprimento médio do mesossoma foi de $5,17 \pm 0,25$ mm nas operárias, e $7,08 \pm 0,40$ mm nas rainhas (t= 13,593; p= 0,000). A largura máxima do segundo tergito gastral foi de $2,43 \pm 0,19$ mm nas operárias, e $4,02 \pm 0,34$ mm nas rainhas (t= 13,440; p= 0,000).

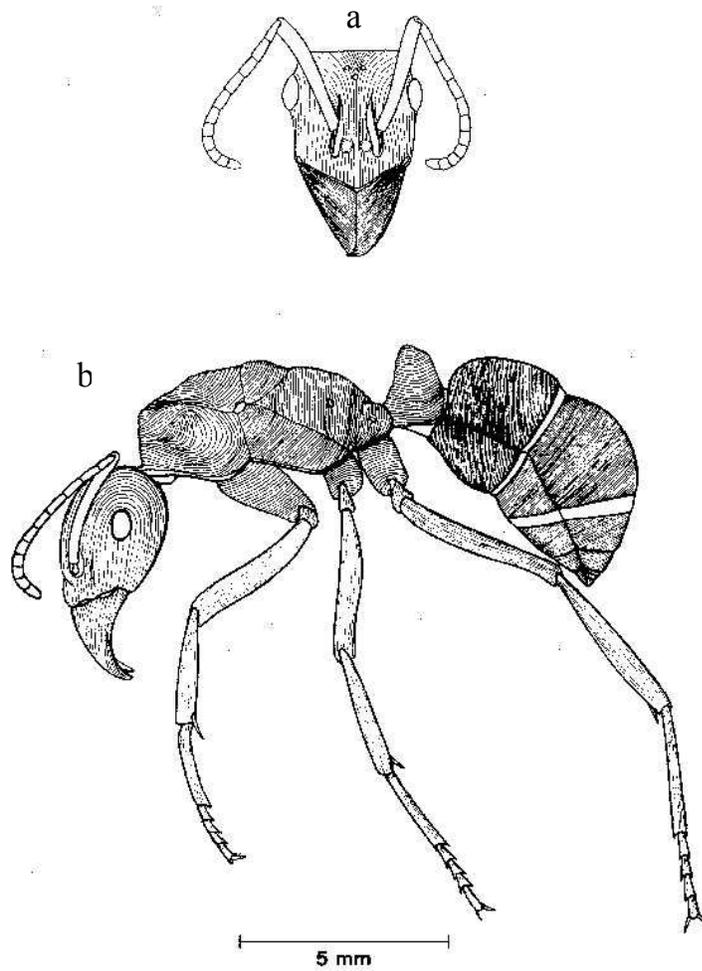


Figura 3. Rainha de *Ectatomma vizottoi*. a - Visão frontal da cabeça; b- Visão lateral do corpo. Desenhado por Jayme R. Somera.

Em relação aos machos (Figura 5, a e b) o comprimento máximo da cabeça foi em média $1,75 \pm 0,13$ mm ($n= 30$), o comprimento médio do escapo antenal foi de $0,47 \pm 0,06$ mm, o comprimento médio do mesossoma de $5,26 \pm 0,23$ mm e largura máxima do segundo tergito gastral $2,18 \pm 0,09$ mm.

4 DISCUSSÃO

O formato do ovo de *E. vizottoi* é semelhante aos de *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti 2000). O padrão de coloração é similar ao observado em *E.*

tuberculatum (Hora et al. 2007) e diferente dos de *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti 2000), os quais são de coloração marrom claro. Entretanto, os ovos tróficos nessas espécies são esbranquiçados, inclusive de *E. vizottoi*.

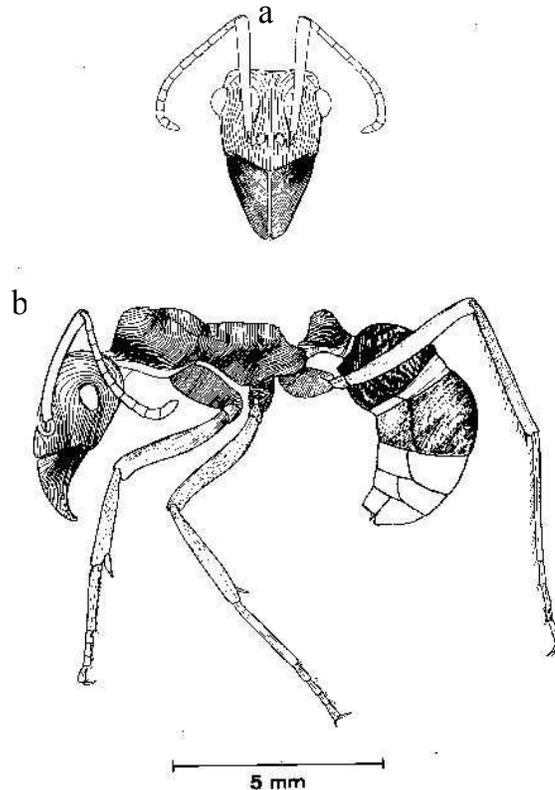


Figura 4. Operária de *Ectatomma vizottoi*. a - Visão frontal da cabeça; b- Visão lateral do corpo. Desenhado por Jayme R. Somera.

A coloração das larvas é similar à maioria das larvas de Hymenoptera e a morfologia está de acordo com a descrição de Wheeler e Wheeler (1971, 1979). Antonialli-Junior e Giannotti (2000) também verificaram numerosos pêlos ou tubérculos e mandíbulas esclerotinizadas nas larvas de *E. edentatum*.

Quanto ao número de ínstaes larvais, encontrou-se uma variação na taxa de crescimento, de 1,3 a 1,4 mm, na largura da cápsula cefálica das larvas. O intervalo

proposto pela regra de Dyar é de 1,1 a 1,9 mm. Portanto, a taxa média de crescimento de 1,4 mm está de acordo com o valor proposto pela regra de Dyar (Dyar 1890). Antonialli-Junior e Giannotti (2000) também verificaram que esta regra se aplica às taxas de crescimento das larvas de *E. edentatum*.

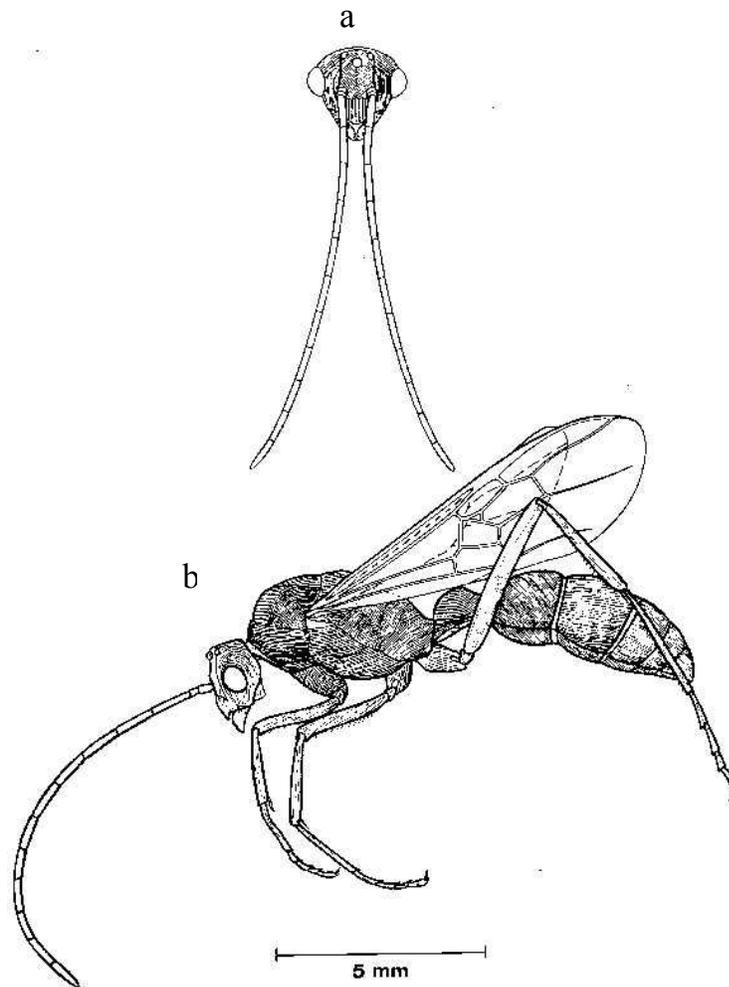


Figura 5. Macho de *Ectatomma vizottoi*. a - Visão frontal da cabeça; b- Visão lateral do corpo. Desenhado por Jayme R. Somera.

A ocorrência de três instares larvais de *E. vizottoi* é semelhante ao número encontrado durante o desenvolvimento larval de *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti 2000). Contudo, larvas de *A. silvestri* (Masuko 1990) apresentam cinco

instares larvais, *B. chinensis* (Masuko 1990), *O. haematodes* (Colombel 1978) e *P. villosa* (Zara e Caetano 2001) quatro instares (Tabela III).

Entre as poneromorfos o número de instares durante o desenvolvimento larval varia de três a cinco, já em Myrmicinae pode variar de três a seis e em Formicinae de três a cinco. Entretanto, em Ecitoninae, parece não haver variação, sendo que de três espécies estudadas (Tabela III), todas apresentam cinco instares larvais.

As características morfológicas das pupas desta espécie são similares às descritas por Wheeler e Wheeler (1979) para o grupo em questão. Wheeler e Wheeler (1979) relatam que o casulo de seda torna possível a emergência do adulto sem a ajuda de operárias. Em *E. edentatum*, assim como *E. vizottoi*, as pupas são protegidas por casulo (Antoniali-Junior e Giannotti 2000), diferentemente da Myrmicinae *Solenopsis* sp, na qual as pupas são do tipo exarada (Hölldobler e Wilson 1990).

As quatro variáveis morfométricas analisadas mostraram diferenças significativas entre as duas castas. Esse resultado também é encontrado em outras espécies do mesmo gênero como *E. edentatum* (Antoniali-Junior e Giannotti 2001) e *E. opaciventre* (Antoniali-Junior e Giannotti 1997).

As rainhas desta espécie são maiores do que as operárias, destacando o gáster, incluindo o segundo tergito gastral das rainhas que é bem maior do que o das operárias. Possivelmente essa diferença é devido há um maior desenvolvimento dos ovários, os quais apresentam um número maior de ovariolos em relação a operárias, como em colônias de *E. brunneum* (= *quadridens*), operárias possuem de 1 a 2 ovariolos e, rainhas chegam até 15 ovariolos (Toledo-Mello & Caetano 1980).

Tabela III – Número de ínstares larvais em formigas. Q= rainha; M= machos; S= soldados; W= operárias.

Espécies de formigas	Adulto	Nº de ínstares	Referências
Amblyoponinae			
<i>Amblyopone silvestri</i>	QMW	5	1
Ectatomminae			
<i>Ectatomma edentatum</i>	W	3	3
Ponerinae			
<i>Brachyponera chinensis</i>	W	4	1
<i>Odontomachus haematodes</i>	QW	4	Colombel (1978)
<i>Pachycondyla villosa</i>	?	4	Zara e Caetano (2001)
Myrmicinae			
<i>Aphaenogaster rudis</i>	?	6? ²	1
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	QM	5	1
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	W	4	1
<i>Crematogaster stadelmanni</i>	QW	3	1
<i>C. striatula</i>	QW	3	1
<i>C. scutellaris</i>	QMW	3	1
<i>Chephalotes atratus</i>	?	4	1
<i>C. minutus</i>	?	4	Hölldobler e Wilson (1990)
<i>Messor aciculatus</i>	W	3	1
<i>Myrmica rubra</i>	W	3	1
(= <i>ruginodis</i>)			
<i>M. schrencki</i>	W	4? ²	1
<i>Monomorium pharaonis</i>	QMW	3	1
<i>Pheidole bicarinata</i>	QSW	4	1
<i>P. fervida</i>	QSW	3	1
<i>P. pallidula</i>	SW	3	1
<i>Solenopsis invicta</i>	QMW	4	1
<i>Tetramorium caespitum</i>	W	3	1
<i>Veromessor pergandei</i>	?	5	Wheeler e Wheeler (1987)
Ecitoninae			
<i>Eciton burchelli</i>	W	5	Wheeler e Wheeler (1986)
<i>E. hamatum</i>	W	5	1
<i>Neivamyrmex opacithorax</i>	?	5	Wheeler e Wheeler (1989)
Formicinae			
<i>Acantholepsis frauenfeldi</i>	W	5	1
<i>A. syriaca</i>	W	5	1
<i>Catagyphis cursor</i>	QMW	3	1
<i>Camponotus aethiops</i>	Q	6	1
<i>C. aethiops</i>	W	5	1
<i>C. aethiops</i>	Q	6	1
<i>Formica japonica</i>	M	3	1
<i>F. polycytena</i>	QMW	4	1
<i>Oecophylla longinoda</i>	W	3 (ou 4)	1
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	W	5	1
<i>Polyrhachis lamellidens</i>	W	4	1
<i>Paratrechina flavipes</i>	?	4	1

1- Copilado de Masuko (1990); 2- Sugerido, mas não confirmado pelos autores; 3-Antonialli-Junior & Giannotti (2000).

Fica evidente, portanto, o dimorfismo entre rainhas e operárias de *E. vizottoi*, assim como em *E. opaciventre* (Antonialli-Junior e Giannotti 1997), *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti 2001) e *E. ruidum* (e.g. Lachaud et al. 1999), sendo que nessa espécie ocorre mais de um tipo de rainha, as quais os autores denominaram de macroginas e microginas.

A coloração das operárias e rainhas está de acordo com aquela descrita por Almeida (1987). Fêmeas de *E. vizottoi* são, predominantemente marrom-amarelado, com o gáster ferrugíneo.

Os machos são visualmente menores do que operárias e rainhas, principalmente a cabeça, e suas antenas são maiores, com 13 artículos em relação às operárias e rainhas, que contém 12 artículos. E coloração dos machos é mais escura do que a das fêmeas.

5 AGRADECIMENTOS

Ao pesquisador Jacques Hubert Charles Delabie do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau (Ceplac-Ilhéus, BA), pela identificação dos exemplares. Ao desenhista Jayme Roberto Somera, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP). À pesquisadora Riviane R. Hora pela revisão deste manuscrito e a CAPES pela concessão da bolsa de Mestrado para o primeiro autor.

6 REFERÊNCIAS

Almeida AJ. 1987. Descrição de seis fêmeas do gênero *Ectatomma* Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Anais Sociedade Nordestina Zoologia 1: 175–183.

Antonialli-Junior WF, Giannotti E. 1997. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Advanced Zoology* 18: 64-71.

Antonialli-Junior WF, Giannotti E. 2000. Imature stages of workers of *Ectatomma edentatum* Roger, 1863 (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Zoociências* 2(2): 105-113.

Antonialli-Junior WF, Giannotti E. 2001. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 38: 1-12.

Bolton B. 2003. Synopsis and Classification of Formicidae. The American Entomological Institute 71: 1-370.

Chapman RF. 1998. The insects: structure and function. Cambridge University press, Cambridge. 770p.

Colombel P. 1978. Biologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Form): determinisme de la caste femelle. *Insectes Sociaux*. 25(2): 141-151.

Dyar HG. 1890. The number of molts of lepidopterous larvae. *Psyche* 5: 420-422.

Hölldobler B, Wilson EO. 1990. The Ants. Harvard University Press, Cambridge, UK, 732 pp.

Hora RR, Poteaux C, Doums C, Fresneau D, Fénéron R. 2007. Egg Cannibalism in a Facultative Polygynous Ant: Conflict for Reproduction or Strategy to Survive? *Ethology* 113: 909-916.

Lachaud J-P., Cadena A, Schatz B, Pérez-Lachaud G, Ibarra-Núñez G. 1999. Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. *Oecologia* 120: 515-523.

Masuko K. 1990. The instar of the ant *Amblyopone silvestri* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 17(2): 221-244.

Parra JRP, Haddad ML. 1989. Determinação do número de instares de insetos. Piracicaba, FEALQ, 49p.

Sehnal, F. 1985. Growth and life cycles. In: Kerkut GA, Gilbert LI, editores. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*. ed. Pergamon, p 1-86.

Toledo-Mello LV, Caetano FH. 1980. Padrões morfológicos do ovário de formigas *Ectatomma quadridens* (Hymenoptera: Ponerinae) e suas implicações funcionais. Rio Claro, 16p. (Trabalho de formatura – UNESP, Rio Claro, SP).

Wheeler GC, Wheeler J. 1971. Ant larvae of subfamily Ponerinae: second supplement. *Annals of the Entomological Society of America* 64(6): 1197-1217.

Wheeler GC, Wheeler J. 1979. Larvae of the social Hymenoptera. In: Hermann H R, editores. *Social Insects*, 1st ed. New York, Academic Press. p. 287-338.

Wheeler GC, Wheeler J. 1986. Young larvae of *Eciton* (Hymenoptera: Formicidae: Dorylinae). *Psyche* 93(3/4): 341-349.

Wheeler GC, Wheeler J. 1987. Young larvae of *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Psyche* 94: 303-307.

Wheeler GC, Wheeler J. 1989. Notes on ant larvae. *Trans. Am. Entomol. Soc.* 115: 457-473.

Wigglesworth VB. 1972. *The principles of insect physiology*. John Wiley e Sons. New York. 827p.

Zara FJ, Caetano FH. 2001. Number of larval Instars of the *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae: Ponerinae): Determined by the Rule of Dyar. *Sociobiology* 37(3b): 679-686.

CAPÍTULO III

Divisão de trabalho em *Ectatomma vizottoi* Almeida (Formicidae, Ectatomminae)

Alexsandro Santana Vieira¹; William Fernando Antonialli-Junior^{1, 2} & Wedson Desidério Fernandes^{1, 3}

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil. alexsvieira@yahoo.com.br

²Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 351, 79804-907, Dourados-MS, Brasil. williamantonialli@yahoo.com.br

³Universidade Federal da Grande Dourados. Rodovia Dourados/Itahum, KM 12, caixa postal 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil. wedson@ufgd.edu.br

Abstract. The division of labor between queens and workers and, virgin queen of three polygynous colonies of *Ectatomma vizottoi* were investigated under laboratory conditions. They were qualified 42 behavioral acts for workers, 19 for mated queen, and 24 for virgin queen, totaling 43 behavioral acts for the species, and the fecundated egg-layers is an exclusive task of mated queens, while the workers executed 16 exclusive behavioral acts. The behavioral category with acts of larger relevance of the mated queen was of brood care, while of the workers was maintenance of the colony. The virgin queen executed behaviors returned to the maintenance of the colony, what was not the case of the mated queen. The analysis of the ovarian development showed that the virgin queen present their ovariole little developed or even filamentous. Males of that species were more active than of other species, but they were never seen accomplishing maintenance tasks and defense of the nest. The differences found in the repertory of the two castes demonstrate that a clear division of labor exists and with just a mated queen and the virgin queen accomplish exclusive activities of the workers' behavioral repertory usually those that subsidize the maintenance of the colony.

Keywords: social insects, social organization, poneromorfias, behavioral acts.

Resumo. A divisão de trabalho entre operárias e rainha e, ginas de três colônias, de *Ectatomma vizottoi* foi investigada sob condições laboratoriais. Foram qualificados 42 atos comportamentais para operárias, 19 para rainhas, e 24 para ginas, totalizando 43 atos comportamentais para a espécie, sendo que a oviposição de ovos reprodutivos é uma tarefa exclusiva de rainha, enquanto operárias executaram 16 atos comportamentais exclusivos. A categoria comportamental com atos de maior relevância para rainhas foi de cuidado com a prole, enquanto a das operárias foi manutenção da colônia. As ginas executaram comportamentos voltados à manutenção da colônia, o que não foi o caso da rainha. A análise do desenvolvimento ovariano mostrou que as ginas apresentam seus ovaríolos pouco

desenvolvidos, ou até mesmo filamentosos. Machos dessa espécie foram mais ativos do que de outras espécies, mas nunca foram vistos realizando tarefas de manutenção e defesa do ninho. As diferenças encontradas nos repertórios das duas castas demonstram que existe uma clara divisão de trabalho, com apenas uma rainha e, as ginas realizando atividades exclusivas do repertório comportamental de operárias, geralmente aquelas que subsidiam a manutenção da colônia.

1 INTRODUÇÃO

A característica básica responsável pelo sucesso reprodutivo dos insetos sociais (térmitas, formigas, muitas abelhas e vespas) é a divisão de trabalho entre indivíduos da colônia (Gronenberg 1996). A qual tem sido um tópico importante para compreensão da evolução do comportamento social (Oster & Wilson 1978; Bourke & Franks 1995). O comportamento dos diferentes indivíduos de uma colônia de formiga é controlado por um sofisticado sistema de transferência de informações que permite a colônia inteira funcionar como um único superorganismo (Wilson 1971). Etogramas de diferentes espécies de formiga têm contribuído para qualificar e quantificar as maneiras pelas quais as tarefas são divididas entre os indivíduos (Wilson 1975; 1976a, 1976b; Wilson & Fagen 1974; Traniello 1978; Brandão 1978). Drogoul *et al.* (1992) introduziram o conceito de Etomodelo Estrutural (EMF), definindo um novo método para modelar organizações complexas como a sociedade de insetos sociais.

O grupo das poneromorfas (Bolton 2003) é grande e diverso, cujos representantes exibem uma mistura de morfologia e caracteres sociais basais e derivados. Por exemplo, *Amblyopone* (Erichson 1842) exibe morfologicamente e comportamentalmente características “primitivas”, enquanto que outros gêneros da tribo *Amblyoponini* Forel apresentam características derivadas, por exemplo, *Prionopelta amabilis* (Hölldobler & Wilson 1990; Peeters 1993, 1997).

Segundo Brandão (1983), nas colônias monogínicas ocorre uma divisão de trabalho nítida entre rainha e operárias, cabendo às operárias, a grande maioria das tarefas da colônia, como é o caso das colônias de *E. permagnum* (Forel 1908) estudada por Paiva & Brandão (1989) e *E. edentatum* (Roger 1863) estudada por Antonialli-Junior & Giannotti (2002). Existe uma grande variação de comportamento entre as espécies do grupo das poneromorfos, podendo ser encontradas espécies predadoras generalistas que se utilizam do ferrão bem desenvolvido para dominar suas presas, como é o caso da Ponerinae *Pachycondyla harpax* (Fabricius 1804) e da Ectatomminae *E. ruidum* (Roger 1860) e de outras mais restritas em sua alimentação como *Proceratium* (Roger 1863), uma Ponerinae, que se alimenta de ovos de artrópodes ou *Leptogenys* (Roger 1861) que se alimenta de isópodes. Outras como *E. tuberculatum* (Olivier 1792) agregam à sua dieta substâncias açucaradas, secretadas por alguns hemípteros, secreções de nectários extraflorais ou polpa de frutas caídas (Jaffé 1993; Caetano *et al.* 2002). Em *E. brunneum* (= *quadridens*) (Smith 1858) não se observa o recrutamento de operárias, nem mesmo em casos de presas grandes (Overall 1986). O que de fato ocorre é a chamada “facilitação social” (Wilson 1971), típico de espécies de formiga com colônias pequenas, como em *E. ruidum*, onde as operárias forrageiam individualmente, cada uma em seu território de caça, que visitam em intervalos mais ou menos regulares para capturar larvas, ovos de artrópodes e pequenos insetos vivos ou mortos (Caetano *et al.* 2002).

Em algumas espécies de formiga pertencentes a esse grupo, a função reprodutiva é exercida pelas operárias (Peeters 1987). Isto é possível porque, em contraste às formigas de outras subfamílias, as operárias retêm uma espermateca funcional, e quando fecundadas são denominadas de “gamergates” (Hölldobler & Wilson 1990). Em *Dinoponera quadriceps* (Kempf 1971) pode ocorrer uma ou várias “gamergates” na mesma colônia (Dantas-de-Araújo & Jaisson 1994). Em algumas espécies as rainhas fundadoras precisam forragear para alimentar a primeira geração de operárias, contrastando com as “gamergates”, que exibem um

limitado repertório comportamental, além de nunca forragearem fora do ninho (Peeters & Hölldobler 1995).

A organização social tem sido estudada em algumas espécies de *Ectatomma* Smith, 1858, como em *E. tuberculatum* (Lachaud & Fresneau 1987), *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. brunneum* (= *quadridens*) (Overall 1986), *E. ruidum* (Corbara *et al.* 1989; Pratt 1989), *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005).

Segundo Hölldobler & Wilson (1990) a poliginia é a ocorrência de múltiplas rainhas inseminadas na mesma colônia e esta característica se observa em várias espécies de formiga (Bourke & Franks 1995). A subfamília Ectatomminae inclui vários casos de espécies poligínicas, tendo como exemplo *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. ruidum* (Lachaud *et al.* 1999), *Gnamptogenys striatula* (Mayr 1884) estudada por Blatrix & Jaisson (2001), e *E. tuberculatum* que Hora *et al.* (2005) descrevem como sendo uma espécie de poliginia facultativa. Em *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) há monoginia funcional. Nesse contexto, o presente trabalho teve objetivo investigar como ocorre a divisão de trabalho entre as castas da formiga *E. vizottoi*.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

Foram coletadas três colônias de *E. vizottoi*: uma colônia (n= 1 gina e 1 rainha; 92 operárias e 7 imaturos) foi coletada no mês de abril de 2005 e as outras duas colônias nos meses de maio (n= 2 ginas e 1 rainha; 82 operárias e 55 imaturos) e agosto de 2006 (n= 4 ginas e 1 rainha; 123 operárias; 11 machos e 222 imaturos), no Campus da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul/UEMS, Dourados-MS (22°13'16''S; 54°48'20''W). Os exemplares coletados foram identificados através da comparação da coleção mirmecológica do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau (Ceplac-Ilhéus, BA), no

qual os espécimes *voucher* foram depositados sob o número 2196. Os ninhos subterrâneos foram escavados, conforme metodologia utilizada por Antonialli-Junior & Giannotti (1997, 2001).

As rainhas das colônias estudadas foram individualizadas marcando-se ponto(s) no tórax com tinta para aeromodelismo, similar ao método usado por Nakata (1996). As colônias foram mantidas sob condições laboratoriais em temperatura de aproximadamente 26°C, umidade relativa do ar entre 55-81% e ciclo de luz natural. Acondicionadas em ninhos artificiais (28 x 18 cm), construídos em gesso pré-moldado, com câmaras e túneis no plano horizontal, de acordo com Antonialli-Junior & Giannotti (2002). Cada ninho apresentava-se coberto com vidro para proteger a colônia de possíveis perturbações, inclusive aquelas causadas pelo próprio observador. Esse vidro era coberto com papel celofane vermelho para diminuir a luminosidade. O ninho foi mantido em uma caixa de vidro (68 x 38 x 30 cm) que funcionava como uma arena de forrageamento, onde eram oferecidas larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) e solução de água e mel na proporção (1:1) como alimento, além de água.

Com o auxílio de uma lupa manual foram realizados 20 horas de observações qualitativas, em sessões de 60 minutos cada, pelo método de todas as ocorrências (“*ad libitum*” *sensu* Altmann 1974), para a definição das principais categorias e atos comportamentais de ambas as castas. Após a construção do etograma qualitativo foram realizadas 121 horas de observações quantitativas, durante sessões de 60 minutos, com intervalo de 2 minutos, a cada 5 minutos, pelo método de varredura (“*scanning sample*” *sensu* Altmann 1974), totalizando 43.270 registros. Logo após a quantificação dos atos comportamentais foi calculado o valor de cobertura da amostra, valor estimado de acordo com Fangen & Goldman (1977), calculado por meio da expressão: $\theta = 1 - (N_1 / i)$, sendo “ N_1 ” o número de atos comportamentais observados apenas uma vez, e “ i ”, o número total de atos

comportamentais. Assim, quanto mais θ se aproxima de 1,0, melhor é a cobertura amostral. O estudo pode ser considerado completo quando θ variar entre 0,90 e 0,99.

Foi aplicado, ainda, o teste de qui-quadrado para duas amostras independentes, grau de liberdade igual a 1 e nível de significância, $p < 0.05$, para determinar as diferenças nos repertórios comportamentais de ambas as castas. O ciclo diário de 24 horas foi dividido em três períodos (6-12h, 12-18h e 18-6h) para a determinação do horário do pico de forrageamento.

Para o estudo do desenvolvimento ovariano, 12 operárias e 10 rainhas foram anestesiadas por choque térmico (3 a 5 min. a 4° C) e dissecadas sobre placa de Petri com solução salina para insetos. Utilizando-se um estereomicroscópio, os ovários foram removidos e o número de ovariolos foi contado com o auxílio de um alfinete entomológico.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Repertório comportamental

3.1.1 Localização espacial dos indivíduos nos ninhos artificiais

A maioria dos indivíduos passava a maior parte de seu tempo na segunda câmara, sendo que, de forma geral, a maioria dos diferentes estágios imaturos era mantida separada por grupos. Em ninhos naturais de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2001) e *E. vizottoi* (Vieira *et al.* 2007) a maioria dos adultos e imaturos sempre eram localizados juntos, nas últimas câmaras. Assim, mesmo em ninhos artificiais, com câmaras horizontais, as formigas tentavam reproduzir as condições de ocupação dos ninhos naturais.

As larvas de primeiro instar e os ovos permaneciam juntos, formando uma “pilha de microlarvas e ovos”, como descrito por Hölldobler & Wilson (1990) e também observado por Antonialli-Junior & Giannotti (2002) em colônias de *E. edentatum*. Em colônias de *E. tuberculatum* os ovos estão sempre separados (Hora *et al.* 2005). Na primeira câmara do

ninho era sempre observado de uma a três operárias que permaneciam próximas ao orifício de entrada e saída do ninho, agindo como guardiãs, assim como observado em ninhos naturais.

A localização de cada rainha dentro do ninho também foi monitorada. Na primeira colônia a rainha permaneceu 100% de seu tempo na segunda câmara do ninho, sempre próximo aos imaturos. Na segunda colônia a rainha permaneceu 83,30% do seu tempo na segunda câmara e, 16,70% na terceira câmara, onde também se localizavam alguns imaturos. E na terceira colônia a rainha permaneceu 90% de seu tempo na segunda câmara e, 10% na terceira, onde havia formas imaturas. As ginas, de todas as colônias analisadas, passaram, em média, um menor tempo (24%) na 2ª câmara comparadas às rainhas inseminadas. Elas permaneceram um maior tempo na primeira e terceira câmara (30,70% e 45,30%, respectivamente).

Nos três ninhos os detritos foram depositados externamente, nos cantos da arena de forrageamento. Os detritos consistiam de restos de casulos, fezes, adultos e imaturos mortos restos de presas. Em ninhos naturais de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2001) e de *E. vizottoi* (Vieira *et al.* 2007) foi observado que as formigas depositavam detritos nas últimas câmaras e em compartimentos específicos.

3.1.2 Etograma

O valor de cobertura amostral foi de $\theta = 0,98$, sendo considerado, portanto, completo (Fagen & Goldman 1977). Houve diferenças significativas entre os repertórios comportamentais da casta operária e da casta rainha (rainhas e ginas) (Tabela I). Quarenta e três atos comportamentais foram agrupados em oito categorias comportamentais, sendo que as operárias executaram 42 destes, as rainhas 19, e ginas 24 (Tab. I). Antonialli-Junior & Giannotti (2002) descreveram 42 e 28 atos comportamentais para operárias e rainhas de *E. edentatum*, respectivamente. Miguel & Del-Claro (2005) citam 47 atos para operárias e 12

para rainhas de *E. opaciventre* e, Pie (2002) descreveu 27 comportamentos para operárias e 7 para rainha, totalizando 28 diferentes comportamentos. Em outras poneromorfas, como *P. crassinoda* (Latreille 1802) estudada por Henriques & Moutinho (1994) foram descritos 33 e 12 atos comportamentais para operárias e rainhas, respectivamente. Em *P. stigma* (Fabricius 1804) estudada por Oliveira *et al.* (1998) foram descritos 23 diferentes atos comportamentais para a casta operária.

De todos os atos comportamentais observados, 17 apresentaram diferenças significativas em suas frequências entre a casta operária e a casta rainha (Tab. I). A oviposição de ovos reprodutivos foi o único comportamento exclusivo das rainhas, enquanto que as operárias apresentaram 16 comportamentos exclusivos. As ginas não apresentaram comportamentos exclusivos. A categoria comportamental que recebeu maior dedicação das rainhas foi a de cuidado com a prole, enquanto que para as operárias foi a de manutenção da colônia (Tab. I), similar ao descrito para colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002). As ginas executaram comportamentos voltados para a manutenção da colônia, como por exemplo, a atividade de forrageamento, diferentemente da rainha. A manutenção da colônia, por parte da rainha, não foi observada em qualquer outra espécie de *Ectatomma*, já estudada.

Foram qualificados e quantificados 14 atos comportamentais para machos de *E. vizottoi*, totalizando 1.007 registros. Em *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) também se observou o mesmo número, embora os machos não se apresentassem muito ativos, diferentemente de *E. vizottoi*, que se constatou que os machos são ativos 59% do tempo na colônia.

Os atos comportamentais da casta rainha e da casta operária foram agrupados em oito categorias distintas:

A) Limpeza do corpo

1- Auto-limpeza com o 1º par de pernas: O indivíduo esfregava o seu primeiro par de pernas nas peças bucais e, em seguida esfregava-o na cabeça e nas antenas, desde a porção proximal até a distal, e esfregava-o novamente em suas peças bucais. Os indivíduos sempre limpavam os lados correspondentes do corpo, ou seja, a perna de um lado do corpo sempre era usada para limpeza desse mesmo lado. Os outros dois pares de pernas também eram limpos com o primeiro par de pernas. Também observamos a auto-limpeza do primeiro par de pernas quando o indivíduo permanecia suspenso pelas pernas, de cabeça para baixo, agarrado na parede da câmara do ninho de gesso, inclinava o seu corpo para um lado e em seguida esfregava o primeiro par de pernas nos outros dois pares de pernas do outro lado do corpo para sua limpeza e, assim, esfregava-o em suas peças bucais. Esse foi o comportamento de auto-limpeza mais executado pelas operárias, rainhas e ginas, com operárias executando-o mais freqüentemente em relação à casta rainha (Tab. I), similar aos descrito para *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) e para a Ponerinae *Ponera pennsylvannica* (Buckley 1866) estudada por Pratt *et al.* (1994). Esse comportamento também foi executado com maior freqüência por ginas em relação à rainha (Tab. I).

2- Auto-limpeza com o 2º par de pernas: Foi um comportamento executado de forma similar ao anterior, com exceção de que este par de pernas não era esfregado nas peças bucais, mesmo antes ou depois de serem esfregados em quaisquer partes do corpo. Foi o segundo tipo de auto-limpeza mais executado por operárias, rainhas e ginas, entretanto, as operárias executaram-no mais freqüentemente do que a casta rainha (Tab. I), como também observado em *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002). Esse comportamento também foi executado por *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), e *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005), mas somente por operárias.

3- Auto-limpeza com o 3º par de pernas: Também era executado de forma similar aos anteriores, porém este par de pernas era utilizado para limpar o abdome, encurvando a parte anterior do corpo sobre a parte posterior, assumindo uma posição em forma de “C”, suspenso pelos dois primeiros pares e usando-se do terceiro para esfregar cada lado do abdome, respectivamente. Contudo, machos executavam este comportamento de forma diferente, esfregando o terceiro par de pernas no abdome apoiando-se nos outros pares de pernas, porém sem assumir a posição encurvada descrita acima. Esse comportamento foi o terceiro mais freqüente tipo de auto-limpeza executado por operárias, rainhas e ginas, sendo que operárias executou-o mais freqüentemente em relação à casta rainha (Tab. I). Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), e *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989) e *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005) rainhas nunca foram observadas executando esse comportamento. As ginas executaram-no com maior freqüência em relação à rainha (Tab. I).

4- Auto-limpeza da extremidade do gáster: Nesse comportamento a formiga assumia a posição de “C”, já descrita, e com as peças bucais esfregava-a na extremidade do gáster, movimentando a cabeça para cima e para baixo, e ao mesmo tempo abrindo e fechando as suas mandíbulas. Operárias envolveram-se nessa atividade com maior freqüência do que a casta rainha (Tab. I). Esse comportamento foi similar ao executado por indivíduos de colônias *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005), embora, nestes casos, foi executado somente pelas operárias. Diferentemente do etograma construído em *E. permagnum* por Paiva & Brandão (1989), *G. horni* (Santschi 1929) estudada por Pratt (1994), o qual não se observa esse comportamento. Esse comportamento também foi executado com maior freqüência por ginas em relação à rainha (Tab. I).

5- Auto-limpeza da mandíbula: O indivíduo aproximava-se do assoalho do ninho com as suas mandíbulas abertas e, inclinava a cabeça de um lado e limpava e, em seguida inclinava a

cabeça para o outro lado, para a limpeza da outra mandíbula. Esse comportamento foi o menos freqüente dessa categoria e executado somente pelas operárias (Tab. I). Este ato não foi descrito para nenhuma outra espécie desse gênero.

6- *Allogrooming* em operárias. *Allogrooming* é definido por Hölldobler & Wilson (1990) como o ato de limpar outro indivíduo. Uma das funções da limpeza do corpo seria impregnar a cutícula do companheiro de ninho com odor de sua colônia, o qual está ligado ao conteúdo de hidrocarbonetos cuticulares ou feromônio de superfície presentes no exoesqueleto. Estudos têm mostrado que o hidrocarboneto cuticular pode estar envolvido no reconhecimento de companheiros de ninho e distinção das castas dentro da colônia (Lenoir *et al.* 1999, Antonialli-Junior *et al.* 2007). Essa atividade foi executada tanto por operárias quanto por ginas, sendo executado mais freqüentemente por operárias (Tab. I). Esse comportamento era precedido por um toque de antenas quando um indivíduo se aproximava de um outro e, a seguir a limpeza pode ser iniciada em qualquer parte do corpo, e neste caso era executada com as peças bucais. Esse comportamento também era realizado por grupos de operárias, envolvendo até cinco indivíduos, limpando uma única operária recém emergida. Também foi observado um grupo de duas a três operárias limpando em grupo uma forrageadora que retornava ao ninho. Não foi observada a rainha e machos realizando a limpeza em operárias, assim como observado em *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989) e *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994). Entretanto, esse comportamento tem sido descrito em etogramas elaborados para as espécies *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) e *G. horni* (Pratt 1994).

7- *Allogrooming* em rainha: Executado de forma similar ao anterior e neste caso só operárias o executou (Tab. I). Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005), *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) e *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti

2002) foi observado o mesmo comportamento, contudo nesta última espécie foi executado tanto por operárias como por rainhas.

8- *Allogrooming* em macho: Somente operárias executaram esse comportamento (Tab. I), de forma similar aos anteriores. Não foi observado em outras espécies de mesmo gênero, mas descrito no repertório de *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994).

O comportamento de limpeza poderia representar uma forma de inibição de microorganismos, uma vez que estudos realizados com um suposto controle de formigas por fungo (Fernández-Marín *et al.* 2006) revelaram que formiga usa as secreções da glândula metapleurálica para diminuir ou impedir a germinação de conídios de fungos.

B) Cuidado com a prole

9- Parado sobre ou ao lado da pilha de ovos: O indivíduo permanecia parado sobre ou ao lado dos ovos com as pernas flexionadas e, às vezes, movimentava suas antenas para cima e para baixo, sem tocá-los. As rainhas gastaram mais tempo do que operárias executando esse comportamento (Tab. I), enquanto que as ginas foram vistas executando essa atividade uma única vez. Antonialli-Junior & Giannotti (2002) estudando colônias de *E. edentatum* e Pratt *et al.* (1994) estudando *P. pennsylvannica* descreveram que as rainhas destas colônias se envolviam mais nessa atividade. Segundo Hora *et al.* (2005) as rainhas gastam mais tempo protegendo os ovos, uma vez que ela investe energia para a reprodução. Em colônias de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989) e *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005) somente as operárias foram observadas executando essa tarefa. Em *G. horni* (Pratt 1994), e na Myrmicinae *Pheidole dentata* (Mayr 1886) estudada por Wilson (1976c) nenhuma casta executou esta atividade.

10- Inspeção de ovos: Durante a execução deste ato comportamental o indivíduo tocava com suas antenas os ovos ao se aproximar ou quando já estavam sobre ou ao lado das pilhas de ovos. Esta atividade não foi executada por ginas, foi executada por rainhas e operárias, sem

diferenças significativas (Tab. I), similar ao descrito para colônias de *E. brunneum* (Overall 1986), *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e *E. opaciventre* (Pie 2002). No entanto, em colônias de *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005), *P. crassinoda* (Henriques & Moutinho 1994) e *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) somente as operárias executam essa atividade. Em colônias de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989) a inspeção de ovos pela rainha é uma das tarefas mais executadas.

11- Carregar ovos: Tanto operárias quanto rainhas executaram essa atividade, embora sem diferença estatisticamente significativa. ginas nunca executaram este comportamento (Tab. I). O indivíduo carregava o ovo entre as suas mandíbulas, quando por algum motivo decidiam mudá-los de local. Também foi observado que quando havia perturbação na colônia, muitas vezes causadas pelo próprio observador, rapidamente alguns indivíduos seguravam o ovo entre suas mandíbulas, e os transportavam até outro local do ninho. Antonialli-Junior & Giannotti (2002) também observaram esse comportamento em colônias de *E. edentatum*, bem como, Paiva & Brandão (1989) em colônias de *E. permagnum*. Em colônias de *E. opaciventre* Pie (2002) e Miguel & Del-Claro (2005) descreveram este comportamento, contudo, nesta espécie somente as operárias executaram-no.

12- Lamber ovos: Foi uma atividade executada por operárias, por rainha e ginas, sem apresentar diferenças significativas, sendo que a rainha executou mais vezes (Tab. I). Esse comportamento foi observado em duas situações diferentes. Quando os ovos permaneciam empilhados o indivíduo tocava-os com suas peças bucais e com suas mandíbulas abertas, fazendo movimentos para cima e para baixo, possivelmente para umedecer e evitar desidratação dos ovos ou evitar contaminação por microorganismos. Em outra situação, tanto rainha quanto operárias, logo após a oviposição, segurava-o com auxílio do primeiro par de pernas, sempre mantendo as mandíbulas abertas, e realizava os mesmos movimentos descritos acima. Esse comportamento foi observado em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior &

Giannotti 2002) e *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005). Já em colônias de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989) *G. horni* (Pratt 1994) e *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) somente as operárias foram observadas executando esse comportamento.

13- Parado sobre ou ao lado da pilha de larvas: Foi um comportamento executado tanto pela casta rainha quanto pelas operárias e a atividade de cuidado com a prole mais executada pela rainha, executando-a com maior frequência do que as ginas (Tab. I). Foi observada em duas situações diferentes: uma quando um indivíduo permanecia sobre ou ao lado de uma única larva, com os tarsos sobre ela e, a outra situação, quando o indivíduo permanecia ao lado ou ao redor de uma pilha de larvas. Em todas as situações o indivíduo permanecia imóvel, movimentando ou não as antenas para cima e para baixo. Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) e de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) foi observado o mesmo, exceto que nesta última, essa atividade foi executada mais freqüentemente pelas operárias.

14- Inspeção de larvas: Tanto operárias quanto rainhas e ginas executaram essa atividade e, operárias executando-a mais freqüentemente em relação à casta rainha (Tab. I). Esse comportamento foi executado de maneira similar ao comportamento inspeção de ovos. Além disso, foi observado nove vezes, logo após a inspeção, o indivíduo praticava o canibalismo, o indivíduo iniciava sua alimentação pela parte posterior da larva, ou carregava a larva para fora do ninho e depositava-a no lixo. Esse comportamento também foi observado em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005), na última espécie a rainha executou mais freqüentemente. Contrariamente, *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. opaciventre* (Pie 2002) e *G. horni* (Pratt 1994), somente operárias executaram esse comportamento.

15- Carregar larva: Esse comportamento foi executado somente por operárias (Tab. I). Neste caso, o indivíduo carregava a larva entre as mandíbulas, sendo executado em duas situações

diferentes: quando havia algum tipo de perturbação na colônia e, quando havia larva preste a empupar. Na primeira situação, a operária aproximava-se da larva e com suas mandíbulas abertas, segurando-a com as mandíbulas, e a levantava, a ponto da larva não tocar o substrato, e depois permanecia imóvel. E essa ação de carregar a larva vem a corroborar com as observações de campo. Segundo Vieira *et al.* (2007), os imaturos de *E. vizottoi* eram sempre encontrados nas últimas câmaras e, levantado a hipótese de que as operárias carregassem os imaturos quando havia algum tipo de perturbação. A segunda situação foi quando um indivíduo retirava a larva de último instar do agrupamento de larvas e a carregava para um outro local na própria câmara, em seguida, outros indivíduos carregavam terra e depositavam ao lado desta larva para execução da empupação. Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e de *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005) as formigas executam comportamento similar. Paiva & Brandão (1989) observaram que rainhas de *E. permagnum* executam essa atividade com frequência maior do que operárias.

16-Lamber larvas: A casta rainha e operárias executaram esta atividade, embora, ginas executaram-na com maior frequência do que rainhas, e operárias executaram este comportamento mais frequentemente do que a casta rainha (Tab. I). Durante a execução deste ato foi observado grupos de formigas lambendo uma única larva, ao mesmo tempo, ou executando ao mesmo tempo esse comportamento em várias larvas. Larvas pequenas, possivelmente de primeiro instar larval, eram suspensas pelas operárias através das suas mandíbulas e com o auxílio do primeiro par de pernas giravam-na e, ao mesmo tempo lambiam e depois a depositava-a no assoalho do ninho. Nas larvas médias e grandes, possivelmente de segundo e terceiro instar larval, respectivamente, não foram suspensas pelo primeiro par de pernas pelas operárias para a execução da limpeza. Esse comportamento é executado por operárias e rainhas de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005). Entretanto, nas espécies *E. permagnum*

(Paiva & Brandão 1989), *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) e *P. dentata* (Wilson 1976c) esse comportamento é executado somente pelas operárias.

17- Auxiliar larva a empupar: Esse comportamento foi exclusivo de operárias (Tab. I). As operárias carregavam as larvas maiores, possivelmente de último instar, até próximas das pupas e, em seguida transportava grãos de terra entre as mandíbulas e depositava-os ao redor ou sobre a larva. A larva utilizava a terra para auxiliar seu corpo a girar em torno de seu próprio eixo, enquanto tecia o casulo. Também foi observado o mesmo comportamento em *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) e *Aneuretus simoni* (Emery 1893) estudada por Traniello & Jayasuriya (1985). Hölldobler & Wilson (1990) descrevem esse comportamento na Nothomyrmeciinae Australiana *Nothomyrmecia macrops* (Clark 1934), e concluiu que a terra facilita o giro da larva, enquanto tece o casulo.

18- Parada sobre ou ao lado da pilha de pupa: Comportamento executado tanto pela casta rainha quanto pelas operárias, com as operárias executando-o mais freqüentemente do que a casta rainha (Tab. I). As ginas executaram-no com maior freqüência do que rainhas (Tab. I). Esse comportamento foi executado de forma similar ao descrito “parada sobre ou ao lado da pilha de larvas”. Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) este comportamento também foi observado, sendo executado por rainhas e operárias. Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) é executado somente por operárias. Contudo, em colônias de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *G. horni* (Pratt 1994) e *P. dentata* (Wilson 1976c) não se observa esse comportamento.

19- Inspeção de pupas: Tanto operárias quanto rainhas e ginas executaram esse comportamento, sendo que as operárias executaram mais freqüentemente em relação à casta rainha (Tab. I). Esse comportamento foi realizado de forma similar à inspeção de ovos e larvas. Também foi observada em duas ocasiões, sendo retirada do casulo pelos indivíduos e

dilaceradas e, sendo oferecida para larvas e adultos. Esta atividade também é efetuada tanto por rainhas quanto por operárias em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005), e *G. horni* (Pratt 1994). Já em colônias de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. opaciventre* (Pie 2002) e *P. pennsylvannica* (Pratt et al. 1994) esse comportamento é executado somente por operárias.

20- Carregar pupa: Foi uma atividade exclusiva de operárias (Tab. I), e executada de maneira similar ao comportamento de carregar larvas. Essa atividade está presente no repertório comportamental de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005). Já em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) as rainhas foram observadas carregando pupas, embora com baixa frequência quando comparada a operárias.

21- Lamber pupa: Foi uma atividade exclusiva de operárias (Tab. I), e executada de forma similar ao comportamento de lamber ovos e larvas. Essa atividade também é exclusiva de operárias de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. opaciventre* (Pie 2002) e de *P. pennsylvannica* (Pratt et al. 1994). Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e de *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005) as rainhas também executam esse comportamento.

22- Auxiliar indivíduo a emergir: Também foi uma atividade exclusiva do repertório de operárias (Tab. I). Neste caso, as operárias abriam o casulo com o auxílio de suas mandíbulas, ajudando o indivíduo a emergir. Foram observadas concomitantemente duas a três operárias executando esse ato comportamental, sendo que logo após, era executado *allogrooming* no recém-emergido. Nos repertórios comportamentais das colônias de *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989), *E. opaciventre* (Pie 2002), *P. pennsylvannica* (Pratt et al. 1994) e de *A. simoni* (Traniello & Jayasuriya 1985) este comportamento também está presente. Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e de *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005) este comportamento não foi observado. Segundo Traniello & Jayasuriya (1985)

esse comportamento é encontrado em espécies de subfamílias mais derivadas, incluindo comportamentos de cuidado com a prole, há uma mescla de características sociais ancestrais e derivadas.

C) Alimentação

23- Alimentar larva com alimento sólido: Tanto operárias quanto ginas executaram esta atividade, sendo que as ginas executaram mais frequentemente (Tab. I). Esta atividade não foi observada em rainhas.

Quando as larvas do besouro *T. molitor* eram cortadas ao meio e colocadas na arena às operárias carregavam essas presas até a câmara dos imaturos e, lá outras operárias as recebiam e cortavam-nas em pedaços menores doando-os às larvas na região do “pescoço”, mesmo local onde eram doados os ovos tróficos; contudo em nenhuma ocasião foi observado ovo trófico ser doado a larvas de último instar. Segundo Traniello & Jayasuriya (1985) alimentar larvas com fragmentos de presas é uma característica ancestral. Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) as larvas também são alimentadas com pedaços de presas, contudo, esta atividade é efetuada tanto por operárias quanto por rainhas. Já em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005), *E. tuberculatum* (Hora *et al.* 2007), e *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) as larvas são alimentadas por pedaços de presas, entretanto, somente operárias executam esta atividade.

24- Transferência de alimento adulto-larva: Foi observado tanto ginas como operárias realizando essa atividade, sem diferenças significativas entre elas (Tab. I). Diferentemente do ocorrido anteriormente as operárias “preparavam” o alimento antes de oferecerem as larvas. Para isso, o indivíduo macerava a presa, em seguida apoiava o 1º par de pernas no corpo da larva e tocava a larva com suas antenas para finalmente encaixar suas peças bucais nas peças bucais da larva e transferir o alimento. Esse comportamento também foi observado na espécie *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002). Segundo Wilson (1971) formigas

Myrmicinae, Aneuretinae, Dolichoderinae e Formicinae realizam troca de alimento regurgitado e o seu intestino é modificado para armazenar e distribuir o alimento entre suas companheiras. Contudo, como descrito em outras espécies do grupo como, por exemplo, *E. tuberculatum* (Richard *et al.* 2004) o que deve ocorrer de fato em *E. vizottoi* é a pseudoregurgitação, na qual um indivíduo transfere o alimento líquido previamente coletado para mandíbula aberta de um companheiro de ninho.

25- Alimentar-se com sólido: Tipo de alimentação mais freqüente na colônia, sendo que as operárias foram observadas executando esse comportamento mais freqüentemente do que ginas. Não foi observada a rainha se alimentando com qualquer tipo de item sólido (Tab. I). Nessa atividade, operárias forrageadoras carregavam pedaços de *T. molitor* até a primeira câmara do ninho onde ali, ela mesma ou outros indivíduos da colônia alimentavam-se inserindo a cabeça diretamente na cavidade do corpo da larva e extraíndo o líquido corpóreo com suas peças bucais. Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) e *P. crassinoda* (Henriques & Moutinho 1994), este comportamento também foi observado sendo executado tanto por operárias como por rainhas. Já nas espécies *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e em *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) somente operárias foram observadas executando esse comportamento.

26- Canibalismo de imaturos: Tanto operárias quanto rainhas e ginas foram observadas alimentando-se de imaturos, sem diferença significativa entre a casta operária e a casta rainha (Tab. I). As ginas exerceram com maior freqüência em relação à rainha (Tab. I). Neste ato comportamental os indivíduos das colônias foram vistos se alimentando, de larvas e pupas. Geralmente os estágios canibalizados eram aqueles que depois de realizada a inspeção por algum indivíduo da colônia, era detectado algum tipo de problema morfológico ou fisiológico, e provavelmente eram considerados inviáveis e assim, era usado como recurso alimentar pelos membros da colônia. Em uma ocasião, após inspecionar uma larva, a operária cortou-a em

pedaços com auxílio das mandíbulas e alimentou-se. Também foi observada em duas ocasiões que a pupa foi retirada do casulo e dilacerada, sendo em seguida oferecida para larvas e adultos. Este tipo de comportamento também foi observado nas espécies *E. opaciventre* (Pie 2002) e *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002). O comportamento de oofagia, no caso ovos reprodutivos, não foi observado nessa espécie e nem mesmo em *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005), contudo, foi descrito em *E. tuberculatum* (Hora *et al.* 2007) e em espécies da Myrmeciinae *Myrmecia* (Fabricius 1804) estudada por Freeland (1958).

Segundo Hora *et al.* (2007) estudando *E. tuberculatum*, a qual possui poliginia facultativa, relatam que o canibalismo de ovos pode indicar competição por recursos nutricionais, especialmente quando escasso, provendo alimento rico em proteína, uma vez que, as rainhas roubam e se alimentam de ovos reprodutivos de outras rainhas. Tal comportamento pode indicar um conflito reprodutivo entre rainhas (Elgar & Crespi 1992; Ratnieks *et al.* 2006), no qual pode vir a apresentar uma forma de dominância pela rainha.

27- Alimentar-se de detritos: Esta foi uma atividade exclusiva das operárias (Tab. I). Foram observadas operárias resgatando e alimentando-se de pedaços de exoesqueleto que haviam sido depositados anteriormente no assoalho da arena, fora do ninho de gesso. Esse comportamento também foi observado nas colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), pelas operárias.

28- Transferência de alimento entre adultos: Somente operárias foram vistas executando este tipo de comportamento (Tab. I), que é basicamente, o de transferência de água, mel e de alimento líquido. O alimento líquido consistiu do líquido corpóreo extraído das presas, quando as mesmas eram dilaceradas. Um indivíduo receptor permanecia imóvel com suas mandíbulas abertas, a seguir o indivíduo doador se aproximava do receptor e este, podia ou não solicitar o recurso, através de toques de antenas na parte anterior da cabeça da doadora e, em seguida encaixava suas mandíbulas entre as mandíbulas da doadora que procedia a

transferência do alimento líquido. Algumas vezes, foram observadas formigas doadoras transferindo alimento, sem a solicitação de toque antenal por parte da receptora. Observou-se operárias transferindo alimento para machos, quando presentes nas colônias (ver Tab. I). As operárias nunca foram observadas transferindo qualquer tipo de líquido para as rainhas. Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) esse comportamento também foi observado, entretanto, além de operárias, também entre operárias e rainhas, mas não houve toque antenal como uma forma de solicitação de alimento. Mas o toque antenal foi observado em *P. villosa* (Fabricius 1804) por (Hölldobler 1985) e em outras espécies deste gênero (Hölldobler & Wilson 1990; Pratt *et al.* 1994).

D) Defesa do ninho

29- Guardar entrada do ninho: Esta atividade foi exercida somente por operárias e em alta frequência (Tab. I). Durante a execução desse comportamento, as operárias permaneciam imóveis na entrada do ninho, movimentando apenas as antenas, podendo ser executado por uma única operária ou por um grupo de duas a três operárias ao mesmo tempo. Comportamento similar ocorre nas espécies *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005). Em *E. brunneum* (= *quadridens*) (Giannotti & Machado 1992) sempre ocorre uma única guardiã na entrada do ninho. Esse comportamento também foi registrado em colônias de *N. macrops* (Jaisson *et al.* 1992), e segundo o autor, esse comportamento é ancestral, uma vez que em estudos sobre comportamentos mais basais, em abelhas eussociais, esta atividade parece ser um dos primeiros atos comportamentais a aparecer e na evolução da divisão de trabalho entre as operárias.

E) Manutenção da colônia

30- Forragear: Esse comportamento foi considerado como qualquer atividade fora do ninho, que incluía a busca de algum recurso ou eliminação de detritos.

Tanto as operárias quanto as ginas executaram esse comportamento, sendo que as operárias executaram essa atividade mais freqüentemente (Tab. I). Rainhas nunca foram observadas executando essa atividade. Muitas operárias foram vistas se alimentando na própria arena, mas geralmente transportavam a presa para o interior do ninho. Operárias predavam larvas de *T. molitor*, inicialmente localizando-as através de toques antenais no assoalho do ninho e ao determinar sua localização aproximavam-se e, em seguida as seguravam entre as mandíbulas, curvando seu abdome sobre a presa e ferroava-a. Segundo Traniello & Jayasuriya (1985) usar o ferrão para paralisar presa é uma característica ancestral. Salienta-se que presas que foram oferecidas na arena partidas ao meio e, portanto imóveis, não eram ferroadas.

Na arena, os indivíduos coletaram fluídos em dois recipientes localizados na arena, um deles contendo água e outro contendo melão. Em ambos os casos, o indivíduo escalava o recipiente e inclinava-se para alcançar o líquido. Na ingestão de água e melão o indivíduo permanecia com suas mandíbulas submersas no líquido, por certo tempo e, em seguida, retirava as mandíbulas do recipiente com uma gota de líquido, chamada de gota infrabucal, e carregava-a para dentro do ninho, para transferi-la para outros indivíduos. Neste caso, o indivíduo doador mantinha suas mandíbulas abertas, enquanto o receptor ingeria o líquido, sendo que o procedimento era antecedido pelo toque antenal na cabeça do doador. Esta é uma maneira típica de oferta de líquido entre as poneromorfas, como em *E. tuberculatum* (Weber 1946), em *P. villosa* e em *P. obscuricornis* (Emery 1890) por Hölldobler (1985), e *Paraponera clavata* (Fabricius 1775) estudada por McCluskey & Brown (1972). Esse comportamento é chamado de *social bucket*. De acordo com Hölldobler & Wilson (1990), este modo de transferência de líquido é o precursor da regurgitação estomodeal e esta hipótese é sustentada pelo fato que *Ectatomma* e *Paraponera* (Smith 1858), as quais executam *social bucket*, são membros da tribo Ectatommini Emery. Este grupo taxonômico é considerado o

mais próximo da ramificação, da qual originou a subfamília Myrmicinae, que executa freqüentemente a regurgitação.

Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) e *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) rainhas nunca foram observadas executando qualquer tipo de atividade de forrageamento. Já em colônias de *E. tuberculatum* (Hora *et al.* 2005) as ginas também foram observadas patrulhando a arena de forrageamento.

Em *E. vizottoi* nunca foi observado qualquer forma de recrutamento para busca de recurso, similar ao observado em *E. opaciventre* (Gonzaga & Dutra 1999) e *E. permagnum* (Paiva & Brandão 1989). Diferentemente de *E. brunneum* (Overall 1986) e *G. horni* (Pratt 1994) que se observa o recrutamento.

O pico da atividade de forrageamento de *E. vizottoi* ocorreu entre 6 e 12hs (46,54%) (Fig. 1). Durante os outros dois períodos, das 12 às 18hs e das 18 às 6hs, a atividade é contínua, porém numa freqüência menor, 30,31% e 23,16%, respectivamente. As colônias foram mantidas em faixa de temperatura constante e em condições naturais de luz, é possível supor que o horário de preferência da atividade de forrageamento seja intrínseco da espécie. Diferentemente, *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) apresentou pico de forrageamento entre 18-6h e *E. tuberculatum* (Weber 1946), tem sua atividade de forrageamento mais intensa durante a noite, diminuindo ao amanhecer e mantém em nível baixo durante o dia.

31- Carregar material no ninho: Comportamento exclusivo das operárias (Tab. I). Esta atividade ocorria quando uma operária transportava qualquer tipo de material entre diferentes locais no interior do ninho, inclusive as larvas de *T. molitor*. Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) e de *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) foi observado

o mesmo. Já em *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) tanto as operárias como rainhas executaram essa tarefa dentro do ninho.

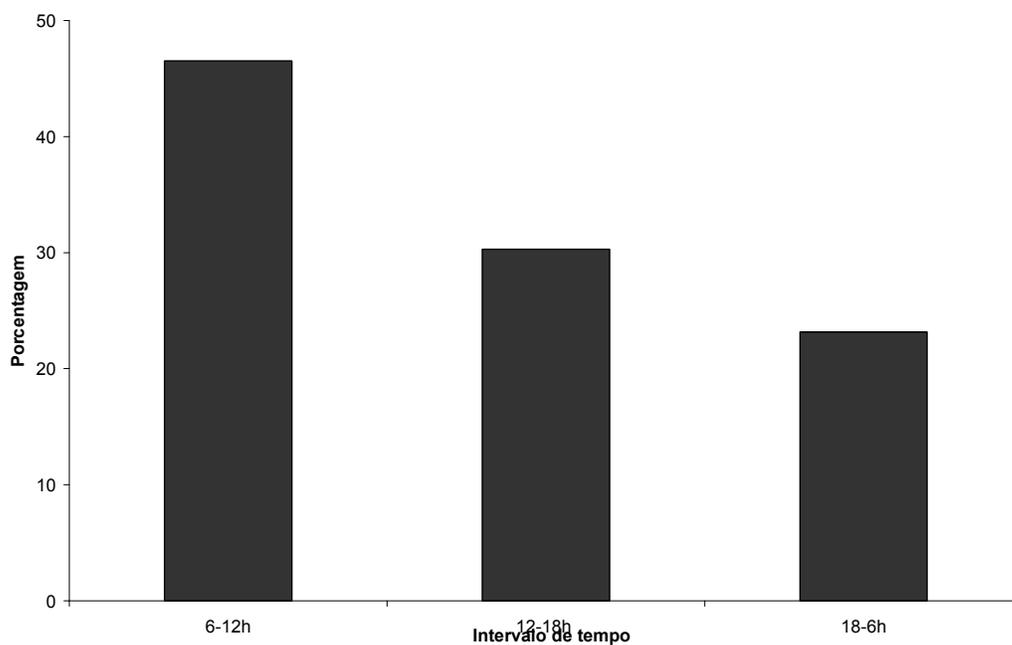


Fig. 1. Frequência de forrageamento, durante o ciclo diário de 24 horas, em três colônias de *Ectatomma vizottoi*, sob condições laboratoriais.

32- Carregar detritos: Atividade exclusiva de operárias (Tab. I). As operárias carregavam detritos entre as mandíbulas, para fora do ninho, sempre até os cantos da arena de forrageamento, esses detritos eram formados de fragmentos de casulos de operárias recém emergidas, larvas, pupas rejeitadas e pedaços de presas que foram denominadas de lixo. Essas pilhas de lixos eram inspecionadas e seus itens manipulados constantemente pelas operárias. Os indivíduos permaneciam sobre os detritos tocando-os com suas mandíbulas e, às vezes, transferiam detritos de uma pilha de lixo para uma outra. Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) também foi descrito esse comportamento executado por operárias. Operárias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) também executam este comportamento, mais dividem os depósitos de detritos em interno e externo ao ninho.

33- Lamber paredes das câmaras: Atividade executada, nas colônias tanto por operárias quanto por ginas, sem diferenças significativas entre elas (Tab. I). Durante a execução deste ato os indivíduos permaneciam suspensos na parede da câmara e com suas mandíbulas abertas

esfregavam as peças bucais, movimentando-se para cima e para baixo, na parede da câmara, possivelmente numa tentativa de impermeabilizá-las. Operárias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) em ninhos artificiais de gesso também executam este comportamento. Em ninhos naturais de *E. opaciventre* (Pie 2002) e *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 1997, 2001) há presença de uma substância de cobertura sobre as paredes, teto e assoalho das câmaras e túneis. Em ambos os casos, seria uma forma de aplicar a secreção produzida pela glândula metapleural, que é inibidora de microorganismos, possibilitando a manutenção de indivíduos adultos e imaturos em colônias nidificadas no solo (Wilson 1971; Hölldobler & Wilson 1990).

Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002) e *G. horni* (Pratt 1994) mantidas em condições artificiais foi descrito o comportamento de *wallpapering*, no qual operárias retiram pedaços de casulos e forram as paredes das câmaras (Hölldobler & Wilson 1986; Pratt, 1994; Peeters *et al.* 1994).

34- Inspeção ao ninho: Comportamento executado por operárias e ginas, sendo que operárias executaram mais freqüentemente em relação às ginas (Tab. I). A inspeção poderia ocorrer de duas maneiras, uma na qual um indivíduo circulava pelo ninho movimentando suas antenas para cima e para baixo sem tocar o assoalho; isso poderia ser executado em uma parte específica do ninho em uma única câmara, ou em um processo de inspeção do interior de todo o ninho de gesso por um único indivíduo. Também foi observada em algumas ocasiões operárias saindo do ninho e inspecionando a parte externa do ninho de gesso, bem como parte superior do vidro que funcionava como anteparo. Outro modo de inspeção era quando um indivíduo permanecia imóvel sobre algum lugar específico de uma câmara ou túnel com sua cabeça baixa tocando o assoalho à sua frente com suas antenas. Este comportamento também foi descrito nas espécies *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e em colônias de *Pachycondyla* (= *Megaponera*) *analis* (= *foetens*) (Latreille 1802) estudada por Villet (1990)

tanto por operárias quanto por rainhas. Já na espécie *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005) somente operárias executaram esse comportamento.

F) Interação

35- Tocar operárias com antenas: Comportamento executado por operárias, rainhas e ginas, com a casta rainha executando-o mais freqüentemente em relação à casta operária (Tab. I), mas ginas executaram esse comportamento com maior freqüência em relação às rainhas (Tab. I). O indivíduo aproximava-se de outro com suas antenas parcialmente abertas e em seguida estendia-a a frente tocando o outro indivíduo, na maioria das vezes em uma região dorsal do corpo. Em colônias de *E. edentatum* (Antoniali-Junior & Giannotti 2002) e *E. opaciventre* (Miguel & Del-Claro 2005) este comportamento também é executado por rainhas e operárias. Contudo, nas espécies *E. opaciventre* (Pie 2002) e *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) somente operárias executam esse comportamento. O papel do toque antenal é o de receber informação, em vez de enviá-lo. Formigas tocam o corpo de sua companheira de ninho para reconhecê-las, e não para informar-lhes de algo (Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, a função dos toques antenais e das pernas anteriores foram bem estabelecidas por um pequeno número de categorias de comunicação (Lenoir & Jaisson 1982). Em *D. quadriceps* (Monnin & Peeters 1999), e *P. villosa* (= *inversa*) *inversa* (Smith 1858) estudada por Kolmer & Heinze (2000) ocorrem o “antennal boxing”.

O comportamento chamado de *tandem running*, no qual os indivíduos tocam suas antenas na parte posterior do gáster de outro e o conduz para o recurso alimentar (Hölldobler 1971, 1984; Maschwitz *et al.* 1974), não foi observado entre indivíduos de *E. vizottoi*, nem na espécie *E. edentatum* (Antoniali-Junior & Giannotti 2002).

36- Tocar rainhas com antenas: Atividade executada por operárias e ginas (Tab. I). Esse comportamento era executado de forma similar ao descrito no ato comportamental acima. Em colônias de *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005), *E. edentatum* (Antoniali-

Junior & Giannotti 2002) e de *P. pennsylvannica* (Pratt *et al.* 1994) somente as operárias executaram essa atividade.

G) Reprodução

37- Oviposição de ovos reprodutivos: Comportamento exclusivo da rainha (Tab. I). A rainha permanecia imóvel com o corpo encurvado com sua cabeça quase tocando o abdome, adotando uma forma semelhante a um “C”. Após adotar essa postura a rainha esfregava as peças bucais na extremidade do gáster e em seguida realizava a oviposição. Quando exposto completamente o ovo, a rainha segurava-o entre suas mandíbulas. Este ato teve em média $7,5 \pm 3,72$ minutos de duração. Após a oviposição a rainha permanecia segurando o ovo, que apresentavam uma cor esbranquiçada, em seguida girava e lambia-os por um período variável de tempo até os mesmos adquirirem uma coloração marrom escura, e somente depois carregalos até a pilha de ovos. Em *E. tuberculatum* os ovos também muda de coloração, do branco ao escuro, algumas horas após a oviposição (Hora *et al.* 2007).

Na espécie *E. edentatum* esse comportamento também é executado exclusivamente por rainhas, e nesta o tempo médio de oviposição é de seis minutos (Antoniali-Junior & Giannotti 2002), com os ovos reprodutivos apresentando uma cor amarelada. E o mesmo observou-se em *E. opaciventre* (Pie 2002; Miguel & Del-Claro 2005). O comportamento de oviposição de *E. vizottoi* pode ser uma característica “primitiva” que foi conservada, pois ocorre em outras espécies mais basais, como em *Amblyopone* sp. (Traniello 1978).

38- Oviposição de ovos tróficos: Comportamento executado por operárias e ginas, sem diferenças significativas entre suas frequências (Tab. I). Foi considerado ovo trófico aqueles postos por operárias e por ginas que permaneciam esbranquiçados após a oviposição e, que em seguida eram colocados no “pescoço” da larva. O comportamento de oviposição era similar ao descrito para oviposição de ovos reprodutivos e teve em média $4,25 \pm 1,54$ minutos de duração. Nas espécies *E. opaciventre* (Pie 2002), *E. edentatum* (Antoniali-Junior &

Giannotti 2002), *E. tuberculatum* (Hora et al. 2007) e *P. pennsylvannica* (Pratt et al. 1994) os ovos tróficos são postos somente pelas operárias, sendo que nas operárias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2003), os ovos tróficos são esbranquiçados, como *E. vizottoi*.

H) Outros comportamentos

39- Imobilidade: Foi o comportamento mais freqüente dentro da colônia entre todos os grupos de indivíduos. As operárias permaneceram imóveis 39.8% do tempo enquanto que a casta rainha permaneceu 56.8% do tempo sem realizar qualquer atividade específica (Tab. I), sendo que as ginas permaneceram imóveis 70.5% do tempo e as rainhas 18.8%. Os indivíduos permaneciam aparentemente imóveis, no assoalho ou nas paredes das câmaras com suas cabeças voltadas para frente com o abdome quase em contato com o substrato.

Na espécie *E. edentatum* esta postura durante a aparente imobilidade é similar, com as operárias permanecendo imóveis 37,23% do seu tempo e as rainhas 43,47% (Antonialli-Junior & Giannotti 2002). De acordo com Hölldobler & Wilson (1990), todos os animais de sangue frio gastam a maior parte de seu tempo não fazendo nada em particular. Operárias da Ponerinae *Leptothorax acervorum* (Fabricius 1793), é um típico exemplo, permanecendo inativas 78% do tempo (Hölldobler & Wilson 1990). Franks et al. (1990), estudando *L. acervorum*, descreveu que as operárias que executam tarefas intra-nidais, bem como as que forrageiam são inativas 72% e 15% do tempo, respectivamente. Pratt et al. (1994) observaram que na espécie *P. pennsylvannica* as rainhas apresentam uma alta freqüência de imobilidade e se dedicam a atos de auto-limpeza e cuidado com a prole em baixas freqüências.

40- Movimentando-se dentro do ninho: Atividade executada por operárias, rainhas e ginas. A casta rainha executou-a mais freqüentemente do que operárias (Tab. I), sendo que as ginas executaram a atividade com maior freqüência do que rainhas. Os indivíduos eram observados executando movimentos rápidos, dentro do ninho, mudando de lugar entre as câmaras. Deve ser levado em consideração que, a perturbação causada pelo observador pede ter

desencadeado esse comportamento, embora todos os cuidados necessários para evitar esse estresse tenham sido tomados. Durante esses deslocamentos um indivíduo poderia passar sobre ou sob as operárias a sua frente ou até mesmo sobre ovos, larvas e pupas. Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) observou-se o mesmo tipo de comportamento.

41- Carregar operárias: Atividade exclusiva das operárias (Tab. I). Esse comportamento ocorria quando operárias puxavam operárias moribundas pelas pernas sem levá-las, para fora do ninho e as depositavam no lixo. Foi observado que logo após que operárias recém emergidas eram marcadas com tinta e devolvidas ao ninho, as operárias mais velhas rapidamente pegavam-nas e as carregavam para dentro do ninho, segurando-as com suas mandíbulas e as carregando sobre a cabeça. Quando a operária já estava morta ela era carregada através da mandíbula da transportadora, segurando-a em qualquer parte específica do corpo. Neste caso, esses cadáveres eram transportados para os depósitos de lixo na arena de forrageamento. Algumas vezes essas operárias mortas eram trocadas de lugar entre os montículos de lixo na arena. Antonialli-Junior & Giannotti (2002) estudando o comportamento em *E. edentatum* e Pie (2002) e Miguel & Del-Claro (2005) estudando *E. opaciventre* observaram comportamento similar. O comportamento de carregar operárias vivas também foi observado na Myrmicinae *Aphaenogaster (=Novomessor) cockerelli* (André 1893) estudada por Möglich & Hölldobler (1974). Segundo Wilson (1971) as operárias mortas pode ser comidas ou carregadas e descartadas fora do ninho. A postura assumida durante o transporte de adulto pode variar notavelmente entre os diferentes grupos filogenéticos de formigas (Hölldobler & Wilson 1990). A postura de transporte social mencionada é observado em *A. simoni* (Traniello & Jayasuriya 1985).

42- Carregar macho: Comportamento executado somente por operárias (Tab. I). A execução deste ato comportamental foi similar ao descrito acima.

43- Carregar rainha: Comportamento de carregar indivíduo executado de forma similar aos anteriores, executado exclusivamente por operárias (Tab. I). Neste comportamento, as operárias ao invés de levantar a rainha, puxavam-nas, deslocando-as de lugar. Antonialli-Junior & Giannotti (2002) observou o mesmo em *E. edentatum*.

3.1.3 Repertório comportamental de machos

Foram descritos 14 atos comportamentais para machos de *E. vizottoi*, distribuídos em cinco categorias comportamentais, totalizando 1.007 registros (Tab. I). Este foi similar ao repertório comportamental descrito para machos de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) e de *P. analis* (Villet 1990). Comparativamente, os machos executaram os três tipos de auto-limpeza mais freqüentemente do que a casta operária e a casta rainha. Não foram observados machos realizando limpeza em outro macho, similar ao descrito no repertório comportamental de machos de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002). Foi visto uma única vez um macho realizando limpeza em uma única operária, o que também foi observado em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002).

Os machos permaneceram imóveis 59.3% de seu tempo, enquanto permaneciam na colônia (Tab. I). Em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002) os machos permanecem 75.89% do tempo imóvel. Os atos comportamentais do repertório de machos de *E. vizottoi* são executados com freqüência baixa, já que permanece a maior parte de seu tempo imóvel, dentro do ninho (Tab. I), o que é muito similar ao que ocorre com machos de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002).

A espécie *E. vizottoi* exibe uma série de características consideradas ancestrais e derivadas. Alimentar a larva com alimento sólido, sem a ocorrência de trofalaxia, é uma característica “primitiva” (Hölldobler e Wilson 1986; Traniello e Jayasuriya 1985), ou mesmo a pseudotrofalaxia que está presente no grupo das poneromorfas, como por exemplo, *E. tuberculatum* (Richard *et al.* 2004) que após uma forrageira voltar ao ninho ela transfere o alimento por pseudoregurgitação. Em adição, a produção de ovos tróficos por operárias é uma característica considerada derivada (Wilson 1971). Estas misturas de características primitivas e derivadas também foram descritas em *E. opaciventre* (Pie 2002) e *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2003).

Tabela I. Repertório comportamental de operárias, rainhas e ginas de *Ectatomma vizottoi* Almeida 1987, em condições laboratoriais (n= 03 colônias, 121 horas de observações quantitativas).

Categoria comportamental Ato Comportamental	Operárias	Rainhas	Rainhas Virgens	χ^2
Limpeza do corpo				
1. Auto-limpeza; 1° par de pernas	0,05014	0,00672	0,04898	8,134*
2. Auto-limpeza; 2° par de pernas	0,01732	0,00134	0,01503	5,429*
3. Auto-limpeza; 3° par de pernas	0,01727	0,00134	0,01503	5,353*
4. Auto-limpeza; extremidade do gáster	0,00818	0,00134	0,00436	7,096*
5. Auto-limpeza da mandíbula	0,00010	-	-	-
6. <i>Allogrooming</i> em operária	0,04616	-	0,00436	111,625*
7. <i>Allogrooming</i> em rainha	0,01685	-	-	-
8. <i>Allogrooming</i> em macho	0,00297	-	-	-
Cuidado com a prole				
9. Parado sobre ou ao lado da pilha de ovos	0,01957	0,31720	0,00048	464,603*
10. Inspeção de ovos	0,00497	0,01613	-	0,254
11. Carregar ovos	0,00049	0,00403	-	1,631
12. Lamber ovos	0,00163	0,00269	0,00048	0,520
13. Parado sobre ou ao lado da pilha de larva	0,04540	0,38575	0,03055	326,761*
14. Inspeção de Larvas	0,01819	0,00538	0,00194	35,902*
15. Carregar larva	0,00121	-	-	-
16. Lamber larvas	0,03057	0,00134	0,00194	75,766*
17. Auxiliar larva a empupar	0,00816	-	-	-
18. Parado sobre ou ao lado da pilha de pupa	0,04537	0,04032	0,08972	32,221*
19. Inspeção de pupa	0,01792	0,00269	0,00970	54,054*
20. Carregar pupa	0,00304	-	-	-
21. Lamber pupa	0,00529	-	-	-
22. Auxiliar indivíduo a emergir	0,00007	-	-	-
Alimentação				
23. Alimentar larva com Alimento sólido	0,01221	-	0,00048	32,220*
24. Transferência de alimento entre adulto-larva	0,00094	-	0,00048	-

Continuação da tabela 1...

25. Alimentar-se com sólido	0,02054	-	0,00533	37,233*
26. Canibalismo de Imaturos	0,00289	0,00134	0,00097	3,142
27. Alimentar de detritos	0,00049	-	-	-
28. Transferir alimento entre adultos	0,00153	-	-	-
Defesa				
29. Guardar entrada de ninho	0,03349	-	-	-
Manutenção da colônia				
30. Forragear	0,11702	-	0,00533	306,009*
31. Carregar material no ninho	0,00175	-	-	-
32. Carregar detritos	0,00796	-	-	-
33. Lamber paredes das câmaras	0,00042	-	0,00048	0,026
34. Inspeção ao ninho	0,02568	-	0,00630	46,149*
Interação				
35. Tocar operária com antenas	0,00786	0,00941	0,02861	72,532*
36. Tocar rainha com antenas	0,00079	-	0,00048	0,649
Reprodução				
37. Oviposição de ovos reprodutivos		0,00672	-	-
38. Oviposição de ovos tróficos	0,00079	-	0,00048	0,649
Outros comportamentos				
39. Imobilidade	0,39858	0,18817	0,70514	184,052*
40. Movimentando-se dentro do ninho	0,00472	0,00806	0,02328	93,406*
41. Carregar operária	0,00133	-	-	-
42. Carregar macho	0,00010	-	-	-
43. Carregar rainha	0,00002	-	-	-

Os asteriscos (*) na coluna do teste Qui-quadrado indicam diferenças significativas entre atos comportamentais da casta operária e da casta rainha. (Teste Qui-quadrado, $p < 0,05$).

3.2 Análise do desenvolvimento ovariano de operárias, rainhas e ginas

As 12 operárias dissecadas apresentaram de 1 a 2 ovários por ovário (Fig. 2 e 3), semelhante ao aparelho reprodutor de operárias de *E. brunneum* (Toledo-Mello & Caetano 1980) e de *E. edentatum* (Antoniali-Junior & Giannotti 2002). Operárias de *P. striata* (Smith 1858) estudada por Thiele & Camargo-Mathias (1995) apresentam de 7 a 8 ovários por ovário, direito e esquerdo, respectivamente. *P. harpax* (Toledo-Mello & Caetano 1980) possuem de 2 a 9 ovários por ovário. *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Smith 1858) estudada por Camargo-Mathias & Caetano (1992) de 4 a 5 ovários por ovário, *P.* (= *Neoponera*) *obscuricornis* (Emery 1890) estudada por Fresneau (1984), *P.* (= *Neoponera*) *apicalis* (Latreille 1802) estudada por Fresneau (1984), *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi* (Forel 1890) estudada por Peeters (1982) e *P. crassinoda* (Fresneau 1984) apresentaram 3 ovários por ovário.

Das 12 operárias dissecadas oito delas apresentaram ovários semelhantes ao tipo A descrito para operárias de *E. brunneum* (= *quadridens*) (Toledo-Mello & Caetano 1980), o qual apresenta dois ovários filamentosos, sem a presença de ovócitos. Um do tipo C, o qual apresentou dois ovários filamentosos, porém com a presença de alguns ovócitos e ainda ocorreram três operárias com ovários definidos do tipo B, o qual apresenta um número menor de ovócitos comparado ao C (Fig. 2). Provavelmente as operárias com maior grau de desenvolvimento ovariano, do tipo B e C poderiam ser aquelas que faziam a postura de ovos tróficos, uma vez que os seus ovários mostram uma alta produção de ovócitos, como também observado para operárias de *E. brunneum* (Toledo-Mello & Caetano 1980), *P. villosa* (Camargo-Mathias & Caetano 1992). Em *E. edentatum* (Antoniali-Junior & Giannotti 2002) todos os ovários das operárias foram do tipo A. Não foi observado espermateca em nenhuma operária dissecada, contudo, foi detectada a presença de um reservatório de veneno (Fig. 3). Operárias de *E. brunneum* (= *quadridens*) (Toledo-Mello & Caetano 1980) e *E. edentatum*

(Antonialli-Junior & Giannotti 2002) também não apresentam espermateca. Em colônias monogínicas de *Harpagoxenus sublaevis* (Nylander 1849), um grupo de operárias apresenta uma linha hierárquica ordenada, na qual sua posição é determinada pelo grau de desenvolvimento ovariano (Bourke 1988).

Os ovócitos em ovários do tipo B e C (Fig. 2) provavelmente indicam ovócitos em estágio de re-absorção, semelhante aos corpos lúteos observados em ovários de operárias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti 2002), e diferentemente do que ocorre em ovários de operárias de *P. clavata*, na qual muitas possuem algum grau de desenvolvimento ovariano e, em muitas delas o último ovócito pode ser similar em forma e tamanho aos ovos reprodutivos (Breed & Harrison 1988).

Ovócitos em estágio de re-absorção pode representar produção prévia de ovos reprodutivos ou tróficos por operárias como ocorre em algumas espécies de *Myrmecia*, na qual todas as operárias possuem um ovário funcional, uma espermateca, e produzem ovos tróficos (Crossland *et al.* 1988). A presença desses pequenos ovócitos nos ovariolos das operárias de *E. vizottoi* pode indicar que em determinado momento da colônia algumas operárias tenham a possibilidade de produzir ovos tróficos, o que de fato foi observado. Por outro lado, em algumas espécies do gênero *Rhytidoponera* (Mayr 1862) ovos tróficos pode ou não ocorrer (Peeters 1987).

As análises dos ovários da casta rainha das três colônias estudadas de *E. vizottoi* indicam que ginas possuem os ovariolos pouco desenvolvidos, comparadas às rainhas, apresentando ovócitos em estágio de re-absorção e a espermateca sem a presença de líquido seminal. Já a rainha apresentou todos os seus ovariolos desenvolvidos, corpo amarelo e sua espermateca preenchida (Fig. 4).

As dez rainhas dissecadas apresentaram 12 ovariolos, no total, 7 no esquerdo e 5 no direito (Fig. 4). Rainhas de *E. edentatum* possuem 4 ovariolos por ovário (Antonialli-Junior

2002), e de *E. brunneum* (= *quadridens*) 15 ovários, no total (Toledo-Mello & Caetano 1980). Rainhas de *P. striata* (Theile & Camargo-Mathias 1995) de 6 a 7 ovários por ovário e *P. villosa* (Camargo-Mathias & Caetano 1992) apresentou de 4 a 5 ovários por ovário. Rainhas de *P. obscuricornis* (Fresneau 1984), *P. berthoudi* (Peeters 1982), *P. apicalis* (Fresneau 1984), *P. crassinoda* (Fresneau 1984) apresentam 3 ovários por ovário.

Numa colônia contendo cinco rainhas uma gina apresentou quatro ovários pouco desenvolvidos, do total de 12. Neste caso, cada um continha dois ovócitos grandes e um pequeno número de ovócitos pequenos, com a presença de corpo lúteo e a espermateca não se apresentava preenchida com líquido seminal. Outras duas ginas apresentaram somente dois ovários desenvolvidos dos 12, contendo dois ovócitos grandes e um pequeno número de ovócitos pequenos, com a espermateca, também, vazia (Fig. 5). Uma única gina apresentou os 12 ovários filamentosos e com um pequeno número de pequenos ovócitos com a espermateca vazia. Nesta colônia somente a rainha apresentou os 12 ovários desenvolvidos, todos contendo ovócitos maduros com sua espermateca preenchida com líquido seminal (Fig. 4).

A segunda colônia a qual continha três rainhas apresentou uma gina com dois ovários pouco desenvolvidos, contendo alguns ovócitos pequenos, e ovócitos em estágio de re-absorção com sua espermateca vazia. Outra gina apresentou somente os ovários filamentosos e um pequeno número de ovócitos pequenos, também, com sua espermateca vazia. A rainha apresentava todos os 12 ovários desenvolvidos, contendo ovócitos maduros e sua espermateca estava preenchida com líquido seminal. Na terceira colônia havia duas rainhas. A gina possuía somente ovários filamentosos e sua espermateca estava vazia, enquanto a rainha apresentou todos os 12 ovários desenvolvidos, contendo ovócitos maduros com sua espermateca preenchida com líquido seminal. Quantitativamente o ovário das rainhas e ginas é similar, diferindo no grau de desenvolvimento dos ovários.

Os resultados do estudo do desenvolvimento ovariano das rainhas presentes nas colônias corroboraram as observações comportamentais, na qual foi possível identificar somente uma rainha fazendo a postura de ovos reprodutivos e as ginas não foram vistas ovipositando e, exercia atividades voltadas à manutenção da colônia, o que denota, de fato, ainda que haja a presença de várias rainhas em uma colônia, uma situação de monoginia.

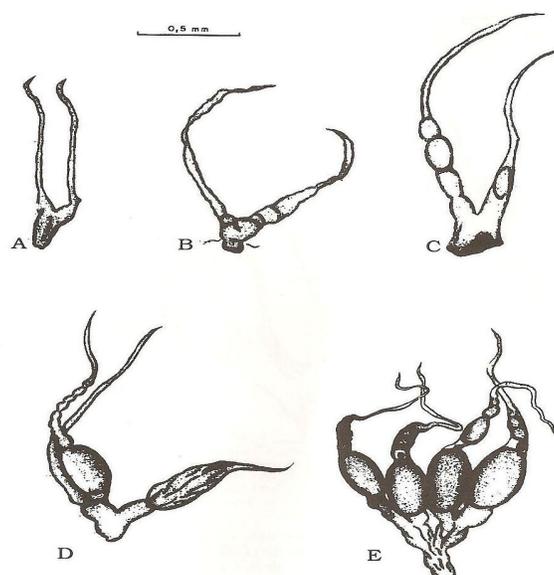


Fig. 2. Ovários de operárias de *Ectatomma brunneum* (= *quadridens*), de acordo com Camargo-Mathias *et al.* (1997). A, B, C, D e E indicam as condições morfológicas do desenvolvimento ovariano. Os tipos A, B e C foram encontrados em *E. vizottoi*.



Fig. 3. Ovários de uma operária de *Ectatomma vizottoi*. 1 – ovário esquerdo e seu respectivo ovaríolo filamentosos. 2 – ovário direito e seu respectivo ovaríolo filamentosos. 3 – glândula de veneno. A seta indica ovócito em estágio de re-absorção. Aumento de 40x.



Fig. 4. Ovários de uma rainha de *Ectatomma vizottoi*. 1 - ovário esquerdo com 7 ovaríolos. 2 - ovário direito com 5 ovaríolos. 3 - ovócitos maduros. 4 - corpo amarelo. 5 - espermateca. Aumento de 16 vezes.

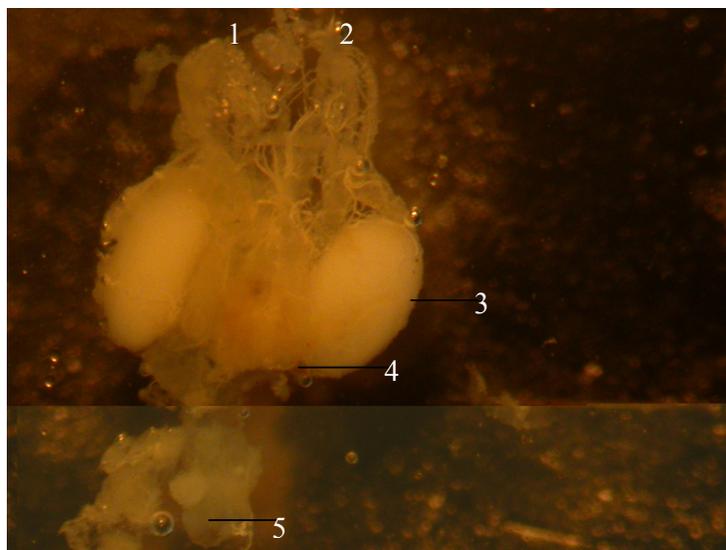


Fig. 5. Ovários de uma gina de *Ectatomma vizottoi*. 1 - ovário esquerdo com 7 ovaríolos. 2 - ovário direito com 5 ovaríolos. 3 - ovócito desenvolvido. 4 - corpo amarelo. 5 - espermateca vazia. Aumento de 25 vezes.

Conclui-se que o repertório comportamental de *E. vizottoi* é semelhante às outras espécies do mesmo gênero, apresentando contudo, diferenças em relação às outras poneromorfos. Em comparação às rainhas inseminadas, as ginas, além de apresentarem um número maior de comportamentos em seu repertório, executaram com maior frequência os atos comportamentais voltados à manutenção da colônia.

Desta maneira, embora a maioria das colônias, na natureza, apresentarem mais de uma rainha, o que ocorre de fato ocorre é uma monoginia, com apenas uma rainha comportando-se como poedeira. E as outras não inseminadas, apresentando um repertório comportamental mais próximo aos de operárias, executando atividades que normalmente rainhas não executariam.

Nesta espécie, assim como em outras desse gênero, há uma mescla de características basais, como por exemplo, as larvas são alimentadas diretamente com pedaços de presas sem a presença de trofalaxia e, derivadas, como a postura de ovos tróficos. Estas características

são mais um indício de que o comportamento social em grupos de formiga mais derivada evoluiu do grupo das poneromorfas.

4 AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao pesquisador Jacques Hubert Charles Delabie do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisa do Cacau (Ceplac-Ilhéus, BA), pela identificação dos exemplares. A Dr (a). Riviane R. Hora pelo auxílio no estudo do desenvolvimento ovariano. Ao mestrando (PPGECB) Thiago dos Santos Montagna pela auxílio na alimentação das colônias e a Capes pela concessão da bolsa de Mestrado para o primeiro autor.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour** **48**: 227-267.
- Antonialli-Junior, W. F. & E. Giannotti. 1997. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Advanced Zoology** **18(2)**: 64-71.
- Antonialli-Junior, W. F. & E. Giannotti. 2001. Nest Architecture and population Dynamics of the Ponerinae Ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology** **38(3)**: 1-12.
- Antonialli-Junior, W. F. & E. Giannotti. 2002. Division of Labor in *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology** **38(3b)**: 1-27.
- Antonialli-Junior, W. F. & E. Giannotti. 2003. Temporal Polyethism in Workers of *Ectatomma edentatum* (Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology** **41(2)**: 461-478.
- Antonialli Junior, W. F.; S. M. Lima; L. H. C. Andrade & Y. R. Suárez. 2007. Comparative study of the cuticular hydrocarbon in queens, workers and males of *Ectatomma vizottoi* (Hymenoptera, Formicidae) by Fourier transform-infrared photoacoustic spectroscopy. **Genetics and Molecular Research** **6(2)**: 1-8.
- Blatrix, R. & P. Jaisson. 2001. Reproductive strategy of the ponerinae ant *Gnamptogenys striatula* Mayer (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** **37**: 147-161.
- Bolton, B. 2003. **Synopsis and Classification of Formicidae**. Memoirs of the American Entomological Institute, Gainesville. 370 pp.

- Bourke, A. F. G. 1988. Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-marking ant *Hapagoxenus sublaevis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **23**(5): 323- 334.
- Bourke, A. F. G. & N. R. Franks. 1995. **Social Evolution in Ants**. Princeton, NJ: Princeton University Press. 526p.
- Brandão, C. R. F. 1978. Division for labor within the worker caste of *Formica perpilosa* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche** **85**(2-3): 229-237.
- Brandão, C. R. F. 1983. Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* Guerin (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Social Insects** **30**: 193-203.
- Breed, M. D. & J. M. Harrison. 1988. Worker size, ovary development and division of labor in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **61**(3): 285- 291.
- Caetano, F. H.; K. Jaffé & F. J. Zara. 2002. **Formigas: biologia e anatomia**. ed. F. H. C. 131pp.
- Camargo-Mathias, M. I. & F. H. Caetano. 1992. Ovarian morphology of the ants *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Ponerinae). **Revista Brasileira de Biologia** **52**(2): 257- 263.
- Camargo-Mathias, M. I.; E. Thiele, & F. H. Caetano. 1997. Female reproductive system of ant species of the subfamily Ponerinae: Review and new data. **Sociobiology** **29**(3): 307-321.
- Corbara, B.; J. P. Lachaud & D. Fresneau. 1989. Individual variability, social structure and division of labour in the ponerine and *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Ethology** **82**: 89–100.
- Crossland, M. W. J.; R. H. Crozier & E. Jefferson. 1988. Aspects of the biology of the primitive ant genus *Myrmecia* F. (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Australian Entomological Society** **27**(4): 305- 309.
- Dantas-de-Araújo, C. Z.; P. Jaisson. 1994. Modes de fondation des colonies chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Actes Coll. Insectes Sociaux** **9**: 79-88.
- Drogoul, A.; B. Corbara & D. Fresneau. 1992. Applying Ethomodelling to Social Organization in Ants. In. **Biology and evolution of social insects**. p. 375-383. Press, Leuven (Belgium).
- Elgar, M. A. & B. J. Crespi. 1992: **Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa**. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Fagen, R. M. & R. Goldman. 1977. Behavioral catalogue analysis methods. **Animal Behaviour** **25**: 261-24.

- Fernández-Marín, H.; J. K. Zimmerman; S. A. Rehner & W. T. Wcislo. 2006. Active use of the metapleural glands by ants in controlling fungal infection. **Proceedings of the Royal Society. B** **273**: 1689–1695.
- Franks, N. R.; S. Bryant; R. Griffiths & L. Hemerik. 1990. Synchronization of the behavior within nests of the ant *Leptothorax acervorum* (Fabricius): I. Discovering the phenomenon and its relation to the level of starvation. **Bulletin of Mathematical Biology** **52**(5): 597-612.
- Freeland, J. 1958. Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Mymecia*. **Australian Journal of Zoology** **6**: 1-18.
- Fresneau, D. 1984. Development ovarien et statut social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Poneriane). **Insectes Sociaux** **31**: 387- 402.
- Giannotti, E. & V. L. L. Machado. 1992. Notes on the foraging of two species of Ponerinae ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera: Formicidae). **Bioikos** **6**(1/2): 7-17.
- Gonzaga, M. O. & G. F. Dutra. 1999. Comportamento de forrageamento e estrutura do ninho de *Ectatomma opaciventre* (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **43**(3/4): 141-145.
- Gronenberg, W. 1996. Neuroethology of ants. **Naturwissenschaften** **83**: 15-27.
- Henriques, A. & P. R. S. Moltinho. 1994. Algumas observações sobre a organização social de *Pachycondyla crassinoda* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Revista Brasileira de Entomologia** **38**(3/4): 605-611.
- Hölldobler, B. 1971. Recruitment behavior in *Crematogaster socius* (Hymenoptera, Formicidae). **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie** **75**(2): 123-142.
- Hölldobler, B. 1984. Communication during foraging and nest-relocation in the African stink ant, *Paltothyreus tarsatus* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **65**(11): 40-52.
- Hölldobler, B. 1985. Liquid food transmission and antennation signals in Ponerinae ants. **Israel Journal of Entomology** **19**: 89-99.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson. 1986. Ecology e behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae) (1). **Insectes Sociaux** **33**: 45-58.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson. 1990. **The Ants**. ed. Spring-Verlag, Berlin. 732p.
- Hora, R. R.; E. Vilela; R. Fénéron; A. Pezon; D. Fresneau & J. Delabie. 2005. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). **Insectes Sociaux** **52**: 194-200.

- Hora, R. R.; C. Poteaux; C. Doums; D. Fresneau & R. Fénéron. 2007. Egg Cannibalism in a Facultative Polygynous Ant: Conflict for Reproduction or Strategy to Survive? **Ethology** **113**: 909-916.
- Jaffé, K.C. 1993. **El Mundo de las Hormigas**. ed. Equinoccio, Baruta. 188pp.
- Jaisson, P.; D. Fresneau; R. W. Taylor & A. Lenoir. 1992. Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* Clark. **Insectes Sociaux** **39**: 425-438.
- Kolmer, K. & J. Heinze. 2000. Rank order and division of labour among unrelated cofounding ant queens. **Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences B** **267**: 1729–1734.
- Lachaud, J.-P. & D. Fresneau. 1987. Social regulation in ponerine ants. In Pasteels, J. M., and Deneubourg, J.-P. (eds.), **From Individual to Collective Behavior in Social Insects** (Experientia Suppl., Vol. 54), Birkhäuser Verlag, Basel, 197–217p.
- Lachaud, J.-P.; A. Cadena; B. Schatz; G. Pérez-Lachaud & G. Ibarra-Nunez, 1999. Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerinae ant, *Ectatomma ruidum* Roger. **Oecologia** **120**: 515-523.
- Lenoir, A. & P. Jaisson. 1982. Evolution et rôle des communications antennaires chez les insectes sociaux. In: P. Jaisson, ed., Social insects in the Tropics. **Université Paris-Nord, Paris. 1**: 157-180.
- Lenoir A, Fresneau D, Errard C and Hefetz A (1999). Individuality and social representation concept. In: **Information Processing in Social Insects**. Birkhäuser Verlag, Basel, 219-237.
- Maschwitz, U.; B. Hölldobler & M. Möglich. 1974. Tandemlaufen als rekrutierungsverhalten bei *Brothronera tesserinoda* Forel (Formicidae: Ponerinae). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **35**(2): 113-123.
- McCluskey, E. S. & W. L. JR. Brown. 1972. Rhythms and other biology of the giant tropical ant *Paraponera*, **Psyche** **79**(4): 335-347.
- Miguel, T. B. & K. Del-Claro. 2005. Polietismo etário e repertório comportamental de *Ectatomma opaciventre* Roger, 1861 (Formicidae, Ponerinae). **Revista Brasileira de Zootecias** **7**(2): 297-310.
- Möglich, M. & B. Hölldobler. 1974. Social carrying behavior and division of labor during nesting moving in ants. **Psyche** **81**(2): 219-236.
- Monnin, T. & C. Peeters. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. **Behavioural Ecology** **10**(3): 323-332.
- Nakata, K. 1996. The difference in behavioral flexibility among task behaviors in a Ponerinae ant, *Diacamma* sp. **Sociobiology** **27**: 119-127.

- Oliveira, P. S.; M. Obermayer & B. Hölldobler. 1998. Division of labor in the Neotropical ant, *Pachycondyla stigma* (Ponerinae), with special reference to mutual antennal rubbing between nestmates (Hymenoptera). **Sociobiology** 31(1): 9-24.
- Oster, G. & E. O. Wilson. 1978. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 12: 1-352.
- Overall, W. L. 1986. Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Zoologia)** 2(2): 113-135.
- Paiva, R. V. S. & C. R. F. Brandão. 1989. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia** 49(3): 783-792.
- Paiva, R. V. S. & C. R. F. Brandão. 1994. Nests, population, and reproductive status of workers in the true giant queenless ponerinae ant *Dinoponera* Rogers (Hymenoptera: Formicidae). **Ethology, Ecology and Evolution** 7: 297- 312.
- Peeters, C. P. 1982. The reproductive strategy of the Ponerinae *Ophthalmopone berthoudi*: an insight into the evolution of ant eusociality. In: **The biology of social insects**. Breed, M. S. M. D.; C. D. Michener & H. E. Evans, eds. Westwiews Press, Boulder, Colorado. 220- 221.
- Peeters, C. P. 1987. The reproductive division of labour in the queenless Poneriane ant *Rhytidoponera* sp. **Insectes Sociaux** 34: 75- 86.
- Peeters C. P. 1993. Monogyny and polygyny in ponerine ants with and without queens. In **Queen Number and Sociality in Insects**, ed. L Keller. New York: Oxford Univ. Press. pp. 234–61
- Peeters, C. 1997. Morphologically “primitive” ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: **The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids**. Choe J. C. & Crespi B. J. ed(s). Cambridge University Press 372–391.
- Peeters, C.; B. Hölldobler; M. Moffett & T. M. MusthakAli. 1994. “Wall-papering” and elaborate nest architecture in the ponerine ant *Harpegnatos saltator*. **Insectes Sociaux** 41: 211–218.
- Peeters, C. P. & B. Hölldobler. 1995. Reproductive cooperation between queens and their mated workers: The complex life history of ant with a valuable nest. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 92: 10977-10979.
- Pie, M. R. 2002. Behavioral repertoire, age polyethism and adult transport in *Ectatomma opaciventre* (Formicidae: Ponerinae). **Journal of Insect Behavior** 15(1): 25-35.

- Pratt, S. C., 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. **Ethology** **81**: 313–331.
- Pratt, S. C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). **Insectes Sociaux** **41**: 255-262.
- Pratt, S. C.; N. F. Carlin & P. Calabi. 1994. Division of labor in *Ponera pensylvannica* (Formicidae: Ponerinae). **Insectes Sociaux** **41**: 43-61.
- Ratnieks, F. L. W.; K. R. Foster & T. Wenseleers. 2006: Conflict resolution in insect societies. **Annual Review of Entomology** **51**: 581—608.
- Richard, F-J; Dejean, A & Lachaud, J-P. Sugary food robbing in ants: a case of temporal cleptobioosis. **Comptes Rendus Biologies** **327**: 509-517.
- Thiele, E. & M. I. Camargo-Mathias. 1995. Estudo morfo-histológico e histológico do sistema reprodutor feminino de operárias e rainhas de formigas *Pachycondyla striata* (Hymenoptera: Ponerinae). Trabalho de Iniciação Científica, UNESP, Rio Claro, SP.
- Toledo-Mello, L. V. & F. H. Caetano. 1980. Padrões morfológicos do ovário de formigas *Ectatomma quadridens* (Hymenoptera: Ponerinae) e suas implicações funcionais. Rio Claro, 16p. (Trabalho de formatura – UNESP, Rio Claro, SP).
- Traniello, J. F. 1978. Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. **Science** **202**: 770-772.
- Traniello, J. F. A. & A. K. Jayasuriya. 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae: Aneuritinae). II. The social ethogram and division of labor. **Insectes Sociaux** **32**(4): 375-388.
- Vieira, A. S.; W. F. Antonialli-Junior & W. D. Fernandes. 2007. Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **51**(4): 313-317.
- Villet, M. H. 1990. Division of labor in the Metabele ant *Megaponera foetens* (Fabr.) (Hymenoptera, Formicidae). **Ethology, Ecology and Evolution** **2**: 397-417.
- Villet, M. H.; S. A. Hanrahan & C. Walther. 1990. Larval structures associated with larva-to-adult trophallaxis in *Platythyrea* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal Insect Morphology & Embryology** **5**: 243-256.
- Wasmann, E. 1899. Zur kenntnis schwieriger *Thorictus*-Arten. **Deutsche Entomologische Zeitschrift**. **39**(1): 41-44.
- Weber, N. A. 1946. Two commom ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Oliver) and *E. ruidum* Roger. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** **48**(1): 1-16.

- Wilson, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Wilson, E. O. & R. M. Fangen. 1974. On the estimation of total behavior repertoires in ants. **Journal of the New York Entomological Society** **82**: 106-112.
- Wilson, E. O. 1975. *Leptothorax duloticus* and the beginnings of slavery in ants. **Evolution** **29**: 108-119.
- Wilson, E. O. 1976a. A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). **Animal Behaviour** **24**: 354-363.
- Wilson, E. O. 1976b. Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **1**: 141-154.
- Wilson, E. O. 1976c. Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **1(2)**: 141-154.

CAPÍTULO IV

Polietismo etário em operárias de *Ectatomma vizottoi* Almeida (Formicidae: Ectatomminae)

A.S. Vieira¹; W. F. Antonialli Junior^{1,2,3} e W. D. Fernandes¹

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados. Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, 241, 79804-970, Dourados-MS, Brasil.

²Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. 351, 79804-907, Dourados-MS, Brasil.

³Endereço para correspondência, Laboratório de Ecologia, Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul. 351, 79804-907, Dourados-MS, Brasil. Fone: 067-34119180. williamantonialli@yahoo.com.br

Resumo. O polietismo etário foi descrito para operárias de *Ectatomma vizottoi*, na medida em que foi elaborado um repertório comportamental para duas classes estabelecidas: operárias mais novas e mais velhas. Observou-se diferenças significativas entre as frequência dos atos comportamentais entre este dois grupos. Das sete categorias descritas - num total de 36 atos comportamentais - verificou-se que operárias mais novas dedicam mais tempo ao cuidado com a prole, limpeza do corpo e alimentação, ao passo em que as operárias mais velhas se dedicam mais tempo a trabalhos de manutenção da colônia, bem como defesa do ninho e imobilidade.

Palavras-chave: formiga, Ectatomminae, polietismo etário, poneromorfas.

1 INTRODUÇÃO

A característica básica responsável pelo sucesso reprodutivo dos insetos sociais (térmitas, formigas, muitas abelhas e vespas) é a divisão de trabalho entre indivíduos reprodutivos e estéreis (Gronenberg, 1996) e esta característica tem se mostrado um tópico importante para a compreensão da evolução do comportamento social (Oster e Wilson, 1978; Bourke e Franks, 1995).

A divisão de trabalho dentro da colônia é uma das características que caracteriza os insetos sociais (Wilson, 1971). A variação de tamanho entre operárias é frequentemente associada à divisão de trabalho em colônias de formiga, na qual operárias maiores podem executar certas tarefas, tal como forragear, enquanto operárias pequenas podem se encarregar de outras, como o cuidado parental (Oster e Wilson, 1978). Fresneau *et al.*, (1982) e Fresneau (1984) estudando a diferenciação comportamental entre operárias de espécies pertencentes à subfamília Ponerinae, verificaram que essas diferenças não estão relacionadas ao tamanho das operárias. Na maioria das espécies estudadas, essa divisão é baseada em castas temporárias ou morfológicas, em outras palavras, grupos de indivíduos reconhecidos por sua idade ou por sua

morfologia especializam-se em tarefas particulares por período prolongado (Oster e Wilson, 1978).

O polietismo etário é muito comum em insetos sociais, particularmente entre as formigas (Wilson, 1971; Calabi, 1989), onde determinadas tarefas são exercidas em função da idade, isto é, operárias mais jovens realizam trabalhos dentro do ninho, enquanto as operárias mais velhas saem em busca de recursos para a colônia (Caetano *et al.*, 2002). Isto está relacionado ao maior risco ao se executar atividades externas, por exemplo, forrageamento (Wakano *et al.*, 1998). De acordo com MacDonald e Topoff (1988), a divisão de trabalho em função da idade geralmente está associada a modificações fisiológicas. O período de desenvolvimento ovariano corresponde à idade em que a operária tende ao cuidado com a prole e com a rainha, ocorrendo reabsorção ovariana no próximo período. O desenvolvimento da glândula de veneno corresponde ao período em que as operárias exercerão atividades ligadas à defesa e forrageamento.

O polietismo etário pode ainda ser entendido como uma variação (ou mudança) nas atividades exercidas pelos membros de uma colônia ao longo de seu desenvolvimento (Wilson, 1971; Calabi, 1989). Vários autores sugerem a possibilidade de diferentes graus de organização do polietismo etário, e que tal variação poderia indicar o nível de organização social dos insetos, na qual espécies mais derivadas seriam ergonomicamente mais especializadas (Hölldobler e Wilson, 1990; Jaisson *et al.*, 1992).

As Ponerinae, atualmente desmembrada em seis subfamílias (Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae), estão incluídas no grupo das poneromorfas (Bolton, 2003). É um grupo apropriado para estudos comparativos de organização social por ser considerado um dos mais evolutivamente basais, tanto comportamental quanto morfologicamente (Wheeler, 1910; Wilson, 1971; Hölldobler e Wilson, 1990).

No caso da subfamília Ponerinae pode-se observar o polietismo etário, tal como ocorre em *Pachycondyla villosa* (Pérez-Bautista *et al.*, 1985). Em operárias de *Odontomachus troglodytes* é possível descrever os estágios comportamentais: imobilidade, cuidado parental, a presença de operárias intermediárias, pré-forrageiras e forrageiras (Dejean e Lachaud, 1991). Na espécie *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *apicalis* (Fresneau e Dupuy, 1988), os estágios comportamentais são: cuidado parental, atividades específicas, atividades não específicas e forrageamento. Em *Platythyrea lamellosa* (Villet, 1990), o comportamento de operárias também é influenciado pela idade.

Ainda na subfamília Ponerinae pode ocorrer uma ausência completa de polietismo temporal, como é o caso de *P. cafferaria* (Agbogba, 1994), bem como na Amblyoponinae, *Amblyopone pallipes* (Traniello, 1978). Contudo, nesta mesma subfamília também pode ocorrer casos de polietismo etário, como por exemplo, entre as operárias de *A. silvestrii* (Masuko, 1996).

Em *E. brunneum* (= *quadridens*), por exemplo, ocorre a divisão de trabalho entre castas, entretanto, não é possível determinar se estas castas estão definidas especificamente pela idade (Overal, 1986). Estudos em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti, 2002) revelaram que não é possível reconhecer os distintos estágios da ontogenia comportamental entre as operárias desta espécie. Fénéron e Jaisson (1994) constataram que operárias de *E. tuberculatum* executam sucessivamente os distintos estágios comportamentais: imobilidade, cuidado com os imaturos, manutenção da colônia, guarda da entrada do ninho e, finalmente, o forrageamento. Segundo Myers *et al.*, (2006), existem atualmente 15 espécies dentro do gênero *Ectatomma*, sendo que o polietismo temporal foi estudado em *E. tuberculatum* (Champalbert e Lachaud, 1990; Fénéron e Jaisson, 1994), *E. brunneum* (= *quadridens*) (Overal, 1986), *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti, 2003) e *E.*

opaciventre (Pie, 2002; Miguel e Del-Claro, 2005). Nas Poneromorfas, portanto, pode ou não haver uma variação no comportamento das operárias de acordo com a idade.

Ectatomma vizottoi Almeida, 1987 é uma espécie de formiga do grupo das poneromorfas, pertencente à subfamília Ectatomminae, subfamília esta que se distribui em toda a região Neotropical (Bolton, 2003). O gênero apresenta uma diferenciação morfológica entre operárias e rainhas, como é o caso de *E. opaciventre* nas quais as rainhas são maiores do que as operárias (Antonialli-Junior & Giannotti, 1997).

O presente estudo tem por objetivo descrever se ocorre divisão de trabalho de acordo com a idade entre as operárias de *E. vizottoi*.

2 METODOLOGIA

Foram coletadas duas colônias de *E. vizottoi*, localizadas no Campus da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul/UEMS, em Dourados-MS (22°13'16''S; 54°48'20''W). As escavações dos ninhos subterrâneos foram feitas de acordo com a metodologia empregada por Antonialli-Junior e Giannotti (1997, 2001). A seguir as colônias foram então acondicionadas em ninhos de gesso (Antonialli-Junior e Giannotti, 2002; 2003) e mantidas sob condições laboratoriais à temperatura de aproximadamente 26⁰ C e sob ciclo de luz natural.

Segundo Miguel e Del-Claro (2005) e Wilson (1971), as operárias recém-emergidas são reconhecidas pela característica de possuírem uma coloração pálida em relação às operárias mais velhas existentes na colônia. Assim, cada indivíduo recém-emergido foi individualizado marcando-se ponto(s) do tórax com tinta para aerodelismo, similar ao método usado por Nakata (1996), usando cinco diferentes cores em combinações de duas a duas. Em seguida, as colônias eram escaneadas por cinco minutos, a intervalos de 2 minutos, durante sessões de 60 minutos, com o objetivo de quantificar os atos comportamentais executados pelos indivíduos marcados, pelo método de varredura (Altmann, 1974).

2.1 Análise dos Dados

As operárias (n= 35) foram agrupadas em dois grupos de idade: operárias mais novas, definidas como aquelas que não saem do ninho e, operárias mais velhas, aquelas que saem do ninho. Esta metodologia já tem sido empregada por Miguel e Del-Claro (2005). Segundo Hölldobler e Wilson (1990) as operárias mais velhas são aquelas que saem para forragear, devido ao maior risco ao exercer atividades externas. As diferenças entre os repertórios comportamentais desses dois grupos foram analisadas pelo teste do Qui-quadrado, com grau de liberdade 1 e nível de significância de 0,05.

3 RESULTADOS

Foram realizadas 93 horas de observações, num total de 10.131 registros. Observou-se que a idade média em que as operárias passam a executar atividades externas ao ninho foi de $95,774 \pm 35,674$ dias, na arena de forrageamento.

Durante suas vidas, as operárias se empenharam em atividades que foram agrupadas em sete categorias comportamentais: limpeza do corpo, cuidado com a prole, alimentação, defesa do ninho, manutenção da colônia, comunicação, e outros comportamentos, o qual se destaca a imobilidade (Figura 1). Constatou-se que operárias mais novas investem mais tempo no cuidado com a prole, seguido da limpeza do corpo e alimentação; por outro lado, dedicam menos tempo a atividades de defesa e manutenção da colônia. As operárias mais velhas investem mais tempo em atividades relacionadas à manutenção e defesa da colônia (Figura 1 e Tabela I). Operárias mais novas permanecem 26% de seu tempo imóvel, enquanto as mais velhas 40%.

A comparação entre os repertórios das operárias mais novas e mais velhas através do teste Qui-quadrado apontou diferenças significativas entre as frequências de 15 atos comportamentais (Tabela I). Sendo registrados 35 e 32 atos comportamentais para operárias

mais novas e mais velhas, respectivamente. Totalizando 36 atos comportamentais distribuídos em sete categorias comportamentais (Tabela I).

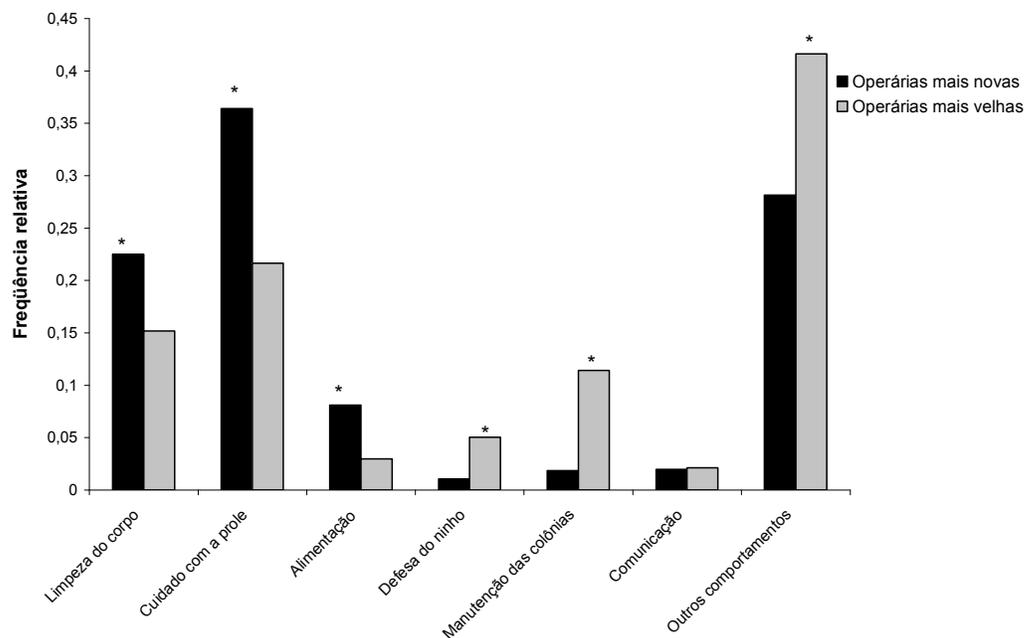


Fig. 1. Frequência relativa das sete categorias comportamentais executadas por operárias de *Ectatomma vizottoi*. Os asteriscos (*) sobre a barra indicam diferenças significativas entre os dois grupos de operárias. (Qui-quadrado, $p < 0,05$). Na categoria “Outros Comportamentos”, destaca-se a imobilidade com uma alta frequência.

4 DISCUSSÃO

Os resultados encontrados (Tabela I) indicam uma clara divisão de trabalho baseada na idade das operárias de *E. vizottoi*. Operárias mais novas se empenham significativamente em atividades ligadas ao cuidado com a prole e outras atividades intra-nidais, enquanto operárias mais velhas se dedicam mais frequentemente em atividades de manutenção da colônia, das quais a atividade de forrageamento foi a mais significativa.

A idade média em que as operárias passam a executar atividades extra-nidais, bem como de forragear, é próxima ao observado em *E. edentatum* (Antoniali-Junior e Giannotti, 2003), na qual as operárias forrageiam com idade média de 97 dias. Já operárias de *E. tuberculatum* (Champalbert e Lachaud, 1990), começam a executar atividades extra-nidais com menos de 45 dias. As operárias da Ponerinae *Ponera pennsylvannica* iniciam o

forrageamento entre 1 e 5 dias de idade, embora executem essa atividade com maior frequência quando as operárias são mais velhas (Pratt *et al.*, 1994). Na espécie *P.* (= *Neoponera*) *apicalis* (Ponerinae), somente as operárias mais velhas executam atividade de forrageamento (Fresneau e Dupuy, 1988). Já em colônias de *P. caffraria*, no sexto dia após emergirem, algumas operárias novas ocupam-se de trabalhos intra-nidais, enquanto outras saem para forragear (Agbogba, 1994). Uma das possíveis respostas em relação ao período na qual as formigas saem para forragear seria a necessidade da colônia para obtenção de recursos ou simplesmente por ser uma característica intrínseca das espécies, influenciado por hormônios, como por exemplo, em abelhas o hormônio juvenil (HJ) e o ecdisona são os principais hormônios que regulam o polietismo temporal (Robinson 1987), no qual indivíduos mais jovens apresentam uma titulação mais alta de HJ e com o decorrer da idade este título vai gradativamente abaixando enquanto o de ecdisona aumenta.

O fato de as operárias mais novas se dedicarem mais tempo ao cuidado com a prole, e as operárias mais velhas, à manutenção da colônia é semelhante ao encontrado em operárias de *E. tuberculatum* (Fénéron *et al.*, 1996), *E. edentatum* (Antonialli-Junior & Giannotti, 2003) e *E. opaciventre* (Miguel e Del-Claro, 2005). Em outra Ectatomminae, *Gnamptogenys horni*, as operárias também apresentam um padrão de polietismo temporal, as operárias mais novas concentrando-se em atividades de cuidado parental e as mais velhas na manutenção da colônia e forrageamento (Hölldobler e Wilson, 1990; Pratt, 1994).

O polietismo etário é encontrado também em outras poneromorfas, como *P. pennsylvannica*, na qual o cuidado com a prole também é executado com maior frequência pelas operárias mais novas, enquanto as mais velhas executam com maior frequência a atividade de forrageamento (Pratt *et al.*, 1994). O mesmo foi descrito para *P. sublaevis* (Ito e Higashi, 1991), *P.* (= *Neoponera*) *apicalis* (Fresneau e Dupuy, 1988), *O. troglodytes* (Déjean e Lachaud, 1991), e na Amblyoponinae *A. silvestrii* (Masuko, 1996). Contudo, operárias de *P.*

caffraria (Agbogba, 1994) e *A. pallipes* (Traniello, 1978) não apresentam este padrão de divisão de trabalho. Segundo Traniello (1978) a ausência de polietismo temporal em *A. pallipes* parece ser uma característica de “primitividade”, embora a biologia dessa espécie é curiosa, uma mistura ambígua de características sociais “primitivas” e “derivadas”.

O repertório comportamental de *E. vizottoi* está bem próximo daquele descrito por Miguel e Del-Claro (2005), para *E. opaciventre*, os quais descreveram 37 e 36 para operárias mais novas e mais velhas, respectivamente. Contudo, em colônias da mesma espécie Pie (2002) registrou 15 comportamentos mais efetivos no repertório de operárias mais novas e 27 no de operárias mais velhas. Um dos motivos poderia ser o tamanho das colônias.

Atividades de limpeza do corpo são executadas com maior frequência pelas operárias mais novas, este fato também foi observado por Antonialli-Junior e Giannotti (2003) em operárias de *E. edentatum*, as quais executam comportamentos ligados a essa categoria comportamental com alta frequência nos primeiros dias de vida e diminuem gradativamente com passar da idade. Ao contrário, nas operárias de *P. pennsylvannica*, a frequência dessa atividade aumenta de acordo com a idade (Pratt *et al.*, 1994). Já entre as operárias de *P. (=Neoponera) apicalis*, essa atividade é constante ao longo de toda a vida (Fresneau e Dupuy, 1988). Uma das funções da limpeza do corpo seria impregnar a cutícula do indivíduo companheiro com odor da colônia ligados aos hidrocarbonetos cuticulares do exoesqueleto. O “odor de colônia” é usado para distinguir companheiras de ninho de outras estranhas, no reconhecimento de castas, no desencadeamento do comportamento de *allogrooming* (limpeza e lambeduras entre diferentes indivíduos na colônia), bem como nas secreções que estimulam a troca de alimentos (Shorey, 1973).

Tabela I. Comparação entre o repertório comportamental de operárias mais novas e as operárias mais velhas de duas colônias de *Ectatomma vizottoi* Almeida 1987.

Categorias comportamentais	Operárias mais novas	Operárias mais velhas	χ^2
Atos comportamentais			
Limpeza do corpo			
1- Auto-limpeza do 1º par de pernas	0,08495	0,05973	19,52*
2- Auto-limpeza do 2º par de pernas	0,02508	0,00853	33,33*
3- Auto-limpeza do 3º par de pernas	0,02493	0,00853	32,89*
4- Auto-limpeza da extremidade do gáster	0,00600	0,00358	2,66
5- Auto-limpeza da mandíbula	0,00015	-	-
6- <i>Allogrooming</i> em operárias	0,07572	0,06689	2,50
7- <i>Allogrooming</i> em rainhas	0,00677	0,00440	2,20
8- <i>Allogrooming</i> em machos	0,00154	-	-
Cuidado com a prole			
9- Parado sobre ou ao lado da pilha de ovos	0,01385	0,00661	10,86*
10- Inspeção de ovos	0,00108	-	-
11- Carregar ovos	0,00031	0,00028	0,00
12- Lamber ovos	0,00139	0,00138	0,00
13- Parado sobre ou ao lado da pilha de larvas	0,12450	0,07817	46,35*
14- Inspeção de Larvas	0,03032	0,01266	30,28*
15- Carregar larvas	0,00169	0,00138	0,14
16- Lamber larvas	0,08156	0,03496	78,04*
17- Auxiliar larva à empupar	0,00508	0,00138	8,51*
18- Parado sobre ou ao lado da pilha de pupas	0,07156	0,05065	15,91*
19- Inspeção de pupas	0,02585	0,02257	1,01
20- Carregar pupas	0,00154	0,00303	2,49
21- Lamber pupas	0,00508	0,00330	1,65
Alimentação			
22- Alimentar larva com alimento sólido	0,02601	0,00523	54,21*
23- Transferência de alimento operária-larva	0,00215	0,00083	2,45
24- Alimentar-se com sólido	0,04601	0,02147	37,72*
25- Canibalismo de Imaturos	0,00569	0,00193	7,61*
26- Alimentar-se de detritos	0,00108	0,00055	0,72
Defesa do ninho			
27- Guardar entrada de ninho	0,01062	0,05037	148,0*
Manutenção da colônia			
28- Forragear/Coletar líquido	-	0,07900	-
29- Carregar material no ninho	0,00015	0,00055	1,23
30- Carregar detritos	0,00108	0,00165	0,59
31- Lamber paredes das câmaras	0,00123	0,00083	0,35
32- Inspeção ao ninho	0,01600	0,03193	27,21*
Comunicação			
33- Tocar operária com antenas	0,01939	0,02147	0,50
Outros comportamentos			
34- Imobilidade	0,26377	0,40077	139,7*
35- Movimentos dentro do ninho	0,01770	0,01541	0,72
36- Oviposição de ovos tróficos	0,00015	-	-

Os asteriscos (*) na coluna do teste Qui-quadrado indicam diferenças significativas entre atos comportamentais de operárias mais novas e mais velhas (Teste Qui-quadrado, $p < 0,05$).

O cuidado com a prole sendo executado com maior frequência pelas operárias mais novas, é similar ao observado por Antonialli-Junior e Giannotti (2003) em colônias de *E. edentatum*.

Champalbert e Lachaud (1990) estudando *E. tuberculatum* concluíram que as especializações comportamentais aparecem progressivamente de acordo com a idade, e existe um período sensível durante o qual o estímulo social afeta o estabelecimento de comportamentos relacionados ao cuidado com a prole.

A atividade de alimentar os imaturos é executada com maior frequência por operárias mais novas em relação a operárias mais velhas, diferente do descrito para *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti, 2003) e *E. opaciventre* (Pie, 2002), onde a frequência é similar para ambos os grupos de operárias.

O comportamento de alimentar-se com alimento sólido executado com maior frequência pelas operárias mais novas é similar ao observado em *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti, 2003). Isto ocorre, possivelmente, porque as operárias mais novas são aquelas que têm um cuidado parental maior quando comparado com as operárias mais velhas. O fato de as operárias nessa idade se ocuparem mais com as atividades ligadas ao cuidado com a prole, explica a maior frequência de canibalismo de imaturos observada nesse grupo, uma vez que mantém mais frequentemente em contato com os ovos, larvas e pupas, podendo assim detectar qualquer tipo de problema físico ou fisiológico com esses diferentes estágios.

O comportamento de oviposição de ovos tróficos foi observado uma única vez por uma com 94 dias de vida. A oviposição de ovos tróficos realizada por operárias ocorre em uma variedade de outros gêneros de formigas (Hölldobler e Wilson 1990). Em *E. opaciventre* esse comportamento também foi registrado uma única vez, entretanto, não foi relatada a idade da operária (Pie 2002). Em *P. pennsylvannica* a oviposição é realizada somente por operárias mais velhas, a partir de quinze dias de vida (Pratt *et al.*, 1994).

A imobilidade é mais efetiva entre as operárias mais velhas e é similar ao observado em colônias de *E. edentatum* (Antonialli-Junior e Giannotti, 2003) e *E. tuberculatum* (Champalbert e Lachaud, 1990). Por outro lado, em *P. (=Neoponera) apicalis* a imobilidade das operárias mais velhas nunca ultrapassou 15% (Fresneau e Dupuy, 1988). Tofts e Franks (1992) sugerem que o polietismo etário em formigas surge simplesmente como uma consequência de competição entre operárias por trabalho. Em seu modelo *foraging-for-work*, operárias mais novas competem com operárias mais velhas por um trabalho na colônia. Robinson *et al.* (1994) descrevem que a idade cronológica da operária por si só não é importante na determinação de tarefas realizadas, embora, a idade fisiológica das operárias, ou o estado de desenvolvimento comportamental, seja determinante. Por exemplo, o desenvolvimento comportamental de abelhas é regulado por níveis de hormônios juvenis e influenciado pelo genótipo das operárias (Page e Robinson, 1991).

5 AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao pesquisador Jacques Hubert Charles Delabie do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisa do Cacau (Ceplac-Ilhéus, BA), pela identificação dos exemplares. À Bianca Cavichia Desidério pela revisão lingüística e à Capes pela concessão da bolsa de Mestrado para o primeiro autor.

6 REFERÊNCIAS

- Agbogba, C. (1994). Absence temporal polyethism in the ponerinae ant *Pachycondyla caffaria* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae): early especialization of the foragers. *Behavioural Processes* **32**: 47- 52.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-267.

- Antonialli-Junior, W. F. and Giannotti E. (1997). Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Advanced Zoology*. **18(2)**: 64-71.
- Antonialli-Junior, W. F. and Giannotti E. (2001). Nest Architecture and population Dynamics of the Ponerinae Ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* **38(3)**: 1-12.
- Antonialli - Junior, W. F., Giannotti E. (2002). Division of labor in *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* **38(3b)**: 1-27.
- Antonialli-Junior, W. F. and Giannotti E. (2003). Temporal Polyethism in Workers of *Ectatomma edentatum* (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology* **41(2)**: 461-478.
- Bolton, B. (2003). Synopsis and Classification of Formicidae. *The American Entomological Institute* **71**:1-370.
- Bourke, A. F. G. and Franks, N. R. (1995). *Social Evolution in Ants*. Princeton, NJ: Princeton University Press. pp. 526.
- Caetano F, H., Jaffé K. and Zara F, J. (2002). *Formigas: biologia e anatomia*. ed. F.H.C. pp. 131.
- Calabi, P. (1989). Behavioral flexibility in Hymenoptera: Are exammmination of the concept of caste. In:Trager, E. J (Ed.), *Advances in Myrmecology*, Brill Press, Leiden, pp. 237-258.
- Champalbert, A. and Lachaud J. P. (1990). Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant. *Animal Behaviour*. **39**: 850-859.
- Déjean, A. and Lachaud, J. P. (1991). Polyethism in the ponerinae ant *Odontomachus troglodytes*: Interaction of age and interindividual variability. *Sociobiology* **18**: 177-196.
- Fénéron, R., Durand, J. L. and Jaisson, P. (1996). Relation between behaviour and physiological maturation in ponerinae ant. *Behaviour* **133**: 791-806.

- Fénéron, R. and Jaisson, P. (1994). Ontogeny of social behavior and nestmate brood in a Ponerinae ant. In. *12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects*. p. 63.
- Fresneau, D. (1984). Development ovarien et status social chez une fourmi primitive *Neoponera obscuricornis* Emery. *Insectes Sociaux* **31**: 387-402.
- Fresneau, D. and Dupuy, P. (1988). A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Animal Behaviour* **36**: 1389-1399.
- Fresneau, D., Garcia-Pérez, J. and Jaisson, P. (1982). Evolution of polyethism in ants: observational results and theories. Jaisson, P. (Ed.), In: *Social Insects in the Tropics*. Press de l'Université Paris-Nord, Paris **1**: 129-155.
- Gronenberg, W. (1996). Neuroethology of ants. *Naturwissenschaften* **83**: 15-27.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (1990). *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. pp. 732.
- Ito, F. and Higashi, S. (1991). Alinear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of queenless ant *Pachycondyla sublaevis*. *Naturwissenschaften* **78**: 80-82.
- Jaisson, P., Fresneau, D. R. and Leonir, A. (1992). Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* (Clack). *Insectes Sociaux* **39**: 425-438.
- MacDonald, P. and Topoff, H (1988). Biological correlates of behavioral development in the ant, *Novomessor albisetosus* (Mayr). *Behavioral Neuroscience* **102 (6)**: 986-991.
- Masuko, K. (1996). Temporal division of labor among workers in the Ponerinae ant, *Amblyopone silvestrii* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **28(1)**: 131-151.
- Miguel, T. B. and Del-Claro, K. (2005). Polietismo etário e repertório comportamental de *Ectatomma opaciventre* Roger, 1861 (Formicidae, Ponerinae). *Revista Brasileira de Zoociências* **7(2)**: 297-310.

- Myers, P., Espinosa, R., Parr, C. S., Jones, T., Hammond, G. S. and Dewey, T. A. (2006). *The Animal Diversity Web* (online). Accessed November 07, 2007 at <http://animaldiversity.org>.
- Nakata, K. (1996). The difference in behavioral flexibility among task behaviors in a Ponerinae ant, *Diacamma* sp. *Sociobiology* **27**: 119-127.
- Oster, G. and Wilson, E. O. (1978). *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton, NJ: Princeton University Press. **12**:1-352.
- Overall, W. L. (1986). Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Zoologia)*. **2(2)**: 113-135.
- Page, R. E. Jr. and Robinson, G. E. (1991). The genetics of division of labor in honey bees colonies. *Advanced Insect Physiology* **35**: 117-169.
- Pérez-Bautista, M., Lachaud, J.-P., Fresneau, D. (1985). La division de trabajo en la hormiga primitiva *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Folia Entomologica Mexicana* **65**: 119–130.
- Pie, M. R. (2002). Behavioral repertoire, age polyethism and adult transport in *Ectatomma opaciventre* (Formicidae: Ponerinae). *Journal of Insect Behavior* **15(1)**: 25-35.
- Pratt, S. C. (1994). Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux* **41**: 255-262.
- Pratt, S. C., Carlin, N. F. and Calabi, P. (1994). Division of labor in *Ponera pennsylvannica* (Formicidae: Ponerinae). *Insectes Sociaux* **41**: 43-61.
- Robinson, G. E., Page, R. E. Jr. and Huang, Z. -Y. (1994). Temporal polyethism in social insects is a developmental process (short communications). *Animal Behaviour* **48**: 467-469.

- Robinson, G. E. 1987. Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone. *Behavioral, Ecology and Sociobiology* **23**: 329-338.
- Shorey, H. H. 1973. Behavioral responses to insect pheromones. *Annals Review of Entomology* **18**: 349-380.
- Tofts, C. and Franks, N. R. (1992). Doing the right thing: ants, honey bees and naked mole-rats. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 346-349.
- Traniello, J. F. (1978). Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science* **202**: 770-772.
- Villet, M. H. (1990). Social organization of *Platythyrea lamellosa* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae): II. Division of labor. *South African Journal of Zoology* **25**(4): 254-259.
- Wakano, J. N., Nakata, K. and Yamamura, N. (1998). Dynamic model of optimal age polyethism in social insects under stable and fluctuating environments. *Journal of Theoretical Biology* **193**: 153-165.
- Wheeler, W. M. (1910). *Ants: their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York.
- Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

ANEXOS: NORMAS DE PERIÓDICOS

CAPÍTULO I E III - REVISTA BRASILEIRA DE ENTOMOLOGIA

INSTRUÇÕES PARA AUTORES

A Revista Brasileira de Entomologia (RBE), órgão da Sociedade Brasileira de Entomologia (SBE) publica trabalhos científicos inéditos produzidos na área da Entomologia. A RBE mantém seções destinadas à divulgação de comunicações científicas, resenhas bibliográficas e notícias de interesse.

Os manuscritos devem ser enviados preferencialmente via correio eletrônico, como arquivo(s) anexo(s). Poderão também ser submetidos impressos em papel (três vias), acompanhados dos arquivos em disquete ou CD. O texto deve ser editado, de preferência, em Microsoft Word®, em página formato A4, usando fonte Times New Roman tamanho 12, espaço duplo entre as linhas, com margem direita não justificada e com páginas numeradas. Usar a fonte Times New Roman também para rotulagem das figuras e dos gráficos. Apenas tabelas e gráficos podem ser incorporados no arquivo contendo o texto do manuscrito. Figuras em formato digital devem ser enviados em arquivos separados, com, no mínimo, 300 dpi de resolução para fotos coloridas e 600 dpi para desenhos a traço e fotos branco e preto, em formato tiff ou jpeg de baixa compactação. Não enviar desenhos e fotos originais quando da submissão do manuscrito.

O manuscrito deve começar com uma página de rosto, contendo: título do trabalho e nome(s) do(s) autor(es) seguido(s) de número(s) (sobrescrito) com endereço(s) completo(s), inclusive endereço eletrônico, e com respectivos algarismos arábicos para remissão. Em seguida, apresentar ABSTRACT, com no máximo 250 palavras, com o título do trabalho em inglês e em parágrafo único; KEYWORDS, em inglês, em ordem alfabética e no máximo cinco.

Na seqüência virá o RESUMO em português, incluindo o título e PALAVRAS-CHAVE, em ordem alfabética e equivalentes às KEYWORDS. Devem ser evitadas palavras-chave que constem do título e do resumo do artigo.

No corpo do texto, os nomes do grupo-gênero e do grupo-espécie devem ser escritos em itálico. Os nomes científicos devem ser seguidos de autor e data, pelo menos na primeira vez. Não usar sinais de marcação, de ênfase, ou quaisquer outros. Conforme o caso, a Comissão Editorial decidirá como proceder.

As referências devem ser citadas da seguinte forma: Canhedo (2004); (Canhedo 2003, 2004); Canhedo (2004:451); (Canhedo 2004; Martins & Galileo 2004); Parra *et al.* (2004).

As figuras (fotografias, desenhos, gráficos e mapas) devem ser sempre numeradas com algarismos arábicos e, na medida do possível, na ordem de chamada no texto. As escalas devem ser colocadas na posição vertical ou horizontal. As tabelas devem ser numeradas com algarismos romanos e incluídas, no final do texto em páginas separadas. Se necessário, gráficos podem ser incluídos no arquivo do texto e, como as tabelas, deverão vir no final do texto. As figuras em formato digital deverão ser enviadas em arquivos separados. O tamanho da prancha deve ser proporcional ao espelho da página (23 x 17,5 cm), de preferência não superior a duas vezes. Para a numeração das figuras utilizar Times New Roman 11, com o número colocado à direita e abaixo. Isto só deve ser aplicado para as pranchas quando em seu tamanho final de publicação. A fonte Times New Roman deve ser usada também para rotulagem inserida em fotos, desenhos e mapas (letras ou números utilizados para indicar nomes das estruturas, abreviaturas etc.) e em tamanho apropriado de modo que em seu tamanho final não fiquem mais destacados que as figuras propriamente ditas. As figuras originais não devem conter nenhuma marcação. A Comissão Editorial poderá fazer alterações ou solicitar aos autores uma nova montagem. Fotos (preto e branco ou coloridas) e desenhos a traço devem ser montados em pranchas distintas. As legendas das figuras devem ser apresentadas em página à parte. O custo da publicação de pranchas coloridas deverá ser arcado pelos autores.

Os AGRADECIMENTOS devem ser relacionados no final do trabalho, imediatamente antes das Referências. Sugere-se aos autores que sejam sucintos e objetivos. Para as REFERÊNCIAS, adota-se o seguinte:

1. Periódicos (os títulos dos periódicos devem ser escritos por extenso e em negrito, assim como o volume do periódico):

Zanol, K. M. R. 1999. Revisão do gênero *Bahita* Oman, 1936 (Homoptera, Cicadellidae, Deltocephalinae). **Biociências** 7: 73–145.

Martins, U. R. & M. H. M. Galileo. 2004. Contribuição ao conhecimento dos Hemilophini (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae), principalmente da Costa Rica. **Revista Brasileira de Entomologia** 48: 467–472.

Alves-dos-Santos, I. 2004. Biologia da nidificação de *Anthodioctes megachiloides* Holmberg (Anthidiini, Megachilidae, Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia** 21: 739–744.

2. Livros:

Michener, C. D. 2000. **The Bees of the World**. Baltimore, Johns Hopkins University Press, xiv+913 p.

3. Capítulo de livro:

Ball, G. E. 1985. Reconstructed phylogeny and geographical history of genera of the tribe Galeritini (Coleoptera: Carabidae), p. 276–321. In: G. E. Ball (ed.). **Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants**. Dordrecht, W. Junk Publishers, xiii+514 p.

Referências a resumos de eventos não são permitidas e deve-se evitar a citação de dissertações e teses.

As cópias do manuscrito, juntamente com os pareceres dos consultores, serão enviadas ao autor (ao primeiro, se em co-autoria ou ao autor indicado) para que sejam feitas as correções/alterações sugeridas. Estas cópias deverão ser devolvidas à Editoria da RBE juntamente com uma cópia impressa da versão corrigida e do respectivo disquete (devidamente identificado) ou por via eletrônica. Alterações ou acréscimos ao manuscrito enviados após o seu registro poderão ser recusados.

Nas Comunicações Científicas o texto deve ser corrido sem divisão em itens (Material e Métodos, Resultados e Discussão). Inclua o Abstract e o Resumo seguidos das Keywords e Palavras-Chave.

Provas serão enviadas eletronicamente ao autor responsável e deverão ser devolvidas, com as devidas correções, no tempo solicitado.

O teor científico do trabalho assim como a observância às normas gramaticais são de inteira responsabilidade do(s) autor(es). Para cada trabalho publicado serão fornecidas 10 (dez) separatas, independente do número de autores.

Sugere-se aos autores que consultem a última edição da revista para verificar o estilo e layout. Ao submeter o manuscrito o autor poderá sugerir até três nomes de revisores para analisar o trabalho, enviando: nome completo, endereço e e-mail. Entretanto, a escolha final dos consultores permanecerá com os Editores.

CAPÍTULO II - JOURNAL OF NATURAL HISTORY

Instructions for Authors

General Style

Authors are asked to take account of the diverse audience of the journal. Please avoid the use of terms that might be meaningful only to a local or national audience, or provide a clear explanation where this is unavoidable. However, papers that reflect the particularities of a social and cultural system are acceptable.

Some specific points on style follow:

1. “US” is preferred to “American”, “USA” to “United States”, and “UK” to “United Kingdom”.

2. Double quotation marks rather than single are used unless the “quotation is ‘within’ another”.

3. Punctuation should follow the British style, e.g. “quotation marks precede punctuation”.

4. Punctuation of common abbreviations should adhere to the following conventions: “e.g.”; “i.e.”; “cf.”. Note that such abbreviations should not generally be followed by a comma or a (double) point/period.

5. Dashes: en rules (–) and em rules (—) should be used where needed in applications on disk if possible, or be clearly indicated in manuscripts by way of either a double or a triple hyphen, (--) or (---), respectively.

6. Upper case characters in headings and references should be used sparingly, e.g. only the first word of paper titles, subheadings and any proper nouns begin upper case; similarly for the titles of papers from journals in the references and elsewhere.

7. Apostrophes should be used sparingly. Thus, decades should be referred to as follows: “The 1980s [not the 1980’s] saw ...”. Possessives associated with acronyms (e.g. APU), should be written as follows: “The APU’s findings that ...” but note that the plural is “APUs”.

8. All acronyms for national agencies, examinations, etc., should be spelt out the first time they are introduced in text or references. Thereafter the acronym can be used if appropriate, e.g. “The work of the Assessment of Performance Unit (APU) in the early 1980s ...” and subsequently, “The APU studies of achievement ...”, in a reference “(Department of Education and Science [DES] 1989a)”.

9. Brief biographical details of significant national figures should be outlined in the text unless it is quite clear that the person concerned would be known internationally. Some “suggested editorial comments in a “typical text are indicated in the following with square brackets: “From the time of H. E. Armstrong [in the 19th century] to the curriculum development work associated with the Nuffield Foundation [in the 1960s], there has been a shift from constructivism to heurism in the design of [British] science courses”.

10. The preferred local (national) usage for ethnic and other minorities should be used in all papers. For the USA, “African-American”, “Hispanic” and “Native American” are used, e.g.

“The African-American presidential candidate, Jesse Jackson ...”; for the UK, “Afro-Caribbean” (not “West Indian”), etc.

11. Material to be emphasized by italicization in the printed version should preferably be italicized in the typescript rather than underlined. Please use such emphasis sparingly.

12. Numbers in text should take the following forms: 300, 3000, 30 000 (not 30,000). Spell out numbers under 10 unless used with a unit of measure, e.g. nine pupils but 9 mm (do not introduce periods with units). For decimals, use the form 0.05 (not .05, × 05 or 0× 05). “%” (not “per cent”) should be used in typescripts.

13. Appendices should appear before the references section and after any acknowledgments section. The style of the title is shown by the following example:

“Appendix C: The random network generator”

Figures and tables within appendices should continue the sequence of numbering from the main body of the text. Sections within appendices should be numbered, for example, C.1, C.2. Equations in appendices should be numbered, for example, (C 1), (C 2). If there is only one appendix, it is referred to as “the appendix” and not called “Appendix A”.

Title and authors

Title: the title should be initial capital letter only (except for names), bold and centred on the page; e.g.

This is the title of the paper

For over-long titles, please supply a shortened version, which can be used as a running head for the article.

Authors: Author names should be given in block capitals with first names given in full with middle initials. Omit all titles. Followed by the link to the relevant affiliation (if there is more than one) indicated with superscript numbers; e.g.

ANDREW N. OTHER¹, & JOE BLOGGS²

Affiliation: Upper and lowercase. Separated by comma. Relationship to authors indicated with superscript numbers, e.g.

¹College of Medicine, University of Malawi, Blantyre, Malawi, Central Africa, and

²National Ageing Research Institute, Parkville, Victoria, Australia

Abstracts

No title. Structured or unstructured abstracts of 100–150 words, summarizing the significant coverage and findings of the paper are required for all papers, and should be submitted as detailed below, following the title and authors’ names and affiliations, preceding the main text.

For papers reporting original research, state the primary objective and any hypothesis tested; describe the research design and your reasons for adopting that methodology; state the methods and procedures employed, including where appropriate tools, hardware, software, the selection and number of study areas/subjects, and the central experimental interventions; state the

main outcomes and results, including relevant data; and state the conclusions that might be drawn from these data and results, including their implications for further research or application/practice.

For review essays, state the primary objective of the review; the reasoning behind your literature selection; and the way you critically analyse the literature; state the main outcomes and results of your review; and state the conclusions that might be drawn, including their implications for further research or application/practice.

Keywords: Each paper should have three to six keywords. Format: “Keywords” followed by colon, then keywords. First keyword has initial cap. Subsequent keywords do not unless proper nouns. Separated by commas, e.g.

Keywords: Psychiatry, teaching, developing world, Africa, Malawi, primary care

Correspondence

After keywords, corresponding author details should be given, e.g.

Correspondence: Anna Casselbrant, B.S., Dept. of Gastro Research, Göteborg University, Medicinaregatan 11, SE-413 90 Göteborg, Sweden. Fax: +46 31 82 18 66. Email: anna.casselbrant@gastro.gu.se

Headings

Three levels of headings can be used, as described below.

(A) Bold. Uppercase first word only.

(B) Italic. Uppercase first word only.

(C) Italic. Uppercase first word only. Followed by full point. Text runs on.

The first paragraph of text under each heading should not be indented. All consecutive paragraphs should be indented.

Tables and figures

Artwork submitted for publication will not be returned and will be destroyed after publication, unless requested otherwise. Whilst every care is taken of artwork, neither Editors nor Taylor & Francis shall bear any responsibility or liability for its non-return, loss or damage, nor for any associated costs or compensation. Authors are strongly advised to insure appropriately.

1. Tables and figures should be informative, relevant and visually attractive. The style and spelling of lettering in figures must correspond to the main text of the manuscript. Tables and figures must be referred to in the text and numbered with consecutive roman or arabic numbers respectively in the order of their appearance (“see Figure 1”; “see Tables I–IV”). Each table and figure should have a stand-alone descriptive caption that explains its purpose without reference to the text; each table column should have an appropriate heading. Cite as “Table I”, “Table II”, “Figure 1”, etc., in text. Avoid the use of vertical rules in tables. Example of caption below:

Table I. Daily faecal output and total and single faecal BS concentration in rats fed on standard, BS-enriched and HFLF diets.

2. The ideal place at which a table or figure should be inserted in the printed text should be indicated clearly in the manuscript:

“[Insert Table I about here]”

3. Figures and tables must be on separate sheets or in separate files and not embedded in the text. The scale of figures should allow for reduction to 139 mm page width (B5 journals), or 80 mm column width or 169 mm page width (for 8½" x 11" journals) or page length (206 mm [B5], 240 mm [½" x 11"]) if to be placed landscape, but landscape reproduction (i.e. reading from bottom to top of the page) should be avoided. Electronic versions of figure artwork are preferred and should be supplied at resolutions of no less than 300 dpi for halftones (photographs) and colour and 600 dpi for line drawings.

Please number the hard copy of each figure on the reverse lightly in pencil.

Please do not type the caption for a figure on the artwork for that figure. A separate list of figure captions should appear at the end of the manuscript.

References

References should follow the Council of Biology Editors (CBE) (<http://writing.colostate.edu/references/sources/cbe/index.cfm>) style. Only works actually cited in the text should be included in the references. The name-year system should be used: place inside brackets the author's name and year of publication. Publications from the same author in a single year should use a, b, c, etc. Where there are three or more authors, the citation should give only the first author followed by “et al.” (e.g., Smith et al. 1928). Spelling in the reference list should follow the original. References should then be listed in alphabetical order at the end of the article:

Book chapter:

Kuret JA, Murad F. 1990. Adenohypophyseal hormones and related substances. In: Gilman

AG, Rall TW, Nies AS, Taylor P, editors. The pharmacological basis of therapeutics. 8th ed. New York: Pergamon. p 1334–1360.

Journal article:

Steiner U, Klein J, Eiser E, Budkowski A, Fetters LJ. 1992. Complete wetting from polymer mixtures. *Science* 258:1122–1129.

Conference proceedings:

Irvin AD, Cunningham MP, Young AS, editors. 1981. Advances in the control of Theileriosis. International Conference held at the International Laboratory for Research on Animal Diseases; 1981 Feb 9-13; Nairobi. Boston: Martinus Nijhoff Publishers. 427 p.

Dissertations or Thesis:

Mangie ED. 1991. A comparative study of the perceptions of illness in New Kingdom Egypt and Mesopotamia of the early first millenium [dissertation]. Akron (OH): University of Akron. 160 p. Available from: University Microfilms, Ann Arbor MI; AAG9203425.

Journal article on internet:

Loker WM. 1996. "Campesinos" and the crisis of modernization in Latin America. *Jourof Pol Ecol* [serial online]; 3(1). Available: http://www.library.arizona.edu/ej/jpe/volume_3/asciilokeriso.txt via the INTERNET. Accessed 1996 Aug 11. Webpage:

British Medical Journal [Internet]. Stanford, CA: Stanford Univ; 2000 July 10 - [cited 2001 Apr 12]; Available from: <http://bmj.bmjournals.com/>

Internet databases:

Prevention News Update Database [Internet]. Rockville (MD): Centers for Disease Control and Prevention(US), National Prevention Information Network. 1988 Jun - [cited 2001 Apr 12]. Available from: <http://www.cdcnpin.org/db/public/dnmain.htm>

Acknowledgments:

Any acknowledgments authors wish to make should be included in a separate headed section at the end of the manuscript preceding any appendices and before the references section. Please do not incorporate acknowledgments into notes or biographical notes.

CAPÍTULO IV - JOURNAL OF INSECT BEHAVIOR

Manuscript Submission

Manuscripts, in English, should be submitted only to Editor Payne:

Thomas L. Payne

University of Missouri – Columbia

CAFNR Dean's Office

2-69 Agriculture Building

Columbia Missouri 65211

Tel.: (573) 884-3024

Fax: (573) 884-3218

E-mail: JIB@missouri.edu

Submission is a representation that the manuscript has not been published previously and is not currently under consideration for publication elsewhere. A statement transferring copyright from the authors (or their employers, if they hold the copyright) to Plenum Publishing Corporation will be required before the manuscript can be accepted for publication. The Editor will supply the necessary forms for this transfer. Such a written transfer of copyright, which previously was assumed to be implicit in the act of submitting a manuscript, is necessary under the U.S. Copyright Law in order for the publisher to carry through the dissemination of research results and reviews as widely and effectively as possible.

Type double-spaced on one side of 8-1/2 x 11 inch white paper using generous margins on all sides, and submit the one original. The type must be dark, sharp, and clear. Computer-generated manuscripts must be of letter quality (not dot-matrix). Also, submit an electronic copy of the manuscript (including, where possible, all illustrations and tables), either on 3.5" diskette, on ZIP disk, on CD-ROM, or via e-mail to jib@missouri.edu.

The Manuscript

Order the elements comprising the manuscript as follows: title page; abstract; key words; text; appendix; acknowledgements; references; tables; figure-caption list.

All acknowledgements (including those for grant and financial support) should be typed in one paragraph on a separate page that directly precedes the references section.

Title Page

A title page is to be provided and should include the title of the article, author's name (no degrees), author's affiliation, and suggested running head. The affiliation should comprise the department, institution (usually university or company), city, and state (or nation) and should be typed as a footnote to the author's name. The suggested running head should be less than 80 characters (including spaces) and should comprise the article title or an abbreviated version thereof. For office purposes, the title page should include the complete mailing address, telephone number, fax number, and email address of the one author designated to review proofs.

Abstract

An abstract is to be provided, preferably no longer than 125 words. (Short Communications do not require an abstract, but do require key words.)

Key Words

A list of 4–6 key words is to be provided directly below the abstract. Key words should express the precise content of the manuscript, as they are used for indexing purposes.

Illustrations

Illustrations (photographs, drawings, diagrams, and charts) are to be numbered in one consecutive series of Arabic numerals. The captions for illustrations should be typed on a separate sheet of paper. All illustrations must be complete and final, i.e., camera-ready. Photographs should be large, glossy prints, showing high contrast. Drawings should be prepared with india ink. Either the original drawings or good-quality photographic prints are acceptable. Identify figures on the back with author's name and number of the illustration.

Electronic artwork submitted on disk should be in TIFF or EPS format (1200 dpi for line and 300 dpi for half-tones and gray-scale art). Color art should be in the CMYK color space. Artwork should be on a separate disk from the text, and hard copy must accompany the disk.

Tables

Tables should be numbered (with Roman numerals) and referred to by number in the text. Each table should be typed on a separate sheet of paper. Center the title above the table, and type explanatory footnotes (indicated by superscript lowercase letters) below the table.

References

List references alphabetically at the end of the paper and refer to them in the text by name and year in parentheses. Where there are three or more authors, only the first author's name is given in the text, followed by et al. References should include (in this order): last names and initials of all authors, year published, title of article, name of publication, volume number, and inclusive pages. The style and punctuation of the references should conform to that used in the journal — illustrated by the following examples:

Journal Article

Schal, C., Charlton, R. E., and Card, R. T. (1987). Temporal patterns of sex pheromone titers and release rates in *Holomelina lamae* (Lepidoptera: Arctiidae). *J. Chem. Ecol.* 13: 1115–1129.

Book

Poinar, G. O., Jr., and Thomas, G. M. (1984). *Laboratory Guide to Insect Pathogens and Parasites*, Plenum Press, New York.

Contribution to a Book

Payne, T. L. (1981). Disruption of southern pine beetle infestations with attractants and inhibitors. In Mitchell, E. R. (ed.), *Management of Insect Pests with Semiochemicals: Concepts and Practice*, Plenum Press, New York, pp. 365–383.

Footnotes

Footnotes should be avoided. When their use is absolutely necessary, footnotes should be numbered consecutively using Arabic numerals and should be typed at the bottom of the page to which they refer. Place a line above the footnote, so that it is set off from the text. Use the appropriate superscript numeral for citation in the text.

Page Charges

The journal makes no page charges. Reprints are available to authors, and order forms with the current price schedule are sent with proofs.

Springer Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer now provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springers online platform SpringerLink. To publish via Springer Open Choice, upon acceptance please click on the link below to complete the relevant order form and provide the required payment information. Payment must be received in full before publication or articles will publish as regular subscription-model articles. We regret that Springer Open Choice cannot be ordered for published articles. www.springeronline.com/openchoice articles.