

Universidade Federal de Juiz de Fora
Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Comportamento e Biologia Animal

Tatiane Archanjo de Sales

INVESTIGAÇÃO DOS MECANISMOS
COMPORTAMENTAIS DELINEADORES DA COMPOSIÇÃO
DE ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS

Juiz de Fora
2012

Tatiane Archanjo de Sales

INVESTIGAÇÃO DOS MECANISMOS
COMPORTAMENTAIS DELINEADORES DA
COMPOSIÇÃO DE ASSEMBLEIAS DE FORMIGAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Comportamento e Biologia Animal, área de concentração: Zoologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Juliane Floriano Lopes Santos

Juiz de Fora
2012

Sales, Tatiane Archanjo de.

Investigação dos mecanismos comportamentais delineadores da composição de assembléias de formigas / Tatiane Archanjo de Sales. – 2012.

70 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Comportamento e Biologia Animal)—
Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2012.

1. Comportamento animal. I. Título.

CDU 591.51

Tatiane Archanjo de Sales

Investigação dos mecanismos comportamentais
delineadores da composição de assembleias de formigas

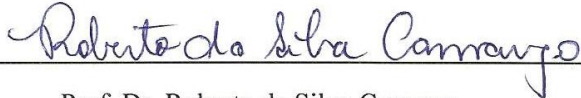
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Comportamento e Biologia Animal, área de concentração: Zoologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre.

Aprovada em 23 de fevereiro de 2012.

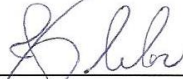
BANCA EXAMINADORA



Prof. Dra. Juliane Floriano Lopes Santos (Orientadora)
Universidade Federal de Juiz de Fora



Prof. Dr. Roberto da Silva Camargo
Universidade Federal de Juiz de Fora



Prof. Dr. Kleber Del Claro
Universidade Federal de Uberlândia

Aos meus pais Luiz Antônio e Maria Luiza
bases da minha educação e ao meu marido
Pablo, que tanto admiro, dedico este trabalho.

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, que sempre se preocupou comigo, zelando pela minha saúde e fazendo suas orações para que eu fosse mais protegida e amparada.

A Deus, por sempre ouvir as preces da minha mãe e as minhas também. Agradeço imensamente todas as oportunidades que apareceram para mim.

À Juliane, exigente, orientadora, amiga, conselheira, que me acolheu com todo carinho e sempre acreditou em mim. Obrigada pela confiança e por todo o aprendizado.

Ao meu pai, que foi simplesmente um paizão, vindo do Rio tantas e tantas vezes só para me ajudar a coletar os dados em Ibitipoca. (Pai, você foi um estagiário nota mil, e este trabalho é tão meu quanto seu.). O orgulho que você demonstra ter de mim é o que me dá forças para ir além.

Ao Pablo, que sempre com seu amor e paciência, compreendeu e me ajudou a passar por todos os momentos difíceis desta jornada. Você é o meu porto seguro.

Aos amigos, Pablo, Osmar e Izabela que vibraram comigo em momentos gloriosos e me confortaram em momentos difíceis.

Ao amigo Nery, pelas conversas centradas, pelas muitas risadas e por fazer tudo ficar mais fácil e colorido! Você é um amigo muito especial para mim.

À amiga Isabel, inteligente, parceira, que compartilhou comigo momentos bons e ruins, sempre ao meu lado me auxiliando e “co-orientando”.

À amiga Noelle, pela identificação das minhas formigas e por me ensinar muitas coisas mesmo quando estava “desesperada”!

À todos que me ajudaram na coleta dos dados, meu pai, Isabel, Pablo, Juliane, o meu muito obrigada.

Ao Roberto e Mariana, pelas sugestões preciosas na qualificação.

Aos funcionários do Parque Estadual do Ibitipoca por toda atenção e colaboração.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida.

À Fapemig pelo financiamento à pesquisa (Proc. 00411-08).

RESUMO

Buscando identificar os mecanismos formadores das assembleias de formigas em campo rupestre, este estudo foi dividido em três partes. A primeira investigou a habilidade das espécies em descobrir recursos alimentares e a influência dos comportamentos na sua permanência nos mesmos. Iscas atrativas foram oferecidas em uma área de campo rupestre no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. Foram realizados 60 registros, referentes a 10 iscas/quadrante, totalizando 40 horas de filmagem. Das nove espécies mais frequentes *Pheidole obscurithorax*, *Pheidole radoszkowskii*, *Pheidole* sp.6 e *Crematogaster sericea* foram as que apresentaram maiores valores para habilidade de descoberta e tenderam a permanecer por mais tempo nas iscas; *Camponotus crassus*, *Camponotus renggeri*, *Ectatomma edentatum*, *Camponotus genatus*, *Pachycondyla striata* foram espécies com menores taxas de permanência, podendo ser consideradas como submissas devido à menor habilidade competitiva. Os comportamentos também influenciaram na permanência e variaram entre agonísticos e de coexistência em função da espécie e do contexto no qual ocorreu a interação. As duas espécies com maior habilidade em descobrir os recursos - *C. sericea* e *P. obscurithorax* - foram selecionadas para a segunda parte do estudo. Objetivando avaliar mecanismos competitivos em locais distantes e próximos aos seus ninhos, foi averiguada a influência da distância do recurso ao ninho na agressividade e abundância, bem como o status hierárquico durante o forrageamento. Foi estabelecido um plot de observação para cada ninho composto por oito iscas: quatro localizadas a 1,5m de distância dos ninhos e quatro a 0,5m. As iscas foram observadas uma por vez, totalizando 256 registros/espécie. Os comportamentos registrados foram ataque e avançar. Para ambas as espécies a distância do alimento ao ninho não influenciou na agressividade ($Z= 1,44$; $p=0,07$ *C. sericea*; $Z= 1,44$; $p=0,07$ *P. obscurithorax*); a abundância de *P. obscurithorax* foi maior nas iscas próximas ao seu ninho ($F= 7,30$; $p<0,01$), enquanto que para *C. sericea* não diferiu entre iscas próximas e distantes ($F=2,19$; $p=0,14$). Apesar de fortes competidoras, *C. sericea* e *P. obscurithorax* forragearam de acordo com seus status hierárquico, sendo a primeira territorialista e a segunda agressiva não territorialista. Na terceira parte foram investigados os padrões comportamentais de agressividade entre colônias de *C. sericea* e *P. obscurithorax* localizadas próximas (2,40m) e distantes (15,60m) entre si baseado na Hipótese do Inimigo Querido. Foram capturados 50 indivíduos/colônia para execução de encontros diádicos. Foram realizados 10 encontros/tratamento: controle, interespecífico próximo e interespecífico distante. Os comportamentos observados foram: inspeção, toque de antena, auto-grooming,

evitar, avançar, abertura de mandíbula, morder, curvar o gáster e luta. Para cada ato foi atribuído um valor, utilizado no cálculo do índice de agressão. Verificou-se maior agressividade de *C. sericea* quando confrontadas com *P. obscurithorax* provenientes da colônia próxima ($t=-4,935$; $p<0,001$). Em contraste, não houve diferença significativa na agressividade exibida entre operárias de *P. obscurithorax* e *C. sericea* provenientes da colônia distante ($t=0,617$; $p=0,995$). A agressividade de *C. sericea* direcionada aos seus vizinhos atesta que, além de haver o reconhecimento entre diferentes espécies, *P. obscurithorax* pode ser considerada uma forte competidora, não sendo aplicável a hipótese do inimigo querido a estas espécies.

Palavras-chave: Agressividade. Campo rupestre. Inimigo querido. Habilidade de descoberta.

ABSTRACT

In order to identify the mechanisms that form the ant assemblages in the rupestrian, this study was divided into three parts. In the first was investigated the species ability to find food resources and the behaviors influence of their permanence in the same resources. Baits were offered in a rupestrian area in Parque Estadual do Ibitipoca, MG. Were made 60 records, on a 10 baits/quadrant, totaling 40 hours of recording. Of the nine most common species *Pheidole obscurithorax*, *Pheidole radoszkowskii*, *Pheidole* sp.6 and *Crematogaster sericea* showed highest values for discovery ability and tended to stay longer in the baits. *Camponotus crassus*, *Camponotus renggeri*, *Ectatomma edentatum*, *Camponotus genatus*, *Pachycondyla striata* were species with lower permanence rates, may be considered as submissive species due to lower competitive ability. The behavior also influenced the permanence and ranged between agonistic coexistence depending on the species and the context in which the interaction occurred. The two species with greater ability to find resources – *P. obscurithorax* and *C. sericea* – were selected for the second part of the study. In order to evaluate competitive mechanisms in places far and near to their nests, has been investigated the influence of distance from the resource until the nest in the aggression and abundance, and the hierarchical status during the foraging. We established an observation plot for each nest, composed by eight baits: four located 1.5m away from the nests and four 0.5m. The baits were observed one at a time, totaling 256 records/species. The behaviors recorded were attack and advance. For both species, the distance of the food to the nest had no effect on aggression ($Z= 1,44$; $p=0,07$ *C. sericea*; $Z= 1,44$; $p=0,07$ *P. obscurithorax*); the abundance of *P. obscurithorax* was higher in the baits near its nest ($F = 7.30$, $p < 0.01$), while for *C. sericea* did not differ between near and far baits ($F=2,19$; $p=0,14$). In spite of being strong competitors, *C. sericea* and *P. obscurithorax* foraged according to their hierarchical status, being the first territorialist and the second aggressive not territorialist. In the third part, we investigated the behavioral patterns of aggressiveness among *C. sericea* and *P. obscurithorax* colonies located near (2.40 m) and far (15.60 m) from each other based on the Dear Enemy Hypothesis. We captured 50 individuals/colony to perform dyadic encounters. Were conducted 10 meetings/treatment: control, near interspecific and far interspecific. The behaviors observed were: inspection, antenna touch, self-grooming, avoidance, forward, open jaw, bite, bend the gaster and fight. For each action was assigned a value, used to calculate the aggression rate. Was found more aggressiveness of *C. sericea* when confronted with *P. obscurithorax* from the nearby colony ($t=-4,935$; $p<0,001$). In contrast, there were no significant difference in

aggressiveness displayed between workers of *P. obscurithorax* and *C. sericea* from the far colony ($t=0,617$; $p=0,995$). The aggressiveness of *C. sericea* directed to their neighbors certifies that, in addition to the recognition between different species, *P. obscurithorax* also can be considered a strong competitor, then Dear Enemy Hypothesis cannot be applicable to these species.

Keywords: Aggressiveness. Dear enemy. Discovery ability. Rupestrian.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Fotografia 1.** Área de estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, MG.....19
- Esquema 1.** Localização do Parque Estadual do Ibitipoca no estado de Minas Gerais.....19
- Esquema 2.** Desenho esquemático dos quadrantes e disposição das iscas. Círculos não preenchidos representam os locais onde foram oferecidas as iscas atrativas.....26
- Quadro 1.** Descrição das três categorias comportamentais (ataque, evitação e coexistência) registradas durante as observações.....27
- Gráfico 1.** Número cumulativo de espécies de formigas observadas no decorrer das observações em 60 iscas atrativas no campo rupestre.....30
- Esquema 3.** Localização das iscas utilizadas pelas nove espécies de formigas mais frequentes nos seis quadrantes amostrados no campo rupestre. A fim de facilitar a visualização da sobreposição das espécies, a figura foi dividida em quatro esquemas. Nos quatro esquemas os quadrantes estão enumerados conforme realizamos as observações em campo.....31
- Gráfico 2.** Relação entre a taxa de permanência média das espécies nas iscas e respectiva habilidade de descoberta. Legenda: PS: *Pachycondyla striata*, CR: *Camponotus renggeri*, CG: *Camponotus genatus*, CC: *Camponotus crassus*, EE: *Ectatomma edentatum*, P6: *Pheidole* sp.6, PR: *Pheidole radoszkowskii*, CS: *Crematogaster sericea*, PO: *Pheidole obscurithorax*.....31
- Gráfico 3.** Taxa de permanência média das nove espécies nas iscas. Os valores referem-se respectivamente ao valor mínimo, 1º quartil, mediana, 3º quartil e valor máximo. *C. crassus*: 0,12; 0,25; 0,62; 0,94; 1,00; *C. renggeri*: 0,12; 0,12; 0,25; 0,50; 0,87; *E. edentatum*: 0,12; 0,25; 0,50; 1,00; 1,00; *C. genatus*: 0,12; 0,12; 0,25; 0,62; 0,87; *P. obscurithorax*: 0,12; 0,75; 1,00; 1,00; 1,00; *P. striata*: 0,12; 0,12; 0,19; 0,37; 0,87; *P. radoszkowskii*: 0,25; 1,00; 1,00; 1,00; 1,00; *Pheidole* sp.6: 0,25; 0,62; 1,00; 1,00; 1,00; *C. sericea*: 0,12; 0,34; 0,81; 1,00; 1,00.33
- Gráfico 4.** A) Frequência relativa dos comportamentos de ataque, evitação e coexistência exibida pelas nove espécies mais frequentes no campo rupestre. B) Resíduos padronizados em tabelas de contingência (teste χ^2) para os comportamentos atacar, evitar e coexistir. Legenda: PR: *Pheidole radoszkowskii*, PO: *Pheidole obscurithorax*, P6: *Pheidole* sp.6, CS: *Crematogaster sericea*, CC: *Camponotus crassus*, EE: *Ectatomma edentatum*, CG: *Camponotus genatus*, CR: *Camponotus renggeri*, PS: *Pachycondyla striata*. A linha pontilhada indica o valor de significância de +1,96 e -1,96.....34

Esquema 4. Desenho esquemático do plot de observação e da distribuição das oito iscas ao redor dos ninhos de *Pheidole obscurithorax* e *Crematogaster sericea*.....45

Gráfico 5. Fluxo de indivíduos de duas espécies de formigas presentes no campo rupestre. Períodos de maior fluxo correspondem a uma maior atividade de forrageamento. A) *P. obscurithorax*. B) *C. sericea*.....47

Gráfico 6. A) Abundância média de *P. obscurithorax* em iscas internas e externas em cada ciclo. A posição da isca (interna ou externa) e os ciclos de observação tiveram influência significativa na abundância ($F= 9,89$; $p<0,01$; $F= 7,30$; $p<0,01$ respectivamente). B) Abundância média de todas as espécies presentes em iscas internas e externas em cada ciclo. Diferentemente da posição da isca ($F=4,74$; $p=0,03$), os ciclos não influenciaram na abundância destas espécies ($F=0,26$; $p= 0,61$). No ciclo 1 estão agrupados os dados referentes ao primeiro ciclo de cada período amostrados durante os dois dias de observação. No ciclo 2 estão agrupados os dados referentes ao segundo ciclo de cada período e assim por diante. Iscas internas: localizadas a 0,5m da entrada do ninho de *P. obscurithorax*; Iscas externas: localizadas a 1,5m da entrada do ninho de *P. obscurithorax*.....49

Gráfico 7. Correlação entre a frequência de comportamentos agressivos exibidos por *P. obscurithorax* e a abundância total das outras espécies que estiveram presentes tanto em iscas próximas quanto distantes de seus ninhos.....50

Gráfico 8. Frequência dos comportamentos agressivos avançar e atacar exibidos por *P. obscurithorax* frente às outras espécies presentes nas iscas internas e externas no campo rupestre.....50

Gráfico 9. Relação entre a abundância de *P. obscurithorax* com a temperatura do ambiente e a umidade relativa do ar.....51

Gráfico 10. A) Abundância média de *C. sericea* em iscas internas e externas em cada ciclo. A posição da isca (interna ou externa) não teve influência significativa na abundância ($F=2,19$; $p=0,14$), diferente do ocorrido com os ciclos de observação ($F=4,95$; $p=0,03$). B) Abundância média de todas as espécies presentes em iscas internas e externas em cada ciclo. Diferentemente dos ciclos de observação ($F=1,29$; $p=0,25$), a posição das iscas influenciaram na abundância destas espécies ($F=6,49$; $p=0,01$). No ciclo 1 estão agrupados os dados referentes ao primeiro ciclo de cada período amostrados durante os dois dias de observação. No ciclo 2 estão agrupados os dados referentes ao segundo ciclo de cada período e assim por diante. Iscas internas: localizadas a 0,5m da entrada do ninho de *C. sericea*; Iscas externas: localizadas a 1,5m da entrada do ninho de *C. sericea*.....52

Gráfico 11. Frequência dos comportamentos agressivos avançar e atacar exibidos por *C. sericea* frente às outras espécies presentes nas iscas internas e externas no campo rupestre.....53

Gráfico 12. Relação entre a abundância de *C. sericea* com a temperatura do ambiente e a umidade relativa do ar.....53

Fotografia 2. Ninhos de *P. obscurithorax*. A e C: Setas vermelhas indicam os ninhos 1 e 2 respectivamente apresentando entradas fechadas no início das observações (8h). B e D: Setas vermelhas indicam ninhos 1 e 2 respectivamente mostrando a entrada do ninho desobstruída (por volta de 10h).....55

Gráfico 13. Índice de agressividade entre indivíduos de colônias de *Pheidole obscurithorax* (PH) e *Crematogaster sericea* (CS) localizadas próximas (2,40m) e distantes (15,60m). Médias seguidas por letras diferentes são significativamente diferentes pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).....64

Gráfico 14. Média de comportamentos exibidos pelas duas espécies de *C. sericea* frente a *P. obscurithorax*.....64

Fotografia 3. A) *P. obscurithorax* na parte esquerda inferior da placa e *C. sericea* na parte direita superior logo após a retirada dos tubos de ensaio. B) As espécies citadas tentando aproximação. C) Luta entre operárias de ambas as espécies.....65

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Frequência de ocorrência das espécies de formigas amostradas em 60 iscas atrativas no Parque Estadual do Ibitipoca-MG.....	29
Tabela 2. Resumo dos modelos espécie-específicos de permanência das formigas nas iscas.....	32

SUMÁRIO

1. Introdução Geral	16
2. EXPERIMENTO 1: Efeito das interações competitivas na assembleia de formigas em uma área de campo rupestre	24
3. EXPERIMENTO 2: <i>Pheidole obscurithorax</i> e <i>Crematogaster sericea</i> : localização espacial referente ao ninho e interações competitivas.....	43
4. EXPERIMENTO 3: Teste da Hipótese do Inimigo Querido	60
5. Considerações Finais	71

1. Introdução Geral

As formigas constituem o grupo de insetos sociais mais amplamente distribuído e numericamente abundante, estando entre os grupos de maior sucesso ecológico (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; ALONSO; AGOSTI, 2000). Sua diversidade morfológica e plasticidade comportamental fizeram destes insetos um organismo-modelo ideal, auxiliando estudos de análise de previsões das teorias de seleção de parentesco, de estratégias evolutivamente estáveis e testes de hipóteses em ecologia e sociobiologia (STADLER; DIXON, 2008). Como são considerados organismos que indicam precisamente a qualidade do ambiente (FOLGARAIT, 1998; ANDREW; RODGERSON; YORK, 2000), informações mais detalhadas sobre sua ecologia e os fatores que influenciam a distribuição de uma assembleia podem servir de base para trabalhos desta natureza.

Atualmente temos à disposição levantamentos faunísticos de formigas realizados em diversos ecossistemas do Brasil, incluindo floresta amazônica (BENSON; HARADA, 1988), floresta atlântica (FEITOSA; RIBEIRO, 2005), pantanal (CORREA, 2002), restingas (BONNET; LOPES, 1993), manguezais (LOPES; SANTOS, 1996), caatinga (LEAL, 2003) e cerrado (ANDRADE *et al.*, 2007). Todas essas pesquisas reúnem informações das espécies que compõem a mirmecofauna brasileira e o conhecimento desta diversidade pode fornecer subsídios importantes para planos de manejo e conservação. Isso porque a riqueza e a composição das espécies podem indicar o grau de conservação ou de degradação local, ou ainda uma possível vulnerabilidade a mudanças ambientais (ALONSO; AGOSTI, 2000). Porém, tão importante quanto conhecer a fauna de formigas das regiões é entender como ocorre sua distribuição e organização e quais fatores interferem na sua estrutura.

Dentro do bioma cerrado, existem 11 fitofisionomias, dentre as quais está o campo rupestre (RIBEIRO; VALTER, 1998), com predominância de espécies herbáceas e arbustivas que são bem adaptadas a esse ambiente. Uma região que apresenta um significativo mosaico de formações vegetais das quais o campo rupestre ocupa a maior extensão é o Parque Estadual do Ibitipoca, localizado na Zona da Mata Mineira (RODELA, 1999). Sendo uma unidade de conservação, possui elementos indispensáveis para a preservação da biodiversidade, visto que asseguram amostras representativas de ambientes naturais.

O campo rupestre é um ecossistema frágil e de baixa resiliência, visto que dificilmente consegue se regenerar de forma espontânea. Possui flora e fauna bastante diversa e ampla

complexidade estrutural (MENEZES; GIULIETTI, 2000). Esta complexidade tem relação positiva com a riqueza de formigas (LASSAU; HOCHULI 2004). Habitats mais heterogêneos disponibilizam maior variedade de sítios para nidificação e alimentação, promovendo assim, a ampliação da rede de interações que determina o estabelecimento de diferentes espécies (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Porém, independente do hábitat, as formigas muitas vezes possuem colônias grandes, sésseis e de grande longevidade. As interações ocorridas no tempo e no espaço formam a base da comunidade ecológica. A estrutura desta comunidade pode ser influenciada por diversos processos incluindo mutualismo, competição, parasitismo e predação. A competição é uma das mais importantes interações, podendo interferir, por exemplo, no acesso de diferentes espécies aos recursos (alimentos e locais de nidificação), determinando assim, quais espécies podem coexistir e sua organização em uma hierarquia de dominância (PARR; GIBB, 2010).

Em uma classificação hierárquica, espécies comportamentalmente dominantes estão no topo, e são assim ordenadas por serem agressivas e fazerem com que outras espécies recuem ou evitem-nas (BESTELMEYER, 2000; FELLERS, 1987), enquanto que espécies submissas (subordinadas) estarão dipostas na base da hierarquia. A territorialidade em formigas também é associada a dominância comportamental, pois formigas territoriais defendem agressivamente não somente os recursos alimentares e os ninhos, mas também mutuamente territórios exclusivos. Essa defesa pode incluir ataques, mordidas (mais frequentemente nas pernas ou antenas) e lançamento de compostos nocivos (PARR; GIBB, 2010).

Como nenhum território pode ser absoluto, ou seja, estabelecido e mantido por todo o tempo, as formigas dividem os territórios espaço-temporalmente (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Nesta situação, onde diferentes espécies podem dividir um mesmo território, defendê-lo de forma agressiva pode acarretar injúrias graves para os indivíduos, o que aumenta os custos de defesa daquele território.

Muitos animais, inclusive as formigas, desenvolveram um comportamento muito peculiar capaz de minimizar esse problema: é a chamada Hipótese do Inimigo Querido (*Dear Enemy Phenomenon*, WILSON, 1975). De acordo com essa hipótese, indivíduos exibem respostas menos agressivas a invasões por seus vizinhos territoriais do que invasões por estrangeiros. Esta habilidade pode ser vantajosa, pois facilita o tratamento diferencial de estranhos e vizinhos, sendo um mecanismo pelo qual os indivíduos podem reduzir os custos com a defesa, através da diminuição da agressão em relação aos ocupantes já conhecidos dos territórios vizinhos (FISHER, 1954; TEMELES, 1994). Uma vez que os limites dos territórios

estejam estabelecidos, um vizinho representa menor risco e uma resposta agressiva direcionada a ele adiciona custos na defesa do território.

A abordagem de aspectos do comportamento e estruturação da assembleia de formigas propostas neste estudo pode contribuir para complementar informações e comparar a organização da mirmecofauna em diferentes ambientes e situações. Além disso, este estudo pode contribuir ainda para avaliação do estado atual de conservação do Parque Estadual do Ibitipoca, podendo também fornecer subsídios para reverter situações de perturbação que possam comprometer o equilíbrio do ambiente.

Sendo assim, o presente estudo visou identificar quais os mecanismos formadores da composição das assembleias de formigas em campo rupestre, analisando a agressividade e territorialidade e determinando as estratégias utilizadas por essas espécies para manutenção de seu território de nidificação e forrageamento. Ainda com estes dados foi testada a hipótese do inimigo querido.

1.1. Área de Estudo

A pesquisa foi desenvolvida em uma área de campo rupestre (S 21°42.493' W 043°53.738') (Fotografia 1) no Parque Estadual do Ibitipoca (PEI). Administrada pelo Instituto Estadual de Florestas (IEF), esta Unidade de Conservação ocupa cerca de 1923,5 hectares (MENINI NETO, 2005). Localizada no sudeste do estado de Minas Gerais entre os municípios de Lima Duarte, Bias Fortes e Santa Rita do Ibitipoca (Esquema 1), apresenta ampla diversidade de vegetação, fauna, de formas de relevo, solos e microclimas (RODELA, 1999). De acordo com FONTES (1997) é possível distinguir cinco tipos básicos de comunidades vegetais: cerrado de altitude, mata ciliar, capão de mata, uma área de mata ombrófila conhecida localmente como “mata-grande” e por fim, campos rupestres, que ocupam a maior extensão no mosaico vegetacional.

O solo do PEI é ácido, bastante pobre em nutrientes e de textura arenosa, devido à influência do material de origem e à baixa atividade microbiológica, desenvolvendo uma vegetação de maior porte nos locais onde estas condições são menos desfavoráveis (DIAS, 2000). O clima é classificado como Cwb (classificação de Köppen), mesotérmico úmido, com invernos secos e verões amenos. Dados pluviométricos fornecidos pelo Departamento Nacional de Águas e Energia Elétrica no período de 1942 a 1993 indicam uma precipitação anual média de 1532 mm, com menor precipitação nos meses de junho, julho e agosto e maior nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro. A temperatura anual média é de 18,9°C; no verão a média na região é de 24°C, com máxima de 36 °C, enquanto no inverno, a média é de 12°C, com a mínima de -4°C (RODELA; TARIFA, 2002).

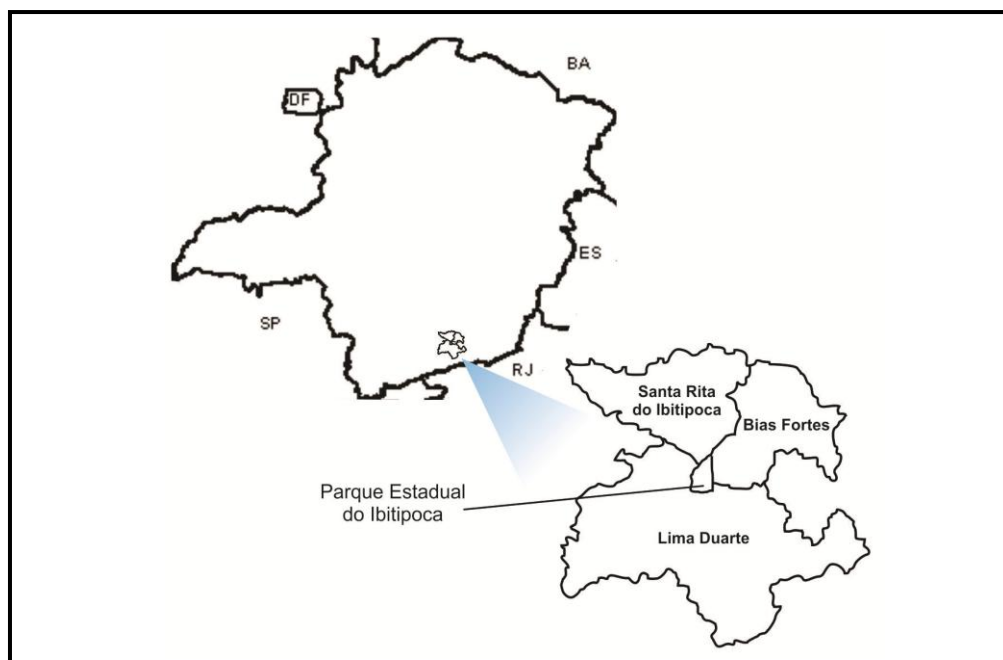
A Serra do Ibitipoca integra o complexo da Serra da Mantiqueira, cujo relevo é caracterizado por escarpas altas ou colinas (CETEC, 1983), com variações de altitude que vão de 1050 nos vales ao sul, a 1784m no Morro da Lombada, onde está localizado o Pico do Ibitipoca (RODELA, 2000). Apresentando uma flora diferenciada da Cadeia do Espinhaço, a Serra forma uma área montanhosa isolada das demais áreas de campo rupestre (GIULIETTI; PIRANI, 1988).

O campo rupestre é caracterizado por vegetação aberta, incluída geralmente no domínio cerrado, que ocorre em elevações acima de 1.000 m, nos estados de Goiás, Bahia e Minas Gerais. Diferem do cerrado por ocorrerem em solos com afloramentos rochosos quartzíticos, estarem em elevadas altitudes e possuírem uma flora herbácea-arbustiva com a presença eventual de arvoretas de até 2m de altura (GUEDES; ORGE, 1998; RIBEIRO; VALTER,

1998). Segundo HARLEY (1995), áreas montanhosas, nas quais se encontram os campos rupestres, são comparáveis a ilhas separadas pelas condições ecológicas muito diferentes que existem nas terras baixas, atuando como barreiras para migração. Disto resulta um sistema ideal e de grande interesse do ponto de vista biológico, no que concerne ao estudo da fauna e da flora e das características adaptativas que possibilitaram seu estabelecimento e sucesso ecológico no ambiente de altitude, explicando-se assim, o grande número de táxons endêmicos nesses ambientes.



Fotografia 1. Área de estudo no Parque Estadual do Ibitipoca, MG.



Esquema 1. Localização do Parque Estadual do Ibitipoca no estado de Minas Gerais.

1.2. Referências Bibliográficas

ALONSO, L. E., AGOSTI, D. Biodiversity studies, monitoring, and ants: an overview. In: AGOSTI, D., MAJER, J. D., ALONSO, L. E., SCHULTZ, T. R. (eds). **Ants: standard methods for measuring and monitoring biological diversity**. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., USA, p. 1-8. 2000.

ANDRADE, T, MARQUES, G. D. V., DEL-CLARO, K. Diversity of ground dwelling ants in Cerrado: an analysis of temporal variations and distinctive physiognomies of vegetation (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v.50, n.1, p.121-134. 2007.

ANDREW, N., RODGERSON, L., YORK, A. Frequent fuel-reduction burning: the role of logs and associated leaf litter in the conservation of ant biodiversity. **Austral Ecology**, v.25, n.1, p. 99-107. 2000.

BENSON, W., HARADA, A.Y. Local diversity of tropical and temperate ant faunas (Hymenoptera: Formicidae). **Acta Amazonica**, v.18, n.3/4, p.275-289. 1988.

BESTELMEYER, B. T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. **Journal of Animal Ecology**, v.69, n.6, p. 998-1009. 2000.

BONNET, A., LOPES, B. C. Formigas de dunas e restingas da praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, SC (Insecta: Hymenoptera). **Biotemas**, n.6, n.1, p. 107- 114. 1993.

CETEC. **Diagnóstico ambiental do estado de Minas Gerais**. Série de Publicações Técnicas / SPT-010, Belo Horizonte, Cetec. 158p. 1983.

CORREA, M. M. **Diversidade de formigas em capões no Pantanal da Nhecolândia: um teste da hipótese de biogeografia de ilhas**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação). Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Mato Grosso do Sul, 2002.

DIAS, H. C. T. **Geoambientes e pedogênese do Parque Estadual do Ibitipoca, Município de Lima Duarte (MG)**. Tese (Pós-Graduação em Solos e Nutrição de Plantas). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2000.

FEITOSA, R. S. M., RIBEIRO, A. S. Mirmecofauna (Hymenoptera, Formicidae) de serapilheira de uma área de Floresta Atlântica no Parque Estadual da Cantareira – São Paulo, Brasil. **Biotemas**, v.18, p. 51-71. 2005.

FELLERS, J.H. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. **Ecology**, v.68, n.5, p.1466–1478. 1987.

FISHER, J. Evolution and bird sociality. pp. 71-83. In: **Evolution as a process**. London: Allen and Unwin. 1954.

FOLGARAIT, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation**, v.7, p. 1221 – 1244, 1998.

FONTES, M. A. L. **Análise da composição florística das florestas do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais**. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal). Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1997.

GIULIETTI, A. M., PIRANI, J.R. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: HEYER, W. R., VANZOLINI, P. E. (eds). **Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns**. p. 39-69. 1988.

GUEDES, M. L. S., ORGE, M. D. R. **Checklist das espécies vasculares de Morro do Pai Inácio (Palmeiras) e Serra da chapadinha (Lençóis). Chapada Diamantina, Bahia, Brasil**. Projeto Diversidade florística e distribuição das plantas da Chapada Diamantina, Bahia. Instituto de Biologia da UFBA. Salvador, BA. 1998.

HARLEY, R.M. Introduction. In: STANNARD, B. L. (ed.). **Flora of the Pico das Almas: Chapada Diamantina, Bahia, Brazil**. Royal Botanic Gardens, London, p. 43-76. 1995.

HÖLLDOBLER, B., WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press, 1990.

LASSAU, S. A., HOCHULI, D. F. Effects of habitat complexity on ant assemblages. **Ecography**, v.27, n.2, p. 157-164. 2004.

LEAL, I.R. Diversidade de formigas em diferentes unidades da paisagem da Caatinga pp.435-460. In LEAL, I.R., TABARELLI, M., SILVA, J. M. (eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Editora da Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2003.

LOPES, B. C.; SANTOS, R. A. Aspects of the ecology of ants (Hymenoptera: Formicidae) on the mangrove vegetation of Rio Ratoes, Santa Catarina Island, SC, Brazil. **Boletim Entomológico de Venezuela**, v.11, p.123-133. 1996.

MENEZES, N. L., GIULIETTI, A. M. Campos rupestres. pp.65 – 73. In: MENDONÇA, M. P.; LINS L. V. (eds.). **Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas de Extinção da Flora de Minas Gerais**. Fundação Biodiversitas, Fundação Zoobotânica de Belo Horizonte, Belo Horizonte. 2000.

MENINI NETO, L. **A Subtribo Pleurothallidinae Lindl. (Orchidaceae) no Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais**. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Botânica). Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2005.

PARR, C. L., GIBB, H. Competition and the Role of Dominant Ants. pp. 77 – 96. In: LACH, L., PARR, C. L., ABBOTT, K. L. **Ant Ecology**. New York: Oxford University Press Inc. 2010.

RIBEIRO, J.F., WALTER, B.M.T. Fitofisionomia do bioma Cerrado. pp.47-86. In: SANO, S. M., ALMEIDA, S.P. (Coords.). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina, DF: EMBRAPA. 1998.

RODELA, L. G. Cerrados de altitude e campos rupestres do Parque Estadual do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais: distribuição e florística por subfisionomias da vegetação. **Revista do Departamento de Geografia, UFJF**, v.12, p.163-189. 1999.

RODELA, L.G. **Distribuição de campos rupestres e cerrados de altitude na Serra do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais**. Dissertação (Mestrado em Geografia Física). Universidade de São Paulo. 2000.

RODELA, L. G; TARIFA, J. R. O clima da Serra do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais. **Revista GEOUSP - Espaço e Tempo**, v.1, n.11, p.101-113, 2002.

STADLER, B, DIXON, A.F.G. **Mutualism: Ants and their insect partners**. Cambridge University Press. ISBN 139780521860352. 2008.

TEMELES, E. J. The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies’? **Animal Behaviour**, v.47, n.2, p. 339-350. 1994.

WILSON, E. O. **Sociobiology: the new synthesis**. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press. 1975.

2. EXPERIMENTO 1: Efeito das interações competitivas na assembleia de formigas em uma área de campo rupestre

2.1. Resumo

As estratégias utilizadas pelas espécies de formigas para conseguir alimento definem a maneira como elas interagem entre si. Essas estratégias podem variar de acordo com as condições impostas pelo ambiente ou ainda devido à interferência direta (comportamental) ou indireta (a simples presença) de outra espécie. Neste trabalho examinamos como os comportamentos e as estratégias de forrageamento e recrutamento interferem na utilização de recursos e estabelecem as relações entre as espécies que compõem uma assembleia de formigas. Para tanto foi investigada a habilidade das espécies em descobrir recursos alimentares e a influência dos comportamentos na sua permanência nas iscas de alimento. O estudo foi desenvolvido em uma área de campo rupestre no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. Oferecemos iscas atrativas de mel e sardinha em uma área de 384m² a fim de registrar a ocorrência e interações competitivas entre as espécies. Realizamos 60 registros, referentes a 10 iscas/quadrante, totalizando 40 horas de filmagem. As nove espécies de formigas mais freqüentes foram: *Camponotus crassus*, *Camponotus renggeri*, *Ectatomma edentatum*, *Camponotus genatus*, *Pheidole obscurithorax*, *Pachycondyla striata*, *Pheidole radoszkowskii*, *Pheidole* sp.6 e *Crematogaster sericea*. Espécies com maiores valores para habilidade de descoberta tenderam a permanecer por mais tempo nas iscas; os comportamentos também influenciaram na permanência e variaram entre agonísticos e de coexistência em função da espécie e do contexto no qual ocorreu a interação. A composição da assembleia de formigas no ambiente de campo rupestre estudado é moldada pela busca e disputa pelo alimento com a utilização de estratégias de defesa do recurso espécie-específicas.

Palavras-chave: Comportamento. Habilidade de descoberta. Competição. Estratégias de forrageamento.

2.2. Introdução

A estrutura de uma assembleia de formigas pode ser influenciada por diversas interações, sendo que as principais incluem mutualismo, competição, parasitismo e predação. A competição tem um importante papel na estruturação de uma assembleia de formigas, visto que as interações competitivas podem determinar o acesso de diferentes espécies aos recursos (alimentos e locais de nidificação), designando assim, a coexistência entre as espécies e organizando-as em uma hierarquia de dominância (PARR; GIBB, 2010).

Fatores abióticos (KING *et al.*, 1998, HOFFMAN *et al.*, 2000), a vegetação (GREENSLADE; GREENSLADE, 1977; HOFFMAN *et al.*, 2000), a distribuição dos recursos disponíveis e as estratégias utilizadas pelas diferentes espécies de formigas para obtenção destes (FOWLER *et al.*, 1991) atuam na composição das assembleias de formigas. Além destes, o comportamento de forrageamento, as preferências alimentares (MAJER, 1993) e os horários de forrageamento (MERCIER; DEJEAN, 1996; MERCIER *et al.*, 1998) são também considerados como mecanismos estruturadores de assembleias de formigas. As diferentes espécies exercem entre si efeitos indiretos através de interações competitivas que são mediadas por características espécie-específicas de forma que a presença de uma espécie altera o comportamento de uma segunda, alterando ainda a interação desta com uma terceira (LEBRUN, 2005).

Evidências que suportam o papel da competição como agente estruturador da assembleia de formigas incluem comportamentos agonísticos, tais como agressões físicas e químicas frente ao recurso e nas fronteiras territoriais. O alto potencial competitivo de cada espécie pode ter como causa ou consequência a tendência de grande parte ser onívora, o que aumenta a pressão na estruturação das assembleias de formigas (BENSON; HARADA, 1988) resultando em diversas estratégias para a obtenção dos recursos alimentares (CARROLL; JANZEN, 1973).

A hierarquia de dominância verificada dentro das assembleias se dá em função das espécies que exibem comportamentos agressivos e que fazem com que as outras evitem-nas sendo estas consideradas comportamentalmente dominantes (BESTELMEYER, 2000; FELLERS, 1987). A dominância geralmente é determinada por observações de interações interespecíficas em iscas atrativas.

Dentre as espécies dominantes, algumas possuem um forte comportamento territorialista, defendendo e mantendo agressivamente seu local de forrageamento e a área ao redor de seu ninho (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Estas espécies são o centro organizador

das assembleias de formigas, influenciando no acesso e viabilidade de recursos para as outras espécies não-territorialistas. Outras não defendem o território, mas o recurso localizado (VEPSÄLÄINEN; PISARSKI, 1982). Portanto, o sucesso de espécies não agressivas depende de sua plasticidade comportamental (DETRAIN *et al.*, 1999).

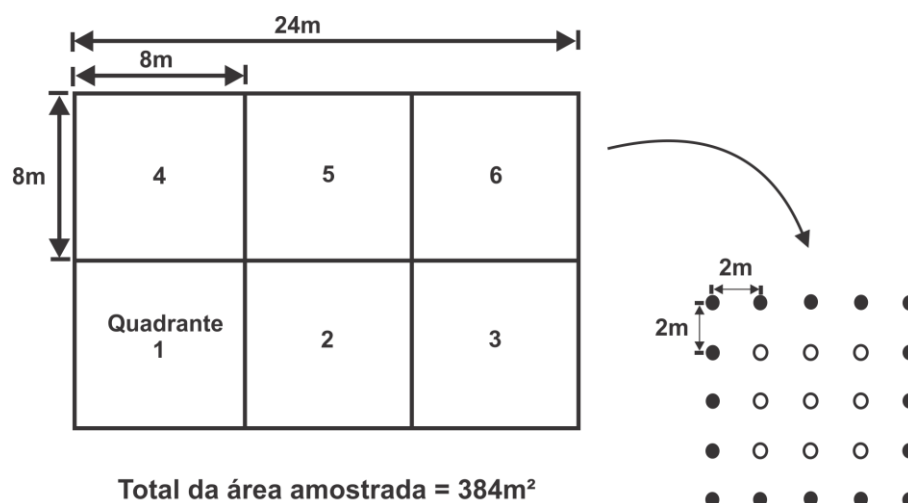
Porém, o status hierárquico não é imutável. Estudos realizados por MARKÓ; KISS (2002) com *Myrmica ruginodis* apontaram que esta espécie sofre uma mudança comportamental na presença de um forte competidor (*Manica rubida*), em que ela deixa de ser agressiva e passa a se comportar de forma submissa. ESPÍRITO-SANTO *et al.*, (2012) também demonstraram que na presença de um forte competidor, colônias de *Camponotus rufipes* de diferentes localidades apresentam diferentes graus de agressividade. Em locais onde *Camponotus sericeiventris* não ocorre, *C. rufipes* é a espécie dominante. Porém, quando em confronto direto com *C. sericeiventris*, são menos agressivas do que aquelas de colônias que não co-ocorre com *C. sericeiventris*.

Outro fator debatido como agente influenciador na composição das assembleias é a habilidade em localizar o alimento, que torna possível a co-ocorrência de espécies não agressivas dentro das assembleias de formigas. Diversos autores relatam haver um balanço entre a habilidade de descoberta e a dominância do recurso (VEPSÄLÄINEN; PISARSKI, 1982; FELLERS, 1987; LEBRUN; FEENER, 2007; PEARCE-DUVET, 2011), onde espécies mais lentas em encontrá-lo têm maior capacidade de defendê-lo. Dessa forma, espécies hábeis em encontrar alimento podem ser classificadas como subordinadas, já que encontrar o recurso rapidamente é uma estratégia eficaz para acessá-lo antes de serem deslocadas por uma espécie dominante (VEPSÄLÄINEN; PISARSKI, 1982; FELLERS, 1987).

Haja vista a amplitude de fatores que delineiam a estrutura de uma assembleia de formigas, o presente estudo investigou as relações interespecíficas de formigas em área de campo rupestre. Através do oferecimento de iscas atrativas em campo, investigamos como diferentes estratégias comportamentais, de forrageamento e recrutamento interferem na utilização de recursos e estabelecem as relações entre as espécies que compõem uma assembleia.

2.3. Material e Métodos

Coletamos os dados entre Junho de 2010 e Fevereiro de 2011 em uma área de campo rupestre no Parque Estadual do Ibitipoca, Lima Duarte, MG (S 21°42.493' W 043°53.738'). Estabelecemos seis quadrantes contíguos de 8x8m, sendo cada quadrante formado por 25 pontos distanciados entre si 2m num arranjo do tipo grade. Destes 25 pontos, havia 16 pontos externos (pontos da borda) os quais não utilizamos e nove pontos internos em que oferecemos as iscas (DELSINNE *et al.*, 2007 adaptado) (Esquema 2). Amostramos os quadrantes um por vez e a ordem foi definida por sorteio, de forma que cada um dos seis quadrantes foi amostrado 10 vezes. Em cada um dos nove pontos internos do quadrante sorteado, colocamos 3g de sardinha com mel (1:1; g:g) sobre uma placa de PVC expandido (10x10cm).



Esquema 2. Desenho esquemático dos quadrantes e disposição das iscas. Círculos não preenchidos representam os locais onde foram oferecidas as iscas atrativas.

Após o oferecimento das iscas, monitoramos os nove pontos até o aparecimento da primeira formiga forrageadora em uma das iscas. Retiramos as oito iscas não visitadas e iniciamos os registros dos comportamentos de interação na isca visitada, a partir de filmagens com duração de 40 minutos. A temperatura e umidade relativa do ar foram mensuradas no início de cada observação. Realizamos 60 registros, 10 em cada quadrante, totalizando 40 horas de filmagem. No decorrer das filmagens, após o recrutamento (quando havia), capturávamos alguns indivíduos com auxílio de pinça e/ou por aspiração para confirmação

taxonômica. Ao fim das observações, recolhemos as iscas com saco plástico. Realizamos as observações no período entre 8 e 15h.

Capturamos e levamos as formigas ao laboratório com devido registro dos pontos amostrados e data de captura. Anestesiámos os insetos por resfriamento e identificamos-os utilizando-se microscópio estereoscópico até o menor nível taxonômico possível, segundo BOLTON (1994) e FERNÁNDEZ (2003) e através de comparações com a coleção elaborada para a mesma área (REIS-HALLACK, 2010).

Além dos dados referentes aos comportamentos de interação, as filmagens permitiram identificar a espécie que encontrou o recurso primeiro e o número de espécies que visitou cada isca.

Separámos os comportamentos de interação interespecíficos, registrados para ambas as espécies durante os encontros em três categorias, como apresentado no Quadro 1 a seguir:

Quadro 1. Descrição das três categorias comportamentais (ataque, evitação e coexistência) registradas durante as observações.

Categorias comportamentais	Descrição
Ataque	Ocorria quando uma formiga se aproximava e mordida a outra nas antenas ou pernas, quando avançava ou torcia o gáster em direção a outro indivíduo, quando reagia agressivamente a um ataque e quando havia luta (nesse caso, o registro foi feito para ambas os indivíduos).
Evitação	Ocorria quando uma formiga se deslocava para fora da placa ou parava próxima a outra espécie após tocá-la com as antenas. Nesse caso, a espécie tocada continuava se alimentando sem interrupção. Também foi considerado como evitação a reação de fugir ou evitar frente à qualquer ação de um outro indivíduo interespecífico.
Coexistência	Ocorria quando duas ou mais espécies se alimentaram na mesma isca sem nenhuma interação aparente ou um indivíduo tocava outro com as antenas e este permanecia na placa sem apresentar nenhuma reação de evitação ou ataque.

Para registro dos dados, dividimos os 40 minutos de observação em oito intervalos de 5 minutos. Para cada isca, a cada intervalo de tempo, registramos a ocorrência de cada uma das espécies, o que permitiu determinar uma taxa de permanência para cada espécie em cada isca. A taxa de permanência calculada variou entre 0 e 1, sendo que valores próximos de 1 indicam

a presença da espécie em um maior número de intervalos de tempo. Já a taxa de permanência média faz referência ao tempo que uma espécie permaneceu na isca considerando todas as iscas visitadas.

Determinamos a habilidade de descoberta de cada espécie (HA) como o número de iscas que a espécie foi a primeira a chegar (NI) dividido pelo total de iscas em que ela foi observada (TI): $(HA = NI / TI)$. Valores próximos a 1 evidenciam uma maior habilidade de descoberta (PEARCE-DUVET *et al.*, 2011).

A co-ocorrência diz respeito ao número de espécies que ocorreram simultaneamente em cada isca.

2.3.1. Análises dos Dados

Para realização das análises, consideramos as espécies que estiveram presentes em mais de 10% das iscas. Examinamos a relação entre a taxa de permanência média das espécies nas iscas e suas respectivas habilidades de descoberta utilizando um modelo de regressão linear.

Elaboramos modelos lineares generalizados para cada espécie a fim de avaliar a relação entre a taxa de permanência nas iscas (variável resposta) e a frequência de cada categoria comportamental (ataque, evitação e coexistência) e o número de co-ocorrências. Da mesma maneira, avaliamos a taxa de permanência nas iscas com as variáveis abióticas.

Comparamos as taxas de permanência das espécies nas iscas determinadas através do teste de Kruskal-Wallis (5%), seguido pelo teste de Student-Newman-Keuls.

A fim de verificar se há dependência entre a frequência de ocorrência de cada categoria comportamental e as espécies, submetemos os dados ao teste do qui-quadrado, procedendo-se a análise de resíduos padronizados em tabelas de contingência.

Utilizamos o Programa R 2.13.1 para todas as análises, sempre ao nível de 5% de significância.

2.4. Resultados

No total amostramos 20 espécies de formigas, pertencentes a 11 gêneros, distribuídas em seis subfamílias: Ectatomminae, Ponerinae, Formicinae, Dolichoderinae, Pseudomyrmicinae e Myrmicinae (Tabela1). A maioria das iscas foi explorada por mais de uma espécie, sendo que aproximadamente 7% atraiu apenas uma espécie.

Tabela 1. Frequência de ocorrência das espécies de formigas amostradas em 60 iscas atrativas no Parque Estadual do Ibitipoca-MG.

Sub-famílias	Espécies	% de iscas
Formicinae	<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	65,0
Formicinae	<i>Camponotus renggeri</i> Emery, 1894	48,3
Ectatomminae	<i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	38,3
Formicinae	<i>Camponotus genatus</i> Santschi, 1922	35,0
Myrmicinae	<i>Pheidole obscurithorax</i> Forel, 1985	35,0
Ponerinae	<i>Pachycondyla striata</i> Smith, 1858	23,3
Myrmicinae	<i>Pheidole radoszkowskii</i> Mayr, 1884	21,7
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp6 Westwood	18,3
Myrmicinae	<i>Crematogaster sericea</i> Forel, 1912	16,7
Dolichoderinae	<i>Linepithema cerradense</i> Wild, 2007	8,3
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp3 Westwood	8,3
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp2 Westwood	6,7
Myrmicinae	<i>Cephalotes pavonii</i> Latreille, 1809	5,0
Myrmicinae	<i>Cephalotes pusillus</i> Klug, 1824	5,0
Ectatomminae	<i>Ectatomma</i> sp2 Bolton	5,0
Ponerinae	<i>Odontomachus</i> sp1 Latreille	3,3
Myrmicinae	<i>Solenopsis</i> sp1 Westwood	3,3
Formicinae	<i>Myrmelachista</i> sp2 Roger	1,7
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp1 Westwood	1,7
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex</i> sp1 Lund	1,7

Nota: Em negrito, as nove espécies utilizadas nas análises.

Analisando a curva do coletor, observa-se que a partir da 37^a isca, a probabilidade de amostragem de uma espécie diferente é baixa, indicando que o número de coletas foi satisfatório (Gráfico 1).

Nove das vinte espécies encontradas foram observadas em mais de 10% das iscas (Tabela1). O mesmo número de espécies foi utilizado em outros estudos, demonstrando esta

ser uma quantidade satisfatória para análises de interações (FELLERS, 1987; LEBRUN, 2005; DELSINNE *et al.*, 2007) As nove espécies avaliadas exploraram os seis quadrantes. *C. crassus* e *C. renggeri* visitaram um maior número de iscas. Em contraste, *Pheidole* sp.6 explorou um número mais restrito de iscas, agrupadas na parte inferior do quadrante 1, parte superior do quadrante 2 e apenas uma isca no quadrante 3 (Esquema 3).

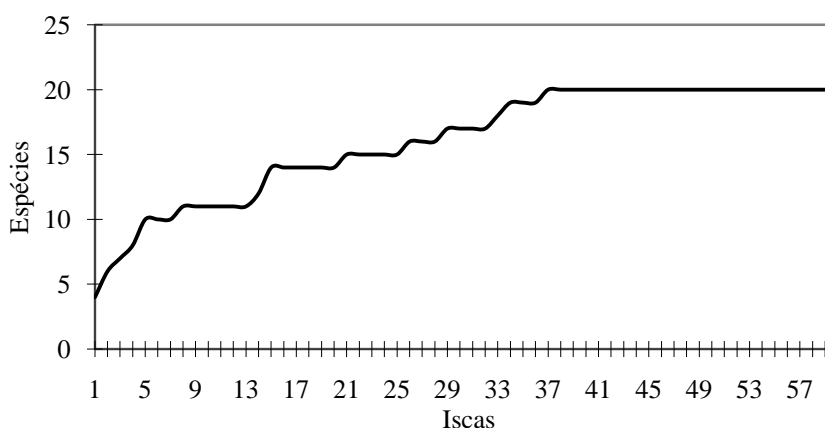
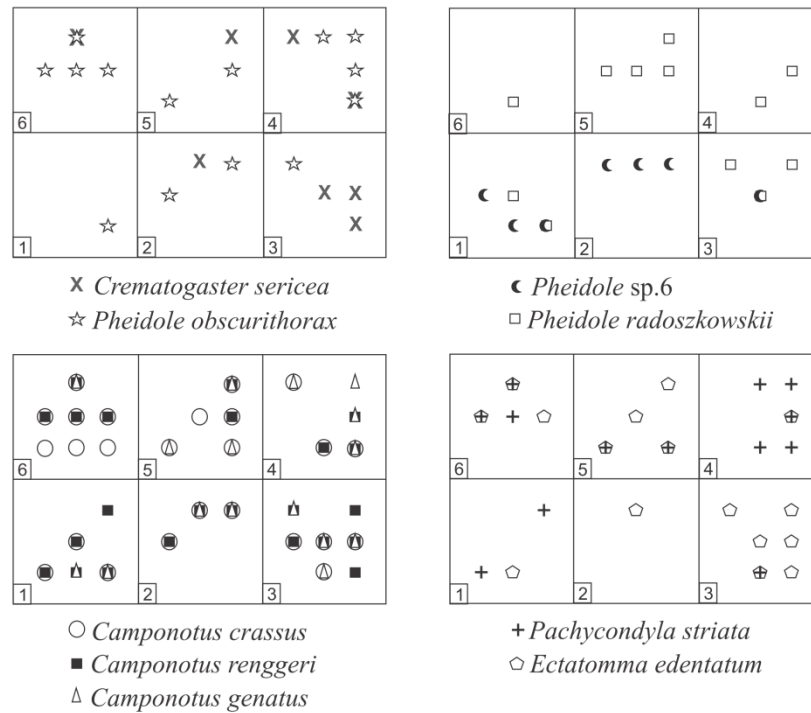


Gráfico 1. Número cumulativo de espécies de formigas observadas no decorrer das observações em 60 iscas atrativas no campo rupestre.

A taxa de permanência média nas iscas calculada para cada espécie apresentou uma correlação positiva significativa com a habilidade de descoberta ($F = 19,78$; $p = 0,0029$; $R^2 = 0,7012$). Ou seja, espécies com maiores valores para habilidade de descoberta tendem a permanecer na isca por um tempo maior do que espécies com menores valores para a habilidade de descoberta (Gráfico 2).

Durante o período do experimento, a temperatura média do ambiente foi de $29,2 \pm 4,0$ °C ($39,9 - 19,5$ °C) e a média da umidade relativa do ar $50,5 \pm 10,5\%$ ($75,4 - 28,6\%$). Através de um modelo linear generalizado, não foi possível evidenciar efeito significativo destas variáveis abióticas com a taxa de permanência nas iscas para nenhuma das nove espécies.

Verificamos que o comportamento de ataque foi um fator que influenciou significativamente a taxa de permanência nas iscas através dos modelos gerados para as espécies, com exceção de *P. striata* (Tabela 2). Quanto maior a frequência de ataques, maiores os valores para a taxa de permanência das espécies nas iscas. Para *C. crassus*, *C. renggeri* e *E. edentatum* os comportamentos classificados como de coexistência também exerceram um efeito significativo sobre a taxa de permanência de (Tabela 2).



Esquema 3. Localização das iscas utilizadas pelas nove espécies de formigas mais frequentes nos seis quadrantes amostrados no campo rupestre. A fim de facilitar a visualização da sobreposição das espécies, a figura foi dividida em quatro esquemas. Nos quatro esquemas os quadrantes estão enumerados conforme realizamos as observações em campo.

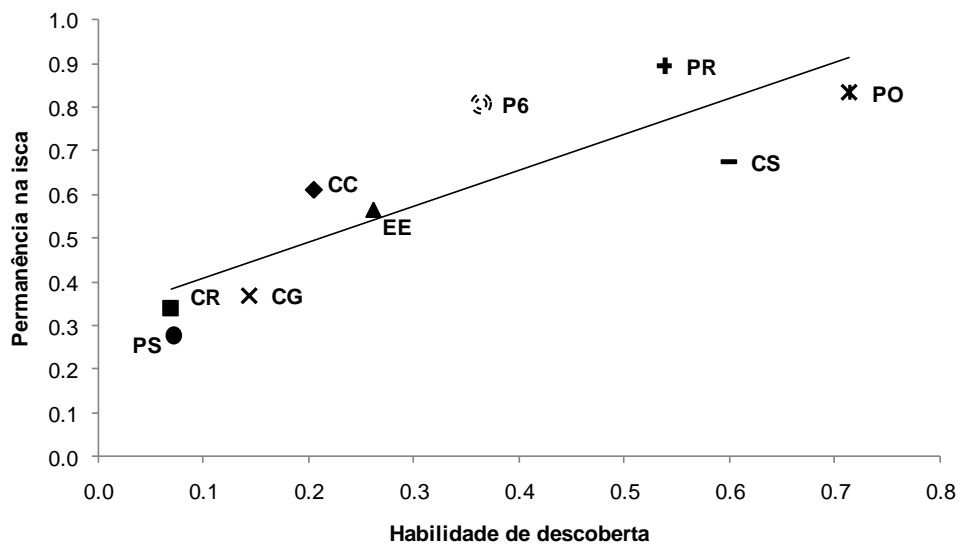


Gráfico 2. Relação entre a taxa de permanência média das espécies nas iscas e respectiva habilidade de descoberta. Legenda: PS: *Pachycondyla striata*, CR: *Camponotus renggeri*, CG: *Camponotus genatus*, CC: *Camponotus crassus*, EE: *Ectatomma edentatum*, P6: *Pheidole sp.6*, PR: *Pheidole radoszkowskii*, CS: *Crematogaster sericea*, PO: *Pheidole obscurithorax*.

A permanência de *P. striata* na isca foi influenciada pela evitação e pelo número de espécies com as quais ela co-ocorreu. Assim, quanto menor o número de espécies que co-ocorreram na isca ou maior frequência dos comportamentos de evitação, maior é a taxa de permanência na isca.

O modelo obtido para *P. obscurithorax* indica o efeito significativo de três fatores principais e interações entre eles, demonstrando que sua permanência na isca é influenciada por um número maior de variáveis. Durante os registros em campo, e considerando-se os comportamentos para cada intervalo de tempo, observou-se que logo após a localização do recurso, as operárias exibiam comportamentos de evitação, porém após o recrutamento e chegada dos soldados, elas se tornavam mais agressivas.

Tabela 2. Resumo dos modelos espécie-específicos de permanência das formigas nas iscas.

Espécies	Melhor modelo	F	P	R ²
<i>Camponotus crassus</i>	ataque + coexistência	9,693	<0,01	0,3139
<i>Camponotus renggeri</i>	ataque + coexistência + ataque * evitação	5,003	<0,01	0,4169
<i>Ectatomma edentatum</i>	ataque + coexistência	15,250	<0,01	0,7215
<i>Camponotus genatus</i>	ND	ND	ND	ND
<i>Pheidole obscurithorax</i>	co-ocorrência + ataque + evitação + co-ocorrência * ataque + co-ocorrência * coexistência + ataque * evitação	5,567	<0,01	0,6462
<i>Pachycondyla striata</i>	co-ocorrência + evitação + co-ocorrência * coexistência	15,100	<0,01	0,8443
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	ND	ND	ND	ND
<i>Pheidole</i> sp6	ND	ND	ND	ND
<i>Crematogaster sericea</i>	ND	ND	ND	ND

*ND = Espécies para as quais não foi possível construir um modelo.

Para *C. genatus*, *Pheidole* sp6, *P. radoszkowskii* e *C. sericea* não foi possível construir um modelo em função da baixa frequência de comportamentos registrada no decorrer dos encontros (Tabela 2). No entanto, em encontros pontuais, as duas últimas espécies citadas apresentaram interações acima do esperado (Gráfico 4B), o que nos leva a crer que os comportamentos exibidos são espécie-específicos.

Verificamos que a taxa de permanência nas iscas variou significativamente entre as espécies ($H = 61,005$; $df = 8$; $p = 0,000$). *P. radoszkowskii*, *P. obscurithorax*, *Pheidole* sp.6 e *C. sericea* apresentam as maiores taxas de permanência, o que indica que elas se mantiveram

por mais tempo no recurso. Enquanto que *C. renggeri*, *C. genatus* e *P. striata* apresentaram as menores taxas de permanência (Gráfico 3).

Nas iscas de alimento em que *P. radoszkowskii* co-ocorreu com *P. obscurithorax*, não observamos reações agressivas de *P. radoszkowskii* aos ataques de *P. obscurithorax*. Ao contrário, as operárias exibiram comportamentos de evitação acima do esperado, sugerindo que para *P. radoszkowskii* a estratégia de evitação garante sua permanência no recurso (Gráfico 4).

Já as espécies com as menores taxas de permanência podem ser consideradas como espécies submissas, o que não necessariamente implica na ausência de agressividade, mas em uma menor habilidade competitiva. *C. renggeri* exibiu atos agressivos, enquanto que para *C. genatus* e *P. striata* a agressividade foi abaixo do esperado (Gráfico 4).

Com relação aos comportamentos, verificamos que evitação representou aproximadamente 53% dos eventos quando duas ou mais espécies utilizavam a mesma isca. O teste do qui-quadrado indica que há uma dependência entre a categoria dos comportamentos exibidos e as espécies ($\chi^2 = 356,84$; $p < 0,001$; $GL = 16$), sendo outra evidência que a estratégia comportamental exibida por uma espécie varia de acordo com a espécie que ela interage.

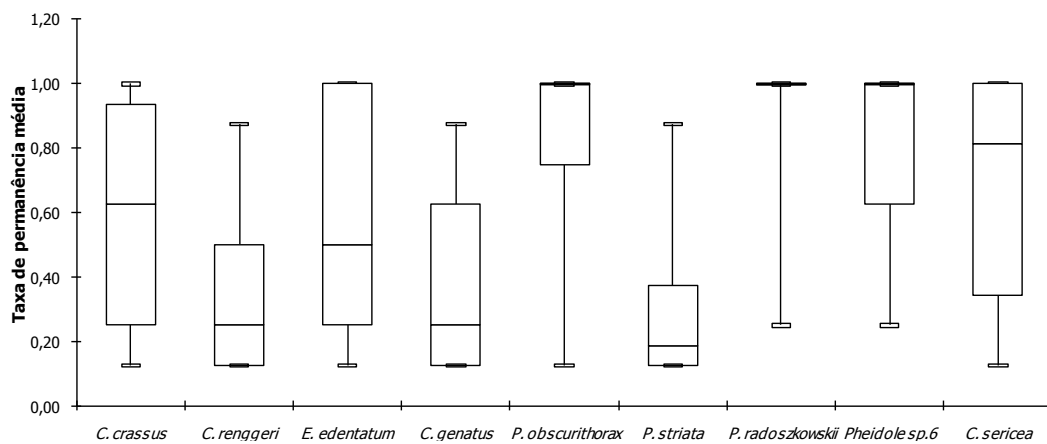
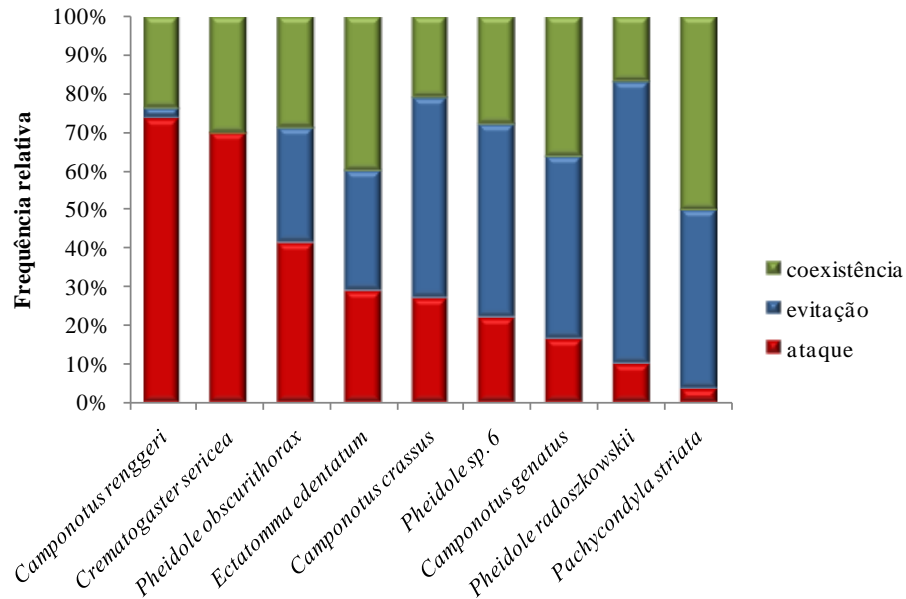


Gráfico 3. Taxa de permanência média das nove espécies nas iscas. Os valores referem-se respectivamente ao valor mínimo, 1º quartil, mediana, 3º quartil e valor máximo. *C. crassus*: 0,12; 0,25; 0,62; 0,94; 1,00; *C. renggeri*: 0,12; 0,12; 0,25; 0,50; 0,87; *E. edentatum*: 0,12; 0,25; 0,50; 1,00; 1,00; *C. genatus*: 0,12; 0,12; 0,25; 0,62; 0,87; *P. obscurithorax*: 0,12; 0,75; 1,00; 1,00; 1,00; *P. striata*: 0,12; 0,12; 0,19; 0,37; 0,87; *P. radoszkowskii*: 0,25; 1,00; 1,00; 1,00; 1,00; *Pheidole sp.6*: 0,25; 0,62; 1,00; 1,00; 1,00; *C. sericea*: 0,12; 0,34; 0,81; 1,00; 1,00.

A)



B)

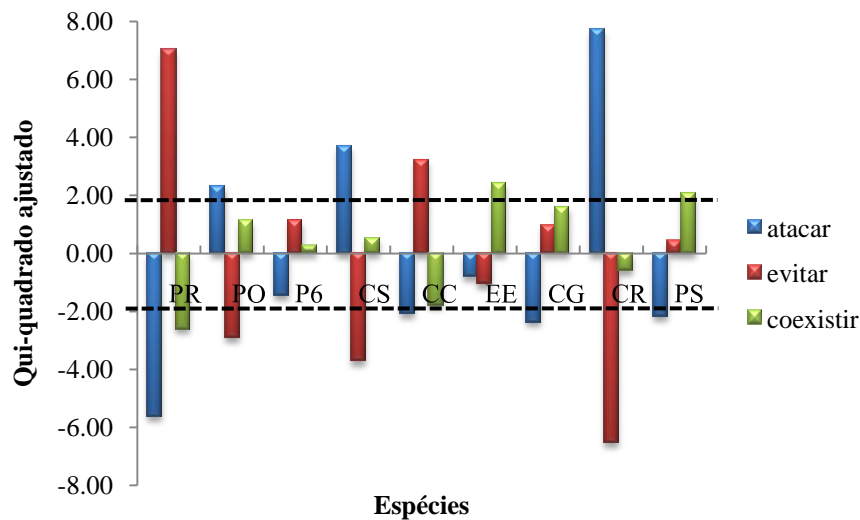


Gráfico 4. A) Frequência relativa dos comportamentos de ataque, evitação e coexistência exibida pelas nove espécies mais frequentes no campo rupestre. B) Resíduos padronizados em tabelas de contingência (teste χ^2) para os comportamentos atacar, evitar e coexistir. Legenda: PR: *Pheidole radoszkowskii*, PO: *Pheidole obscurithorax*, P6: *Pheidole sp.6*, CS: *Crematogaster sericea*, CC: *Camponotus crassus*, EE: *Ectatomma edentatum*, CG: *Camponotus genatus*, CR: *Camponotus renggeri*, PS: *Pachycondyla striata*. A linha pontilhada indica o valor de significância de +1,96 e -1,96.

C. sericea, *P. obscurithorax* e *C. renggeri* foram as espécies que atacaram acima do esperado. No entanto, para as duas primeiras a alta agressividade garantiu uma alta taxa de permanência na isca, mas não para *C. renggeri*. No presente estudo, os atos de agressão

exibidos por *C. renggeri* não conferiram o domínio das iscas, provavelmente em função da sua baixa abundância por isca ($N_{\max}=2$). Ainda, para esta espécie registramos que os comportamentos de evitação ocorrem abaixo do esperado. Para *C. sericea*, destaca-se a ausência de comportamentos de evitação, o que aliado a sua alta taxa de permanência e habilidade de descoberta permite caracterizá-la como espécie agressiva e que potencialmente exerce efeito limitante na utilização de recursos sobre as espécies subordinadas (Gráfico 4).

Frequências de comportamento de ataque com ocorrência abaixo do esperado foram registradas para *P. radoszkowskii*, *C. crassus*, *C. genatus* e *P. striata*. Sugere-se para as espécies de *Camponotus* que este resultado seja reflexo de seu comportamento subordinado frente as outras espécies, considerando-se sua baixa taxa de permanência nas iscas e habilidade de descoberta. Já para *P. striata* é mais provável que este resultado seja reflexo da estratégia de forrageamento solitário, característica da espécie. No caso de *E. edentatum* também a estratégia de forrageamento solitário justifica a ocorrência abaixo do esperado dos comportamentos de evitação. Os comportamentos de coexistência acima do esperado exibidos por *E. edentatum* foram direcionados a *C. genatus* (Gráfico 4).

2.5. Discussão

As espécies com maior habilidade de descoberta foram as com maior taxa de permanência na isca. Na literatura o balanço (*trade off*) entre habilidade de descoberta e dominância do recurso denota que boas descobridoras são espécies subordinadas, que maximizam suas taxas de encontro do recurso a fim de acessá-lo antes de serem deslocadas por uma espécie comportamentalmente dominante (VEPSÄLÄINEN; PISARSKI, 1982; FELLERS, 1987; LEBRUN; FEENER, 2007). Essa inversão na relação entre a taxa de permanência e a habilidade de descoberta pode estar relacionada com três diferentes fatores.

Neste estudo, as espécies com menor habilidade de descoberta e que exibiram menor taxa de permanência, foram as que visitaram um maior número de iscas. Como exemplo temos *C. crassus*, *C. genatus*, *E. edentatus* e *C. renggeri*. Assim, sugerimos que a baixa habilidade de descoberta destas espécies pode ter sido compensada pela exploração mais ampla da área de estudo. Esse fato pode estar pautado na relação custo-benefício durante o forrageamento, pois como exibem baixa habilidade na defesa dos recursos, a estratégia que irá promover um maior benefício é a ampliação da área de busca.

Já para as espécies com alta habilidade de descoberta e alta taxa de permanência podemos hipotetizar que as iscas por elas exploradas estavam dentro de seu território e, portanto, foram mais rapidamente localizadas e defendidas com sucesso.

Por fim, essa inversão pode ser reflexo das condições ambientais do campo rupestre. No campo rupestre há flutuações diárias extremas de temperatura e umidade, efeito dos ventos, altos níveis de insolação em certos locais e condições mais amenas em outros (PIRANI *et al.*, 1994). Além disso, ocorrem em altitudes elevadas (acima de 1000 metros) e possuem solos com afloramentos rochosos quartizíticos (GUEDES; ORGE, 1998), o que implica em uma diversidade de fauna e flora mais adaptada às condições por ele impostas.

Em ambientes extremos e hostis como o campo rupestre, onde os recursos alimentares podem se tornar escassos e difíceis de serem encontrados (FOWLER *et al.*, 1991), é razoável supor que após o dispêndio energético da localização do recurso, a espécie que o localizou deve usufruí-lo ao máximo. Assim, após localizar o recurso, cada espécie pode apresentar uma estratégia comportamental - exibir comportamentos agressivos ou de evitação ou, caso tenha habilidades competitivas menores, de coexistência - a fim de permanecer na isca localizada. Esse também pode ter sido o motivo da taxa de permanência das espécies nas iscas não ter sido influenciada pelos fatores abióticos.

A alta taxa de permanência nas iscas exibida por *P. radoszkowskii*, *P. obscurithorax*, *Pheidole* sp.6 e *C. sericea* se deve à combinação de diferentes táticas durante o forrageamento.

P. radoszkowskii utilizou o comportamento de evitação como estratégia para permanecer nas iscas. Quando estava na isca e era agredida, na maioria das vezes ela respondia evitando. Isso não exclui seu potencial de agressão ou de coexistência, mas demonstra sua plasticidade comportamental frente às espécies que ela co-ocorre. A evitação parece ser o comportamento de interferência típico entre formigas (FELLERS, 1987; YANOVIK; KASPARI, 2000; DELSINNE *et al.*, 2007).

O estudo realizado por PERFECTO (1994) relata que *P. radoszkowskii* exibe assimetria na relação competitiva com outra espécie dominante (*Solenopsis geminata*). Quando colônias de *P. radoszkowskii* foram excluídas, a área foi dominada por *S. geminata*, demonstrando a habilidade da primeira em restringir o território de forrageamento da segunda espécie. No entanto, quando *S. geminata* foi excluída, seu território não foi ocupado por *P. radoszkowskii*. Ou seja, sua ausência em uma área pode não ser necessariamente determinada pela competição.

Ainda de acordo com PERFECTO (1994), *P. radoszkowskii* possui colônias pouco populosas, o que pode justificar a estratégia de evitação verificada no presente estudo. No caso de espécies com colônias pouco populosas, os confrontos diretos representam um custo maior quando comparado a espécies populosas (CARROLL; JANSEN, 1973), enquanto que o comportamento de coexistência depende da tolerância da outra espécie a ela e, evitar, portanto, parece apresentar maiores benefícios do que atacar ou desistir e procurar outro recurso.

Já *P. obscurithorax* exibiu comportamentos de evitação logo após a localização do recurso e se tornou mais agressiva depois do recrutamento e chegada dos soldados. STORZ; TSCHINKEL (2004) relataram a combinação de táticas de forrageamento desta espécie em função do tamanho do recurso. Para recursos pequenos, a escoteira realizava o transporte sozinha e somente recrutava, quando o recurso era maior. No presente estudo, a isca oferecida constituía um recurso difícil de ser transportado, implicando no recrutamento de operárias e soldados a fim de garantir a utilização do mesmo por um período maior de tempo.

Outra estratégia empregada por *P. obscurithorax* para utilizar o recurso baseou-se no uso de ferramentas para seu transporte. Operárias levavam pequenas pedras e pedaços de folhas para cima da placa e os colocavam em contato com a isca. Logo após, elas retiravam o material e o transportavam para o ninho. A utilização de ferramentas para o transporte de

recursos que não são representados por unidades discretas garante a obtenção de aproximadamente 10 vezes mais alimento do que o transporte direto do mesmo (FELLERS; FELLERS, 1976). No caso de espécies subordinadas, (ex: *Aphaenogaster rudis*) esse comportamento é também utilizado para garantir a posterior utilização do alimento, já que as partes do recurso cobertas tornam-se indisponíveis para as espécies dominantes (FELLERS; FELLERS, 1976).

O recrutamento em massa foi a estratégia apresentada por *Pheidole* sp.6 e *C. sericea* para se manter na isca. Tal estratégia garantiu para *Pheidole* sp.6 a utilização do recurso frente à competição com *C. crassus* e *C. renggeri*, espécies com as quais mais co-ocorreu e que conseqüentemente apresentaram baixa taxa de permanência. De maneira geral, para o gênero *Pheidole*, os soldados são recrutados para defender ou transportar o recurso (MERTL, *et al.*, 2010), mas no caso de *Pheidole* sp.6, registramos soldados atuando apenas na defesa.

Os ataques exibidos por *C. sericea* aliados à ausência de evitação confirmam o quão essa espécie é agressiva (LONGINO, 2003). Uma proporção considerável dos ataques se limitou ao comportamento de dobrar o gáster. Durante este ato, há a liberação de gotículas de veneno, o que está relacionado ao comportamento ofensivo ou defensivo (BUREN, 1959). Assim sua alta taxa de permanência se deve aos comportamentos agressivos e rápido recrutamento (LONGINO, 2003).

Espécies que exibem alta taxa de permanência podem ser consideradas como espécies comportamentalmente dominantes, seja através de interações agonísticas ou da estratégia de recrutamento em massa. Entretanto, para *P. radoszkowskii* tal interpretação merece ressalvas, pois a estratégia de evitação foi o que garantiu sua permanência no recurso.

Recentes teorias indicam que “boas descobridoras” determinam a composição de espécies de suas comunidades (CALCAGNO *et al.*, 2006; ADLER, *et al.*, 2007). Então a natureza da competição por exploração e as estratégias competitivas devem ter implicações interessantes para o entendimento da riqueza e composição específica das assembleias, especialmente em um ambiente onde os recursos são escassos e efêmeros.

As interações competitivas registradas revelaram qual estratégia é empregada pelas diferentes espécies a fim de garantir a utilização do recurso alimentar. Também a habilidade de descoberta foi determinante para a permanência das espécies nas iscas, demonstrando a importância da competição interespecífica na composição das assembleias de formigas, que é moldada em especial, pela busca e disputa pelo alimento.

2.6. Referências Bibliográficas

ADLER, F. R., LEBRUN, E. G., FEENER, D. F. Maintaining diversity in an ant community: modeling, extending, and testing the dominance- discovery trade-off. **The American Naturalist**, v.169, n.3, p. 323-333. 2007.

BENSON, W., HARADA, A.Y. Local diversity of tropical and temperature ant faunas (Hymenoptera: Formicidae). **Acta Amazonica**, v.18, n.3/4, p.275-289. 1988.

BESTELMEYER, B. T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. **Journal of Animal Ecology**, v.69, n.6, p. 998-1009. 2000.

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

BUREN, W. F. A review of the species of *Crematogaster*, sensu stricto, in North America (Hymenoptera: Formicidae). Part I, **Journal of the New York Entomological Society**, v.66, p. 119-134. 1959.

CALCAGNO, V., MOUQUET, N., JARNE, P., DAVID, P. Co-existence in a metacommunity: the competition-colonization trade-off is not dead. **Ecology Letters**, v.9, n.8, p. 897-907. 2006.

CARROLL, C. R., JANZEN, D. H. Ecology of foraging by ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, vol.4, p. 231-257. 1973.

DELSINNE, T., ROISIN, Y., LEPONCE, M. Spatial and temporal foraging overlaps in a Chacoan ground-foraging ant assemblage. **Journal of Arid Environments**, v.71, n.1. p. 29-44. 2007.

DETRAIN, C., DENEUBOURG, J. L., PASTEELS, J. M. Decision-making in foraging by social insects. pp.331 –354. In: DeTRAIN, C. DENEUBOURG, J. L.; PASTEELS, J. M. (eds). **Information Processing in Social Insects**, Birkhauser, Basel. 1999.

ESPÍRITO-SANTO, N. B., RIBEIRO, S. P., LOPES, J. F. S. Evidences of competition between two canopy ant species: is aggressive behaviour innate or shaped up by a competitive environment? **Psyche**. doi: 10.1155/2012/609106. 2012.

FELLERS, J.H. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. **Ecology**, v.68, n.5, p.1466–1478. 1987.

FELLERS, J. H.; FELLERS, G. M. Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions. **Science**, v.192, n. 4234, p. 70-72. 1976.

FERNÁNDEZ, F. (ed.). **Introducción a las Hormigas de la región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 2003.

FOWLER, H. G., FORTI, L. C., BRANDÃO, C. R. F., DELABIE, J. H. C., VASCONCELOS, H. L. Ecologia nutricional de formigas. pp. 131-223. In: PANIZZI, A. R., PARRA, J. R. P. (eds). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. Manole, São Paulo, Brasil. 1991.

GUEDES, M. L. S., ORGE, M. D. R. **Checklist das espécies vasculares de Morro do Pai Inácio (Palmeiras) e Serra da chapadinha (Lençóis). Chapada Diamantina, Bahia. Brasil**. Projeto Diversidade florística e distribuição das plantas da Chapada Diamantina, Bahia. Instituto de Biologia da UFBA. Salvador, BA. 1998.

GREENSLADE, P. J. M., GREENSLADE, P. Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. **Insectes Sociaux**, v.24, n.2, p 163-182. 1977.

HOFFMAN, B. D., GRIFFITHS, A. D.; ANDERSEN, A. N. Responses of ant communities to dry sulfur deposition from mining emissions in semi-arid tropical Australia, with implications for the use of functional groups. **Australian Journal of Ecology**, v.25, n.6, p. 653-663. 2000.

HÖLDOBLER, B., WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press, 1990.

KING, J. R., ANDERSEN, A. N., CUTTER, A. D. Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. **Biodiversity and Conservation**, v.7, p.1627-1638. 1998.

LEBRUN, E.G. Who is the top dog in ant communities? Resources, parasitoids, and multiple competitive hierarchies. **Oecologia**, v.142, n.4, p. 643-652. 2005.

LEBRUN, E. G., FEENER, D, H. When trade-offs interact: balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage. **Journal of Animal Ecology**, v.76, n. 1, p. 58-64. 2007.

LONGINO, J. T. The Crematogaster (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. **Zootaxa**, v.151, p. 1-150. 2003.

MAJER, J. D. Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia: its structure and influence of ant diversity. pp. 115-141. In: LASALLE, J.; GAULD, I. D. (editors). **Hymenoptera and Biodiversity**. Wallingford: CAB International. 1993.

MARKÓ, B., KISS, K. Searching for food in the ant *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) – How to optimize? In: TOMESCU, N., POPA, V. (szerk.): pp. 157-168. In **Memoriam “Professor Dr. Doc. Vasile Gh. Radu”** Corresponding member of Romanian Academy of Sciences, Cluj University Press, Kolozsvár (România). 2002.

MERCIER, J. L., DEJEAN, A. Ritualized behavior during competition for food between two Formicinae. **Insectes Sociaux**, v.43, n.1, p. 17-29. 1996.

MERCIER, J. L., DEJEAN, A., LENOIR, A. Limited aggressiveness among African arboreal ants sharing the same territories: the result of a co-evolutionary process. **Sociobiology**, v. 32, n. 1, p. 139-150. 1998.

MERTL, A. L., SORENSON, M. D., TRANIELLO, J. F. A. Community-level interactions and functional ecology of major workers in the hyperdiverse ground-foraging *Pheidole* (Hymenoptera, Formicidae) of Amazonian Ecuador. **Insectes Sociaux**, v. 57, n. 4, p. 441–452. 2010.

PARR, C. L., GIBB, H. Competition and the Role of Dominant Ants. pp. 77 – 96. In: LACH, L., PARR, C. L., ABBOTT, K. L. **Ant Ecology**. New York: Oxford University Press Inc. 2010.

PEARCE-DUVET, J. M. C., MOYANO, M., ADLER, F. R., FEENER JR, D. H. Fast food in ant communities: how competing species find resources. **Oecologia**, v.167, n. 2, p. 229-240. 2011.

PERFECTO, I. Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. **Oecologia**, v. 98, n. 2, p. 184-192. 1994.

PIRANI, J. R., GIULIETTI, A. M., MELLO-SILVA, R. E MEGURO, M. Checklist and patterns of geographic distribution of vegetation of Serra do Ambrósio, Minas Gerais, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 17, n. 2, p. 133-147. 1994.

REIS-HALLACK, N. M. **Composição da assembleia de formigas em três fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca – MG**. Dissertação (Mestrado em Comportamento e Biologia Animal). Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Minas Gerais. 2010.

STORZ, S. R., TSCHINKEL, W. R. Distribution, spread, and ecological associations of the introduced ant *Pheidole obscurithorax* in the southeastern United States. **Journal of Insect Science**, v. 4, p.1-11. 2004.

VEPSÄLÄINEN, K., PISARSKI, B. Assembly of island ant communities. **Annales Zoologici Fennici**, v. 19, p. 327–335. 1982.

YANOVIK, S. P., KASPARI, M. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical Forest canopy and litter. **Oikos**, v. 89, n. 2, p. 259-266. 2000.

3. EXPERIMENTO 2: *Pheidole obscurithorax* e *Crematogaster sericea*: localização espacial referente ao ninho e interações competitivas

3.1. Resumo

Diferentes espécies de formigas frequentemente utilizam recursos alimentares similares. A organização hierárquica das formigas dentro de uma assembleia pode ser resultado da disputa por alimento. Nestas condições, é interessante investigar como se comportam duas espécies dominantes, consideradas fortes competidoras. Assim, este estudo teve como objetivo investigar, em uma área de campo rupestre, como ocorre a dominância em fontes de alimento por *Crematogaster sericea* e *Pheidole obscurithorax* a diferentes distâncias de seus ninhos. Foi averiguada a influência da distância do recurso ao ninho na agressividade e abundância, bem como se o forrageamento ocorre de acordo com seus status hierárquico. Foi estabelecido um plot de observação para cada ninho composto por oito iscas: quatro localizadas a 1,5m de distância dos ninhos e quatro a 0,5m. As iscas foram observadas uma por vez, totalizando 256 registros para cada espécie. Os comportamentos registrados foram ataque e avançar. Para ambas as espécies a distância do alimento ao ninho não influenciou na agressividade ($Z= 1,44$; $p=0,07$ *C. sericea*; $Z= 1,44$; $p=0,07$ *P. obscurithorax*); a abundância de *P. obscurithorax* foi maior nas iscas próximas ao seu ninho ($F= 7,30$; $p<0,01$), enquanto que para *C. sericea* não diferiu entre iscas próximas e distantes ($F=2,19$; $p=0,14$). Apesar de fortes competidoras, *C. sericea* e *P. obscurithorax* forragearam de acordo com seus status hierárquico, sendo a primeira territorialista e a segunda agressiva não territorialista.

Palavras-chave: Agressividade. Dominância. Fonte de alimento. Territorialista.

3.2. Introdução

O sucesso ecológico das formigas está associado, dentre outros fatores, à habilidade da colônia em alocar forrageiras para exploração de novas fontes de recursos (ROCES, 1993). A alta mobilidade das operárias aumenta as chances de encontro destes recursos e também com operárias de espécies competidoras. Isto aliado à ampla faixa de atividade das formigas e ao seu habitat social resulta em grandes pressões bióticas (CZECHOWSKI; MARKÓ, 2005).

Apesar do grande número de espécies diferentes, formigas frequentemente utilizam recursos similares, como locais de nidificação e alimento, o que pode culminar em interações agressivas entre elas (FELLERS, 1987; SAVOLAINEN; VEPSÄLÄINEN, 1988). A partir destas interações, uma assembleia de formigas pode ser organizada em uma hierarquia de dominância. A ordem do topo para a base inclui espécies consideradas agressivas e territorialistas, agressivas não territoriais e espécies submissas (VEPSÄLÄINEN; PISARSKI, 1982; SAVOLAINEN, VEPSÄLÄINEN, 1988).

No entanto, estudos realizados por MARKÓ; KISS (2002) e ESPÍRITO-SANTO *et al.*, (2012) evidenciam claramente a existência da plasticidade comportamental, em função de com qual espécie ocorre a interação e se elas ocorrem em um mesmo local.

Crematogaster e *Pheidole* são gêneros de formigas amplamente distribuídos, sendo que ambas apresentam recrutamento em massa e hábitos generalistas (SILVESTRE *et al.*, 2003). *Crematogaster* geralmente nidifica em tronco de árvores e demonstra grande territorialidade na defesa das fontes de alimento. Já *Pheidole* constrói ninhos em locais diversificados e forrageia tanto no solo como na vegetação (SILVESTRE *et al.*, 2003).

Em um levantamento realizado em uma área de campo rupestre do Parque Estadual do Ibitipoca – MG foi constatada a presença de duas espécies pertencentes a estes gêneros: *Crematogaster sericea* e *Pheidole obscurithorax* (REIS-HALLACK, 2010). Um estudo anterior realizado na mesma área demonstrou que ambas as espécies possuem grande habilidade em descobrir os recursos e que os defendem agressivamente (vide Experimento 1). Aliado à sobreposição de áreas de forrageamento, admite-se que ambas as espécies possuam um alto potencial competitivo.

Dessa maneira, este estudo teve como objetivo investigar como ocorre a dominância de recursos em fontes de alimento localizadas a diferentes distâncias dos ninhos de *Crematogaster sericea* e *Pheidole obscurithorax*. Através do oferecimento de iscas atrativas verificamos se a distância do recurso ao ninho influenciou na agressividade, se as espécies

forragearam de acordo com seu status hierárquico e a influência dos fatores abióticos na ocorrência de espécies potencialmente competidoras. Para a realização deste experimento, foi determinado anteriormente o horário de atividade de forrageamento de cada espécie focal.

3.3. Material e Métodos

A coleta de dados foi realizada entre agosto e outubro de 2011 em uma área de campo rupestre no Parque Estadual do Ibitipoca, Lima Duarte, MG (S 21°42.493' W 043°53.738').

Definição da atividade forrageadora

A fim de verificar o horário de maior de atividade forrageadora assim como o horário em que há sobreposição do período de forrageamento das espécies focal deste estudo, foi determinado o fluxo de forrageamento de dois ninhos de cada espécie. Para tanto, foram contabilizadas as operárias que saíam e as que voltavam para a colônia (fluxo de indivíduos). A cada hora, cada ninho foi observado durante um minuto com intervalo de um minuto e cinco registros. A contagem foi realizada no período de 08 às 17h (9 horas/dia), sendo cada ninho observado durante dois dias consecutivos.

Os dados de temperatura do substrato, do ar e umidade relativa foram tomados antes do início de cada minuto de observação.

Localização Espacial

Baseado nos resultados da observação anterior foi determinado o horário de maior fluxo de indivíduos, estipulando duas horas na parte da manhã (09 às 11h) e duas horas na parte da tarde (14 às 16h).

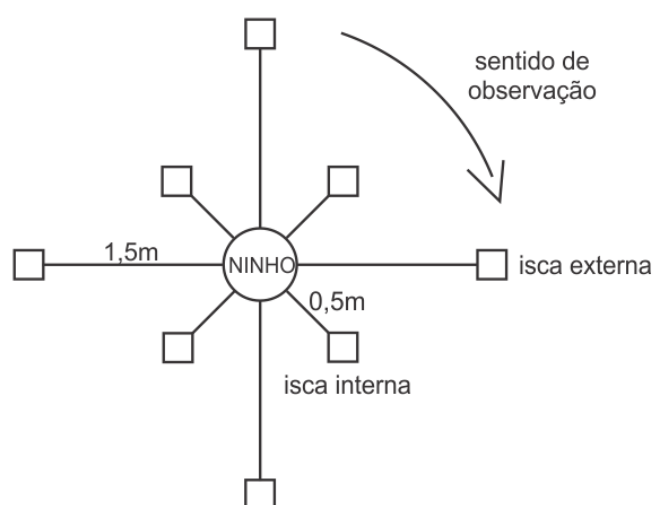
Para cada espécie, foram estabelecidos dois plots de observação retangulares tendo como centro cada um dos ninhos estudados no experimento anterior. Em cada plot, foram definidos dois círculos com raio de 0,5 e 1,5m e dois eixos ortogonais, um para cada círculo,

de forma que as retas ficassem distantes entre si por 45°. No final de cada reta 3g de iscas feitas de sardinha e mel (1:1g) foram oferecidas em placas de PVC expandido (10x10 cm). Assim, quatro iscas ficavam dispostas próximas à entrada do ninho (0,5m) e quatro ficavam distantes (1,5m) (Esquema 4).

As observações iniciavam quando chegava a qualquer uma das iscas a primeira forrageadora da espécie focal. Esta isca foi então a primeira observada e a partir dela seguiram-se as observações das sete iscas restantes, uma por vez, sempre em sentido horário. Os registros foram realizados durante um minuto com intervalos de dois minutos. A cada volta em que as oito iscas foram observadas, consideramos um ciclo. Dessa maneira, cada ciclo foi composto por 24 minutos. Foram feitos quatro ciclos por período do dia (período da manhã e da tarde) em dois dias de estudo para cada ninho de cada espécie.

Foram registradas as espécies presentes, os comportamentos e abundância, bem como a temperatura da isca, temperatura e umidade relativa do ar. Os comportamentos de interação agonísticas registrados para ambas as espécies durante os encontros foram: ataque e avançar. Os registros foram feitos considerando-se as iscas internas (a 0,5m da entrada do ninho) e externas (a 1,5m da entrada do ninho).

O registro de ataque foi feito quando uma formiga se aproximava e mordida a outra nas antenas ou pernas e quando havia luta (nesse caso, o registro foi feito para ambas os indivíduos). O ato de avançar foi considerado quando um indivíduo abria a mandíbula ou torcia o gáster em direção a outro indivíduo.



Esquema 4. Desenho esquemático do plot de observação e da distribuição das oito iscas ao redor dos ninhos de *Pheidole obscurithorax* e *Crematogaster sericea*.

3.3.1. Análises dos Dados

Modelos lineares foram utilizados para verificar se a entrada e saída de indivíduos do ninho foram influenciadas pelas variáveis abióticas.

O teste Anova com medidas repetidas, considerando o ninho como variável aleatória, foi utilizado a fim de verificar o efeito da distância das iscas e dos ciclos na abundância das espécies-alvo.

A frequência de ocorrência de comportamentos agonísticos foi comparada considerando-se a localização da isca (interna e externa) através do teste de Mann-Whitney, para ambas as espécies focais. Estes mesmos comportamentos foram correlacionados com o somatório da abundância de todas as espécies observadas através de uma regressão linear simples.

Foram realizadas análises de regressão múltipla para verificar os efeitos das variáveis abióticas na abundância de *Crematogaster sericea* e *Pheidole obscurithorax*.

O Programa R 2.13.1 foi utilizado para todas as análises, sempre ao nível de 5% de significância.

3.4. Resultados

Definição da atividade forrageadora

Os modelos gerados a fim de verificar se a saída e entrada de *P. obscurithorax* do ninho foram influenciadas pelas variáveis abióticas não foram significativos ($R^2=0,08$; $F_{3,32}=2,05$; $p=0,12$; para entrada; $R^2=0,09$; $F_{4,31}=1,97$; $p=0,12$; para saída). Apesar disso, a interação entre a temperatura do substrato e a umidade do ar influenciou tanto a saída ($F=5,93$; $p=0,02$) quanto volta dos indivíduos para o ninho ($F=5,40$; $p=0,02$).

Já para *C. sericea*, os modelos demonstraram haver influência dos fatores abióticos sobre fluxo de indivíduos ($R^2=0,14$; $F_{1,34}=6,72$; $p=0,01$; para entrada; $R^2=0,15$; $F_{1,34}=7,62$; $p<0,01$; para saída), sendo a temperatura do ar a variável preponderante desta relação

($F=6,71$; $p=0,01$ para entrada; $F=7,62$; $p<0,01$ para a saída). O fluxo de indivíduos foi maior em temperaturas mais altas.

Verificou-se que o ritmo de atividade de forrageamento diário de *P. obscurithorax* e *C. sericea* é diferente (Gráfico 5). Enquanto *P. obscurithorax* exibiu dois períodos bem definidos de atividade, *C. sericea* apresentou fluxo contínuo de forrageio. O intervalo em que houve sobreposição da atividade foi o correspondente ao período de forrageio de *P. obscurithorax*. Baseado nesses dados, o experimento seguinte foi desenvolvido no horário de 09 às 11h e 14 às 16h.

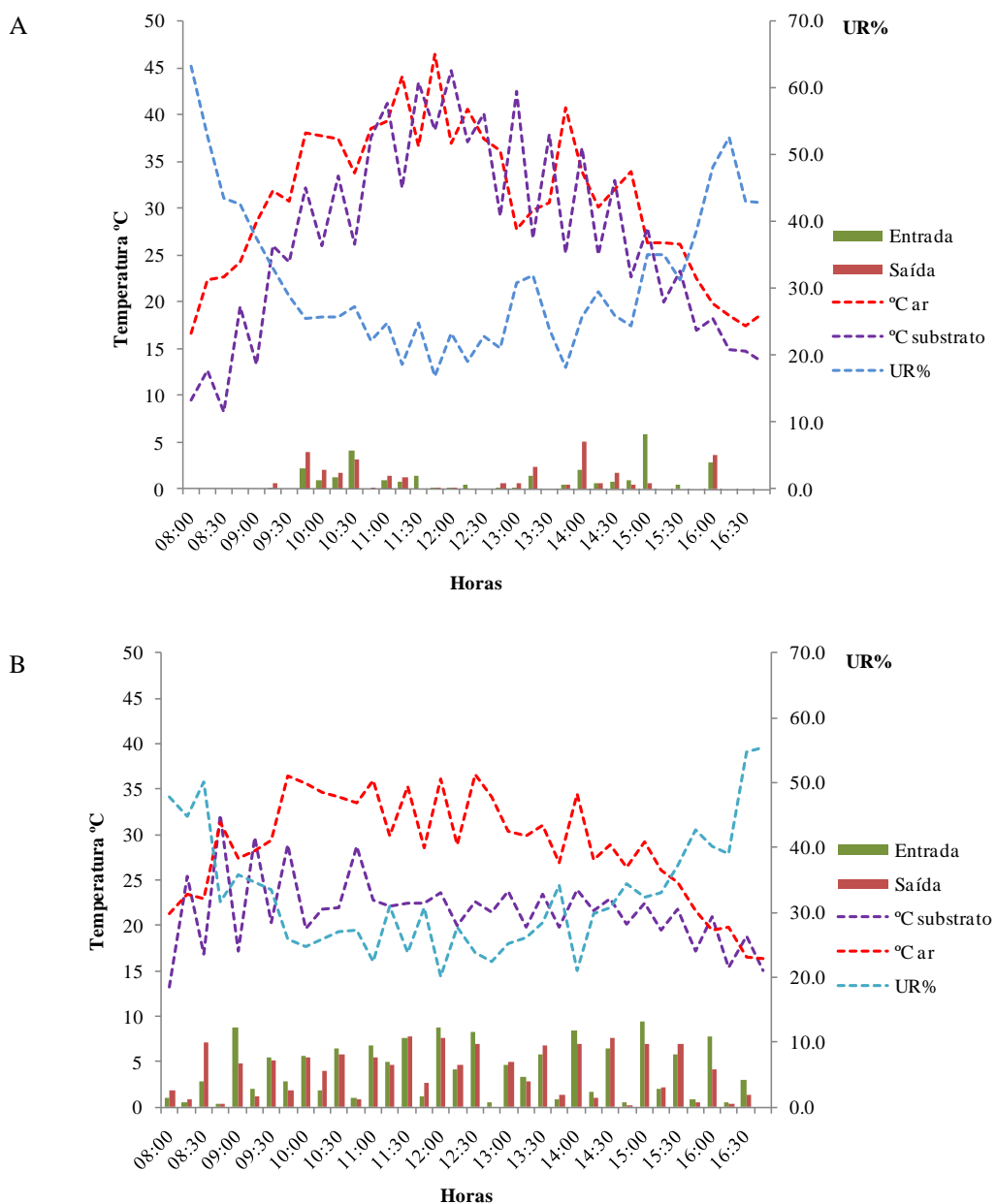


Gráfico 5. Fluxo de indivíduos de duas espécies de formigas presentes no campo rupestre. Períodos de maior fluxo correspondem a uma maior atividade de forrageamento. A) *P. obscurithorax*. B) *C. sericea*.

Localização espacial: *Pheidole obscurithorax*

Para *P. obscurithorax*, tanto a posição da isca (interna ou externa) ($F= 9,89$; $p<0,01$) quanto o tempo decorrido desde a chegada da primeira forrageira (ciclos de observação) ($F= 7,30$; $p<0,01$) tiveram influência significativa na sua abundância. Verificamos que o número de operárias de *P. obscurithorax* foi significativamente maior em iscas internas e variou sem um padrão ao longo do tempo (Gráfico 6A).

Nas iscas distribuídas em torno das colônias de *P. obscurithorax*, foram encontradas 10 espécies. São elas: *Camponotus genatus*, *Pheidole radoszkowskii*, *Ectatomma edentatum*, *Camponotus renggeri*, *Camponotus crassus*, *Cephalotes pusillus*, *Crematogaster sericea*, *Tapinoma* sp.1, *Pheidole* sp.7 e *Pheidole* sp.6. A abundância de cada espécie foi baixa, portanto os resultados referem-se à abundância total das espécies competidoras, excluindo a espécie focal.

A abundância média das espécies competidoras também diferiu entre as iscas internas e externas ($F=4,74$; $p=0,03$), mas não no tempo decorrido desde a chegada da primeira forrageira da espécie focal (ciclos) ($F=0,26$; $p= 0,61$). Nesse caso, as outras espécies estiveram presentes em maior número nas iscas mais distantes da entrada do ninho de *P. obscurithorax* (Gráfico 6B).

A frequência de comportamentos agonísticos exibidos por *P. obscurithorax* não foi diferente nas iscas internas e externas ($Z=1,44$; $p=0,07$). No entanto, houve correlação significativa entre a agressividade e a abundância das outras espécies ($F=685,98$; $p<0,01$). Na medida em que a abundância das outras espécies aumentava, *P. obscurithorax* tornava-se mais agressiva (Gráfico 7).

Um maior número de comportamentos agressivos exibidos por *P. obscurithorax* ocorreu nas iscas externas, onde as outras espécies estiveram mais presentes (Gráfico 8).

A temperatura e umidade do ar apresentaram relação significativa com a abundância de *P. obscurithorax* ($F=12,43$; $p<0,01$, $F=5,98$; $p=0,01$ respectivamente), onde o número de indivíduos aumentou na medida em que a temperatura reduziu e a umidade do ar elevou (Gráfico 9).

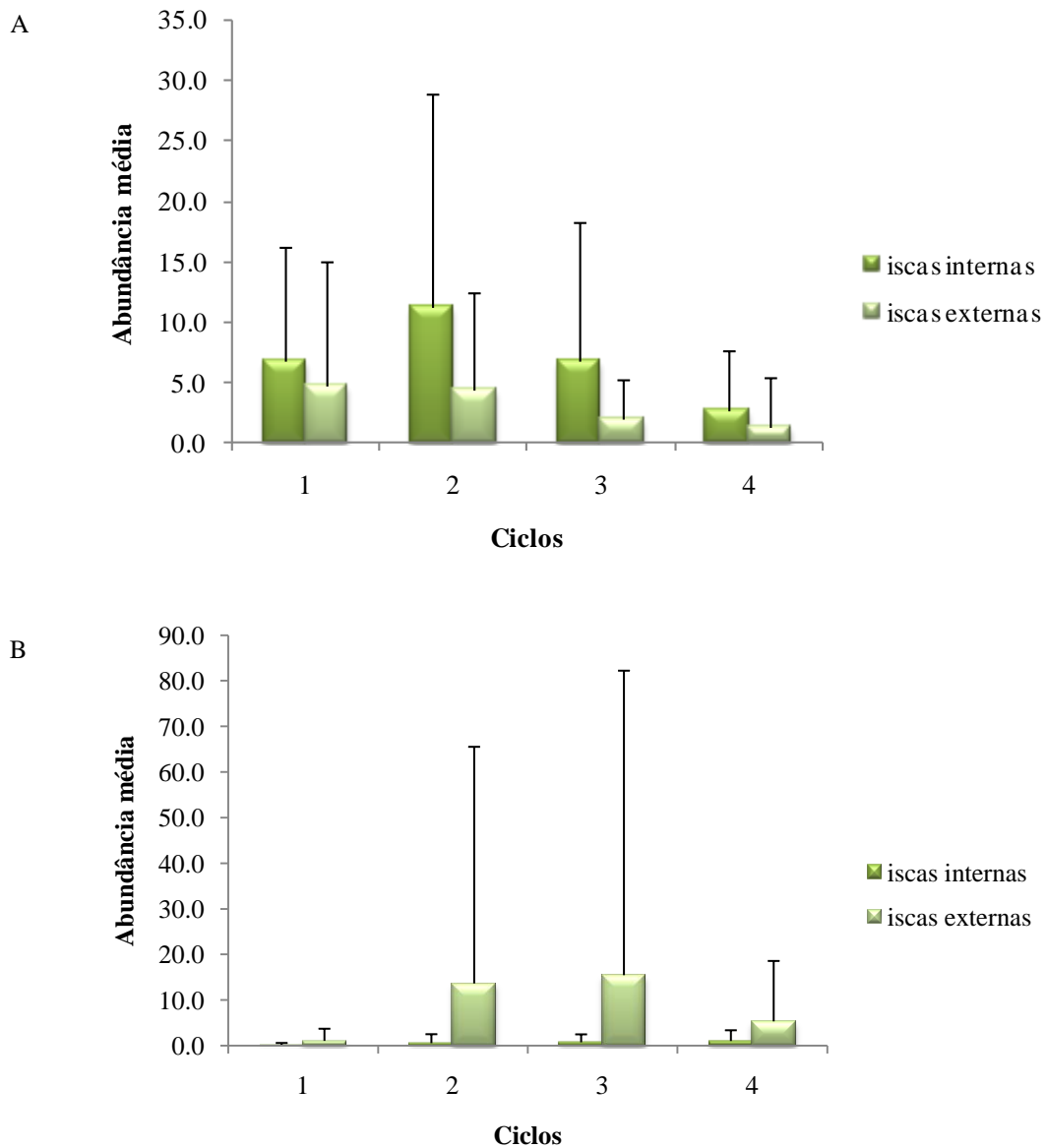


Gráfico 6. A) Abundância média de *P. obscurithorax* em iscas internas e externas em cada ciclo. A posição da isca (interna ou externa) e os ciclos de observação tiveram influência significativa na abundância ($F= 9,89$; $p<0,01$; $F= 7,30$; $p<0,01$ respectivamente). B) Abundância média de todas as espécies presentes em iscas internas e externas em cada ciclo. Diferentemente da posição da isca ($F=4,74$; $p=0,03$), os ciclos não influenciaram na abundância destas espécies ($F=0,26$; $p= 0,61$). No ciclo 1 estão agrupados os dados referentes ao primeiro ciclo de cada período amostrados durante os dois dias de observação. No ciclo 2 estão agrupados os dados referentes ao segundo ciclo de cada período e assim por diante. Iscas internas: localizadas a 0,5m da entrada do ninho de *P. obscurithorax*; Iscas externas: localizadas a 1,5m da entrada do ninho de *P. obscurithorax*.

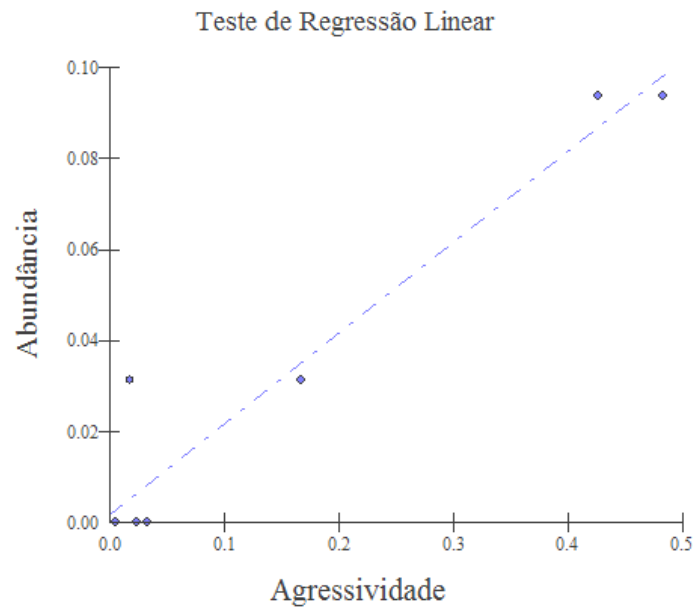


Gráfico 7. Correlação entre a frequência de comportamentos agressivos exibidos por *P. obscurithorax* e a abundância total das outras espécies que estiveram presentes tanto em iscas próximas quanto distantes de seus ninhos.

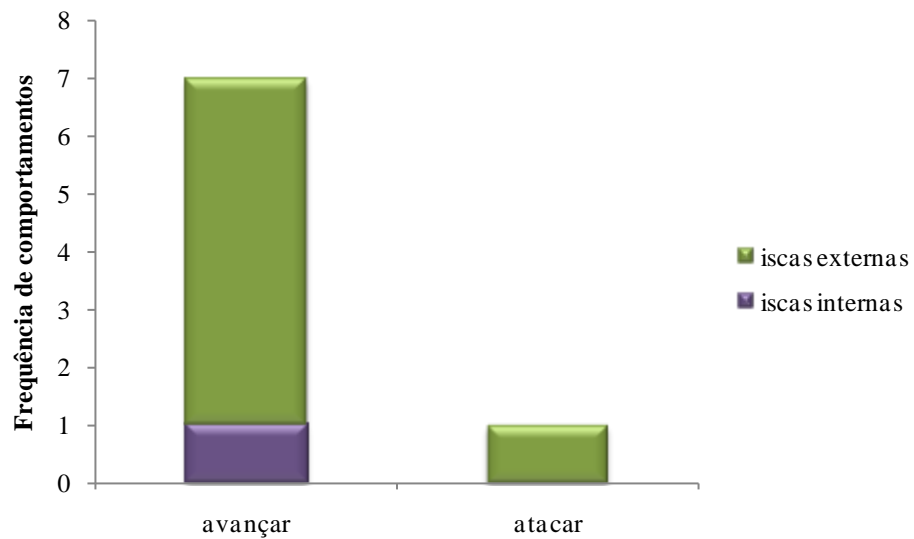


Gráfico 8. Frequência dos comportamentos agressivos avançar e atacar exibidos por *P. obscurithorax* frente às outras espécies presentes nas iscas internas e externas no campo rupestre.

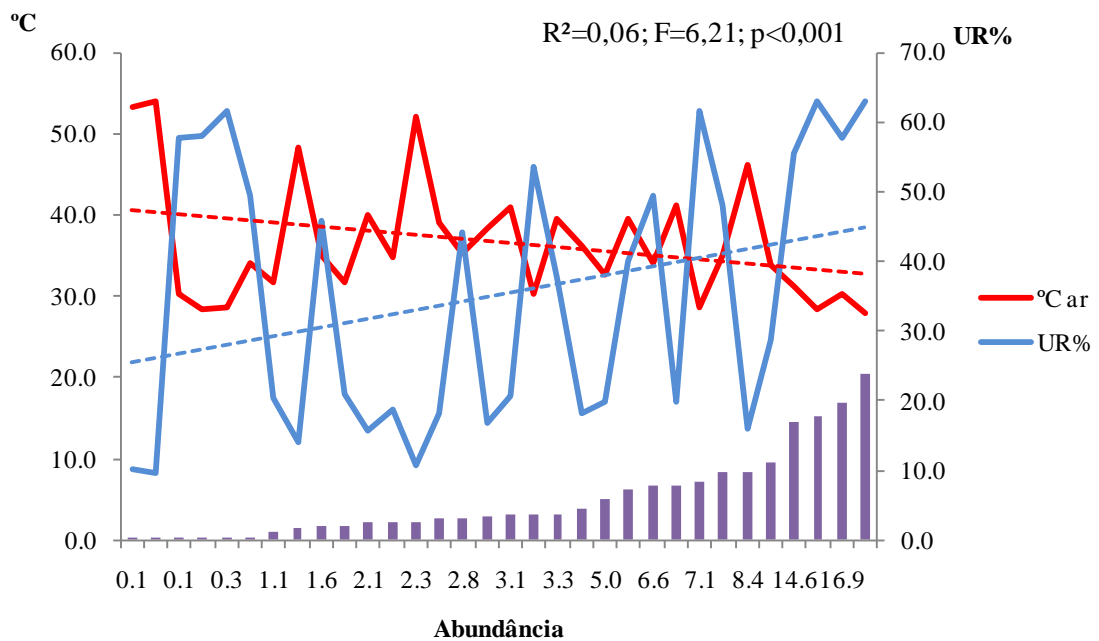


Gráfico 9. Relação entre a abundância de *P. obscurithorax* com a temperatura do ambiente e a umidade relativa do ar.

Localização espacial: *Crematogaster sericea*

A abundância de *C. sericea* não variou significativamente em função da localização da isca (internas e externas) ($F=2,19$; $p=0,14$). No entanto, a abundância esteve relacionada com o tempo decorrido desde a chegada da primeira forrageira (ciclos de observação) ($F=4,95$; $p=0,03$) (Gráfico 10A).

No total de 32 ciclos de observações realizadas para esta espécie, foram encontradas oito espécies se alimentando nas iscas. São elas: *Pheidole obscurithorax*, *Camponotus crassus*, *Camponotus genatus*, *Pheidole* sp.7, *Pheidole* sp.6, *Camponotus renggeri*, *Solenopsis* sp.1 e *Cephalotes pusillus*. Também neste caso, a abundância de cada uma delas foi baixa, os resultados referem-se à abundância total por isca, excluindo a espécie focal.

Diferentemente de *C. sericea*, houve correlação significativa entre o número total de indivíduos de outras espécies e a posição das iscas ($F=6,49$; $p=0,01$), onde a abundância foi maior em iscas internas, mais próximas à entrada dos ninhos de *C. sericea*. A ordem de observação dos ciclos não influenciou na abundância das outras espécies ($F=1,29$; $p=0,25$) (Gráfico 10B).

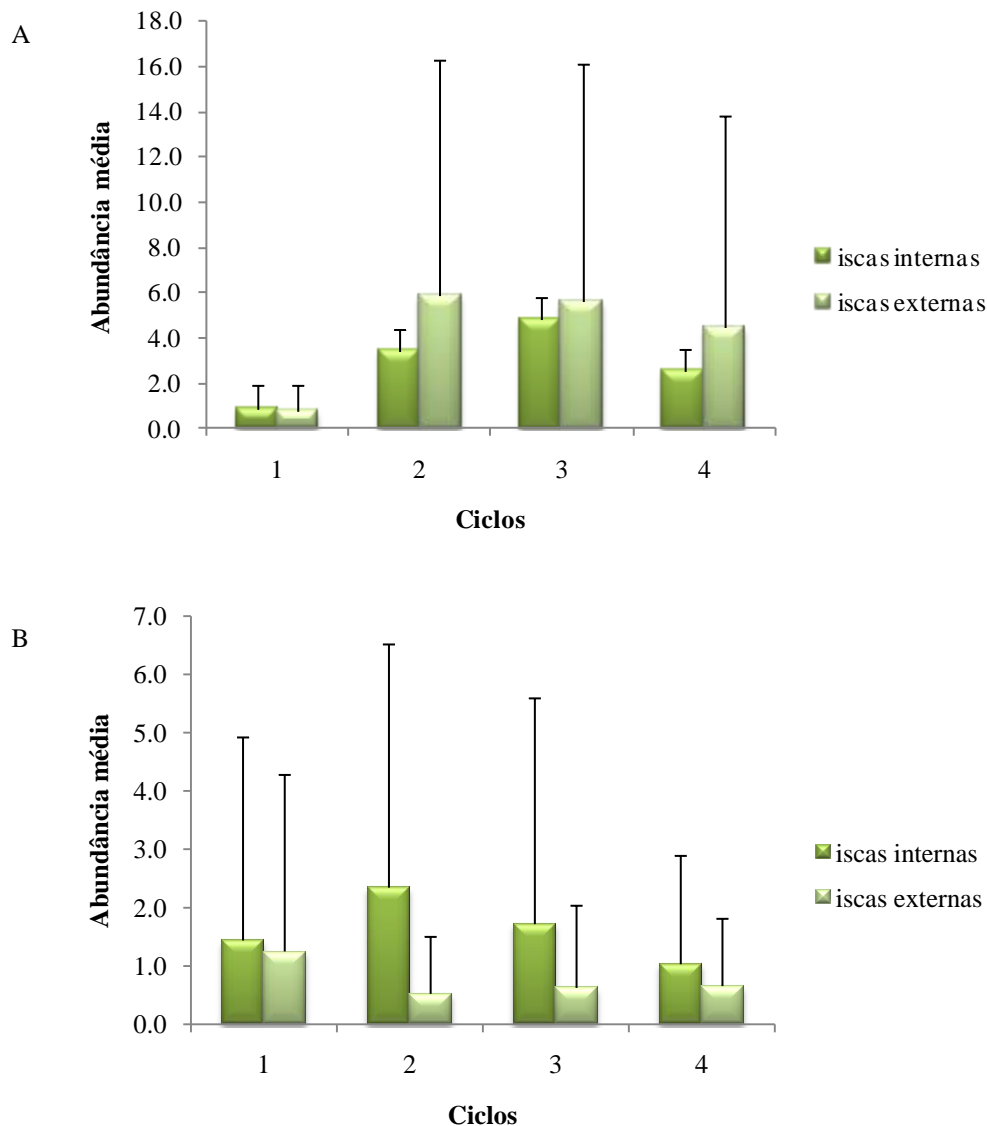


Gráfico 10. A) Abundância média de *C. sericea* em iscas internas e externas em cada ciclo. A posição da isca (interna ou externa) não teve influência significativa na abundância ($F=2,19$; $p=0,14$), diferente do ocorrido com os ciclos de observação ($F=4,95$; $p=0,03$). B) Abundância média de todas as espécies presentes em iscas internas e externas em cada ciclo. Diferentemente dos ciclos de observação ($F=1,29$; $p=0,25$), a posição das iscas influenciaram na abundância destas espécies ($F=6,49$; $p=0,01$). No ciclo 1 estão agrupados os dados referentes ao primeiro ciclo de cada período amostrados durante os dois dias de observação. No ciclo 2 estão agrupados os dados referentes ao segundo ciclo de cada período e assim por diante. Iscas internas: localizadas a 0,5m da entrada do ninho de *C. sericea*; Iscas externas: localizadas a 1,5m da entrada do ninho de *C. sericea*.

C. sericea exibiu poucos comportamentos agressivos e sua frequência não foi relacionada significativamente com a posição das iscas (internas ou externas) ($Z=1,44$; $p=0,07$), tampouco houve correlação significativa com a abundância das outras espécies ($F=0,15$; $p=0,70$). Apesar disso, o maior número de comportamentos agressivos exibidos por

operárias de *C. sericea* ocorreu nas iscas internas, onde as outras espécies estiveram mais presentes (Gráfico 11).

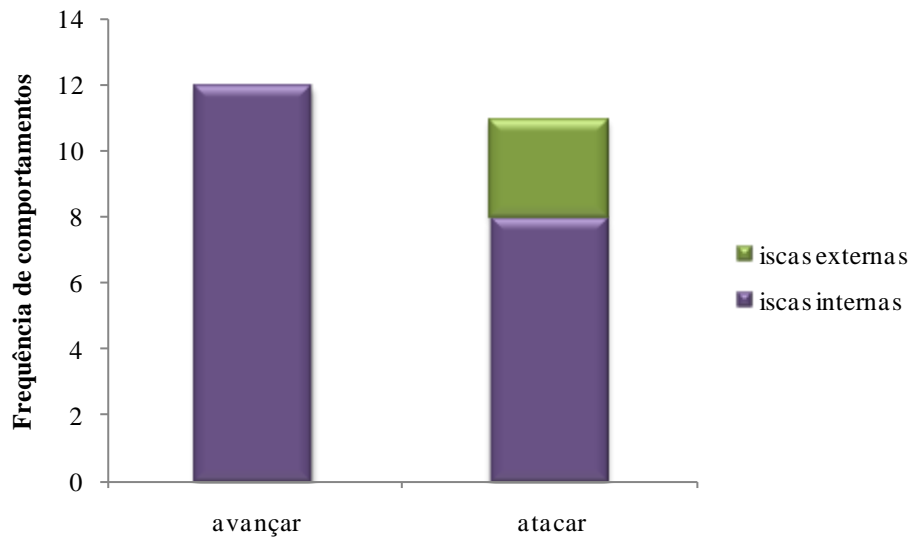


Gráfico 11. Frequência dos comportamentos agressivos avançar e atacar exibidos por *C. sericea* frente às outras espécies presentes nas iscas internas e externas no campo rupestre.

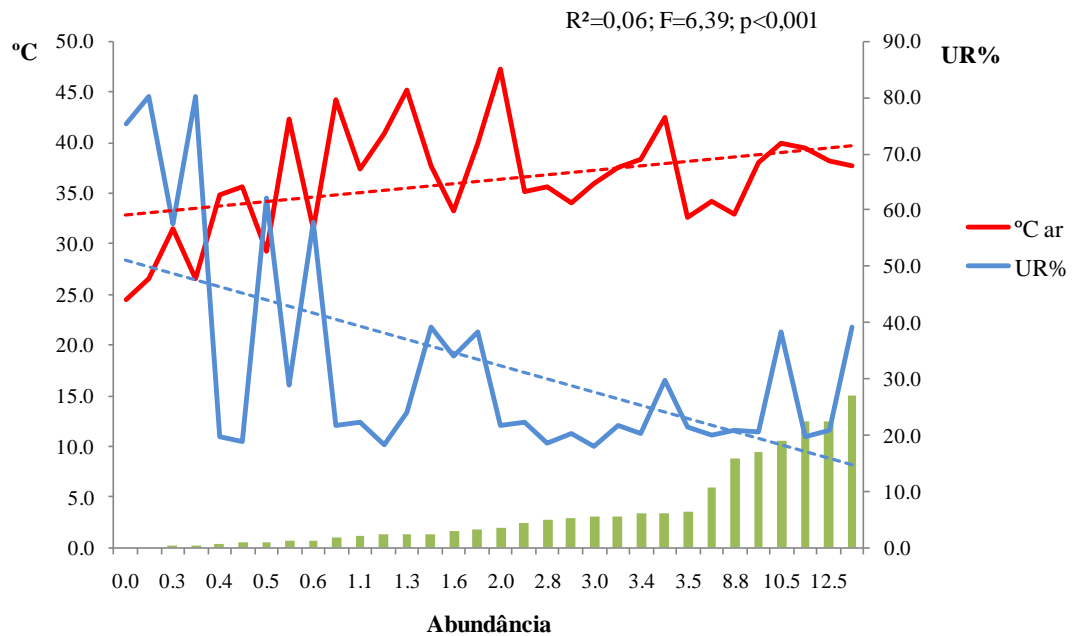


Gráfico 12. Relação entre a abundância de *C. sericea* com a temperatura do ambiente e a umidade relativa do ar.

Em relação aos fatores abióticos, a abundância de *C. sericea* esteve correlacionada significativamente com a temperatura do ar ($F=4,406$; $p=0,036$) e a umidade relativa ($F=11,780$; $p<0,001$). Os dados revelaram que o número de formigas é maior na medida em que a umidade do ar é menor e a temperatura do ar maior (Gráfico 12).

3.5. Discussão

Definição da atividade forrageadora

A atividade diária de forrageamento de *P. obscurithorax* e *C. sericea* é diferente. A primeira espécie não forrageia em períodos mais quentes do dia onde a temperatura do substrato é elevada e a umidade reduzida. *C. sericea* forrageia de modo constante ao longo do dia, tendo o fluxo de indivíduos afetado pela temperatura do ar. A temperatura afeta as atividades executadas pelas formigas, como reprodução, forrageamento (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), competição (SAVOLAINEN; VEPSALAINEN, 1988) dentre outras. A umidade é uma variável que está intimamente ligada à temperatura, e, portanto, também exerce influencia sobre essas atividades.

Em *P. obscurithorax* a faixa de temperatura e umidade em que ocorreu a maior atividade foi em torno de 25 a 35°C e 15 a 25% respectivamente. Houve dois períodos de forrageamento distintos, influenciados significativamente pela temperatura do substrato e a umidade do ar.

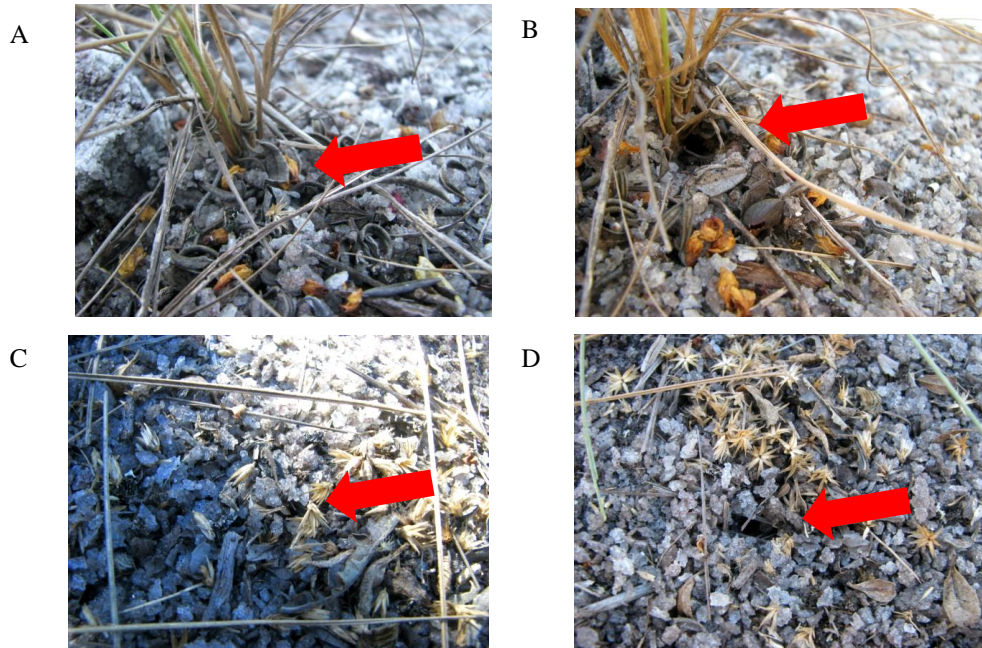
A interferência da temperatura do substrato no forrageamento era esperada, pois os ninhos de *P. obscurithorax* localizavam-se no solo exposto, em fendas de rochas, onde a superfície atingia altas temperaturas em dias ensolarados. Pela manhã, no início das observações, a entrada dos ninhos desta espécie encontrava-se fechada, e na medida em que a temperatura aumentava, a entrada era desobstruída e iniciava-se o forrageamento. Por volta de 12h, quando a temperatura do solo atingia valores extremos (> 40°C), a entrada do ninho era fechada novamente e reaberta assim que as condições tornassem a ser favoráveis (em média entre 27°C e 37°C) (Fotografia 2).

Segundo PIRANI *et al.* (1994), no campo rupestre há flutuações diárias extremas de temperatura e umidade, efeito dos ventos, altos níveis de insolação em certos locais e condições mais amenas em outros. Dessa maneira, o fechamento da entrada do ninho poderia ter a função de balancear a temperatura interna do ninho, evitando sua elevação durante o dia, ou a redução extrema durante a noite.

Já a interrupção da atividade de forrageamento nesses períodos críticos do dia poderia diminuir, além dos riscos de dessecação, custos adicionais no forrageamento que poderiam

surgir ocasionados pela rápida volatilização dos feromônios de trilha (OUDENHOVE *et al.*, 2011).

O fluxo de indivíduos de *C. sericea* ocorreu de modo constante. A flutuação das variáveis abióticas foi menor do que as registradas para *P. obscurithorax*. Essa menor diferença pode ter sido conseqüência da localização dos ninhos de *C. sericea* em árvores, as quais promovem o sombreamento e conseqüente redução da incidência direta da luz.



Fotografia 2. Ninhos de *P. obscurithorax*. A e C: Setas vermelhas indicam os ninhos 1 e 2 respectivamente apresentando entradas fechadas no início das observações (8h). B e D: Setas vermelhas indicam ninhos 1 e 2 respectivamente mostrando a entrada do ninho desobstruída (por volta de 10h).

Localização espacial

Ambas as espécies ocorreram em iscas dispostas em torno dos ninhos da outra espécie focal, confirmando a sobreposição de áreas de forrageamento e sugerindo forte competição entre as mesmas.

P. obscurithorax apresentou rápido recrutamento, ocupando em um primeiro momento, quase todas as iscas oferecidas em torno de seu ninho. Transcorrido algum tempo, seu forrageamento foi sendo direcionado para iscas mais próximas. Segundo ROCES (1993), as formigas são capazes de transmitir informações sobre a qualidade dos recursos. Nesse caso, o valor energético similar de todas as iscas (carboidrato e proteína), pode ter ocasionado essa mudança, reduzindo gastos desnecessários com forrageamento em maiores distâncias. Isso

porque um recurso mais próximo implica em um retorno imediato ao ninho e conseqüentemente em um recrutamento mais rápido a esta fonte já localizada.

A posição das iscas (interna e externa) não influenciou na frequência de comportamentos agressivos em *P. obscurithorax*. O grande número de operárias de *P. obscurithorax* em iscas internas provavelmente deslocou as outras espécies para as iscas mais distantes (externas). O recrutamento em massa garantiu sua dominância (numérica) nas proximidades de seu ninho.

A localização espacial de *C. sericea* nas iscas em torno de seu ninho foi homogênea, visto que sua abundância não diferiu entre iscas localizadas próximas e distantes. No entanto, a diferença foi evidenciada entre os ciclos, onde ao que tudo indica, após o primeiro ciclo de observação ocorreu um aumento do número de indivíduos. Esse incremento na abundância é consequência do recrutamento em massa. As escoteiras saem em busca de alimento e assim que o encontram são capazes de recrutar as operárias rapidamente (LONGINO, 2003). Dessa maneira, após o tempo decorrido desde a chegada da primeira forrageira, o contingente de formigas nas iscas tornava-se maior.

A posição das iscas (próximas e distantes) não influenciou a exibição de comportamentos agonísticos em *C. sericea*. No entanto, a agressividade foi relacionada com a abundância de outras espécies de formigas. *C. sericea* foi mais agressiva nas iscas internas, onde as outras espécies estiveram mais presentes. Deste modo, é possível enfatizar seu comportamento agressivo e territorialista (LONGINO, 2003), uma vez que explorou todas as iscas disponíveis em torno de seu ninho, atacando espécies que conseguiram acessá-las.

Segundo HOLLOBLER; LUMSDEN (1980) a razão custo/benefício da territorialidade depende não somente do tamanho da área a ser defendida e do número de operárias para defendê-la, mas também da riqueza de recursos disponível no ambiente. Se assim for, em condições de escassez de recursos no campo rupestre, os custos de defesa de um território de forrageamento devem exceder os benefícios. Nesta situação, *C. sericea* provavelmente defenderia apenas um recurso localizado e o próprio ninho.

Os resultados indicam que quando há recursos disponíveis em uma determinada área, *C. sericea* tende a defender ambos, recurso e território, conferindo seu status de espécie territorialista. Sua dominância no recurso se dá tanto de forma numérica quanto comportamental. Já a maior abundância de *P. obscurithorax* em recursos próximos ao ninho aliado aos comportamentos agressivos exibidos em iscas distantes, nos leva a interpretar que esta é uma espécie agressiva não territorialista, apresentando dominância numérica sobre o recurso.

3.6. Referências Bibliográficas

CZECHOWSKI, W., MARKÓ, B. Competition between *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) and co-occurring ant species, with special reference to *Formica rufa* L.: Direct and indirect interferences. **Polish Journal of Ecology**, v. 53, n. 4, p. 467-489. 2005.

ESPÍRITO-SANTO, N. B., RIBEIRO, S. P., LOPES, J. F. S. Evidences of competition between two canopy ant species: is aggressive behaviour innate or shaped up by a competitive environment? **Psyche**. doi: 10.1155/2012/609106. 2012.

FELLERS, J.H. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. **Ecology**, v.68, n.5, p.1466–1478. 1987.

HOLDOBLER, B., LUMSDEN, C. Territorial strategies in ants. **Science**, v. 210, p. 732-739. 1980.

HÖLDOBLER, B., WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press, 1990.

LONGINO, J. T. The Crematogaster (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. **Zootaxa**, v.151, p. 1-150. 2003.

MARKÓ, B., KISS, K. Searching for food in the ant *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) – How to optimize? In: TOMESCU, N., POPA, V. (szerk.): In Memoriam “Professor Dr. Doc. Vasile Gh. Radu” Corresponding member of Romanian Academy of Sciences, Cluj University Press, Kolozsvár (România), p. 157-168. 2002.

OUDENHOVE, L. VAN, BILLOIR, E., BOULAY, R., BERNSTEIN, C, CERDÁ, X. Temperature limits trail following behavior through pheromone decay in ants **Naturwissenschaften**, v. 98, n. 12, p. 1009 – 1017. 2011.

PIRANI, J. R., GIULIETTI, A. M., MELLO-SILVA, R. E MEGURO, M. Checklist and patterns of geographic distribution of vegetation of Serra do Ambrósio, Minas Gerais, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 17, n. 2, p. 133-147. 1994.

REIS-HALLACK, N. M. **Composição da assembleia de formigas em três fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca – MG**. Dissertação (Mestrado em Comportamento e Biologia Animal). Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Minas Gerais. 2010.

ROCES, F. Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants (*Acromyrmex lundii*) depend of their motivational state. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 33, n. 3, p. 183 – 189. 1993.

SAVOLAINEN, R., VEPSÄLÄINEN, K. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. **Oikos**, v. 51, n. 2, p.135-155. 1988.

SILVESTRE, R., ROBERTO, C., BRANDÃO, F. & ROSA DA SILVA, R. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los grêmios del Cerrado. pp. 113-148. In: FERNÁNDEZ, F. (ed.).

Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 2003.

VEPSÄLÄINEN, K., PISARSKI, B. Assembly of island ant communities. **Annales Zoologici Fennici**, v. 19, p. 327–335. 1982.

4. EXPERIMENTO 3: Teste da Hipótese do Inimigo Querido

4.1. Resumo

Estudos têm demonstrado que a agressividade entre colônias de formigas vizinhas, que compartilham territórios, é menor do que entre colônias distantes, nas quais os indivíduos se encontram com menos frequência. Esse comportamento se enquadra na hipótese do inimigo querido. Com base nesta hipótese, este estudo investigou os padrões comportamentais de agressividade entre colônias de *Crematogaster sericea* e *Pheidole obscurithorax* localizadas próximas e distantes entre si. Entre as colônias *C. sericea* e *P. obscurithorax* próximas havia uma distância de 2,40m e entre colônias distantes, 15,60m. Aproximadamente 50 indivíduos de cada colônia foram capturados e conduzidos ao laboratório para realização dos encontros diádicos. Foram realizados 10 encontros para cada tratamento: controle, interespecífico próximo e interespecífico distante. Os comportamentos observados foram: inspeção, toque de antena, auto-grooming, evitar, avançar, abertura de mandíbula, morder, curvar o gáster e luta. Para cada ato foi atribuído um valor, utilizado no cálculo do índice de agressão. Verificou-se maior agressividade de *C. sericea* quando confrontadas com *P. obscurithorax* provenientes da colônia próxima ($t=-4,935$; $p<0,001$). Em contraste, não houve diferença significativa na agressividade exibida entre operárias de *P. obscurithorax* e *C. sericea* provenientes da colônia distante ($t=0,617$; $p=0,995$). *P. obscurithorax* apresentou índice de agressividade similar quando confrontada com *C. sericea* tanto da colônia próxima quanto da colônia distante. ($t=0,123$; $p=1,00$). A agressividade de *C. sericea* direcionada aos seus vizinhos atesta que, além de haver o reconhecimento entre diferentes espécies, *P. obscurithorax* pode ser considerada forte competidora de *C. sericea*, não sendo aplicável a hipótese do inimigo querido a estas espécies.

Palavras-chave: Agressividade. Comportamento. Interespecífico. Reconhecimento.

4.2. Introdução

A ampla distribuição geográfica das formigas é consequência, dentre outras coisas, de sua abundância e dominância ecológica (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Com colônias muitas vezes grandes, sésseis e de grande longevidade, diferentes espécies interagem no tempo e no espaço. Estas interações variam de pacíficas a agonísticas e estão diretamente relacionadas ao reconhecimento entre os indivíduos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

A distinção intra e interespecífica pode minimizar a ocorrência de confrontos diretos, sobretudo em situações onde os territórios de forrageamento se sobrepõem. Isso porque muitas espécies defendem o recurso ou território através de comportamentos agressivos com contatos físicos diretos (HUNTINGFORD; TURNER, 1987). Consequentemente tais confrontos físicos envolvendo mordidas e até mortes implicam em um gasto energético para as operárias e são de custo elevado para a colônia (HUNTINGFORD; TURNER, 1987).

O reconhecimento e familiaridade entre colônias vizinhas nos remetem à hipótese do inimigo querido (*Dear Enemy Phenomenon*, WILSON, 1975). De acordo com essa hipótese, indivíduos exibem respostas menos agressivas a invasões por seus vizinhos territoriais do que invasões por não vizinhos (estranhos). Esta habilidade pode ser vantajosa, pois facilita o tratamento diferencial de estranhos e vizinhos, sendo um mecanismo pelo qual os indivíduos podem reduzir os custos com a defesa, reduzindo a agressão em relação aos ocupantes já conhecidos dos territórios vizinhos (FISHER, 1954; TEMELES, 1994). Tal comportamento é observado apenas quando os benefícios promovidos pelo acesso exclusivo a um determinado recurso excedem os custos com a defesa do território (BROWN, 1964).

Formigas são particularmente ajustáveis a investigação da hipótese do inimigo querido por três razões. Primeiramente, as operárias respondem agressivamente a membros co-específicos de outras colônias tanto em áreas próximas ao seu ninho quanto em áreas neutras (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Em segundo lugar, a maneira pela qual os membros da colônia distinguem vizinhos de estranhos é baseada no mesmo mecanismo utilizado para distinção entre membros e não membros da colônia (CARLIN, 1989). Em terceiro lugar, a maioria das formigas defende algum tipo de território e os padrões de agressão inter e intra específicos tem consequência na estrutura da assembleia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Dessa maneira, as formigas são consideradas um grupo importante na compreensão dos mecanismos e da funcionalidade da discriminação vizinho/estranho, além de fornecerem evidências de como a agressão influencia a estrutura das assembleias. Existem três

mecanismos associados com o sistema de reconhecimento entre as formigas que podem resultar no fenômeno do inimigo querido. São eles genéticos, ambientais e habituais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

O de base genética envolve apenas indivíduos da mesma espécie e denota que a proximidade genotípica é a chave para a redução da agressividade. O reconhecimento influenciado pelo ambiente faz com que membros de colônias co-específicas vizinhas sejam menos agressivos uns com os outros devido a um erro de reconhecimento, induzido por odores semelhantes do ambiente compartilhado. JUTSUM *et al.* (1979) mostraram experimentalmente que devido a este compartilhamento de odores advindos do mesmo ambiente, houve redução da agressividade entre colônias de *Acromyrmex octospinosus*.

Já o mecanismo básico desse reconhecimento está relacionado com o processo de habituação, no qual o animal após vivenciar determinada situação, como o convívio, deixa de responder a determinado estímulo. Repetidos contatos entre indivíduos de colônias vizinhas, potencialmente competidoras, pode levar à habituação, manifestada como a redução da agressividade geral em relação a formigas de colônias vizinhas (JUTSUM *et al.*, 1979; LANGEN *et al.*, 2000; THOMAS *et al.*, 1999). Em *Cataglyphis fortis*, a situação é levemente diferente, com níveis de agressividade maiores em relação a indivíduos com os quais já havia ocorrido contato prévio. Também se observa para essa espécie que a defesa se relaciona com o ninho, havendo maior propensão a lutas entre operárias próximas a ele (KNADEN; WEHNER, 2003).

Mas por que a hipótese do inimigo querido prediz que a agressão deve ser maior em relação aos estranhos? Espera-se que o estranho não tenha território estabelecido e, portanto sua presença represente riscos em relação a invasão de ninho. Entretanto, quando os territórios envolvidos estão relacionados apenas com a alimentação, a situação pode se inverter e a agressividade se tornar maior em relação aos vizinhos visto serem estes os competidores em potencial. Este é o caso de *Pogonomyrmex barbatus* (GORDON, 1989) e *Pristomyrmex pungens* (SANADA-MORIMURA *et al.*, 2003).

Crematogaster sericea e *Pheidole obscurithorax* são duas espécies que ocorrem em uma área de campo rupestre no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. Em experimento anterior, foi observada a proximidade de alguns ninhos (observação pessoal) e a sobreposição de áreas de forrageamento. Também foi constatada a maior habilidade de descoberta dos recursos e a agressividade de ambas na defesa dos mesmos (vide Experimento 1).

Dessa forma, o presente estudo investigou em laboratório na ausência de alimento, os padrões comportamentais de agressividade entre colônias de *Crematogaster sericea* e

Pheidole obscurithorax localizadas próximas e distantes entre si com base na hipótese do inimigo querido.

4.3. Material e Métodos

A coleta de formigas ocorreu em outubro de 2011 em uma área de campo rupestre no Parque Estadual do Ibitipoca, Lima Duarte, MG (S 21°42.493' W 043°53.738'). Foram escolhidos três ninhos, sendo um de *P. obscurithorax* e dois de *C. sericea*. Um dos ninhos de *C. sericea* - ninho perto - estava localizado a 2,40 metros do ninho de *P. obscurithorax* e, assim, foram considerados como ninhos próximos. O outro - ninho longe – estava localizado a 15,60 metros de *P. obscurithorax*, sendo, portanto, considerados ninhos distantes. Entre os ninhos A e B havia uma distância de 14,40 metros.

Segundo HÖLDOBLER (1976), a distância máxima de forrageamento percorrido pelas operárias é em torno de 40m. Apesar de neste estudo as colônias consideradas distantes estarem afastadas por apenas 15,60m, considerou-se que a possibilidade de encontro e, portanto, de habituação entre as operárias heteroespecíficas seria menor do que entre colônias próximas 2,40m.

Aproximadamente 50 indivíduos de cada colônia foram capturados próximos à entrada do ninho (cerca de 10cm), acondicionados em potes plásticos contendo algodão umedecido com água filtrada e levados ao laboratório de Mirmecologia da UFJF. Os indivíduos permaneceram em temperatura constante de 23°C por 24h. Após este período, foram iniciados os encontros diádicos.

Foram feitos os seguintes tratamentos:

- 1) Controle: indivíduos da mesma espécie, mesma colônia;
- 2) Interespecífico próximo: indivíduos de espécies diferentes de colônias próximas;
- 3) Interespecífico distante: indivíduos de espécies diferentes de colônias distantes.

Para a realização de cada um dos encontros diádicos, cada indivíduo foi introduzido em um tubo de ensaio emborcado em uma arena circular (placa de 3,5cm de diâmetro). A arena foi limpa com álcool 70% a fim de evitar a influência de qualquer odor externo. Após dois minutos, os tubos foram retirados e os atos comportamentais direcionados a formiga focal observados por cinco minutos. Durante o experimento, a arena foi coberta com vidro transparente (2mm), a fim de reduzir a influência da presença do observador.

As categorias comportamentais analisadas foram: inspeção, toque de antena, auto-grooming, evitar, avançar, abertura de mandíbula, morder, curvar o gáster e luta. Cada tratamento foi repetido 10 vezes considerando-se três controles, um para cada ninho.

Após a consolidação dos dados, foi calculado o índice de agressão para cada repetição de cada tipo de confronto. Este índice se baseia no proposto por ERRARD; HEFETZ (1997), e consiste de uma média ponderada dos comportamentos exibidos. A atribuição destes valores levou em consideração o grau de agressividade que os mesmos representam. Os comportamentos analisados e seus respectivos valores estabelecidos foram: inspeção = 0, toque de antena = 0, auto-grooming = 0, evitar = 0, avançar = 1, abrir mandíbula = 1, morder = 2, curvar o gáster = 3 e luta = 4. Os índices foram submetidos a Anova seguido pelo teste de comparação de médias de Tukey, ao nível de 5% de significância a fim de se verificar diferenças de agressividade.

4.4. Resultados

Durante os confrontos entre indivíduos de mesma colônia, não foi observada nenhuma interação agressiva para as espécies *P. obscurithorax* e *C. sericea* pertencente ao ninho longe. Para *C. sericea* pertencente ao ninho perto, apesar de ter sido registrado uma interação agressiva (abertura de mandíbula), não houve diferença significativa na agressividade entre os indivíduos intra-coloniais. As operárias realizaram apenas o toque de antenas e o auto-grooming.

Comparando-se os índices de agressividade entre os tratamentos, verificou-se maior agressividade das operárias de *C. sericea* quando estas foram confrontadas com operárias de *P. obscurithorax* provenientes da colônia próxima ($t=-4,935$; $p<0,001$). Em contraste, não houve diferença significativa na agressividade exibida entre operárias de *C. sericea* quando estas foram confrontadas com operárias de *P. obscurithorax* provenientes da colônia distante ($t=0,617$; $p=0,995$). Operárias de *P. obscurithorax* apresentaram índices de agressividade similares quando confrontadas com operárias de *C. sericea* tanto da colônia próxima quanto da colônia distante. ($t=0,123$; $p=1,00$) (Gráfico 13).

De fato, analisando a média dos comportamentos exibidos pelas espécies de *C. sericea* frente a *P. obscurithorax*, é possível notar que há uma inversão dos comportamentos exibidos, onde indivíduos do ninho mais distante (colônia longe) apresentaram mais comportamentos

neutros do que os do ninho mais próximo (colônia perto) (Gráfico 14). Indivíduos da colônia perto se comportaram de forma mais agressiva, ocorrendo muitas lutas que ao final levavam ambos os indivíduos a morte (Fotografia 3).

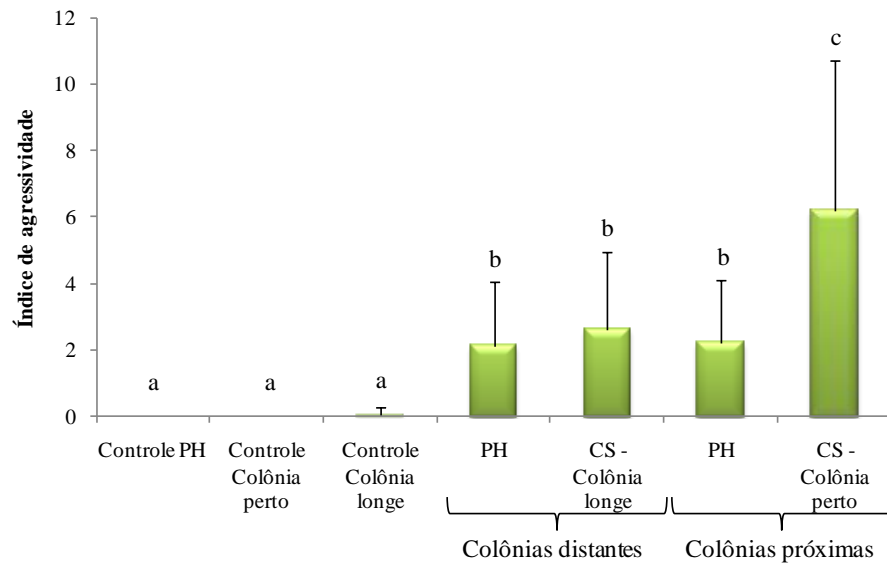


Gráfico 13. Índice de agressividade entre indivíduos de colônias de *Pheidole obscurithorax* (PH) e *Crematogaster sericea* (CS) localizadas próximas (2,40m) e distantes (15,60m). Médias seguidas por letras diferentes são significativamente diferentes pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

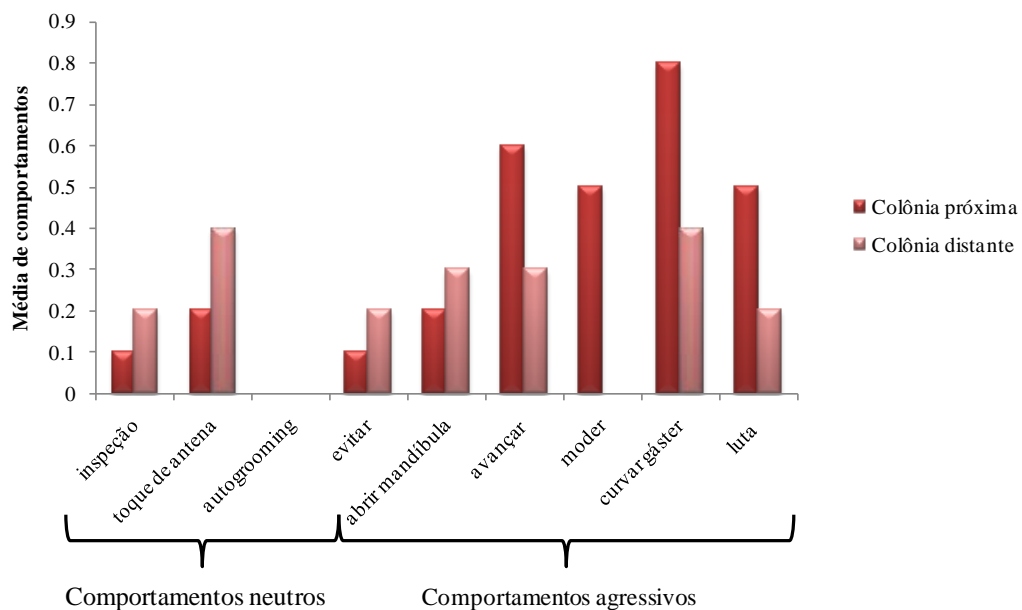
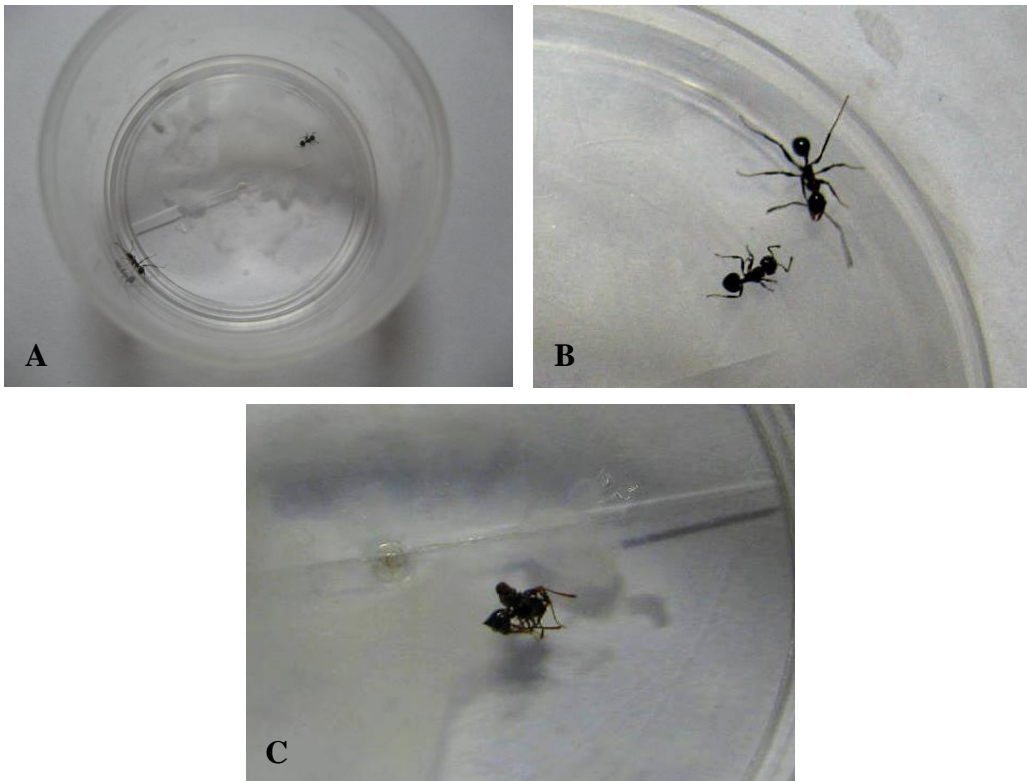


Gráfico 14. Média de comportamentos exibidos pelas duas espécies de *C. sericea* frente a *P. obscurithorax*.



Fotografia 3. A) *P. obscurithorax* na parte esquerda inferior da placa e *C. sericea* na parte direita superior logo após a retirada dos tubos de ensaio. B) As espécies citadas tentando aproximação. C) Luta entre operárias de ambas as espécies.

4.5. Discussão

Operárias de *C. sericea* provenientes da colônia localizada próxima ao ninho *P. obscurithorax* exibiram agressão mais intensificada do que indivíduos de *C. sericea* provenientes da colônia distante, indicando o oposto do efeito do inimigo querido. Já a agressividade exibida pelas operárias de *P. obscurithorax* foi a mesma para indivíduos de *C. sericea* das colônias próxima e distante, não sendo também confirmada a hipótese do inimigo querido para esta espécie.

C. sericea e *P. obscurithorax* são duas espécies onívoras encontradas na área de campo rupestre do Parque Estadual do Ibitipoca, MG. Apesar de a primeira ser arborícola e a segunda construir ninhos basicamente no solo, foi constatada a ocorrência de encontros entre operárias de colônias próximas durante a busca por alimento no solo (Experimento 1 e 2). Ambas são consideradas espécies agressivas e dominantes (SILVESTRE *et al.*, 2003). Dessa

maneira, baseado no reconhecimento, no processo de habituação e nos custos que interações agressivas podem trazer para indivíduos que se encontram com frequência, esperava-se que a hipótese do inimigo querido fosse confirmada para estas espécies.

Segundo TEMELES (1994), quando os animais defendem unicamente territórios de alimentação, o risco de perda de espaço físico é maior na presença de um vizinho do que na presença de um estranho. Ainda, quando os recursos são variáveis, o aparecimento de novas fontes alimentares gera competição entre vizinhos e não entre estranhos (DUNN; MESSIER, 1999). Em ambientes extremos e hostis como o campo rupestre, onde os recursos alimentares podem se tornar escassos e difíceis de serem encontrados, é esperado o alto nível de agressividade entre espécies vizinhas.

Assim, o alto grau de comportamentos agressivos exibidos por indivíduos pertencentes à colônia *C. sericea* frente a uma colônia próxima de *P. obscurithorax*, pode estar relacionado à disputa por alimento. Nesse caso, interações agressivas entre vizinhos podem permitir o acesso a novos recursos, enquanto que interações agressivas entre indivíduos distantes podem resultar em perda de energia (DUNN; MESSIER, 1999).

O efeito contrário ao inimigo querido também foi observado para as espécies *Pogonomyrmex barbatus* (GORDON 1989), *Pristomyrmex pungens* (SANADA-MORIMURA *et al.*, 2003) e *Linepithema humile* (THOMAS *et al.*, 2005), onde as respostas agressivas tornavam-se maiores na medida em que ocorriam encontros repetidos.

KNADEN; WEHNER (2003) verificaram o mesmo efeito para *Cataglyphis fortis*, ressaltando ainda a influência da distância individual das operárias em relação ao ninho na agressividade. Para esta espécie, quanto maior a distância em que uma operária era capturada, menor era o grau de agressividade, sugerindo que este comportamento estivesse relacionado à defesa do ninho e não de um território alimentar. No caso das espécies utilizadas neste experimento, todas foram capturadas a 10cm ou menos da entrada do ninho. Dessa maneira, é plausível descartar o efeito da distância de captura na diferença de agressividade exibida por colônias próximas e distantes e associar os resultados obtidos à familiaridade entre os indivíduos pertencentes a colônias próximas.

Neste caso, o processo de habituação levou a um efeito contrário do postulado pelo fenômeno do inimigo querido, garantindo o reconhecimento de indivíduos de colônias próximas. Em função de um ambiente com recursos escassos, colônias vizinhas representam uma competição direta pelo recurso próximo ao ninho diferente das colônias distantes, com as quais o contato entre as operárias tem menor probabilidade em ocorrer.

Talvez, encontros interespecíficos repetidos entre os indivíduos de colônias distantes promovessem igualmente altos níveis de agressividade. No entanto, a ausência de interações agressivas entre indivíduos de *C. sericea* nos tratamentos controle demonstram que as duas colônias (próxima e distante) não exibem níveis de agressividade diferenciado. Assim, sugere-se que a maior agressividade registrada entre as colônias de *C. sericea* e *P. obscurithorax* próximas seja em função do reconhecimento dos indivíduos, haja vista a alta probabilidade de encontros entre as operárias.

A agressividade de *C. sericea* direcionada aos seus vizinhos atesta que, além de haver o reconhecimento entre diferentes espécies, *P. obscurithorax* pode ser considerada forte competidora de *C. sericea*, não sendo aplicável a hipótese do inimigo querido a estas espécies.

4.6. Referências Bibliográficas

- BROWN, J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems. **Wilson Bulletin**, v. 76, n. 2, p. 160-169. 1964.
- CARLIN, N. F. Discrimination within and between colonies of social insects: two null hypotheses. **Netherlands Journal of Zoology**, v. 39, n. 1/2, p. 86 – 100. 1989.
- DUNN, R. & MESSIER, S. Evidence for the opposite of the dear enemy phenomenon in termites. **Journal of insect behavior**, v. 12, n. 4, p. 461-464. 1999.
- ERRARD, C. & HEFETZ, A. Label familiarity and discriminatory ability of ants reared in mixed groups. **Insectes Sociaux**, v. 44, n. 3, p. 189-198. 1997.
- FISHER, J. **Evolution and bird sociality. In: evolution as a process**. London: Allen and Unwin. 1954.
- FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; BRANDÃO, C. R. F.; DELABIE, J. H. C.; VASCONCELOS, H. L. Ecologia nutricional de formigas. pp. 131-223. In: PANIZZI, A. R. & PARRA, J. R. P. (eds). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. Manole, São Paulo, Brasil. 1991.
- GORDON, D. Ants distinguish neighbors from strangers. **Oecologia**, v. 81, n. 2, p. 198-200. 1989.
- GROSBERG, R. K. & QUINN, J. F. The genetic control and consequences of kin recognition by the larvae of a colonial marine invertebrate. **Nature**, v. 322, n. 31, p.457–459. 1986.
- HÖLDOBLER, B. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 1, p.3-44. 1976.
- HÖLDOBLER, B., WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press, 1990.
- HUNTINGFORD, F. A. & TURNER, A. K. **Animal Conflict**. 1. ed. New York: Chapman and Hall Ltd. 1987.
- JUTSUM, A. R., SAUNDERS, T. S., CHERRETT, J. M. Intra-specific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. **Animal Behaviour**, v. 27, n. 3, p. 839–844. 1979.
- KNADEN, M. & WEHNER, R. Nest Defense and Conspecific Enemy Recognition in the Desert Ant *Cataglyphis fortis*. **Journal of Insect Behavior**, v. 16, n. 5, p. 717-730. 2003.

LANGEN, T. A., TRIPET, F. & NONACS, P. The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 48, n. 4, p. 285 – 292. 2000.

SANADA-MORIMURA, S., MINAI, M., YOKOYAMA, M., HIROTA, T., SATOH, T. & OBARA, Y. Encounter-induced hostility to neighbors in the ant *Pristomyrmex pungens*. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 5, p. 713-718. 2003.

SHERMAN, P. W., REEVE, H. K. & PFENNIG, D. W. Recognition systems. pp 69-96. In: KREBS, J. R. & DAVIES, N (eds) **Behavioral ecology: an evolutionary approach**. Blackwell, Oxford. 1997.

SILVESTRE, R., ROBERTO, C., BRANDÃO, F. & ROSA DA SILVA, R. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los grêmios del Cerrado. pp. 113-148. In: FERNÁNDEZ, F. (ed.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 2003.

TEMELES, E. J. The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies’? **Animal Behaviour**, v. 47, n. 2, p. 339-350. 1994.

THOMAS, M. L., PARRY, L. J., ALLEN, A. & ELGARM, A. Geographic affinity, cuticular hydrocarbons and colony recognition in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. **Naturwissenschaften**, v. 86, n. 2, p. 87 – 92. 1999.

THOMAS, M. L., TSUTSUI, N. D. & HOLWAY, D. A. Intraspecific competition influences the symmetry and intensity of aggression in the Argentine ant. **Behavioral Ecology**, v. 16, n. 2, p. 472 – 481. 2005.

WILSON, E. O. **Sociobiology: the new synthesis**. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press. 1975.

5. Considerações Finais

As formigas são insetos que apresentam grande capacidade de se ajustar frente às pressões do ambiente. Sua grande plasticidade comportamental permite a sobrevivência em ambientes com condições climáticas extremas e disponibilidade dos recursos variável, elevando a competitividade entre as espécies.

Pheidole obscurithorax, *Crematogaster sericea*, *Pheidole radoszkowskii* e *Pheidole* sp.6 foram espécies que apresentaram maior habilidade em descobrir os recursos, usufruindo dos mesmos por mais tempo. Isso pode ser considerado um indicativo de adaptação ao meio, onde a amplitude de estratégias desempenhadas visa em primeiro lugar a utilização máxima do recurso encontrado. Para isso, as espécies utilizam não só interações agressivas, mas também comportamentos de defesa e até de coexistência.

Espécies com as menores taxas de permanência nas iscas podem ser consideradas como espécies submissas, o que não necessariamente implica na ausência de agressividade, mas em uma menor habilidade competitiva.

Neste contexto, duas espécies se destacaram pela alta habilidade em descobrir e manter o recurso: *P. obscurithorax* e *C. sericea*. Um experimento de localização espacial em relação a seus ninhos revelou que estas espécies dominam a fonte de alimento de forma diferenciada. *P. obscurithorax* dominou numericamente o recurso mais próximo à entrada de seu ninho, agindo de forma agressiva em fontes de alimento distantes e, portanto, são consideradas espécies agressivas não territoriais. Já *C. sericea* ocupou iscas próximas e distantes de seus ninhos de forma homogênea, atacando espécies que conseguiram ter acesso ao recurso. Dessa forma são consideradas como espécies territoriais.

Sendo fortes competidoras e utilizando a mesma área de forrageamento, o comportamento exibido entre estas espécies não se enquadra na hipótese do inimigo querido. Isto porque a agressividade entre vizinhos foi maior do que entre indivíduos de colônias distantes. Provavelmente, a agressividade elevada entre colônias próximas é consequência da escassez de recursos no campo rupestre.

Os dados obtidos neste estudo mostram que as diferentes estratégias utilizadas pelas diferentes espécies são um mecanismo importante na determinação da composição da assembléia de formigas, havendo uma plasticidade comportamental na execução destas estratégias em função de com qual espécie ocorre o contato direto, da proximidade do recurso ao ninho e ainda da proximidade das colônias.