Eduardo Diehl Fleig
Biólogo

Estrutura social e taxa de crescimento das colônias de
***Linepithema humile* Mayr (Hymenoptera: Formicidae)**

Orientador:
Prof. Dr. EVONEO BERTI FILHO

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em
Ciências. Área de concentração: Entomologia.

Piracicaba
2005

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP

Fleig Eduardo Diehl

Estrutura social e taxa de crescimento das colônias de *Linepithema humile* Mayr
(Hymenoptera: Formicidae) / Eduardo Diehl Fleig. - Piracicaba, 2005.
51 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2005.
Bibliografia.

1. Crescimento animal - Taxas 2. Estrutura social 3. Formicidae 4. Formiga 5. Razão sexual I. Título

CDD 632.796

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte - O autor"

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela bolsa de mestrado.

Ao Prof. Dr. Evoneo Berti Filho, pelo acolhimento em seu laboratório, pela paciência e liberdade de criação propiciada.

Ao Prof. Dr. Odair Correa Bueno, pelas sugestões iniciais e pelo empréstimo de inúmeras bibliografias.

À Luciane, companheira, pelo acolhimento inicial e pelas incontáveis dicas.

À Priscila, que compartilhou das muitas dificuldades enfrentadas, por estar sempre disposta a ajudar.

À Neide, pelo fornecimento de diversos materiais.

Ao Silvio e à Vilma, pela presteza e agilidade no fornecimento dos artigos através do COMUT.

Ao Ivan, mirmecólogo nato, pelo auxílio no trabalho em campo e em laboratório.

Ao Carlos e à Rebeca, grandes amigos, sempre companheiros, por estarem ao meu lado nos bons e maus momentos.

À Cris, amiga surpreendente, por estar sempre disposta a me ajudar.

À Emília, pequena grande amiga, peça fundamental nas análises estatísticas e sugestões.

À Franci, amiga fiel, que, mesmo à distância, me deu muita força.

Ao Gabriel e à Rafaela, irmãos queridos que acompanharam, à distância, meus dias de angústia, pelo carinho.

À Elena, mãe coruja, batalhadora, guerreira, pesquisadora exemplar, fiel orientadora, amante das formigas e das boas idéias, pelas noites e dias que gastou co-orientando a atual pesquisa.

Ao Guigo, homem único, por estar sempre disposto a me estender a mão, mesmo à distância, por apostar no meu potencial, por apoiar toda e qualquer decisão minha, e por me aceitar incondicionalmente em sua vida.

SUMÁRIO

RESUMO	5
ABSTRACT	6
1 INTRODUÇÃO	7
2 DESENVOLVIMENTO	12
2.1.1 Área de estudo	12
2.1.2 Coleta dos ninhos.....	13
2.1.3 Manutenção das colônias de <i>L. humile</i> em laboratório	14
2.1.4 Nível de agressividade	15
2.1.5 Avaliação da população intranidal.....	16
2.1.6 Produção de sexuais.....	17
2.1.7 Taxa de crescimento	17
2.2 Análise dos resultados	18
2.2.1 Nível de agressividade	18
2.2.2 População intranidal e produção de sexuais.....	19
2.2.3 Taxa de crescimento	19
2.3 Resultados	21
2.3.1 Nível de agressividade	21
2.3.2 População intranidal e produção de sexuais.....	26
2.3.3 Taxa de crescimento	27
2.4 Discussão.....	31
2.4.1 Nível de agressividade	31
2.4.2 Taxa de crescimento e população intranidal	33
2.4.3 Produção de sexuais.....	37
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS	41
REFERÊNCIAS.....	43
ANEXOS	50

RESUMO

Estrutura social e taxa de crescimento das colônias de *Linepithema humile* Mayr (Hymenoptera: Formicidae)

O presente trabalho teve por objetivos avaliar o comportamento agonístico entre operárias de ninhos distintos de *Linepithema humile* Mayr, determinar o período de produção de sexuais e a proporção sexual, estimar a variação do tamanho da população intranidal no verão e no inverno, e investigar a biologia reprodutiva, em especial, a taxa de crescimento de pequenas colônias. Para tal, coletaram-se em campo 26 ninhos de *L. humile* no município de Limeira, SP, transferidos para laboratório e mantidos em condições experimentais. Avaliaram-se os níveis de agressividade em pares de operárias de ninhos distintos ($n = 11$) em três tempos ao longo de um ano após as coletas. Avaliou-se a população intranidal através da contagem de todos os indivíduos de dez ninhos (cinco por estação). Estimou-se a taxa de crescimento para diferentes tamanhos de propágulos (10, 50, 100, 150, 200 e 500 operárias). A população de Limeira apresentou estrutura social unicolonial, com ausência de agressividade entre operárias de ninhos distintos. As operárias de *L. humile* foram altamente agressivas em relação a operárias de uma população proveniente do município de São Paulo. A produção de sexuais ocorreu durante o verão, com investimento sexual a favor das fêmeas (2,4 : 1). No inverno, encontrou-se um número de operárias cerca da metade do registrado no verão. O tamanho inicial dos propágulos influenciou positivamente a produção de prole total e, negativamente, a produção de prole per capita. A taxa de crescimento per capita não variou entre os tamanhos de propágulos iniciais testados. A redução do número de operárias poderia ser decorrente de condições abióticas durante o inverno, especialmente da baixa umidade e precipitação. Algumas hipóteses são levantadas para explicar a proporção sexual a favor das fêmeas encontrada. Finalmente, destaca-se que este é o primeiro registro da existência da estrutura social unicolonial em uma população de *L. humile* no Brasil.

Palavras-chave: Formicidae; *Linepithema humile*; Estrutura social; População intranidal; Taxa de crescimento; Proporção sexual.

ABSTRACT

Social structure and growth rate of the colonies of *Linepithema humile* Mayr (Hymenoptera: Formicidae)

The aim of this work was to evaluate the aggressive behavior between workers from different nests of *Linepithema humile* Mayr, to determine the period of sexual production and the sexual ratio, to estimate the variation in the intranest population between summer and winter, and to investigate the reproductive biology, particularly the role of propagule sizes in the growth rates. For such, 26 nests collected in the Limeira population of the Argentine ant were set up in experimental nests in laboratory. The levels of aggressive behavior between workers from different nests ($n = 11$) were evaluated for three different periods during one year after nests collections. The intranest population was assessed by direct counting of total individuals in ten nests (five for each season). The growth rate was evaluated for different propagule sizes (10, 50, 100, 150, 200 and 500 workers). The Limeira population structured as unicolonial, with absence of aggressive behavior to non nestmates workers. Workers from the Limeira population were highly aggressive to workers from another population (São Paulo). The population was strongly female-biased (2,4 : 1), with sexuals being produced during summer time. Worker number had a two fold reduction during winter compared to summer nests. The initial propagule size positively influenced the total brood production and negatively affected the per capita brood production. Per capita growth rates remained the same for all initial propagule sizes tested. Worker density reduction could be related to abiotic conditions during winter, especially relative humidity and rain fall. Several hypotheses are raised to explain the female-biased sexual ratio found in the studied population. This is the first record of unicoloniality in a Brazilian population of the Argentine ant.

Keywords: Formicidae; *Linepithema humile*; Social structure; Intranest population; Growth rate; Sexual ratio.

1 INTRODUÇÃO

As formigas estão reunidas em uma única família - Formicidae, com mais de 11.800 espécies já descritas (AGOSTI; JOHNSON, 2005), porém estima-se que existam 20 mil espécies (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), formando um enorme grupo de insetos que ocorre na maioria dos ecossistemas terrestres (WILSON, 1992). Dolichoderinae é a quarta maior subfamília (BOLTON, 1995), estando formada por 854 espécies (SHATTUCK, 1992) sendo dominante em várias partes do mundo (CHIOTIS; JERMIIN; CROZIER, 2000). O registro fóssil indica que os dolícoderíneos eram ainda mais dominantes entre os formicídeos durante o período Oligoceno (BROWN, 1973).

A formiga argentina, *Linepithema humile* Mayr 1868 (anteriormente *Iridomyrmex humilis* Mayr 1868) é nativa da região sul da América do Sul, incluindo o norte da Argentina, Uruguai, Paraguai e sul do Brasil (SUAREZ; HOLWAY; CASE, 2001; TSUTSUI et al., 2001; WILD, 2004). É bem sucedida em regiões de clima mediterrâneo e subtropical, porém em regiões de climas temperado, tropical ou de aridez excessiva parece ser incapaz de se dispersar e sobreviver (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PASSERA, 1994). Entretanto, áreas desfavoráveis sob o ponto de vista climático podem ser rapidamente colonizadas por essa espécie em decorrência da capacidade que possuem de acompanhar o homem e ocuparem ambientes antropizados, sendo, portanto, chamadas de formigas andarilhas (*tramp species*) (CHEN; NONACS, 2000; SUAREZ; HOLWAY; CASE, 2001).

Essa espécie invadiu inicialmente a Ilha da Madeira, em 1882, e já em meados de 1950 muitas populações estavam estabelecidas pelo mundo (SUAREZ; HOLWAY; CASE, 2001). Atualmente é encontrada em, no mínimo, 15 países e regiões: África do Sul, Austrália, Chile, Emirados Árabes, Espanha, Estados Unidos da América do Norte (Califórnia e Havaí), França, Ilha da Madeira, Itália, Japão, Nova Zelândia, Peru, Portugal, Reino Unido e Suíça (COLLINGWOOD; TIGAR; AGOSTI, 1997; GIRAUD; PEDERSEN; KELLER, 2002; PASSERA, 1994; SUAREZ; HOLWAY; CASE, 2001; SUGIYAMA, 2000).

A introdução de *L. humile*, nos Estados Unidos da América do Norte, ocorreu por volta de 1891, em Nova Orleans (Luisiana) (SUAREZ; HOLWAY; CASE, 2001), provavelmente transportada por navios mercantes provenientes da Argentina ou do Brasil (NEWELL; BARBER, 1913). Na Califórnia, foi detectada pela primeira vez em 1907 (WOODWORTH, 1908 apud HOLWAY, 1998a) e atualmente está bem distribuída e estabelecida neste estado (HOLWAY, 1995; HUMAN; GORDON, 1996), constituindo praticamente uma única supercolônia (TSUTSUI et al., 2000). O primeiro registro de ocorrência desta espécie nas ilhas do Havaí é de 1967 (HUDDLESTON; FLUKER, 1968). Para os outros países invadidos, no entanto, há poucos registros sobre o período e forma de introdução da formiga argentina.

Nas regiões invadidas, a formiga argentina causa grandes problemas ambientais, sejam eles agrícolas ou urbanos. Ameaça espécies de artrópodes endêmicas (COLE et al., 1992) e já deslocou espécies de formigas nativas na Califórnia, Austrália e África do Sul (BOND; SLINGSBY, 1984; ERICKSON, 1971; HATTINGH, 1945; HOLWAY, 1995, 1998a, 1999; HUMAN; GORDON, 1996; MAJER, 1994; PASFIELD, 1968). Essas alterações provocadas pela presença da formiga argentina sobre a fauna local tem efeito sobre processos ecológicos, como dispersão de sementes e polinização (BLANCAFORT; GÓMEZ, 2005; BOND; SLINGSBY, 1984). Além de invadirem residências (BOURKE; FRANKS, 1995), podem causar danos à agricultura pois muitas vezes estão associadas com pulgões (NEWELL; BARBER, 1913; HANEY, 1987; HICKEL, 1994; WAY, 1963). Apesar de haver poucos estudos, a formiga argentina é um problema em potencial, também no ambiente hospitalar, onde já foi relatada disseminando microrganismos patogênicos ao homem (IPINZA-REGLA; FIGEROA; OSORIO, 1981).

Em levantamentos realizados na região sudeste do Brasil, a formiga argentina ou não foi encontrada ou foi observada em densidades muito baixas (BUENO; CAMPOS-FARINHA, 1999; PIVA; CAMPOS-FARINHA, 1999). Entretanto, para a zona rural do município de Limeira é relatada sua ocorrência em densidade alta (RIBEIRO, 2004). Além disso, no sul do Brasil, estudos realizados em residências no município de Pelotas, Rio Grande do Sul, registraram esta espécie em altas densidades, sendo uma das mais frequentes (SILVA; LOECK, 1999).

A reprodução das colônias de *L. humile* se dá unicamente por sociotomia (NEWELL; BARBER, 1913), o que implica numa taxa de invasão lenta em comparação com as espécies de formigas que apresentam vôo nupcial. Porém, as colônias da formiga argentina são freqüentemente dispersadas de forma passiva para novas áreas através do transporte de mercadorias e, também, por inundações (HOLWAY et al., 2002; LIEBERBURG; KRANZ; SEIP, 1975; NEWELL; BARBER, 1913; TSUTSUI; SUAREZ, 2003). Dessa forma, podem invadir, especialmente, as áreas úmidas que são ambientes extremamente favoráveis a essa espécie, já que a umidade do solo parece ser um dos principais determinantes da invasão de um ambiente pela formiga argentina (HOLWAY, 1998b; WILD, 2004).

Em resposta a perturbações físicas (GORDON et al., 2001; MARKIN 1970; NEWEL; BARBER, 1913; PASSERA, 1994) ou devido à busca por novas fontes de alimento (HOLWAY; CASE, 2000; NEWEL; BARBER, 1913), os ninhos de *L. humile* são rapidamente transferidos, o que dificulta muito o seu controle. Além disso, segundo Passera; Keller e Suzzoni (1988) as operárias da formiga argentina podem direcionar o desenvolvimento de ovos diplóides em fêmeas reprodutivas e estas podem produzir machos a partir de ovos não fecundados (haplóides). Portanto, novas colônias podem surgir a partir de pequenos propágulos constituídos somente de operárias, ovos diplóides e haplóides (ARON, 2001; HEE et al., 2000). Foi observado por Hee et al. (2000) que a taxa de crescimento é alta em ninhos com baixo número de operárias. Assim, possivelmente a invasão de novos ambientes se inicia por pequenos propágulos.

São poucas as espécies de formigas que não apresentam comportamento agressivo intra-específico o que, nesse caso permite formar uma estrutura social do tipo unicolonial, na qual operárias e rainhas podem se deslocar entre ninhos sem ocorrer agressão (CHEN; NONACS, 2000). Este tipo de estrutura social é comum em espécies de formigas que se tornaram praga nos locais onde foram introduzidas como *Anoplolepis longipes*, *Cardiocondyla emeryi*, *Monomorium pharaonis*, *Wasmannia auropunctata*, *Paratrechina longicornis*, *Pheidole megacephala*, *Tapinoma megacephalum* e *L. humile*. Entretanto, essa estrutura social é rara nas mesmas espécies quando encontradas no local de origem (CHEN; NONACS, 2000).

Apesar de *L. humile* ser uma espécie nativa na Argentina e também no Brasil (SUAREZ; HOLWAY; CASE, 2001; TSUTSUI et al., 2001), praticamente não se encontra publicações sobre aspectos da sua biologia e ecologia no ambiente de origem. Para as populações nativas na Argentina, há alguns poucos estudos e, dentre esses, existem relatos da ocorrência de agressão entre operárias de ninhos geograficamente distantes, indicando multicolonialidade (SUAREZ et al. 1999; TSUTSUI et al. 2000). A falta de agressividade permite a formação de uma ou mais supercolônias, como no estado da Califórnia (TSUTSUI; CASE, 2001; TSUTSUI et al. 2000) e no sul da Europa, onde foi registrada uma supercolônia ocupando cerca de 6.000 km de extensão na região costeira (GIRAUD; PEDERSEN; KELLER, 2002).

A ausência de agressividade entre operárias de ninhos distintos poderia ser explicada pela perda de diversidade genética ocorrida durante sua introdução e colonização de novos ambientes (KRIEGER; KELLER, 1999; TSUTSUI et al., 2000) ou à fixação de alelos de reconhecimento (GIRAUD; PEDERSEN; KELLER, 2002). Paralelamente, uma característica intrigante na biologia de *L. humile* é a execução de rainhas. A cada primavera, as operárias eliminam cerca de 90% das rainhas, o que corresponde a uma perda de 7% na biomassa acumulada ao longo do ano (KELLER; PASSERA; SUZZONI, 1989). Esse comportamento já foi observado em duas populações introduzidas - na França e nos Estados Unidos da América (KELLER; PASSERA; SUZZONI, 1989; MARKIN, 1970), porém nada é conhecido sobre sua ocorrência em populações nativas na Argentina e no Brasil (REUTER et al., 2001). Pensava-se que as rainhas consideradas fisiologicamente inferiores é que seriam executadas o que levaria a maior produtividade da colônia (KELLER; PASSERA; SUZZONI, 1989), porém essa hipótese não foi confirmada. Reuter et al. (2001) avaliaram a possibilidade de que as rainhas executadas seriam aquelas com menor grau de parentesco com as operárias, o que levaria ao aumento do parentesco entre as operárias e a futura prole (REUTER et al., 2001), porém essa hipótese também não foi confirmada. Assim, continua sem explicação este comportamento de execução das rainhas apresentado pelas operárias.

Apesar das análises e comparações que podem ser feitas a partir de estudos sobre a biologia de uma espécie invasora no ambiente em que foi introduzida e no

próprio ambiente nativo, esta abordagem ainda é rara (HOLWAY et al., 2002; TSUTSUI et al., 2000). Os únicos trabalhos que existem sobre a biologia de *L. humile* em seu ambiente nativo têm como material de estudo populações argentinas (SUAREZ et al., 1999; TSUTSUI et al., 2000). A execução de rainhas por operárias do mesmo ninho, já foi relatada em algumas populações exóticas de *L. humile*, entretanto não se sabe se esse comportamento também ocorre em populações nativas (REUTER et al., 2001).

Considerando os argumentos acima, este trabalho pretendeu: 1) avaliar o comportamento agonístico entre operárias de ninhos distintos de *L. humile*; 2) determinar o período de produção de sexuais e a proporção sexual; 3) determinar o tamanho da população intranidal entre duas estações climáticas (verão e inverno); 4) investigar a biologia reprodutiva, em especial a taxa de crescimento de pequenas colônias (principal forma de dispersão). Cabe ressaltar que, tanto o crescimento das colônias quanto o comportamento agressivo intra-específico são aspectos importantes da biologia da espécie que devem ser levados em consideração para que a adoção e adequação de técnicas de controle ou de manejo de *L. humile* tenham sucesso.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Material e métodos

2.1.1 Área de estudo

A área de estudo localiza-se no Bairro Tatu, no município de Limeira, estado de São Paulo, distante cerca de 11 km da zona urbana. É uma região cujo principal cultivo agrícola é o de cana-de-açúcar (**Figura 1**). O início da infestação da área pela formiga argentina é desconhecida, porém acredita-se que ocorreu há cerca de dez anos (RIBEIRO, 2004). Atualmente, as áreas cultivadas, as residências, a escola e o pronto-socorro estão altamente infestados. É possível se observar grandes trilhas de forrageamento nas calçadas, em diversas áreas construídas, sobre a vegetação e no solo.

Figura 1 – Vista geral das áreas de coleta dos ninhos de *Linepithema humile*, Vila Tatu, Limeira, SP

2.1.2 Coleta dos ninhos

Em campo, escavaram-se os ninhos, tendo sido coletado todo seu conteúdo interno (terra e formigas) e colocado em baldes plásticos (**Figura 2**). Em laboratório, os ninhos experimentais foram montados sem terra. Para tanto, depositaram-se porções do ninho original em um dos lados de bandejas plásticas, ficando este lado exposto a uma fonte de calor (lâmpada incandescente – 100W). No lado oposto colocaram-se placas de petri umedecidas e com a parte superior pintada de vermelho para servir como proteção para as formigas contra a luz. A parte restante de cada ninho foi mantida no próprio balde, no qual pelo sistema de gotejamento constante utilizado, as formigas eram forçadas a se transferirem para a parte seca (**Figura 3**).

Na população de Limeira, coletou-se 26 ninhos de *L. humile*. Desses, destinou-se dez para determinação da população intranidal, 11 para análise dos níveis de agressividade entre operárias e cinco para avaliação da produção de sexuais.

Coletou-se um outro ninho fora da região de Limeira, na região central do município de São Paulo, no parque Vila Lobos. Utilizaram-se operárias desse ninho para avaliar os níveis de agressividade juntamente com as operárias dos ninhos da população de Limeira.

Figura 2 – Coleta de um ninho de *Linepithema humile* próximo a um canavial, Vila Tatu, Limeira, SP

Figura 3 – Sistemas de triagem utilizados para separar as formigas da terra dos ninhos coletados: a, por gotejamento; b, por calor

2.1.3 Manutenção das colônias de *L. humile* em laboratório

Para a manutenção das colônias de *L. humile*, em laboratório, construíram-se ninhos artificiais em placas de petri plásticas (12 cm de diâmetro) com fundo preenchido por gesso odontológico. Todas as placas foram cobertas com a tampa pintada de cor vermelha com tinta inodora e atóxica para proteger a colônia contra a luz e ao mesmo tempo permitir as observações. Cada placa apresentava dois orifícios laterais que permitiam às formigas entrar e sair da arena de forrageamento.

Cada ninho experimental foi mantido dentro de uma bandeja plástica (58 cm x 38 cm x 11,5 cm) com as bordas recobertas por politetrafluoretileno (Fluon®). Todas as bandejas foram dispostas em prateleiras (**Figura 4**) e mantidas em sala climatizada (fotofase de 12 horas, temperatura de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ e 70-75% de UR). As repetições dos cinco ninhos utilizados para avaliação da produção de sexuais foram mantidas em sala não climatizada.

A alimentação das formigas foi à base de fígado bovino desidratado, solução de mel a 10 % e insetos recém-mortos (formas imaturas de lepidópteros e coleópteros). Diariamente, colocou-se o mesmo tipo e quantidade de alimento nos diversos ninhos de *L. humile*. Forneceu-se água *ad libitum* para todas as colônias.

Figura 4 – Criação de *Linepithema humile* em bandejas: a, disposição das bandejas em prateleiras; b, detalhe de uma bandeja de criação

Dos ninhos mantidos em laboratório, utilizaram-se cinco para avaliar a produção de novos indivíduos reprodutivos, enquanto que de 11, retiraram-se operárias para análise dos níveis de agressividade intra-específica.

2.1.4 Nível de agressividade

Avaliou-se a agressividade entre pares de operárias até três semanas após as coletas. O comportamento foi avaliado utilizando-se pares de operárias provenientes de 11 ninhos da população de Limeira, para todas as combinações possíveis ($n = 55$). Repetiram-se os testes seis e 12 meses após as coletas para a população de Limeira. Durante a última avaliação do comportamento (12 meses após as coletas), incluíram-se operárias de um outro ninho, proveniente de uma população de *L. humile* do município de São Paulo.

A distância entre os ninhos da população de Limeira foi medida a partir da transformação das coordenadas geográficas em métricas (sistema UTM, fuso 22) com plotagem dos pontos relacionados a cada ninho em uma imagem utilizando um sig STG (ArcView). Mediram-se então as distâncias digitalmente para cada uma das 55

combinações de pareamento dos ninhos utilizados para avaliação das operárias quanto ao comportamento agonístico intra-específico.

Realizaram-se os testes para medir o nível de agressividade com um par de operárias provenientes de ninhos distintos e com um par de operárias do mesmo ninho (controle), com cinco repetições por combinação de pares (um indivíduo diferente a cada repetição). As operárias foram retiradas aleatoriamente de cada ninho e colocadas juntas por 10 minutos em uma placa de petri (5,5 cm de diâmetro). O teste de agressividade é baseado em Holway; Suarez; Case (1998) modificado por Giraud; Pedersen; Keller (2002) tendo sido avaliados os seguintes parâmetros:

0 = *Ignora*, contato físico no qual nenhuma das formigas demonstra interesse;

1 = *Antenação*, toque da antena repetidas vezes no corpo da outra operária;

2 = *Evitação*, uma ou ambas formigas movendo-se rapidamente em direções opostas após contato;

3 = *Flexão dorsal*, elevar o gáster verticalmente (comportamento realizado durante liberação de compostos de defesa);

4 = *Agressão*, morder ou puxar as extremidades ou a cabeça da oponente, ou liberação de veneno;

5 = *Luta*, agressividade prolongada, geralmente com uma das operárias prendendo na mandíbula parte do corpo da outra ou carregando-a.

Os níveis 0-2 indicam comportamento não-agressivo, enquanto que os níveis 3-5 indicam comportamento agressivo. A partir destes testes é possível determinar a ocorrência ou não de polidomia, isto é, se dois ou mais ninhos pertencem a uma mesma colônia ou se cada ninho representa uma colônia (monodomia).

2.1.5 Avaliação da população intranidal

Avaliou-se, em laboratório, a população de cada colônia (rainhas, sexuais, operárias e prole imatura) em dez ninhos, cinco durante o inverno (junho - setembro de

2004) e cinco durante o verão (janeiro - março de 2005). Para tanto, triou-se os ninhos coletados em campo durante uma semana, sendo que após esse período, acondicionou-se o solo em sacos plásticos, os quais foram mantidos sob congelamento (-25°C). Diariamente, porções do solo congelado eram triadas sob estereomicroscópio (25x) e quantificados numericamente todos os indivíduos coletados.

2.1.6 Produção de sexuais

Ao longo de um ano, observou-se a formação de indivíduos da casta reprodutiva, machos e fêmeas alados, em cinco ninhos mantidos em laboratório (fotofase de 12 horas, temperatura de $25\pm 4^{\circ}\text{C}$ e 60-75% de UR). Manteve-se porções dos mesmo cinco ninhos em ambiente com temperatura, umidade e fotofase variando de acordo com o meio externo. Realizaram-se observações diárias para identificar a época de produção dos sexuais, assim como a proporção sexual.

2.1.7 Taxa de crescimento

A partir de um único ninho, montaram-se outros seis ninhos (propágulos), cada um com apenas uma rainha, mas com diferentes números de operárias (10, 50, 100, 150, 200 e 500), com cinco repetições para cada tamanho. Após os ovos, larvas e pupas terem sido removidos, utilizando-se fios de algodão, retirou-se cuidadosamente todas as operárias do ninho original, uma a uma, as quais foram transferidas para os ninhos experimentais. Após dois meses, sacrificaram-se as colônias por congelamento para fazer a contagem de imaturos (ovos, larvas e pupas), de novas operárias e de operárias mortas.

2.2 Análise dos resultados

Realizaram-se todas as análises estatísticas no programa Systat. Antes de cada análise, todos os dados foram testados pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (para uma amostra) para verificar se apresentavam distribuição normal. Nos casos em que os dados não mostravam normalidade, para as análises estatísticas usaram-se testes não-paramétricos.

2.2.1 Nível de agressividade

Realizaram-se as comparações dos níveis de agressividade entre as operárias através da análise de variância (Kruskal-Wallis para uma entrada). Para a população de Limeira, comparou-se o nível de agressividade separadamente para cada um dos três períodos (zero, seis e doze meses após as coletas). Por período, realizaram-se duas análises, a primeira considerando o nível de agressividade do controle contra o nível de agressividade de todas as interações entre ninhos distintos, isto é, com dois tratamentos (teste Mann-Whitney - U). A segunda análise considerou todas as interações entre ninhos distintos e dos mesmos ninhos em separado, isto é, com 66 tratamentos (55 tratamentos resultantes das interações entre operárias de ninhos distintos e 11 entre operárias do mesmo ninho) pelo teste de Kruskal-Wallis (H).

Compararam-se os níveis de agressividade intra-específica das operárias ao longo dos três períodos avaliados (três tratamentos) através da análise de variância de Kruskal-Wallis para a população de Limeira. Dentro de cada período avaliado (zero, seis e doze meses após as coletas), consideraram-se todas as interações possíveis entre operárias de ninhos distintos e dos mesmos ninhos, como constituindo um único tratamento, cada um com 330 repetições. Essa análise permitiu identificar se ao longo do tempo de permanência das colônias em laboratório ocorreu ou não alteração dos níveis de agressividade das operárias.

Relacionaram-se a agressividade máxima e a agressividade média resultantes das interações entre as colônias da população de Limeira com a distância entre os pares de ninhos através de Regressão Linear simples.

Os níveis de agressividade entre as populações de São Paulo e Limeira também foram avaliados pela análise de variância de Kruskal-Wallis para uma entrada (teste Mann-Whitney). Para cada uma dessas duas análises, compararam-se os níveis de agressividade entre operárias do mesmo ninho da população externa (São Paulo) com os resultantes das interações entre operárias da população externa com operárias da população de Limeira, isto é, análise com dois tratamentos. Os testes de agressividade realizados com essas duas populações foram realizados com todos os 11 ninhos de *L. humile* da avaliação anterior.

2.2.2 População intranidal e produção de sexuais

O número de indivíduos adultos de cada casta (rainhas, operárias e sexuais) e o de indivíduos imaturos (prole) obtidos no inverno foram comparados com os registrados no verão, através do teste t de Student.

2.2.3 Taxa de crescimento

Consideraram-se três variáveis – produção de prole total, produção de prole *per capita* e taxa de crescimento *per capita* – em relação aos tamanhos iniciais dos propágulos. Obtiveram-se os dados da produção de prole total (ovos, larvas e pupas) pela soma do número final de imaturos presentes em cada propágulo. Calculou-se a produção *per capita* de prole dividindo-se o número final da prole pelo número de operárias vivas ao final do experimento. Finalmente, obteve-se a taxa de crescimento *per capita* pelo número final de operárias dividido pelo número inicial de operárias.

Para cada uma das variáveis analisadas (produção de prole total, produção de prole *per capita* e taxa de crescimento *per capita*), os dados foram log-transformados antes da análise estatística. Para cada variável realizou-se análise de variância (ANOVA) comparando o efeito do tamanho dos propágulos iniciais com as variáveis. Utilizou-se o teste de Tukey para comparar os valores médios de cada uma das três variáveis.

Utilizou-se a regressão linear simples para identificar a relação entre o tamanho inicial dos propágulos com a produção de prole total, com a produção de prole *per capita* e com a taxa de crescimento *per capita*. Para as regressões, as variáveis também foram log-transformadas antes das análises.

2.3 Resultados

2.3.1 Nível de agressividade

Calculada com base nas coordenadas geográficas de cada ninho (**Tabela 1**) a distância entre os 11 ninhos de *L. humile* da população de Limeira variou entre 43 m e 2.800 m, com distância média entre os pares de ninhos de 766 m (**Quadro 1**). A distância aproximada entre as populações Limeira e São Paulo é de cerca de 150 km.

Tabela 1 – Localização dos 11 ninhos de *Linepithema humile* da população de Limeira

Ninho	Coordenadas geográficas	
	S	W
L01	22°38'58,6"	47°21'10,1"
L02	22°39'11,3"	47°21'15,4"
L03	22°39'02,2"	47°20'46,4"
L04	22°38'55,6"	47°21'01,9"
L05	22°39'03,6"	47°21'08,2"
L06	22°38'58,3"	47°21'11,6"
L07	22°38'55,0"	47°20'56,6"
L08	22°39'16,1"	47°21'22,6"
L09	22°38'57,7"	47°21'18,3"
L10	22°38'52,1"	47°21'30,3"
L11	22°39'59,2"	47°20'49,9"

	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10
L01	-									
L02	401,8	-								
L03	663,8	847,2	-							
L04	244,6	593,9	471,6	-						
L05	157,2	314,4	602,7	297,0	-					
L06	43,7	401,8	707,5	279,5	183,4	-				
L07	393,0	716,2	358,1	139,7	410,5	419,2	-			
L08	628,9	331,9	1083,0	838,5	541,5	611,4	952,0	-		
L09	227,1	401,8	890,9	462,9	331,9	183,4	611,4	559,0	-	
L10	593,9	681,3	1249,0	786,1	698,7	550,2	943,3	742,4	375,6	-
L11	1904,0	1589,6	1711,9	1921,5	1729,4	1904,0	1921,5	1572,1	1991,4	2288,3

Quadro 1 – Distância (metros) entre os 11 ninhos de *Linepithema humile* da população de Limeira

Na população de Limeira, grande parte das interações observadas entre operárias do mesmo ninho, logo após as coletas, correspondeu aos comportamentos

de Ignora e de Antenação (87%). Observaram-se, também, esses dois atos comportamentais na maioria (93%) das interações entre operárias de ninhos distintos. Durante esse período, não se encontrou diferença significativa para as interações comportamentais entre operárias de ninhos distintos e controle (Mann Whitney, $U = 345,5$, g.l. = 1, $p = 0,447$) (**Figura 5**). Considerando todas as interações entre operárias de ninhos distintos e dos mesmos ninhos como tratamentos separados, também não se encontrou diferença no nível de agressividade (Kruskal Wallis, $H = 69,484$, g.l. = 65, $p = 0,329$) (**Figura 5**).

Seis meses após as coletas, Ignora e Antenação foram os atos comportamentais mais observados tanto entre operárias do mesmo ninho (90%) quanto entre operárias de ninhos distintos (91%). As interações entre as operárias de ninhos distintos e o controle não apresentaram diferença significativa (Mann Whitney, $U = 296,5$, g.l. = 1, $p = 0,915$) (**Figura 5**). Analisando todas as interações entre operárias de ninhos distintos e dos controles, isto é, considerando os 66 tratamentos, o nível de agressividade também não variou significativamente (Kruskal Wallis, $H = 46,551$, g.l. = 65, $p = 0,959$) (**Figura 5**).

Ao final dos dozes meses em laboratório, o comportamento das operárias continuava tal como no período inicial, sendo Ignora e Antenação observados na maioria das interações entre operárias do mesmo ninho (88%) e entre operárias de ninhos distintos (92%). As interações comportamentais entre operárias de ninhos distintos e entre as do mesmo ninho não diferiram significativamente (Mann Whitney, $U = 341,0$, g.l. = 1, $p = 0,495$), mesmo quando se consideraram os 66 tratamentos (Kruskal Wallis, $H = 46,841$, g.l. = 65, $p = 0,956$) (**Figura 5**).

Figura 5 – Agressividade intra-específica média e erro padrão observados entre pares de operárias de *Linepithema humile* provenientes de ninhos distintos e do mesmo ninho logo após coleta em campo (tempo zero), seis e doze meses após coleta na população de Limeira (0, 1 e 2 = comportamento não-agressivo; 3, 4 e 5 = comportamento agressivo). Pontos seguidos por letras iguais não apresentam diferença significativa dentro de cada período e entre períodos

O comportamento, tanto entre operárias de ninhos distintos quanto do mesmo ninho, se manteve sem diferença significativa ao longo dos três períodos (Kruskal Wallis, $H = 0,032$, g.l. = 2, $p = 0,984$) (Figura 6).

Figura 6 – Agressividade intra-específica média e erro padrão observados entre pares de operárias de *Linepithema humile* logo após coleta em campo (tempo zero), seis e doze meses após coleta na população de Limeira (0, 1 e 2 = comportamento não-agressivo; 3, 4 e 5 = comportamento agressivo). Pontos seguidos por letras iguais não apresentam diferença significativa (Kruskal Wallis, $H = 0,032$, g.l. = 2, $p = 0,984$)

A regressão da agressividade média versus a distância entre os ninhos não revelou qualquer relação entre essas variáveis (regressão linear: $y = -0,00005x + 0,664$,

$F_{1,53} = 0,096$, $p = 0,758$, $r^2 = 0,002$) (**Figura 7**). Da mesma forma, quando se considerou a regressão da agressividade máxima versus a distância entre os ninhos também não houve relação entre as variáveis (regressão linear: $y = -0,00001x + 1,215$, $F_{1,53} = 0,040$, $p = 0,843$, $r^2 = 0,001$) (**Figura 8**).

Somente se encontraram diferenças significativas no nível de agressividade quando amostras da população de *L. humile* provenientes do município de São Paulo foram consideradas. Observou-se alta agressividade entre operárias da população de São Paulo quando pareadas com as da população de Limeira (Mann Whitney, $U = 0,0001$, g.l. = 1, $p = 0,000$).

Figura 7 – Relação do nível de agressividade média entre pares de operárias de *Linepithema humile* de ninhos distintos ($n = 11$) com a distância entre os pares de ninhos na população de Limeira (0, 1 e 2 = comportamento não-agressivo; 3, 4 e 5 = comportamento agressivo)

Figura 8 – Relação do nível de agressividade máxima entre pares de operárias de *Linepithema humile* de ninhos distintos (n = 11) com a distância entre os pares de ninhos na população de Limeira (0, 1 e 2 = comportamento não-agressivo; 3, 4 e 5 = comportamento agressivo)

Figura 9 – Nível de agressividade médio e erro padrão entre operárias do mesmo ninho e de ninhos distintos para as populações de *Linepithema humile* provenientes de Limeira (LM) e São Paulo (SP) (0, 1 e 2 = comportamento não-agressivo; 3, 4 e 5 = comportamento agressivo). Pontos seguidos pela mesma letra não diferem entre si ($p < 0,001$)

2.3.2 População intranidal e produção de sexuais

Durante as diversas avaliações realizadas na população de Limeira, observaram-se alados em fevereiro (2004 e 2005), março e abril de 2005, indicando que a época de produção desses indivíduos é no verão, já que durante as outras estações do ano (outono, inverno e primavera) eles não foram encontrados.

Considerando os ninhos com alados ($n = 5$), observaram-se, em média, 202,8 fêmeas e 83,6 machos (**Figura 10**). Dos ninhos com machos e fêmeas alados ($n = 4$), a produção de fêmeas foi sempre maior do que a de machos, com uma proporção sexual média de 2,4:1,0 a favor das fêmeas (teste t de Student, $t = 2,522$, g.l. = 8, $p = 0,044$). Encontrou-se uma razão sexual média de 0,70.

Figura 10 – Número médio e erro padrão de fêmeas (F) e machos (M) alados presentes em ninhos ($n = 5$) de *Linepithema humile* durante o verão para a população de Limeira. Letras distintas diferem entre si no número de indivíduos ($p < 0,05$)

Em média, a densidade intranidal de operárias no verão foi cerca de 2,3 vezes maior do que no inverno (**Figura 11**; teste t de Student, $t = 5,207$, g.l. = 8, $p = 0,002$). Os ninhos apresentaram, em média, 79 rainhas durante o verão e 67 durante o inverno, essa diferença não sendo significativa (**Figura 11**; teste t de Student, $t = 0,721$, g.l. = 8, $p = 0,492$). Comparando-se o verão e o inverno, também não se encontrou diferença significativa para a quantidade de prole (**Figura 11**; teste t de Student, $t = 0,220$, g.l. = 8, $p = 0,832$).

Figura 11 – População intranidal média e erro padrão ($n = 10$) de *Linepithema humile* durante verão (Ver) e inverno (Inv) na população de Limeira. Letras distintas nas barras para indivíduos da mesma casta indicam diferença significativa entre o número de indivíduos ($p < 0,05$)

2.3.3 Taxa de crescimento

A prole total produzida pelos propágulos com mais de dez operárias iniciais (50 – 500 operárias) foi semelhante. No entanto, os propágulos com dez operárias produziram menos prole do que aqueles com maior número de operárias (**Figura 12**; ANOVA, $F_{5,24} = 13,848$, $p = 0,000$). O aumento da prole total apresentou correlação

positiva com o aumento dos propágulos (**Figura 13**; regressão linear, $y = 0,416x + 1,516$, $F_{1,28} = 44,712$, $p = 0,000$, $r^2 = 0,615$).

Figura 12 – Efeito do número inicial de operárias na produção total média de prole ($\pm$ e.p.) nos propágulos experimentais de *Linepithema humile*. Barras seguidas por letras distintas indicam diferença significativa para quantidade de prole total produzida (ANOVA, $F_{5,24} = 13,848$, $p = 0,000$)

Figura 13 – Relação entre tamanho inicial e prole total produzida por propágulos de *Linepithema humile* (regressão linear, $y = 0,416x + 1,516$, $F_{1,28} = 44,712$, $p = 0,000$, $r^2 = 0,615$)

A produção de prole *per capita* diferiu significativamente entre os tamanhos dos propágulos iniciais (**Figura 14**; ANOVA, $F_{5,24} = 15,936$, $p = 0,000$), sendo que se

encontrou correlação negativa entre a produção de prole *per capita* e o tamanho dos propágulos (**Figura 15**; regressão linear: $y = -0,519x + 1,377$, $F_{1,28} = 50,056$, $p = 0,000$, $r^2 = 0,641$).

Figura 14 – Efeito do número inicial de operárias na produção média de prole per capita ($\pm$ e.p.) nos propágulos experimentais de *Linepithema humile*. Barras seguidas por letras distintas indicam diferença significativa para quantidade de prole *per capita* produzida (ANOVA, $F_{5,24} = 15,936$, $p = 0,000$)

Figura 15 – Relação entre tamanho inicial e prole per capita produzida por propágulos de *Linepithema humile* (regressão linear, $y = -0,519x + 1,377$, $F_{1,28} = 50,056$, $p = 0,000$, $r^2 = 0,641$)

Quando se considera o tamanho inicial dos propágulos não se observou efeito diferencial sobre as taxas de crescimento *per capita* (**Figura 16**; ANOVA, $F_{5,24} = 0,807$,

$p = 0,556$). Também não se encontrou correlação entre as taxas de crescimento e os tamanhos iniciais dos propágulos de *L. humile* (regressão linear, $F_{1,28} = 1,597$, $p = 0,217$, $r^2 = 0,054$).

Figura 16 – Efeito do número inicial de operárias na taxa de crescimento *per capita* média ($\pm$ e.p.) nos propágulos experimentais de *Linepithema humile*. Barras seguidas por letras iguais indicam ausência de diferença significativa para a taxa de crescimento (ANOVA, $F_{5,24} = 0,807$, $p = 0,556$)

2.4 Discussão

2.4.1 Nível de agressividade

Seis e 12 meses após as coletas das colônias de *L. humile* na população de Limeira, os valores encontrados para os testes de agressividade entre as operárias variaram de 0 a 2, indicando ausência de agressividade intra-específica, mesmo resultado obtido nos testes feitos logo após as coletas. A grande maioria dos comportamentos observados variou entre Ignora e Antenação (0 e 1), sem qualquer demonstração de agressividade entre operárias provenientes de ninhos distintos. Observou-se essa falta de agressividade mesmo entre operárias de *L. humile* originadas de ninhos distantes até 2,2 km. Paralelamente, operárias do mesmo ninho (controle) apresentaram os três tipos de comportamento considerados como não agressivos (Ignora, Antenação e Evitação), predominando os dois primeiros.

Não se encontrou correlação da distância entre os ninhos com os valores para agressividade média ou mesmo para o nível de agressividade máxima para cada par de operárias nas cinco repetições, indicando que não há associação entre essas duas variáveis. Este achado reforça a hipótese inicial de que a população de *L. humile* da Vila Tatu apresenta uma estrutura social do tipo unicolonial. Dessa forma, cada ninho pode ser considerado como pertencente a uma unidade comum, isto é, uma única colônia ocupando inúmeros ninhos.

Somente se verificou agressividade quando operárias da população de Limeira interagiram com operárias da população de São Paulo. Essa agressividade foi observada para todas as combinações entre os 11 ninhos de Limeira mais e o de São Paulo.

A ocorrência de uma estrutura social do tipo unicolonial na população da formiga-argentina de Limeira poderia ser resultante de uma baixa variabilidade genética, como sugerido para as populações de *L. humile* introduzidas em diversas regiões (GIRAUD; PEDERSEN; KELLER, 2002; KRIEGER; KELLER, 1999; TSUTSUI et al., 2001). Essa, por sua vez, poderia decorrer do efeito do fundador, e/ou da deriva genética que levaria à fixação de uns poucos genótipos e, por conseqüência, uma menor diversidade

fenotípica, tal como ocorre em populações de outras espécies de formigas (DIEHL-FLEIG, 1995). Assim, colônias distintas de uma mesma população seriam geneticamente muito semelhantes e, embora ocupando ninhos distintos, independente da distância entre eles, poderiam ser consideradas como constituindo uma supercolônia.

Alterações na estrutura social dos formicídeos também podem ser decorrentes de uma resposta a ambientes altamente perturbados (BOURKE; FRANKS, 1995) ou como uma estratégia para colonizar ambientes com baixa disponibilidade de sítios de nidificação (HÖLLDOBLER; WILSON, 1977). Muitas espécies unicoloniais são encontradas em áreas sujeitas a perturbações e freqüentemente trocam de local de nidificação em resposta às variações ambientais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). A estrutura social do tipo unicolonial é esperada para as espécies que habitam áreas sujeitas a inundações (BOURKE; FRANKS, 1995). A formiga-argentina é considerada como nativa na bacia do Rio Paraná, incluindo as áreas de seus principais tributários (Paraná, Uruguai e Paraguai). Nas planícies de inundação da bacia há um grande número de registros de ocorrência dessa formiga (WILD, 2004). Assim, a unicolonialidade seria uma característica esperada para essas populações nativas de *L. humile*.

Com base no comportamento e na diferenciação genética, alguns autores sugeriram que as populações de *L. humile* na região nativa seriam em sua grande parte multicoloniais (SUAREZ et al., 1999; TSUTSUI; CASE, 2001; TSUTSUI et al., 2000). No entanto, recentemente, Heller (2004) estudando três populações ao longo do rio Paraná, na Argentina, com base nos níveis de agressividade entre operárias de ninhos distintos, não observou agressividade em duas, registrando-as, portanto, como duas supercolônias. A terceira população foi caracterizada como multicolonial por ter apresentado alta agressividade entre operárias mesmo de ninhos afastados menos de 10 m. Este achado reforça a hipótese de que a estrutura social das colônias de *L. humile* no ambiente nativo é flexível, oscilando entre multicolonial e unicolonial. Nas regiões onde a formiga argentina foi introduzida, embora praticamente não ocorra agressividade intra-específica, são reconhecidas quatro supercolônias mutuamente

antagonistas na Califórnia (SUAREZ et al., 2002) e duas no sul da Europa (GIRAUD; PEDERSEN; KELLER, 2002).

A estrutura social encontrada na população da formiga argentina em Limeira pode ser uma resposta às condições ambientais, já que à exceção das residências e áreas construídas, as demais áreas são, em sua grande maioria, de cultivo de cana-de-açúcar. As plantações de cana-de-açúcar são queimadas durante o inverno, antes da sua colheita, e isso poderia provocar um grande estresse sobre a população de *L. humile*. Portanto, a flexibilidade na estrutura social seria uma característica inerente de espécies como a formiga argentina, com populações unicoloniais presentes em resposta a fatores ecológicos e principalmente durante as invasões e colonização de novos ambientes (INGRAM, 2002). Nessas espécies unicoloniais, grandes ninhos poderiam ser uma vantagem em ambientes altamente competitivos pois espera-se que a existência de um grande número de operárias aumente a habilidade da colônia em monopolizar as fontes de recursos (HUMAN; GORDON, 1996), aumente sua produtividade (HERBES, 1984) e assegure a longevidade protegendo-a contra predadores e competidores (HERBES, 1993; NONACS, 1988).

2.4.2 Taxa de crescimento e população intranidal

De acordo com Oster e Wilson (1978), o ciclo de vida de grande parte das colônias dos insetos sociais é caracterizado por três estágios. Durante o estágio de fundação, os indivíduos reprodutivos estabelecem novas colônias. Após algumas semanas ou meses da fundação, sucede-se o estágio ergonômico quando toda a energia da colônia é direcionada à sobrevivência e ao seu crescimento pelo aumento do número de operárias. Após ter atingido um determinado tamanho, o qual é espécie-específico, as colônias entram no estágio reprodutivo, ou seja, quando novos machos e fêmeas reprodutivos são produzidos.

Acredita-se que a probabilidade de estabelecimento das colônias possa ser influenciada pelo seu tamanho inicial (EHRlich, 1989 apud HEE et al., 2000; LODGE, 1993). Entretanto, são raros estudos experimentais levando em consideração o

tamanho inicial das colônias no sucesso de seu estabelecimento (HEE et al., 2000). Em muitas espécies de insetos sociais, o tamanho da colônia durante o período crítico inicial parece estar correlacionado positivamente com a sobrevivência (OSTER; WILSON, 1978). Assim, de acordo com os resultados obtidos neste trabalho, o número mínimo de operárias testado ($n = 10$) foi suficiente para que a colônia de *L. humile* crescesse aumentando em até 2,4 vezes o tamanho inicial.

Paralelamente, o fato de não terem sido utilizadas rainhas recém-inseminadas para a avaliação das taxas de crescimento não deve ter interferido nos resultados, pois segundo Keller e Passera (1992) apenas 2,1% das rainhas de *L. humile* encontradas nos ninhos estudados por eles, não estavam inseminadas.

Independente do tamanho dos propágulos testados em laboratório, as colônias da formiga argentina sobreviveram e apresentaram uma taxa de crescimento média sempre superior a 1,0. Isto é, mesmo com a morte das operárias, as colônias mantiveram o crescimento, com alguns propágulos dobrando de tamanho. No entanto, em campo esse mesmo padrão poderia não ser observado, possivelmente em função de competição por recursos alimentares e de locais favoráveis para nidificação. Já foi relatado que, na presença da formiga *Forelius mccooki*, as operárias de *L. humile* somente mantiveram dominância sobre as fontes alimentares, quando suas colônias continham mais do que 1.000 operárias (HOLWAY; CASE, 2001). Da mesma forma, somente colônias de *L. humile* com um grande número de operárias tiveram sucesso na competição por recursos com *Iridomyrmex* sp. (grupo *rufoniger*), uma espécie de formiga considerada altamente dominante na Austrália (WALTERS; MacKAY, 2005).

As operárias de colônias pequenas passam mais tempo cuidando da prole do que forrageando (THOMAS; ELGAR, 2003) o que leva a um rápido crescimento da colônia. Este fato pode explicar a maior produção de prole *per capita* nos propágulos com até 50 operárias e a correlação negativa entre produção de prole *per capita* e número de operárias no presente estudo. Hee et al. (2000) também observaram que a produção de prole *per capita* era superior nos propágulos com até 100 operárias em relação aos propágulos com 1.000 operárias. O declínio na produção de prole *per capita* com o aumento do número de operárias é decorrente do chamado “efeito

reprodutivo” (MICHENER, 1964). Esta tendência desaparece quando colônias de grande tamanho são analisadas (COLE, 1984).

A baixa produção de prole total nos propágulos com dez operárias em relação aos demais tamanhos (50 – 500 operárias) parece estar relacionada à capacidade das operárias em cuidar da prole. O aumento do número de operárias nos propágulos não resultou em aumento significativo da produção de prole total, indicando que a oviposição das rainhas independe do número de operárias. Esse resultado mostra que, embora não se soubesse a idade e o estado fisiológico das rainhas testadas, a quantidade de ovos colocada pode ter sido a mesma. O pequeno número de operárias (10) foi insuficiente para alimentar e cuidar de todos os ovos da rainha. Hee et al. (2000) também encontraram que a produção total de prole foi inferior nos propágulos com dez operárias e que o aumento do tamanho inicial dos propágulos estava correlacionado positivamente com a prole total produzida. Assim, a capacidade de postura da rainha pode não ser tão importante quanto à capacidade das operárias em proverem recursos à prole (HEE et al., 2000).

A formação de novas colônias de *L. humile* ocorre unicamente por sociotomia (KELLER; PASSERA, 1989), sendo muito reduzida a sobrevivência de rainhas sem a presença de operárias (HEE et al., 2000). Em laboratório, propágulos com dez operárias tiveram uma taxa de crescimento significativamente superior a propágulos com mais operárias, chegando a triplicar o seu tamanho (HEE et al., 2000). No presente estudo, os propágulos com dez operárias apresentaram taxa de crescimento máxima de 2,4, mas esse valor não diferiu significativamente para os demais propágulos.

O número de rainhas e de prole se manteve sem diferença significativa entre os ninhos no verão e no inverno coletados em campo. A população intranidal teve significativa variação no número de operárias, sendo cerca de 2,3 vezes maior nos ninhos durante o verão. Markin (1970) também encontrou uma variação sazonal no número de operárias nos ninhos de *L. humile*, entretanto, o maior número de indivíduos foi encontrado durante o inverno. A população intranidal estudada por esse autor baseou-se apenas em amostras parciais de cada ninho, enquanto que os ninhos da população de Limeira foram totalmente avaliados. Markin (1970) encontrou um número

maior de operárias no inverno, o que poderia ser decorrente de uma quantidade menor de formigas forrageando ao invés de um efetivo aumento do número de operárias.

Na população de Limeira, a redução do número de operárias poderia estar associada à queda na umidade relativa do ar, bem como à redução da frequência e quantidade de precipitação nos meses do inverno (**Tabela 2**). Essas alterações nas condições climáticas de uma estação para a outra poderia afetar diretamente as operárias quando forrageando e/ou indiretamente, quando dentro dos ninhos. Além disso, a redução na precipitação diminui a disponibilidade de água. Os ninhos da formiga argentina são simples, pouco estruturados e sem uma arquitetura complexa, sendo diferenciados do restante do solo pela presença de um pequeno montículo de terra solta na superfície externa. O local de origem da formiga argentina é a bacia do Rio Paraná (WILD, 2004), uma região caracterizada por inundações frequentes e grande disponibilidade de água, condição totalmente diferente da região da população de Limeira. Nas regiões da Califórnia invadidas por *L. humile*, foi identificado que o alto teor de umidade do solo (HOLWAY et al., 2002) e a presença permanente de uma fonte de água (HOLWAY, 1998b) são variáveis abióticas particularmente importantes na determinação da distribuição dessa formiga. Walters e Mackay (2003) encontraram maior sobrevivência de operárias de *L. humile* com umidade relativa do ar superior a 90%, e menor sobrevivência quando foram expostas por 24 horas a uma umidade relativa de até 80%. Durante o inverno (junho a setembro de 2004), a média da umidade relativa mínima registrada pela estação agrometereológica de Piracicaba foi de 56%, apesar de em setembro ter ficado em 36% (ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ” – ESALQ, 2005), o que poderia ter ocasionado a redução do número de operárias.

Tabela 2 – Dados meteorológicos médios para os períodos de coleta dos ninhos de *Linepithema humile* na população de Limeira durante o verão (Ver.) e o inverno (Inv.)

Estação	Dias de chuva	Precipitação (mm)		Umidade relativa (%)			Temperatura (°C)		
		Diária	Mensal	Méd.	Máx.	Mín.	Méd.	Máx.	Mín.
Ver (1)	14,6	4,57	139,37	85,78	98	70	24,67	30,36	18,99
Inv (2)	4,2	1,11	33,80	73,37	93	56	19,32	26,86	11,78

Fonte: Base de dados da Estação Convencional – Posto Agrometeorológico da ESALQ/USP (<http://www.esalq.usp.br/departamentos/lce/postocon.html>).

⁽¹⁾ Janeiro a março de 2005.

⁽²⁾ Junho a setembro de 2004.

Ingram (2002) estudou duas populações de *L. humile* nas ilhas do Havaí e uma população na Argentina. Encontrou uma grande variação intra- e inter-populacional, para o número de operárias, rainhas e prole por ninho. Na população da Argentina, a maioria dos ninhos (> 60%) continha mais de 1.000 operárias enquanto que apenas cerca de 20% dos ninhos apresentavam mais de 10.000 operárias. Na região onde esta espécie foi introduzida, a maioria dos ninhos continha menos de 1.000 operárias. Em uma das populações havaianas foi encontrada apenas uma rainha, enquanto que nas outras duas o número de rainhas variou de oito a 60. A autora sugeriu que a variação no tamanho da população intranidal seria uma resposta a fatores ecológicos, como presença de espécies competidoras. Entretanto, não mencionou a época em que as coletas foram realizadas, nem se todas foram em uma mesma estação do ano.

2.4.3 Produção de sexuais

Um interessante conflito genético entre operárias e rainhas nos Hymenoptera eussociais é a alocação dos recursos para a produção de prole masculina ou para a feminina (BOOMSMA, 1993). Este conflito foi quantificado por Trivers e Hare (1976) numa teoria contendo elementos da teoria de proporção sexual (FISHER, 1958), da teoria de parentesco (HAMILTON, 1964, 1972) e da teoria do conflito pais-prole (TRIVERS, 1974). Os autores levantaram a hipótese de que as operárias das espécies

eussociais deveriam lucrar com a sua assimetria de parentesco em relação à prole sexual, levando assim a um investimento sexual favorável às fêmeas (*female-biased*), enquanto que o valor adaptativo da rainha mãe seria maximizado quando a proporção sexual fosse de 1 : 1.

Se as operárias são responsáveis pelo controle da alocação sexual (*sex allocation*), espera-se que a produção das fêmeas seja favorecida na proporção 3 : 1 quando todos os membros da colônia são filhos de uma única rainha monoândrica. Na população de Limeira foram encontradas diversas rainhas por ninho, mas como elas não foram analisadas geneticamente, não foi possível saber se haviam sido fecundadas por um (monoandria) ou por vários machos (poliandria). Por outro lado, como não foram realizadas análises do desenvolvimento ovariano, não foi possível saber se todas as rainhas eram funcionais ou mesmo determinar a ocorrência, ou não, de uma hierarquia reprodutiva.

Espera-se que a redução do favorecimento à produção de fêmeas ocorra concomitantemente com a redução na assimetria de parentesco, tanto no nível de população quanto no de colônia (BOOMSMA; GRAFEN, 1991; BOURKE; FRANKS, 1995; CROZIER; PAMILO, 1996; TRIVERS; HARE, 1976). Os principais fatores que levam à redução da assimetria de parentesco são: (1) a presença de mais de uma rainha reprodutiva por colônia quando elas são aparentadas entre si, (2) rainhas com cópulas múltiplas e (3) reprodução pelas operárias. Rainhas copulando com mais de um macho é um evento raro para *L. humile*, não detectado nas rainhas estudadas por Krieger e Keller (2000). Além disso, as operárias da formiga argentina são totalmente incapazes de produzir ovos, mesmo os haplóides (PASSERA, KELLER; SUZZONI, 1988). Kaufmann et al. (1992) avaliaram o grau de parentesco entre rainhas e entre operárias dos mesmos ninhos, em uma população da formiga argentina na França e encontraram que tanto as rainhas quanto as operárias não eram aparentadas. Levando em conta esses dados existentes na literatura sobre as populações de formiga argentina invasoras, não se encontraram relatos de qualquer uma das três características que levariam a uma redução da assimetria de parentesco. Assim, em colônias com alta assimetria espera-se que o investimento sexual seja em favor das fêmeas com controle da alocação pelas operárias (CHAPUISAT; KELLER, 1999;

QUELLER; STRASSMANN, 1998). Essa poderia ser umas das explicações para o fato de terem sido encontradas mais fêmeas do que machos na população de Limeira.

Somente a partir da década de 90 os estudos passaram a enfocar fatores ambientais que podem influenciar o investimento sexual em nível da colônia (ARON; KELLER; PASSERA, 2001; BACKUS; HERBES, 1992; DESLIPPE; SAVOLAINEN, 1995; HERBES; BASNCHBACH, 1998, 1999; MORALES; HEITHAUS, 1998;). Dentre os fatores já estudados está a disponibilidade de alimento, sendo esperado que quando há escassez de alimento o investimento sexual favoreça a produção de machos, pois esses, geralmente, são menores e, portanto, requerem menos energia para serem produzidos. Por outro lado, espera-se que nas colônias com maior oferta de alimento ocorra um investimento sexual favorecendo a produção de fêmeas (NONACS, 1986; ROSENHEIM; NONACS; MANGEL, 1996). Essa poderia ser uma segunda explicação para a proporção sexual a favor das fêmeas observada na população de Limeira.

No caso da formação de novos indivíduos, tem sido sugerido que o desenvolvimento de ovos diplóides em fêmeas aladas ou em operárias é influenciado por diversos fatores. Dentre esses, destaca-se a nutrição larval. Assim, larvas recebendo mais alimento desenvolvem-se em fêmeas aladas e as larvas com menos alimento em operárias (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WHEELER, 1986). Paralelamente, Keller (1988) não encontrou hierarquia de dominância entre as rainhas de *L. humile* e a baixa fecundidade de algumas delas, provavelmente, estaria relacionada à reduzida quantidade de alimentos, ou seja, segundo o autor, com grande disponibilidade de alimento todas as rainhas produziram prole.

A ausência de produção de sexuais nos 11 ninhos avaliados quanto à agressividade bem como nos cinco outros ninhos (e suas respectivas repetições) poderia ser decorrente de uma nutrição inadequada com falta de algum nutriente. No experimento de Aron; Keller e Passera (2001), um maior número de sexuais (machos e fêmeas) foi produzido quando a dieta das colônias era suplementada com proteína. Esses autores também sugeriram que a suplementação com proteína poderia ter reduzido a eliminação seletiva da prole, isto é, com alimento rico em proteínas as operárias reduziram a execução da prole sexuada. No caso do presente trabalho,

talvez a quantidade de proteína oferecida às colônias de *L. humile* mantidas nos ninhos experimentais tenha sido insuficiente e/ou inadequada para a formação dos sexuais ou para que as operárias reduzissem a eliminação da prole sexual. No entanto, nos ninhos experimentais construídos a partir das colônias provenientes da população de Limeira, não se observaram operárias de *L. humile* executando rainhas e/ou a prole sexual. Também não se encontraram rainhas mortas, ao contrário do que é relatado para essa espécie nos EUA (MARKIN, 1970) e na França, onde cerca de 90% das rainhas são executadas pelas operárias a cada primavera (KELLER; PASSERA; SUZZONI, 1989). Porém, tanto Markin (1970) como Keller; Passera; Suzzoni (1989) não relacionaram essa observação com as fontes de alimento.

Para Aron; Keller e Passera (2001), o aumento de dados experimentais mostra que a eliminação seletiva de prole é uma etapa importante na biologia das formigas e de outros insetos sociais. Os autores ainda enfatizam a necessidade de se combinar as duas formas de abordagem - seleção de parentes e história de vida - no estudo dos conflitos rainha-operária na dinâmica do crescimento das colônias e da alocação sexual.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo apresenta, para o Brasil, o primeiro registro da existência de uma população de *L. humile* com estrutura social do tipo unicolonial. São inúmeras as implicações quando se considera que o ambiente nativo dessa espécie é a bacia do rio Paraná (WILD, 2004), dentre os quais se destaca o deslocamento de outras espécies de formigas, amplamente relatado na literatura nas regiões invadidas e também já detectado na população de Limeira (RIBEIRO, 2004).

A redução do número de operárias e a manutenção do número de rainhas e prole de uma estação para a outra, poderia ser compreendida com estudos mais aprofundados dos efeitos do ambiente sobre as populações de *L. humile*. Assim, poderiam ser testados, em laboratório e em campo, os efeitos de variáveis ambientais aqui sugeridas como importantes na regulação do tamanho das colônias, como disponibilidade de água e umidade relativa do ar, bem como tipo e quantidade de nutrientes.

Análises genéticas com base em microssatélite forneceriam importantes dados sobre a estrutura genética dessa população, permitindo identificar o nível de variabilidade alélica, o qual é bastante reduzido nas populações invasoras dos EUA e Europa. Também se poderia avaliar o nível de assimetria de parentesco entre operárias e rainhas dessa população. Embora tenham sido encontradas diversas rainhas por ninho, não foi determinado o grau de parentesco entre elas, assim como também não foi avaliado se todas estavam inseminadas e quantas efetivamente participavam na produção de prole. Com um estudo comparativo, utilizando dados já existentes para as populações da Argentina e de outras regiões, se poderia obter informações sobre a provável origem da população de Limeira, e determinar a distância genética entre ela e as demais. Certamente, estes dados permitiriam estimar o potencial de dispersão, invasão e colonização de novos ambientes por *L. humile*.

A quantidade mínima de operárias testada, dez, permitiu que os propágulos crescessem. Mas é necessário realizar ensaios de campo e verificar qual a quantidade mínima de operárias para que uma colônia incipiente tenha sucesso no seu estabelecimento em condições naturais. A formiga argentina é uma exploradora

oportunista de sítios de nidificação efêmeros cujas colônias têm a capacidade de se expandirem e contraírem sazonalmente, além de se re-alojarem em resposta a mudanças no ambiente físico (GORDON et al., 2001; MARKIN, 1970; NEWEL; BARBER, 1913).

Para todas as análises sugeridas acima, também deveriam ser consideradas a densidade e a distribuição dos ninhos na população, pois estas variáveis têm um importante papel sobre a estrutura social das colônias (INGRAM, 2002).

Até o presente momento, não são conhecidas técnicas de manejo e/ou de controle bem sucedidas dessa espécie nas regiões invadidas. Dessa forma, é de suma importância o acompanhamento das taxas de dispersão das populações para áreas circunvizinhas.

REFERÊNCIAS

- AGOSTI, D.; JOHNSON, N.F. Antbase. Disponível em: <<http://www.antbase.org>>. Acesso em: 1 jun. 2005.
- ARON, S. Reproductive strategy: an essential component in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 48, p. 25-27, 2001.
- ARON, S.; KELLER, L.; PASSERA, L. Role of resource availability on sex, caste and reproductive allocation ratios in the Argentine ant *Linepithema humile*. **The Journal of Animal Ecology**, Oxford, UK, v. 70, p. 831-839, 2001.
- BACKUS, V.L.; HERBES, J.M. Sexual allocation ratios in forest ants – food limitation does not explain observed patterns. **Behavioral Ecology and Systematics**, Heidelberg, v. 30, p. 425-429, 1992.
- BEATSON, S.H. Pharaoh's ants as pathogen vectors in hospitals. **The Lancet**, London, v. 19, n. 1, p. 425-427, 1972.
- BLANCAFORT, X.; GÓMEZ, C. Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). **Acta Oecologica**, Amsterdam, v. 28, p. 49-55, 2005.
- BOLTON, B. **A new general catalogue of the ants of the world**. Cambridge: Harvard University Press, 1995. 512 p.
- BOND, W.; SLINGSBY, P. Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous proteaceae. **Ecology**, Ithaca, v. 65, p. 1031-1037, 1984.
- BOOMSMA, J.J. Sex ratio variation in polygynous ants. In: KELLER, L. (Ed.). **Queen number and sociality in insects**. Oxford, UK: Oxford University Press, 1993. chap. 4, p. 86-99.
- BOOMSMA, J.J.; GRAFEN, A. Colony-level sex ration selection in the eusocial Hymenoptera. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v. 3, p. 383-407, 1991.
- BOURKE, A.F.G.; FRANKS, N.R. **Social evolution in ants**. Princeton: Princeton University Press, 1995. 529 p.
- BROWN, W.L. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest faunas. In: MEGGERS, B.J.; AYENS, E.S.; DUCKWORTH, W.D. (Ed.). **Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review**. Washington: Smithsonian Inst. Press, 1973. chap. 2, p. 161-185.
- BUENO, O.C.; CAMPOS-FARINHA, A.E.C. As formigas domésticas. In: MARICONI, F.A.M. (Ed.). **Insetos e outros invasores de residências**. Piracicaba: FEALQ, 1999. cap. 3, p. 135-180.
- CHAPUISAT, M.; KELLER, L. Testing kin selection with sex allocation data in eusocial Hymenoptera. **Heredity**, Basingstoke, v. 82, p. 473-478, 1999.

- CHEN, J.S.C.; NONACS, P. Nestmate recognition and intraspecific aggression based on environmental cues in Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 93, n. 6, p. 1333-1337, 2000.
- CHIOTIS, M.; JERMIIN, L.S.; CROZIER, R.H. A molecular framework for the phylogeny of the ant subfamily Dolichoderinae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Orlando, v. 17, n. 1, p. 108-116, 2000.
- COLE, B.J. Colony efficiency and the reproductive effect in *Leptothorax allardycei* (Mann.). **Insectes Sociaux**, Basel, v. 31, p. 403-407, 1984.
- COLE, F.R.; MEDEIROS, A.C.; LOOPE, L.L.; ZUEHLKE, W.W. Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. **Ecology**, Ithaca, v. 73, p. 1313-1322, 1992.
- COLLINGWOOD, C.A.; TIGAR, B.J.; AGOSTI, D. Introduced ants in the United Arab Emirates. **Journal of Arid Environments**, Kidlington, v. 37, n. 3, p. 505-512, 1997.
- CROZIER, R.H.; PAMILO, P. **Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection**. Oxford, UK: Oxford University Press, 1996. 320 p.
- DESLIPPE, R.J.; SAVOLAINEN, R. Sex investment in a social insect: the proximate role of food. **Ecology**, Ithaca, v. 76, p. 375-382, 1995.
- DIEHL-FLEIG, E. **Formigas: organização social e ecologia comportamental**. São Leopoldo: UNISINOS, 1995. 166 p.
- EHRlich, P.R. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. In: DRAKE, J.A.; MOONEY, H.A.; CASTRI, F. di; GROVES, R.H.; KRUGER, F.J.; WILLIAMSON, M. (Ed.). **Biological invasions: a global perspective**. New York: Wiley, 1989, chap. 2, p. 315-328.
- ERICKSON, J.M. The displacement of native species by the introduced Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. **Psyche**, Cambridge, MA, v. 78, p. 257-266, 1971.
- ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA "LUIZ DE QUEIROZ". **Base de dados da estação convencional: posto agrometeorológico**. Disponível em: <<http://www.esalq.usp.br/departamentos/lce/postocon.html>>. Acesso em: 30 jul. 2005.
- FISHER, R.A. **The genetical theory of natural selection**. New York: Dover Publications, 1958. 358 p.
- GIRAUD, T.; PEDERSEN J.S.; KELLER, L. Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 99, n. 9, p. 6075-6079, 2002.
- GORDON, D.M.; MOSES, L.; FALKOVITZ-HALPERN, M.; WONG, E.H. Effect of weather on infestation of buildings by the invasive Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). **American Midland Naturalist**, Notre Dame, IN, v. 146, p. 321-328, 2001.
- HAMILTON, W.D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 3, p. 193-232, 1972.

HAMILTON, W.D. The genetical evolution of social behavior I, II. **Journal of Theoretical Biology**, Kidlington, v. 7, p. 1-52, 1964.

HANEY, P.B. Increases in densities of the citrus red mite, *Panonychus citri* (Acarina: Tetranychidae), in association with the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in Southern California citrus. **Entomophaga**, Cachan Cedex, v. 32, p. 49-57, 1987.

HATTINGH, C.C. The Argentine ant versus indigenous ants. **Journal of the Entomological Society of Southern Africa**, Pretoria, v. 8, p. 164, 1945.

HEE, J.J.; HOLWAY, D.A.; SUAREZ, A.V.; CASE, T.J. Role of propagule size in the success of incipient colonies of the invasive Argentine ant. **Conservation Biology**, Oxford, UK, v. 14, n. 2, p. 559-563, 2000.

HELLER, N.E. Colony structure in introduced and native populations of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 51, p. 378-386, 2004.

HERBES, J.M. Queen-worker conflict and eusocial evolution in a polygynous ant species. **Evolution**, Lawrence, v. 38, p. 631-643, 1984.

HERBES, J.M. Ecological determinants of queen number in ants. In: KELLER, L. (Ed.). **Queen number and sociality in insects**. Oxford, UK: Oxford University Press, 1993. chap. 12, p. 262-293.

HERBES, J.M.; BANSCHBACH, V.S. Food supply and reproductive allocation in forest ants: repeated experiments give different results. **Oikos**, Oxford, UK, v. 83, p. 145-151, 1998.

HERBES, J.M.; BANSCHBACH, V.S. Plasticity of social organization in a forest ant species. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 45, p. 451-465, 1999.

HICKEL, E.R. Recognition, collection, transport and deposition of nymphs of the ground-pearl *Eurhizococcus brasiliensis* (Hempel) by the Argentine ant *Linepithema humile* (Mayr). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jabotocabal, v. 23, n. 2, p. 285-290, 1994.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. The number of queens: an important trait in ant evolution. **Naturwissenschaften**, Heidelberg, v. 64, p. 8-15, 1977.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **The ants**. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University, 1990. 732 p.

HOLWAY, D.A. Distribution of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in northern California. **Conservation Biology**, Oxford, UK, v. 9, p. 1634-1637, 1995.

HOLWAY, D.A. Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. **Oecologia**, Heidelberg, v. 116, n. 1-2, p. 252-258, 1998a.

HOLWAY, D.A. Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. **Oecologia**, Heidelberg, v. 115, n. 1-2, p. 206-212, 1998b.

HOLWAY, D.A. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. **Ecology**, Ithaca, v. 80, n. 1, p. 238-251, 1999.

HOLWAY, D.A.; CASE, T.J. Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. **Animal Behaviour**, Kidlington, v. 59, n. 2, p. 433-441, 2000.

HOLWAY, D.A.; CASE, T.J. Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. **Animal Behaviour**, Kidlington, v. 61, p. 1181-1192, 2001.

HOLWAY, D.A.; LACH, L.; SUAREZ, A.V.; TSUTSUI, N.D.; CASE, T.D. The causes and consequences of ant invasions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, p. 181-233, 2002.

HOLWAY, D.A.; SUAREZ, A.V.; CASE, T.J. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. **Science**, Washington, DC, v. 282, p. 949-952, 1998.

HUDDLESTON, E.W.; FLUKER, S. Distribution of ant species of Hawaii. **Proceedings of the Hawaiian Entomological Society**, Honolulu, v. 20, p. 45-69, 1968.

HUMAN, K.G.; GORDON, D.M. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. **Oecologia**, Heidelberg, v. 105, n. 3, p. 405-412, 1996.

INGRAM, K.K. Flexibility in nest density and social structure in invasive populations of the Argentine ant, *Linepithema humile*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 133, p. 492-500, 2002.

IPINZA-REGLA, J.; FIGUEROA, G.; OSORIO, J. *Iridomyrmex humilis*, "hormiga argentina", como vector de infecciones intrahospitalares. I. Estudio bacteriológico. **Folia Entomologica Mexicana**, Xalapa Veracruz, v. 50, p. 81-96, 1981.

KAUFMANN, B.; BOOMSMA, J.J.; PASSERA, L.; PETERSEN, K.N. Relatedness and inbreeding in a French population of the unicolonial ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, Basel, v. 39, p. 195-213, 1992.

KELLER, L. Evolutionary implications of polygyny in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae): an experimental study. **Animal Behaviour**, Kidlington, v. 36, p. 159-165, 1988.

KELLER, L.; PASSERA, L. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). **Oecologia**, Heidelberg, v. 80, p. 133-137, 1989.

KELLER, L.; PASSERA, L. Mating system, optimal number of matings, and sperm transfer in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 31, p. 359-366, 1992.

KELLER, L.; PASSERA, L.; SUZZONI, J.-P. Queen execution in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. **Physiological Entomology**, Oxford, UK, v. 14, p. 157-163, 1989.

KRIEGER, M.J.K.; KELLER, L. Mating frequency and genetic structure of the Argentine ant *Linepithema humile*. **Molecular Ecology**, Oxford, UK, v. 9, p. 119-126, 2000.

KRIEGER, M.J.K.; KELLER, L. Low polymorphism at nineteen microsatellite loci in a French population of Argentine ants (*Linepithema humile*). **Molecular Ecology**, Oxford, UK, v. 8, p. 1078-1080, 1999.

LIEBERBURG, I.; KRANZ, P.M.; SEIP, A. Bermudan ants revisited: the status and interaction of *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis*. **Ecology**, Ithaca, v. 56, p. 473-478, 1975.

LODGE, D.M. Biological invasions: lessons for ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v. 8, p. 133-137, 1993.

MAJER, J.D. Spread of Argentine ants (*Linepithema humile*) with special reference to Western Australia. In: WILLIAMS, D.F. (Ed.). **Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species**. Boulder: Westview, 1994. chap. 1, p. 163-173.

MARKIN, G.P. The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in Southern California. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham v. 63, n. 5, p. 1238-1242, 1970.

MICHENER, C.D. Reproductive efficiency in relation to colony size in Hymenopterous societies. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 11, p. 317-342, 1964.

MORALES, M.A.; HEITHAUS, E.R. Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. **Ecology**, Ithaca, v. 79, p. 734-739, 1998.

NEWELL, W.; BARBER, T.C. The Argentine ant. **United States Department of Agriculture Bureau of Entomology Bulletin**, Washington, DC, v. 122, p. 1-98, 1913.

NONACS, P. Sex ratio determination within colonies of ants. **Evolution**, Lawrence, v. 40, p. 199-204, 1986.

NONACS, P. Queen number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation. **Evolution**, Lawrence, v. 42, p. 566-580, 1988.

OSTER, G.F.; WILSON, E.O. Caste and ecology in the social insects. **Monographs in Population Biology**, Princeton, v. 12, p. 1-352, 1978.

PASFIELD, G. Argentine ants. **Australian Natural History**, Sydney, v. 16, p. 12-15, 1968.

PASSERA, L. The characteristics of tramp ant species. In: WILLIAMS, D.F. (Ed.). **Exotic ants: biology, impact, and control of introduced species**. Boulder: Westview, 1994. chap. 8, p. 23-43.

PASSERA, L.; KELLER, L.; SUZZONI, J.-P. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, Basel, v. 35, n. 1, p. 19-33, 1988.

PIVA, A.; CAMPOS-FARINHA, A.E.C. Estrutura de comunidade das formigas urbanas do bairro de Vila Mariana na cidade de São Paulo. **Naturalia**, São Paulo, v. 24, n. esp., p. 115-117, 1999.

QUELLER, D.C.; STRASSMANN, J.E. Kin selection and social insects. **Bioscience**, Washington, DC, v. 48, p. 165-175, 1998.

REUTER, M.; BALLOUX, F.; LEHMANN, L.; KELLER, L. Kin structure and queen execution in the Argentine ant *Linepithema humile*. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v. 14, n. 6, p. 954-958, 2001.

RIBEIRO, F.M. **Avaliação da dispersão e do impacto de *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae) sobre a comunidade de formigas em área antrópica no município de Limeira-SP.** 2004. 66 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Rio Claro. 2004.

ROSENHEIM, J.A.; NONACS, P.; MANGEL, M. Sex ratio and multifaceted parental investment. **The American Naturalist**, Chicago, v. 148, p. 501-535, 1996.

SHATTUCK, S.O. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, Chico, v. 21, p. 1-181, 1992.

SILVA, E.J.E.; LOECK, A.E. Ocorrência de formigas domiciliares (Hymenoptera: Formicidae) em Pelotas, RS. **Revista Brasileira de Agrociências**, v. 5, n. 3, p. 220-224, 1999.

SUAREZ, A.V.; HOLWAY, D.A.; CASE, T.J. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-jump dispersal: insights from Argentine ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 98, n. 3, p. 1095-1100, 2001.

SUAREZ, A.V.; HOLWAY, D.A.; LIANG, D.S.; TSUTSUI, N.D.; CASE, T.J. Spatio-temporal patterns of intraspecific aggression in the invasive Argentine ant. **Animal Behaviour**, Kidlington, v. 64, p. 692-708, 2002.

SUAREZ, A.V.; TSUTSUI, N.D.; HOLWAY, D.A.; CASE, T.J. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. **Biological Invasions**, Amsterdam, v. 1, p. 43-53, 1999.

SUGIYAMA, T. Invasion of Argentine ant *Linepithema humile* into Hiroshima Prefecture Japan. **Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 44, p. 127-129, 2000.

SYSTAT. **Systat: the system for statistics 11.00.01.** Evanston, 2000. 1 CD-ROM.

THOMAS, M.L.; ELGAR, M.A. Colony size affects division of labour in the ponerine ant *Rhytidoponera metallica*. **Naturwissenschaften**, Heidelberg, v. 90, p. 88-92, 2003.

TRIVERS, R.L. Parent-offspring conflict. **American Zoologist**, McLean, v. 14, p. 249-265, 1974.

TRIVERS, R.L.; HARE, H. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. **Science**, Washington, DC, v. 191, p. 249-263, 1976.

TSUTSUI, N.D.; CASE, T.J. Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. **Evolution**, Lawrence, v. 55, n. 5, p. 976-985, 2001.

TSUTSUI, N.D.; SUAREZ, A.V. The colony structure and population biology of invasive ants. **Conservation Biology**, Oxford, UK, v. 17, n. 1, p. 48-58, 2003.

TSUTSUI, N.D.; SUAREZ, A.V.; HOLWAY, D.A.; CASE, T.J. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 97, n. 11, p. 5948-5953, 2000.

TSUTSUI, N.D.; SUAREZ, A.V.; HOLWAY, D.A.; CASE, T.J. Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. **Molecular Ecology**, Oxford, UK, v. 10, n. 9, p. 2151-2161, 2001.

WALTERS, A.C.; MacKAY, D.A. An experimental study of the relative humidity preference and survival of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera, Formicidae): comparisons with a native *Iridomyrmex* species in South Australia. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 50, p. 355-360, 2003.

WALTERS, A.C.; MacKAY, D.A. Importance of large colony sizes for successful invasion by Argentine ants (Hymenoptera: Formicidae): evidence for biotic resistance by native ants. **Austral Ecology**, Carlton, v. 30, p. 395-406, 2005.

WAY, M.J. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 8, p. 307-344, 1963.

WHEELER, D.E. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera – evolutionary implications. **The American Naturalist**, Chicago, v. 128, p. 13-34, 1986.

WILD, A.L. Taxonomy and distribution of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 97, n. 6, p. 1204-1215, 2004.

WILSON, E.O. Social insects as dominant organisms. In: BILLEN, J. (Ed.) **Biology and Evolution of Social Insects**. Leuven: Leuven University Press, 1992. chap. 4, p. 1-7.

WOODWORTH, C.W. The Argentine ant in California. **University of California Agricultural Experiment Station Circular**, Berkeley, v. 38, p. 1-11, 1908.

ANEXOS

Anexo 1 - Nível de agressividade intra-específica entre operárias *Linepithema humile* de ninhos distintos e dos mesmos ninhos ao longo de um ano para a população de Limeira (L1 a L11) e população de São Paulo (LSP). T0, logo após as coletas; T6, seis meses após as coletas; T12, doze meses após as coletas. (0, 1 e 2 = comportamento não-agressivo; 3, 4 e 5 = comportamento agressivo).

T0	L01			L02			L03			L04			L05			L06			L07			L08			L09			L10			L11		
	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep			
L01	0-2	1,00	0,32																														
L02	0-1	0,20	0,20	0-2	0,80	0,37																											
L03	0-2	1,00	0,45	0-1	0,20	0,20	0-1	0,80	0,24																								
L04	0-1	0,60	0,24	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-1	0,20	0,20																					
L05	0-1	0,80	0,20	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	1,00	0,32																		
L06	0-1	0,40	0,24	0-1	0,40	0,24	0-1	0,80	0,20	0-1	0,40	0,24	0-1	0,80	0,20	0-2	1,00	0,45															
L07	0-1	0,80	0,20	0-1	0,20	0,20	0-2	0,60	0,40	0-1	0,80	0,20	0-1	0,60	0,24	0-1	0,80	0,20	0-1	0,60	0,24												
L08	0-1	0,20	0,20	0-2	0,80	0,37	0-1	0,60	0,24	0-2	1,20	0,37	0-2	1,20	0,37	1-2	1,20	0,20	0-2	1,20	0,49	0-2	0,60	0,40									
L09	1-2	1,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,80	0,20	0-1	0,40	0,24	0-1	0,80	0,20	0-1	0,60	0,24	0-2	1,00	0,32						
L10	0-1	0,80	0,20	0-1	0,40	0,24	0-1	0,80	0,20	0-1	0,20	0,20	0-1	0,80	0,20	0-1	0,80	0,20	0-1	0,80	0,20	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-1	0,40	0,24			
L11	0-1	0,60	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,80	0,20	0-1	0,20	0,20	0-1	0,20	0,20	0-1	0,20	0,20	0-1	0,80	0,20	0-2	0,80	0,37	0-1	0,80	0,20	0-1	0,80	0,20	0-1	0,60	0,24

T6	L01			L02			L03			L04			L05			L06			L07			L08			L09			L10			L11		
	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep			
L01	0-2	1,00	0,32																														
L02	0-2	0,60	0,40	0-2	1,00	0,32																											
L03	0-2	1,00	0,45	0-1	0,20	0,20	0-1	0,40	0,24																								
L04	0-2	1,00	0,32	1-2	1,20	0,20	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24																					
L05	0-1	0,80	0,20	0-1	0,60	0,24	0-1	0,80	0,20	0-1	0,40	0,24	0-1	0,80	0,24																		
L06	0-1	0,60	0,24	0-1	0,60	0,24	0-2	1,00	0,32	0-2	1,00	0,32	0-2	1,00	0,32	0-1	0,60	0,24															
L07	0-2	0,80	0,37	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-2	0,60	0,40												
L08	1-1	1,00	0,00	0-2	0,80	0,37	0-2	0,60	0,40	0-2	1,00	0,32	0-2	0,80	0,37	1-1	1,00	0,00	0-2	0,80	0,37	0-1	0,40	0,24									
L09	0-2	0,80	0,37	0-1	0,80	0,20	0-1	0,40	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-2	0,60	0,40	0-1	0,60	0,24						
L10	0-1	0,40	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	1,00	0,32	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,60	0,40	0-2	0,60	0,40			
L11	0-1	0,20	0,20	0-1	0,60	0,24	0-2	0,80	0,37	0-2	0,60	0,40	0-2	0,40	0,40	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-2	0,60	0,40	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,60	0,40

T12	L01			L02			L03			L04			L05			L06			L07			L08			L09			L10			L11			LSP		
	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep	Var	Méd	ep			
L01	0-2	1,00	0,32																																	
L02	0-2	0,60	0,40	0-1	0,40	0,24																														
L03	0-2	0,60	0,40	0-1	0,40	0,24	0-2	0,80	0,37																											
L04	0-2	1,00	0,32	0-2	1,00	0,32	0-1	0,80	0,20	0-2	0,60	0,40																								
L05	0-1	0,80	0,20	0-2	0,60	0,40	0-1	0,60	0,24				0-2	0,80	0,37																					
L06	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-1	0,80	0,20	1-2	1,20	0,20	0-2	1,00	0,32																		
L07	0-2	0,80	0,37	0-1	0,80	0,20	0-2	1,00	0,32	0-2	0,80	0,37	0-1	0,20	0,20	0-1	0,80	0,20	0-1	0,60	0,24															
L08	1-1	1,00	0,00	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,60	0,24						
L09	0-1	0,40	0,24	0-2	1,00	0,32	0-2	0,60	0,40	0-2	0,40	0,40	0-1	0,40	0,24	0-1	0,60	0,24	0-2	0,60	0,40	0-1	0,60	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,60	0,24						
L10	0-1	0,40	0,24	0-1	0,20	0,20	0-1	0,60	0,24	1-1	1,00	0,00	0-2	0,80	0,37	0-1	0,60	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,80	0,37	0-1	0,60	0,24	0-1	0,20	0,20						
L11	0-1	0,20	0,20	0-1	0,80	0,20	0-2	1,20	0,37	0-1	0,40	0,24	0-1	0,40	0,24	0-2	0,60	0,40	0-2	0,80	0,37	0-2	0,80	0,49	0-2	0,80	0,37	0-2	0,80	0,37	0-2	0,80	0,37			
LSP	3-5	4,20	0,37	4-5	4,40	0,24	3-5	4,00	0,32	3-5	4,20	0,37	3-5	4,00	0,32	4-5	4,40	0,24	4-5	4,40	0,24	3-5	3,60	0,40	3-5	4,20	0,49	3-5	4,00	0,45	3-5	3,80	0,37	0-1	0,40	0,24

Var, intervalo de variação (valores máximo e mínimo); Méd, média de cinco repetições; ep, erro padrão da média.