UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE PSICOLOGIA

Janiele Pereira da Silva

Forrageamento de *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Hymenoptera:
Formicidae: Ponerinae) em ambiente urbano

São Paulo
2017

JANIELE PEREIRA DA SILVA

**Forrageamento de *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Hymenoptera:
Formicidae: Ponerinae) em ambiente urbano**

Versão Original

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da
Universidade de São Paulo para obter o título de Mestre
em Ciências

Área de Concentração: Psicologia Experimental

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Emma Otta

São Paulo
2017

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTES
TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO,
PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação
Biblioteca Dante Moreira Leite
Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo
Dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Pereira da Silva, Janiele

Forrageamento de *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) em ambiente urbano / Janiele Pereira da Silva; orientadora Emma Otta. -- São Paulo, 2017.

97 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2017.

1. Estratégia de forrageamento. 2. Forrageamento solitário. 3. Recrutamento por tandem running. 4. Competição. 5. Ambiente urbano. I. Otta, Emma, orient. II. Título.

Nome: Pereira da Silva, Janiele

Título: Forrageamento de *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) em ambiente urbano

Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da
Universidade de São Paulo para obtenção do título de
Mestre em Ciências

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Aos seres de duas, quatro ou seis pernas que passaram pelo meu caminho.

AGRADECIMENTOS

Agradecimento, conforme o dicionário Michaelis, significa “Palavras ou outras manifestações que denotam agradecimento”. Nestes anos de dissertação fui agraciada com a ajuda de muitas pessoas e a elas sou grata por me acompanharem nesta jornada.

À orientação que recebi durante o mestrado da Prof. Emma Otta, que me acolheu quando mais precisei e me guiou até o final da jornada.

Ao Prof. Nicolas Châline, por ter iniciado essa jornada comigo.

Aos professores que compartilharam o seu conhecimento comigo, André Paulo Corrêa de Carvalho, Paulo Sérgio P. Silveira, José de Oliveira “Siqueira”, Eduardo Ottoni, Briseida Dôgo de Resende, Jaroslava Varella Valentova, Jerry Alan Hogan, Carine Savalli Redigolo, Glauco Machado, Odair Correa Bueno e Maria Santana de Castro Morini.

Aos alunos que monitorei, em especial (e em ordem alfabética) a Eloísa, Juliana, Lucas, Natasha e Viviane, por terem me ensinado mais do que eu a eles.

Aos colegas e amigos de laboratório que participaram deste trabalho em algum momento, Édila Aparecida, Larissa Troitino, Lia Viegas, Karen Bonsangue, Gabriela Brito, Gisele Polito, Lúcia Neco, Thais Alves, Géssica Cristina, Henrique Lanhoso, Fábio Kishimoto e Vinicius David do IPUSP, Mônica Antunes Ulysséa e Lúvia Pires do Prado do MZUSP, Amanda de Oliveira do Instituto Biológico e Otávio Moraes da UMC. Vocês foram mais do que as peças que faltavam para completar o quebra-cabeça.

Às pessoas com quem mais compartilhei histórias de formigas, lágrimas e risadas dentro e fora do laboratório nestes últimos anos, Larissa Troitino e Lia Viegas. Agradecimentos estes que devem ser estendidos aos seus respectivos pets, Darwina, Jani-ele, Lia-hamster e Eibl, por serem quem são e, com isso, serem tão importantes para nós.

Ao Marco Aurélio de Sena, por ter sido o meu modelo de pessoa e biólogo por tantos anos. Esta dissertação também é um pouco sua.

À minha família, mãe, irmã, madrinha e pets, por me darem todo o suporte que precisei para continuar a minha louca jornada de vida.

Às formigas por toda a colaboração.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento – CNPq, pela concessão da bolsa de mestrado e pelo apoio financeiro para a realização desta pesquisa.

“O único comando que a natureza expressa é ‘Observe. Ouça. Fique atento’.”

(Lewis, 2009, p. 28)

RESUMO

Silva, J. P. (2017). Forrageamento de *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) em ambiente urbano (Dissertação de Mestrado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

As formigas se adaptam as diferentes situações que encontram no seu ambiente em parte por apresentarem flexibilidade comportamental. Um exemplo é o uso de mais de uma estratégia durante a exploração de um recurso alimentar. No caso da Ponerinae *Pachycondyla striata*, as formigas podem forragear solitariamente ou fazer recrutamento por *tandem running*. Apesar desta espécie estar presente em diversas áreas verdes em ambiente urbano, pouco se sabe sobre o seu comportamento durante o forrageamento nessas áreas. Por isso, o objetivo deste trabalho foi analisar as estratégias de forrageamento e os comportamentos de *P. striata* em ambiente urbano. O estudo foi realizado em um jardim da Cidade Universitária (USP, campus Butantã). No local foram observadas 96 formigas de 12 colônias. Como iscas alimentares foram usadas proteína (atum) e carboidrato (maçã com mel) em duas quantidades (3g e 7g) e em duas distâncias do ninho (0,5 m e 4,0 m). Durante 90 minutos foram registrados: as estratégias de forrageamento; os comportamentos das forrageadoras; as interações com espécies competidoras; o tempo de trajeto entre o ninho e a isca. Verificou-se que o forrageamento solitário foi a principal estratégia, sendo utilizada por todas as forrageadoras e que a atividade solitária aumentava quando o alimento próximo ao ninho era proteína. O recrutamento foi realizado por 81% das forrageadoras, mas as formigas perderam o contato em 27% dos recrutamentos. As chances de uma forrageadora recrutar eram maiores em três situações: quando o alimento era proteína; estava perto do ninho; e a umidade do ar era alta (70% UR). Cerca de 72% das forrageadoras tiveram competição nas iscas, sendo a competição interespecífica mais frequente que a intraespecífica. Durante as interações com as competidoras, as forrageadoras apresentaram, principalmente, comportamento agressivo. Quanto ao tempo de trajeto, o forrageamento solitário era percorrido em menos tempo que o recrutamento, independente da distância. Por fim, verificou-se uma correlação negativa entre a ordem das viagens e o tempo do trajeto em ambas as distâncias e estratégias de forrageamento. Conclui-se que os dados coletados neste trabalho reforçam a prevalência do forrageamento solitário como principal estratégia da espécie e também trazem novas informações, como a tomada de decisão baseada no tipo do alimento, a variação na atividade de forrageamento devido a fatores abióticos, as interações competitivas no ambiente urbano e o aprendizado individual e social entre as forrageadoras.

Palavras-chave: Poneromorfas. Estratégia de forrageamento. Forrageamento solitário. Recrutamento por *tandem running*. Competição. Ambiente urbano. Tomada de decisão. Aprendizado.

ABSTRACT

Silva, J. P. (2017). Foraging of *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in environment (Master's thesis). Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo.

The ants adapt to different environmental contexts exhibiting behavioral flexibility. An example of behavioral flexibility is the use of more than one foraging strategy. In the case of Ponerinae *Pachycondyla striata*, the ants can forage solitarily or recruit and guide nestmates to a food source by *tandem running*. This species is found in various green areas in urban environment, but little is known about its foraging behaviour in this area. The aim of this research was to analyze the foraging strategies and the behaviors of *P. striata* in urban environment. The study was performed in a garden of the University City (USP – campus Butantã). At this site we observed 96 ants of 12 colonies. As feeding baits were used protein (tuna) and carbohydrate (apple with honey) in two quantities (3g and 7g) and at two distances from the nest (0,5m and 4,0m). During 90 minutes we registered: the foraging strategies; the behaviors of the foragers; the interactions with competing species; and the travel time from the nest to the bait. It was found that the solitary foraging was the main strategy used by all the foragers. The solitary foraging activity was especially frequent when protein was close to the nest. The recruitment was performed by 81% of the foragers, but the ants lost contact in 27% of the recruitments. The frequency of recruitment increased in three foraging contexts: when the food was protein; was close to the nest; and with high air humidity (70% UR). About 72% of the foragers found competitors at the baits, and interspecific competition was more frequent than intraspecific competition. The foragers presented during the interactions with the competitors, mainly, aggressive behavior. Traveling time during solitary foraging went through in less time than recruitment, regardless the distance. Lastly, it was verified a negative correlation between the traveling order and the traveling time at both distances and foraging strategies. Our data lead us to conclude that the solitary foraging is the main strategy of *P. striata*, adding new information as the decision making based on food characteristics, the variation in foraging activity due to abiotic factors and the competing interactions in urban environment and individual and social learning between ants.

Keywords: Poneromorph. Foraging strategy. Solitary foraging. Recruitment by *tandem running*. Competition. Urban environment. Decision making. Learning.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
1.1. Forrageamento	12
1.2. Forrageamento solitário	12
1.3. Forrageamento com recrutamento (<i>tandem running</i>)	13
1.4. Recurso alimentar	15
1.5. Subfamília Ponerinae	17
1.6. <i>Pachycondyla striata</i> Smith 1858	18
1.7. Forrageamento de <i>Pachycondyla striata</i>	18
2. OBJETIVOS	20
2.1. Objetivo geral	20
2.2. Objetivo específico	20
3. METODOLOGIA	22
3.1. Sujeitos	22
3.2. Local	22
3.3. Mapeamento de ninhos	22
3.4. Quantificação de forrageadoras	24
3.5. Variáveis experimentais	24
3.6. Coleta de dados	25
3.7. Análise estatística	26
4. RESULTADOS	29
4.1. Local	29
4.2. Quantificação de forrageadoras	29
4.3. Quantidade de viagens	30
4.4. Estratégias de forrageamento	30
4.5. Competição	38
4.6. Dados de Tempo	46
4.7. Observações comportamentais	50
5. DISCUSSÃO	52
5.1. Estratégias de forrageamento	53
5.2. Tempo de trajeto	57
5.3. Variáveis experimentais	57
5.4. Fatores abióticos	60
5.5. Competição	60
REFERÊNCIAS	64
APÊNDICES	72

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Formiga da espécie <i>Pachycondyla striata</i> .	22
Figura 2- Planta baixa do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.	23
Figura 3 - Forrageamento de <i>Pachycondyla striata</i> com estratégia de forrageamento por <i>tandem running</i> .	33
Figura 4 - Forrageamento de <i>Pachycondyla striata</i> com estratégia de forrageamento com recrutamento por <i>tandem running</i> incompleto.	37
Figura 5 - Planta do IPUSP indicando a posição dos ninhos de <i>Pachycondyla striata</i> , a diversidade e a intensidade da competição.	39
Figura 6 - Grafo apresentando as ocorrências simultâneas de espécies competidoras de <i>Pachycondyla striata</i> durante os tratamentos.	40
Figura 7 - <i>Pachycondyla striata</i> ferroando a competidora <i>Gnamptogenys striatula</i> .	42
Figura 8 - Competição intraespecífica de <i>Pachycondyla striata</i> com registro de secreção de espuma.	43
Figura 9 - <i>Pachycondyla striata</i> protegendo o alimento da competidora <i>Gnamptogenys striatula</i> .	44
Figura 10 - Forrageadora de <i>Pachycondyla striata</i> furtando o alimento da competidora <i>Gnamptogenys striatula</i> .	45

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1 - Atividade das forrageadoras de <i>Pachycondyla striata</i>	30
Gráfico 2- Quantidade de forrageamento solitário feito pelas forrageadoras de <i>Pachycondyla striata</i> nas distâncias perto e longe do ninho.....	31
Gráfico 3- Médias da estratégia de forrageamento solitário em função do tipo de alimento e distância.....	31
Gráfico 4 - Recrutamento por <i>tandem running</i> em função de: a) tipo de alimento e; b) distância do ninho.....	34
Gráfico 5 - Médias da umidade relativa do ar de acordo com a ocorrência ou não de recrutamento por <i>tandem running</i>	34
Gráfico 6 - Ocorrência ou não de recrutamento por <i>tandem running</i>	35
Gráfico 7 - Frequência da estratégia de forrageamento com recrutamento por <i>tandem running</i> de <i>Pachycondyla striata</i> em função da distância do alimento.....	35
Gráfico 8 - Recrutamentos por <i>tandem running</i> realizados pelas focais de <i>Pachycondyla striata</i> apresentados por colônia.....	36
Gráfico 9 - Proporção de recrutamentos por <i>tandem running</i> completos e incompletos.....	38
Gráfico 10 - Ocorrência de espécies competidoras por tipo de alimento.....	40
Gráfico 11 - Ocorrência de comportamentos de agressividade, proteção do alimento e furto contra as espécies competidoras.....	41
Gráfico 12- Frequência de comportamentos agressivos.....	42
Gráfico 13 - Frequência do comportamento de proteção do alimento.....	44
Gráfico 14 - Frequência de furtos.....	46
Gráfico 15 - Tempo(Ln) em relação a ordem das viagens de acordo com as distâncias.....	47
Gráfico 16 - Tempo(Ln) em relação a ordem das viagens de acordo com as estratégias de forrageamento.....	48
Gráfico 17 - Médias do Tempo(Ln) do trajeto em função de alimento e estratégia de forrageamento.....	48
Gráfico 18 - Média de tempo das estratégias de forrageamento por distância.....	49
Gráfico 19 - Média de Tempo(Ln) das estratégias de forrageamento realizados pelas focais de <i>Pachycondyla striata</i> apresentada por distância de acordo com a ordem da viagem.....	50
Gráfico 20 - Ocorrência total de viagens do ninho para o alimento das formigas não focais de <i>Pachycondyla striata</i> apresentadas por colônia.....	51

1. INTRODUÇÃO

1.1. Forrageamento

As formigas são insetos abundantes na maioria dos ecossistemas terrestres, sendo um dos grupos mais bem sucedidos ecologicamente (Wilson, 1971). Para isso, é necessário que as operárias realizem diversas atividades importantes para a sobrevivência da colônia. Essas tarefas podem ser divididas entre as operárias por polietismo: etário, quando a tarefa realizada pela operária varia de acordo com a idade; morfológico, quando a atribuição das tarefas varia de acordo com a distinção física; ou por polietismo fisiológico, quando ocorrem modificações fisiológicas relacionadas com reprodução ou comunicação (Robinson, 2009; Wilson, 1976). Uma das principais atividades realizadas pelas operárias é o forrageamento, caracterizado pela busca, captura e manipulação do alimento, serviço realizado pelas forrageadoras.

A atividade de forrageamento engloba diversos aspectos biológicos das formigas, como a sua fisiologia e comportamento. Para que a obtenção do alimento seja vantajosa para elas, os benefícios energéticos do alimento devem ser maiores do que os custos para obtê-lo, em termos energéticos, durante o forrageamento, conforme indica a Teoria de Forrageamento Ótimo (MacArthur & Pianka, 1966). Para otimizar o forrageamento as formigas podem apresentar diferentes tipos de estratégias (solitária, com recrutamento, uso de feromônio) (Hölldobler & Wilson, 1990). Essas estratégias variam entre as espécies, o processo de tomada de decisão da forrageadora, as informações ambientais e as características do alimento (Jaffe et al., 1985). Neste trabalho serão abordadas duas estratégias: o forrageamento solitário e o recrutamento por *tandem*, característicos da espécie pesquisada, *Pachycondyla striata* Smith 1858.

1.2. Forrageamento solitário

O forrageamento solitário é caracterizado pela atividade da forrageadora quando não há nenhuma cooperação durante a busca, a captura, o transporte e a manipulação do alimento (Hölldobler & Wilson, 1990). Esta estratégia, normalmente encontrada em espécies com colônias pequenas ou que dependem da exploração de áreas fixas, é empregada quando o alimento pode ser transportado para a colônia por um único indivíduo e usualmente utilizada por formigas predadoras de outros artrópodes (Lach, Parr & Abbott, 2009). A forrageadora utiliza informações adquiridas durante a tarefa, como memória e pistas visuais, para se orientar durante o trajeto entre o ninho e o

alimento (Grüter & Leadbeater, 2014; Mercier & Lenoir, 1999). Essa estratégia é utilizada por diversas espécies, sendo registrada nos gêneros *Harpegnathos*, *Pachycondyla* e *Cataglyphis* (Lach, Parr & Abbott, 2009).

1.3. Forrageamento com recrutamento (*tandem running*)

A evolução da aprendizagem social foi favorecida nos indivíduos eussociais, sendo possível para eles recrutarem outros indivíduos da mesma colônia para maximizar a exploração de uma fonte de alimento (Hölldobler & Wilson, 1990). Um exemplo é o recrutamento por *tandem running*, considerado como uma das primeiras formas de ensino entre os insetos, pois ocorre a transmissão de uma informação entre as formigas (Hoppitt & Laland, 2008). Nele, a formiga que tem a informação da localização do alimento, doravante chamada de líder, recruta uma formiga sem essa informação, a seguidora. A partir daí a seguidora acompanha a líder, mantendo contato antenal com sua parte posterior, enquanto a líder se direciona para o alimento. Dessa forma, a seguidora aprende o caminho até o alimento, aumentando a obtenção de alimento para a sua colônia (Franklin, 2014; Wilson, 1959). O recrutamento por *tandem running* no contexto do forrageamento foi registrado nos gêneros *Temnothorax*, *Pachycondyla* (como citado em Lach, Parr & Abbott, 2009, p. 212), *Neoponera* (Fresneau, 1985) e *Camponotus* (Schultheiss, Raderschall, & Narendra, 2015). O recrutamento está associado a um custo no ensino da líder, pois para terem sucesso na jornada a líder reduz a sua velocidade de forrageamento permitindo dessa forma que a seguidora a acompanhe mantendo contato físico. Portanto, ocorre uma troca de informação bidirecional entre a líder e a seguidora (Laland, 2004; Leadbeater, Raine & Chittka, 2006). A experiência no recrutamento pode fazer das forrageadoras líderes melhores, de forma que consigam ajustar a sua velocidade no recrutamento de acordo com a seguidora, aumentando as chances de sucesso (Franklin, Robinson, Marshall, Sendova-Franks & Franks, 2012).

Antigamente considerava-se que o *tandem running* era uma forma de ensino para que formigas inexperientes aprendessem a localização do alimento na área de forrageamento (Carroll & Janzen, 1973; Franks & Richardson, 2006). No entanto, estudos mais recentes indicam que a formiga seguidora nem sempre é uma forrageadora inexperiente, considerando a alta incidência de navegações bem-sucedidas até o alimento feitas quando a formiga líder era removida durante um recrutamento por *tandem running* (Franklin et al., 2012; Schultheiss, Raderschall & Narendra, 2015).

As formigas obtêm informação para forragear de diversas formas. Forrageadoras podem se guiar por uma informação social (observar), como seguir uma forrageadora em um recrutamento ou por trilha de feromônio. Ou adquirindo informação através de uma busca individual por novos alimentos (inovar). Em alguns casos, orientam-se por informações individuais (explorar) seguindo a própria memória, podendo até mesmo apresentar fidelidade pela trilha (Grüter, Czaczkes & Ratnieks, 2011; Hölldobler, 1976; Rendell et al., 2010). Essa fidelidade traz vantagens, pois as forrageadoras percorrem o trajeto até o alimento rapidamente (Hölldobler, 1976). Logo, a experiência da forrageadora aumenta a sua familiaridade com a área de forrageamento, diminuindo as chances se perder (Fewell, Harrison, Stiller & Breed, 1992).

As forrageadoras utilizam informação individual ou social para obter alimento para a colônia, o que depende de diversos fatores, como: o tipo de alimento e a sua localização; o tamanho da colônia e das operárias, e o seu ciclo alimentar; e as interações com outros indivíduos (Carroll & Janzen, 1973; Fewell, Harrison, Stiller & Breed, 1992; Grüter, Czaczkes & Ratnieks, 2011). Elas podem ser bem-sucedidas ao se guiarem pela informação pessoal para obter alimento, porém, ao se guiarem pela informação social, diminuem os custos associados com gasto de energia, exposição a predadores e tempo de busca por alimento (Grüter & Leadbeater, 2014; Grüter, Leadbeater & Ratnieks, 2010). Contudo, se o ambiente sofrer modificações, aguardar por informação social pode ser menos útil para a colônia do que a busca por informação individual (Grüter & Leadbeater, 2014; Grüter, Leadbeater & Ratnieks, 2010). Logo, a decisão final deve ser pela opção que trazer mais benefícios para a colônia, e não para o indivíduo (Grüter & Leadbeater, 2014; Grüter, Leadbeater & Ratnieks, 2010). Isso torna as formigas um bom objeto de estudo, pois é possível analisar o uso da informação sob a luz do comportamento altruístico. Tendo em vista que o objetivo é aumentar o sucesso no forrageamento da colônia e não do indivíduo, as forrageadoras podem ser estimuladas a gastar mais energia para obter um novo alimento (informação), que será compartilhado com a colônia, do que aguardar o recrutamento de outras (Grüter et al., 2010). Desse modo, a flexibilidade no uso da informação social e individual indica que as forrageadoras possuem a capacidade de responder de forma adaptativa, a partir do contexto em que estão inseridas (Grüter & Leadbeater, 2014).

Do ponto de vista adaptativo, quanto mais flexível for o comportamento de forrageamento, maiores serão as chances de a colônia sobreviver às mudanças ambientais. Para terem respostas adaptativas sobre o tipo de estratégia a ser realizada

durante o forrageamento, as forrageadoras usam informações de diferentes fatores, como o tipo de alimento, a quantidade, a qualidade e sua distância do ninho (Fewell et al., 1992; Hölldobler, 1976). Portanto, a capacidade das forrageadoras avaliarem o alimento é uma forma de direcionarem os esforços para maximizar os ganhos energéticos para a colônia (Fewell et al., 1992).

1.4. Recurso alimentar

A dieta das formigas tem um papel importante no forrageamento. Se a espécie consome apenas um tipo de alimento é uma especialista. Quanto mais especializada for, mais restrita é a sua área de forrageamento, o que aumenta os gastos de energia e tempo na busca por novas fontes (Chase & Leibold, 2003). Quando a espécie utiliza diversos tipos de alimentos, é considerada generalista. Esta dieta permite que, na ausência de um tipo de alimento, utilize outros tipos oferecidos pelo ambiente (Chase & Leibold, 2003). Os generalistas são aqueles que aceitam a baixa qualidade de alguns alimentos quando o benefício de obtê-los é maior do que continuar procurando por outros alimentos (Begon, Townsend & Harper, 2006).

Diversos estudos elucidam a importância do tipo de alimento para as formigas, sendo de interesse para diferentes linhas de pesquisa, desde as pesquisas aplicadas até as básicas. Pesquisas aplicadas podem surgir da necessidade de conhecimento sobre a biologia de espécies de importância para o homem, como é o caso daquelas consideradas pragas urbanas, causando danos econômicos e à saúde. Um exemplo é a espécie *Camponotus vittatus*, potencialmente vetora de micro-organismos patogênicos. Com o objetivo de avaliar a atratividade desta espécie por diferentes tipos de substâncias (açucaradas e gordurosas), foi realizado um estudo que indica que a preferência dessas formigas por açúcar demerara 75% e a gordura vegetal, substâncias que podem vir a ser usadas na composição de iscas de controle (Bueno & Moretti, 2008; Solis, Bueno & Moretti, 2009).

Pesquisas básicas têm avaliado o efeito do tipo de alimento sobre a variação da estratégia de forrageamento em diferentes espécies. Em *Paraponera clavata*, conhecida como tocandira, há evidências de que a estratégia de forrageamento se ajusta ao tipo de alimento ofertado, com aumento da quantidade de recrutamentos quando o alimento é grande (inseto inteiro) e/ou de alta qualidade (néctar em alta concentração) (Fewell, Harrison, Lighton & Breed, 1996). Em *Gnamptogenys moelleri*, verificou-se que o forrageamento solitário predomina com alimentos pequenos (moscas), enquanto, itens

grandes (grilo), a disponibilidade e a localização do alimento são comunicadas para as companheiras do ninho, resultando no recrutamento de forrageadoras (Cogni & Oliveira, 2004).

A estratégia de forrageamento também pode estar relacionada com a quantidade disponível do alimento. Conforme verificado em *Ectatomma ruidum*, a quantidade do alimento (imaturos do besouro *Tenebrio molitor*) ofertada pelos pesquisadores determinou qual estratégia de forrageamento foi utilizada, sendo que presas com maior massa induziam o recrutamento de companheiras de ninho, enquanto presas com menor massa eram forrageadas solitariamente (Schatz, Lachaud & Beugnon, 1997). Já na formiga africana *Polyrhachis laboriosa*, verificou-se que a decisão sobre o tipo de forrageamento é determinada pela primeira forrageadora a encontrar o alimento, de acordo com a informação coletada durante a sua exploração. Em consequência, quando a recompensa é menor o forrageamento permanece solitário, com a presença frequente de comportamento exploratório, enquanto, para recompensas maiores, há mais recrutamentos com marcação química e menos exploração (Mercier & Lenoir, 1999).

No que diz respeito à distância do alimento, existem estudos que abordam a sua influência sobre as estratégias de forrageamento de acordo com os custos energéticos e ganhos para a colônia. São exemplos os trabalhos com diferentes espécies que verificaram a relação do aumento da distância com o tamanho das forrageadoras ou da quantia transportada (*Formica planipilis* e *Pogonomyrmex salinus*: Nonacs, 2002; *Atta vollenweideri*: Röschard & Roces, 2003; *Formica rufa*: Wright, Bonser & Chukwu, 2000). Outras pesquisas correlacionam a distância com o tempo para obtenção do alimento, pois a topografia da área explorada pode interferir na habilidade das forrageadoras de encontrar o alimento (*Iridomyrmex purpureus*: Gibb, 2005; Diversas espécies: Gibb & Parr, 2010) e até influenciar a intensidade do recrutamento que é direcionada para o local do alimento (*Lasius niger*: Devigne & Detrain, 2005).

Ambos os fatores, quantidade e a distância do alimento, influenciam o forrageamento de *Paraponera clavata*. Com o aumento da qualidade do alimento oferecido (néctar), verificou-se um maior número de formigas recrutadas, o que indica um ajuste no recrutamento em resposta à qualidade do item. Houve uma mudança qualitativa na estratégia de forrageamento com o aumento da distância, com menos recrutamento a partir do ninho, embora com mais recrutamentos fora do ninho e transferências de alimento entre as forrageadoras. Logo, se concluiu que as forrageadoras gastavam mais tempo e energia para o recrutamento em longas distâncias,

o que só seria compensado por um alimento de qualidade que trouxesse um grande retorno energético (Fewell, Harrison, Stiller & Breed, 1992; Schoener, 1971).

Durante o forrageamento, a competição pelo alimento pode causar conflitos entre as formigas, observando-se a ocorrência de comportamentos agonísticos (Huntingford & Turner, 1987). O comportamento agonístico apresentado pelas forrageadoras tende a variar de acordo com o desenvolvimento da colônia, a intensidade da competição, o alimento e as estações do ano. Isso porque existe uma relação custo-benefício (*trade-off*) entre o lucro de se obter o alimento e o gasto energético associado à agressão e à possível perda de uma forrageadora (Matthews & Matthews, 2009). Mortes para colônias menores são mais custosas do que para as maiores; logo alternativas para que o custo do conflito em um território seja minimizado surgem com comportamentos estereotipados ou estabelecimento de uma hierarquia de dominância entre as colônias (Matthews & Matthews, 2009). As interações agressivas também variam de acordo com o local. Há mais possibilidades do competidor evadir e evitar o confronto no alimento em ambientes mais complexos (Gray, Jensen & Hurst, 2000) e, em locais distantes, ocorre uma diminuição dos comportamentos agonísticos, mesmo em espécies consideradas agressivas (Carroll & Janzen, 1973).

1.5. Subfamília Ponerinae

As formigas da subfamília Ponerinae conservaram características consideradas basais, com relação a sua estrutura, organização social e morfologia, como o tamanho pequeno da colônia, com 50 a 234 operárias adultas (Medeiros & Oliveira, 2009), pouco dimorfismo entre rainhas e operárias, operárias monomórficas, e forrageamento predominantemente solitário (Hölldobler & Wilson, 1990; Peeters & Ito, 2001; Peeters, 1997; Wilson & Hölldobler, 2005). Contudo, apesar deste grupo ser considerado basal, o seu repertório comportamental apresenta formigas com distinções individuais a partir das suas próprias experiências, como explorado em estudos sobre comunicação e reconhecimento de parceiras de ninho (Châline, Ferreira, Yagound, Silva & Chameron, 2015).

Schmidt e Shattuck (2014), em extensa revisão sistemática e filogenética, redefiniram os gêneros de Ponerinae, reconhecendo 46 gêneros. O problemático gênero *Pachycondyla* foi redefinido e tornado monofilético, contendo hoje 11 espécies (*P. constricticeps*, *P. crassinoda*, *P. fuscoatra*, *P. harpax*, *P. impressa*, *P. inca*, *P. lattkei*, *P. lenis*, *P. lenkoi*, *P. purpurascens* e *P. striata*).

1.6. *Pachycondyla striata* Smith 1858

O objeto de estudo deste trabalho, a espécie *P. striata* Smith 1858 (Smith, 1858), apresenta indivíduos de 13,2 a 16,7 mm de comprimento, com castas pouco diferenciadas, e distribuição na América do Sul, presente no Paraguai, Uruguai, Brasil e norte da Argentina (Kempf, 1961). As colônias podem ser monogínicas ou poligínicas (Rodrigues, Vilela, Azevedo & Hora, 2011). Como é característico de insetos eussociais, as formigas desta espécie possuem divisão de tarefas de acordo com as castas. Em *P. striata*, ocorre polietismo temporal, *i.e.* divisão de tarefa no ninho por idade (Silva-Melo & Giannotti, 2012; Hölldobler & Wilson, 1990). Enquanto as operárias jovens (7 a 56 dias de idade) ficam envolvidas com a manutenção do formigueiro e o cuidado da ninhada, as operárias mais velhas (mais de 56 dias de idade) têm diversas funções, mas são responsáveis principalmente pela defesa, pela exploração e pelo forrageamento (Silva-Melo & Giannotti, 2012). Os ninhos no subsolo de *P. striata* ficam em locais sombreados, normalmente próximos a árvores e arbustos, se estendendo pelas raízes. Eles são compostos de 5 a 6 câmaras interligadas, localizadas 5 a 80 centímetros abaixo da superfície (Silva-Melo & Giannotti, 2010).

1.7. Forrageamento de *Pachycondyla striata*

As atividades das *P. striata* na área externa do ninho, como o forrageamento, são normalmente diurnas e variam de acordo com a estação do ano. Na época fria/seca, a área de forrageamento explorada pelas formigas é menor do que durante a época quente/úmida (1,5 m² versus 19 m²), sendo as áreas exploradas de modos diferentes (Medeiros & Oliveira, 2009). Estas formigas são predadoras, têm mandíbulas bem desenvolvidas, assim como os outros membros da subfamília Ponerinae (Medeiros & Oliveira, 2009), e usam o ferrão para paralisar suas presas em conjunto com uma substância com propriedades tóxicas, secretada pela glândula de veneno (Silva-Melo & Giannotti, 2012; Ortiz & Mathias, 2006).

Elas forrageiam no chão entre as folhas e raramente sobem na vegetação para procurar alimento, o qual é frequentemente inspecionado com antenação antes da captura (Medeiros & Oliveira, 2009). Entre as principais presas de *P. striata*, estão: artrópodes, incluindo formigas, cupins, besouros, borboletas e mariposas, abelhas, baratas, hemípteros; aranhas; centopeias; anelídeos; e gastrópodes; porém, também ingerem frutas e sementes (Crewe & Peeters, 1987; Medeiros & Oliveira, 2009). Para a

obtenção destes alimentos, diversas estratégias podem ser utilizadas, como: busca e obtenção de alimento solitariamente; busca e obtenção de alimento em grupo de operárias, com captura em grupo; captura em parceria, tendo sido observada captura de cupins em associação com a formiga *Termitopone marginata*; furto interespecífico de alimento; e proteção de alimentos, impedindo a aproximação de competidoras. Apesar de o forrageamento solitário predominar nesta espécie, o forrageamento em grupo pode ocorrer quando há recrutamento por *tandem running* (Medeiros & Oliveira, 2009; Silva-Melo & Giannotti, 2012). Estudo realizado com forrageadoras desta espécie indica aparente especialização na tarefa de líder, pois se observou frequência na função de líder pelas mesmas forrageadoras (Silva, Zago, Polito & Châline, 2015).

Diversas espécies de formigas podem ser encontradas no ambiente urbano. A espécie *P. striata* vem sendo registrada em diferentes locais da cidade de São Paulo (Cantone & Campos, 2015; Suguituru, Morini, Feitosa & Silva, 2015). Contudo, não foram encontradas pesquisas sobre ecologia comportamental de *P. striata* nesses locais (excetuando os da autora) até o depósito deste trabalho. Diversos motivos para a ausência de pesquisas com *P. striata* podem ser especulados, como o interesse científico direcionado predominantemente às pesquisas sobre ecologia e biodiversidade (e.g. diversidade e influência de fatores abióticos), à atividade de espécies invasoras e às espécies que têm relação problemática com os humanos, como no caso de pragas, em razão de sua importância para a saúde pública (Santos, 2016) – tópicos que, em sua maioria, excluem a espécie *P. striata*. Consideramos a espécie *P. striata* como um modelo interessante para investigar o forrageamento, em razão da diversidade de comportamentos que apresenta durante a atividade.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Analisar as estratégias de forrageamento e os comportamentos relacionados ao forrageamento da espécie *Pachycondyla striata* em ambiente urbano.

2.2. Objetivo específico

Verificar se ocorrem respostas diferentes em relação ao número de viagens e estratégias de forrageamento, de acordo com: massa, tipo de alimento, distância do alimento a partir do ninho e competição.

Serão testadas as seguintes hipóteses:

1. A quantidade de alimento afeta o forrageamento de *P. striata*.

Previsão: Espera-se que as forrageadoras realizem mais viagens solitárias e recrutamentos em relação a maior quantidade de alimento disponível.

2. O tipo de alimento afeta o forrageamento de *P. striata*.

Previsão: Espera-se que as forrageadoras realizem mais viagens solitárias e recrutamentos com proteína do que com carboidrato.

3. A distância do ninho afeta o forrageamento de *P. striata*.

Previsão: Espera-se que as forrageadoras realizem, proporcionalmente, mais viagens solitárias e recrutamentos quando o alimento estiver perto do ninho do que longe.

4. A presença de formigas competidoras (intra e/ou interespecífica) afeta o forrageamento de *P. striata*.

Previsão: Espera-se que na presença de competição por alimento, a depender da espécie competidora, haja diferença na quantidade de viagem, estratégia de forrageamento e presença de comportamentos agressivos, furto e proteção do alimento.

Considerando a literatura sobre formigas e estratégias de forrageamento, e considerando que os dados coletados permitiam novas análises, durante o desenvolvimento do mestrado foram postuladas mais duas hipóteses:

5. Os tempos de percurso das estratégias de forrageamento (solitário e recrutamento) são diferentes entre as distâncias testadas.

Previsão: Espera-se que o percurso seja percorrido em menos tempo no forrageamento solitário em comparação com o recrutamento nas distâncias testadas.

6. A ordem das viagens deve influenciar o tempo de percurso de cada estratégia.

Previsão: Considerando que a experiência das formigas aumenta com a quantidade de viagens que elas realizam, espera-se o efeito do aprendizado afete o tempo de percurso de cada estratégia ocasionando uma diminuição do tempo conforme aumenta a quantidade de viagens.

REFERÊNCIAS¹

- Alex Wild (2015). *Pachycondyla striata*. Disponível em: <http://www.alexanderwild.com/Ants/Taxonomic-List-of-Ant-Genera/Pachycondyla/i-W6bZ9qK/A>.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3), 227–266.
- Azevedo, D. L. O., Medeiros, J. C., & Araújo, A. (2014). Adjustments in the Time, Distance and Direction of Foraging in *Dinoponera quadricaps* Workers. *Journal of Insect Behavior*, 27(2), 177–191. <http://doi.org/10.1007/s10905-013-9412-6>
- Baader, A. P. (1996). The significance of visual landmarks for navigation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux*, 450, 435–450.
- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernandez, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., Souza, J. L. P., & Solar, R. (2015). *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. (R. Baccaro, Fabricio B.; Feitosa, Rodrigo M.; Fernandez, Fernando; Fernandes, Itanna O.; Izzo, Thiago J.; Souza, Jorge L. P. de; Solar, Org.). Manaus: Editora INPA. <http://doi.org/10.5281/zenodo.32912>
- Basari, N., Bruendl, A. C., Hemingway, C. E., Roberts, N. W., Sendova-Franks, A. B., & Franks, N. R. (2014). Landmarks and ant search strategies after interrupted tandem runs. *The Journal Of Experimental Biology*, 217(6), 944–954. <http://doi.org/10.1242/jeb.087296>
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* (4^o ed). Oxford: Blackwell Publishing.
- Beshers, S. N., & Fewell, J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual review of entomology*, 46(1), 413–440.
- Brandão, C. R. F., Prado, L. P. Do, Ulysséa, M. A., Probst, R. S., & Alarcon, V. (2015). Dieta das Poneromorfas Neotropicais. In J. H. C. Delabie, R. M. Feitosa, J. E. Serrão, C. S. F. Mariano, & J. D. Majer (Orgs.), *As formigas Poneromorfas do Brasil* (1^o ed, p. 145–161). Ilhéus: EDITUS - EDITORA DA UESC.
- Cantone, S. M., & Campos, A. E. D. C. (2015). Nesting and reproduction of *Pachycondyla striata* (Formicidae: Ponerinae) in urban areas: an ant that offers risk of accidents. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 37(3), 337.

¹ De acordo com o estilo APA (American Psychological Association).

- Carroll, C. R., & Janzen, D. H. (1973). Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and systematics*, 4(20).
- Châline, N., Ferreira, R., Yagound, B., Silva, J. P., & Chameron, S. (2015). Comunicação e comportamento de formigas Poneromorfas. In J. H. C. Delabie, R. M. Feitosa, J. E. Serrão, C. S. F. Mariano, & J. D. Majer (Orgs.), *As formigas Poneromorfas do Brasil* (1º ed, p. 203–236). Ilheus/BA: Editus.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Illinois: University of Chicago Press.
- Cogni, R., & Oliveira, P. S. (2004). Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux*, 51(2), 123–130.
- Crewe, R., & Peeters, C. (1987). Foraging and recruitment in ponerine ants: solitary hunting in the queenless *Ophthalmopone berthoudi* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche (New York)*, 94(1–2), 201–214.
- Devigne, C., & Detrain, C. (2005). Foraging responses of the aphid tending ant *Lasius niger* to spatio-temporal changes in aphid colonies *Cinara cedri*. *Acta Zoology Sinica*, 51(1), 161–166.
- Devigne, C., & Detrain, C. (2006). How does food distance influence foraging in the ant *Lasius niger*: The importance of home-range marking. *Insectes Sociaux*, 53(1), 46–55.
- Fewell, J. H. (1988). Energetic and time costs of foraging in harvester ants, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(6), 401–408.
- Fewell, J. H., Harrison, J. F., Lighton, J. R. B., & Breed, M. D. (1996). Foraging energetics of the ant, *Paraponera clavata*. *Oecologia*, 105(4), 419–427.
- Fewell, J. H., Harrison, J. F., Stiller, T. M., & Breed, M. D. (1992). Distance effects on resource profitability and recruitment in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Oecologia*, 92(4), 542–547.
- Fourcassié, V., Henriques, A., & Fontella, C. (1999). Route fidelity and spatial orientation in the ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae) in a primary forest: a preliminary study. *Sociobiology*, 34, 505–524.
- Franklin, E. L. (2014). The journey of tandem running: The twists, turns and what we have learned. *Insectes Sociaux*, 61(1), 1–8. <http://doi.org/10.1007/s00040-013-0325-3>

- Franklin, E. L., Robinson, E. J. H., Marshall, J. a R., Sendova-Franks, A. B., & Franks, N. R. (2012). Do ants need to be old and experienced to teach? *The Journal of Experimental Biology*, 215(Pt 8), 1287–1292.
- Franks, N. R., & Richardson, T. (2006). Teaching in tandem-running ants. *Nature*, 439(7073), 153.
- Fresneau, D. (1985). Individual foraging and path fidelity in a Ponerine ant. *Insectes Sociaux*, 32(2), 109–116.
- Giannotti, E., Lúgia, V., & Machado, L. (1991). Notes on the foraging of two species of ponerinae ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera, Formicidae). *Bioikos*, 5(1/2), 7–17.
- Gibb, H. (2005). The effect of a dominant ant, *Iridomyrmex purpureus*, on resource use by ant assemblages depends on microhabitat and resource type. *Austral Ecology*, 30(8), 856–867.
- Gibb, H., & Parr, C. L. (2010). How does habitat complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. *Oecologia*, 164(4), 1061–1073. <http://doi.org/10.1007/s00442-010-1703-4>
- Gordon, D. M. (2002). *Formigas em ação: como se organiza uma sociedade de insetos*. Rio de Janeiro: Jorge Zahar Editor.
- Gray, S. J., Jensen, S. P., & Hurst, J. L. (2000). Structural complexity of territories: preference, use of space and defence in commensal house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour*, 60(6), 765–772.
- Grüter, C., Czaczkes, T. J., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 141–148. <http://doi.org/10.1007/s00265-010-1020-2>
- Grüter, C., & Leadbeater, E. (2014). Insights from insects about adaptive social information use. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(3), 177–184. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2014.01.004>
- Grüter, C., Leadbeater, E., & Ratnieks, F. L. W. (2010). Social learning: The importance of copying others. *Current Biology*, 20(16), 683–685.
- Heinrich, B. (1993). *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Herbers, J., & Choiniere, E. (1996). Foraging behaviour and colony structure in ants. *Animal Behaviour*, 51, 141–153.

- Hölldobler, B. (1976). Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in Harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1(1), 3–44.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants. WD info*. Harvard University Press.
- Hoppitt, W., & Laland, K. N. (2008). Social processes influencing learning in animals: a review of the evidence. *Advances in the Study of Behavior*, 38, 105–165.
- Huntingford, F., & Turner, A. (1987). *Animal Conflict*. London: Chapman and Hall.
- Jaffe, K., Villegas, G., Colmenares, O., Puche, H., Zabala, N. A., & Alvarez, M. I. (1985). Two different decision-making systems in recruitment to food in ant societies. *Behaviour*, 9–21.
- Kaspari, M., & Weiser, M. D. (2000). Ant activity along moisture gradients in a neotropical forest. *Biotropica*, 32(4), 703–711.
- Kempf, W. W. (1961). As formigas do gênero *Pachycondyla* Fr. Smith no Brasil (Hymenoptera: Formicinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 10(1), 189–204.
- Kohler, M., & Wehner, R. (2005). Idiosyncratic route based memories in desert ants, *Melophorus bagoti*: how do they interact with path-integration vectors? *Neurobiology of Learning and Memory Journal*, 83, 1–12.
- Kraus, J. E., Hofling, E., Rodrigues, M. T. U., & Sampaio, M. R. A. (2005). *Fauna e flora no campus: da Cidade Universitária Armando de Salles Oliveira*. São Paulo: EdUSP.
- Lach, L., Parr, C. L., & Abbott, K. L. (2009). *Ant Ecology*. (L. Lach, C. Parr, & K. Abbott, Orgs.) (1^o ed). New York: Oxford University Press.
- Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 4–14.
- Lattke, J. E. (2015). Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. In J. H. C. . Delabie, R. M. Feitosa, J. E. Serrão, C. S. F. Mariano, & J. D. Majer (Orgs.), *As formigas Poneromorfas do Brasil* (1^o ed, p. 55–73). Ilhéus: EDITUS - EDITORA DA UESC.
- Leadbeater, E., Raine, N. E., & Chittka, L. (2006). Social learning: ants and the meaning of teaching. *Current Biology*, 16(9), R323–R325.
- Levings, S. C., & Windsor, D. M. (1984). litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 16(2), 125–131.
- Lewis, C. S. (2009). *Os quatro amores* (2^o ed). WMF Martins Fontes.

- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100(16), 603–609.
- Mackay, P. (1981). A comparison of the nest phenologies of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 88(1–2), 25–74.
- Macquart, D., Garnier, L., Combe, M., & Beugnon, G. (2006). Ant navigation en route to the goal: Signature routes facilitate way-finding of *Gigantiops destructor*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 192(3), 221–234.
- Mailleux, A., Deneubourg, J., & Detrain, C. (2000). How do ants assess food volume? *Animal behaviour*, 59(5), 1061–1069.
- Mangan, M., & Webb, B. (2012). Spontaneous formation of multiple routes in individual desert ants (*Cataglyphis velox*). *Behavioral Ecology*, 23(5), 944–954.
- Matthews, R. W., & Matthews, J. R. (2009). The History and Scope of Insect Behavior. In *Insect Behavior* (p. 1–44). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Medeiros, F. N. S., & Oliveira, P. S. (2009). Season-Dependent Foraging Patterns: Case Study of a Neotropical Forest-Dwelling Ant (*Pachycondyla striata*; Ponerinae). *Food Exploitation by Social Insects: Ecological Behavioral, and Theoretical Approaches.*, (Brown 2000), 81–95.
- Mercier, J. L., & Lenoir, A. (1999). Individual flexibility and choice of foraging strategy in *Polyrhachis laboriosa* Fr. Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 46(3), 267–272.
- Möglich, M. (1978). Social organization of nest emigration in *Leptothorax* (Hym., Form.). *Insectes Sociaux*, 25(3), 205–225.
- Nonacs, P. (2002). Patterns of energy allocation within foragers of *Formica planipilis* and *Pogonomyrmex salinus*. *Western North American Naturalist*, 62(2), 188–196.
- Ortiz, G., & Mathias, M. I. C. (2006). Venom gland of *Pachycondyla striata* worker ants (Hymenoptera: Ponerinae). Ultrastructural characterization. *Micron*, 37(3), 243–248.
- Peeters, C. (1997). Morphologically primitive ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In J. Choe & B. Crespi (Orgs.), *The evolution of social behaviour in insects and arachnids* (p. 372–391). Cambridge: Cambridge University Press.
- Peeters, C., & Ito, F. (2001). Colony dispersal and the evolution of queen morphology

- in social hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 46, 601–630.
- Planqué, R., van den Berg, J. B., & Franks, N. R. (2010). Recruitment strategies and colony size in ants. *PLoS ONE*, 5(8), 1–8.
- Portha, S., Deneubourg, J.-L., & Detrain, C. (2002). Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behavioral Ecology*, 13(6), 776–781.
- Raimundo, R. L. G., Freitas, A. V. L., & Oliveira, P. S. (2009). Seasonal patterns in activity rhythm and foraging ecology in the neotropical forest-dwelling ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102(6), 1151–1157.
- Rendell, L., Boyd, R., Cownden, D., Enquist, M., Eriksson, K., Feldman, M. W., & Laland, K. N. (2010). Why copy others? Insights from the social learning strategies tournament. *Science*, 328(5975), 208–213.
- Richardson, T. O., Sleeman, P. A., McNamara, J. M., Houston, A. I., & Franks, N. R. (2007). Teaching with Evaluation in Ants. *Current Biology*, 17(17), 1520–1526.
- Ricklefs, R., & Relyea, R. (2016). *A Economia da Natureza* (7^a). Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Robinson, E. J. H. (2009). Physiology as a caste-defining feature. *Insectes Sociaux*, 56(1), 1–6.
- Rodrigues, M. S., Vilela, E. F., Azevedo, D. O., & Hora, R. R. (2011). Multiple queens in founding colonies of the neotropical ant *Pachycondyla striata* Smith (Formicidae: Ponerinae). *Neotropical Entomology*, 40(3), 293–299.
- Röschard, J., & Roces, F. (2003). Cutters, carriers and transport chains: Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 50(3), 237–244.
- Santos, M. N. (2016). Research on urban ants: approaches and gaps. *Insectes Sociaux*, 63(3), 359–371.
- Schatz, B., Lachaud, J. P., & Beugnon, G. (1997). Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(6), 337–349.
- Schmidt, C. a., & Shattuck, S. O. (2014). The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. *Zootaxa*, 3817(1), 1–242.
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and*

- Systematics*, 2(1), 369–404.
- Schultheiss, P., Raderschall, C. a., & Narendra, A. (2015). Follower ants in a tandem pair are not always naïve. *Scientific Reports*, 5, 10747.
- Silva-Melo, A. (2014). *Dominância hierárquica, organização social e perfil de hidrocarbonetos cuticulares de Pachycondyla striata Fr. Smith, 1858 (Formicidae Ponerinae)*. Universidade Estadual Paulista.
- Silva-Melo, A., & Giannotti, E. (2010). Nest architecture of *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Sociaux*, 57(1), 17–22.
- Silva-Melo, A., & Giannotti, E. (2012). Division of Labor in *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 1–7.
- Silva, J. P., Zago, G., Polito, G. R., & Châline, N. (2015). Leaders have something else: specialization in recruitment during foraging in *Pachycondyla striata*. In *Resumos XXII Simpósio de Mirmecologia*. Ilhéus, Bahia.
- Silva, R. R., Silvestre, R., Brandão, C. R. F., Morini, M. S. C., & Delabie, J. H. C. (2015). Grupos tróficos e guildas em formigas Poneromorfas. In J. H. C. . Delabie, R. M. Feitosa, J. E. Serrão, C. S. F. Mariano, & J. D. Majer (Orgs.), *As formigas Poneromorfas do Brasil* (p. 163–179). Ilhéus: EDITUS - EDITORA DA UESC.
- Silvestre, R., Souza, P. R. De, Silva, G. S., Trad, B. M., & Lopez, V. M. (2015). Notas sobre interações competitivas envolvendo formigas Poneromorfas. In J. H. C. . Delabie, R. M. Feitosa, J. E. Serrão, C. S. F. Mariano, & J. D. Majer (Orgs.), *As formigas Poneromorfas do Brasil* (1º ed, p. 181–201). Ilhéus: EDITUS - EDITORA DA UESC.
- Smith, F. (1858). *Catalogue of the Hymenopterous Insects in the Collection of the British Museum*. London, UK: British Museum.
- Solis, D. R., Bueno, O., & Moretti, T. (2008). Attractiveness of different sweet and fatty substances to three neotropical tramp ant species (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 51(1), 49–63.
- Solis, D. R., Bueno, O. C., & Moretti, T. C. (2009). Preferência alimentar da formiga urbana *Camponotus vittatus* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Arquivos do Instituto Biológico São Paulo*, 755–759.
- Sorensen, A. A., Busch, T. M., & Vinson, S. B. (1985). Control of food influx by temporal subcastes in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(3), 191–198.

- Sorensen, A. A., & Vinson, S. B. (1981). Quantitative food distribution studies within laboratory colonies of the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Insect. Soc.*, 28(1), 129–160.
- Souza-Campana, D. R. de, Silva, O. G. M. da, Menino, L., & Morini, M. S. de C. (2016). Epigaeic ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in urban parks located in Atlantic Forest biome. *Check List*, 12(5), 1967.
- Suguituru, S. S., Morini, M. S. C., Feitosa, R. M., & Silva, R. R. da. (2015). *Formigas do Alto Tietê*. (R. R. da; Suguituru, S. S.; Morini, M. S. C. ; Feitosa, R. M.; Silva, Org.) (1^o ed). Bauru, SP: Canal 6.
- Weeks Jr, R. D., Wilson, L. T., Vinson, S. B., & James, W. D. (2004). Flow of carbohydrates, lipids, and protein among colonies of polygyne red imported fire ants, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 97(1), 105–110.
- Wild, A. L. (2007). A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa*, 55(1622), 1–55.
- Wilson, E. O. (1959). Communication by tandem running in the ant genus *Cardiocondyla*. *Psyche (New York)*, 66(3), 29–34.
- Wilson, E. O. (1971). *The Insect Societies*. Cambridge: Massachusetts: Belknap Press.
- Wilson, E. O. (1976). Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1(2), 141–154.
- Wilson, E. O., & Hölldobler, B. (2005). Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(38), 13367–13371.
- Wright, P. J., Bonser, R., & Chukwu, U. O. (2000). The size–distance relationship in the wood ant *Formica rufa*. *Ecological Entomology*, 25(2), 226–233.
- Wystrach, A., Schwarz, S., Schultheiss, P., Beugnon, G., & Cheng, K. (2011). Views, landmarks, and routes: how do desert ants negotiate an obstacle course? *Journal of Comparative Physiology A*, 197, 167–179.
- Ydenberg, R. (2007). Provisioning. In D. Stephens, J. Brown, & R. Ydenberg (Orgs.), *Foraging: behaviour and ecology* (p. 273–303). Chicago: University of Chicago Press.