

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE PSICOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOLOGIA EXPERIMENTAL**

Raquel Leite Castro de Lima

**Comportamento e hierarquia reprodutiva em *Dinoponera gigantea* (Perty, 1833)**

**SÃO PAULO  
2023**

RAQUEL LEITE CASTRO DE LIMA

**Comportamento e hierarquia reprodutiva em *Dinoponera gigantea* (Perty, 1833)**

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obter o título de Doutora em Ciências

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientador: Nicolas Châline

Coorientadora: Ronara de Souza Ferreira Châline

**São Paulo  
2023**

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE 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 autor

LEITE CASTRO DE LIMA, RAQUEL

Comportamento e hierarquia reprodutiva em *Dinoponera gigantea* (Perty, 1833) / RAQUEL LEITE CASTRO DE LIMA; orientador Nicolas Châline; co-orientadora Ronara de Souza Ferreira Châline . -- São Paulo, 2023.

100 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental) -- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2023.

1. Hierarquias reprodutivas. 2. Grooming. 3. Fugas. 4. Fissão colonial. 5. Distribuição de ninhos. I. Châline, Nicolas , orient. II. , Ronara de Souza Ferreira Châline, co-orient. III. Título.

Título: **Comportamento e hierarquia reprodutiva em *Dinoponera gigantea***

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo para obter o título de Doutora em Ciências

Aprovado em: \_\_\_/\_\_\_/\_\_\_

Banca examinadora:

Prof. Dr. \_\_\_\_\_  
Instituição: \_\_\_\_\_  
Julgamento: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_  
Instituição: \_\_\_\_\_  
Julgamento: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_  
Instituição: \_\_\_\_\_  
Julgamento: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_  
Instituição: \_\_\_\_\_  
Julgamento: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_  
Instituição: \_\_\_\_\_  
Julgamento: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

*Aos meus amores Pedrinho e Hilário.*

O presente trabalho foi realizado com o apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - Brasil (CNPQ) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)

## AGRADECIMENTOS

Em 2006 eu era uma jovem psicóloga buscando descobrir o que me fazia feliz nessa profissão. Atuei nas áreas escolar, organizacional e clínica, mas sentia que algo estava faltando. Em 2014, entrei no mestrado no Programa de Pós-graduação em Neurociências e Comportamento na Universidade Federal do Pará e tive certeza que a área acadêmica era o que eu realmente queria. Em 2018, entrei no doutorado no Programa de Pós-graduação em Psicologia Experimental na Universidade de São Paulo, o que foi um grande desafio, pois eu tive que mudar para outro estado, e isso implicaria em levar uma mala um pouco mais pesada por ser mulher, mãe e nortista. O doutorado foi um caminho incrível, cheio de descobertas e realizações, mas muito difícil e complicado em que eu conheci pessoas que me ensinaram como eu não devo ser, mas por outro lado, outras pessoas maravilhosas que me mostraram como eu devo ser como pessoa e como profissional, e para elas vão os meus agradecimentos, pois sem elas eu não chegaria até aqui.

Aos meus pais e a minha família por todo amor e apoio, sempre que eu precisei.

À Édila (*in memoriam*) por todo o carinho e acolhimento quando eu cheguei em São Paulo. À minha amiga Veridiana Jardim por compartilhar tristezas e alegrias. Aos colegas de laboratório Daniela e Gustavo com quem tive o prazer de trabalhar.

Ao professor Danilo Guimarães pelo brilhante trabalho que desenvolve na coordenação do nosso programa, por me ouvir e me entender, por sua ética e senso de justiça.

Às professoras Briseida Resende e Patrícia Izar, que sempre tive imensa admiração, por toda ajuda com as minhas dificuldades.

À querida Malu que já faz parte da minha vida há muito tempo e espero que possamos continuar trabalhando juntas, pois eu tenho um enorme carinho por ela e sou muito grata, pois sempre que eu precisei, ela me ajudou em tudo, além disso, me mostrou que a ciência pode ser leve e divertida, que ninguém precisa sofrer para fazer ciência de qualidade e que os bons relacionamentos interpessoais são fundamentais e eu sempre vou levar comigo essa grande lição. Obrigada pelas correções na tese, por sua empatia e disponibilidade comigo, meu marido e meu filho.

Ao professor Wesley, que me disseram que era uma das melhores pessoas do mundo e eu pude confirmar que isso é verdade, pois ele tem um dos perfis comportamentais mais lindos que eu já vi e no momento em que eu estava mais desesperada, me estendeu a mão, mesmo sem me conhecer, me ensinou tanto em tão pouco tempo e me lembrou do quanto eu amo a área que eu escolhi. Aprendi muito com ele e espero continuar aprendendo pois já o tenho como uma grande inspiração para como eu devo me relacionar com os meus alunos. Obrigada por todo o seu carinho, disponibilidade e pelas conversas maravilhosas.

E eu não poderia esquecer de agradecer às formigas que nesse trabalho me ensinaram que conflitos são necessários sempre que buscamos garantir nossos direitos, independente de quem esteja no poder.



*“Se você fica neutro em situações de injustiça, você escolhe o lado do opressor”*

(Desmond Tutu)

## RESUMO

Lima, R.L.C (2023). Comportamento e hierarquia reprodutiva em *Dinoponera gigantea* (Perty, 1833). (Tese de Doutorado). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Na maioria das espécies de formigas as rainhas realizam a reprodução e as operárias cuidam da prole, forrageiam e realizam as outras atividades. Mas, em algumas espécies, não existem rainhas e a reprodução é realizada pelas operárias. Como todas as operárias podem reproduzir, o que define a operária que acasala (*gamergate*) são interações agonísticas entre as operárias, que resultam em uma hierarquia em que a operária que ocupa a posição mais alta realiza a reprodução. Essa característica pode influenciar a ecologia da espécie, porque *gamergates* utilizam exclusivamente a estratégia de fissão colonial, em que partem do seu ninho natal para um novo ninho, acompanhadas de outras operárias que ajudam na fundação da colônia. Considerando que essas características são pouco comuns em formigas, nosso objetivo foi compreender a fissão colonial e as hierarquias reprodutivas, utilizando como modelo a espécie *Dinoponera gigantea*, ainda pouco conhecida. Investigamos características ecológicas (distribuição espacial dos ninhos e composição colonial) relacionadas à fissão colonial e também se comportamentos de *grooming* (lambidas no gáster de uma companheira de ninho) e fugas também poderiam estar relacionados às hierarquias, além dos comportamentos agonísticos que têm sido investigados. Nossos resultados mostraram que os ninhos se distribuem de forma agregada (floresta primária) e aleatória (área antropizada), sugerindo que o padrão para a fundação de novas colônias pode estar ligado ao ambiente. Encontramos também que a composição colonial não se modifica entre as estações, o que sugere que a colônia não cresce em uma época específica para fissionar, como ocorre em outras espécies. Os dados ecológicos encontrados são reportados pela primeira vez em uma região amazônica, marcada pela forte sazonalidade de chuvas, ampliando os conhecimentos sobre a espécie. Mostramos também, pela primeira vez para esta espécie, que *grooming* e fugas têm um papel nas hierarquias reprodutivas. Esses comportamentos mostram que o repertório comportamental da espécie é mais sofisticado do que é esperado em espécies que possuem sistema nervoso ganglionar. Como não observamos um período definido para a fissão ocorrer entre as estações, os comportamentos de *grooming* seriam uma estratégia menos custosa e menos arriscada para as operárias e seriam muito vantajosos quando a espécie precisa organizar a hierarquia após a fissão. Essa tese pode contribuir para aumentar a compreensão sobre os comportamentos envolvidos nas hierarquias reprodutivas, assim como, inspirar novos caminhos para investigações sobre os repertórios comportamentais de outras espécies, nas áreas do comportamento e neurociências, motivando estudos de outros temas relacionados às hierarquias reprodutivas.

**Palavras-chave:** Formigas sem rainha, *Grooming*, Fugas, Hierarquias de dominância, Distribuição de ninhos, Fissão Colonial.

## ABSTRACT

Lima, R.L.C. (2023). Behavior and reproductive hierarchy in *Dinoponera gigantea* (Perty, 1833). (PhD thesis). Institute of Psychology, University of São Paulo, São Paulo

In most ant species the queens carry out the reproduction and the workers take care of the offspring, forage and carry out other activities. But in some species, there are no queens, and reproduction is carried out by workers. As all workers can reproduce, what defines the worker that mates (gamergate) are agonistic interactions between workers, which result in a hierarchy in which the worker that occupies the highest position performs reproduction. This characteristic can influence the ecology of the species, because gamergates exclusively use the colonial fission strategy, in which they leave their natal nest for a new nest, accompanied by other workers that help in the foundation of the colony. Considering that these characteristics are uncommon in ants, our objective was to understand the colonial fission and the reproductive hierarchies, using as a model the species *Dinoponera gigantea*, still little known. We investigated ecological characteristics (spatial distribution of nests and colonial composition) related to colonial fission and also whether grooming behaviors (nestmate gaster licking) and escape could also be related to hierarchies, in addition to the agonistic behaviors that have been investigated. Our results showed that the nests are distributed in an aggregated way (primary forest) and randomly (anthropized area), suggesting that the pattern for the foundation of new colonies may be linked to the environment. We also found that the colonial composition does not change between seasons, which suggests that the colony does not grow at a specific time to fission, as in other species. The ecological data found are reported for the first time in an Amazon region, marked by the strong seasonality of rainfall, expanding knowledge about the species. We also show, for the first time for this species, that grooming and escape play a role in reproductive hierarchies. These behaviors show that the behavioral repertoire of the species is more sophisticated than is expected in species that have a ganglionic nervous system. As we did not observe a defined period for fission to occur between seasons, grooming behaviors would be a less costly and less risky strategy for workers and would be very advantageous when the species needs to organize the hierarchy after fission. This thesis can contribute to increased understanding of the behaviors involved in reproductive hierarchies, as well as inspire new avenues for investigations into the behavioral repertoires of other species, in the areas of behavior and neuroscience, motivating studies of other topics related to reproductive hierarchies.

**Keywords:** Queenless ants, Grooming, Escapes, Dominance hierarchies, Nest distribution, Colonial Fission.

## SUMÁRIO

<b>APRESENTAÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>Capítulo 1. Introdução</b>	<b>3</b>
A reprodução em insetos eussociais	3
As hierarquias de dominância reprodutiva	3
O papel da comunicação química nas hierarquias de dominância reprodutiva	6
A fundação de colônias em espécies de formigas sem casta morfológica de rainha	9
<b>Capítulo 2. Distribuição espacial de ninhos e composição colonial em <i>Dinoponera gigantea</i></b>	<b>11</b>
RESUMO	11
ABSTRACT	12
1. INTRODUÇÃO	13
2. MÉTODO	15
2.1 - Área de estudo	15
2.2 - Distribuição espacial dos ninhos	16
2.3 - Composição dos ninhos	17
2.4 - Análise de Dados	18
3. RESULTADOS	19
3.1 - Distribuição espacial dos ninhos	19
3.2 - Composição dos ninhos	23
4. DISCUSSÃO	26
Referências	28
<b>Capítulo 3. Além dos agonísticos: grooming e fugas em hierarquias reprodutivas de <i>Dinoponera gigantea</i></b>	<b>30</b>
RESUMO	31
ABSTRACT	32
1. INTRODUÇÃO	33
2. MÉTODO	35
2.1. Observação e registros dos comportamentos	38
2.2. Fertilidade e status de cópula	41
2.3. Construção das hierarquias	42
2.4. Construção das Redes sociais	42
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>45</b>
3.1. Observação e registros dos comportamentos	45
3.2. Status de fertilidade e cópula	48
3.3. Construção das hierarquias	49
3. 4. Redes sociais	50
<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>56</b>
Referências	59
<b>Considerações finais</b>	<b>62</b>
<b>Referências</b>	<b>64</b>

**APÊNDICE A**

**67**

**APÊNDICE B**

**77**

## APRESENTAÇÃO

A Etologia tem início no Brasil com os trabalhos do Professor Walter Hugo de Andrade Cunha, na Universidade de São Paulo, que na década de 60, investigou as reações de pânico em operárias de formigas (Otta, Ribeiro & Bussab, 2013) e seu pioneirismo inspirou e ainda inspira muitos trabalhos como este.

Nosso estudo traz contribuições para a compreensão do comportamento animal, utilizando como modelo *Dinoponera gigantea*, que é a maior espécie de formiga do mundo e ocorre na Amazônia. A espécie foi pouco investigada e apresenta uma característica pouco comum nas espécies de formigas, que é a ausência de casta morfológica de rainhas, sendo a sua reprodução regulada através de hierarquias de dominância (Monnin, Ratnieks & Brandão, 2003), que são redes de relações determinadas por comportamentos de ameaças e domínio para subordinação (Strauss, Curley, Shizuka & Hobson, 2022). Essa característica determina a estratégia de dispersão da colônia, pois a ausência de rainhas aladas faz com que a fundação de novas colônias ocorra exclusivamente por fissão colonial. A fissão é uma estratégia em que uma operária acasalada parte do ninho natal pelo chão com outras operárias que ajudam a fundar a nova colônia (Peeters, 2012). Dessa forma, a capacidade de escapar de ambientes que se tornam hostis, também pela ação humana, é limitada, podendo ter como consequência a ameaça de extinção, assim como ocorreu com a espécie congênere *Dinoponera lucida* (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade & Ministério do Meio Ambiente, 2018).

Nosso objetivo com o presente estudo, foi trazer conhecimentos básicos sobre a ecologia comportamental da espécie, que pudessem contribuir para a compreensão do comportamento reprodutivo. No estudo, também buscamos

compreender quais comportamentos podem regular as hierarquias reprodutivas, além daqueles já registrados na literatura.

Para estudar o comportamento reprodutivo de *Dinoponera gigantea*, primeiramente realizamos um trabalho em campo para verificar como os ninhos são distribuídos espacialmente e a composição colonial da espécie, pois essas informações podem contribuir para entender a fissão, que é um evento imprevisível, e portanto, difícil de monitorar. Poucos trabalhos foram publicados sobre a ecologia da espécie, embora eventos que ocorrem fora do ninho também possam ajudar a compreender como a espécie se comporta.

Para entender as hierarquias reprodutivas, realizamos observações e registros de comportamentos que já foram relacionados às hierarquias em outros estudos no gênero *Dinoponera*. Registramos também comportamentos com potencial para estarem relacionados às hierarquias, e que poderiam contribuir para entendermos quais comportamentos determinam o acesso à reprodução.

No capítulo 1 trazemos uma introdução com informações básicas sobre as hierarquias reprodutivas em formigas, o papel da comunicação química e a reprodução de colônias. No capítulo 2, apresentamos os resultados da distribuição espacial e da composição dos ninhos em *Dinoponera gigantea*. No capítulo 3, apresentamos os resultados dos comportamentos observados nas hierarquias reprodutivas de *Dinoponera gigantea*. Nas considerações finais, discutimos de forma geral sobre os resultados apresentados nos capítulos 1 e 2.



## Capítulo 1. Introdução

### A reprodução em insetos eussociais

A eussocialidade é considerada o mais alto grau de desenvolvimento social (Wilson, 2000) e ocorre em muitas espécies de invertebrados, dentre elas em himenópteros, como muitas espécies de abelhas, vespas e todas as espécies de formigas (Maynard-Smith & Szathmary, 1995). É definida pela combinação de três características: o cuidado da prole por indivíduos adultos, a sobreposição de gerações e a divisão do trabalho em castas reprodutivas e não reprodutivas (Wilson, 1971). Em formigas, o trabalho é dividido em uma casta de rainha que funda a colônia e produz a prole e uma casta de operárias que realiza o cuidado com a prole, o forrageio e todas as outras atividades na colônia (Peeters & Molet, 2010). A maioria das espécies de formigas tem castas morfológicas de rainhas, mas em pouco menos de 100 espécies de formigas pertencentes à subfamília Ponerinae, não há casta morfológica e a reprodução é realizada pelas operárias. Nessas espécies, todas as operárias têm potencial reprodutivo e a operária que acasala, chamada de *gamergate*, é determinada através de hierarquias de dominância, caracterizadas por comportamentos agonísticos (Peeters, 1990), que consistem em manifestações de agressão e subordinação entre indivíduos em situações de conflito (Kudryavtseva, 2000).

### As hierarquias de dominância reprodutiva

As hierarquias de dominância são fenômenos que ocorrem em grupos de animais e sociedades, através da interação de dominância e subordinação entre indivíduos da mesma espécie (Theraulaz, Bonabeau & Deneubourg, 1995). Em formigas, as hierarquias podem estar relacionadas à idade, quando as operárias

mais jovens têm maior probabilidade de serem dominantes e reproduzirem (Monnin & Peeters, 1999), como em *Pseudoneoponera sublaevis*, em que operárias jovens sempre alcançam altas posições na hierarquia (Ito & Higashi, 1991; Higashi, Ito, Sugiura & Ohkawara, 1994) e nas espécies *Neoponera apicalis* e *Dinoponera quadriceps* em que somente as operárias que ocupam posições altas na hierarquia podem se reproduzir (Oliveira & Holdobler, 1990; Monnin & Peeters, 1998).

Na espécie *Dinoponera quadriceps* a operária dominante é a operária alfa, seguida pela beta, gama e delta e assim por diante na hierarquia. Ao acasalar, a alfa se torna *gamergate*. Alguns comportamentos são mais característicos de operárias dominantes, dentre eles: 1) Bloqueio: uma operária alfa estica as antenas em cada lado da cabeça de uma operária beta, limitando seus movimentos, 2) Fricção do gáster: uma operária segura a antena da outra com a mandíbula e esfrega seu gáster, 3) Curvatura do gáster: um operária curva o gáster para frente expondo a região dorsal diante de outra operária, 4) Boxe antenal: uma operária atinge a cabeça de outra operária com suas antenas, 5) Imobilização: de uma a seis operárias agarram as pernas, antenas ou mandíbula de uma subordinada e 6) Mordida: uma operária morde as pernas de uma operária subordinada por 1 a 2 segundos (Monnin e Peeters, 1999).

Quando a *gamergate* morre ou perde a fertilidade, é substituída geralmente pela operária alfa (Monnin & Peeters, 1999), pois quando a hierarquia é linear cada indivíduo derrota todos os outros classificados abaixo dele (Landau, 1951). Mas quando as hierarquias são quase lineares, a *gamergate* pode ser substituída pela beta, gama ou delta (Monnin & Peeters, 1999). Operárias betas não acasalam diante de machos de outras colônias, confirmando que a espécie *Dinoponera quadriceps* é

monogínica, ou seja, apenas uma operária é fecundada (Monnin & Peeters, 1998). Quando as *gamergates* são substituídas naturalmente, removidas experimentalmente ou eclodem novas operárias que passam a ocupar altas posições na hierarquia, há um aumento de interações agonísticas na colônia, que não ocorre em hierarquias que estão estáveis e sem grandes mudanças no ranking hierárquico, porque talvez a agressividade permita que a nova alfa se mantenha segura no ranking (Monnin e Peeters, 1999). Outro comportamento que ocorre nas hierarquias reprodutivas é o policiamento de ovos. Em *Dinoponera quadriceps*, os ovos colocados pelas operárias subordinadas são destruídos pela operária alfa. Entretanto, se os ovos forem colocados pela alfa e estiverem sendo carregados pelas subordinadas, ela não os destrói, mostrando que a alfa pode reconhecer seus próprios ovos e canibalizar os que não são seus (Monnin & Peeters, 1997).

Mesmo em espécies com casta morfológica de rainhas, também podem ocorrer conflitos pela reprodução. Em *Neoponera villosa*, quando a rainha está presente, as operárias não se engajam em interações agressivas pela reprodução e os ovos produzidos por elas são usados para alimentar as larvas (ovos tróficos). Mas, na ausência da rainha, as operárias interagem com mordidas e boxe antenal formando uma hierarquia reprodutiva para produzirem ovos de machos (Heinze, Trunzer, Oliveira & Holldobler, 1996). O mesmo acontece em *Temnothorax nylanderii*, quando após a remoção da rainha há aumento no número de interações agressivas e as operárias também formam uma hierarquia reprodutiva em que poucas formigas produzem ovos de machos (Heinze, 2008). Na espécie *Leptothorax allardycei* o trabalho reprodutivo é dividido em duas castas, a de rainha que produz os ovos de fêmeas e a de operárias que ocupam altas posições na hierarquia e que recebem mais líquido alimentar das companheiras de ninho e competem pela produção de

uma parte significativa dos ovos de machos através do estabelecimento de hierarquias caracterizadas por *displays* de dominância, comportamento de evitação e lutas (Cole, 1981).

### **O papel da comunicação química nas hierarquias de dominância reprodutiva**

A comunicação química tem um papel importante nas hierarquias reprodutivas. As formigas podem detectar hidrocarbonetos cuticulares e reconhecer diferentes castas de sua própria colônia assim como reconhecer diferentes colônias (Sharma et al, 2015). Pesquisas com vespas, abelhas e formigas com ou sem castas morfológicas de rainhas mostram muitas evidências químicas, hormonais e comportamentais, de que os hidrocarbonetos cuticulares formam ou contribuem para a formação dos sinais de fertilidade. Além de indicar se um indivíduo é fértil ou não, os hidrocarbonetos cuticulares também contém informações sobre o nível de atividade reprodutiva (Monnin, 2006). Em *Dinoponera quadriceps*, operárias que acasalam apresentam níveis diferentes de hidrocarbonetos cuticulares 9-hentriaconteno (9-C31) que podem estar associados a pequenas diferenças na atividade ovariana devido à inseminação (Monnin, Malosse & Peeters, 1998). Há correlação entre a proporção relativa de 9-C31 e o comportamento de postura de ovos. Em operárias que assumem o *status* de alfa após a remoção da alfa já estabelecida, há aumento de 9-C31, sugerindo que há relação entre a atividade ovariana e a produção de longas cadeias de hidrocarbonetos (Peeters, Monnin & Malosse, 1999).

Na espécie poligínica *Linepithema humile* (Dolichoderinae) há fortes diferenças, principalmente qualitativas, no perfil de hidrocarbonetos entre indivíduos férteis e não férteis (Biseau, Passer, Dalozze & Aron, 2004). Em *Neoponera inversa*,

rainhas cooperam para fundar novas colônias e formam dominância hierárquica, e há diferenças no perfil de hidrocarbonetos cuticulares entre rainhas que ocupam altas e baixas posições na hierarquia. Apenas as rainhas que ocupam altas posições tem quantidades consideráveis de pentadecano (n-C15) e heptadeceno (n-C17:1) (Tentschert et al, 2001).

Os hidrocarbonetos cuticulares variam entre colônias, dentro das colônias e entre indivíduos. Em *Neoponera inversa* após a remoção da rainha, operárias de alto ranking tem um perfil de hidrocarbonetos cuticulares mais parecido em quantidade e qualidade com a rainha. Não há substâncias presentes exclusivamente no perfil cuticular da rainha, mas as variações observadas permitem que as formigas determinem o *status* reprodutivo dos indivíduos, usando estas informações para discriminar entre diferentes níveis de fertilidade e direcionar comportamentos agressivos para as formigas menos férteis, o que tem um importante papel na estabilidade da hierarquia (Heinze, Stengl & Sledge, 2002). Também há diferenças nos perfis químicos da cobertura dos ovos colocados por operárias e por rainhas, o alcanô 3,11-diMeC<sub>27</sub> é mais abundante na cobertura dos ovos colocados por rainhas e esses ovos são significativamente menos policiados do que os ovos colocados por operárias, indicando que este alcanô está correlacionado com a atividade ovariana e provavelmente assume o papel de um sinal de fertilidade refletindo a qualidade do emissor (D'Ettorre, Heinze & Ratnieks, 2004).

Na espécie *Aphaenogaster senilis*, comportamentos agressivos são observados entre operárias de ninho sem rainha, mas esses comportamentos são raros em ninhos com rainha. Em pares de operárias envolvidas em agressões, o perfil de hidrocarbonetos cuticulares é o mesmo, diferindo apenas em quantidade e

proporção. Quando separadas da rainha as formigas que começam a colocar ovos férteis ao invés de ovos tróficos, não adquirem um novo perfil de hidrocarbonetos cuticulares, indicando que o perfil não está relacionado aos ovos serem férteis, mas se estão sendo produzidos (Ichinose & Lenoir, 2009). Na espécie *Temnothorax unifasciatus* da subfamília Myrmicinae, o perfil químico da cutícula de rainhas e operárias férteis é diferente do perfil de operárias não reprodutivas, assim como o perfil químico dos ovos de rainhas e operárias também é diferente, mesmo não havendo policiamento de ovos nesta espécie (Brunner, Kroiss & Heinze, 2009). Operárias de *Aphaenogaster cockerelli* que são tratadas com componentes cuticulares sintéticos de formigas férteis são agredidas quando colocadas em colônias com as rainhas, mas o mesmo não acontece em colônias sem rainha em que as operárias estão começando a reproduzir. Isso mostra que os hidrocarbonetos cuticulares fornecem informações para o policiamento ao revelarem o *status* reprodutivo e identificarem novas reprodutoras quando já há uma rainha estabelecida na colônia (Smith, Hölldober & Liebig, 2009). Em *Camponotus floridanus* que têm colônias grandes e com pouco potencial reprodutivo os conflitos são pouco intensos e o policiamento de operárias que desenvolvem os ovários é quase totalmente ausente. As operárias férteis não têm um perfil distinto de hidrocarbonetos cuticulares, pois como não costumam atingir o estágio de fertilidade, sua atividade ovariana é indetectável. Isso mostra as diferenças entre espécies com características ancestrais e espécies com baixo potencial reprodutivo (Endler, Hölldobler & Liebig, 2007).

## **A fundação de colônias em espécies de formigas sem casta morfológica de rainha**

As formigas fundam suas colônias através de estratégias reprodutivas de fundação dependente, independente ou utilizando as duas estratégias. Em espécies em que há casta de rainhas aladas a fundação é independente, muitas rainhas são liberadas e dispersam para áreas distantes do ninho, iniciando novas colônias e criando sozinhas a primeira geração de operárias (Peeters & Molet, 2010; Cronin et al, 2013). Em espécies sem casta morfológica de rainha a fundação de novas colônias ocorre exclusivamente por fundação dependente (ou fissão da colônia) (Peeters & Ito, 2001), cenário em que rainhas acasaladas se separam da colônia, acompanhadas de operárias que a ajudam a iniciar a nova colônia. (Briese, 1983; Peeters, 1993; Peeters & Molet, 2010; Cronin et al, 2013). Esse tipo de estratégia de dispersão tem muitas vantagens em várias condições ambientais ao reduzir a perda de recursos investidos na reprodução e melhorar a sobrevivência dos propagadores, pois as rainhas nunca ficam sozinhas e isso diminui a sua vulnerabilidade (Cronin et al, 2013).

Em algumas espécies de formigas, a fundação de novas colônias é sazonal, como em *Cataglyphis cursor*, que as colônias fissionam em um determinado período do ano (Cheron et al, 2011). Em *Monomorium algericum*, as rainhas começam a ovipositar na primavera aumentando o número de operárias na colônia e, no verão, emergem as fêmeas e machos alados que copulam logo após a emergência, indicando que a fissão irá ocorrer (Peeters & Tinaut, 2014). Por outro lado, em outras espécies de formigas, a fissão é um evento imprevisível (Peeters & Molet, 2010), como em *Dinoponera quadriceps*. Nesta espécie, durante a fissão,

inicialmente a colônia ocupa o ninho natal e também o ninho novo, mas após essa fase, algumas operárias já permanecem no ninho novo. Em seguida, começa a fase de conflito, quando os ninhos se dividem totalmente, as operárias do ninho natal e do ninho novo interagem agonisticamente quando se encontram durante o forrageio (Medeiros e Araújo, 2014).

A ausência de castas morfológicas de rainhas em formigas é uma característica ancestral que tem como consequência, reprodutoras com baixa fecundidade, refletindo em pequenas colônias, que não são capazes de produzir um grande número de indivíduos sexuais, influenciando características ecológicas da espécie, como a reprodução de colônias por fissão (Peeters, 1997).



## Capítulo 2. Distribuição espacial de ninhos e composição colonial em *Dinoponera gigantea*

### RESUMO

Em espécies de formigas sem casta de rainhas aladas, a reprodução é realizada por operárias chamadas de *gamergates*. Estas espécies reproduzem suas colônias utilizando uma estratégia chamada de fissão, em que uma operária acasala na entrada do ninho natal e parte para um novo ninho acompanhada de outras operárias que a ajudam na fundação do novo ninho, o que pode ser uma estratégia vantajosa para estas espécies ao diminuir a vulnerabilidade da *gamergate* e os custos da produção de rainhas aladas. Essa estratégia pode então modular o modo como as colônias se distribuem espacialmente e também impactar no tamanho da população, já que ao fissionar, a nova colônia geralmente migra pelo solo para um local próximo ao ninho natal levando parte das operárias. Nosso objetivo foi investigar como a espécie distribui seus ninhos espacialmente e se existem mudanças na composição da colônia em duas estações do ano em uma região amazônica caracterizada pela sazonalidade de chuvas. Para isso, investigamos o padrão de distribuição dos ninhos em dois fragmentos de florestas, sendo um deles isolado e comparamos a composição colonial nas estações chuvosa e seca, pois acreditamos que esses dados podem contribuir para compreensão da fissão nessas espécies. Nossos resultados mostraram que os ninhos se distribuíram em um padrão agregado no fragmento isolado e em um padrão aleatório no fragmento que tinha comunicação com a floresta primária. Não encontramos diferenças na composição colonial nas duas estações. O padrão agregado encontrado no fragmento isolado pode ter sido provocado pela antropização da área que limitou a capacidade de dispersão das colônias ou pela polidomia. A ausência de modificação na composição colonial pode ser uma adaptação da espécie à reprodução por operárias, uma vez que grandes alterações na composição poderiam ter um forte impacto na estabilidade das hierarquias, já que após o nascimento de um operária há um aumento nas interações agonísticas. Novos trabalhos podem monitorar a distribuição do ninho em novas áreas e a composição colonial em todos os meses do ano buscando identificar os padrões migratórios e populacionais para entender como essas espécies decidem quando fissionar e em qual lugar podem iniciar suas colônias.

**Palavras-chave:** Distribuição de ninhos, composição colonial, Formigas sem rainha, Sazonalidade de chuvas, Fissão colonial

## ABSTRACT

In ant species without a winged queen caste, reproduction is carried out by workers called gamergates. These species reproduce their colonies using a strategy called fission, in which a worker mates at the entrance to the natal nest and leaves for a new nest accompanied by other workers who help her in the foundation of the new nest, which can be an advantageous strategy for these species by decreasing gamergate vulnerability and costs of producing winged queens. This strategy can then modulate the way the colonies are spatially distributed and also impact the population size, since when fissioning, the new colony usually migrates through the soil to a location close to the natal nest, taking part of the workers. Our objective was to investigate how the species spatially distributes its nests and whether there are changes in colony composition throughout the year in an Amazonian region characterized by seasonal rainfall. For this, we investigated the distribution pattern of nests in two forest fragments, one of which was isolated, and we compared the colonial composition in the rainy and dry seasons, as we believe that these data can contribute to the understanding of fission in these species. Our results showed that the nests were distributed in an aggregated pattern in the isolated fragment and in a random pattern in the fragment that had communication with the primary forest. We found no differences in colonial composition in the two seasons. The aggregated pattern found in the isolated fragment may have been caused by the anthropization of the area that limited the dispersal capacity of the colonies or by polydomy. The absence of change in a colonial composition may be an adaptation of the species to reproduction by workers since large changes in composition could have a strong impact on the stability of hierarchies since after the birth of a worker there is an increase in agonistic interactions. New work can monitor nest distribution in new areas and colonial composition in all months of the year, seeking to identify migratory and population patterns to understand how these species decide when to fission and where they can start their colonies.

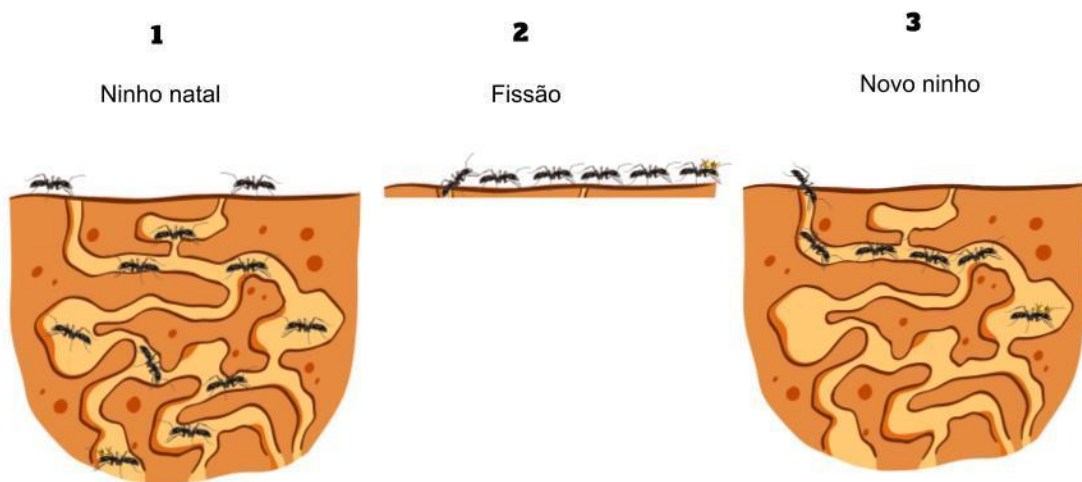
**Keywords:** Nest distribution, Colonial composition, Queenless ants, Rainfall seasonality, Colonial Fission

## 1. INTRODUÇÃO

*Dinoponera gigantea* é uma espécie de formiga sem casta morfológica de rainha (Kempf, 1971), com operárias totipotentes, ou seja, capazes de expressar todo o repertório comportamental da população e produzir sua própria prole (Crespi & Yanega, 1995). A reprodução é determinada por hierarquias de dominância (Monnin & Ratnieks, 2003). É a maior espécie de formiga conhecida atualmente, podendo medir 3 cm ou mais (Kempf, 1971). No Brasil, *D. gigantea* ocorre em florestas tropicais nos Estados do Pará, Maranhão e Mato Grosso (*AntWeb*, n.d.) com ninhos localizados na base de árvores, palmeiras e cipós (Fourcassié & Oliveira, 2002). É uma espécie epigeica, que forrageia solitariamente, mais frequentemente ao amanhecer e ao anoitecer, podendo forragear por até 10 m do seu ninho na busca por sementes, frutas e pequenas presas vivas ou mortas (Fourcassié & Oliveira, 2002). *Dinoponera gigantea* funda suas colônias por fissão (Overall, 1980), estratégia em que uma operária acasalada sai do ninho e funda uma nova colônia em áreas próximas ao ninho com a ajuda de outras operárias (Figura 1) (Peeters & Ito, 2001; Peeters & Molet, 2010; Cronin et al, 2013). Dessa forma, a quantidade e a qualidade da prole podem influenciar a capacidade de dispersão da colônia (Peeters & Molet, 2010).

Em *Dinoponera quadriceps*, no início da fissão de uma colônia as operárias podem ocupar o ninho natal e o ninho novo, mas quando os ninhos se separam totalmente, as operárias dos dois ninhos entram em conflito durante o forrageio (Medeiros & Araújo, 2014). Isso ocorre porque as formigas podem ser territorialistas, levando muitas espécies a um padrão de espaçamento regular entre os ninhos, pois a competição entre colônias pode fazer com que migrem para ficarem mais distantes

de colônias vizinhas (Holldobler & Wilson, 1990). Isso pode reduzir a sobreposição de áreas de forrageio e a competição por recursos (Cronin et al, 2013; Cushman, Martinsen & Mazeroll, 1988; Bernstein & Gobbel, 1979).



**Figura 1.** Fissão de uma colônia, em que uma operária acasalada parte do ninho natal acompanhada de algumas operárias para fundar uma nova colônia.

Os ciclos hidrológicos de uma região podem modificar o padrão de distribuição de alimentos ao longo de um ano (Wolda, 1978). Formigas podem coletar recursos vegetais como folhas, frutas, flores (Lach, Parr & Abbott, 2010), nectários extraflorais (Del-Claro et al, 2016) e até uma estrutura de sementes rica em lipídios chamada elaiosoma (Brew, O'Dowd & Rae, 1989), que podem ser mais abundantes na estação chuvosa. Esses padrões podem modificar tanto o forrageio das formigas (Lasmar et al. 2021) quanto o crescimento da prole nas suas colônias (Lach et al., 2010). Algumas regiões amazônicas encontram-se em uma faixa onde a precipitação de chuvas apresenta uma forte sazonalidade (Moraes et al., 2005;

Sousa et al., 2009), sendo esses locais ideais para estudos sobre como a sazonalidade de chuvas pode afetar a composição dos ninhos das espécies de formigas. Essas questões são pouco investigadas pela ciência, sendo uma lacuna a ser preenchida.

Até o momento os padrões de distribuição espacial de ninhos da espécie *Dinoponera gigantea* permanecem desconhecidos, assim como a composição dos ninhos foi pouco investigada. Nosso objetivo foi investigar a distribuição e composição dos ninhos em uma região amazônica marcada pela sazonalidade de chuvas, trazendo informações básicas que possam contribuir para o conhecimento da reprodução de colônias da espécie.

## **2. MÉTODO**

### **2.1 - Área de estudo**

Nosso estudo ocorreu no município de Bragança-Pará-Brasil (1°02'15.4"S, 46°46'02.5"W), situado ao nordeste do estado do Pará (Figura 2), composto por dunas, mangues, praias, campos salinos e matas (Silveira et al, 2011). O clima é quente e úmido, com temperatura média acima de 25 °C (Moraes, Costa, Costa & Costa, 2005) e duas estações, um período seco, com poucas chuvas, que ocorre nos meses de junho a novembro e um período chuvoso, com muitas chuvas, que ocorre de dezembro a maio (Behling, Cohen & Lara, 2001). Investigamos duas áreas de floresta, ambas privadas. A área 1 (1.81 ha) está localizada em um fragmento de floresta de 220 ha com conexão com outros fragmentos de floresta primária e também com áreas de mangue, na zona rural do município. A área 2 (1.74 ha) é um fragmento de floresta isolado na área urbana do município. A distância entre as duas áreas é de 1,13 km.



**Figura 2.** Parte norte e nordeste do território brasileiro, no qual o ponto vermelho identifica o município de Bragança-Pará, onde nossa pesquisa ocorreu.

## 2.2 - Distribuição espacial dos ninhos

Em 2019, nas áreas 1 e 2, durante 3 horas por dia, no início da manhã, ao encontrarmos forrageiras de *D. gigantea*, oferecemos iscas de maçã e mel, colocando pedaços de isca próximos à elas ou na mandíbula. Quando as formigas pegavam as iscas, as seguíamos até as entradas dos ninhos (Figura 3). Observamos se havia entrada e saída de operárias por 15 minutos para confirmar a localização do ninho. Registramos as localizações dos ninhos utilizando GPS. O procedimento foi repetido durante 14 dias, quando todas as forrageiras encontradas haviam retornado para os ninhos que já haviam sido marcados.



**Figura 3.** Operária de *Dinoponera gigantea* transportando a isca de maçã e mel para o ninho.

### **2.3 - Composição dos ninhos**

Para a investigar a composição dos ninhos, utilizamos apenas a área 1, pois na área 2 não foi permitido realizar escavações. Localizamos os ninhos utilizando o mesmo procedimento descrito acima. Escavamos 25 ninhos, sendo 13 ninhos no mês de julho de 2019 (período seco) e 12 ninhos nos meses de fevereiro, março e maio de 2020 (período chuvoso). Os ninhos foram escavados por cerca de 80 centímetros de profundidade, até o momento em que câmaras (Figura 4) não eram mais encontradas. No dia seguinte à escavação, retornamos ao local para coletar operárias que estavam forrageando e que não haviam sido coletadas durante a escavação, para garantir que todas as operárias fossem coletadas. Registramos o número de operárias, machos, larvas e pupas de cada ninho. Os indivíduos que morreram durante a coleta também foram contabilizados.



**Figura 4.** Câmara de um ninho de *D. gigantea* com casulos, larvas e operárias em Bragança-Pa. A câmara foi encontrada durante as escavações. No lado esquerdo é possível ver casulos, no centro larvas e mais a direita é possível ver uma operária.

## 2.4 - Análise de Dados

Estimamos o padrão de distribuição espacial dos ninhos através do cálculo do índice R (Clark & Evans, 1954), em que  $R=0$  indica distribuição agregada,  $R=1$  indica distribuição aleatória,  $R= 2.15$  indica distribuição uniforme. Para a composição de ninhos, utilizamos ANOVA para comparar o número de operárias, pupas e larvas e Wilcoxon para comparar o número de machos nas estações seca e chuvosa. Usamos o software R v.4.0 para a análise de dados (R Core Team, 2021) e criação dos gráficos e QGIS 3.26 (2022) para construção de mapas.



### 3. RESULTADOS

#### 3.1 - Distribuição espacial dos ninhos

Todos os ninhos nas duas áreas foram encontrados em áreas de borda da floresta (Tabela 1) e estavam localizados mais frequentemente na base de palmeiras na área 1 e na base de árvores na área 2 (Figura 5). Na área 1, o índice de distribuição espacial dos ninhos foi  $R= 1.11$ , indicando distribuição aleatória (Figura 7-A). Na área 2 e o índice de distribuição espacial dos ninhos foi  $R= 0.59$ , indicando distribuição agregada (Figura 7-B)



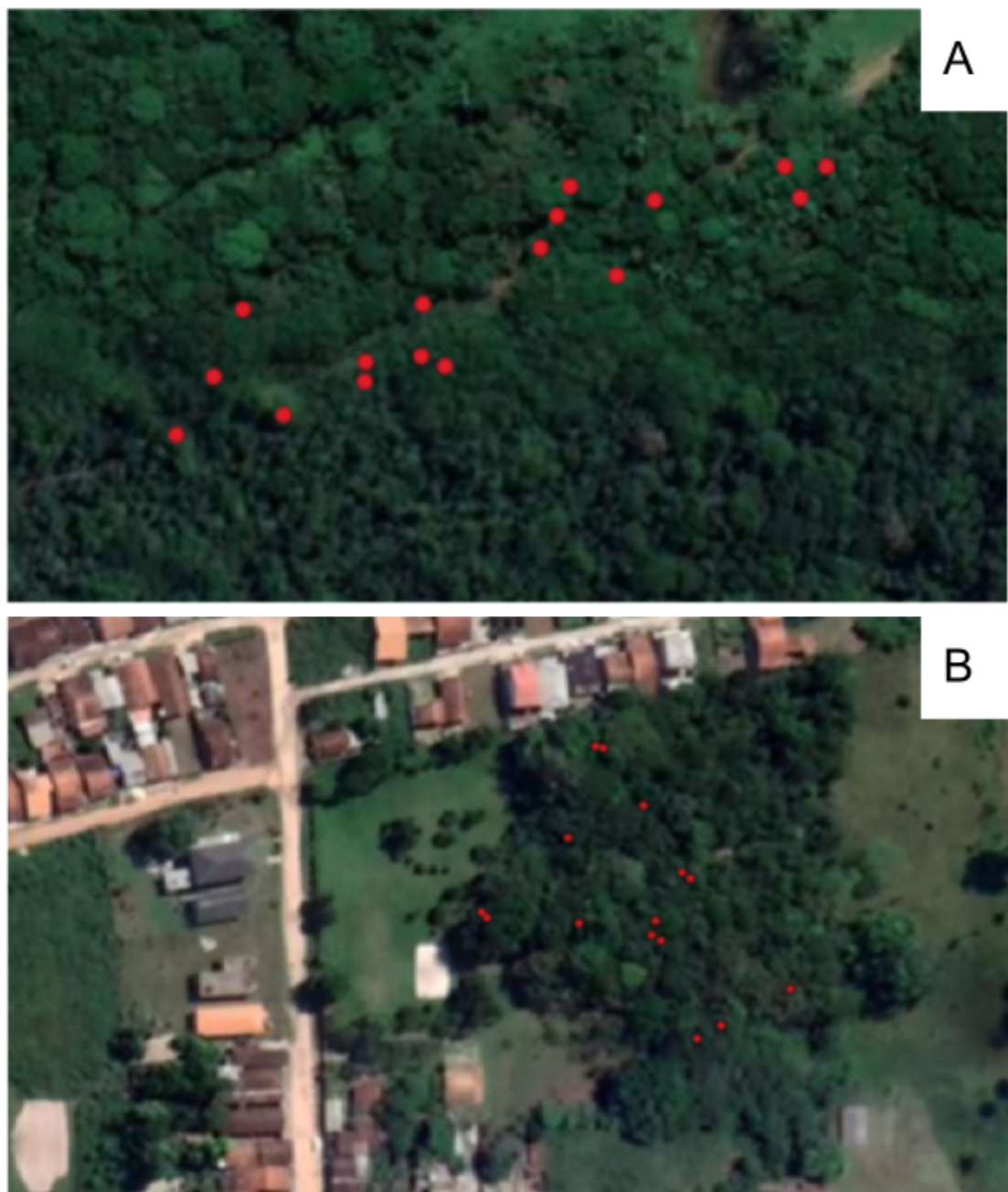
**Figura 6.** Ninho localizado na base de uma árvore na área 2 com a identificação de uma das entradas.

**Tabela 1.** Localização dos ninhos nas duas áreas de coleta de dados.

Ninho	Local	Latitude/Longitude
1	Área 1	-1.03261803276836 -46.7653390299528
2	Área 1	-1.03215199895203 -46.7643420025706
3	Área 1	-1.03222902864217 -46.7644069623202
4	Área 1	-1.03223497979342 -46.7647650372236
5	Área 1	-1.03215199895203 -46.7644450161606
6	Área 1	-1.03264301083981 -46.7652810271829
7	Área 1	-1.03266798891127 -46.7658499907702
8	Área 1	-1.03220103308558 -46.7649729922413
9	Área 1	-1.03263203054666 -46.7654759902507
10	Área 1	-1.0323519911617 -46.765045998618
11	Área 1	-1.03227303363382 -46.7650050111114
12	Área 1	-1.03281098417937 -46.765942024067
13	Área 1	-1.03249004110693 -46.7653350066393
14	Área 1	-1.0326799750328 -46.7654780019074
15	Área 1	-1.03276203386485 -46.7656779941171
16	Área 1	-1.03241996839642 -46.7648529633879
17	Área 1	-1.03250303305685 -46.7657779902219
1	Área 2	-1.04267003014683 -46.7630540393292
2	Área 2	-1.04232000187039 -46.7628729902207

3	Área 2	-1.04214901104569 -46.7629859782755
4	Área 2	-1.04214398190379 -46.7630080226808
5	Área 2	-1.04265301488339 -46.7633130401372
6	Área 2	-1.04263700544834 -46.7633279599249
7	Área 2	-1.0424159746617 -46.7630849685519
8	Área 2	-1.04270498268306 -46.762850023806
9	Área 2	-1.0425370093435 -46.7627409752458
10	Área 2	-1.04251898825168 -46.7627650313079
11	Área 2	-1.04297404177486 -46.7626549769192
12	Área 2	-1.04301301762461 -46.7627220321446
13	Área 2	-1.04286599904298 -46.7624600138515
14	Área 2	-1.0427219979465 -46.7628240399062
15	Área 2	-1.04266298934817 -46.7628389596939

---



**Figura 7.** Distribuição dos ninhos de *Dinoponera gigantea* em Bragança-Pa na área área 1 (7-A), composta por arbustos e árvores baixas, principalmente palmeiras (*Astrocaryum aculeatum*) e na área 2 (7-B), composta principalmente por árvores frutíferas naturais da região (*Platonia insignis*) e pequenos arbustos. Cada ponto vermelho representa um ninho.

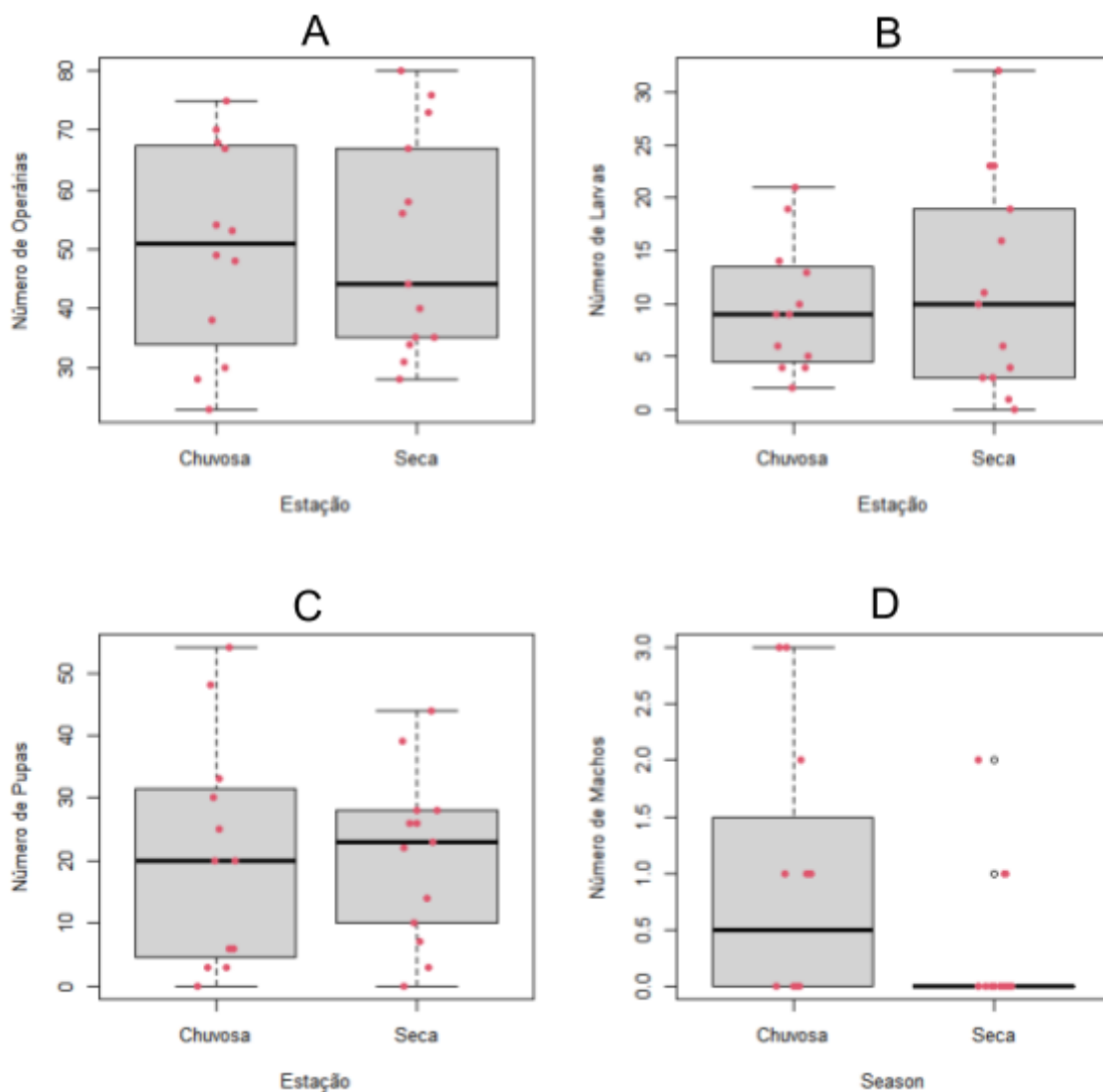
### 3.2 - Composição dos ninhos

A média do número de indivíduos nas colônias foi de  $50,40 \pm 17,79$  (média seguida de desvio padrão) operárias,  $20,72 \pm 15,45$  pupas,  $10,68 \pm 8,33$  larvas e  $0,6 \pm 0,95$  machos. Nas colônias coletadas no período chuvoso a média foi  $50,25 \pm 17,64$  operárias,  $20,66 \pm 18,08$  pupas,  $9,66 \pm 0,06$  larvas e  $0,91 \pm 1,16$  machos, e no período seco foi  $50,53 \pm 18,65$  operárias,  $20,76 \pm 13,34$  pupas,  $11,61 \pm 10,15$  larvas e  $0,30 \pm 0,63$  machos. Os machos foram registrados em apenas 9 dos 25 ninhos escavados. Apenas 1 ninho não continha larvas e dois ninhos não continham pupas (Tabela 2). Não encontramos diferenças significativas no número de operárias ( $F=0.002$ ,  $p=0.96$ ), larvas ( $F=0.33$ ,  $p=0.05$ ), pupas ( $F=0$ ,  $p=0.98$ ) e machos ( $W=62.5$ ,  $p=0.19$ ) nas estações seca e chuvosa (Figura 8).

**Tabela 2.** Composição das colônias de *Dinoponera gigantea* nas estações chuvosa e seca

Ninho	Local	Operárias	Pupas	Larvas	Machos	Total	Estação
1	Área 1	68	30	14	1	113	Chuvosa
2	Área 1	70	25	9	0	104	Chuvosa
3	Área 1	54	6	9	0	69	Chuvosa
4	Área 1	38	6	6	0	50	Chuvosa
5	Área 1	30	3	2	0	35	Chuvosa
6	Área 1	53	3	4	0	60	Chuvosa
7	Área 1	23	20	19	0	62	Chuvosa
8	Área 1	49	20	10	3	82	Chuvosa
9	Área 1	48	54	4	3	109	Chuvosa
10	Área 1	28	0	5	1	34	Chuvosa
11	Área 1	67	48	13	2	130	Chuvosa
12	Área 1	75	33	21	1	130	Chuvosa
13	Área 1	34	23	11	0	68	Seca
14	Área 1	31	14	0	0	45	Seca
15	Área 1	73	28	16	1	118	Seca
16	Área 1	40	26	19	1	86	Seca
17	Área 1	67	39	23	2	131	Seca
18	Área 1	76	44	32	0	152	Seca
19	Área 1	44	10	3	0	57	Seca
20	Área 1	56	28	10	0	94	Seca
21	Área 1	80	22	6	0	108	Seca
22	Área 1	58	26	23	0	107	Seca

23	Área 1	35	0	1	0	36	Seca
24	Área 1	35	3	3	0	41	Seca
25	Área 1	28	7	4	0	39	Seca



**Figura 8.** Número de operárias (A), larvas (B), pupas (C) e machos (D) de *Dinoponera gigantea* nas estações seca e chuvosa. O eixo X mostra a estação e o eixo Y o número de indivíduos. O box destaca o primeiro, segundo e terceiro quartil e a linha central destaca a mediana.

#### 4. DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram diferenças no padrão de distribuição espacial dos ninhos nas duas áreas investigadas. Apesar da forte sazonalidade de chuvas na região, não houve diferença significativa na composição das colônias nas estações seca e chuvosa. Na área 1, a distribuição dos ninhos seguiu um padrão de distribuição aleatória e na área 2 um padrão de distribuição agregado. O padrão encontrado na área 2 pode ser um efeito da antropização da área, que limitou a dispersão das colônias ou pode estar relacionado à polidomia (Fourcassié & Oliveira, 2002). A média de operárias que encontramos nas colônias é menor que a média de  $84.0 \pm 13.4$  operárias descrita para a espécie (Fourcassié & Oliveira, 2002). Quanto a ausência de diferenças na composição dos ninhos, é possível que seja uma adaptação à reprodução realizada por operárias, já que o nascimento de novas operárias têm efeito na hierarquia, pois há um aumento no número de interações agonísticas na colônia (Monnin & Peeters, 1999). Quanto à produção de machos, nossos resultados corroboram os dados registrados para a espécie *D. quadriceps*, em que machos foram registrados o ano inteiro, mostrando que a produção e revoada de machos podem ser mais relacionadas à atividade sexual das operárias do que ao clima. Isso pode ocorrer porque a substituição da *gamergate* é um evento imprevisível, que faz com que os machos precisem estar sempre disponíveis (Vasconcelos, Santana & Souza, 2004).

Um estudo recente usando meta-análise, investigou padrões de sazonalidade na diversidade de formigas no Brasil, indicando que a maior riqueza e abundância de espécies de formigas ocorre durante a estação chuvosa (Queiroz et al, 2022). Apesar disso, não achamos diferenças na produção da prole entre as estações, que



poderiam indicar que talvez uma das estações fosse mais favorável para que o evento de fissão ocorresse.

*Dinoponera gigantea*, é uma das muitas espécies que compõem uma das mais diversas mirmecofaunas do planeta, a amazônica (Baccaro et al, 2015). Os conhecimentos sobre como essa espécie se dispersa no ambiente e como seu comportamento reprodutivo pode afetar essa dispersão ainda precisam ser mais investigados. Estudos que monitorem as colônias dessa espécie em campo e em todos os meses do ano podem nos ajudar a compreender melhor os padrões populacionais e de composição colonial que encontramos em nossos resultados. Desta forma, acreditamos que nossos resultados podem servir como motivação para novos estudos que possam aprofundar nossa compreensão sobre as dinâmicas populacionais durante as estações do ano e a composição dos ninhos de outras espécies de formigas nos biomas amazônicos, ampliando nosso escopo de informações sobre a mirmecofauna amazônica.

## Referências

*AntWeb* (n.d.). Version 8.83.3. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 28 December 2022.

Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernández, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., Souza, J. D., & Solar, R. (2015). *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. Manaus: Editora INPA, 388.

Behling, H., Cohen, M. C. & Lara, R. J. (2001). Studies on Holocene mangrove ecosystem dynamics of the Bragança Peninsula in north-eastern Pará, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167(3-4), 225-242.

Bernstein, R. A., & Gobbel, M. (1979). Partitioning of space in communities of ants. *The Journal of Animal Ecology*, 931-942.

Brew, C. R., O'Dowd, D. J., & Rae, I. D. (1989). Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia*, 80(4), 490-497.

Clark, P. J., & Evans, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35(4), 445-453.

Cronin, A. L., Molet, M., Doums, C., Monnin, T., & Peeters, C. (2013). Recurrent evolution of dependent colony foundation across eusocial insects. *Annu Rev Entomol*, 58(1), 37-55.

Cushman, J., Martinsen, G. D., & Mazeroll, A. I. (1988). Density- and size-dependent spacing of ant nests: evidence for intraspecific competition. *Oecologia*, 77(4), 522-525.

Del-Claro, K., Rico-Gray, V., Torezan-Silingardi, H. M., Alves-Silva, E., Fagundes, R., Lange, D., ... & Rodriguez-Morales, D. (2016). Loss and gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux*, 63(2), 207-221

Fourcassié, V., & Oliveira, P. S. (2002). Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. *Journal of Natural History*, 36(18), 2211-2227.

Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press.

Kempf, W. W. 1971. A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*(14), 369-394

Lach, L., Parr, C., & Abbott, K. (Eds.). (2010). *Ant ecology*. Oxford university press.

Lasmar, C. J., Bishop, T. R., Parr, C. L., Queiroz, A. C., Schmidt, F. A., & Ribas, C. R. (2021). Geographical variation in ant foraging activity and resource use is driven by climate and net primary productivity. *Journal of Biogeography*, 48(6), 1448-1459.

- Medeiros, J., & Araújo, A. (2014). Workers' extra-nest behavioral changes during colony fission in *Dinoponera quadriceps* (Santschi). *Neotropical entomology*, 43(2), 115-121.
- Monnin, T., Ratnieks, F. L., & Brandão, C. R. (2003). Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(1), 71-79.
- Moraes, B. C. D., Costa, J. M. N. D., Costa, A. C. L. D., & Costa, M. H. (2005). Variação espacial e temporal da precipitação no estado do Pará. *Acta Amazônica*, 35, 207-214.
- Overall, W. L. (1980) Observation on colony founding and migration of *Dinoponera gigantea*. *J Georgia Entomol Soc* 15:466–469
- Peeters, C., & Ito, F. (2001). Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annual review of entomology*, 46(1), 601-630.
- Peeters, C., & Molet, M. (2010). Colonial reproduction and life histories. *Ant ecology*, 159-176.
- QGIS Development Team (2022). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>".
- Queiroz, A. C., Marques, T. G., Ribas, C. R., Cornelissen, T. G., Nogueira, A., Schmidt, F. A., ... & Diehl-Fleig, E. (2023). Ant diversity decreases during the dry season: A meta-analysis of the effects of seasonality on ant richness and abundance. *Biotropica*, 55(1), 29-39.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Silveira, M.I., Oliveira, E.R., Kern, D.C., Costa, M.L. & Rodrigues, S.F.S (2011). O sítio Jabuti, em Bragança, Pará, no cenário arqueológico do litoral amazônico. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Humanas*, 6, 335-345
- Sousa, E. B. D., Costa, V. B. D., Pereira, L. C. C., & Costa, R. M. D. (2009). Variação temporal do fitoplâncton e dos parâmetros hidrológicos da zona de arrebentação da Ilha Canela (Bragança, Pará, Brasil). *Acta Botanica Brasilica*, 23, 1084-1095.
- Vasconcellos, A., Santana, G. G., & Souza, A. K. (2004). Nest spacing and architecture, and swarming of males of *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic Forest in Northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 64, 357-362.
- Wolda, H. (1978). Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology*, 369-381.

**Capítulo 3. Além dos agonísticos: *grooming* e fugas em hierarquias reprodutivas de *Dinoponera gigantea***

## RESUMO

Na maioria das espécies de formigas há uma casta morfológica de rainhas que realiza a reprodução e castas de operárias que realizam todas as outras atividades no ninho. Por outro lado, em algumas espécies não existe casta morfológica de rainhas e a reprodução é realizada pelas operárias. O que determina qual operária será a reprodutora, chamada de *gamergate*, são as hierarquias de dominância reprodutiva, definidas através de comportamentos agonísticos. Nosso objetivo foi entender se comportamentos de *grooming* (lamber o gáster de outra operária) e fugas também podem estar relacionados às hierarquias, pois em nossas observações pessoais notamos que eram muito frequentes nas colônias. Para isso, construímos hierarquias e redes sociais com os comportamentos agonísticos comumente relacionados às hierarquias e com os comportamentos de *grooming*. Comparamos as hierarquias e as redes e relacionamos aos *status* reprodutivo das operárias. Em seguida, construímos redes sociais com comportamentos de evitação de *grooming* e fugas e analisamos o grau de entrada e saída de comportamentos. Nossos resultados mostraram que o *grooming* (lamber o gáster) é um comportamento mais característico de *gamergates* e de operárias férteis e pode ser evitado pelas operárias. As *gamergates* não recebem lambidas no gáster. As fugas ocorrem principalmente diante de *gamergates* e operárias férteis. Esses comportamentos se mostraram como uma estratégia que pode ser menos custosa para a regulação das hierarquias nas colônias e podem ser utilizados para uma identificação mais precisa das operárias reprodutoras em estudos comportamentais, assim como, ampliam as possibilidades de investigações que podem levar a uma interpretação mais completa sobre as hierarquias reprodutivas, que até o momento eram entendidas a partir dos comportamentos agonísticos em grande parte dos trabalhos com formigas. Futuros estudos poderiam investigar o perfil de hidrocarbonetos cuticulares de formigas envolvidas nos comportamentos de *grooming* e fugas e ampliando a compreensão sobre as hierarquias.

**Palavras-chave:** Formigas sem rainha, Hierarquias de dominância reprodutiva, *Grooming*, Fugas, Redes sociais, Fertilidade

## ABSTRACT

In most ant species there is a morphological caste of queens that perform reproduction and worker castes that perform all other activities in the nest. On the other hand, in some species there is no morphological caste of queens and reproduction is carried out by workers. What determines which worker will be the breeder, called gamergate, are the reproductive dominance hierarchies, defined through agonistic behaviors. Our objective was to understand whether grooming behaviors (licking another worker's gaster) and escapes could also be related to hierarchies, as in our observations we noticed that they were very frequent in colonies. For this, we built hierarchies and social networks with agonistic behaviors commonly related to hierarchies and with grooming behaviors. We compare hierarchies and networks and relate them to the reproductive status of workers. We then build social networks with grooming and escape avoidance behaviors and analyze the indegree and outdegree of behaviors. Our results showed that grooming (licking the gaster) is a behavior more characteristic of gamergates and fertile workers and can be avoided by workers. Gamergates do not receive gaster licking. Escapes occur mainly in front of gamergates and fertile workers. These behaviors are shown to be a less costly strategy for regulating hierarchies in colonies and can be used for more accurate identification of reproductive workers in behavioral studies, as well as expanding the possibilities of investigations that can lead to a more accurate interpretation complete information about the reproductive hierarchies, which until now were understood from the agonistic behaviors in most of the works with ants. Future studies may investigate the cuticular hydrocarbon profile of ants involved in grooming and escape behaviors, expanding the understanding of hierarchies.

**Keywords:** Queenless ants, Reproductive dominance hierarchies, Grooming, Escapes, social networks, fertility

## 1. INTRODUÇÃO

Em animais, o acesso à reprodução pode ser regulado de modos diferentes, dependendo da espécie. Em algumas espécies de aves e mamíferos, todos os indivíduos podem reproduzir, por outro lado, em espécies eussociais, como muitas espécies de abelhas e vespas e todas as espécies de formigas, a maioria dos indivíduos não se reproduz (Maynard-Smith & Szathmary, 1995). Essas sociedades são caracterizadas pelo cuidado cooperativo com a prole, a sobreposição de gerações e a divisão do trabalho reprodutivo (Wilson, 1971). Em formigas, na maioria das espécies, há uma casta morfológica de rainhas que realiza o trabalho reprodutivo e castas de operárias que realizam todas as outras atividades na colônia, mas em algumas espécies não há casta de rainhas e todas as operárias são totipotentes, podendo realizar inclusive o trabalho reprodutivo (Hölldobler & Wilson, 1990, Holldobler & Carlin, 1985; Peeters & Crewe, 1984).

Nas espécies de formigas sem casta de rainha, interações agonísticas entre as operárias resultam em uma hierarquia para acesso à reprodução que determina a operária que acasala na colônia, chamada de *gamergate* (Peeters, 1993, Ito & Higashi, 1991; Oliveira & Holdobler, 1990; Monnin & Peeters, 1998; Monnin & Peeters, 1999). Desta forma, a hierarquia é um fenômeno que ocorre através da interações de dominância e subordinação entre indivíduos da mesma espécie que resulta na diferenciação das atitudes dos indivíduos após o conflito (Theraulaz, Bonabeau & Deneubourg, 1995).

Em *Dinoponera quadriceps* (espécie sem casta morfológica de rainha), quando a colônia fica sem *gamergate* há um aumento no número de interações agonísticas e, geralmente, a operária que substitui a *gamergate* é a que ocupava a

posição mais alta na hierarquia (Monnin e Peeters, 1999). Em algumas situações, quando uma operária tenta ocupar o lugar da *gamergate*, ela pode ser marcada quimicamente pela *gamergate* com feromônios da glândula de *Dufour* e as operárias que ocupam baixas posições na hierarquia cooperam com a *gamergate* immobilizando a operária desafiadora (Monnin, et al. 2002), que pode perder a possibilidade de ascender na hierarquia ou em alguns casos morrer (Monnin & Peeters, 1999). Assim como em *D. quadriceps* a formação de hierarquias também foi observada nas espécies *D. gigantea*, *D. australis* (Monnin, Ratnieks & Brandão, 2003) e *D. lucida* (Peixoto et al, 2008).

As formigas também podem usar outras estratégias para regular a reprodução. Em *Diacamma sp.*, em que a reprodução também é realizada por operárias, elas possuem um par de pequenos apêndices no tórax, chamados de *gemmae*, que é uma estrutura ligada à cópula e estocagem de esperma. Após o nascimento, as operárias têm suas *gemmae* mutiladas e isso impede o desenvolvimento da *bursa copulatrix* e da espermateca, que são estruturas fundamentais para a reprodução, mas quando a espécie fica sem reprodutora, a operária que eclode não tem a *gemmae* mutilada (Allard, Ito, Gobin, Tsuji & Billen, 2005). Conflitos pela reprodução podem estar relacionados a altos custos energéticos. Na espécie *Neoponera verenae*, as operárias que não participam dos conflitos passam mais tempo imóveis reduzindo os custos energéticos da colônia (Gobin, Heinze, Strätz & Roces, 2003).

A comunicação química tem um papel importante nas hierarquias reprodutivas, pois além indicar se um indivíduo é fértil ou não, os hidrocarbonetos cuticulares contém informações sobre o nível de atividade reprodutiva (Monnin, 2006; Monnin, Malosse & Peeters, 1998). A relação dos hidrocarbonetos cuticulares



com a atividade reprodutiva já foi bem investigada (Peeters, Monnin & Malosse, 1999; Tentschert et al, 2001; Heinze, Stengl & Sledge, 2002; Ichinose & Lenoir, 2009; Brunner, Kroiss & Heinze, 2009), assim como as interações agonísticas que ocorrem nas hierarquias.

Em observações pessoais, notamos que os comportamentos de lamber o gáster de uma companheira de ninho, que consideramos como *grooming*, por se tratar de um comportamento direcionado à cobertura do corpo (Spruijt, Van Hooff & Gispen, 1992), era muito frequentemente executado pela *gamergate*. Esse comportamento era evitado por algumas operárias e em algumas situações, as operárias fugiam diante da *gamergate*. Sendo assim, baseados na premissa de que comportamentos agonísticos podem provocar ferimentos ou mesmo a morte de operárias (Monnin & Peeters, 1999), nossa hipótese é que outros comportamentos também podem estar relacionados à regulação das hierarquias reprodutivas por serem potencialmente menos custosos. Presumimos que as lambidas no gáster podem ser mais executadas por *gamergates* e operárias férteis e que operárias podem evitar ter o gáster lambido ou fugir quando estão diante da *gamergate*. Dessa forma, nosso objetivo foi compreender se esses comportamentos que ainda não foram investigados no gênero *Dinoponera* podem estar relacionados às hierarquias reprodutivas.

## 2. MÉTODO

### Área de Estudo

O estudo ocorreu nos municípios de Bragança (1°02'15.4"S 46°46'02.5"W) e Santa Bárbara (01°13'25"S 48°17'40"W), no Estado do Pará, Brasil, em áreas de florestas primárias e secundárias, onde a espécie é frequentemente encontrada.

## **Espécie estudada**

*Dinoponera gigantea* (Figura 1) é uma espécie que ocorre em florestas tropicais, especificamente, na costa da Guiana, Peru e no Brasil (Estados do Pará, Maranhão e Mato Grosso). As operárias medem cerca de 3 cm ou mais (Kempf, 1971) e as colônias têm em média 85 operárias. As atividades fora do ninho ocorrem mais intensamente ao amanhecer e ao anoitecer, associadas com a temperatura, sendo o forrageio realizado exclusivamente no chão, por cerca de 10 m em torno do ninho. Entre 27 a 40% das operárias realizam atividades fora do ninho, como manutenção ou forrageio (Fourcassié & Oliveira, 2002). A espécie nidifica na base de árvores, palmeiras e cipós e se alimenta de recursos vegetais, como sementes e frutas, caça pequenas presas vivas e procura animais mortos. Durante o forrageio, pode haver agressão intraespecífica, que pode ser mais intensa quando a distância é maior entre as colônias (Fourcassié & Oliveira, 2002).



**Figura 1.** Operária de *Dinoponera gigantea* durante o forrageio em Bragança, Pará.

### **Procedimento geral**

Para encontrar os ninhos, colocamos iscas de maçã e mel ou larvas de *Tenebrio molitor* diante de forrageiras ou em suas mandíbulas e as seguimos até o ninho. Confirmamos a localização do ninho observando se havia entrada e saída de operárias e marcamos com GPS. Escavamos 10 colônias, sendo cinco em Bragança/Pa e cinco em Santa Bárbara/Pa. Coletamos todos os adultos e prole de cada colônia. Em laboratório, os indivíduos de cada colônia foram transferidos para ninhos artificiais de gesso (Figura 2), medindo 40 cm x 29 cm que continham 5 câmaras e eram montados em uma caixa plástica, conectados por um tubo plástico (5 cm de diâmetro) à uma área de forrageio, também de plástico e com a mesma medida. Os ninhos eram tampados com vidro e cobertos com plástico vermelho,

para minimizar a incidência da luz. As colônias foram alimentadas 3 vezes por semana com larvas de *Tenébrio molitor*, mistura de maçã e mel e água *ad libitum*. A iluminação, a temperatura e a umidade foram mantidas em condições naturais (28 °C e 68% de umidade relativa do ar).



**Figura 2.** Ninho artificial de gesso (parte exposta onde é possível ver as operárias através de um vidro) conectado à área de forrageio (caixa plástica fechada por uma tampa).

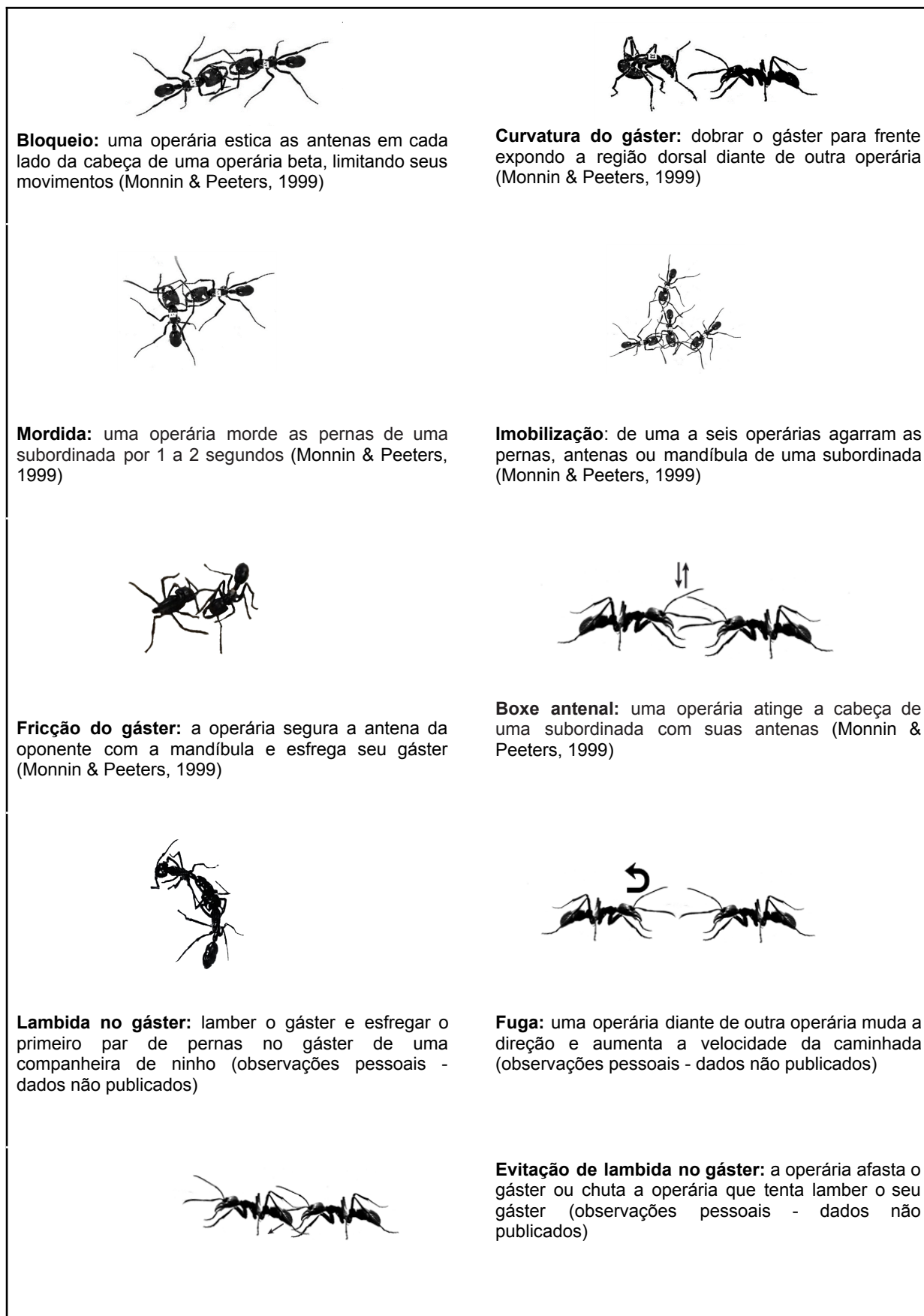
### 2.1. Observação e registros dos comportamentos

As colônias coletadas foram numeradas e todas as operárias foram identificadas no tórax com código de cores com canetas de tinta à base de óleo da marca Unipaint ou etiquetas plásticas numéricas (Figura 3), no máximo dois dias

antes do início das observações. Observamos cada colônia por 5 dias consecutivos (3 sessões de 1h, distribuídas ao longo do dia) totalizando 15h de observação. Registramos todas as ocorrências dos comportamentos agonísticos (boxe antenal, bloqueio, mordida, curvatura do gáster, fricção do gáster e imobilização) relacionados à hierarquia (Figura 4) (Monnin & Peeters, 1999) e todas as ocorrências dos comportamentos de *grooming* (apenas lambidas no gáster) (Figura 4). Registramos apenas as lambidas no gáster, pois em observações prévias notamos que eram mais executadas por *gamergates* e as *gamergates* não recebiam lambidas em seu gáster. Durante as observações das cinco últimas colônias também registramos os comportamentos de evitação de lambidas no gáster e fuga (Figura 4). Registramos as operárias envolvidas nos comportamentos e a direção do comportamento (operária que executa e operária alvo). Comportamentos que ocorreram de maneira simétrica, foram registrados como um comportamento separado para cada operária.



**Figura 3.** Operárias de *Dinoponera gigantea* marcadas com etiquetas numéricas (A) e com código de cores (B).

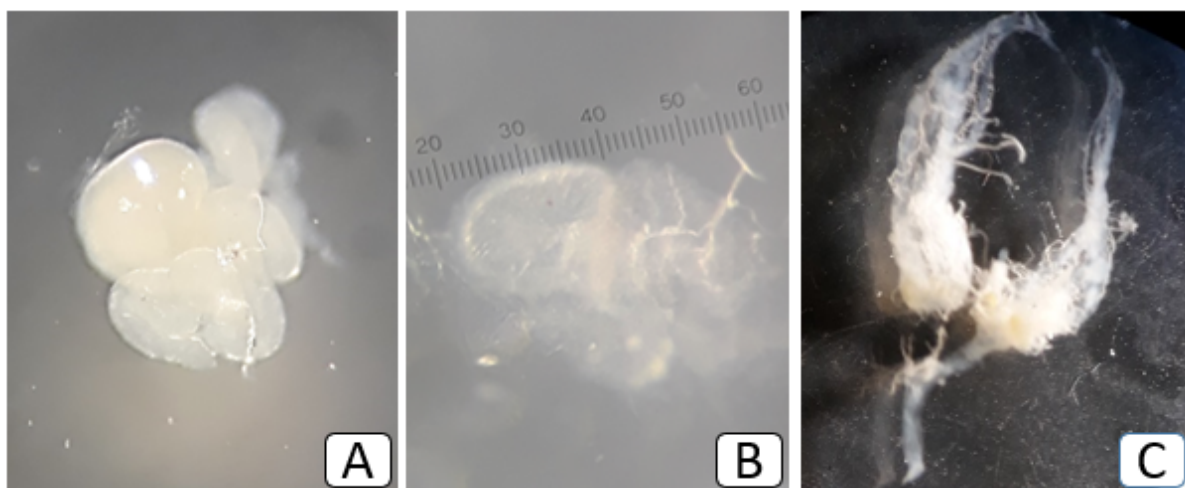


**Figura 4.** Comportamentos registrados durante as observações

## 2.2. Fertilidade e *status* de cópula

Em no máximo 24 horas após o registro dos comportamentos, todas as operárias que participaram das interações comportamentais foram eutanasiadas por congelamento (-18 °C) para dissecação, para determinar o grau de ativação ovariana e a presença de esperma na espermateca.

Para calcular o índice desenvolvimento ovariano, contamos o total de oócitos basais. A fertilidade das operárias foi determinada de acordo com o número de oócitos desenvolvidos: indivíduos altamente férteis (cinco a seis oócitos desenvolvidos), indivíduos moderadamente férteis (de um a quatro oócitos desenvolvidos) e indivíduos inférteis (oócitos não desenvolvidos) (Yagound et al., 2014; Fresneau, 1994). A espermateca foi examinada (se preenchida ou vazia) para determinar o status de cópula (Figura 5). As amostras foram dissecadas em água e observadas em um Microscópio Estereoscópio Trinocular LED Modelo DI-106T, com aumento de 100%.



**Figura 5.** Espermateca preenchida (A), espermateca vazia (B) e ovários de uma operária altamente fértil (C).

### 2.3. Construção das hierarquias

Para construção das hierarquias utilizamos o *Glicko Rating Systems* (Glickman, 1995), que é um modelo dinâmico de comparação emparelhada que classifica os indivíduos tendo como base a sequência temporal de vitórias e derrotas dos indivíduos e também indica o quanto a classificação é confiável, através do desvio padrão. Quando o desvio padrão é baixo, significa que a classificação é confiável, pois indica que o indivíduo compete frequentemente (Glickman, 1995). O *Glicko Rating Systems* faz parte do pacote *Compete* (Curley, 2015) do R (R Core Team, 2020). Utilizamos o sistema para classificar os indivíduos de cada colônia considerando os comportamentos agonísticos e o comportamento de lambar o gáster, para entender qual a posição cada indivíduo ocupa na hierarquia e comparamos as classificações com os *status* de fertilidade e cópula. Como o comportamento de imobilização pode envolver muitas operárias ao mesmo tempo, não utilizamos para a construção da hierarquia.

### 2.4. Construção das Redes sociais

As redes sociais buscam entender os sistemas sociais considerando as relações entre as entidades que fazem parte do sistema (Figura 6). Em uma rede social os indivíduos são definidos como pontos (ou nós) e as relações entre eles como linhas (ou arestas), que quando se cruzam formam uma rede. O número de arestas incidentes em um nó é chamado de grau. Os padrões de interação na rede são explorados matematicamente ou visualmente, para entender seus efeitos nos indivíduos ou grupos, através de métricas que descrevem a estrutura das redes ou dos aspectos da posição dos indivíduos nas redes (Figura 6) (Borgatti, Everett & Johnson, 2013; Scott, 2012).

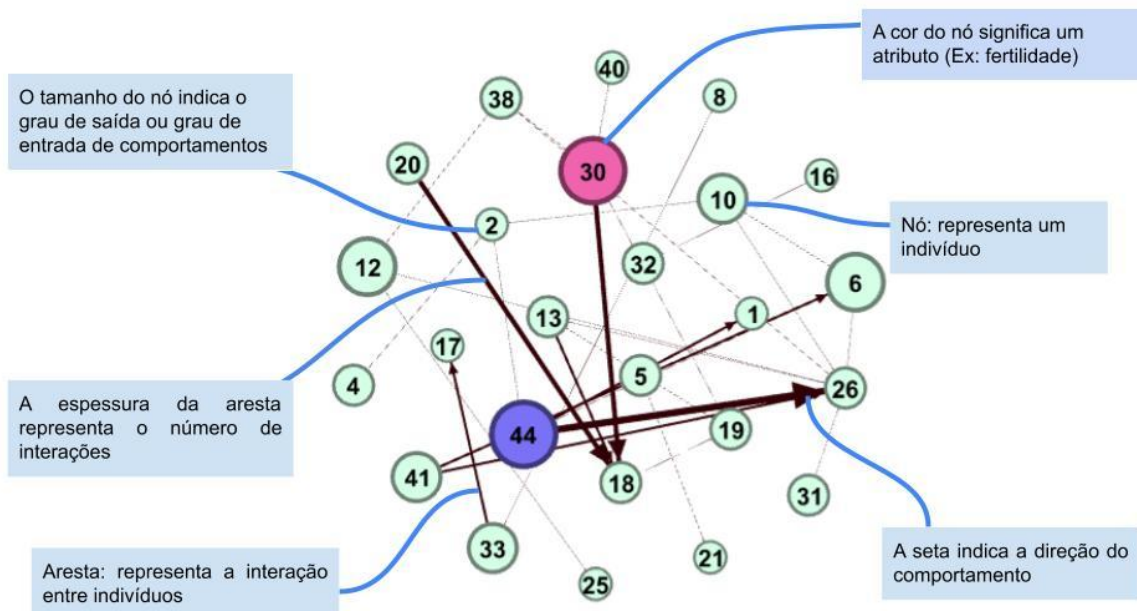


Uma das métricas utilizadas é a linearidade, que mede o quão as relações são transitivas, ou seja, se um indivíduo A domina um indivíduo B e um indivíduo B domina um indivíduo C, então o indivíduo A também domina o indivíduo C (De Vries, 1998). O *steepness* é uma métrica que se refere ao tamanho das diferenças que indivíduos em rankings de adjacentes tem para vencer encontros de dominância. Quando os valores encontrados são mais próximos de zero, significa que a hierarquia é mais igualitária (De Vries, Stevens, & Vervaecke, 2006), ou seja, as relações de dominância são pouco consistentes, instáveis e relativamente intransitivas (Stevens, Vervaecke, De Vries & Van Elsacker, 2007). A consistência direcional é uma métrica que quantifica a direcionalidade do comportamento em interações sociais para entender o número de comportamento dados e recebidos e desta forma, o grau de assimetria das interações em uma rede, considerando o total do número de interações na direção mais frequente (H) menos o número de interação na direção pouco frequente (L) dividido pelo total de interações de todos os indivíduos do grupo. Quando o resultado está próximo de 1 a maioria das relações diádicas são unidirecionais (Leiva, Solanas & Salafranca, 2008).

Para entender o papel do *grooming* (lambidas no gáster), construímos duas redes sociais para cada colônia (uma rede de comportamentos agonísticos e uma rede de comportamentos de lambidas no gáster), pois cada tipo de relação tem uma estrutura diferente e diferentes implicações para os nós (Borgatti, Everett & Johnson, 2013). Utilizamos o Software Gephi (Bastian, Heymann & Jacomy, 2009) e o pacote Compete (Curley, 2016) do R (R Core Team, 2020). Analisamos a 1) consistência direcional, sendo que o índice vai de 0 (a probabilidade de que o comportamento ocorra em cada direção entre indivíduos é igual) a 1 (o comportamento segue sempre a direção mais frequente), 2) linearidade (De Vries,

1998), que pode ir de 0 (linearidade ausente) a 1 (estritamente linear), 3) *steepness*, sendo que 0 indica que as diferenças são muito pequenas e 1 indica que são muito grandes 4) grau de entrada (comportamento dos outros direcionados ao indivíduo) e grau de saída (comportamento do indivíduo direcionados aos outros). Comparamos as redes de comportamentos agonísticos com as redes de lambidas no gáster.

Para entender o papel das fugas e evitação de lambidas no gáster construímos gráficos de redes sociais e analisamos o grau de entrada e saída de comportamentos, utilizando o Software Gephi (Bastian, Heymann & Jacomy, 2009).



**Figura 6.** A figura mostra um exemplo como analisar visualmente algumas características de uma rede social. Os nós representam os indivíduos. O número dentro dos nós é a identidade das operárias. As arestas representam os comportamentos. A seta representa a direção do comportamento. O tamanho e cor do nós indicam os seus atributos. A espessura das arestas representa o número de interações.

### 3. RESULTADOS

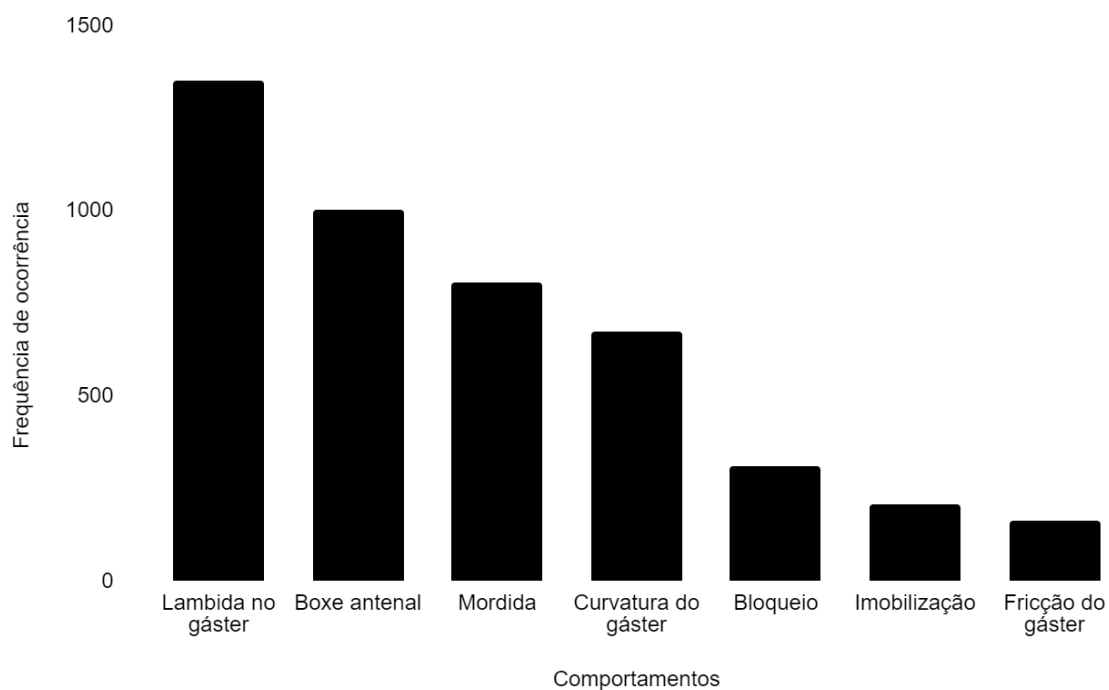
#### 3.1. Observação e registros dos comportamentos

As colônias tinham em média  $52,7 \pm 16,99$  (média seguida de desvio padrão) operárias,  $21,2 \pm 13,81$  pupas,  $13,2 \pm 7,34$  larvas e  $0,4 \pm 0,69$  machos (Tabela 1). Registramos 4515 comportamentos durante as observações (Figura 7), dentre eles [lambidas no gáster](#), [bloqueio](#), [boxe antenal](#), [mordida](#), [curvatura do gáster](#), [imobilização](#) e [fricção do gáster](#). A lambida no gáster foi o comportamento mais frequente e, dentre os comportamentos agonísticos, o boxe antenal foi o mais frequente. A imobilização aconteceu em 4 das 10 colônias (colônias 1, 2, 3 e 8). Os bloqueios foram registrados em apenas 5 colônias (colônias 6, 7, 8, 9, 10) e 97,74% das vezes em que ocorreram foram executados pelas *gamergates*. As *gamergates* executaram mais os comportamentos de bloqueio e lambidas no gáster (Figura 8) e as operárias altamente férteis, os comportamentos de lambidas no gáster e curvatura do gáster (Figura 9).

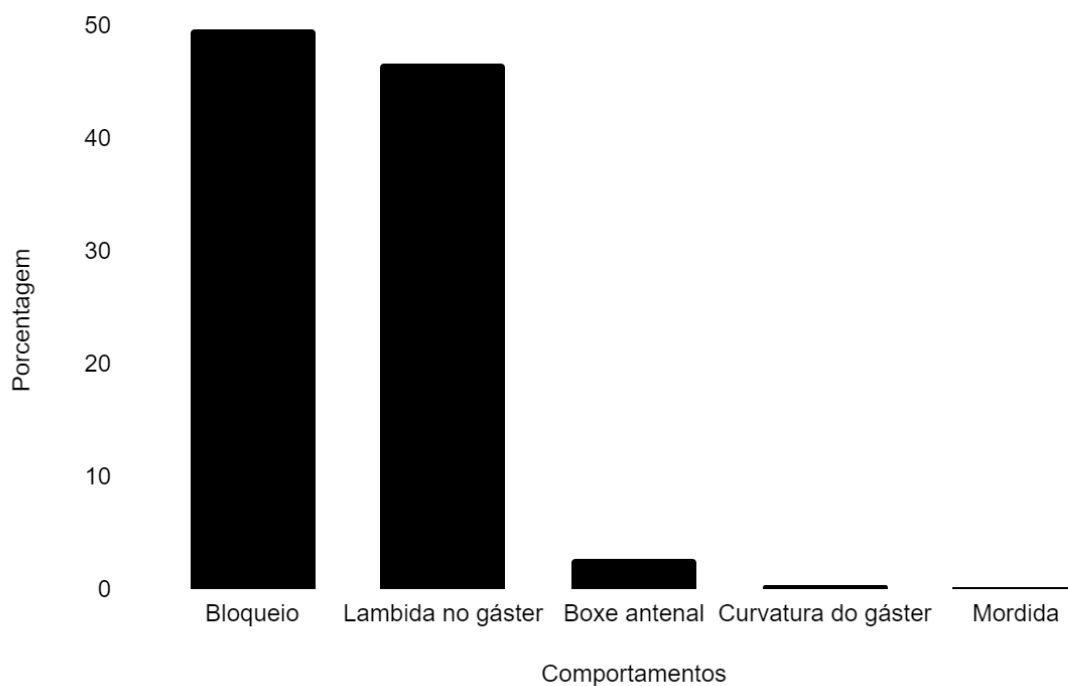
**Tabela 1.** Composição das colônias de *Dinoponera gigantea* coletadas em Bragança/Pa e Santa Bárbara/Pa

Colônia	Local	Operárias	Pupas	Larvas	Machos
1	Bragança/Pa	61	20	15	0
2	Bragança/Pa	68	30	14	1
3	Bragança/Pa	70	25	9	0
4	Bragança/Pa	54	6	9	0
5	Bragança/Pa	38	6	6	0
6	Santa Bárbara/Pa	26	14	2	0
7	Santa Bárbara/Pa	46	16	15	0
8	Santa Bárbara/Pa	30	27	14	0

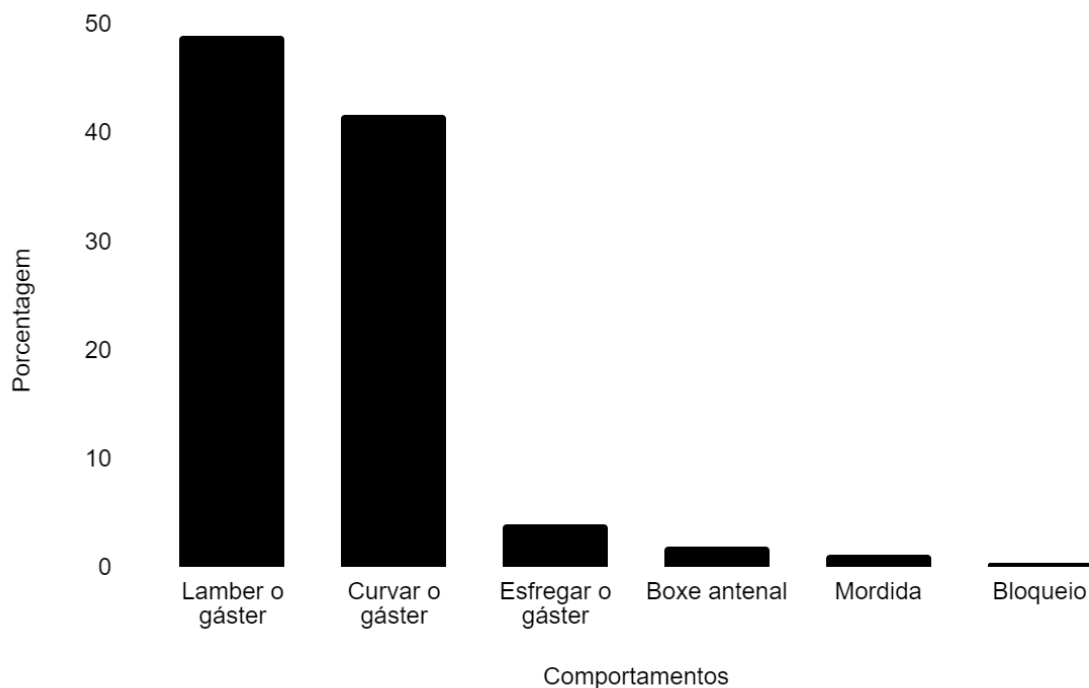
9	Santa Bárbara/Pa	60	53	28	1
10	Santa Bárbara/Pa	74	15	20	2
Média		52,7	21,2	13,2	0,4
Desvio padrão		17,00	13,81	7,35	0,70



**Figura 7.** Destaca os comportamentos registrados nas colônias. No eixo x estão os comportamentos e no eixo y a frequência de ocorrência dos comportamentos



**Figura 8.** Destaca os comportamentos das *gamergates*. No eixo x estão os comportamentos e no eixo y a porcentagem de comportamentos registrados



**Figura 9.** Destaca os comportamentos das operárias altamente férteis. No eixo x estão os comportamentos e no eixo y a porcentagem de comportamentos registrados

### 3.2. Status de fertilidade e cópula

Registramos *gamergates* em 8 das 10 colônias observadas. Em 6 das colônias com *gamergate* também havia uma operária altamente fértil não acasalada e em 4 colônias, operárias moderadamente férteis. Nas duas colônias sem *gamergate*, havia 1 operária altamente fértil e uma operária moderadamente fértil em cada colônia. Algumas colônias, continham muitas operárias jovens e devido à fragilidade das estruturas, o status de fertilidade e cópula não pode ser determinado (Tabela 2).

**Tabela 2.** Status de fertilidade e cópula das operárias nas colônias

Colônia	Gamergate	Altamente fértil	Moderadamente fértil	Infértil	Não avaliada	Número de operárias
1	1	1	1	44	1	48
2	0	1	1	43	0	45
3	1	0	0	51	0	52
4	1	1	0	37	0	39
5	1	0	1	30	0	32
6	1	1	0	16	0	18
7	0	1	1	33	1	36
8	1	0	1	32	2	36
9	1	0	1	40	2	44
10	1	1	0	25	1	28
Total	8	6	6	351	7	378

### 3.3. Construção das hierarquias

Nas hierarquias (Tabela 3 e Apêndice B) apenas 1 *gamergate* não ocupava a primeira posição no ranking de lambidas no gáster e apenas metade das *gamergates* ocupavam a primeira posição no ranking de comportamentos agonísticos. A *gamergate* da colônia 3 que estava na segunda posição em lambidas no gáster, estava com os órgãos internos deteriorados, mas detectamos a presença de um ovo, isso pode indicar que talvez ela estivesse sendo substituída por outra operária, por estar em idade avançada. Nas duas colônias sem *gamergate*, as operárias altamente férteis ocupavam a primeira posição nos rankings de lambidas no gaster.

**Tabela 3.** Posição das *gamergates* e operárias altamente férteis nos rankings de comportamentos agonísticos (AGO) e lambidas no gaster (LAG) nas colônias

Colônia	ID	Status	Ranking (AGO)	Ranking (LAG)
1	29	<i>gamergate</i>	4 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
1	7	altamente fértil	-	2 <sup>a</sup>
2	15	altamente fértil	1 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
3	73	<i>gamergate</i>	21 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>
4	23	<i>gamergate</i>	1 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
4	66	altamente fértil	-	3 <sup>a</sup>
5	22	<i>gamergate</i>	-	1 <sup>a</sup>
6	23	<i>gamergate</i>	1 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
6	26	altamente fértil	11 <sup>a</sup>	-

7	18	altamente fértil	6 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
8	34	<i>gamergate</i>	1 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
9	81	<i>gamergate</i>	2 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
10	25	<i>gamergate</i>	1 <sup>a</sup>	1 <sup>a</sup>
10	15	altamente fértil	2 <sup>a</sup>	2 <sup>a</sup>

### 3. 4. Redes sociais

#### Redes de lambidas no gaster e comportamentos agonísticos

Nas redes sociais, a consistência direcional foi mais alta em todas as colônias nas redes de lambidas no gáster. A linearidade foi mais alta na maioria das colônias nas redes de lambidas no gáster. Quanto ao *steepness*, não encontramos prevalência de um valor mais alto na maioria das colônias em nenhum tipo de rede (Tabela 4).

**Tabela 4.** Consistência direcional, linearidade e *steepness*, nas colônias nas redes de comportamentos agonísticos (AGO) e lambidas no gáster (LAG) .

Colônia	Consistência direcional (AGO)	Consistência direcional (LAG)	Linearidade (AGO)	Linearidade (LAG)	<i>Steepness</i> (AGO)	<i>Steepness</i> (LAG)
1	0.8782609	0.8883721	0.1475676	0.09696352	0.0310014	0.01677322
2	0.6173913	0.9659091	0.09329122	0.1170844	0.02293077	0.01658044
3	0.95	0.978022	0.1344993	0.08122634	0.02670177	0.00606134
4	0.9247312	0.9850746	0.1008564	0.1154081	0.01229991	0.01547047
5	0.8765432	0.9142857	0.1235895	0.1378388	0.01310914	0.02081613
6	0.8333333	1	0.1533366	1	0.03493834	0.75



7	0.6059113	0.88	0.1088264	0.116818	0.01756533	0.008786196
8	0.88	0.9774436	0.1175946	0.117401	0.008786196	0.02020805
9	0.8565022	1	0.1020533	0.09330787	0.0183638	0.008296383
10	0.8695652	0.9140625	0.1805724	0.2040327	0.02609926	0.05475158

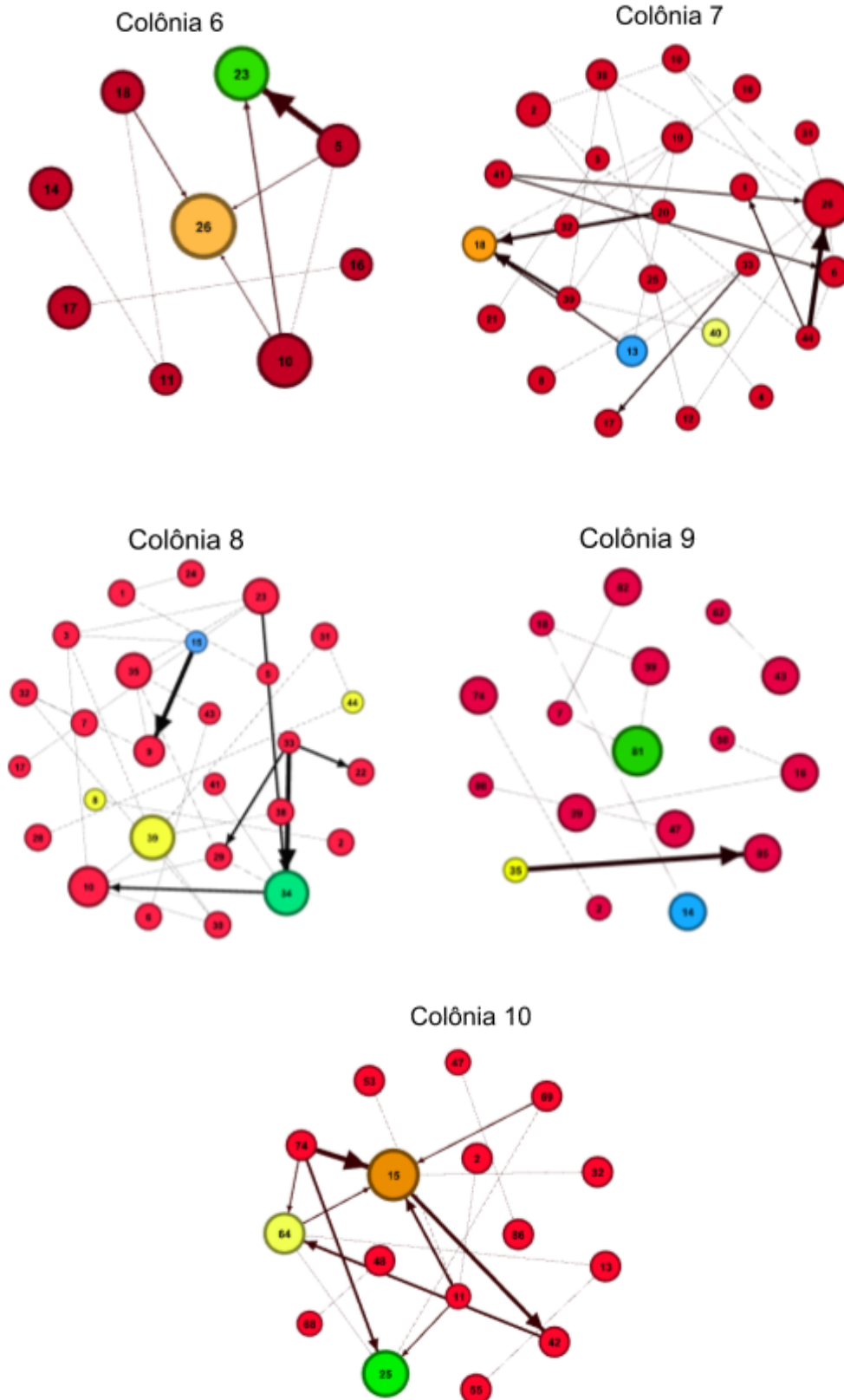
Todas as *gamergates* tiveram valor zero em grau de entrada na rede de lambidas no gáster e apenas uma *gamergate* obteve o valor 2 em grau de entrada na rede de comportamentos agonísticos. Quanto ao grau de saída de comportamentos das *gamergates* na rede de lambidas no gáster foi maior que nas redes de comportamentos agonísticos (Tabela 5. Figuras 1 a 10 - Material suplementar).

**Tabela 5.** Grau de entrada e saída de comportamentos das *gamergates* nas redes de comportamentos agonísticos (AGO) e lambidas no gáster (LAG). A sigla “na” indica que a formiga não interagiu na rede.

Colônia	Gamergate ID	Grau de saída (LAG)	Grau de saída (AGO)	Grau de entrada (LAG)	Grau de entrada (AGO)
1	29	19	1	0	0
3	73	11	1	0	0
4	23	10	5	0	0
5	22	13	na	0	na
6	23	1	3	0	0
8	34	21	na	0	na
9	81	16	1	0	0
10	25	7	1	0	2

### **Redes de comportamentos de evitação de lambidas no gáster e fugas**

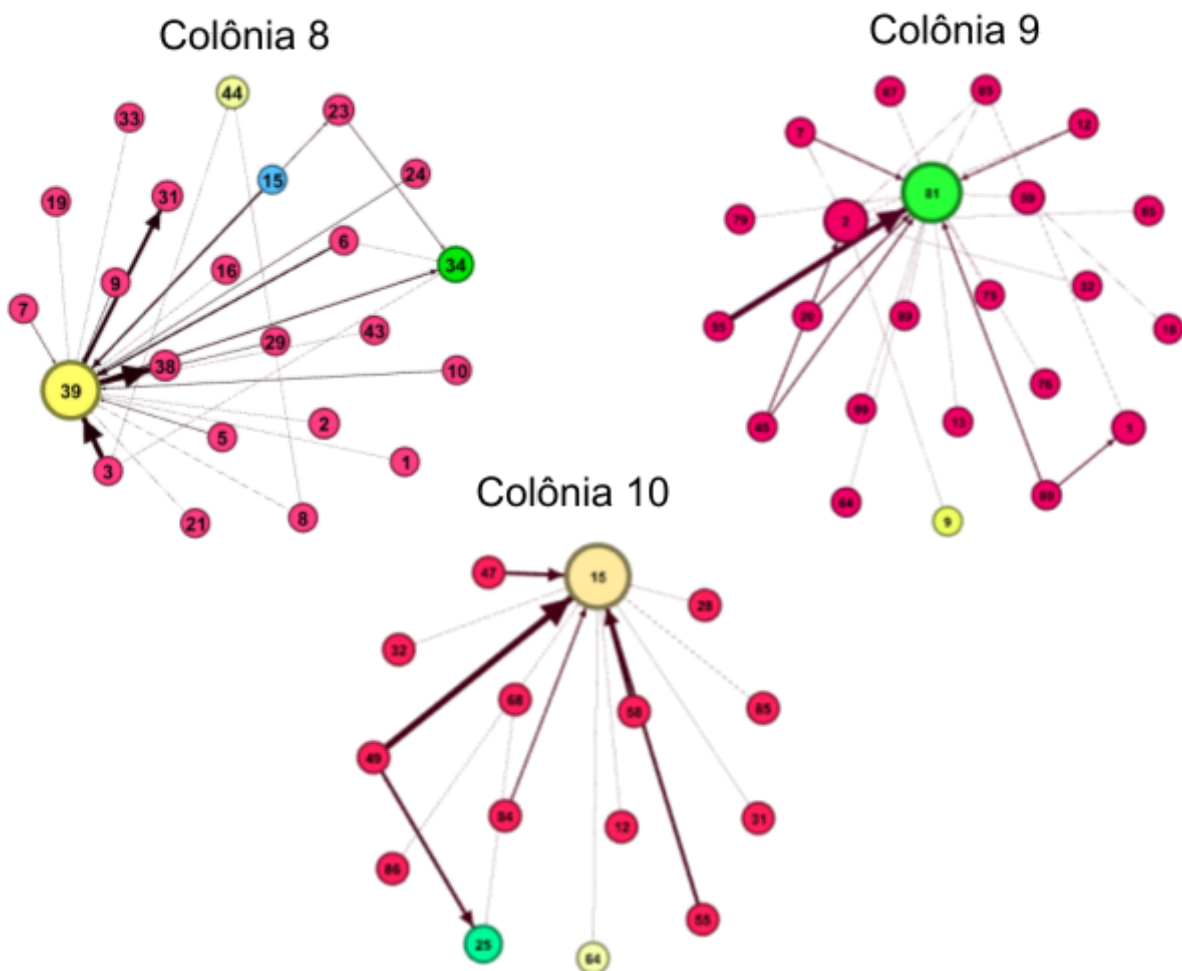
Os comportamentos de [evitação de lambidas no gáster](#) ocorreram mais frequentemente diante das *gamergates* e operárias altamente férteis, mas também ocorreram diante de operárias que não estavam férteis (Figura 10). Em apenas uma colônia (colônia 9), o grau de entrada de evitações de lambidas no gáster foi maior para a *gamergate*. Nas colônias em que havia um operária altamente fértil e uma *gamergate*, o grau de entrada foi maior para as operárias férteis e na colônia em que havia uma *gamergate* e um operária jovem, o grau de entrada foi o mesmo para as duas.



**Figura 10.** Redes de comportamentos de evitação de lambidas no gáster nas colônias 6, 7, 8, 9, 10. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para altamente fértil, azul para moderadamente fértil, vermelho

para infértil e amarelo para o status de fertilidade e cópula não determinados. O tamanho dos nós representa o grau de entrada de comportamentos e a espessura das arestas representa o número de comportamentos. A seta indica a direção do comportamento.

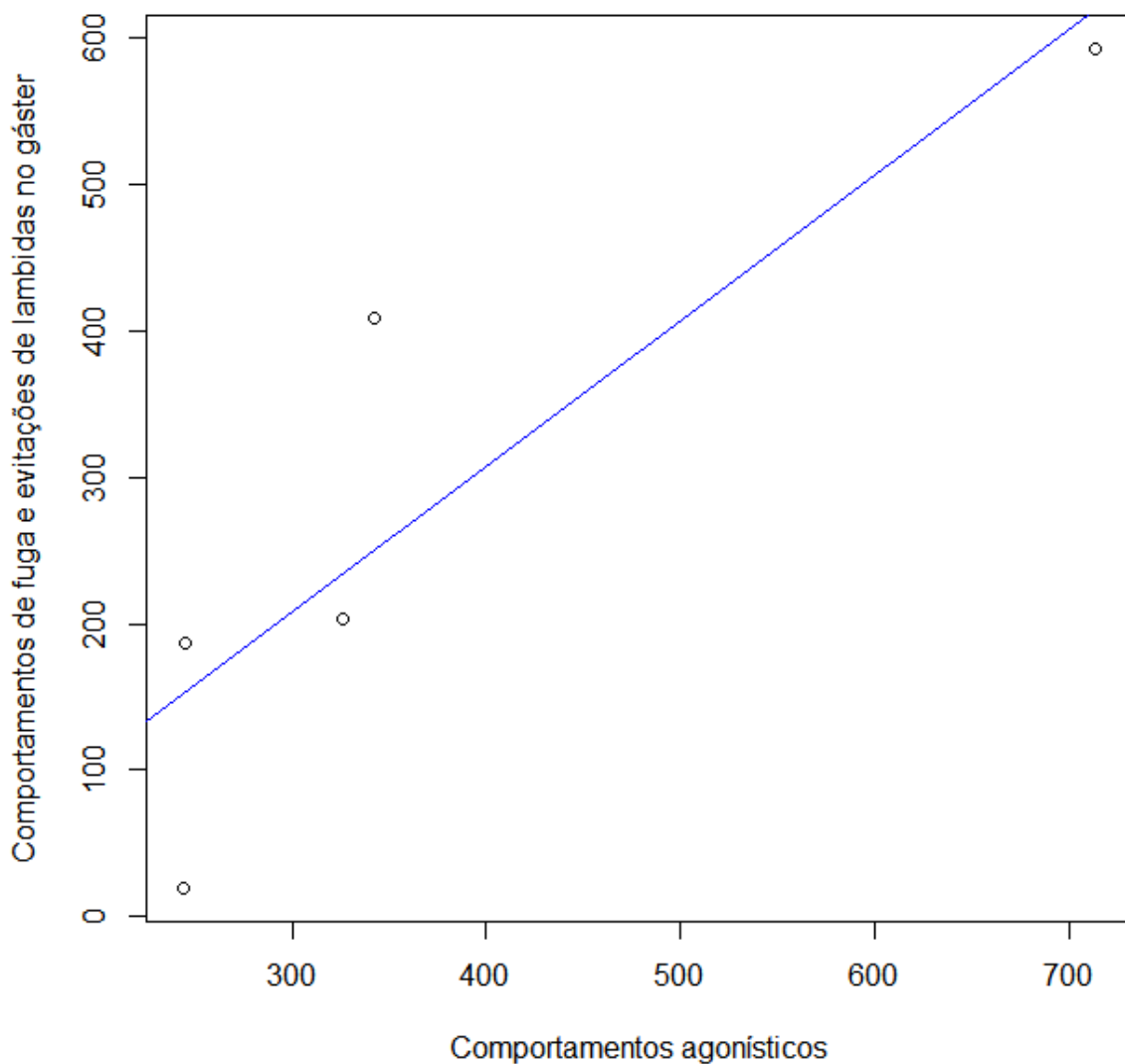
Quanto ao comportamento de [fuga](#), na colônia 8 a operária com maior grau de entrada era um operária jovem que não teve o status de fertilidade e cópula determinado. Na colônia 9 a gamergate teve o maior grau de entrada e na colônia 10, a operária altamente fértil (Figura 10).



**Figura 10.** Redes de comportamentos de fuga nas colônias 8, 9 e 10. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para altamente fértil, azul para moderadamente fértil, vermelho para infértil e amarelo para status de fertilidade e cópula não determinados. O tamanho dos nós representa o grau de entrada de comportamentos e a espessura das arestas representa o número de comportamentos.

### Correlação entre o número de comportamentos de evitação de lambidas no gáster e fugas e comportamentos agonísticos

Encontramos correlação positiva entre o número de comportamentos de evitação de lambidas no gáster e fugas e comportamentos agonísticos recebidos nas colônias ( $S = 4.4409e-15$ ,  $p = 0.01$ ) (Figura 11).



**Figura 11.** Comportamentos de evitação de lambidas no gáster e fugas e comportamentos agonísticos recebidos nas colônias 6, 7, 8, 9 e 10. O eixo x mostra o número de comportamento agonísticos e o eixo y mostra o número de comportamentos de evitação de lambidas no gáster e fugas

#### 4. DISCUSSÃO

Confirmamos nossa hipótese de que a lambida no gáster é um comportamento frequente em colônias de *Dinoponera gigantea*, e é importante no estabelecimento da hierarquia. A lambida no gáster parece ter uma função diferente das lambidas em outras partes do corpo, pois confirmamos que nenhuma *gamergate* tem o gáster lambido. A lambida no gáster foi o comportamento mais frequentemente observado em *gamergates* e operárias férteis e é evitada por operárias de qualquer status de fertilidade e cópula. Também registramos que as operárias podem fugir diante de *gamergates* e operárias férteis.

Na literatura, as hierarquias reprodutivas têm mostrado principalmente o papel dos comportamentos agonísticos como relacionados à regulação da reprodução em espécies com *gamergate* (Monnin et al, 2002; Monnin & Peeters, 1999; Peixoto et al., 2008), mas poucos estudos apontam para o papel de outros comportamentos. Não encontramos grandes diferenças nas métricas das redes considerando os dois tipos de comportamentos, o que pode sugerir que eles podem ter um papel semelhante. Comportamentos de evitação também foram descritos em hierarquias de *Leptothorax allardycei*, quando operárias de baixo ranking, param abruptamente após antenar uma operária de ranking mais alto e retornam para direção em que vieram (Cole, 1981) e o comportamento de fuga foi apenas citado na espécie *D. lucida* como respostas das operárias alvo de comportamentos agonísticos, mas os autores não discutiram esse dado (Peixoto, et al., 2008).

A maior frequência de lambidas no gáster sendo executada por *gamergates* e operárias férteis que observamos em nosso estudo pode estar relacionada à transmissão de sinais de fertilidade. Em um experimento com a espécie *Diacamma* sp., a função e a transmissão de sinais na reprodução foi investigada. Apenas as

operárias que não tiveram contato com a *gamergate* se tornaram agressivas e desenvolveram ovários com oócitos maduros, indicando que o sinal de fertilidade da *gamergate* não é volátil e é transmitido por contato físico (Tsuji, Igashira & Holldobler, 1999). Em *D. quadriceps*, operárias alfas tem um perfil de hidrocarbonetos cuticulares diferente das subordinadas no que se refere à quantidade e porcentagem de hidrocarbonetos cuticulares (Monnin, Malosse & Peeters, 1998). Ao encontrarmos correlação positiva entre o número de comportamentos agonísticos e as evitações de lambidas no gáster e fugas, podemos hipotetizar, considerando nossas observações, que os comportamentos agonísticos seriam uma consequência da não aceitação da transmissão dos sinais através das lambidas no gáster. Porém, nosso método de investigação não permitiu alcançar essa compreensão. Quando a *gamergate* é retirada da colônia, há um grande aumento no número de comportamentos agressivos (Monnin & Peeters, 1999) porque talvez o sinal de fertilidade não seja mais transmitido às operárias. Outro ponto interessante é que se o comportamento de lambar o gáster for determinante para definir a operária que acasala ou para que a *gamergate* se mantenha como reprodutora, isso pode indicar que o controle da reprodução é realizado pelas operárias, através das evitações de lambidas e fugas.

Comportamentos de *grooming* e fugas podem ser vantajosos porque teriam um custo menor para as colônias e, pois os conflitos podem ser custosos para a colônia tanto em termos de energia gasta quanto em termos de redução do trabalho, pois as operárias trabalham menos quando estão envolvidas em conflitos (Gobin, Heinze, Strätz & Roces, 2003). Além do custo, as interações através de *grooming* ou fugas podem envolver um risco individual menor para as operárias.

Os comportamentos reportados em nosso trabalho atualizam os dados já publicados sobre o tema mostrando que outros comportamentos também podem estar ligados à hierarquia. Notamos que o repertório comportamental das operárias pode ser muito mais amplo e sofisticado do que se espera em espécies que possuem um sistema nervoso ganglionar, podendo fomentar novas pesquisas em neurociências. Além disso, esses comportamentos podem ser utilizados para uma identificação mais precisa das *gamergates* e operárias férteis em estudos comportamentais. Novos trabalhos podem investigar o perfil químico das operárias envolvidas nesses comportamentos e aprofundar a compreensão sobre o seu papel.

Nossa pesquisa pode servir de motivação para outros estudos que busquem avaliar mais detalhadamente se a lambida no gáster pode estar ligada ao reconhecimento do status de fertilidade ou a homogeneização do odor colonial. Experimentos que possam extrair os compostos salivares e os hidrocarbonetos cuticulares das operárias e *gamergates* podem ajudar a entender melhor a relevância desses compostos para a colônia.



## Referências

- Allard, D., Ito, F., Gobin, B., Tsuji, K., & Billen, J. (2005). Differentiation of the reproductive tract between dominant and subordinate workers in the Japanese queenless ant *Diacamma sp.* *Acta Zoologica*, 86(2), 159-166.
- Brunner, E., Kroiss, J., & Heinze, J. (2009). Chemical correlates of reproduction and worker policing in a myrmicine ant. *Journal of Insect Physiology*, 55(1), 19-26.
- Bastian M., Heymann S., Jacomy M. (2009). Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. International AAAI Conference on Weblogs and Social Media.
- Borgatti, S. P., Everett, M. G. , & Johnson, J. C. (2013). *Analyzing Social Networks*. Thousand Oaks, CA: Sage Publications. 296 págs.
- Curley, J.P. 2016, compete: Analyzing competitive interaction data: R package version 0.1
- Cole, B. J. (1981). Dominance hierarchies in *Leptothorax* ants. *Science*, 212(4490), 83-84.
- De Vries, H. (1998). Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55(4), 827-843.
- De Vries, H., Stevens, J. M., & Vervaecke, H. (2006). Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71(3), 585-592.
- Fourcassié, V., & Oliveira, P. S. (2002). Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. *Journal of Natural History*, 36(18), 2211-2227.
- Fresneau, D. (1994). Biology and social behaviour of a Neotropical ponerine ant (*Pachycondyla apicalis*) (Unpublished doctoral dissertation). Villetaneuse, France: Université Paris 13.
- Gobin, B., Heinze, J., Strätz, M., & Roces, F. (2003). The energetic cost of reproductive conflicts in the ant *Pachycondyla obscuricornis*. *Journal of Insect Physiology*, 49(8), 747-752.
- Glickman, M. E. (1995). The glicko system. *Boston University*, 16, 16-17.
- Heinze, J., Stengl, B., & Sledge, M. F. (2002). Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(1), 59-65.
- Hölldobler, B., & Carlin, N. F. (1985). Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(1), 45-58.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press.

- Leiva, D., Solanas, A., & Salafranca, L. (2008). Testing reciprocity in social interactions: A comparison between the directional consistency and skew-symmetry statistics. *Behavior Research Methods*, 40(2), 626-634.
- Ichinose, K., & Lenoir, A. (2009). Ontogeny of hydrocarbon profiles in the ant *Aphaenogaster senilis* and effects of social isolation. *Comptes Rendus Biologies*, 332(8), 697-703.
- Kempf, W. W., 1971, A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera roger* (Hymenoptera: Formicidae), *Studia Entomologica*, 14, 369–394
- Maynard Smith, J., Szathmary, E, (1995) *The major transitions in evolution*. W.H. Freeman and Company, New York Oxford
- Monnin, T. (2006, Janeiro). Chemical recognition of reproductive status in social insects. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 515-530). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Monnin, T., & Peeters, C. (1999). Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*, 10(3), 323-332.
- Monnin, T., Malosse, C., & Peeters, C. (1998). Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Journal of Chemical Ecology*, 24(3), 473-490.
- Monnin, T., Ratnieks, F. L., & Brandão, C. R. (2003). Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(1), 71-79.
- Monnin, T., Ratnieks, F. L., Jones, G. R., & Beard, R. (2002). Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. *Nature*, 419(6902), 61-65.
- Peeters, C. (1993). Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. *Queen Number and Sociality in Insects*, 234-261.
- Peeters, C., & Crewe, R. (1984). Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. *Naturwissenschaften*, 71(1), 50-51.
- Peeters, C., Monnin, T., & Malosse, C. (1999). Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1426), 1323-1327.
- Peixoto, A. V., Campiolo, S., Lemes, T. N., Delabie, J. H., & Hora, R. R. (2008). Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52, 88-94.
- Silveira, Tentschert, J., Kolmer, K., Hölldobler, B., Bestmann, H. J., Delabie, J., & Heinze, J. (2001). Chemical profiles, division of labor and social status in

*Pachycondyla* queens (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 88(4), 175-178.

Scott, J. (2012). *What is social network analysis?*. Bloomsbury Academic.

Spruijt, B. M., Van Hooff, J. A., & Gispen, W. H. (1992). Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiological reviews*, 72(3), 825-852.

Stevens, J. M., Vervaecke, H., De Vries, H., & Van Elsacker, L. (2007). Sex differences in the steepness of dominance hierarchies in captive bonobo groups. *International Journal of Primatology*, 28(6), 1417-1430.

Tentschert, J., Kolmer, K., Hölldobler, B., Bestmann, H. J., Delabie, J., & Heinze, J. (2001). Chemical profiles, division of labor and social status in *Pachycondyla* queens (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 88(4), 175-178.

Theraulaz, G., Bonabeau, E., & Deneubourg, J. L. (1995). Self-organization of hierarchies in animal societies: the case of the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus*. *Journal of theoretical Biology*, 174(3), 313-323.

Tsuji, K., Egashira, K., & Hölldobler, B. (1999). Regulation of worker reproduction by direct physical contact in the ant *Diacamma* sp. from Japan. *Animal Behaviour*, 58(2), 337-343.

Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. Cambridge, Massachusetts, USA, Harvard University Press.

Yagound, B., Blacher, P., Fresneau, D., Poteaux, C., & Châline, N. (2014). Status discrimination through fertility signalling allows ants to regulate reproductive conflicts. *Animal Behaviour*, 93, 25-35.

## Considerações finais

Em minha tese exploramos duas questões relacionadas ao comportamento reprodutivo de *Dinoponera gigantea*, sendo uma extranidal (distribuição e composição dos ninhos) e outra intranidal (hierarquias de dominância reprodutiva) que contribuem para a compreensão de espécies de formigas em que a reprodução é realizada por operárias. No primeiro capítulo destacamos, que não há um período ao longo do ano em que a composição colonial seja diferente (mesmo com a influências de fatores abióticos), que caso ocorresse poderia influenciar fortemente nas hierarquias que ocorrem dentro do ninho. A forma como a espécie distribui seus ninhos também pode ajudar a atender como as formigas sem rainhas fundam suas colônias através da fissão, tendo em vista que este evento é imprevisível e de difícil monitoramento e requer muitas horas de trabalhos no campo. Nosso estudo com uma grande amostragem de colônias para composição colonial (n=25 colônias) e para a distribuição dos ninhos (n=32 ninhos) realizado em uma região amazônica em que a espécie nunca foi investigada trouxe importantes novidades sobre a espécie.

No segundo capítulo, mostramos que comportamentos de *grooming* e fugas estão relacionados ao estabelecimento da hierarquia e isso amplia a compreensão que temos sobre este tema e mostra que há um número muito maior de comportamentos envolvidos nas hierarquias, abrindo oportunidade para novas investigações sobre o papel dos diferentes comportamentos e podem facilitar a compreensão dos dados mostrados em trabalhos publicados que tratam da comunicação química em formigas. Nosso estudo também mostra que essa espécie é promissora para estudos comportamentais que vão além das hierarquias

reprodutivas, como por exemplo a tomada de decisão das operárias ao aceitar ou rejeitar as lambidas no gáster, as emoções envolvidas quando há agressões na colônia, as diferenças individuais, que foram muito observadas durante o nosso trabalho, assim como muitos outros comportamentos presentes nas colônias que ainda não foram investigados.

Utilizar dados ecológicos e observar a espécie em seu ambiente natural agrega muito valor ao estudo do comportamento dos animais, pois amplia a visão do pesquisador sobre a espécie e sobre o fenômeno investigado podendo levar à uma compreensão mais completa dos resultados de pesquisa, além de, fazer surgir um grande número de questões a serem respondidas que podem inspirar novos trabalhos.

## Referências

- Biseau, J. C., Passera, L., Daloz, D. & Aron, S. (2004). Ovarian activity correlates with extreme changes in cuticular hydrocarbon profile in the highly polygynous ant, *Linepithema humile*. *Journal of Insect Physiology*, 50(7), 585-593.
- Briese, D. T. (1983). Different modes of reproductive behaviour (including a description of colony fission) in a species of *Chelaner* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 30(3), 308-316.
- Brunner, E., Kroiss, J., & Heinze, J. (2009). Chemical correlates of reproduction and worker policing in a myrmicine ant. *Journal of Insect Physiology*, 55(1), 19-26.
- Chéron, B., Cronin, A. L., Doums, C., Fédérici, P., Haussy, C., Tirard, C. & Monnin, T. (2011). Unequal resource allocation among colonies produced by fission in the ant *Cataglyphis cursor*. *Ecology*, 92(7), 1448-1458.
- Cole, B. J. (1981). Dominance hierarchies in *Leptothorax* ants. *Science*, 212(4490), 83-84.
- Crespi, B. J., & Yanega, D. (1995). The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, 6(1), 109-115.
- Cronin, A. L., Molet, M., Doums, C., Monnin, T., & Peeters, C. (2013). Recurrent evolution of dependent colony foundation across eusocial insects. *Annual Review of Entomology*, 58, 37-55.
- D'Ettore, P., Heinze, J. & Ratnieks, F. L. (2004). Worker policing by egg eating in the ponerine ant *Pachycondyla inversa*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1546), 1427-1434.
- Endler, A., Hölldobler, B. & Liebig, J. (2007). Lack of physical policing and fertility cues in egg-laying workers of the ant *Camponotus floridanus*. *Animal Behaviour*, 74(5), 1171-1180.
- Heinze, J. (2008). Hierarchy length in orphaned colonies of the ant *Temnothorax nylanderii*. *Naturwissenschaften*, 95(8), 757-760.
- Heinze, J., Stengl, B., & Sledge, M. F. (2002). Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(1), 59-65.
- Heinze, J., Trunzer, B., Oliveira, P. S., & Hölldobler, B. (1996). Regulation of reproduction in the neotropical ponerine ant, *Pachycondyla villosa*. *Journal of Insect Behavior*, 9(3), 441-450.
- Higashi, S., Ito, F., Sugiura, N., & Ohkawara, K. (1994). Worker's age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless ponerine ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera: Formicidae). *Animal Behaviour*, 47(1), 179-184.
- Ichinose, K., & Lenoir, A. (2009). Ontogeny of hydrocarbon profiles in the ant *Aphaenogaster senilis* and effects of social isolation. *Comptes Rendus Biologies*, 332(8), 697-703.

Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade & Ministério do Meio Ambiente. (2018). *Livro Vermelho Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Invertebrados*. Brasília, DF: ICMBio/MMA. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Brasília, Brasil.

Maynard Smith J, Szathmary E (1995) *The major transitions in evolution*. W.H. Freeman and Company, New York Oxford

Kudryavtseva, N. N. (2000). Agonistic behavior: a model, experimental studies, and perspectives. *Neuroscience and behavioral physiology*, 30(3), 293-305.

Landau HG. 1951 On dominance relations and the structure of animal societies: The effect of inherent characteristics. *Bull. Math. Biophys.* 15, 143–148.

Medeiros, J., & Araújo, A. (2014). Workers' extra-nest behavioral changes during colony fission in *Dinoponera quadriceps* (Santschi). *Neotropical Entomology*, 43(2), 115-121.

Monnin, T. (2006). Chemical recognition of reproductive status in social insects. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 515-530). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

Monnin, T., & Peeters, C. (1998). Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Animal Behaviour*, 55(2), 299-306.

Monnin, T., & Peeters, C. (1999). Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*, 10(3), 323-332.

Monnin, T., & Peeters, C. (1997). Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften*, 84(11), 499-502.

Monnin, T., Malosse, C., & Peeters, C. (1998). Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Journal of Chemical Ecology*, 24(3), 473-490.

Monnin, T., Ratnieks, F. L., & Brandão, C. R. (2003). Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(1), 71-79.

Otta, E., Ribeiro, F. J. L., & Bussab, V. S. R. (2013). Lições da Alameda Glete: coletânea de textos de Walter Hugo Cunha, pioneiro da etologia no Brasil.

Oliveira, P. S., & Holldobler, B. (1990). Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(6), 0385-393.

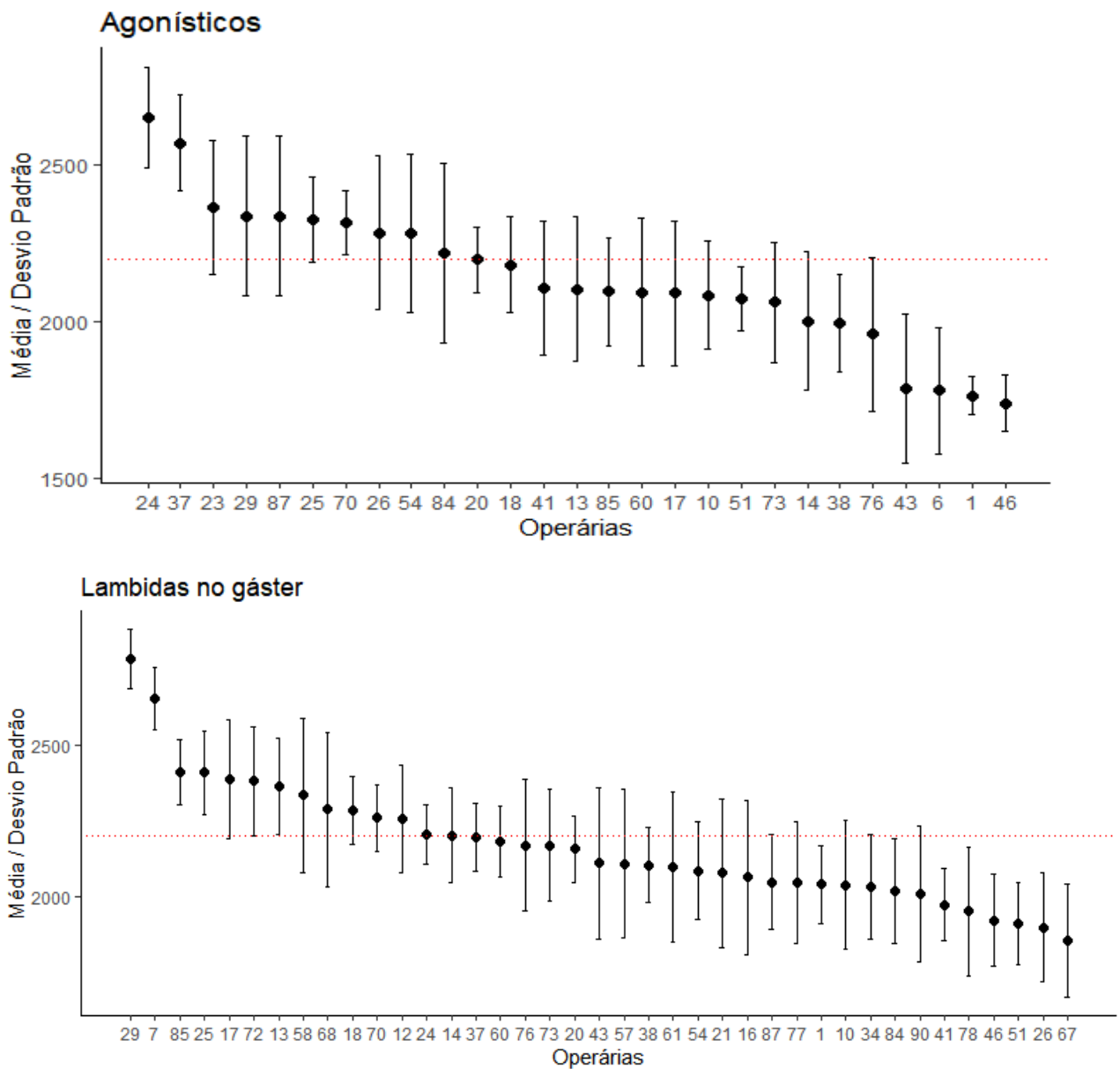
Peeters, C. (1991). The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biological Journal of the Linnean Society*, 44(2), 141-152.

Peeters, C. (1993). Monogamy and polygyny in ponerine ants with or without queens. *Queen Number and Sociality in Insects*, 234-261.

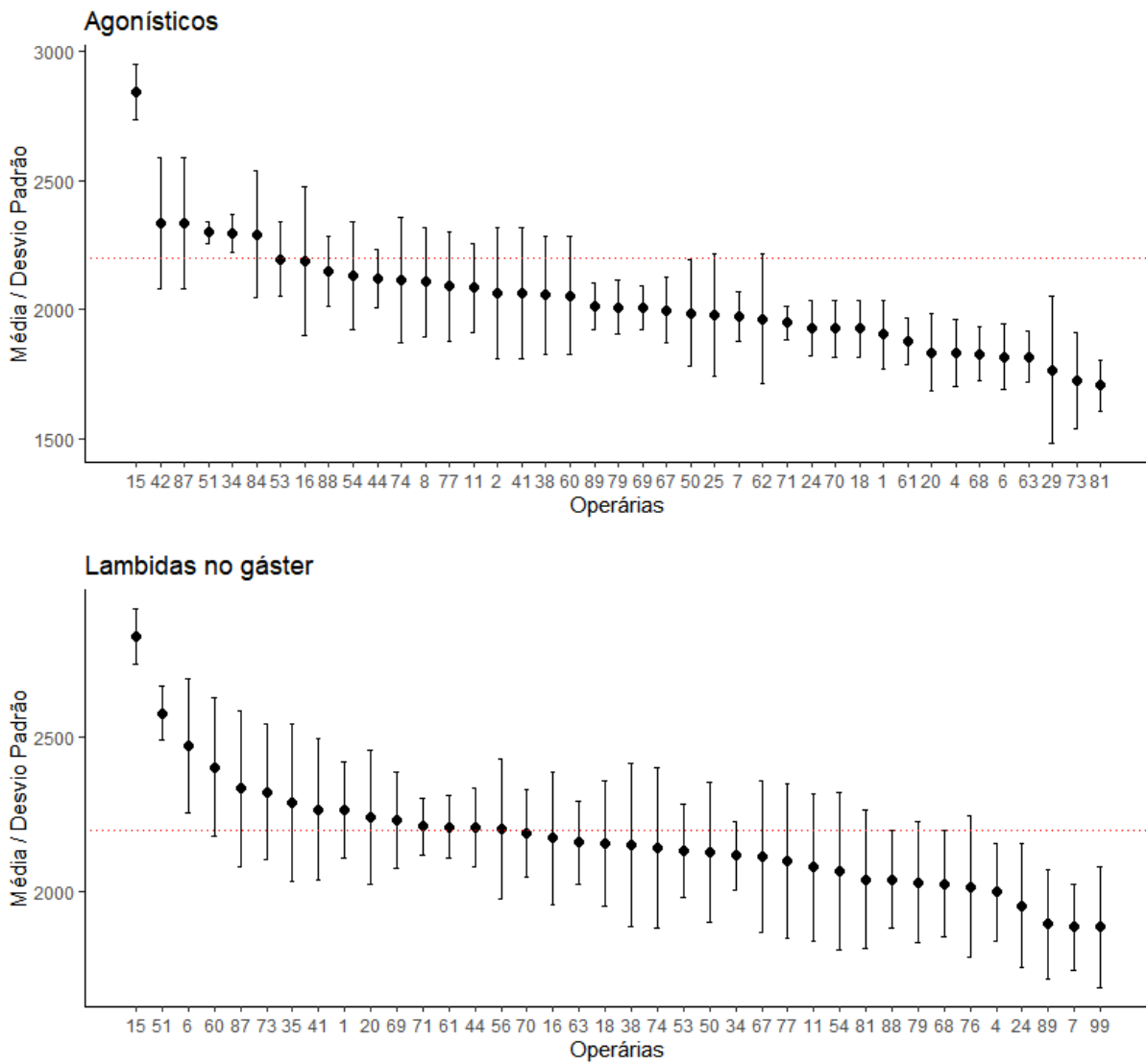
- Peeters, C. (1997). Morphologically 'primitive' ants: comparative review of social characters, and the importance of queenworker dimorphism. In: Choe, J.C. & Crespi, B.J. (Eds.): *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, UK; New York, NY, 372-392.
- Peeters, C. (2012). Convergent evolution of wingless reproductives across all subfamilies of ants, and sporadic loss of winged queens (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 16, 75-91.
- Peeters, C., & Ito, F. (2001). Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 601-630.
- Peeters, C. & Mollat, M. (2010). Colonial reproduction and life histories. In *Ant Ecology*, ed. L Lach, C Parr, K Abbott, pp. 159–76. Oxford, UK: Oxford Univ. Press. 424 pp.
- Peeters, C., & Tinaut, A. (2014). Reconstructing life history in ants: ergatoid queens, facultative monogyny, and dependent colony foundation in *Monomorium algericum* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News*, 20, 77-85.
- Peeters, C., Monnin, T., & Malosse, C. (1999). Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1426), 1323-1327.
- Peixoto, A. V. Campiolo, S., Lemes, T. N., Delabie, J. H., & Hora, R. R. (2008). Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(1), 88-94.
- Sharma, K. R., Enzmann, B. L., Schmidt, Y., Moore, D., Jones, G. R., Parker, J., & Liebig, J. (2015). Cuticular hydrocarbon pheromones for social behavior and their coding in the ant antenna. *Cell Reports*, 12(8), 1261-1271. Smith, Hölldobler & Liebig, 2009
- Strauss, E. D., Curley, J. P., Shizuka, D., & Hobson, E. A. (2022). The centennial of the pecking order: current state and future prospects for the study of dominance hierarchies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1845), 20200432.
- Smith, A. A., Hölldobler, B., & Liebig, J. (2011). Reclaiming the crown: queen to worker conflict over reproduction in *Aphaenogaster cockerelli*. *Naturwissenschaften*, 98(3), 237-240.
- Tentschert, J., Kohler, K., Hölldobler, B., Bestmann, H. J., Delabie, J., & Heinze, J. (2001). Chemical profiles, division of labor and social status in *Pachycondyla* queens (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften*, 88(4), 175-178.
- Wilson, E. O. *The insect societies*. Cambridge: Harvard University Press. p.548, 1971



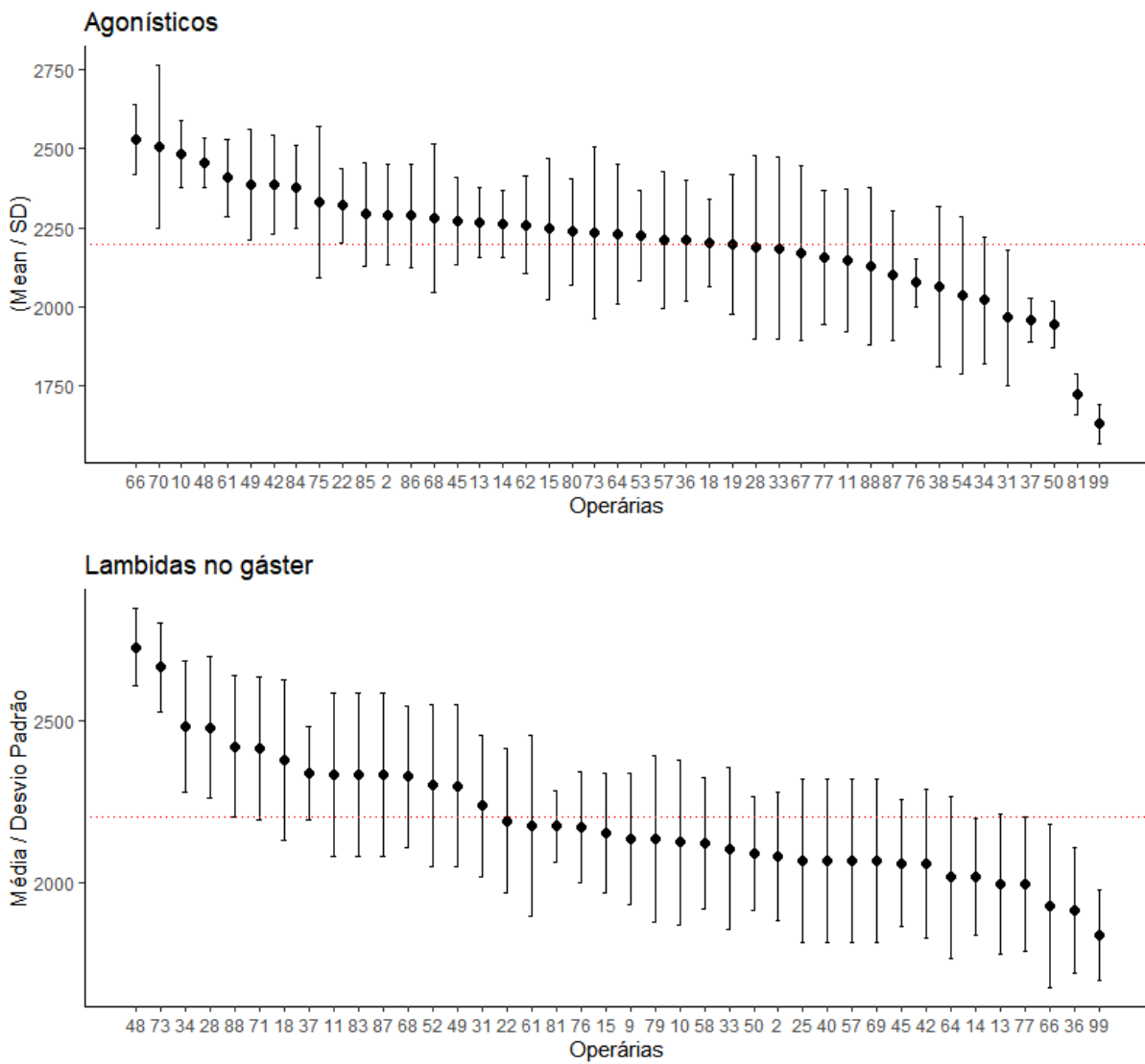
## APÊNDICE A



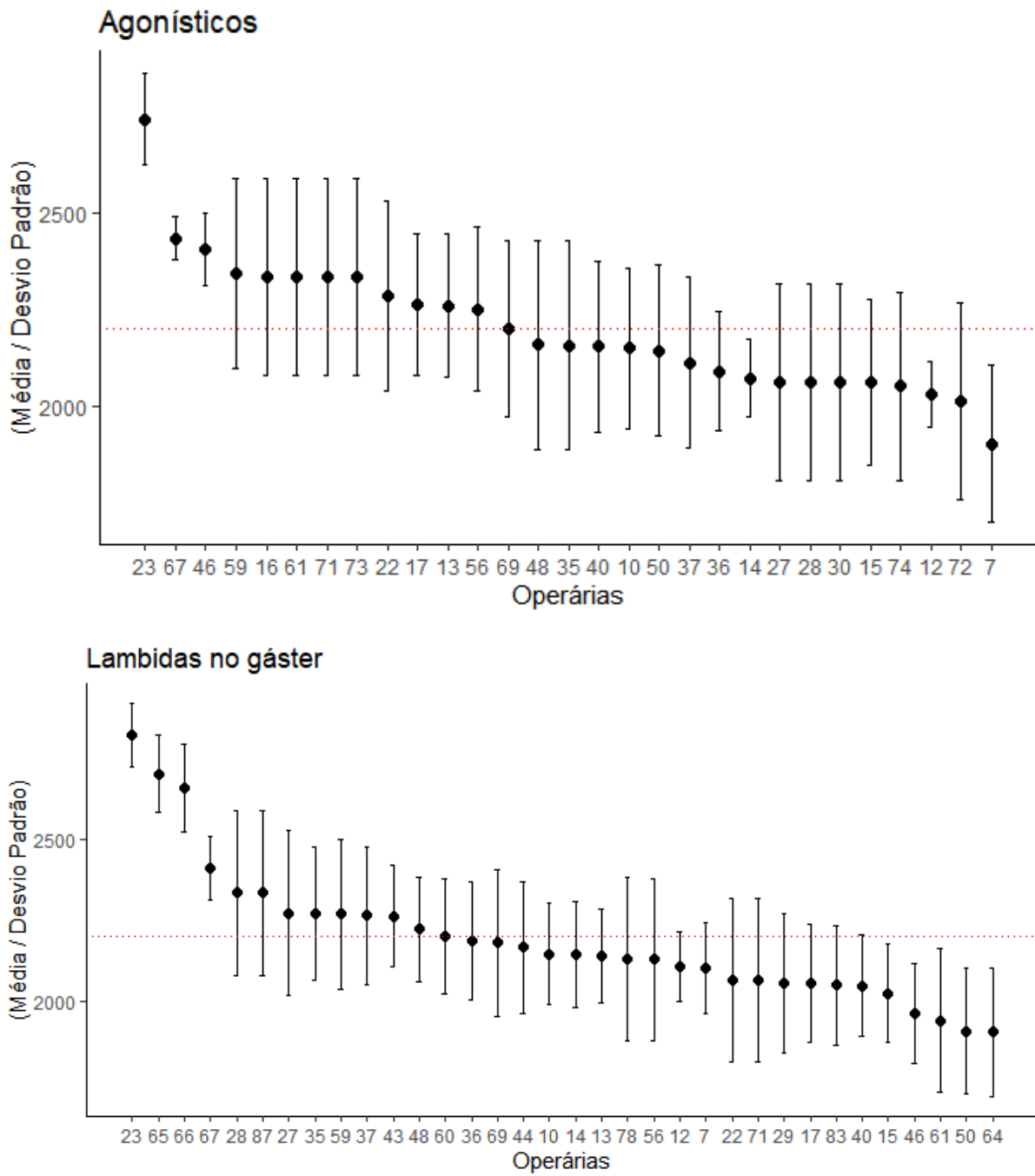
**Figura 1.** Classificação das operárias da colônia 1 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster



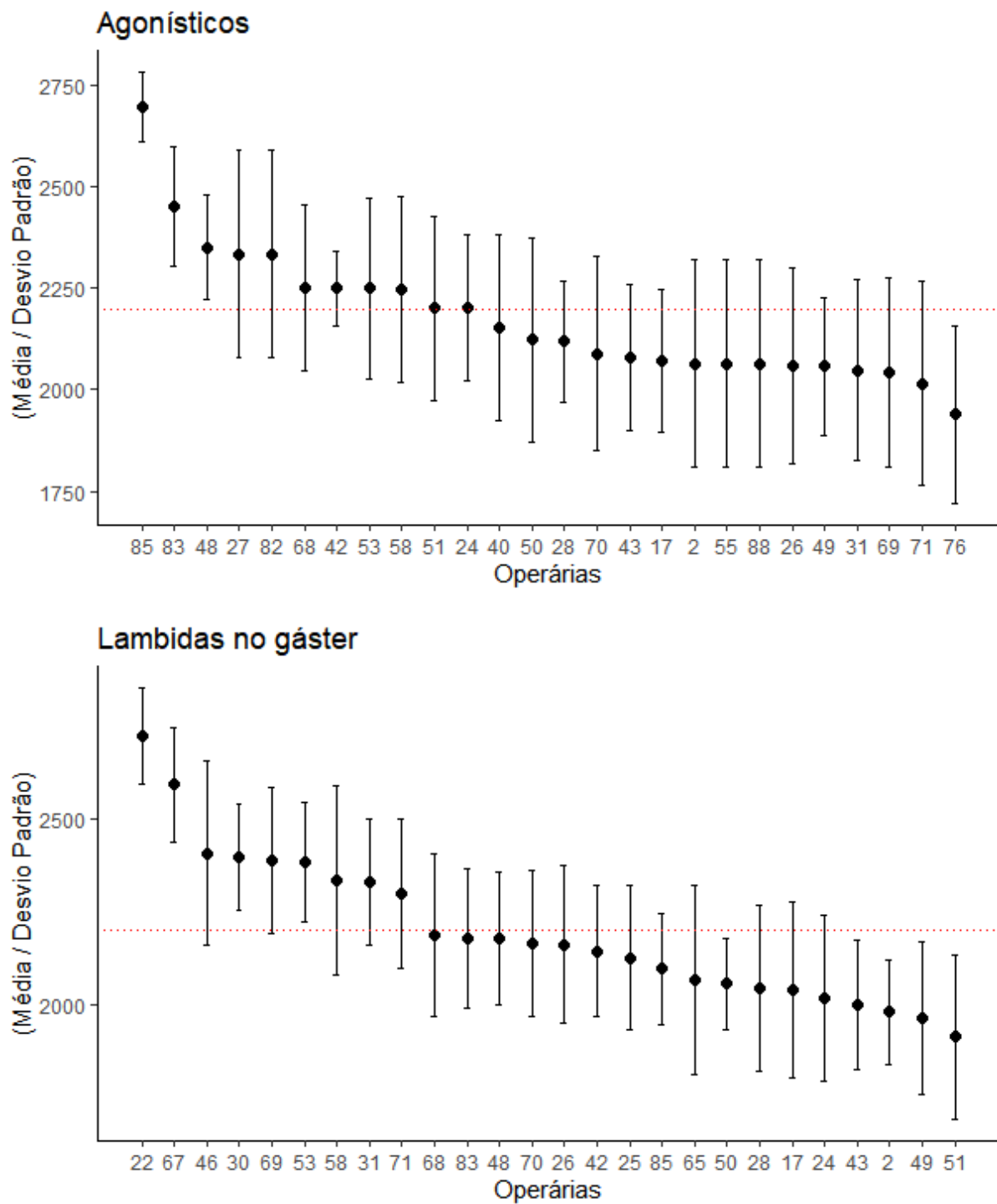
**Figura 2.** Classificação das operárias da colônia 2 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster



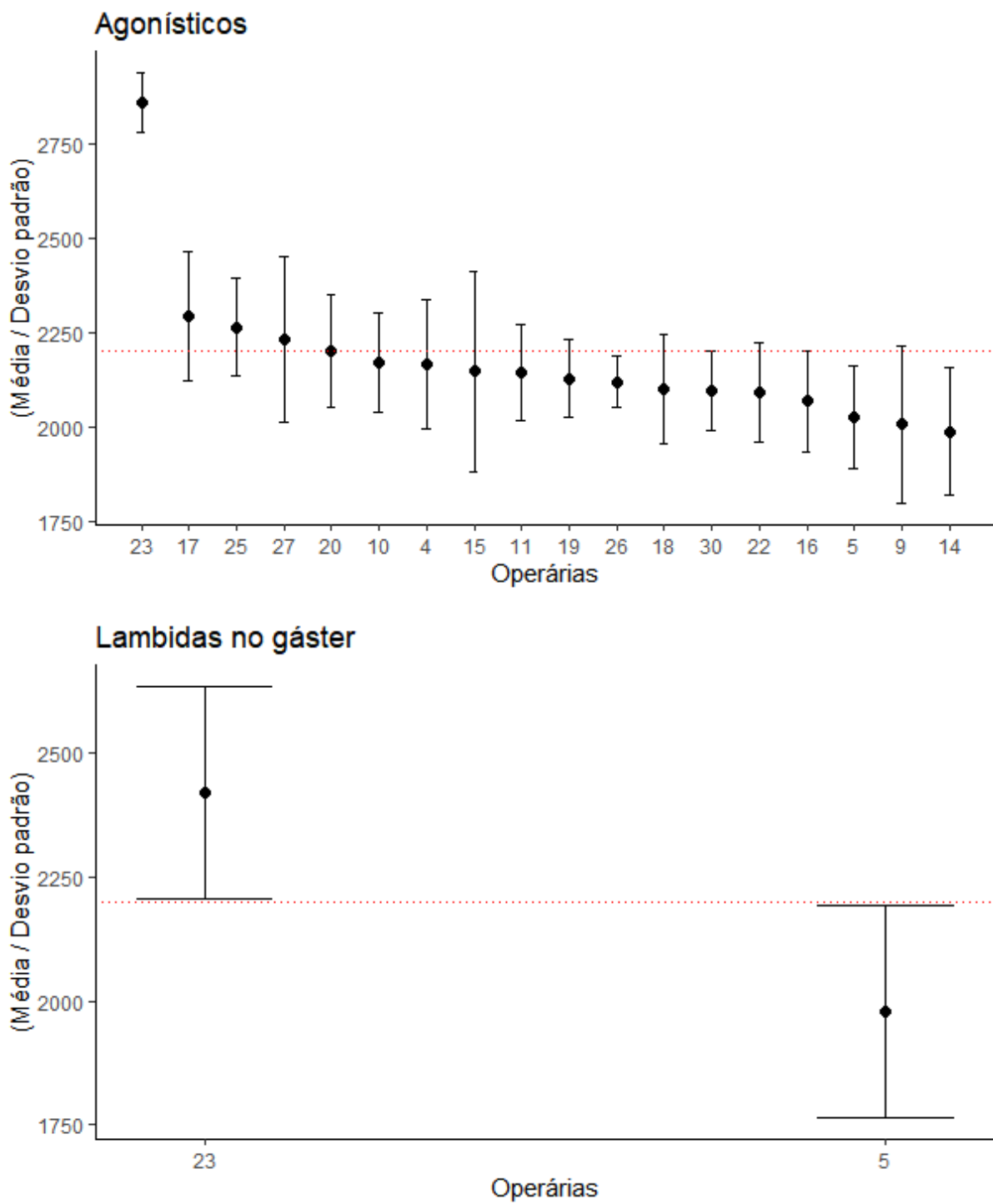
**Figura 3.** Classificação das operárias da colônia 3 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster



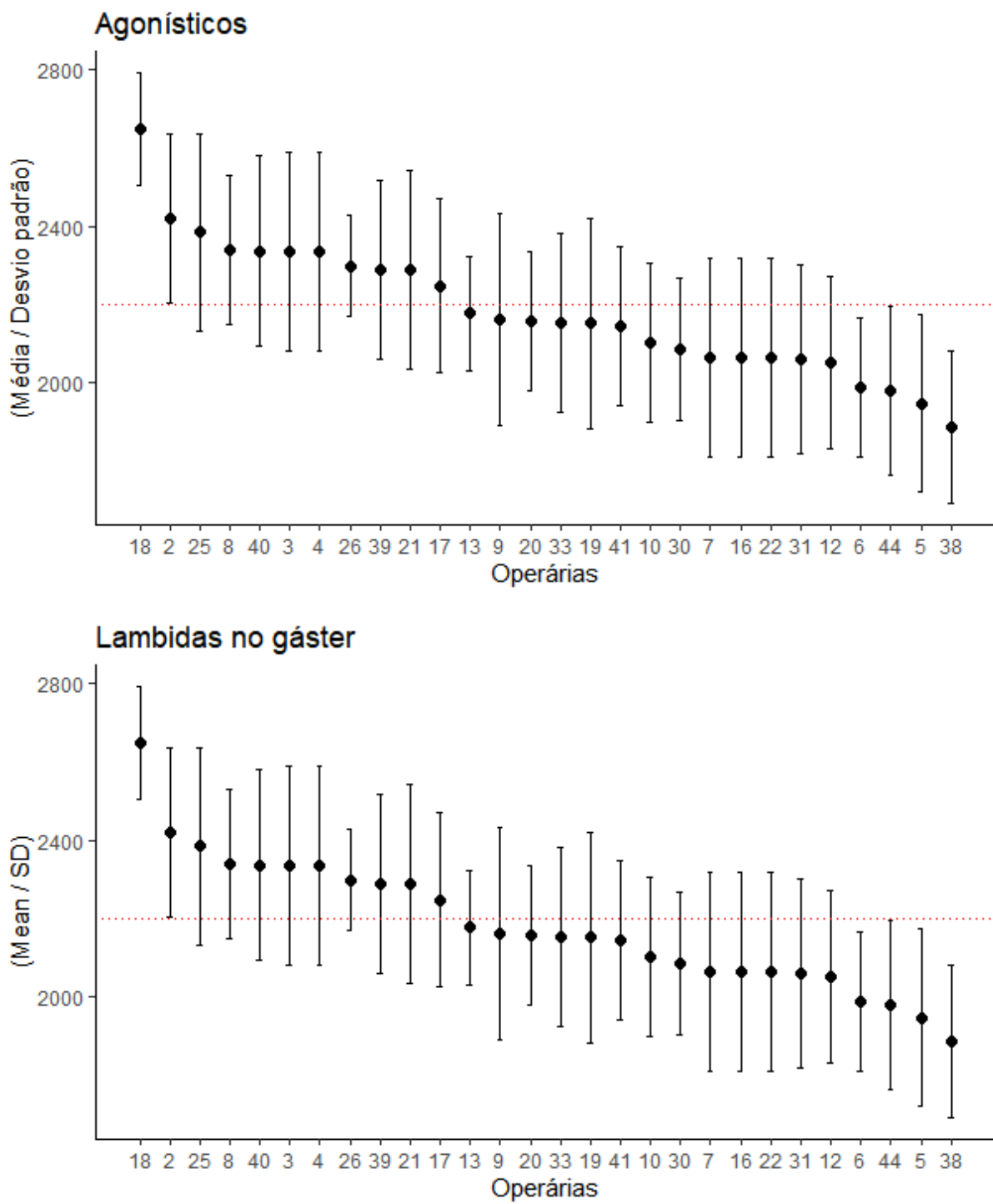
**Figura 4.** Classificação das operárias da colônia 4 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster



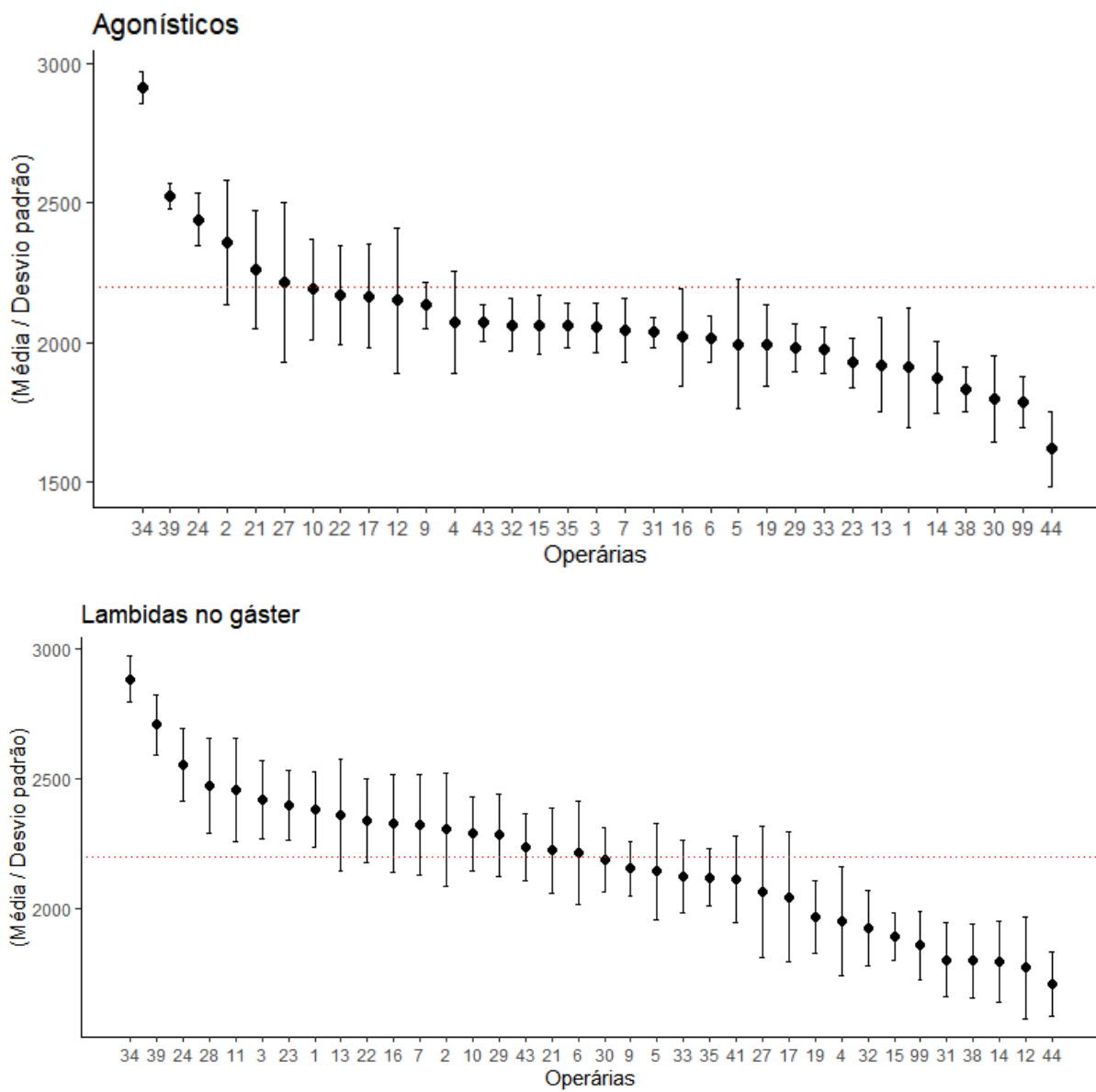
**Figura 5.** Classificação das operárias da colônia 5 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster



**Figura 6.** Classificação das operárias da colônia 6 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster.

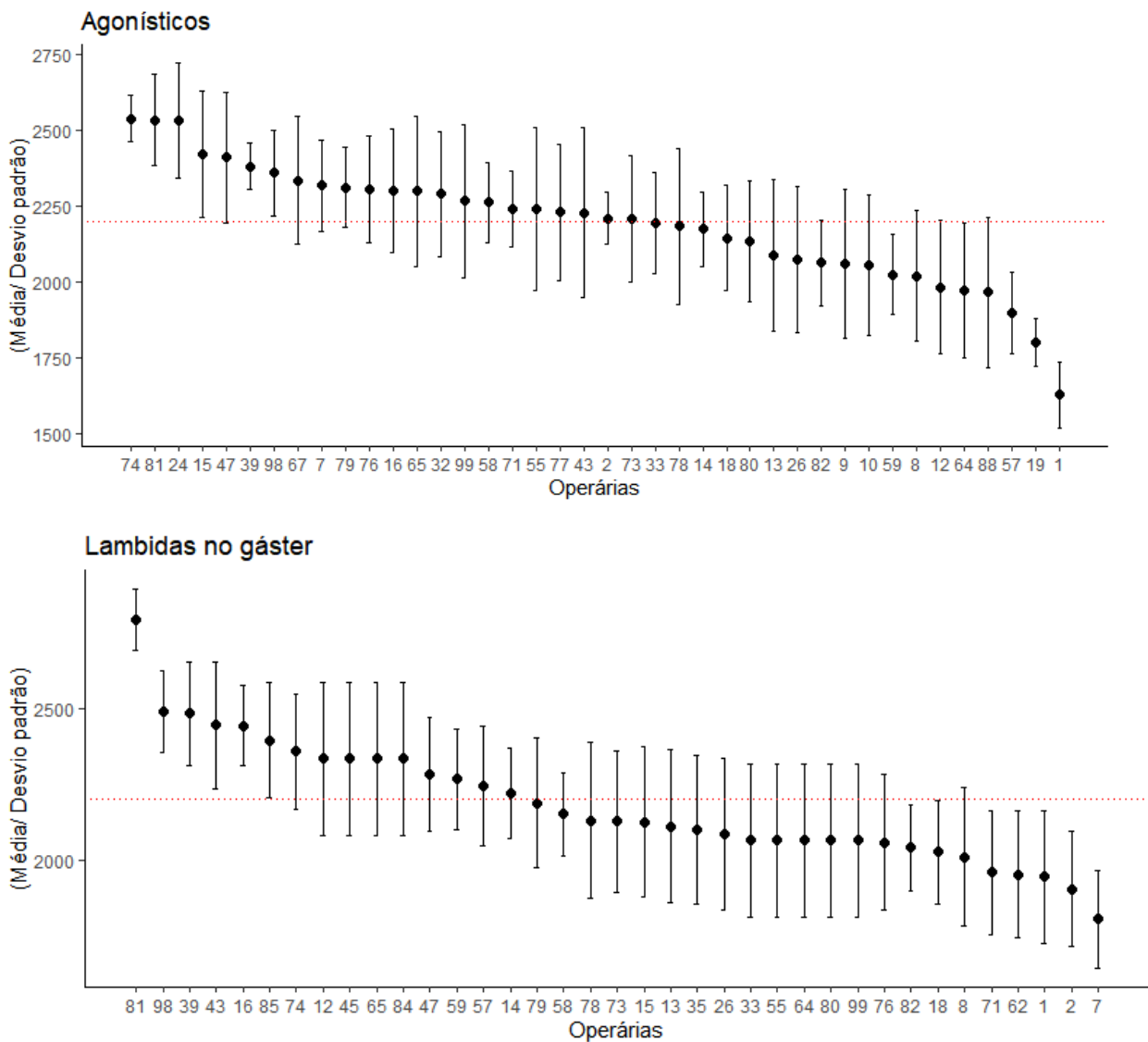


**Figura 7.** Classificação das operárias da colônia 7 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster.

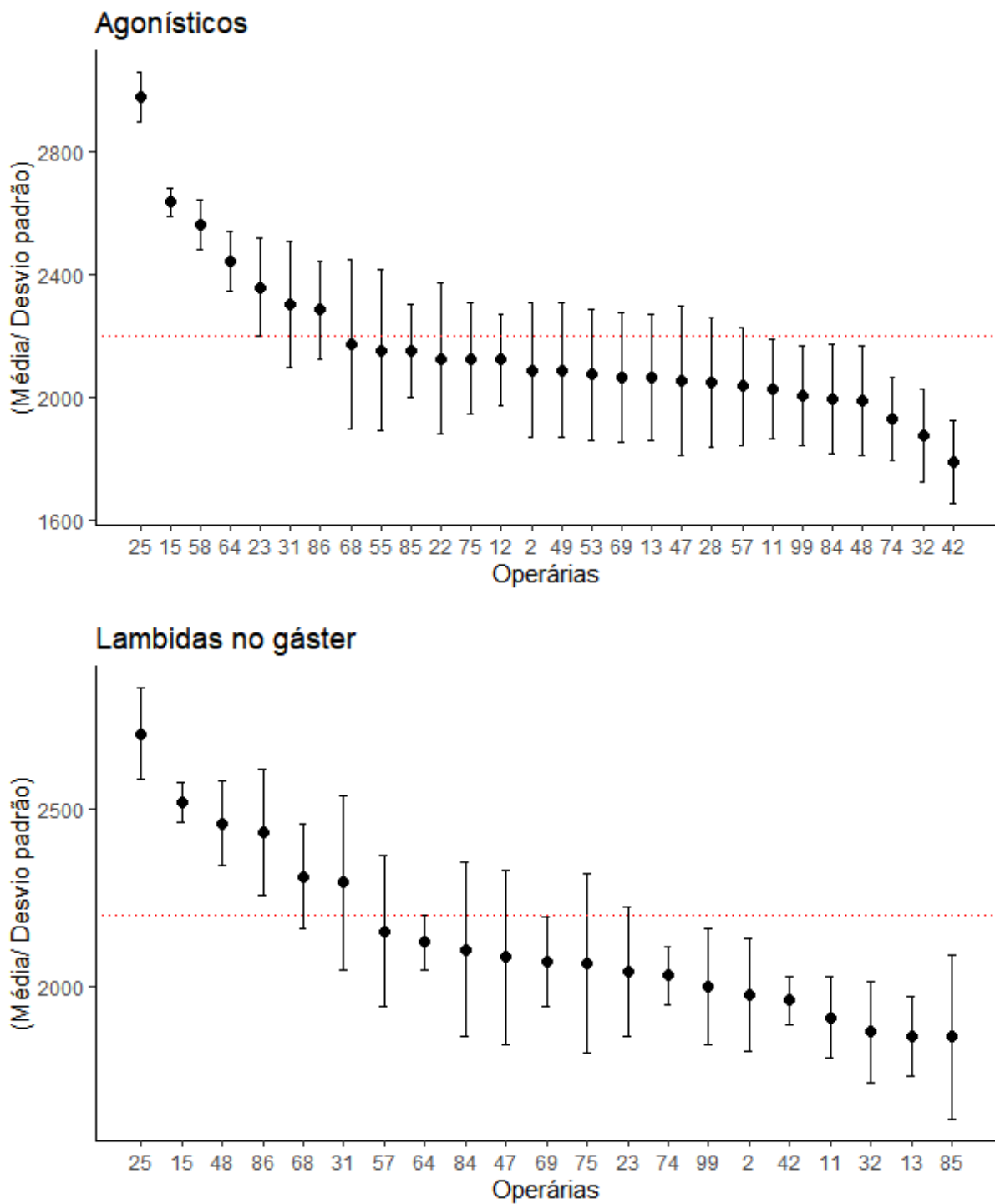


**Figura 8.** Classificação das operárias da colônia 8 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster.





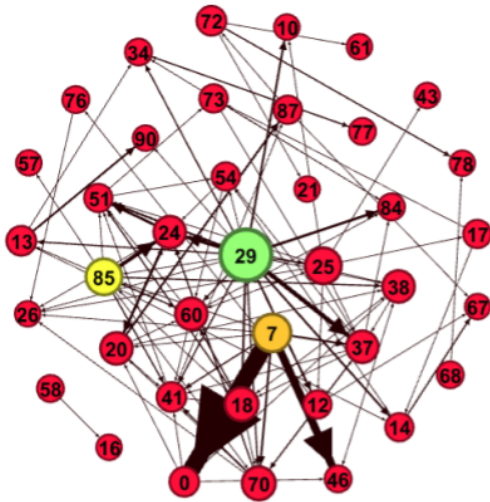
**Figura 9.** Classificação das operárias da colônia 9 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster.



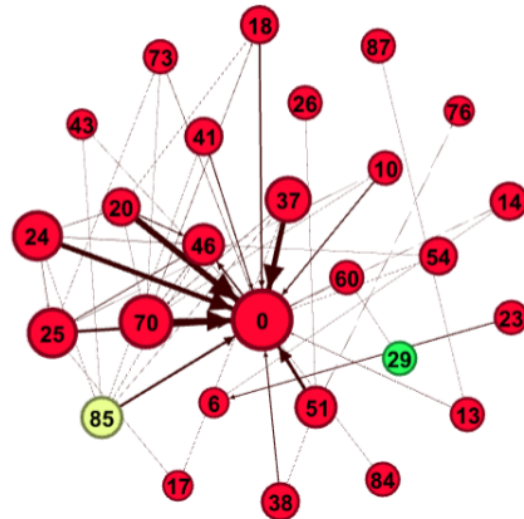
**Figura 10.** Classificação das operárias da colônia 10 no *Glicko Rating System* no ranking de comportamentos agonísticos e lambidas no gáster.

## APÊNDICE B

## Colônia 1



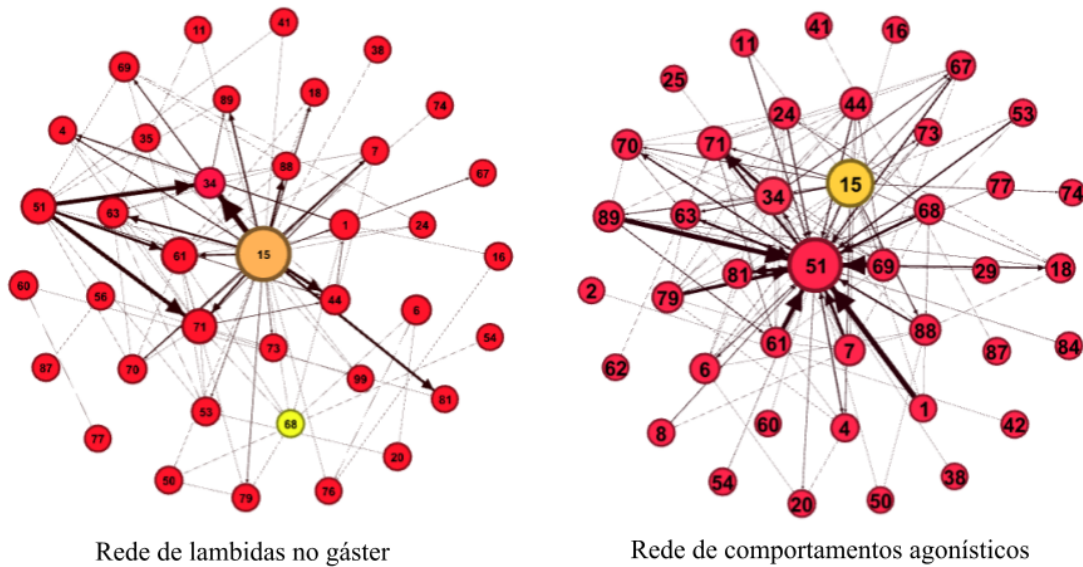
Rede de lambidas no gáster



Rede de comportamentos agonísticos

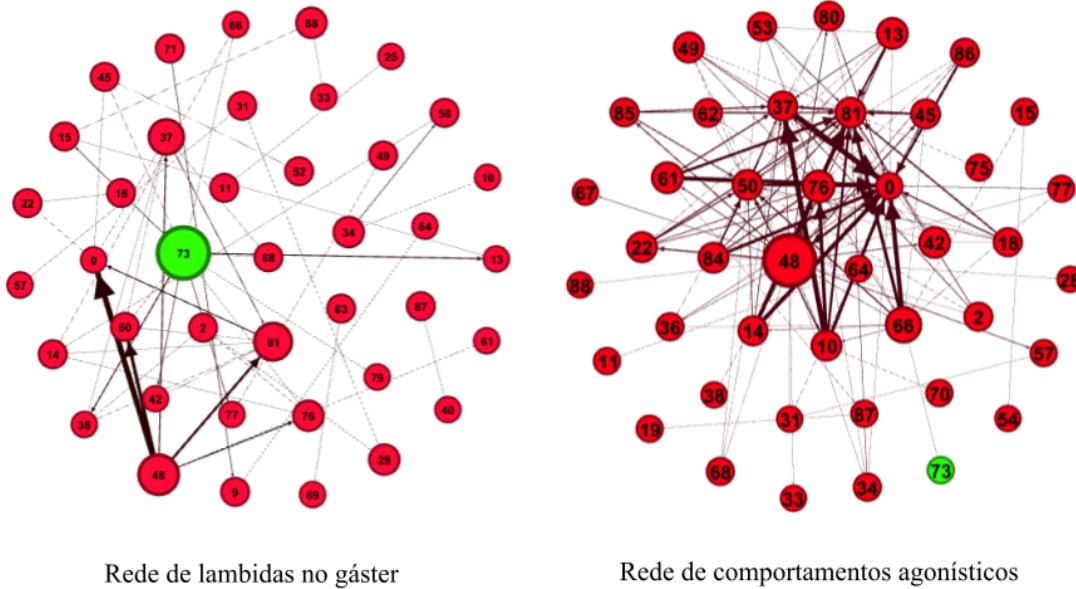
**Figura 11.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 1. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

## Colônia 2



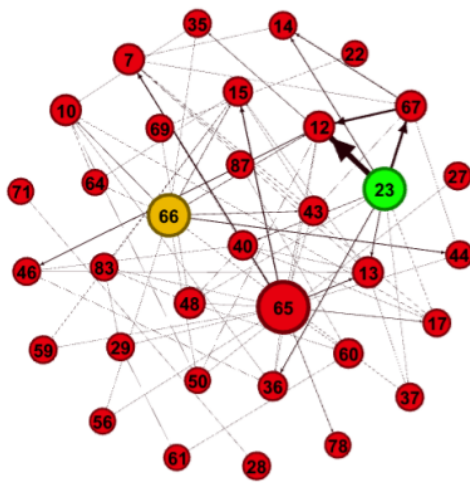
**Figura 12.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 2. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

## Colônia 3

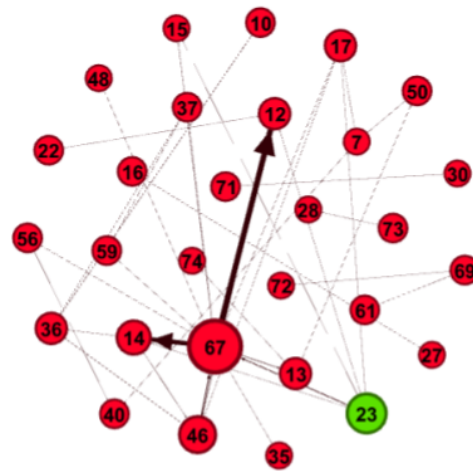


**Figura 13.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 3. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

## Colônia 4



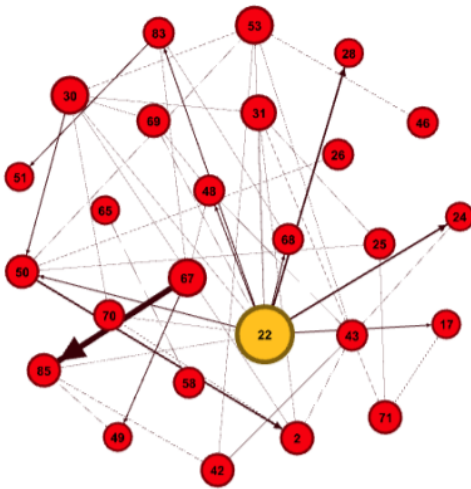
Rede de lambidas no gáster



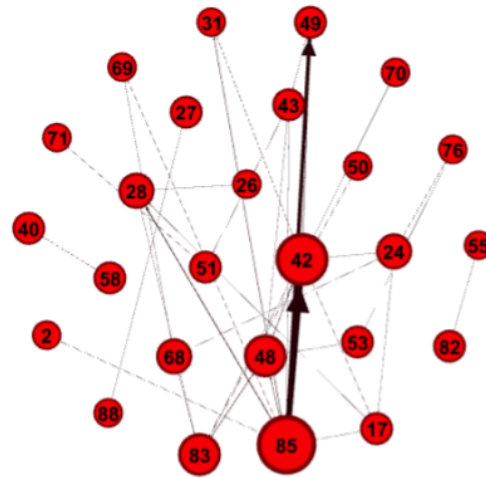
Rede de comportamentos agonísticos

**Figura 14.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 4. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

## Colônia 5



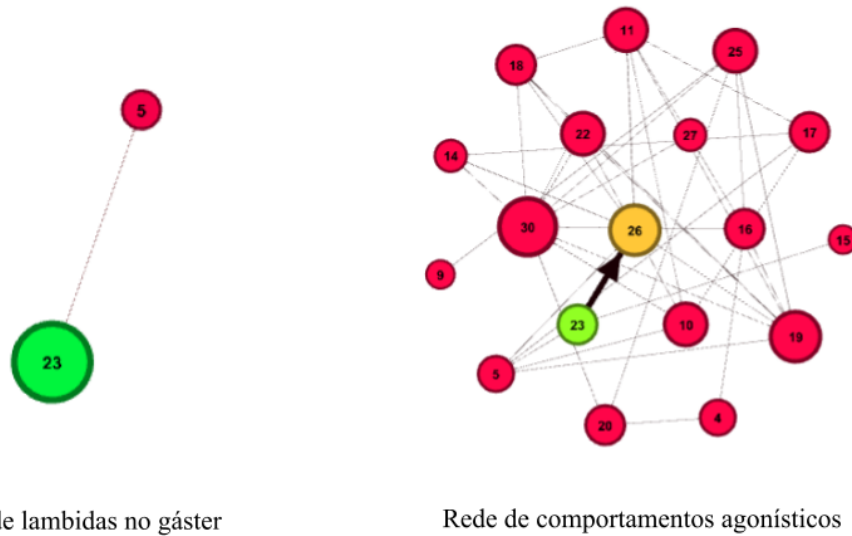
Rede de lambidas no gáster



Rede de comportamentos agonísticos

**Figura 15.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 5. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

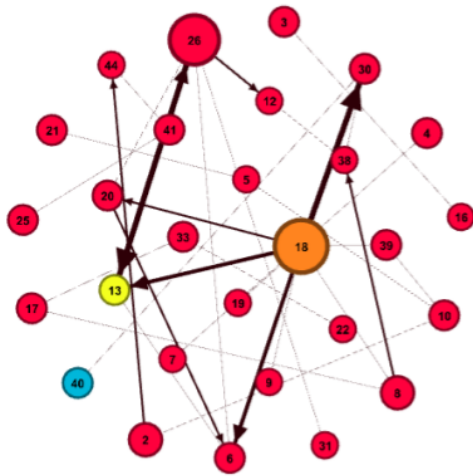
## Colônia 6



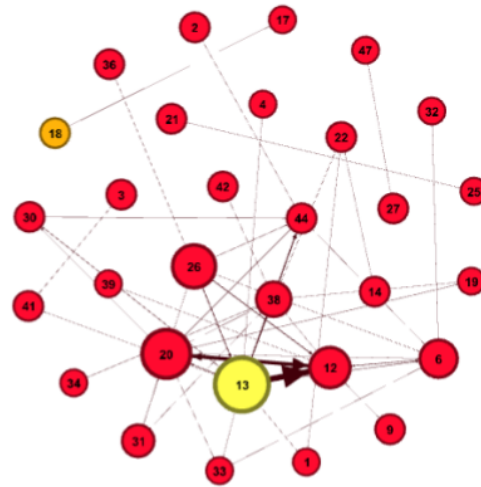
**Figura 16.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 6. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.



## Colônia 7



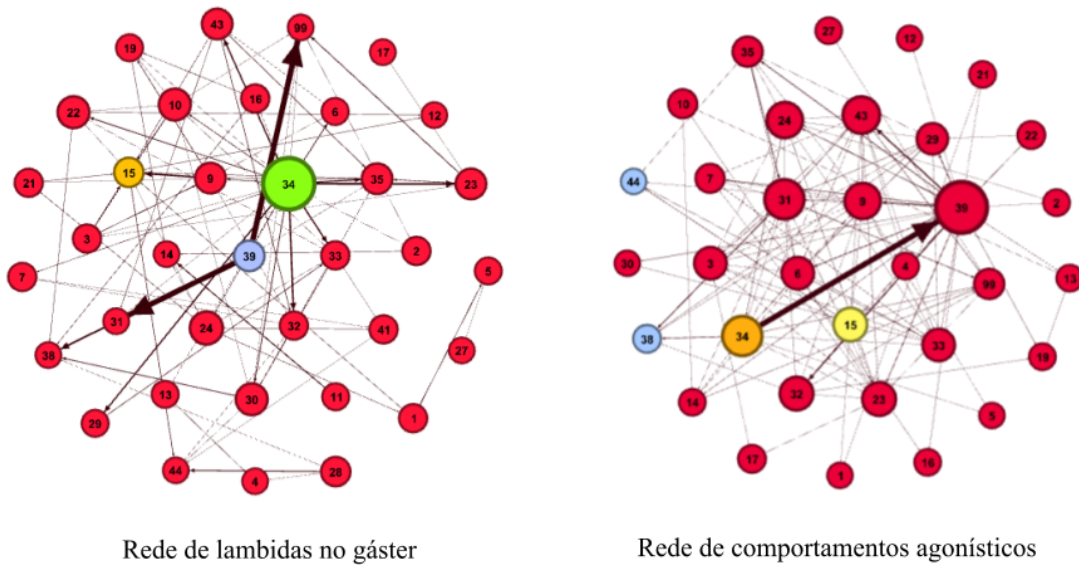
Rede de lambidas no gáster



Rede de comportamentos agonísticos

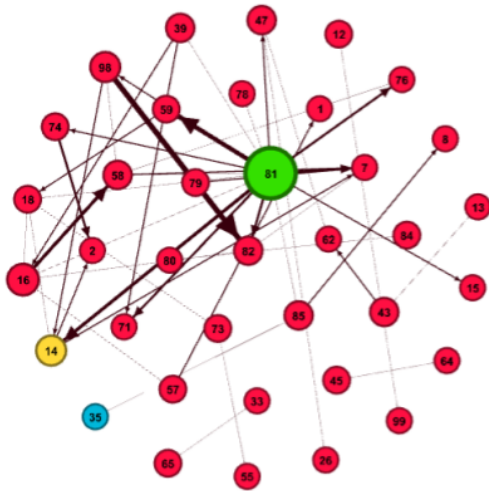
**Figura 17.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 7. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

## Colônia 8

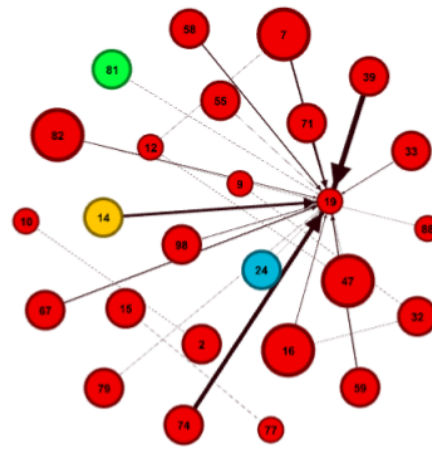


**Figura 18.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 8. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

## Colônia 9



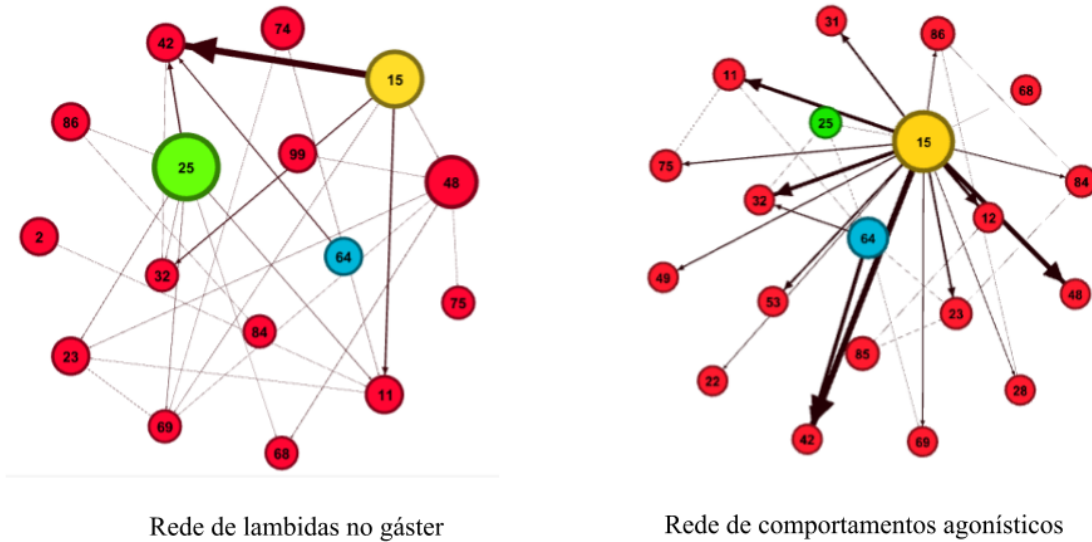
Rede de lambidas no gáster



Rede de comportamentos agonísticos

**Figura 19.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 9. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.

## Colônia 10



**Figura 20.** Rede de lambidas no gáster e rede de comportamentos agonísticos na colônia 10. Os números representam as identidades das operárias. A cor do nó significa a fertilidade e status reprodutivo das operárias, sendo verde para *gamergate*, laranja para operárias altamente férteis, amarelo para operárias moderadamente férteis, vermelho para operárias inférteis e azul para operárias que a fertilidade e status de cópula não foram analisados. O tamanho dos nós representa o grau de saída de comportamentos, a espessura das arestas representa o número de comportamentos e a seta representa a direção do comportamento.