

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

Hilário Póvoas de Lima

Formigas de correição do gênero *Eciton* (Latreille, 1804): Interação predador presa, forrageio e nidificação

São Paulo

2022

Hilário Póvoas de Lima

Formigas de correição do gênero *Eciton* (Latreille, 1804): Interação predador presa, forrageio e nidificação

Tese apresentada ao instituto de psicologia da universidade de São Paulo para obter o Título de doutor em ciência.
Área de Concentração: Psicologia Experimental.

Orientador: Nicolas Châline

São Paulo

2022

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

Lima, Hilário Póvoas.
Formigas de correição do gênero *Eciton* (Latreille, 1804): Interação predador presa, forrageio e nidificação

117 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Psicologia Experimental -- Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 2022.

1. Forrageio 2. Predação 3. Nidificação 4. *Eciton* I. Châline, Nicolas, orient.
II. Título.

Nome: Lima, Hilário Póvoas

Título: Formigas de correição do gênero *Eciton* (Latreille, 1804): Interação predador presa, forrageio e nidificação

Tese apresentada ao instituto de psicologia da universidade de São Paulo para obter o título de doutor em ciência.

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 _____

À minha esposa Raquel Leite Castro de Lima e meu
filho Pedro Castro de Lima.

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

Agradecimentos

Passei a maior parte de minha infância em uma cidade cercada por florestas. Minha brincadeira preferida era observar os insetos no bosque ao lado de minha casa, sendo que os meus preferidos eram as formigas. Um ano, no início dos anos 90, uma formiga diferente passou pelo bosque em que eu brincava. Eram milhares de formigas andando de modo a ocupar todo o solo. Se tratava da Taoca, uma espécie de formiga de correição (*Eciton burchellii*) das mais impressionantes da natureza. Meu reencontro com formigas de correição demorou quase 30 anos, mas estou certo que estar na floresta durante minha infância foi o começo de tudo. Sou grato por essa maravilhosa coincidência do destino.

De fato, crescer ao lado de uma floresta foi mágico para mim, mas nem tudo foi tão prazeroso. Nesse mesmo período, tive muita dificuldade de me adaptar à escola. O mundo fora da sala de aula era bem mais interessante que dentro. Principalmente porque eu estava sempre distraído com os bichos do lado de fora, e isso causava muita frustração em meus professores, que me acusavam de desrespeitar sua presença.

As reclamações sempre chegavam até minha mãe, que basicamente respondia: “Pois é, ele é assim, é o jeito dele mesmo, quando chegar em casa converso com ele”. E assim os anos passaram. Hoje, vendo minha tese de doutorado finalizada, sinto-me muito feliz por minha mãe ter negligenciado tão veementemente todos os avisos temerosos de pedagogos e professores sobre meu futuro. Por isso, meu segundo agradecimento é para minha mãe, Índia Uyara Póvoas Ferreira. Sem ela, jamais teria amadurecido meus interesses e chegado ao doutorado.

Doutorado esse que não foi uma trajetória fácil. Em muitos momentos durante meu curso me flagrei pesquisando outros editais de seleção de doutorado. Não por desinteresse em minha tese, mas pelo cansaço de lidar com um problema persistente e que parecia insolucionável. Não vou destrinchá-lo aqui porque esse é um espaço da minha tese para agradecimentos. Contudo, faz-se necessário e justo lembrar pessoas que foram fundamentais para a solução desse problema, como os professores Danilo Silva, Briseida Resende, Patrícia Izar, e Maria Luisa da Silva. Muito obrigado, sem vocês eu não teria finalizado essa tese.

Um *special thanks* que não posso deixar de fazer é para minha tia e madrinha Brisamar Lima de Castro Alves. Moramos em cidades distantes, mas desde que cheguei nesse mundo, ela cuida de mim.

Meu último parágrafo vai para um amigo que fiz nos últimos tempos, Fabrício Baccaro. Dentre as pessoas que participaram de minha vida durante o doutorado, foi a que mais me impactou, tanto cientificamente quanto pessoalmente. Há nele, além de paixão pela ciência, o cuidado e a humanidade que, acredito, são imprescindíveis ao trabalho de um cientista, professor e orientador. Obrigado por todos os bate-papos, reuniões, correções e orientações que contribuíram tanto para minha formação acadêmica.

Sumário

Introdução da Tese	1
Estilo de vida de formigas de correição	5
Forrageio de formigas de correição	8
Capítulo 1 - Estratégias de defesa adotadas por espécies atacadas por formigas de correição: Uma revisão de literatura.	13
Dieta: Interação predador presa entre formigas de correição e as espécies predadas	15
Defesas da presa ao contato com formigas de correição	16
Evacuação do ninho das espécies presa ao contato com formigas de correição	16
Espécies presa obstruindo a entrada do seu ninho ao contato com formigas de correição	18
Espécies presa enfrentando formigas de correição	20
Mudança periódica de ninho das espécies presa influenciada pelo ataque de formigas de correição	22
Uso de duas estratégias de defesa das espécies-presa à predação de formigas de correição	23
Síntese dos estudos que destacam estratégias de defesa das espécies-presa de formigas de correição	24
Conclusão	26
Referências	28
Capítulo 2- Armazenamento temporário de presas ao longo de colunas de ataque de formigas de correição: uma estratégia adaptativa para ataques bem-sucedidos?	32
Introdução	35
Métodos	36
Observações de campo	37
Análises Estatísticas	37
Resultados e Discussão	37
Conclusões	45
Referências	47
Capítulo 3 - Formigas de correição do gênero Eciton (Latreille, 1804) podem modular sua dieta em resposta à disponibilidade de presas	49
Introdução	51
Método	54
Análise de dados	60

Resultados	63
Discussão	69
Principais conclusões e novas perspectivas	73
Referências	73
Capítulo 4 - Primeiro registro de bivaque arbóreo para a espécie de formiga de correição <i>Eciton rapax</i> Smith, 1855 (Formicidae: Dorylinae)	82
Introdução	84
Material e métodos	85
Resultados	86
Discussão	92
Referências	93
Conclusão da tese	95
Referências da tese	97
Anexos	99

Índice de Figuras

Introdução

Figura 1. Bivaque da espécie de formiga de correição *Eciton hamatum* dentro de um tronco oco, em Bragança, Pará **5**

Figura 2. Formigas de correição *Eciton hamatum* mudando seu bivaque de local durante a fase migratória, onde existe a necessidade de carregar suas larvas para novos campos tróficos diariamente **7**

Figura 3. Operárias de *Labidus coecus* atacando um pedaço de carne bovina, em um exemplo de forrageio em enxame, no qual as operárias podem consumir inclusive pequenos vertebrados **9**

Figura 4. Formigas de correição *Eciton hamatum* se deslocando através de colunas de forrageio. A primeira operária a esquerda é um soldado, caracterizado pela mandíbula falcada **10**

Capítulo 1

Figura 1. A espécie de formiga *Anochetus emarginatus* iniciando a evacuação do ninho ao detectar na região ao redor a presença de *Eciton hamatum* **18**

Figura 2. *Eciton rapax* tentando entrar em um ninho de *Camponotus atriceps*, no qual a entrada (parte mais alta do galho) estava obstruída por operárias maiores de *C. atriceps* **20**

Figura 3. Operária da espécie *Crematogaster sp.* curvando o gáster para atirar ácido em operárias da formiga de correição *Labidus coecus*, quando essas predadoras se aproximavam de seu ninho **21**

Capítulo 2

Figura 1. A. Um cache *Eciton hamatum*. **B.** Operária carregando duas presas. **C.** Operária carregando uma presa. **D.** Esquema de observação de campo (**CB** - segmento da trilha entre o cache e o bivaque e **FC** - segmento da trilha entre o *Front* e o Cache). **E, F.** Fluxo líquido de operárias através de caches: **E.** Operárias carregando uma presa. **F.** Operárias carregando múltiplas presas. Alguns valores são negativos porque o fluxo líquido surge de formigas andando entre bivaques e *fronts* de forrageamento – através de caches – em ambas as direções. ***: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$, *: $p < 0,05$; **NS**: sem significância **38**

Figura 2. Resultados das simulações. **a.** Quantidade de presas coletadas. Cada pixel representa uma simulação. **b.** Presas coletadas por invasores vs. a probabilidade de formar cache em 0% vs. 25% ($n=25$ por *whisker*). ***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$; **NS**: não significante **42**

Capítulo 3

Figura 1. Espécies de formigas de correição do gênero *Eciton*. A) *Eciton hamatum*, B) *Eciton mexicanum* e C) *Eciton rapax* **57**

Figura 2. (A) - Precipitação total em milímetros cúbicos contabilizados por hora entre os meses de janeiro de 2019 e janeiro de 2020 em Bragança-Pa. (B) - Abundância de operárias forrageando por ponto amostral entre as estações seca e chuvosa. Os boxplots destacam os quartis e a linha central e mais grossa destaca a mediana **64**

Figura 3. Destaca diferenças no total de presas coletadas entre as estações. Os boxplots destacam os quartis e a linha central e mais grossa destaca a mediana **66**

Figura 4. Destaca os percentuais baseados no total de presas coletadas a partir de cada tipo de predação, oportunista e frequente, separados por estação seca e chuvosa **67**

Capítulo 4

Figura 1. Bivaque de *Eciton rapax* encontrado em uma toca abandonada por um tatu. É possível ver as operárias na área interna da toca **87**

Figura 2. Bivaque de *Eciton rapax* encontrado abaixo da serrapilheira, junto à raiz de uma árvore. À esquerda, o registro das raízes de uma árvore onde foi encontrado o bivaque e à direita a coluna de *E. rapax* retornando do forrageio, entrando embaixo da serrapilheira para acessar o bivaque **87**

Figura 3. Árvore onde foi encontrado o bivaque. O círculo branco destaca o local exato da entrada, a aproximadamente 3 metros de altura do solo **89**

Figura 4. Operárias de *E. rapax* entrando na abertura da árvore que dava acesso à galeria onde se encontrava o bivaque **90**

Figura 5. Operárias da espécie *Eciton rapax* retornando ao bivaque, levando presas. No canto superior esquerdo a operária leva parte de um adulto de formiga, no superior direito e inferior esquerdo um casulo, e no inferior direito um ovo **91**

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Defesas adotadas por espécies predadas por formigas de correição já descritas na literatura **25**

Capítulo 2

Tabela 1. Especificações dos modelos com referências aos itens de materiais complementares correspondentes **43**

Capítulo 3

Tabela 1. Percentual de presas coletadas pelas predadoras e o percentual de operárias forrageando. A seta destaca se da estação chuvosa para a seca houve aumento ou diminuição da proporção **69**

Anexos

Material Suplementar - Capítulo 2

Table S1. Eciton hamatum cache characteristics (leaf litter in primary rainforest floor, Bragança, Pará, Brazil) **99**

Table S2. Collected Cache Prey Size and Video Cache Registration in FC and CB **100**

Table S3. Simulation results. Contrasts between quantities of prey items that caching vs. non-caching virtual ants retrieved **101**

Appendix 1. The models we used to analyze our simulation data. Description in the main text **102**

Appendix 2. Simulation results. The first plot represents the time caching vs. non-caching virtual ants spent retrieving collected prey items; the table below reports contrasts for all the corresponding comparisons. The second plot represents the time continuous-caching vs. single caching ants spent retrieving collected prey items; the table below reports contrasts for all the corresponding comparisons. In tables, significant corrected p-values are reported in green **104**

Appendix 3. Simulation results. The plot represents the number of prey items retrieved by single-time-caching vs. continuously-caching virtual ants. The table below reports contrasts for all the corresponding comparisons. In the table, significant corrected p-values are reported in green **105**

Appendix 4. Simulation results for downscaled data sets. The plot represents the number of prey items retrieved by virtual caching vs. non-caching ants. In tables, significant corrected p-values are reported in green. **106**

Material Suplementar - Capítulo 3

Tabela S1 - Espécies coletadas nos pitfalls com valores absolutos (Abs) e de presença e ausência (P/A) para a estação chuvosa e seca **111**

Tabela S2. Destaca a frequência de predação sobre as espécies coletadas por cada espécie predadora entre as estações seca e chuvosa. O asterisco destaca espécimes que foram identificados apenas em nível de gênero usando o protocolo de barcode **114**

Introdução da Tese

Resumo

As formigas de correição estão entre os predadores neotropicais mais importantes, seja por consumirem uma grande diversidade e quantidade de presas, ou por estarem associadas a centenas de espécies que dependem delas direta ou indiretamente. Minha tese teve como objetivo investigar vários comportamentos desses predadores, como a interação predador-presa, o forrageamento, dieta e nidificação. No primeiro capítulo mostramos como as espécies atacadas podem usar defesas e reduzir o impacto da predação. No capítulo 2 mostramos como o acúmulo de alimentos ao longo da trilha de forrageio podem melhorar a coleta de presas. No capítulo 3 mostramos como formigas de correição do gênero *Eciton* podem se adaptar à mudanças na disponibilidade de suas presas e no capítulo 4 descrevemos uma nova estratégia de nidificação para *Eciton rapax*. Mostramos que as defesas adotadas pelas espécies de presas podem estar ligadas ao surgimento de estratégias de forrageamento que reduzem os custos de predação, como o Cache. Mostramos também que as formigas de correição podem mudar sua dieta em função da disponibilidade de presas entre as estações e que, *Eciton rapax* se adapta melhor à estação chuvosa, mostrando uma estratégia de nidificação que lhe permite lidar com as frequentes inundações dessa estação.

Palavras Chave: interação predador-presa, coevolução, predação em massa.

Abstract

Army ants are among the most important neotropical predators, or because they consume a great diversity and amount of prey, or because they are associated with hundreds of species that depend on them directly or indirectly. In the first chapter we showed how attacked species can use defenses and reduce the impact of predation. In Chapter 2 we showed how the accumulation of food along the foraging trail can improve prey collection. In chapter 3 we show how army ants of the genus *Eciton* can adapt to changes in the availability of their prey and in chapter 4 we describe a new nesting strategy for *Eciton rapax*. My thesis aimed to investigate several aspects of the behavior of these predators, such as foraging, predator-prey interaction, diet, and nesting. Here we show that defenses adopted by prey species may be linked to the emergence of foraging strategies that reduce the predation costs, such as cache. We also show that army ants can change their diet in function to prey availability between seasons and that *Eciton rapax* is best adapted to the rainy season, showing a nesting strategy that allows it to deal with the frequent floods of this season.

Keywords: predator-prey interaction, coevolution, mass predation.

No Brasil, a história da etologia se confunde com o estudo do comportamento de formigas, iniciando-se no programa de pós-graduação em psicologia experimental, na universidade de São Paulo (Otta, Ribeiro, e Bussab 2021). Seu pioneiro, Walter Hugo, investigou a psicoetologia do medo em formigas (Cunha 1980, 2004, 2020) inaugurando um frutífero espaço de pesquisa para a psicologia. Mesmo que sem intenção, a psicologia brasileira não tomou para si o naco que lhe cabe nas pesquisas com insetos sociais, sendo atualmente raras as pós-graduações de psicologia com essa linha de pesquisa.

Mesmo com esse distanciamento, o espaço continua aberto e frutífero. Talvez porque formigas existam na perspectiva social há muito mais tempo que a espécie humana (Lach, Parr, e Abbott 2010), e talvez tenham encontrado soluções inspiradoras para problemas presentes nas sociedades humanas, como o local e o modo adequado para viver junto com milhares de outros indivíduos ou como produzir, coletar e transportar grandes quantidades de alimentos por longos caminhos. Em minha tese, investiguei como formigas de correição do gênero *Eciton* encontraram soluções para esses problemas.

Formigas de correição estão entre os gêneros de formigas mais estudados, gerando nos últimos 50 anos centenas de publicações de artigos e três livros. Esse interesse se deve ao fato de que formigas de correição apresentam características singulares entre os insetos sociais, das quais destaco principalmente (1) - são predadoras de topo, sendo algumas espécies muito especializadas, (2) - são nômades e mudam o local de ninho de suas gigantescas colônias regularmente, (3) - se deslocam por centenas de metros sob solo da floresta em trilhas de forrageamento procurando suas presas, (4) - estão associadas à centenas de outras

espécies de animais que dependem delas para sobreviver (Gotwald 1995; Kronauer 2020; Schneirla 1971).

Contudo, mesmo que muito conhecimento já tenha sido produzido sobre essas singulares espécies, algumas questões fundamentais sobre formigas de correição ainda permanecem abertas. Se são predadoras muito especializadas, como lidam com a mudança da disponibilidade de suas presas através dos gradientes climáticos das américas? Como lidam com os custos de viagens longas sob o solo da floresta amazônica carregando milhares de presas? Como nidificam quando o solo da floresta fica alagado durante a estação chuvosa? Nessa tese, investigamos essas questões.

Minha tese é apresentada no formato de artigo. No capítulo 1 apresentamos uma revisão narrativa sobre as estratégias de defesa adotadas pelas presas quando atacadas por formigas de correição. No capítulo 2, descrevemos e testamos a função adaptativa do comportamento de cache (empilhar alimento ao longo da trilha) da formiga de correição *Eciton hamatum*. No capítulo 3, investigamos a dieta de formigas de correição ao longo de um ano, atravessando as estações seca e chuvosa, que podem mudar a disponibilidade das presas para as predadoras. No capítulo 4, apresentamos uma estratégia de nidificação que ocorre durante a estação chuvosa para a espécie de formiga de correição *Eciton rapax*.

Os tópicos seguintes dessa introdução tem o objetivo de esclarecer ao leitor aspectos importantes do estilo de vida das formigas de correição.

Estilo de vida de formigas de correição

Formigas de correição são espécies nômades que nidificam em bivaque, que é um estilo de nidificação temporária no qual cada formiga se prende a outra através de suas garras formando um emaranhado de indivíduos onde no centro estão a rainha, ovos, larvas e pupas (Gotwald 1995; Hölldobler e Wilson 1990). Formigas de correição constroem seus bivaques em cavidades no solo, em raízes aéreas de árvores, entre troncos ou nas partes ocas dentro de árvores caídas mortas (Figura 1), próximo ao dossel de árvores (Gotwald 1995) e em cavidades em partes altas de árvores vivas (Lima et al. 2020).



Figura 1. Bivaque da espécie de formiga de correição *Eciton hamatum* dentro de um tronco oco, em Bragança, Pará. Foto: acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

Formigas de correição mudam seu local de bivaque periodicamente, sendo esta mudança dividida em fase nômade, quando mudam diariamente de local de bivaque, e fase estacionária, quando permanecem vários dias com o bivaque no mesmo local. Quanto a essa característica, as formigas de correição podem se dividir em dois grupos: um com a duração das fases estabelecidas (fásicas), com duração de uma a duas semanas em cada fase, dependendo da espécie e outro sem a duração das fases estabelecidas (não fásicas). Formigas do gênero *Eciton* são fásicas com uma periodicidade bem estabelecida (Hölldobler e Wilson 1990).

A alternância entre a fase nômade e estacionária é regulada pelo estágio de maturação da prole. Quando a rainha realiza a postura de ovos e as larvas se tornam pupas, a necessidade calórica da colônia diminui já que pupas e ovos não se alimentam, e então as formigas de correição iniciam a fase estacionária. Quando as pupas emergem dos casulos em novas operárias e larvas eclodem dos ovos, precisam ser alimentadas, aumentando da necessidade calórica da colônia, iniciando então a fase nômade (Figura 2), na qual novos campo tróficos podem ser explorados diariamente (Gotwald 1995).



Figura 2. Formigas de correição *Eciton hamatum* mudando seu bivaque de local durante a fase migratória, onde existe a necessidade de carregar suas larvas para novos campos tróficos diariamente. Registro realizado em Bragança, Pará. Foto: acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

Formigas de correição são capazes de coletar tanto alimento, que podem alimentar também centenas de outros organismos que se hospedam em seus bivaques (inquilinos). Esses organismos podem ser adaptados ao estilo de vida das formigas, inclusive sincronizando seu ciclo reprodutivo ao das formigas de correição (Von Beeren, Maruyama, e Kronauer 2016). Esses inquilinos podem tanto se alimentar das formigas de correição quanto dos alimentos que elas coletam, que em um único dia podem ser em torno de 30.000 presas (Rettenmeyer et al. 2011).

Forrageio de formigas de correição

Formigas de correição precisam forragear todos os dias para alimentar suas gigantescas colônias, mesmo quando estão na fase estacionária. Seu forrageio pode ser tão impactante que hipoteticamente, se forrageassem no mesmo local por vários dias poderiam levar à exaustão os recursos tróficos de uma área (Gotwald 1995). Contudo, isso não ocorre porque evitam forragear em áreas já exploradas por elas ou por outras colônias de formigas de correição (Franks e Fletcher 1983; Willson et al. 2011).

Formigas de correição podem forragear em estratos diferentes do solo, sendo que hipogeicas forrageiam mais frequentemente no subsolo e as epigeicas forrageiam mais frequentemente acima do solo (Kronauer 2020). Algumas espécies podem também forragear mais frequentemente durante o dia enquanto que outras durante a noite (O'Donnell et al. 2021).

Independente do extrato do solo ou do horário de atividade, formigas de correição praticam dois perfis de forrageio, em enxame e em coluna. No forrageio em enxame, as operárias criam uma frente de ataque formando um “carpete” que pode atingir vários metros de largura (Burton e Franks 1985; Hölldobler e Wilson 1990; Schneirla 1933). Esse estilo de forrageio, geralmente é praticado por espécies de hábitos mais generalistas (Kronauer 2020) podendo capturar de pequenos vertebrados (Figura 3)(da Costa Reis et al. 2021) até uma grande diversidade de invertebrados (Kronauer 2020). Esse tipo de forrageio é comum em espécies como *Eciton burchellii*, *Labidus praedator* (Powell e Baker 2008) ou *Labidus coecus* (da Costa Reis et al. 2021).



Figura 3. Operárias de *Labidus coecus* atacando um pedaço de carne bovina, em um exemplo de forrageio em enxame, no qual as operárias podem consumir inclusive pequenos vertebrados. Foto: acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

No forrageio em coluna (Figura 4) as operárias se deslocam sobre o solo da floresta através de exíguas colunas de forrageio que podem se estender por centenas de metros. O forrageio em coluna é mais comum em espécies de formigas de correição que atacam principalmente outras espécies de insetos sociais (Powell e Baker 2008) como por exemplo *Eciton hamatum* (Fabricius, 1782). Kronauer (2020) discute que esses perfis podem ser um produto do tamanho das colônias, já que colônias pequenas de *E. burchellii* podem praticar o forrageio em coluna, e colônias grandes de *E. hamatum* podem também formar um enxame. Algumas espécies também podem ter um perfil intermediário entre o forrageio em enxame e o em coluna, como no caso de *Eciton rapax* (Burton e Franks 1985).



Figura 4. Formigas de correição *Eciton hamatum* se deslocando através de colunas de forrageio. A primeira operária a esquerda é um soldado, caracterizado pela mandíbula falcada. Foto: acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

Já que formigas de correição são funcionalmente cegas, um dos principais fatores que possibilita esses perfis de forrageio é a comunicação através da liberação de feromônios, que podem ser de trilha, recrutamento e alarme (Gotwald 1995). O feromônio de trilha é um composto químico produzido e liberado na região do sétimo esternito abdominal das operárias (Billen 1992) e marca o caminho percorrido pela operária durante o forrageio ou a mudança de bivaque, transmitindo essa informação às companheiras de ninho (Hölldobler e Wilson 1990).

No caso de *Eciton burchellii* o feromônio de trilha permanece ainda perceptível por mais de oito dias, e as trilhas de emigração são ainda mais persistentes que trilhas de forrageio porque são estabelecidas, mantidas e reforçadas pelo tráfego intenso de muitas operárias durante um longo período (Gotwald 1995). No ambiente tropical, muito úmido e quente, um feromônio de trilha insolúvel em água, resistente à luz e calor por pelo menos 31 dias é muito eficiente, como no caso de *E. hamatum* (Willson et al. 2011).

Formigas do gênero *Eciton* produzem feromônios de trilha interespecíficos, sendo percebidas por outras espécies de formigas de correição (Torgerson e Akre 1970). O feromônio de trilha dessas espécies apresenta dois compostos, um reconhecido por todas as espécies do gênero *Eciton* e um espécie-específico para sustentar a trilha a ser seguida pelas operárias de uma mesma colônia (Torgerson e Akre 1970). Uma espécie de formiga de correição pode seguir o feromônio de trilha dispensado por outras espécies de formiga de correição, porém, elas preferem seguir a trilha de operárias coespecíficas (Torgerson e Akre 1970).

O feromônio de trilha é tão importante para formigas de correição, que quando um grupo de operárias perde o contato com ele, não consegue retornar ao bivaque e iniciam um comportamento chamado "moagem circular", no qual as operárias ficam andando em círculos até a morte, provocada por exaustão (Couzin e Franks 2003).

Além do feromônio de trilha, formigas de correição também liberam feromônio de recrutamento. O feromônio de recrutamento é qualitativamente diferente do feromônio de trilha, por atrair muito mais operárias em menos tempo (Chadab e Rettenmeyer 1975). Assim que uma operária encontra alimento, retorna

à coluna de ataque esfregando o gáster intermitentemente no solo, liberando o feromônio de recrutamento e assim informando às operárias irmãs o local onde o alimento se encontra (Gotwald 1995).

A eficiente comunicação química entre as operárias possibilita uma das mais importantes características do forrageio de formigas de correição é o ataque massivo, no qual centenas de operárias podem abordar suas presas ao mesmo tempo, deixando assim poucas possibilidades de defesa para suas presas (Chadab e Rettenmeyer 1975).

O ataque massivo, que surgiu quando as colônias de formigas de correição se tornaram muito populosas (Chandra, Gal, e Kronauer 2021), é produto da síndrome adaptativa, uma combinação entre nomadismo, predação em massa e rainhas muito modificadas, que possibilitam esse estilo de forrageio em que milhares de operárias se deslocam ao mesmo tempo sob o solo da floresta (Delsuc 2003). Esse estilo de predação possibilita o ataque a grandes sociedades de insetos, como outras espécies de formigas, sendo essas suas principais presas (Kronauer 2009; Souza e Moura 2008), mesmo quando predam outros insetos também (Hoenle et al. 2019; Gotwald 1995).

Capítulo 1 - Estratégias de defesa adotadas por espécies atacadas por formigas de correição: Uma revisão de literatura.

Resumo

Formigas de correição estão entre os predadores mais importantes nos ambientes neotropicais. Seu estilo de predação massivo deixa poucas oportunidades de defesa para suas presas. A coevolução entre predadores e presas pode gerar uma corrida armamentista em que tanto predadores podem se tornar mais eficientes em predar, quanto presas podem ser tornar mais eficientes em evitar a predação ou reduzir seu impacto, no caso de organismos sociais. A interação predador e presa em grandes grupos de insetos sociais ainda é pouco compreendida. Estudos sobre como as presas podem lidar com a predação em massa são raros e muitas vezes vem na forma de notas de campo ou registros oportunistas dispersos na literatura. Aqui fizemos uma revisão narrativa que teve como objetivo categorizar e organizar esses registros em um único texto. Mostramos que quando as espécies presa são abordadas por formigas de correição, podem apresentar estratégias de defesa como o enfrentamento das predadoras, a fuga e o bloqueio, podendo variar de acordo com o contexto e com a espécie predada. Mesmo que a predação de formigas de correição possa levar a morte da colônia atacada, existem registros que evidenciam que as estratégias de defesa podem reduzir o impacto da predação ou mesmo evitar a predadora.

Palavras Chave: *Eciton*, Fuga, Luta, Insetos Sociais, Predação

Abstract

Army ants are among the most important predators in Neotropical environments. Their massive predation style reduces the defense's opportunity for their prey. The coevolution between predators and prey can lead an arms race in which predators can become more efficient predators and prey can become more efficient at avoiding predation or reducing its impact on social organisms. Predator and prey interaction in social insects is still poorly understood. Studies about how prey can deal with mass predation are scarce and often come in the form of field notes or opportunistic records, which always disperse in the literature. Here we perform a narrative review that aimed to categorize and organize these records into a single text. We show that when prey species are approached by army ants, they may present defense strategies such as fighting with predators, escaping, and blocking the nest entrance, and these may vary according to the context and the attacked species. Even though army ant predation can cause the death of the attacked colony, there are records that show that defense strategies can reduce the impact of predation or even avoid the predator.

Keywords: *Eciton*, Escape, Fight, Social Insects, Predation

Dieta: Interação predador presa entre formigas de correição e as espécies predadas

Formigas de correição são conhecidas por sua capacidade de subjugar colônias muito numerosas, como formigas fazendeiras de fungos (LaPolla et al., 2002; Mirenda et al., 1980; Powell & Clark, 2004; Swartz, 1998). O ataque se inicia com o rastreamento da colônia presa através dos seus odores (Manubay & Powell, 2020) e termina com a pilhagem da prole das colônias predadas, algumas vezes coletando todas (Strassmann et al., 1990; Swartz, 1998; Young, 1979). Além dos custos sofridos pela perda da prole, mais raramente as espécies de presa ainda podem perder operárias adultas ou ficar com larvas em áreas externas ao ninho quando tentam fugir de um ataque (LaPolla et al., 2002).

Em contrapartida, as presas de formigas de correição também podem ser capazes de reconhecer suas predadoras através de compostos liberados pelas predadoras no ambiente, como feromônios de alarme ou de trilha ou pelo contato direto com hidrocarbonetos cuticulares (Dejean et al., 2013; Lamon & Topoff, 1981; Smith & Haight, 2008).

O contato direto da presa com formigas de correição evoca uma resposta imediata e específica para formigas de correição (Longino, 2005; McDonald & Topoff, 1986). Formigas de correição são inclusive usadas como ferramenta de coleta de outras espécies de formigas (Smith & Haight, 2008) por eliciar uma resposta completa de evacuação em sinal ao primeiro contato, mesmo que com uma única operária (Droual, 1983).

Defesas da presa ao contato com formigas de correição

As respostas de defesa ao contato com formigas de correição podem ser divididas em 4 categorias: 1- evacuação do ninho; 2- a obstrução da entrada; 3- o enfrentamento; e 4- mudança periódica de ninho. Também podem apresentar duas dessas estratégias ao mesmo tempo ou sequencialmente, dependendo do contexto.

Evacuação do ninho das espécies presa ao contato com formigas de correição

Muitas espécies de insetos sociais desenvolveram a evacuação do ninho (Figura 1) como forma de lidar com formigas de correição (Chadab, 1979; Droual, 1983, 1984; Jeanne, 1970; Lamon & Topoff, 1981; LaPolla et al., 2002; Le Breton et al., 2007; McDonald & Topoff, 1986; Miranda et al., 1980; O'Donnell & Jeanne, 1990; Smith & Haight, 2008; Topoff et al., 1980; Young, 1979). As espécies de vespas *Protopolybia* e *Mischocyttarus* abandonam o ninho após um breve contato com formigas de correição do gênero *Eciton* deixando sua prole, que é coletada pela predadora (Chadab, 1979; Jeanne, 1970).

Diferente das vespas, quando formigas são atacadas é possível fazer a evacuação da prole. *Pheidole desertorum* e *Pheidole hyatti* abandonam rapidamente o ninho levando a prole e sexuais ao primeiro contato com a formiga de correição *Neivamyrmex nigrecens*, (Droual, 1983), se abrindo em um outro ninho desocupado (Droual, 1984). *Aphaenogaster albisetosa*, *Aphaenogaster cockerelli*, *Camponotus festinatus* e *Novomessor albiserous* também reagem com uma evacuação completa ao contato direto com *Neivamyrmex nigrescens* (Lamon & Topoff, 1981; McDonald & Topoff, 1986; Smith & Haight, 2008).

A espécie *Paratrachymyrmex arizonensis* evacua o ninho imediatamente ao detectar a presença de *N. nigrescens* (Topoff et al., 1980). Contudo, muitas

operárias de *P. arizonensis* andam de um lado para o outro ao redor do ninho com a prole e a predadora as intercepta e rouba as imaturas. No fim, a colônia de *P. arizonensis* perde até 75% dos imaturos (LaPolla et al., 2002).

O comportamento de evacuação de ninho na presença de formigas de correição já foi relatado até mesmo em espécies que foram introduzidas artificialmente. Na Costa Rica a espécie invasiva *Wasmannia auropunctata* inicia uma evacuação assim que detecta a presença de *Neivamyrmex compressinodis*. Curiosamente, mesmo *W. auropunctata* não sendo uma presa usual de *N. compressinodis*, esta aceita suas presas tão bem quanto as de 8 espécies simpátricas que também são predadas (Le Breton et al., 2007).



Figura 1. A espécie de formiga *Anochetus emarginatus* iniciando a evacuação do ninho ao detectar na região ao redor a presença de *Eciton hamatum*. Foto: Acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

Espécies presa obstruindo a entrada do seu ninho ao contato com formigas de correição

A obstrução de entrada (figura 2) consiste em evitar a entrada de formigas invasoras pela obstrução mecânica da entrada do ninho com materiais encontrados no solo ou com os corpos das operárias das espécies predadas. Esta estratégia pode evitar que formigas de correição tenham acesso à área interna do ninho da espécie presa, onde se encontra a prole.

Pheidole obtusospinosa é uma espécie de formiga que apresenta uma casta morfológica de operárias chamadas de super maiores, com uma cabeça muito

grande se comparada com as outras castas. Quando *P. obtusospinosa* detecta a presença da formiga de correição *Neivamyrmex texanus*, as operárias super maiores formam um bloqueio na entrada do ninho usando suas cabeças. Após tentativas frustradas de invasão, *Neivamyrmex texanus* pode abandonar a região do ninho sem efetuar a pilhagem (Huang, 2010).

As espécies *Camponotus ocreatus* e *Camponotus vicinus* também fazem o bloqueio mecânico da entrada usando a casta das operárias maiores. Quando reconhecem *N. nigrescens*, muitas operárias da casta maior saem do ninho permanecendo a 20 centímetros da entrada, podendo também bloquear a entrada do ninho com seus corpos (Lamon & Topoff, 1981).

Também pode ocorrer o bloqueio da entrada do ninho com o uso de detritos do solo (Powell & Clark, 2004; Swartz, 1998). *Atta cephalotes* e *Atta colombica* ao reconhecer a presença de *Nomamyrmex esenbeckii*, coletam detritos do solo e fecham as entradas do ninho (Powell & Clark, 2004). Também podem criar barricadas com folhas, que são levantadas ao redor da entrada do ninho impedindo o avanço da espécie predadora em direção a entrada (Swartz, 1998). Essas espécies conseguem resistir ao ataque por horas, mas podem não evitar a entrada das formigas de correição e a consequente perda de sua prole (Powell & Clark, 2004; Swartz, 1998). Powell & Clark (2004) registraram 38 ataques de *Nomamyrmex esenbeckii* à *Atta cephalotes* e *Atta colombica*, dos quais em apenas 12 essa defesa foi capaz de dissuadir a predadora e evitar o roubo de prole.

Outras espécies que bloqueiam a entrada são *Stenammas ala* e *Stenammas expoliturum*. O ninho dessas espécies fica aberto, porém, na presença de formigas de correição *Eciton mexicanum* e *Neivamyrmex gibatus* as operárias

imediatamente fecham a entrada do ninho usando uma pedra esférica que é deixada do lado de fora, próximo à entrada (Longino, 2005).



Figura 2. *Eciton rapax* tentando entrar em um ninho de *Camponotus atriceps*, no qual a entrada (parte mais alta do galho) estava obstruída por operárias maiores de *C. atriceps*. Foto: Acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

Espécies presa enfrentando formigas de correição

O enfrentamento consiste em uma resposta agressiva onde um grande número de operárias da colônia presa ataca as invasoras usando suas mandíbulas ou picadas. Young (1979), observou que vespas sociais da espécie *Polistes erythrocephalus* atacaram violentamente com picadas e mordidas a espécie de formiga de correição *E. burchellii* enquanto estavam sendo predadas (Young, 1979).

Pheidole megacephala também reage a abordagem de formigas de correição, atacando *E. burchellii* e *E. hamatum*. O atrito entre elas transfere o composto cuticular de *P. megacephala* para as operárias de *Eciton*, impedindo seu reconhecimento pelas companheiras quando retornam ao bivaque, sendo então atacadas e mortas (Dejean et al., 2014). Outros relatos de enfrentamento foram descritos brevemente para *Camponotus sp.* e *Oecophylla sp.*, porém, sem detalhes dessa interação (Hölldobler & Lumsden, 1980).



Figura 3. Operária da espécie *Crematogaster sp.* curvando o gáster para atirar ácido em operárias da formiga de correição *Labidus coecus*, quando essas predadoras se aproximavam de seu ninho. Foto: Acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

Mudança periódica de ninho das espécies presa influenciada pelo ataque de formigas de correição

Algumas estratégias de defesa podem envolver a mudança periódica de ninhos. Essas estratégias consistem em evitar que a espécie predadora identifique o local do ninho da espécie presa, reduzindo então a possibilidade de sofrer predação. Uma dessas estratégias é a monodomia serial, praticada por *Aphaenogaster araneoides*, caracterizada por um comportamento no qual uma colônia mantém múltiplos ninhos para seu uso exclusivo, ocupando um ninho de cada vez e relocando entre ninhos regularmente, reduzindo o odor colonial depositado no ninho, e dessa forma, permitindo a detecção precoce da predadora (McGlynn, 2007).

Mudanças periódicas foram descritas em duas espécies de *Pheidole* (*P. desertorum* e *P. hyatti*), que são presas frequentes de *N. nigrescens* (Droual & Topoff, 1981). A hipótese é que esta é uma parte de um sistema de defesa adotado pelas espécies presas quando atacadas por formigas de correição. Assim que detectadas formigas de correição na região da colônia, *P. desertorum* e *P. hyatti* iniciam um comportamento de alarme onde cada colônia se divide em muitas partes, e essas partes ocupam ninhos temporários que foram abandonados em emigrações anteriores. Após a ocupação de ninhos temporários, a colônia se organiza e volta para um único local de ninho (Droual & Topoff, 1981).

Uso de duas estratégias de defesa das espécies-presa à predação de formigas de correição

Algumas espécies de formigas podem apresentar duas estratégias de defesa, que podem ocorrer ao mesmo tempo ou sequencialmente, de acordo com o contexto ou de acordo com a idade das operárias adultas.

Várias espécies de formigas de gêneros diferentes usam duas estratégias ao mesmo tempo. As espécies *P. desertorum* e *P. hyatti* evacuam rapidamente o ninho, e enquanto algumas operárias da colônia das espécies-presa fogem, outras operárias dessas mesmas colônias enfrentam a predadora *Neivamyrmex nigrescens* na área externa ao ninho (Mirenda et al., 1980). O mesmo ocorre com *Leptogenys mexicana*, que deixa seu ninho em coluna salvando parte da prole, enquanto algumas operárias resistem ao ataque na área externa (Dejean et al., 2013). *Azteca andreae*, joga parte da sua prole no solo onde se encontra a predadora, e enquanto a prole é coletada por *Eciton ssp.*, a outra parte da colônia foge levando o restante da prole (Dejean et al., 2013).

Nas estratégias sequenciais, uma estratégia é seguida da outra, podendo variar de acordo com o contexto. Se as formigas de correição ainda não entraram no ninho, ocorre o bloqueio, após entrarem, ocorre a evacuação. Para a espécie de vespa *Megalopta genalis* a obstrução da entrada da colônia ocorre através do uso do gáster, porém quando as primeiras operárias de *E. hamatum* conseguem entrar, se inicia uma fuga em massa sem a prole (Smith et al., 2003).

Na espécie de vespa *Agelaia*, as operárias abandonam o ninho e vão para um galho próximo quando abordadas por *E. burchellii*. Em seguida atacam as formigas de correição, contudo sem conseguir impedir a perda da prole (O'Donnell &

Jeanne, 1990). A vespa *Polistes erythrocephalus* primeiramente reage agressivamente ao ataque de *E. burchellii*, mas sem sucesso, todas as adultas sobreviventes da espécie presa fogem, perdendo completamente suas imaturas (Young, 1979).

O mesmo ocorre para uma espécie de formiga do gênero *Pheidole*. Quando as formigas de correição *Neivamyrmex texanus* entram em seu ninho, a espécie *Pheidole obtusospinosa* muda da estratégia de obstrução da entrada para o enfrentamento (Huang, 2010). As estratégias sequenciais podem ser benéficas porque a modulação da defesa pode ser adequada à proximidade da predadora. Caso a predadora tenha sido detectada próxima à entrada do ninho, a melhor maneira de prevenir o roubo da prole é com o bloqueio da entrada, porém, se as predadoras conseguem entrar e acessar a parte interna do ninho, sair com a prole pode reduzir as perdas.

Uma outra maneira de mudança de estratégias está ligada a idade das operárias de uma colônia. Em colônias de formigas de *Novomessor albisetosus* onde as operárias são mais jovens (antes de atingirem idade de forrageamento, de 7 a 9 semanas de vida), ocorre a evacuação, e nas colônias nas quais as operárias são mais velhas, ocorre o enfrentamento da formigas de correição *N. nigrescens* (Mcdonald & Topoff, 1986).

Síntese dos estudos que destacam estratégias de defesa das espécies-presa de formigas de correição

Foram revisadas 23 publicações, que destacavam um total de 39 relações predatórias entre formigas de correição e suas espécies-presa (Tabela 1). Com relação às estratégias de defesa apresentadas pelas presas, 44,7% se referem

à evacuação de ninho, 23,6% à de obstrução da entrada, 23,6% de enfrentamento das invasoras e 7,8 % à mudança periódica do local do ninho. Em 23% das espécies citadas nos artigos foi relatado o uso de duas estratégias de defesa simultâneas ou sequenciais. Quanto ao tipo de pesquisa que produziu esses dados, 45,5% das publicações são pesquisas descritivas feitas em campo, 12,5% são pesquisas descritivas e experimentais e 37,5% são experimentais. Em 4,1% das pesquisas não houve descrição do método de coleta de dados.

Dos estudos revisados sobre as defesas adotadas pelas espécies presa de formigas de correição, apenas 16% apresentam formigas do gênero *Eciton* como predadoras, nos quais, apenas duas predadoras são frequentes, *Eciton burchellii* e *Eciton hamatum*.

Tabela 1. Defesas adotadas por espécies predadas por formigas de correição já descritas na literatura

Espécie Predadora	Espécie Predada	Defesa 1	Defesa 2	Tipo de Pesquisa	Referência
Formigas					
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Aphaenogaster albisetosa</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Smith & Haight, 2008)
<i>Eciton burchellii</i>	<i>Aphaenogaster araneoides</i>	Monodomia Serial		Experimental	(McGLYNN, 2007)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Aphaenogaster cockerelli</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Smith & Haight, 2008)
<i>Nomamyrmex esenbeckii</i>	<i>Atta cephalotes</i>	Obstrução da Entrada		Descritiva/Experimental	(Powell & Clark, 2004)
<i>Nomamyrmex esenbeckii</i>	<i>Atta cephalotes</i>	Obstrução da Entrada		Descritiva	(Swartz, 1998)
<i>Nomamyrmex esenbeckii</i>	<i>Atta colombica</i>	Obstrução da Entrada		Descritiva/Experimental	(Powell & Clark, 2004)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Camponotus festinatus</i>	Evacuação de ninho		Descritiva/Experimental	(Lamon & Topoff, 1981)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Camponotus festinatus</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Smith & Haight, 2008)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Camponotus ocreatus</i>	Obstrução da Entrada		Descritiva/Experimental	(Lamon & Topoff, 1981)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Camponotus ocreatus</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Topoff et al, 1980)
<i>Dorylus sp.</i>	<i>Camponotus sp.</i>	Enfrenta		Não citado	(Hölldobler & Lumsden, 1980)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Camponotus vicinus</i>	Obstrução da Entrada		Descritiva/Experimental	(Lamon & Topoff, 1981)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Novomessor albiserous</i>	Evacuação de ninho	Enfrenta	Experimental	(McDonald, & Topoff, 1986)
<i>Dorylus sp.</i>	<i>Oecophylla sp.</i>	Enfrenta		Não citado	(Hölldobler & Lumsden, 1980)

<i>Neivamyrmex sp.</i>	<i>Pheidole desertorum</i>	Mudança periódica		Descritiva	(Droual & Topoff, 1981)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Pheidole desertorum</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Droual, 1983)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Pheidole desertorum</i>	Evacuação de ninho	Mudança Induzida	Experimental	(Droual, 1984)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Pheidole desertorum</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Topoff et al, 1980)
<i>Neivamyrmex sp.</i>	<i>Pheidole hyatti</i>	Mudança periódica		Descritiva	(Droual & Topoff, 1981)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Pheidole hyatti</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Droual, 1983)
<i>E. hamatum</i>	<i>Pheidole megacephala</i>	Enfrenta		Experimental	(Dejean, Azémar & Roux, 2014)
<i>E. burchellii</i>	<i>Pheidole megacephala</i>	Enfrenta		Experimental	(Dejean, Azémar & Roux, 2014)
<i>E. burchellii/E. hamatum</i>	<i>Pheidole megacephala</i>	Enfrenta		Experimental	(Dejean, Azémar & Roux, 2014)
<i>Neivamyrmex texanus</i>	<i>Pheidole obtusospinosa</i>	Obstrução da Entrada	Enfrenta	Descritiva	(Huang, 2010)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Pheidole sp.</i>	Evacuação de ninho	Enfrenta	Descritiva	(Mirenda et al, 1980)
<i>Neivamyrmex gibbatus/Eciton mexicanum</i>	<i>Stenammina ala</i>	Obstrução da Entrada	Estrutura de Ninho Adaptada	Descritiva/Experimental	(Longino, 2005)
<i>Neivamyrmex gibbatus/Eciton mexicanum</i>	<i>Stenammina expositum</i>	Obstrução da Entrada	Estrutura de Ninho Adaptada	Descritiva/Experimental	(Longino, 2005)
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	<i>Trachymyrmex arizonensis</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Topoff et al, 1980)
<i>Neivamyrmex rugulosus</i>	<i>Trachymyrmex arizonensis</i>	Evacuação de ninho		Descritiva	(LaPolla et al, 2002)
<i>Neivamyrmex compressinodis</i>	<i>Wasmannia auropunctata</i>	Evacuação de ninho		Experimental	(Le Breton et al., 2007)
Vespas					
<i>Eciton burchellii</i>	<i>Agelaia yepocapa</i>	Evacuação de ninho	Enfrenta	Descritiva	(O'Donnell & Jeanne, 1990)
<i>E. hamatum</i>	<i>Megalopta genalis</i>	Obstrução da Entrada	Evacuação de ninho	Experimental	(Smith, Wcislo & O'donnell, 2003)
<i>Eciton sp.</i>	<i>Mischocyttarus drewseni</i>	Evacuação de ninho		Descritiva	(Jeanne, 1970)
<i>Formiga de correição não identificada</i>	<i>Parachartergus colobopterus</i>	Enfrenta		Descritiva	(Strassmann, Hughes & Queller, 1990)
<i>Formiga de correição não identificada</i>	<i>Parachartergus colobopterus</i>	Enfrenta		Descritiva	(Strassmann, Hughes & Queller, 1990)
<i>E. burchellii</i>	<i>Polistes erythrocephalus</i>	Enfrenta		Descritiva	(Young, 1979)
<i>E. burchellii</i>	<i>Polistes erythrocephalus</i>	Evacuação de ninho		Descritiva	(Young, 1979)
<i>E. burchellii</i>	<i>Polistes erythrocephalus</i>	Enfrenta	Evacuação de ninho	Descritiva	(Young, 1979)
<i>Eciton sp.</i>	<i>Protopolybia exigua binominata</i>	Evacuação de ninho		Descritiva	(Chadab, 1979)

Conclusão

Durante sua história evolutiva, muitos táxons diferentes encontraram soluções semelhantes para lidar com um problema comum, o estilo massivo de forrageio das formigas de correição. Apesar da maior parte das espécies que

conseguiram salvar ao menos parte da sua prole terem praticado a estratégia de evacuação, em todas as outras estratégias também foi possível identificar custos e benefícios.

Para qualquer estratégia de defesa adotada pela espécie presa, primeiro é preciso identificar a predadora na região do ninho e diferenciar essa espécie predadora de espécies competidoras que oferecem um risco menor à sobrevivência da colônia. Sendo assim, é possível que formigas presa tenham um “modelo” interno (template) que lhes possibilite discriminar perfis químicos entre sua própria colônia, perfis de espécies competidoras e perfis de predadoras, com diferentes limiares de resposta de acordo com o grau de ameaça da predadora, como já observado em algumas espécies de formigas (Alloway, 1990; Pamminer et al., 2011).

Desta forma, formigas de correição podem ser reconhecidas por algumas espécies presa, emitindo comportamentos de evacuação que não ocorrem diante da interação com outras espécies. Quanto a ontogênese desses comportamentos, a evacuação do ninho diante do contato com formigas de correição não deve ser resultado apenas de exposições durante o ciclo de vida de uma colônia, mas sim de pressões de seleção ao longo da história evolutiva da espécie presa em frequente interação com um predador perigoso.

É provável que uma evacuação bem-sucedida seja mais possível através do contato com o feromônio deixado nas trilhas ou o feromônio de alarme liberado no ar pelas formigas de correição. Desta forma, uma formiga presa pode reconhecer alguma substância chave no perfil químico da predadora sem que a predadora possa ter acesso ao local da colônia. Caso esse reconhecimento seja possível, é

esperado que as formigas presa tenham tempo suficiente para iniciar um comportamento de defesa, como a fuga por exemplo.

Mesmo para a obstrução da entrada o reconhecimento é também importante. Quando a entrada de um ninho é obstruída, as atividades de forrageio cessam momentaneamente, envolvendo então custos à colônia que deixa de coletar alimentos. Portanto, pode ser necessário monitorar a atividade das formigas de correição para determinar quando é seguro cessar o bloqueio, esse monitoramento só pode ser feito através de leituras dos perfis químicos das formigas de correição disponíveis na região.

Estudos sobre o reconhecimento de formigas de correição pelas espécies presas ainda são necessários para avaliar se as hipóteses de reconhecimento são verdadeiras. Esses estudos podem tanto nos ajudar a entender melhor a interação predador presa entre grandes sociedades, quando podem nos ajudar a entender mecanismos cognitivos subjacentes que tornem possível operárias das colônias predadas diferenciarem competidoras de predadoras.

Referências

- Alloway, T. M. (1990). Slave-species ant colonies recognize slavemakers as enemies. *Animal behaviour*. <https://psycnet.apa.org/record/1990-30182-001>
- Chadab, R. (1979). Early warning cues for social wasps attacked by army ants. *Psyche; a Journal of Entomology*, 86(2-3), 115–123.
- Dejean, A., Azémar, F., & Roux, O. (2014). An invasive ant species able to counterattack marabunta raids. *Comptes Rendus Biologies*, 337(7-8), 474–479.
- Dejean, A., Corbara, B., Roux, O., & Orivel, J. (2013). The antipredatory behaviours of neotropical ants towards army ant raids (Hymenoptera: Formicidae).

Myrmecological news / Österreichische Gesellschaft für Entomofaunistik, 19, 17–24.

Droual, R. (1983). The organization of nest evacuation in *Pheidole desertorum* wheeler and *P. hyatti emery* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral ecology and sociobiology*, 12(3), 203–208.

Droual, R. (1984). Anti-predator behaviour in the ant *Pheidole desertorum*: The importance of multiple nests. *Animal behaviour*, 32(4), 1054–1058.

Droual, R., & Topoff, H. (1981). The emigration behavior of two species of the genus *Pheidole* (Formicidae: Myrmicinae). *Psyche; a Journal of Entomology*, 88(1-2), 135–150.

Hölldobler, B., & Lumsden, C. J. (1980). Territorial strategies in ants. *Science*, 210(4471), 732–739.

Huang, M. H. (2010). Multi-phase defense by the big-headed ant, *Pheidole obtusospinosa*, against raiding army ants. *Journal of Insect Science*, 10, 1.

Jeanne, R. L. (1970). Chemical defense of brood by a social wasp. *Science*, 168(3938), 1465–1466.

Lamon, B., & Topoff, H. (1981). Avoiding predation by army ants: Defensive behaviours of three ant species of the genus *Camponotus*. *Animal behaviour*, 29(4), 1070–1081.

LaPolla, J. S., Mueller, U. G., Seid, M., & Cover, S. P. (2002). Predation by the army ant *Neivamyrmex rugulosus* on the fungus-growing ant *Trachymyrmex arizonensis*. *Insectes sociaux*, 49(3), 251–256.

Le Breton, J., Dejean, A., Snelling, G., & Orivel, J. (2007). Specialized predation on *Wasmannia auropunctata* by the army ant species *Neivamyrmex compressinodis*. *Journal of Applied Entomology = Zeitschrift Für Angewandte*

Entomologie, 131(9-10), 740–743.

Longino, J. T. (2005). Complex nesting behavior by two Neotropical species of the ant genus *Stenamma* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica*, 37(4), 670–675.

Manubay, J. A., & Powell, S. (2020). Detection of prey odours underpins dietary specialization in a Neotropical top-predator: How army ants find their ant prey. *The Journal of Animal Ecology*, 89(5), 1165–1174.

Mcdonald, P., & Topoff, H. (1986). The Development of Defensive Behavior against Predation by Army Ants. *Developmental psychobiology*, 19(4), 351–367.

McGlynn, T. P. (2007). Serial monodomy in ants: An antipredator strategy? *Ecological entomology*, 32(6), 621–626.

Mirenda, J. T., Eakins, D. G., Gravelle, K., & Topoff, H. (1980). Predatory behavior and prey selection by army ants in a desert-grassland habitat. *Behavioral ecology and sociobiology*, 7(2), 119–127.

O'Donnell, S., & Jeanne, R. L. (1990). Notes on an Army Ant (*Eciton burchelli*) Raid on a Social Wasp Colony (*Agelaia yepocapa*) in Costa Rica. *Journal of tropical ecology*, 6(4), 507–509.

Pamminger, T., Scharf, I., Pennings, P. S., & Foitzik, S. (2011). Increased host aggression as an induced defense against slave-making ants. *Behavioral Ecology: Official Journal of the International Society for Behavioral Ecology*, 22(2), 255–260.

Powell, S., & Clark, E. (2004). Combat between large derived societies: A subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies. *Insectes sociaux*, 51(4), 342–351.

Smith, A. A., & Haight, K. L. (2008). Army ants as research and collection tools. *Journal of Insect Science*, 8, 1–5.

- Smith, A. R., Wcislo, W. T., & O'Donnell, S. (2003). Assured fitness returns favor sociality in a mass-provisioning sweat bee, *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). *Behavioral ecology and sociobiology*, *54*(1), 14–21.
- Strassmann, J. E., Hughes, C. R., & Queller, D. C. (1990). Colony Defense in the Social Wasp, *Parachartergus colobopterus*. *Biotropica*, *22*(3), 324–327.
- Swartz, M. B. (1998). Predation on an *Atta cephalotes* Colony by an Army *Nomamyrmex esenbecki*. *Biotropica*, *30*(4), 682–684.
- Topoff, H., Mirenda, J., Droual, R., & Herrick, S. (1980). Behavioural ecology of mass recruitment in the army ant *Neivamyrmex nigrescens*. *Animal behaviour*, *28*(3), 779–789.
- Young, A. M. (1979). Attacks by the Army Ant *Eciton burchelli* on Nests of the Social Paper Wasp *Polistes erythrocephalus* in Northeastern Costa Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society*, *52*(4), 759–768.

Capítulo 2- Armazenamento temporário de presas ao longo de colunas de ataque de formigas de correição: uma estratégia adaptativa para ataques bem-sucedidos?

Publicado em: Royal Society, [Biology Letters](#) ¹

DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0440>

¹ Hilário Póvoas de Lima^{1,2,†*}, Serafino Teseo^{3*}, Raquel Leite Castro de Lima^{1,2}, Ronara Souza Ferreira-Châline^{1,2}, Nicolas Châline^{1,2}

LEEEIS, Laboratório de Etologia, Ecologia e Evolução de Insetos Sociais, Departamento de Psicologia Experimental, Instituto de Psicologia Experimental, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brazil¹

Programa de pós-graduação em Psicologia Experimental, USP, São Paulo, SP, Brazil²

*School of Biological Sciences, Nanyang Technological University, Singapore*³

* Esses autores contribuíram igualmente

† Para correspondência

Resumo

Enquanto pilham a prole de outras colônias de formigas, formigas de correição do gênero *Eciton* acumulam presas em pilhas, ou em *Caches*, ao longo de suas trilhas de forrageamento. Amplamente documentadas, essas estruturas têm sido historicamente consideradas como subprodutos do tráfego intenso ou relocações abortadas do ninho temporário ou bivaque. Contudo, observamos recentemente que os *caches* da formiga de correição, *Eciton hamatum*, apareceram independentemente do tráfego pesado ou das realocações de bivaque. Além disso, o fluxo de presas através dos *caches* variou com base na quantidade de itens de presas transportados pelas operárias. Como isso sugeriu uma função adaptativa em potencial, desenvolvemos simulações baseadas em agentes para comparar ataques de formigas de correição virtuais com e sem *cache*. Descobrimos que os *caches* aumentavam a quantidade de presas quando um número relativamente pequeno de invasores estava disponível. No entanto, essa vantagem tornou-se menos visível – e geralmente desapareceu – à medida que o número de invasores aumentava. Com base nesses resultados, hipotetizamos que os *caches* maximizam a quantidade de presas quando uma quantidade limitada de invasores está disponível, especialmente quando as colônias de presas evacuam coordenadamente sua ninhada. Em princípio, os *caches* também permitem que as operárias colem em segurança várias presas e as transportem eficientemente para o bivaque. Mais observações de campo são necessárias para testar esta e outras hipóteses emergentes de nosso estudo.

Palavras Chave: Correição, *Eciton*, forrageio, comportamento coletivo, ataque em coluna, *cache*

Abstract

While pillaging the brood of other ant colonies, *Eciton* army ants accumulate prey in piles, or caches, along their foraging trails. Widely documented, these structures have historically been considered as byproducts of heavy traffic or aborted relocations of the ants' temporary nest, or bivouac. However, we recently observed that caches of the hook-jawed army ant, *Eciton hamatum*, appeared independently from heavy traffic or bivouac relocations. In addition, the flow of prey through caches varied based on the quantity of prey items workers transported. As this suggested a potential adaptive function, we developed agent-based simulations to compare raids of caching and non-caching virtual army ants. We found that caches increased the amount of prey that relatively low numbers of raiders were able to retrieve. However, this advantage became less conspicuous — and generally disappeared — as the number of raiders increased. Based on these results, we hypothesize that caches maximize the amount of prey that limited amounts of raiders can retrieve, especially as prey colonies coordinately evacuate their brood. In principle, caches also allow workers to safely collect multiple prey items and efficiently transport them to the bivouac. Further field observations are needed to test this and other hypotheses emerging from our study.

Keywords: army ants, *Eciton*, foraging, collective behavior, column raid, cache

Introdução

Em formigas de correição, o forrageio ocorre através da formação de longas colunas de operárias se deslocando pelo solo da floresta e atacando outras colônias de insetos sociais (Gottwald 1995; Kronauer 2020). Durante os ataques, às colônias da formiga de correição *Eciton hamatum* acumulam presas em *aches* ao longo de suas colunas (Figura 1A, Video S1 - disponível [aqui](#)). Cientistas pioneiros de formigas de correição atribuíram esse comportamento a ineficiências no tráfego. Schneirla por exemplo, notou que numerosas operárias que saíam do bivaque em direção às frentes de forrageamento impediam o retorno das forrageiras que carregavam presas, “virtualmente forçando-as” a “depositar suas cargas em pilhas que se formam perto dos locais de maior confusão” (Schneirla 1934). Mais tarde, Rettenmeyer sugeriu que os *aches* surgem à medida que as operárias que carregam presas se reúnem em “áreas de maior odor das presas”, eventualmente levando à formação de novos bivaques se os *aches* ficassem grandes o suficiente (Rettenmeyer 1953). Suas observações sugeriam que os *aches* são subprodutos da realocação regular do bivaque.

Observando a atividade de forrageamento de *E. hamatum*, notamos que os *aches* apareciam regularmente mesmo em baixas intensidades de tráfego e em horários do dia em que os bivaques não costumam ser deslocados, levantando dúvidas sobre a hipótese de que os *aches* surgem exclusivamente como subprodutos da relocação do bivaque. Essa ideia foi corroborada por outros trabalhos experimentais com formigas cortadeiras, que também transportam grandes quantidades de alimentos ao longo de longas trilhas de forrageamento, mostrando que *aches* com recortes de folhas emergem na entrada dos ninhos quando o fluxo de alimentos excede as taxas de processamento, reduzindo os

custos de transporte (Hart e Ratnieks 2001; Hart e Ratnieks 2000). Como as operárias de *Atta* maximizam a coleta de alimentos por meio do descarregamento nos *caches* e retomando rapidamente ao forrageamento, levantamos a hipótese de que os *caches* de *E. hamatum* podem servir para maximizar a coleta de presas. Portanto, após medir o tráfego de formigas e o transporte de presas através de *caches* em condições naturais, exploramos essa hipótese usando simulações baseadas em agentes (*agent-based*), com o objetivo de determinar se e como os *caches* podem trazer uma vantagem adaptativa.

Métodos

Nossa pesquisa foi realizada em um fragmento de floresta primária amazônica de 220 ha (Terra Firme, coordenadas: -1.034113, -46.766017) na cidade de Bragança, estado do Pará, Brasil. Para localizar *caches*, seguimos as colunas de forrageamento em várias sessões (de julho de 2019 a janeiro de 2020). Para evitar a reamostragem, não coletamos *caches* a menos de 50 metros um do outro. Em nossas simulações (detalhes no texto suplementar, disponíveis [aqui](#)), os invasores coletavam itens de presas e os armazenavam em *cache* com uma probabilidade crescente de acordo com a densidade de companheiros de ninho, simulando o cenário que observamos na natureza. Outras operárias que coletavam até dois itens de presas em *caches*, ao encontrarem ao longo do caminho esses itens, os coletavam com uma probabilidade pré definida. As formigas então transportavam as presas coletadas para uma “área segura” densamente povoada, simulando uma bifurcação de trilha ou o bivaque. Quando operárias invasoras carregadas ou coletadoras de *cache* chegavam à área segura, as presas desapareciam e foram contabilizadas como depositadas.

Observações de campo

Filmamos os *caches* por 5 minutos a aproximadamente 30 cm de altura (30fps, 1920 x 1080px). O filme registrou operárias que chegavam no *cache* vindos do *front* de forrageamento e se deslocavam em direção ao bivaque, bem como indivíduos que passavam ao lado dos *caches*. Assumimos que *E. hamatum* apenas transportava presas dos *fronts* de forrageamento para *caches* e para o bivaque (e não o contrário). Analisamos os vídeos usando o *software* Boris (Friard e Gamba 2016).

Análises Estatísticas

Usando o R 4.1.2 (R Core Team 2020), comparamos o fluxo líquido de operárias carregando uma ou várias presas no lado do *cache* do *front* de forrageamento com o lado do *cache* em direção ao bivaque (considerando como dados pareados, fornecendo um *proxy* de se as formigas depositavam as presas dentro de *caches*) com o teste Wilcoxon (signed-rank com correção de Benjamini-Hochberg). Analisamos dados de simulações usando GLM (funções '*glm*' e '*summary*', '*emmeans*', '*Anova*' respectivamente das funções básicas do R, *emmeans_1.7.0*, *car_3.0-12*), aplicando correções de *Benjamini-Hochberg* para contrastes e gerando gráficos com o *ggplot2_3.3.5* (Wickham 2016), *gridExtra_2.3* (Auguie 2017) *boot_1.3-28* (Davison e Hinkley 1997), *hrbrthemes* ("R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria" 2022).

Resultados e Discussão

Antes das observações de campo, definimos *caches* como estruturas incluindo presas empilhadas (imaturas), operárias paradas de *E. hamatum* (Figura 1A, B, C, vídeo S1 - disponível [aqui](#)) e operárias se aproximando e saindo do *cache*. Então,

seguindo colunas de forrageamento entre 8h e 16h30, encontramos dez *caches*, seis dos quais incluíam $116 \pm 130,56$ itens de presas (total=697; mínimo=18; máximo=296; todas espécies de formigas, principalmente *Pheidole* e *Linepithema*; *Figure S1*, *Tables S1*, *S2*; Texto do Material Complementar, disponível [aqui](#)). Não encontramos bivaques no raio de 10 metros ao redor. Como realizamos observações fora do pico de atividade de *E. hamatum* e não observamos tráfego intenso ou gargalos, concluímos que os *caches* observados não se originaram como subprodutos do tráfego intenso. Da mesma forma, como as colônias costumam migrar imediatamente antes do pôr do sol, excluímos a possibilidade de nossos *caches* serem bivaques em formação ou abortados (Schneirla 1934).

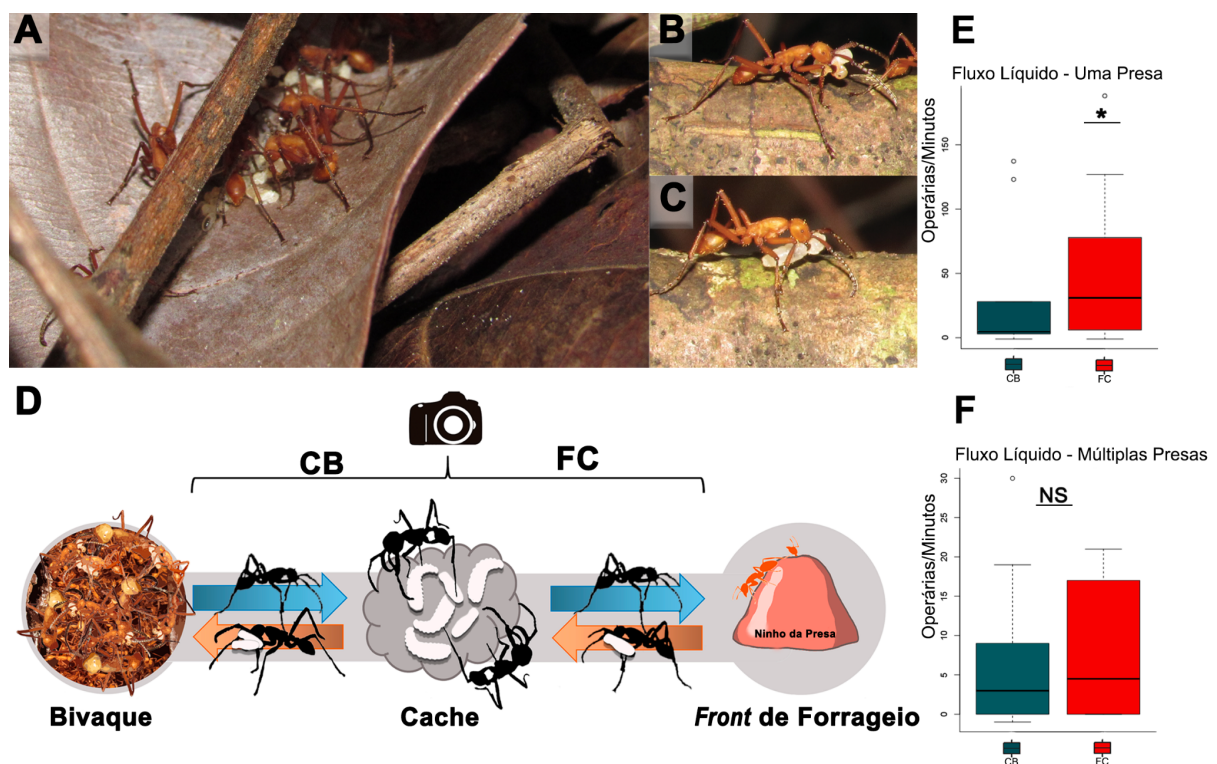


Figura 1. A. Um cache *Eciton hamatum*. B. Operária carregando duas presas. C. Operária carregando uma presa. D. Esquema de observação de campo (CB - segmento da trilha entre o cache e o bivaque e FC - segmento da trilha entre o Front e o Cache). E, F. Fluxo líquido de operárias através de *caches*: E. Operárias carregando uma presa. F. Operárias carregando múltiplas presas. Alguns valores

são negativos porque o fluxo líquido surge de formigas andando entre bivaques e *fronts* de forrageamento – através de caches – em ambas as direções. ***: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$, *: $p < 0,05$; **NS**: sem significância.

Analisando os vídeos do tráfego das formigas nos caches (Figura 1D), contamos em média $189,8 \pm 117,4$ operárias indo do bivaque para os *fronts* de forrageamento e $226,1 \pm 116,3$ operárias na direção oposta, transportando $75 \pm 71,9$ presas ($n = 10$). Para obter medidas realistas do tráfego de operárias carregando presas entre os *caches*, excluimos de nossas análises operárias que não transportavam presas, focando nos indivíduos que carregavam uma ou várias presas. Para as operárias que transportam uma presa, o fluxo líquido de indivíduos no *cache* (número de operárias entrando menos o número de operárias saindo) no lado do *front* (área onde está ocorrendo a coleta de alimento) foi maior que o lado em direção ao bivaque ($54,2 \pm 61,8$ vs. $32,7 \pm 52,3$; Wilcoxon *signed-rank*, $V = 5,5$, p (não corrigido) = $0,0247$, p (corrigido) = $0,049$). Ao contrário, o número de operárias transportando múltiplas presas não variou (*front* de forrageamento: $8,1 \pm 8,7$ vs. bivaque: $6,7 \pm 10,1$; $V = 12$, p (não corrigido) = $0,39$, p (corrigido) = $0,78$, Figura 1F). Isso indicou que nos *caches*, as formigas carregadas com uma presa depositaram suas cargas com mais frequência do que as carregadas com múltiplas presas, mesmo que as operárias transportando múltiplas presas chegassem aos *caches* em números menores ($8,1 \pm 8,7$ comparados a $54,2 \pm 61,8$ operárias carregadas de uma única presa). Se os *caches* surgissem apenas como subprodutos do tráfego, não esperaríamos que o acúmulo/transporte de presas dependesse da quantidade da carga. Portanto, suspeitamos que, semelhante aos *caches* de formigas cortadeiras (Hart e Ratnieks 2001; Hart e Ratnieks 2000), os *caches* de *E. hamatum* podem servir para otimizar os custos do forrageamento a nível colonial. Formulamos a hipótese de que os caches podem surgir quando operárias invasoras retornando do

front e carregadas de uma única presa depositam suas cargas em locais seguros e retornam rapidamente os *fronts*. Do ponto de vista colonial, viagens sequenciais curtas entre os *caches* e os *fronts* maximizariam a coleta de presas quando houver um número limitado de operárias invasoras, especialmente porque as colônias de presas podem coordenar a evacuação rápida de suas ninhadas. (Topoff et al. 1980; Droual 1983). Além disso, na confusão das invasões, coletar rapidamente uma única presa pode ser mais seguro e conveniente do que coletar vários itens de presa sequencialmente. Por outro lado, as operárias nos *caches* poderiam investir tempo coletando vários itens em um microambiente significativamente mais seguro, minimizando a distância percorrida por aumentar a quantidade de alimento carregada para o bivaque.

Para explorar tais hipóteses e investigar se e em quais condições os *caches* aumentariam a coleta de presas, desenvolvemos uma simulação baseada em agentes (*agent-based*) usando o Netlogo (Wilensky 1999) e inspirado por Wilensky, 1997 (Vídeo S2, Texto no Material Suplementar disponível [aqui](#)). Nossas formigas virtuais formavam colunas de forrageio liberando e também seguindo um feromônio de trilha, e encontrando pilhas de alimento simulando as imaturas coletadas nas colônias das presas. À medida que as formigas começavam a atacar, as presas não coletadas começavam a desaparecer, simulando a evacuação da ninhada. Em nossas análises, primeiro avaliamos como o número de operárias invasoras, a velocidade de evacuação da ninhada (fuga) e a probabilidade de armazenar/coletar alimentos em *cache* (todos os preditores categóricos) afetavam a quantidade de formigas presas coletadas para colônias com e sem *cache*. Em seguida, comparamos colônias com *caches* com colônias sem *caches*, que eram idênticas exceto pelos invasores que transportavam itens de presas diretamente para a área

segura. Colocamos os detalhes dos modelos que usamos, com referências aos itens de materiais complementares correspondentes na Tabela 1. No geral, a quantidade de presas coletadas aumentou com o número de operárias invasoras, diminuiu com a velocidade de evacuação no ninho das presas e foi relativamente maior em probabilidades intermediárias de armazenar/coletar alimentos em *cache* (Figura 2, Modelo 1). Curiosamente, os *caches* permitiram que as formigas coletassem significativamente mais presas com poucas operárias invasoras (50, 100), mas esse efeito tornou-se geralmente menos importante - e desapareceu - à medida que o número de invasores aumentou (300, 500, 700; Figura 2, Contrast set 1). O tempo gasto pelas formigas coletando presas foi geralmente maior para grupos de 50 operárias, em comparação com grupos de 100, 300 e 500 operárias invasoras, e para grupos de 700 operárias invasoras em comparação com todos os outros grupos, enquanto que a probabilidade de armazenar em cache/coletar presas em cache não afetou o tempo de coleta (Modelo 2). Em geral, formigas passaram menos tempo coletando todas as presas na máxima velocidade de evacuação da prole (*level 5*) comparado com todos os outros *levels*, mais provavelmente porque elas coletam apenas pequenas quantidades de presas (Modelo 2). Dificilmente qualquer combinação de configurações mostrou efeitos significativos de *caches* quanto ao tempo de coleta de presas (contrast set 2), indicando que, tudo sendo igual, as formigas que formavam *caches* coletavam comida na mesma velocidade daquelas que não formavam *caches*. Permitir que os coletadores de cache continuem armazenando no cache suas cargas após a coleta, raramente produziu efeitos significativos na quantidade de presas coletadas (Contraste set 3), mas ocasionalmente aumentou o tempo de coleta da presa (Contraste set 4). Isso geralmente ocorria para grupos de 50 a 100 invasores (possivelmente porque os

indivíduos raramente encontravam itens alimentares em *cache* e suas trilhas eram relativamente efêmeras) e mais raramente em grupos de 700 operárias invasoras, onde os indivíduos possivelmente continuavam encontrando altas densidades de companheiros de ninho e comida no *cache* com muita frequência. Este resultado sugere que o muitos *caches* podem retardar a coleta de presas e que pode ser mais vantajoso para os coletadores de *cache* descarregarem apenas no bivaque e não em outros *caches*.

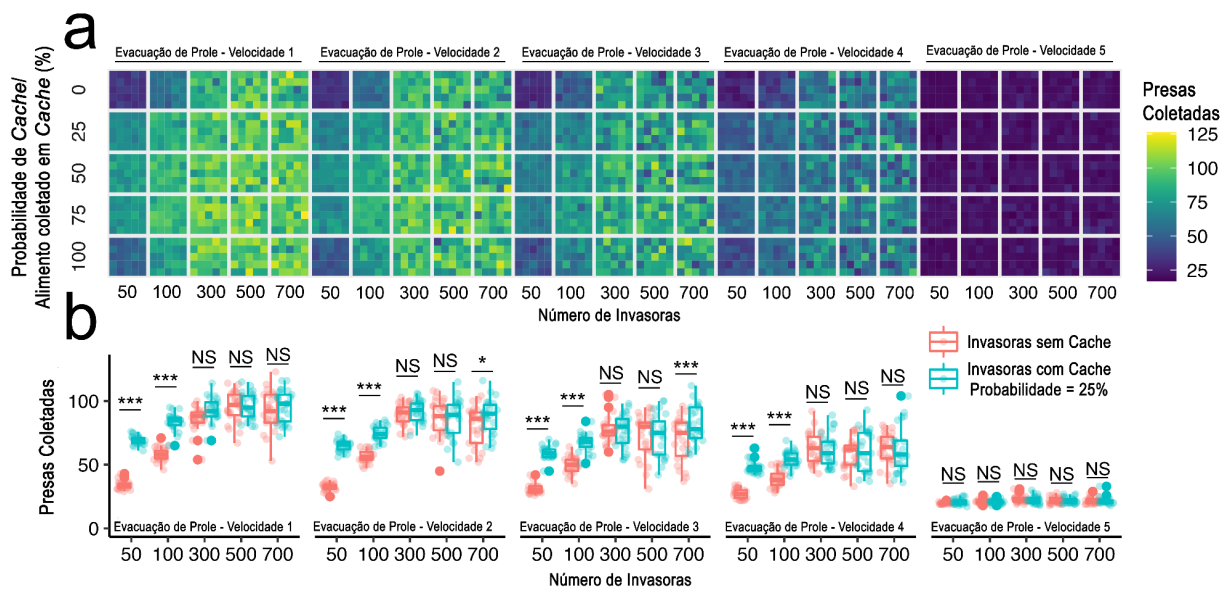


Figura 2. Resultados das simulações. **a.** Quantidade de presas coletadas. Cada pixel representa uma simulação. **b.** Presas coletadas por invasores vs. a probabilidade de formar *cache* em 0% vs. 25% ($n=25$ por *whisker*). ***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$; NS: não significante.

Tabela 1. Especificações dos modelos com referências aos itens de materiais complementares correspondentes.

Modelo #	Variável de Resposta	Preditores	Tipo de modelo	Distribuição do Modelo	Múltiplas Comparações	Item Correspondente ao material suplementar
1	Número de presas coletadas	Velocidade de evacuação, Número de invasores, Probabilidade de Cache/Coletar no cache	GLM	<i>quasipoisson</i>	<i>Tukey</i>	Apêndice 1
2	Tempo gasto coletando todas as presas		GLM	<i>Gamma</i>	<i>Tukey</i>	Apêndice 1

Contrastes	Variável de Resposta	Grupos Comparados	Tipo de modelo	Distribuição do Modelo	correção do valor <i>p</i>	Item Correspondente ao material suplementar
<i>Set 1</i>	Número de presas coletadas	Invasores que usam Cache vs. as que não usam	GLM	<i>quasipoisson</i>	<i>Benjamini-Hochberg (fdr)</i>	Tabela S3
<i>Set 2</i>	Tempo gasto coletando todas as presas	Invasores que usam Cache vs. as que não usam	GLM	<i>Gamma</i>	<i>Benjamini-Hochberg (fdr)</i>	Apêndice 2
<i>Set 3</i>	Número de presas coletadas	Invasores com Cache único vs Cache contínuo	GLM	<i>quasipoisson</i>	<i>Benjamini-Hochberg (fdr)</i>	Apêndice 3
<i>Set 4</i>	Tempo gasto coletando todas as presas	Invasores com Cache único vs Cache contínuo	GLM	<i>Gamma</i>	<i>Benjamini-Hochberg (fdr)</i>	Apêndice 2

De um modo geral, nossos resultados corroboram a hipótese de que os caches de *E. hamatum* não emergem apenas como subprodutos do tráfego pesado ou de bivaques abortados, mas também aumentam a eficiência da coleta de presas. Eles podem maximizar a coleta de presas quando poucas operárias invasoras estão disponíveis - sugerindo que a disponibilidade de invasores pode ser um fator que limita a coleta de presas nos *fronts* de forrageamento. De fato, *E. hamatum* ataca

vários ninhos de presas simultaneamente em um território amplo, provavelmente resultando em diferenças locais nas concentrações de operárias disponíveis para o ataque. Embora não haja pesquisas que mostrem contagens de operárias de *E. hamatum* durante os ataques, relatos anteriores mostraram que esse número podem ser extremamente variáveis (Powell 2011), corroborando indiretamente essa hipótese. Finalmente, os *caches* podem diminuir a necessidade de recrutar um grande número de operárias para iniciar o ataque, reduzindo o tempo disponível para que as colônias de presas evacuem rapidamente sua ninhada.

Outras possíveis questões de pesquisa podem investigar o armazenamento em cache nas perspectivas proximais e individuais. A experiência afeta a ontogenia comportamental e o particionamento de tarefas em formigas (Ravary et al. 2007), mas ignoramos seu impacto em sociedades grandes e complexas. Por exemplo, as forrageadoras de *Eciton* se especializaram em atacar nos *fronts* de forrageamento ou no deslocamento entre os *caches* e o bivaque? Da mesma forma, a experiência de curto prazo nos *fronts* de forrageamento (por exemplo, características de ninho ou presa, defesas adotadas pelas presas) ou nos *caches* (por exemplo, número/tipo de itens de presa (Topoff et al. 1980; Droual 1983), a ocorrência de predadores oportunistas roubando itens nos *caches*) pode afetar as decisões individuais de forrageamento. *Caches* podem permitir a transferência de informações sobre colônias atacadas (Dussutour et al. 2004; Dussutour et al. 2007) e intensidade do tráfego, reduzindo viagens demoradas, arriscadas e desnecessárias. Também ignoramos quais mecanismos fazem com que as operárias invasoras que retornavam do *front* parem nos *caches* ou prossigam dependendo da quantidade de presas carregadas. Uma possível causa proximal disso seria o estímulo proveniente da extensão das mandíbulas, onde a maior abertura pode significar cargas mais

pesadas e incômodas. Outra possibilidade é a experiência ou o polietismo etário, levando os trabalhadores mais jovens a viajar entre frentes de forrageamento e *caches* de presas e indivíduos mais velhos a se especializarem em invasões, em um paradigma clássico de particionamento de tarefas (Ratnieks e Anderson 1999). Qualquer que seja o mecanismo, uma explicação de causa final é que os indivíduos que transportam múltiplas presas diretamente para o bivaque economizam o tempo de descarregamento e o tempo que outros trabalhadores gastariam carregando/descarregando as presas coletadas. O fluxo relativamente estável de cargas de múltiplas presas que observamos nos *caches* suporta essa hipótese.

O tamanho do indivíduo/colônia de presas e estratégias de defesa específicas também podem afetar o surgimento do cache. Em nosso estudo, espécies pequenas como *Pheidole* e *Linepithema* dominaram a composição de presas nos *caches*, possivelmente porque armazenar nos *caches* itens de presas únicas e transportá-las para o acampamento em cargas de vários itens é mais eficiente para presas pequenas do que presas grandes. Em futuras pesquisas, amostragens de longo prazo em habitats/estações podem revelar se *E. hamatum* ajusta iterativamente suas estratégias de ataque em escala local e dependente da presa. Por fim, os *caches* podem contribuir para o armazenamento seguro das presas quando o retorno direto ao bivaque é arriscado. Por exemplo, em caso de chuva, armazenar presas sob a serapilheira pode aumentar as chances de transportá-las com sucesso para o acampamento mais tarde.

Conclusões

Caches de alimentos relacionados ao particionamento de tráfego surgiram em táxons de formigas distantes (por exemplo *Atta*, *Camponotus* e *Eciton*) (Hart e Ratnieks 2001; Hart e Ratnieks 2000; Kronauer 2020; Hoenle et al. 2019; Manubay

e Powell 2020; Anderson et al. 2002; Jeanne 1986; Wang et al. 2018), geralmente em sociedades onde milhares de indivíduos transportam grandes quantidades de alimentos por longas distâncias (Couzin e Franks 2003; Fowler e Robinson 1979; Losos 2011). Essas sociedades devem equilibrar cuidadosamente os investimentos de forrageamento em termos de energia e tempo (Bartholomew, Lighton, e Feener 1988; MacArthur e Pianka 1966; Pyke 1984). Neste estudo sugerimos que os *caches* melhoram a coleta e o transporte de presas em *E. hamatum*. Embora nossas hipóteses precisem ser testadas por meio de extenso trabalho de campo, elas adicionam novas questões ao crescente conhecimento sobre flexibilidade de forrageamento e comportamento migratório de formigas de correição.

Acessibilidade de dados

Todos os dados são fornecidos nos Materiais Complementares.

Contribuições dos autores

HPDL e RLCDL conceberam o estudo, conduziram o trabalho de campo, analisaram os dados do trabalho de campo e editaram o manuscrito. NC concebeu e supervisionou o estudo, analisou os dados e redigiu o manuscrito. ST concebeu o estudo, desenvolveu as simulações, analisou os dados das simulações e redigiu o manuscrito. RSFC concebeu o estudo e editou o manuscrito. Todos os autores aprovaram a versão final do manuscrito e concordaram em ser responsabilizados pelo conteúdo do mesmo.

Financiamento

Bolsa de Produtividade do CNPq (bolsa PQ-2017 311790/2017-8) para NC; a CAPES PROEX Psicologia Experimental 2016/1964 para N.C., HPDL, RSFC, RLCDL e PROCAD Amazônia; uma bolsa de pós-doutorado presidencial (M408080000) da Universidade Tecnológica de Nanyang para ST. O CNPq concedeu bolsa de doutorado de HPDL.

Reconhecimentos

À Marília Lobão que disponibilizou a área de estudo para trabalho de campo. Erika Dawson e Eduarda Vieira que comentaram o manuscrito. Agradecemos à USP e ao seu Programa de Psicologia Experimental, bem como a todas as outras universidades e programas de pós-graduação que resistem bravamente aos constantes ataques à ciência e aos cientistas no Brasil.

Referências

- Anderson, C., J. J. Boomsma, Bartholdi, III, e J. J. 2002. "Task partitioning in insect societies: bucket brigades". *Insectes sociaux* 49 (2): 171–80.
- Auguie, Baptiste. 2017. "Miscellaneous Functions for 'Grid' Graphics [R package gridExtra version 2.3]", setembro.
<https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>.
- Bartholomew, George A., John R. B. Lighton, e Donald H. Feener. 1988. "Energetics of Trail Running, Load Carriage, and Emigration in the Column-Raiding Army Ant *Eciton hamatum*". *Physiological Zoology*.
<https://doi.org/10.1086/physzool.61.1.30163737>.
- Couzin, I. D., e N. R. Franks. 2003. "Self-Organized Lane Formation and Optimized Traffic Flow in Army Ants". *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 270 (1511): 139–46.
- Davison, A. C., e D. V. Hinkley. 1997. *Bootstrap Methods and Their Application*. Cambridge University Press.
- Droual, Robert. 1983. "The organization of nest evacuation in *Pheidole desertorum wheeler* and *P. hyatti emery* (Hymenoptera: Formicidae)". *Behavioral ecology and sociobiology* 12 (3): 203–8.
- Dussutour, A., S. Beshers, J-L Deneubourg, e V. Fourcassié. 2007. "Crowding increases foraging efficiency in the leaf-cutting ant *Atta colombica*". *Insectes sociaux* 54 (2): 158–65.
- Dussutour, Audrey, Vincent Fourcassié, Dirk Helbing, e Jean-Louis Deneubourg. 2004. "Optimal Traffic Organization in Ants under Crowded Conditions". *Nature* 428 (6978): 70–73.
- Fowler, Harold G., e S. W. Robinson. 1979. "Foraging by *Atta Sexdens* (Formicidae: Attini): Seasonal Patterns, Caste and Efficiency". *Ecological Entomology* 4 (3): 239–47.
- Friard, Olivier, e Marco Gamba. 2016. "BORIS : a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations". *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12584>.
- Gottwald, H. W. 1995. *Army ants: the biology of social predators*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Hart, Adam G., e Francis L. W. Ratnieks. 2001. "Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job". *Animal behaviour* 62 (2): 227–34.
- Hart, A. G., e F. L. Ratnieks. 2000. "Leaf Caching in *Atta* Leafcutting Ants: Discrete

- Cache Formation through Positive Feedback". *Animal Behaviour* 59 (3): 587–91.
- Hoerl, Philipp O., Nico Blüthgen, Adrian Brückner, Daniel J. C. Kronauer, Brigitte Fiala, David A. Donoso, M. Alex Smith, Bryan Ospina Jara, e Christoph von Beeren. 2019. "Species-level predation network uncovers high prey specificity in a Neotropical army ant community". *Molecular ecology* 28 (9): 2423–40.
- Jeanne, Robert L. 1986. "THE EVOLUTION OF THE ORGANIZATION OF WORK IN SOCIAL INSECTS". *Monitore Zoologico Italiano - Italian Journal of Zoology* 20 (2): 119–33.
- Kronauer, Daniel J. C. 2020. *Army Ants: Nature's Ultimate Social Hunters*. Harvard University Press.
- Losos, J. B. 2011. "Convergence, adaptation, and constraint". *Evolution; international journal of organic evolution* 65 (7): 1827–40.
- MacArthur, Robert H., e Eric R. Pianka. 1966. "On Optimal Use of a Patchy Environment". *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282454>.
- Manubay, John Aidan, e Scott Powell. 2020. "Detection of Prey Odours Underpins Dietary Specialization in a Neotropical Top-Predator: How Army Ants Find Their Ant Prey". *The Journal of Animal Ecology* 89 (5): 1165–74.
- Powell, S. 2011. "How much do army ants eat? On the prey intake of a neotropical top-predator". *Insectes Sociaux*. <https://doi.org/10.1007/s00040-011-0152-3>.
- Pyke, Graham H. 1984. "OPTIMAL FORAGING THEORY: A CRITICAL REVIEW". *Annual review of ecology and systematics* 15: 523–75.
- "R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria". 2022. 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=hrbrthemes>.
- Ratnieks, F. L. W., e C. Anderson. 1999. "Task partitioning in insect societies". *Insectes sociaux* 46 (2): 95–108.
- Ravary, Fabien, Emmanuel Lecoutey, Gwenaël Kaminski, Nicolas Châline, e Pierre Jaisson. 2007. "Individual Experience Alone Can Generate Lasting Division of Labor in Ants". *Current Biology: CB* 17 (15): 1308–12.
- Rettenmeyer, C. W. 1953. "ARTHROPODS ASSOCIATED WITH NEOTROPICAL ARMY ANTS WITH A REVIEW OF THE BEHAVIOR OF THESE ANTS (ARTHROPODA; FORMICIDAE: DORYLINA)". Editado por Charles Duncan Michener. Doctor of Philosophy, Swarthmore College.
- Schneirla, T. C. 1934. "Raiding and Other Outstanding Phenomena in the Behavior of Army Ants". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 20 (5): 316–21.
- Topoff, Howard, John Mirenda, Robert Droual, e Susan Herrick. 1980. "Behavioural ecology of mass recruitment in the army ant *Neivamyrmex nigrescens*". *Animal behaviour* 28 (3): 779–89.
- Wang, Qiao, Weiguo Song, Jun Zhang, e Siuming Lo. 2018. "Bi-Directional Movement Characteristics of *Camponotus Japonicus* Ants during Nest Relocation". *The Journal of Experimental Biology* 221 (Pt 18). <https://doi.org/10.1242/jeb.181669>.
- Wickham, Hadley. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer.
- Wilensky, U. 1997. "Netlogo Ants Model". 1997. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/Ants>.
- . 1999. "NetLogo". 1999. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>.

Capítulo 3 - Formigas de correição do gênero *Eciton* (Latreille, 1804) podem modular sua dieta em resposta à disponibilidade de presas

Resumo

Formigas de correição estão entre os mais importantes predadores de invertebrados neotropicais. A maioria desses predadores são especializados em outras espécies de formigas, que são presas conspícuas e que representam parte importante da biomassa terrestre. Contudo, formigas podem ser afetadas pela sazonalidade de chuvas, alterando sua riqueza, abundância e também seus padrões de forrageio. Se formigas de correição são predadoras especializadas em outras formigas, como podem lidar com variações na disponibilidade de suas presas? Para responder essa pergunta, estudamos a dieta de três espécies de formigas de correição do gênero *Eciton* (*E. hamatum*, *E. rapax* e *E. mexicanum*) em uma área com forte sazonalidade de chuvas. Coletamos ao longo de um ano as presas de formigas de correição e medimos a disponibilidade das presas nas estações seca e chuvosa usando um método independente. Hipotetizamos que essas predadoras devem atacar as presas mais disponíveis em cada estação e que, para compensar possíveis perdas, devem preda oportunisticamente muitas espécies. Nossos resultados indicam que *E. hamatum* e *E. mexicanum* podem se adaptar à disponibilidade de suas presas, mantendo predação similar em quantidade ao longo das estações. Porém, ao longo do ano, *E. rapax* coleta principalmente um grupo de presas pouco disponível na estação seca, levando a uma diminuição significativa na quantidade de presas coletadas. Destacamos também que formigas de correição podem ser predadores oportunistas para metade das espécies que atacam, mas por ser uma parte pequena do total de presas coletadas, isso parece não compensar as flutuações na disponibilidade de suas presas favoritas. Nossos resultados ajudam a compreender como formigas de correição podem se adaptar à gradientes climáticos diferentes e também destacam a necessidade de estudos padronizados sobre a dieta de formigas, que investiguem as variações de acordo com a sazonalidade de fatores bióticos e abióticos.

Palavras Chave: Predação, Forrageio, Predação Oportunista, Floresta tropical, estação seca e chuvosa

Abstract

Army ants are among the most important predators of neotropical invertebrates. Most of these predators specialize in other ant species, which are conspicuous prey and represent an relevant part of terrestrial biomass. However, ants can be affected by the seasonality of rainfall, altering their richness, abundance and also their foraging patterns. If army ants are specialized predators on other ants, how can they deal with variations in the availability of their prey? To answer this issue, we investigated the diet of three army ant species of the genus *Eciton* (*E. hamatum*, *E. rapax* and *E. mexicanum*) in an area with strong seasonality of rainfall. We collected army ant prey along one year and measured prey availability in the dry and wet seasons using an independent method. We hypothesize that these predators must attack the most available prey in each season and that, to offset for possible losses, they must opportunistically prey on many species. Our results indicate that *E. hamatum* and *E. mexicanum* can adapt to the availability of their prey, keeping similar predation in amount throughout the seasons. However, throughout the year, *E. rapax* mainly collects a group of prey that is not readily available in the dry season, leading to a significant decrease in the amount of prey collected. We also highlight that army ants can be opportunistic predators for half of the species they attack, but as they are a small part of the total prey collected, this does not seem to offset for fluctuations in the availability of their favorite prey. Our results help to understand how army ants can adapt to different climatic gradients and also highlight the need for standardized studies on ant diets, which investigate seasonal variations of biotic and abiotic factors.

Keywords: Predation, Foraging, Opportunistic Predation, Rainforest, dry and wet season

Introdução

Predadores podem controlar as populações de suas presas (Paine, 1966, 1980; Ripple et al., 2014) regulando também a competição entre as espécies (Begon & Townsend, 2020). Por outro lado, a população de predadores pode ser limitada pelo tamanho do indivíduo e pela disponibilidade das presas (D. Griffiths, 1975; Rutz & Bijlsma, 2006). No entanto, o tamanho e disponibilidade de presas frequentemente são modulados também por fatores abióticos ligados ao clima (Adams et al., 1982; Fullerton et al., 2000; Hurst & Conover, 2003). Considerando ambos os contextos, se a população de presas está alta, a população de predadores tende a crescer porque a probabilidade de encontrar presas é maior, porém, quando poucas presas estão disponíveis os encontros tendem a ser raros, e a população de predadores tende a diminuir (Abrams, 2000).

Formigas podem ser excelentes modelos para o estudo da interação predador presa porque estão entre os mais conspícuos e importantes consumidores terrestres (Hölldobler & Wilson, 1990), sendo consideradas engenheiras ecológicas (Folgarait, 1998; H. M. Griffiths et al., 2018). Podem ser predadores especialistas (Barden et al., 2020; Cerdá & Dejean, 2012; Dejean & Evraerts, 1997) ou generalistas (Fourcassié & Oliveira, 2002; Ward et al., 2010), consumindo parte importante da biomassa terrestre (Del Toro et al., 2012; Hölldobler & Wilson, 1990).

Na interação predador presa, as espécies de formigas de correição são um caso especial nos ecossistemas amazônicos, por serem os principais predadores de invertebrados terrestres (Gotwald, 1995; Kronauer, 2020) e controlarem as populações de suas presas (Kaspari & O'Donnell, 2003). As formigas de correição são predadores de topo e entendidas como espécies chave nos ambientes em que vivem (Boswell et al., 1998; Kronauer, 2020).

Apesar de algumas espécies de formigas de correição serem predadoras generalistas, consumindo uma grande variedade de invertebrados (Powell & Baker, 2008; Rettenmeyer et al., 2011) e até pequenos vertebrados (da Costa Reis et al., 2021), a maioria das espécies de formigas de correição são predadoras especializadas em outros insetos sociais, principalmente formigas (Gotwald, 1995; Kronauer, 2020; Powell & Baker, 2008).

Nas florestas tropicais a diversidade de espécies de formigas é grande (Bolton, 2021; Hölldobler & Wilson, 1990), dificultando visualizar padrões de distribuição e interações entre espécies, especialmente em pequena escala (Pfeiffer et al., 2013). Uma forma de explorar e entender as relações de predação entre formigas é agrupar as espécies em grupos funcionais. Grupos funcionais são grupos de espécies que respondem de forma semelhante e desempenham funções similares no ambiente (Andersen, 2000). Dessa forma, entender as respostas dos grupos funcionais pode ajudar a compreender melhor as mudanças na estrutura das comunidades (Hoffmann & Andersen, 2003), e nas relações entre predador-presa.

Fatores abióticos como precipitação, temperatura e umidade, podem modular a atividade de forrageio das formigas (Lasmar et al., 2021), afetando os grupos funcionais de formas diferentes (Andersen, 2000). Se a estação chuvosa modifica padrões fenológicos das plantas ou está ligado a maior abundância de espécies de invertebrados, a distribuição de alimentos para cada grupo funcional pode mudar, modificando os padrões de forrageio das espécies e assim também mudando as probabilidades de serem encontradas pelas formigas de correição.

A resposta das formigas ao longo do ciclo hidrológico é idiossincrática, provavelmente refletindo tendências evolutivas locais. Por exemplo, em alguns locais, tanto a riqueza quanto a abundância de formigas podem ser maiores durante

a estação seca (Basu, 1997). Uma explicação, é que a elevação do nível do lençol freático, comum na estação chuvosa, pode inundar periodicamente as áreas onde as formigas vivem e forrageiam, reduzindo a ocorrência de espécies e a abundância total de formigas (Baccaro et al., 2013). Por outro lado, o início da estação chuvosa em outras regiões tropicais pode aumentar a disponibilidade de alimento (Wolda, 1978) que alguns grupos funcionais de formigas usam para promover o crescimento de suas próprias colônias (Lach et al., 2010; McGlynn, 2006). Em florestas que não alagam, a riqueza e atividade das formigas é maior durante a estação chuvosa (Kaspari & Weiser, 2006; Levings, 1983; Queiroz et al., 2022). De qualquer forma, os padrões de atividade e diversidade das formigas variam ao longo do ciclo hidrológico, e como essa variação afeta os hábitos de predadores especialistas ainda é pouco compreendido, já que as pesquisas sobre dieta de formigas de correição foram sempre recortes temporais cobrindo apenas uma estação (Hoenle et al., 2019; Powell, 2011). Entender como predadores especializados podem lidar com mudanças no ciclo hidrológico e na disponibilidade de suas presas pode ajudar a esclarecer a ocorrência dessas espécies em locais com fatores abióticos diferentes e com riqueza e abundância de formigas diferentes.

Aqui investigamos a dieta das formigas de correição *Eciton hamatum* (Fabricius, 1782), *Eciton mexicanum* (Roger, 1863), e *Eciton rapax* (Smith, F., 1855) ao longo de um ano, nas as estações seca e chuvosa. Nossa hipótese é que a diversidade de espécies predadas e a quantidade de presas coletadas pelas formigas de correição variam sazonalmente. Sendo assim, fazemos as predições de que (1) a quantidade de presas carregadas deve ser maior na estação seca, (2) a quantidade de presas coletadas deve depender da disponibilidade dos grupos funcionais (operárias forrageando), (3) a sazonalidade deve fomentar uma dieta

mais generalista para formigas de correição, com mudanças marcantes entre as estações.

Método

Área de estudo

A pesquisa ocorreu em um fragmento de floresta (220 ha) no município de Bragança-Pará-Brasil (-1.035203, -46.764838, altitude: 25 metros), situado na região costeira do nordeste do estado do Pará, com clima quente e úmido e média anual de temperatura de 26 °C. O município apresenta fragmentos de floresta caracterizadas como bosques com elementos de terra firme e restinga (Behling et al., 2001). A região foi escolhida para nosso estudo por apresentar uma forte sazonalidade de chuvas, dividida em estação chuvosa, de janeiro a julho, com chuvas diárias e estação seca, de agosto a dezembro, com chuvas esporádicas (Moraes et al., 2005; Sousa et al., 2009).

Dados meteorológicos

Para esse estudo, consideramos os meses das estações seca e chuvosa de acordo com o estabelecido por Moraes e colaboradores (2005) e Sousa e colaboradores (2009). Para confirmar se no período de estudo houve mudanças significativas na precipitação, verificamos dados pluviométricos da área de coleta. Os dados referentes à precipitação entre janeiro de 2019 e janeiro de 2020 foram obtidos através do INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais), e foram coletados pela estação meteorológica automática (A226) de Bragança, Pará (latitude, -1,0452; longitude -46,7827; altitude, 37 metros) disponíveis no site: <https://tempo.inmet.gov.br/TabelaEstacoes/A226>.

Levantamento do forrageio das espécies de formigas nas as estações seca e chuvosa em Bragança-Pa

Para o levantamento da atividade de forrageio das espécies de formigas foi utilizado o método de *pitfall*. Esse método foi escolhido por ser um método padronizado usado para estimar a riqueza e abundância de espécies formigas (Sheikh et al., 2018). Por ser uma armadilha passiva, pode estimar a atividade de forrageio das formigas, comportamento que é utilizado por formigas de correição do gênero *Eciton* para rastrear as colônias de suas presas (Manubay & Powell, 2020).

Foram amostrados 22 pontos em cada estação, com duas armadilhas cada (uma arbórea e outra terrestre), divididos em 4 transectos. Ao total foram instaladas 44 armadilhas na estação seca e 44 na estação chuvosa. Em cada transecto, os pontos amostrais foram estabelecidos a cada 50 metros, com uma armadilha terrestre e outra arbórea, amarrada em uma árvore a no máximo 1,5 metros de distância do pitfall terrestre. Para as armadilhas, foram utilizados potes plásticos de 11 centímetros de diâmetro e 7 cm de profundidade. As armadilhas foram preenchidas com 200 ml de uma solução para matar, conservar e evitar a fuga, preparada com água, glicerol (5%) e sal (0.9%) (Schmidt & Solar, 2010). Nos *pitfalls* arbóreos foram utilizadas iscas de mel e sardinha para evitar subamostragem já que a superfície de contato com a árvore é menor (Ribas et al., 2003; Ribas & Schoereder, 2007; Schmidt et al., 2013). Os *pitfalls* ficaram em funcionamento por 48 horas nas duas estações.

Levantamento da dieta de formigas de correição do gênero *Eciton*

As coletas ocorreram entre janeiro de 2019 e janeiro de 2020. Para coletar as espécies predadas por formigas de correição *Eciton hamatum*, *E. mexicanum* e *E. rapax* (Figura 1), foram acompanhadas colunas de forrageio de cada espécie predadora. Para encontrar as colunas percorremos as trilhas da área de estudo diariamente, entre às 6h e 18h. Essa técnica de busca por formigas de correição, descrita por Powell & Baker (2008), aumenta a probabilidade de encontrar formigas de correição porque as trilhas geralmente tem pouca vegetação e a serapilheira é menos densa, forçando as formigas a emergirem do solo/liteira.

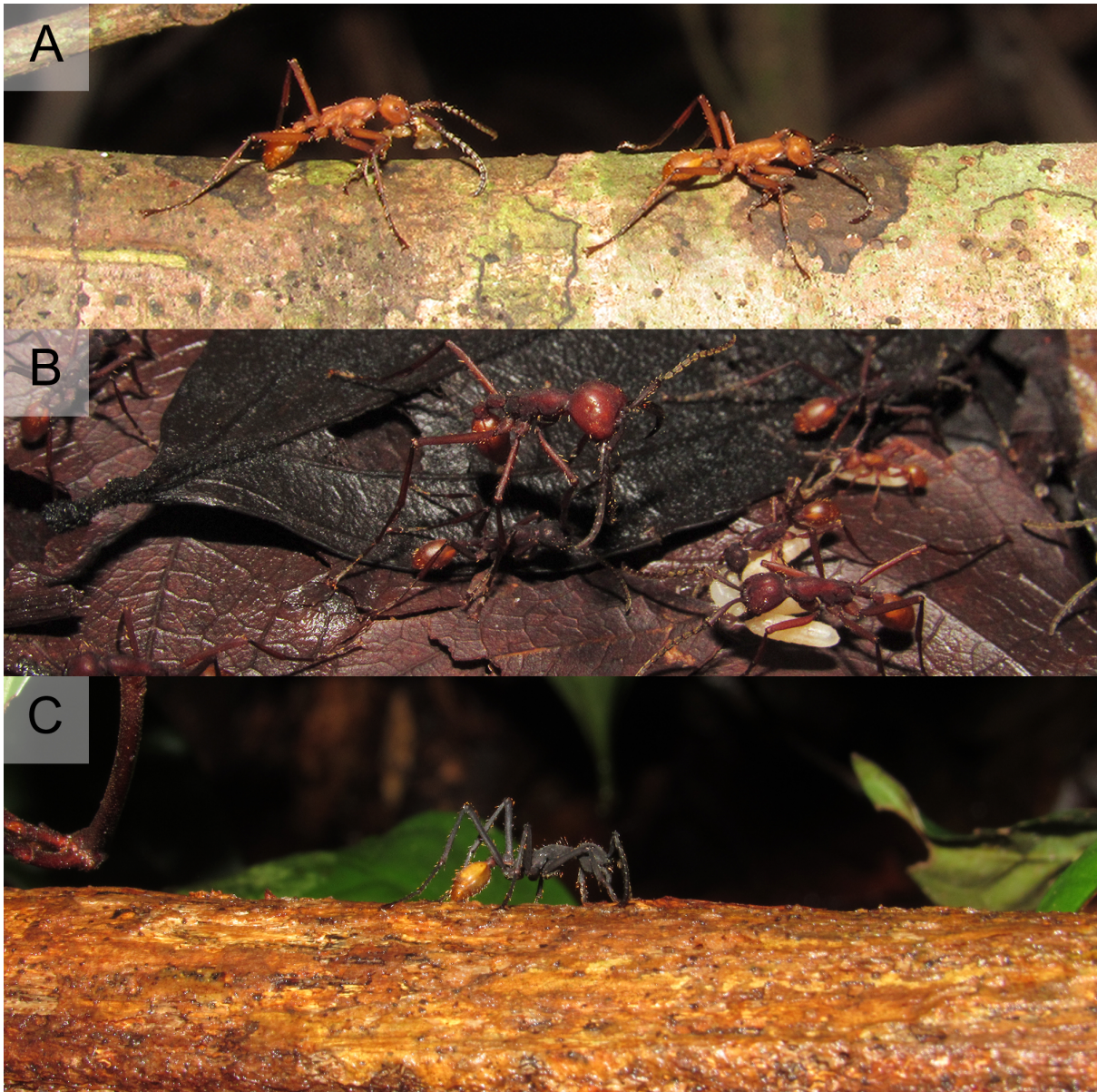


Figura 1. Espécies de formigas de correição do gênero *Eciton*. A) *Eciton hamatum*, B) *Eciton mexicanum* e C) *Eciton rapax*. Todos os registros são do acervo pessoal de Hilário Póvoas de Lima.

Assim que uma coluna de forrageio era encontrada, a espécie predadora era identificada e verificávamos se havia operárias transportando presas. Em caso positivo, durante 30 minutos, as operárias que carregavam presas neste ponto amostral eram coletadas com pinças, delicadamente para evitar distúrbios na trilha. Estabelecemos uma distância de 100 metros entre pontos amostrais para evitar coletar o mesmo evento de predação e também para evitar a superamostragem da

mesma colônia. Todos os espécimes coletados foram colocados em um tubo *falcon* de 15 ml preenchidos com álcool 70%.

Identificação dos espécimes coletados (*Pitfalls* e predação)

As formigas predadoras e presas foram identificadas com o uso de uma lupa entomológica com aumento de 100x. Nos espécimes adultos, a identificação foi feita através de chaves de identificação atualizadas. Identificamos os gêneros com o guia para os gêneros de formigas do Brasil (Baccaro et al., 2015) e as espécies com chaves de gêneros atualizadas (Arias-Penna, 2008; W. Brown, 1976; W. L. Brown, 1978; Mackay & Mackay, 2010; Ward et al., 2010). As formigas de correição foram identificadas usando a chave de Dorylinae (Watkins, 1976).

Identificamos também as presas imaturas (pupas e larvas). Para pupas, foram utilizadas chaves, utilizando as características já formadas, descartando apenas a cor. Para larvas, foi utilizada uma chave de larvas de formigas (Wheeler & Wheeler, 1976) para identificar até o nível de gênero. Em casos onde o ponto de coleta ocorreu junto ao ninho atacado, foi coletada uma operária da presa para identificar a espécie e assim as amostras (larvas e pupas) desse ponto. Os espécimes identificados foram guardados em álcool 70% para consultas futuras e para o depósito na coleção de formigas do museu paraense Emílio Goeldi.

Identificação de espécies com *barcode*

Para espécimes que não puderam ser identificadas com o uso de chaves, como machos, partes de formigas, pupas sem características morfológicas bem formadas ou larvas, a identificação foi feita através de *barcode*.

Nós extraímos o DNA através da trituração das formigas-presa usando o Kit *DNeasy 96 Blood & Tissue* ([site do fabricante](#)) seguindo as instruções do fabricante. Nós então amplificamos um porção de 658 pares de base do gene COI usando os pares de *primers* forward/reverse LCO1490 and HCO2198; MLepF1/LepR; dgLCO1490/CrematoR1 (Hoenle et al., 2019). Nas PCR's, as temperaturas de anelamento variaram entre 45 °C e 55 °C. Nós purificamos os *amplicons forward e reverse* usando *EZ-10 Spin Column PCR purification kit* (Bio Basic Asia Pacific Pte Ltd) e enviamos então para *Bio Basic Asia Pacific Pte Ltd* (Singapura) para o sequenciamento *sanger*.

Para a preparação das sequências (formato AB1) foi criado um script usando o software R v. 4.2.1 que cortava automaticamente o ruído do início e fim das sequências. Caso os ajustes feitos no script do R deixassem menos de 500 pares de bases, as sequências eram então preparadas manualmente utilizando o Bioedit v.7.2.5.

Todas as sequências foram consultadas usando o banco de dados de BOLD (Ratnasingham & Hebert, 2007). Considerando a escassez de amostras para a região amazônica, estabelecemos 97% de similaridade com as espécies do BOLD (maioria de áreas da América Central) para a identificação ao nível de espécie/morfoespécie. Amostras que não atingiram 97% de similaridade foram submetidas a análises auxiliares para a identificação ao nível de gênero. Criamos uma árvore (modelo de distância: Kimura 2 Parameter) usando as amostras do BOLD com os 100 espécimes mais próximos de cada amostra de nossa coleta para verificar se nossa amostra era mais próxima de alguma espécie de formiga conhecida. Também criamos uma árvore de probabilidade máxima com 1000

replicações (*maximum likelihood tree*) usando o software IQ-TREE (Nguyen et al., 2015) e usando nossas amostras junto ao banco de dados ASLAM depositados no banco de dados BOLD. Para a maioria das amostras que submetemos a identificação por barcode havia uma hipótese de gênero ou subfamília, que na maioria dos casos foram confirmadas pelo procedimento, aumentando a confiança em nosso protocolo.

Análise de dados

Nossa análise buscou responder 4 perguntas fundamentais: Ocorre mudança na precipitação e na disponibilidade de presas na área estudada ao longo do ano? A quantidade de presas coletadas por formigas de correição e a proporção de espécies por grupos funcionais muda entre as estações? Os grupos funcionais mais predados são também os que estão forrageando mais em cada estação? A estação pode fomentar uma predação mais oportunista? Para responder essas perguntas, trabalhamos tanto com dados de frequência de predação quanto com dados absolutos sobre a quantidade de presas coletadas por cada predadora em cada estação ao longo de um ano.

Precipitação e a disponibilidade de presas entre estação seca e chuvosa.

Esta foi uma análise auxiliar para averiguar se houve diferenças na precipitação mensal entre as estações seca e chuvosa. Para esta análise, comparamos as diferenças na precipitação total mensal entre as estações chuvosa e seca utilizando um teste *t*. Para comparar a abundância de espécimes nas armadilhas de *pitfall* entre as estações (espécimes forrageando) utilizamos análises de *Kruskal-Wallis*.

Variação da composição da dieta e quantidade de presas coletadas entre a estação seca e chuvosa.

Considerando que grupos funcionais de formigas podem ser afetados de modos diferentes pelos ciclos hidrológicos nas estações seca e chuvosa, decidimos classificar as espécies em grupos funcionais para tornar nossas análises mais robustas. Agrupamos as espécies em sete grupos funcionais: (onívoros arbóreos, onívoros generalistas, predadores generalistas de solo, predadores arbóreos, cortadeiras, predadores de caça em grupo, onívoros de solo) de acordo com Brandão e Groc (Brandão et al., 2012; Groc et al., 2014). Usamos uma permanova (usando a distância de *Bray Curtis*, com 999 permutações) para verificar se a composição das espécies predadas dentro dos grupos funcionais foi diferente entre as estações. Para essa análise os dados foram transformados em presença e ausência. Para verificar se havia diferença entre as quantidades de presas coletadas entre as estações, usamos uma anova. Para essa análise foram usados os valores absolutos, ou seja, o total de espécimes carregados.

Relação entre presas disponíveis e a quantidade de presas predadas nas estações seca e chuvosa

Esta análise teve o objetivo de avaliar se a quantidade de presas coletadas por cada espécie predadora acompanhava as oscilações na quantidade de presas disponíveis por grupos funcionais (forrageando no ambiente) entre as estações seca e chuvosa. Nessa análise comparamos o total de espécimes de formiga forrageando em cada ponto amostral (estimada pelos *pitfalls*) com o total presas coletadas por cada predadora tanto na estação seca quanto na chuvosa utilizando o teste Qui-Quadrado (com mil permutações para reduzir os empates). Para compreender

a dinâmica de predação de cada espécie predadora e a disponibilidade de presas em cada grupo funcional, fizemos uma análise descritiva baseada no percentual de presas coletadas por cada predadora e de operárias forrageando em cada estação.

Frequência de predação sobre as espécies presa entre as estações

Esta análise teve o objetivo de avaliar se a sazonalidade de chuvas pode fomentar a predação oportunista para as formigas de correição. Foi então criada uma tabela para destacar a frequência de predação ao longo do ano, somando a presença de cada espécie nos pontos amostrais, separada entre estações seca e chuvosa, para destacar as espécies em que cada predadora foi mais frequente ou menos frequente. Foram consideradas presas oportunistas aquelas espécies que foram predadas apenas uma vez ao longo do ano. Para entender se as presas oportunistas representam uma quantidade relevante da dieta das formigas de correição, calculamos o percentual de presas coletadas oportunisticamente e também fizemos um teste de correlação de spearman para verificar se a quantidade de presas estava correlacionada com o frequência de predação.

Softwares e Pacotes

Análises estatísticas e gráficos foram feitos usando o software R v. 4.2.1 (R Core Team, 2020). Para nossas tabulações de dados, análises e construção de gráficos, usamos os seguintes pacotes do R: Vegan (Oksanen et al., 2020), ggplot2 (Wickham et al., 2016), grid (R Core Team, 2020), dplyr (Wickham et al., 2015). Para a preparação de sequências de barcode para a identificação usamos: reshape2 (Wickham, 2017), phangorn (Schliep et al., 2019), stringi (Gagolewski et al., 2022), stringr (Wickham & Wickham, 2019), remotes (Hester et

al., 2020), devtools (Wickham et al., 2018), BiocManager (Morgan, 2019), writexl (Ooms, 2020), nlme (Pinheiro et al., 2017), Matrix (Bates et al., 2010), foreign (Team et al., 2022), hoardeR (Fischer & Sironen, 2016).

Resultados

Precipitação e disponibilidade de presas entre estação seca e chuvosa

Houve diferença significativa de precipitação ($p < 0.001$; $t = 7.3$) entre a estação chuvosa e seca. A média pluviométrica mensal na estação chuvosa foi de 609.7 mm³, enquanto que na seca foi de 60.9 mm³ (Figura 2). Foram identificados 1879 espécimes, pertencendo a 116 espécies/morfoespécies, 42 gêneros (*Table S1* em material suplementar) distribuídas em 8 subfamílias e em 10 grupos funcionais, sendo estes os onívoros arbóreos, predadores arbóreos, *attinaes* criptobióticas, onívoros generalistas, onívoros de solo, predadores generalistas de solo, cortadeiras e predadores de caça em grupo. Houve diferença significativa na abundância de operárias forrageando em cada estação ($\chi^2 = 21.2$; $p < 0.001$) (Figura 2).

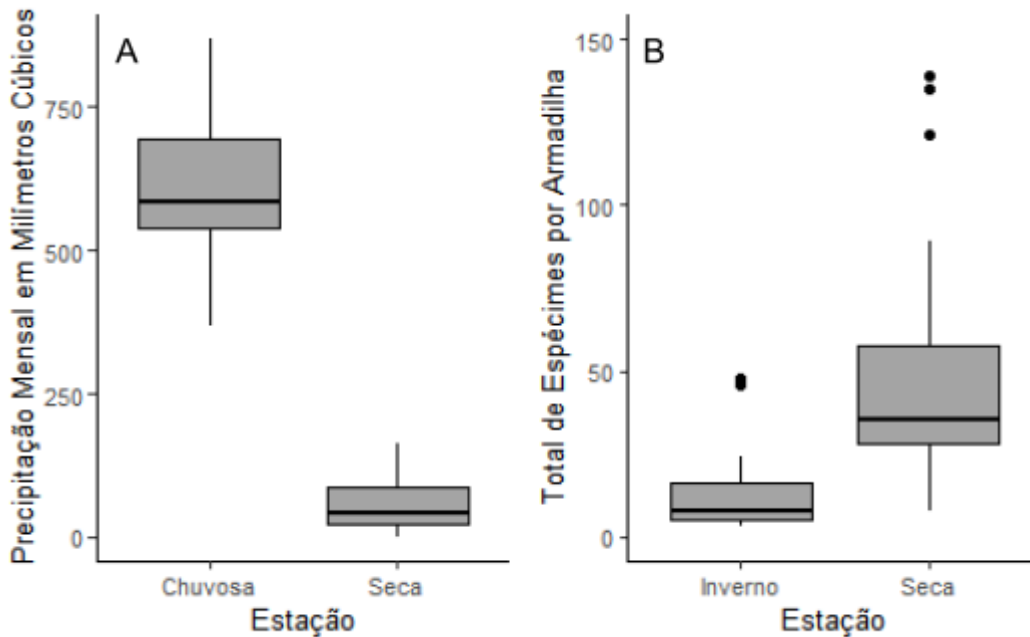


Figura 2. (A) - Precipitação total em milímetros cúbicos contabilizados por hora entre os meses de janeiro de 2019 e janeiro de 2020 em Bragança-Pa. (B) - Abundância de operárias forrageando por ponto amostral entre as estações seca e chuvosa. Os boxplots destacam os quartis e a linha central e mais grossa destaca a mediana.

Atividade predatória e identificação das presas de formigas de correição

Foram coletadas 908 presas em 60 pontos amostrais. *Eciton rapax* e *E. hamatum* foram as espécies de formiga de correição mais comuns, ambas com 23 encontros (419 presas, 377 presas, respectivamente), e a menos comum foi *E. mexicanum*, com 14 encontros (112 presas). *Eciton rapax* e *E. hamatum* foram encontradas forrageando durante manhã e tarde, e *E. mexicanum* foi encontrada apenas durante a tarde (entre 15h e 18h). Do total coletado, foram identificados ao nível de espécie/morfoespécie 761 espécimes (sendo 176 por barcode). Oito amostras representaram espécies de cupins, vespas parasitas da família Eucharitidae (presas de *E. rapax*), dípteras e partes de invertebrados não identificados (presas de *E. mexicanum*). *Eciton rapax* predou 17 espécies, *E.*

hamatum predou 24 espécies, e *E. mexicanum* predou 13 espécies (Tabela S2 em material suplementar). Em nosso estudo, *E. hamatum* predou exclusivamente formigas.

Ao total, 279 presas de *E. rapax* foram coletadas em 12 pontos amostrais na estação chuvosa ($m = 23,2$; $sd = 13,3$) e 140 presas em 11 pontos amostrais na estação seca ($m = 12,7$; $sd = 8,6$). Ao total 146 presas de *E. hamatum* foram coletadas em 11 pontos amostrais na estação chuvosa ($m = 13,2$; $sd = 9,7$), e 231 presas em 12 pontos na estação seca ($m = 19,25$; $sd = 11,6$). Ao total 61 presas de *E. mexicanum* foram coletadas em 8 pontos amostrais na estação chuvosa ($m = 7,6$; $sd = 2,7$), e 51 presas em 6 pontos amostrais na estação seca ($m = 8,5$; $sd = 3,2$).

Variação da composição da dieta e quantidade de presas coletadas entre a estação seca e chuvosa.

Para a análise foram considerados apenas os grupos funcionais de formigas. Os resultados das permanova indicam que *E. hamatum* muda significativamente a proporção de espécies (ou indivíduos) dos grupos funcionais predados entre as estações ($F = 5,36$; $p = 0,01$), porém isso não ocorre para *E. mexicanum* ($F = 1,03$; $p = 0,42$) e nem para *E. rapax* ($F = 1,11$; $p = 0,33$).

Para a análise sobre a quantidade de presas coletadas, todos os espécimes capturados pelas predadoras foram contabilizados, incluindo aqueles não identificados. A anova apontou diferenças nas quantidades de presas coletadas entre as estações seca e chuvosa para a espécie *E. rapax*, que coletou significativamente mais na estação chuvosa ($F = 4,94$; $p = 0,03$). Não houve diferença

entre as quantidades coletadas para *E. hamatum* ($F= 1,76$; $p= 0,19$) e *E. mexicanum* ($F= 0,29$; $p= 0,59$) (Figura 3).

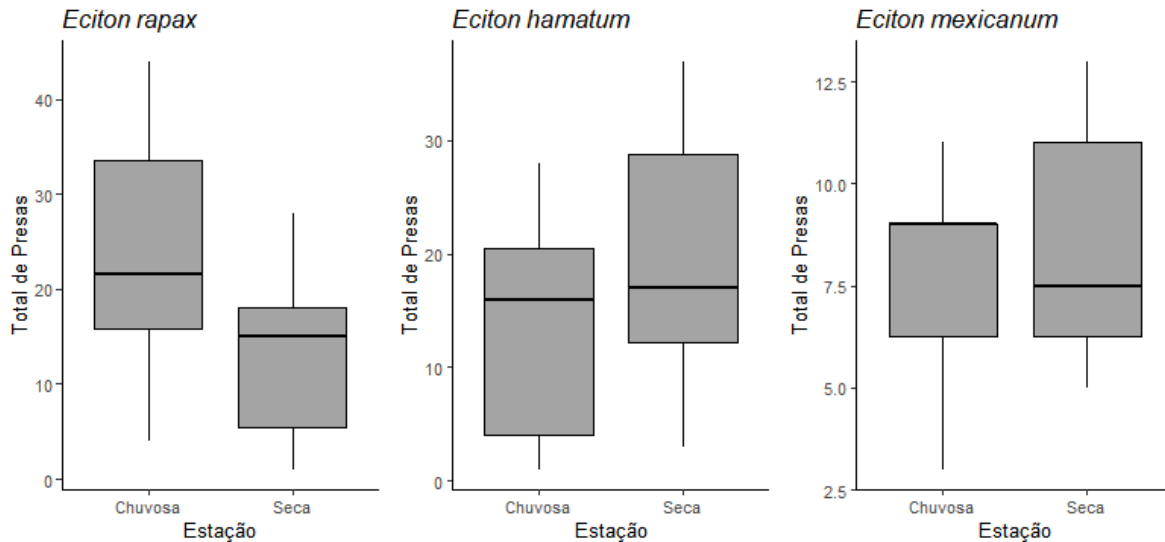


Figura 3. Destaca diferenças no total de presas coletadas entre as estações. Os boxplots destacam os quartis e a linha central e mais grossa destaca a mediana.

Frequência de predação sobre as espécies presa entre as estações

Todas as predadoras foram mais oportunistas na estação chuvosa e mais especializadas na estação seca. Das 17 espécies predadas por *E. rapax*, 9 (52%) espécies foram predadas oportunisticamente e 8 (47%) espécies foram predadas frequentemente. Das 24 espécies predadas por *E. hamatum*, 10 (41%) foram predadas oportunisticamente e 14 (58%) foram predadas frequentemente. Das 13 espécies predadas por *E. mexicanum*, 7 (53%) foram predadas oportunisticamente e 6 (46%) foram predadas frequentemente (Figura 4).

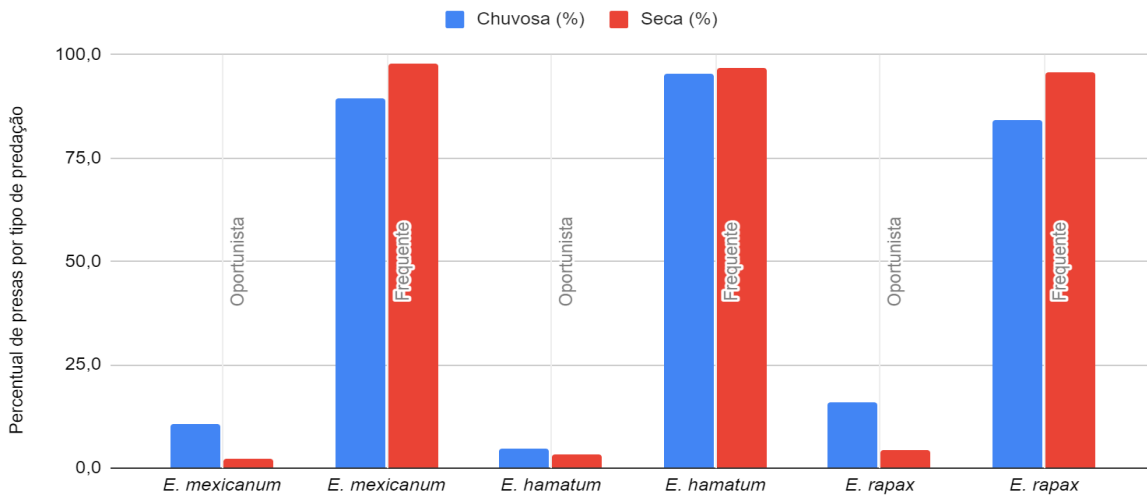


Figura 4. Destaca os percentuais baseados no total de presas coletadas a partir de cada tipo de predação, oportunista e frequente, separados por estação seca e chuvosa.

Houve correlação positiva entre a frequência de predação e a quantidade de presas em ambas as estações e para todas as predadoras (*E. rapax*: estação seca: $p < 0,0001$; $r = 0.9$; estação chuvosa: $p < 0,001$; $r = 0.9$; *E. hamatum*: estação seca: $p < 0,001$; $r = 0.94$; estação chuvosa: $p = 0,0001$; $r = 0.89$; *E. mexicanum*: estação seca: $p < 0,001$; $r = 0.77$; estação chuvosa: $p = 0,02$; $r = 0.6$).

Relação entre presas disponíveis e a quantidade de presas predadas nas estações seca e chuvosa

Em nossa pesquisa, *E. rapax* predou espécies em 6 grupos funcionais, os onívoros arbóreos, onívoros generalistas, predadores generalistas de solo, cortadeiras, predadores de caça em grupo e onívoros de solo. *Eciton hamatum*, predou espécies em 4 grupos funcionais, onívoros arbóreos, onívoros generalistas, predadores generalistas de solo e predadores arbóreos. *Eciton mexicanum*, predou espécies em 6 grupos funcionais, onívoros arbóreos, onívoros generalistas,

predadores generalistas de solo, predadores arbóreos, cortadeiras, predadores de caça em grupo.

Encontramos que a quantidade de presas forrageando por grupo funcional difere do número de presas coletadas por *E. rapax* ($\chi^2 = 16,0$, $p < 0,001$), que predou na estação chuvosa muitos grupos funcionais de um modo bem distribuído, sendo suas presas mais comuns as predadores generalistas de solo (37%), e na estação seca aumentou a predação sobre esse grupo (70%), que foi quando esse grupo funcional teve menos operárias forrageando (Tabela 1). Para *E. hamatum* não encontramos diferença ($\chi^2 = 0,44$, $p < 0,57$). Essa predadora atacou os grupos funcionais de um modo bem distribuído na estação chuvosa, sendo que mais de 50% de suas presas foram onívoros generalistas. Na estação seca, mais de 80% de suas presas foram onívoros arbóreos. Na maioria dos grupos funcionais, a proporção de presas de *E. hamatum* acompanhou a proporção de operárias forrageando nas duas estações (Tabela 1). *E. mexicanum* também não diferiu entre os grupos funcionais predados e espécimes forrageando ($\chi^2 = 2,68$, $p = 0,1$), predando quase que exclusivamente predadores generalistas de solo independente da estação, e para essa predadora, a proporção de presas acompanhou a proporção de operárias forrageando (Tabela 1).

Tabela 1. Percentual de presas coletadas pelas predadoras e o percentual de operárias forrageando. A seta destaca se da estação chuvosa para a seca houve aumento ou diminuição da proporção.

		Onívoros Arbóreos		Onívoros Generalistas		Predadores Generalistas de Solo		Predadores Arbóreos		Cortadeiras		Predadores de Caça em Grupo		Onívoros de Solo	
		Chuvosa (%)	Seca (%)	Chuvosa (%)	Seca (%)	Chuvosa (%)	Seca (%)	Chuvosa (%)	Seca (%)	Chuvosa (%)	Seca (%)	Chuvosa (%)	Seca (%)	Chuvosa (%)	Seca (%)
<i>E. rapax</i>	Presas coletadas	6,77	12,07↑	13,55	6,03↓	37,85	72,41↑	15,14	3,45↓	15,54	0,86↓	11,16	5,17↓	na	na
	Operárias Forrageando	3,88	33,13↑	60,78	43,78↓	11,21	6,85↓	3,02	3,99↑	18,53	1,13↓	2,59	11,11↑	na	na
<i>E. hamatum</i>	Presas coletadas	10,23	83,18↑	55,68	7,48↓	20,45	1,87↓	13,64	7,48↓	na	na	na	na	na	na
	Operárias Forrageando	4,92	37,76↑	77,05	49,89↓	14,21	7,81↓	3,83	4,55↑	na	na	na	na	na	na
<i>E. mexicanum</i>	Presas coletadas	1,75	0,00↓	3,51	2,27↓	80,70	77,27↓	na	na	10,53	20,45↑	1,75	0,00↓	1,75	3,02↑
	Operárias Forrageando	3,93	33,47↑	61,57	44,22↓	11,35	6,92↓	na	na	18,78	1,14↓	2,62	11,22↑	1,75	0,00↓

Discussão

Na área estudada houve diferença significativa na precipitação de chuva e também no forrageamento de formigas, ambos maiores na estação seca. Nossos resultados mostraram que a sazonalidade pode afetar a atividade predatória das três espécies de *Eciton*, porém de modos diferentes. *E. rapax* coletou significativamente mais presas na estação chuvosa e *E. hamatum* mudou as espécies predadas nos grupos funcionais entre as estações. Observamos também que *E. mexicanum* e *E. hamatum* coletaram presas de acordo com a quantidade de operárias forrageando, porém, isso não ocorreu para *E. rapax*. Por fim, confirmamos a predição de que ao menos metade das espécies atacadas *Eciton*'s são predadas oportunisticamente, indicando uma dieta mais generalizada que o descrito na literatura, e que este tipo de predação é mais comum na estação chuvosa, quando menos presas estão forrageando.

Nossos resultados indicam que a quantidade de presas forrageando parece ser um bom preditor da atividade predatória de formigas de correição, exceto para

E. rapax. A quantidade de presas coletadas por *E. hamatum* e *E. mexicanum* foi proporcional ao esperado (baseado na frequência total de presas) entre as estações. Contudo, *E. rapax* predou mais presas que o esperado ao acaso na estação chuvosa.

Eciton mexicanum manteve uma dieta semelhante entre as estações tanto na frequência em grupos funcionais quanto na quantidade de presas. Nossos resultados podem ser explicados porque essa espécie predou quase que exclusivamente predadoras generalistas de solo ao longo do ano, grupo que variou pouco quanto ao forrageio entre as estações, evitando assim perdas nas quantidades coletadas. Um comportamento dessa espécie que também pode ajudar a explicar nossos resultados, é seu forrageamento tanto epigeico (sobre o solo) quanto hipogeico (abaixo do solo) (Powell & Baker, 2008). A habilidade de se deslocar no subsolo pode ter reduzido o impacto das chuvas sobre o forrageamento dessa predadora.

Eciton hamatum não apresentou diferenças na quantidade de presas coletadas, mas apresentou na frequência sobre os grupos funcionais. Essa predadora parece se adaptar bem às estações, mudando o grupo funcional mais predado de acordo com a disponibilidade de presas forrageando. *Eciton hamatum* aumenta a quantidade de presas coletadas entre os onívoros arbóreos na estação seca, compensando a diminuição de presas nos onívoros generalistas. Isso pode ocorrer porque onívoros arbóreos foram representados em nossa pesquisa principalmente por pequenas Myrmicinaes e Dolichoderinaes, que recrutam para o forrageio através de trilhas químicas deixadas sobre o solo (Hölldobler & Wilson,

1990; Lach et al., 2010). Essas trilhas podem ser perturbadas pelas chuvas ou ser menos rastreáveis pelas predadoras na estação chuvosa.

Eciton rapax manteve os grupos funcionais mais predados entre as estações, mas mudou a quantidade de presas coletadas entre as estações. Talvez isso tenha ocorrido porque a atividade predatória dessa predadora não acompanhou a disponibilidade de presas forrageando em cada estação. Na estação chuvosa, *E. rapax* predou mais o grupo de predadores generalistas de solo, porém predando também outros grupos funcionais, coletando significativamente mais presas que o esperado ao acaso. Na estação seca, *E. rapax* diminuiu a predação sobre outros grupos funcionais e predou quase exclusivamente predadoras generalistas de solo, que tinham menos operárias forrageando nessa estação. Ou seja, na estação seca *E. rapax* preda quase exclusivamente um grupo funcional com menos presas forrageando, apresentando uma perda importante na quantidade de presas coletadas. *E. rapax* é a maior espécie do gênero *Eciton* e a única em nosso estudo encontrada exclusivamente em áreas amazônicas (*AntWeb*, n.d.). Tanto seu tamanho quanto sua distribuição podem indicar uma adaptação às frequentes chuvas amazônicas. Contudo, em Bragança-Pa, existe uma estação de seca prolongada, na qual *E. rapax* parece não ser tão eficiente. A melhora na coleta de presas na estação chuvosa poderia também sugerir um período do ano em que a reprodução de sua colônia (que ocorre através de fissão) pode ser mais provável, já que em outras espécies de formigas a fissão pode ocorrer quando as oportunidades alimentares são maiores (Fernández-Escudero et al., 2001).

A resposta das formigas frente às variações sazonais é idiossincrática. Alguns estudos indicam que a diversidade e forrageio de formigas em florestas

tropicais é maior na estação chuvosa (Queiroz et al., 2022), enquanto outros indicam o oposto (Basu, 1997). Nossos resultados sugerem que cada grupo responde de forma diferente ao ciclo hidrológico, o que é esperado para regiões amazônicas (Baccaro et al., 2013). Isso ocorre no grupo funcional que *E. rapax* preda mais frequentemente (predadores generalistas de solo), que foi mais comum na estação chuvosa. Neste grupo existem *Ponerinaes* de médio e grande porte, que podem ser menos sensíveis às chuvas (Medeiros et al., 2012; Raimundo et al., 2009), permitindo encontros mais frequentes com a predadora.

Espécies do gênero *Eciton* podem atacar dezenas de espécies de presas, mas preda frequentemente apenas metade delas. Contudo, as espécies atacadas frequentemente representam a maior parte de sua dieta. A teoria do forrageamento ótimo prediz que os custos da predação precisam ser compensados pelos ganhos calóricos obtidos com a presa (Pyke, 1984). Os custos energéticos de subjugar uma colônia e transportar os espólios por centenas de metros pode ser maior que o ganho calórico, caso a colônia atacada tenha poucas imaturas. Sendo assim, espécies presa com ninhos pequenos podem ter sido menos selecionadas na história evolutiva dessas predadoras.

Colônias jovens podem ter poucas operárias forrageando fora do ninho (Lach et al., 2010), podendo então deixar poucas dicas de sua presença no ambiente. As predadoras podem então ter um limiar de reconhecimento baseado no número de operárias forrageando, a partir do qual identifiquem as colônias com mais indivíduos. Se formigas de correição puderem reconhecer e preda colônias grandes e dominantes, isso reduziria a competição intraespecífica permitindo que colônias mais jovens pudessem prosperar.

Principais conclusões e novas perspectivas

Nossa pesquisa mensurou de um modo padronizado a quantidade de presas coletadas por formigas de correição ao longo de um ano, nas estações seca e chuvosa. Concluímos que a sazonalidade de chuvas pode afetar a atividade predatória de formigas de correição, considerando o modo como fatores abióticos influenciam os grupos funcionais de suas presas.

Em futuros estudos, sugerimos uma investigação sobre o impacto das formigas de correição na mirmecofauna local, monitorando de um modo padronizado colônias presa no campo ao longo das estações. Poderíamos então saber se as formigas de correição realmente preferem colônias mais populosas e se a frequência de predação sobre os ninhos ao longo do ano de fato favorece o crescimento de outras colônias. Seria interessante também investigar se a maior coleta de presas de *Eciton rapax* na estação chuvosa pode fomentar um período mais propício para a fissão colonial.

Agradecimentos: Ao CNPq pelas bolsas de doutorado de Lima HP e Lima RLC. À CAPES pela bolsa PROCAD Amazonia 2018 – Linha 1. À Serafino Teseo pelo processamento de amostras para o Barcode. À *Nanyang Technological University* (M408080000) pela bolsa de pós-doutorado concedida à Serafino Teseo.

Referências

- Abrams, P. A. (2000). THE EVOLUTION OF PREDATOR-PREY INTERACTIONS: Theory and Evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 79–105.
- Adams, S. M., McLean, R. B., & Huffman, M. M. (1982). Structuring of a predator population through temperature-mediated effects on prey availability. *Canadian Journal of Fisheries*

and Aquatic Sciences. *Journal Canadien Des Sciences Halieutiques et Aquatiques*, 39(8), 1175–1184.

Andersen, A. N. (2000). *Global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance*.

<https://publications.csiro.au/rpr/pub?list=BRO&pid=procite:8435806b-cc13-4785-9726-3620811d34e>

AntWeb. (n.d.). Antweb. Version 8.76.4. California Academy of Science. Retrieved June 21, 2022, from <https://www.antweb.org/>

Arias-Penna, T. M. (2008). Subfamilia Ectatomminae. In E. Jiménez, F. Fernández, T. M. Arias, & F. H. Lozano-Zambrano (Eds.), *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia* (pp. 53–108). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernández, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., Souza, J. L. P., & Ricardo, S. (2015). *Guia para os gêneros de formigas do Brasil* (F. B. Baccaro (Ed.)). Editora INPA.

Baccaro, F. B., Rocha, I. F., del Aguila, B. E. G., Schietti, J., Emilio, T., da Veiga Pinto, J. L. P., Lima, A. P., & Magnusson, W. E. (2013). Changes in Ground-dwelling Ant Functional Diversity are Correlated with Water-Table Level in an Amazonian Terra Firme Forest. *BIOTROPICA*, 45(6), 755–763.

Barden, P., Perrichot, V., & Wang, B. (2020). Specialized Predation Drives Aberrant Morphological Integration and Diversity in the Earliest Ants. *Current Biology: CB*, 30(19), 3818–3824.e4.

Basu, P. (1997). Seasonal and spatial patterns in ground foraging ants in a Rain Forest in the western ghats, India¹. *Biotropica*, 29(4), 489–500.

Bates, D., Maechler, M., & Others. (2010). Matrix: Sparse and dense matrix classes and methods. *R Package Version 0.999375-43*, URL [Http://cran.R-Project.Org/package=Matrix](http://cran.r-project.org/package=Matrix).

<http://matrix.r-forge.r-project.org/slides/2009-07-10-Rennes/figs/Matrix-CRAN-depend-2.pdf>

- Begon, M., & Townsend, C. R. (2020). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Behling, H., Cohen, M. C. L., & Lara, R. J. (2001). Studies on Holocene mangrove ecosystem dynamics of the Bragança Peninsula in north-eastern Pará, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167(3), 225–242.
- Bolton, B. (2021). *An online catalog of the ants of the world (2020)*.
- Boswell, G. P., Britton, N. F., & Franks, N. R. (1998). Habitat fragmentation, percolation theory and the conservation of a keystone species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1409), 1921–1925.
- Brown, W. (1976). Contributions towards a reclassification of the Formicidae. 6. Ponerinae tribe Ponerini subtrib. Odontomachini. Section A. Introduction, Subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Studia Entomologica* 19: 67-171. *Studia Entomologica*, 19, 67–171.
- Brown, W. L. (1978). Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section B. Genus *Anochetus* and bibliography. *Studia Entomologica*, 20(1-4), 549–652.
- Cerdá, X., & Dejean, A. (2012). *Predation by ants on arthropods and other animals*. 39–78.
- da Costa Reis, M., Reintjes, J. M., Chen, D., & O'Donnell, S. (2021). Predation on nests of three species of Amazon River turtles (*Podocnemis*) by underground-foraging army ants (*Labidus coecus*). *Insectes Sociaux*, 68(2), 277–281.
- Dejean, A., & Evraerts, C. (1997). Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: A comparative study. *Journal of Insect Behavior*, 10(2), 177–191.
- Del Toro, I., Ribbons, R. R., & Pelini, S. L. (2012). The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News / Osterreichische Gesellschaft Fur Entomofaunistik*.

- https://www.academia.edu/download/30524586/mn17_133-146_non-printable.pdf
- Fernández-Escudero, I., Seppä, P., & Pamilo, P. (2001). Dependent colony founding in the ant *Proformica longiseta*. *Insectes Sociaux*, 48(1), 80–82.
- Fischer, D., & Sironen, A. (2016). *HoardeR: Collect and retrieve annotation data for various genomic data using different webservices*. <https://jukuri.luke.fi/handle/10024/542433>
- Folgarait, P. J. (1998). Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7(9), 1221–1244.
- 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.
- Fullerton, A. H., Garvey, J. E., Wright, R. A., & Stein, R. A. (2000). Overwinter Growth and Survival of Largemouth Bass: Interactions among Size, Food, Origin, and Winter Severity. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129(1), 1–12.
- Gagolewski, M., Tartanus, B., & Gagolewski, M. M. (2022). *Package “stringi.”*
<http://cran.ism.ac.jp/web/packages/stringi/stringi.pdf>
- Gotwald, W. H., Jr. (1995). *Army ants: the biology of social predation*.
<https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19951115476>
- Griffiths, D. (1975). Prey availability and the food of predators. *Ecology*, 56(5), 1209–1214.
- Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Walker, A. E., Hasan, F., Evans, T. A., Eggleton, P., & Parr, C. L. (2018). Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. *The Journal of Animal Ecology*, 87(1), 293–300.
- Hester, J., Csárdi, G., Wickham, H., Chang, W., & Morgan, M. (2020). remotes: R Package Installation from Remote Repositories, Including GitHub. *R Package Version*.
- Hoenle, P. O., Blüthgen, N., Brückner, A., Kronauer, D. J. C., Fiala, B., Donoso, D. A., Smith, M. A., Ospina Jara, B., & von Beeren, C. (2019). Species-level predation network uncovers high prey specificity in a Neotropical army ant community. *Molecular Ecology*, 28(9), 2423–2440.

- Hoffmann, B. D., & Andersen, A. N. (2003). Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, 28(4), 444–464.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Harvard University Press.
- Hurst, T. P., & Conover, D. O. (2003). SEASONAL AND INTERANNUAL VARIATION IN THE ALLOMETRY OF ENERGY ALLOCATION IN JUVENILE STRIPED BASS. *Ecology*, 84(12), 3360–3369.
- Kaspari, M., & O'Donnell, S. (2003). High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evolutionary Ecology Research*, 5(6), 933–939.
- Kaspari, M., & Weiser, M. D. (2006). Ant activity along moisture gradients in a neotropical Forest. *Biotropica*, 32(4a), 703–711.
- Kronauer, D. J. C. (2020). *Army Ants: Nature's Ultimate Social Hunters*. Harvard University Press.
- Lach, L., Parr, C. L., & Abbott, K. L. (Eds.). (2010). *Ant Ecology* (Illustrated edição). Oxford University Press, USA.
- Lasmar, C. J., Bishop, T. R., Parr, C. L., Queiroz, A. C. M., 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.
- Levings, S. C. (1983). Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: Some causes of patchy species distributions. *Ecological Monographs*, 53(4), 435–455.
- Mackay, W. P., & Mackay, E. (2010). *The systematics and biology of the New World ants of the genus Pachycondyla (Hymenoptera: Formicidae)*. Edwin Mellen Press.
- Manubay, J. A., & Powell, S. (2020). Detection of prey odours underpins dietary specialization in a Neotropical top-predator: How army ants find their ant prey. *The Journal of Animal Ecology*, 89(5), 1165–1174.
- McGlynn, T. P. (2006). Ants on the move: Resource limitation of a litter-nesting ant

- community in Costa Rica¹. *Biotropica*, 38(3), 419–427.
- Medeiros, J., Araújo, A., Araújo, H. F. P., Queiroz, J. P. C., & Vasconcellos, A. (2012). Seasonal activity of *Dinoponera quadriceps* Santschi (Formicidae, Ponerinae) in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 56(1), 81–85.
- Moraes, B. C. de, de Moraes, B. C., da Costa, J. M. N., da Costa, A. C. L., & Costa, M. H. (2005). Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. In *Acta Amazonica* (Vol. 35, Issue 2, pp. 207–214).
<https://doi.org/10.1590/s0044-59672005000200010>
- Morgan, M. (2019). BiocManager: access the Bioconductor project package repository. *R Package Version*.
- Nguyen, L.-T., Schmidt, H. A., von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2015). IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1), 268–274.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., ... Weedon, J. (2020). *Package "vegan" (Version 2.5-7) [R software]*.
<https://cran.ism.ac.jp/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Ooms, J. (2020). writexl: Export Data Frames to Excel "xlsx" Format. *R Package Version*.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*.
<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/282400>
- Paine, R. T. (1980). Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, 49(3), 667–685.
- Pfeiffer, M., Mezger, D., & Dyckmans, J. (2013). Trophic ecology of tropical leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) – a stable isotope study in four types of Bornean rain forest. *Myrmecological News / Österreichische Gesellschaft Fur Entomofaunistik*, 19, 31–41.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., & Maintainer, R. (2017). Package “nlme.” *Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, Version, 3*(1). <http://cran.rapporter.net/web/packages/nlme/nlme.pdf>
- Powell, S. (2011). How much do army ants eat? on the prey intake of a Neotropical top-predator. *Insectes Sociaux*, *58*(3), 317–324.
- Powell, S., & Baker, B. (2008). OS GRANDES PREDADORES SECRETOS DOS NEOTRÓPICOS: COMPORTAMENTO, DIETA E IMPACTO DE FORMIGAS DE CORREIÇÃO (ECITONINAE). In F. Vilela (Ed.), *Insetos sociais da biologia à aplicação* (pp. 18–37). Universidade Federal de Viçosa.
- Pyke, G. H. (1984). OPTIMAL FORAGING THEORY: A CRITICAL REVIEW. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *15*, 523–575.
- Queiroz, A. C. M., Marques, T. G., Ribas, C. R., Cornelissen, T. G., Nogueira, A., Schmidt, F. A., Feitosa, R. M., Sobrinho, T. G., Quinet, Y., Baccaro, F. B., Ulysséa, M. A., Vargas, A. B., Morini, M. S. C., Souza, J. L. P., Paolucci, L. N., Dáttilo, W., Del-Claro, K., Lange, D., Santos, J. C., ... Diehl-Fleig, E. (2022). Ant diversity decreases during the dry season: A meta-analysis of the effects of seasonality on ant richness and abundance. *Biotropica*. <https://doi.org/10.1111/btp.13158>
- Raimundo, R. L. G., Freitas, A. V. L., & Oliveira, P. S. (2009). Seasonal patterns in activity rhythm and foraging ecology in the neotropical forest-dwelling ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae: Ponerinae). *Annals of the Entomological Society of America*, *102*(6), 1151–1157.
- Ratnasingham, S., & Hebert, P. D. N. (2007). bold: The Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes*, *7*(3), 355–364.
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (Version 4.2.1) [Windows]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rettenmeyer, C. W., Rettenmeyer, M. E., Joseph, J., & Berghoff., S. M. (2011). The largest animal association centered on one species: The army ant eciton burchellii and its more

- than 300 associates. *Insectes Sociaux*, 58(3), 281–292.
- Ribas, C. R., & Schoereder, J. H. (2007). Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. *Biodiversity and Conservation*, 16(5), 1511–1520.
- Ribas, C. R., Schoereder, J. H., Pic, M., & Soares, S. M. (2003). Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology*, 28(3), 305–314.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., Schmitz, O. J., Smith, D. W., Wallach, A. D., & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.
- Rutz, C., & Bijlsma, R. G. (2006). Food-limitation in a generalist predator. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 273(1597), 2069–2076.
- Schliep, K., Paradis, E., de Oliveira Martins, L., Potts, A., White, T. W., Stachniss, C., & Kendall, M. (2019). Package “phangorn.” Available At. Accessed on 01th August. <https://vps.fmvz.usp.br/CRAN/web/packages/phangorn/phangorn.pdf>
- Schmidt, F. A., Ribas, C. R., & Schoereder, J. H. (2013). How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications for their use as bioindicators. *Ecological Indicators*, 24, 158–166.
- Schmidt, F. A., & Solar, R. R. C. (2010). Hypogaeic pitfall traps: methodological advances and remarks to improve the sampling of a hidden ant fauna. *Insectes Sociaux*, 57(3), 261–266.
- Sheikh, A. H., Ganaie, G. A., Thomas, M., Bhandari, R., & Rather, Y. A. (2018). Ant pitfall trap sampling: An overview. *Journal of Entomological Research*, 42(3), 421.
- Sousa, E. B. de, Costa, V. B. da, Pereira, L. C. C., & Costa, R. M. da. (2009). Variação temporal do fitoplâncton e dos parâmetros hidrológicos da zona de arrebentação da Ilha Canela (Bragança, Pará, Brasil). *Acta botanica Brasilica*, 23(4), 1084–1095.

- Team, R. C., Bivand, R., Carey, V. J., DebRoy, S., & Eglén, S. (2022). Package “foreign.”
cran.rapporter.net. <https://cran.rapporter.net/web/packages/foreign/foreign.pdf>
- Ward, P. S., Brady, S. G., Fisher, B. L., & Schultz, T. R. (2010). Phylogeny and biogeography of dolichoderine ants: effects of data partitioning and relict taxa on historical inference. *Systematic Biology*, 59(3), 342–362.
- Watkins, J. F., II. (1976). *The identification and distribution of New World army ants (Dorylinae: Formicidae)*. Baylor University Press.
- Wheeler, G. C., & Wheeler, J. (1976). Ant larvae: review and synthesis. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 7, 1–108.
- Wickham, H. (2017). reshape2: flexibly reshape data: a reboot of the reshape package. *R Package Version*.
- Wickham, H., Chang, W., & Wickham, M. H. (2016). Package “ggplot2.” *Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. Version*, 2(1), 1–189.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2015). dplyr: A grammar of data manipulation. *R Package Version 0.4*.
- Wickham, H., Hester, J., Chang, W., & Hester, M. J. (2018). Package “devtools.”
cran.microsoft.com.
<https://cran.microsoft.com/snapshot/2018-07-03/web/packages/devtools/devtools.pdf>
- Wickham, H., & Wickham, M. H. (2019). Package “stringr.” *Website: Http://stringr. Tidyverse. Org, Hhttps://github. Com/tidyverse/stringr*.
<https://mirror.linux.duke.edu/cran/web/packages/stringr/stringr.pdf>
- Wolda, H. (1978). Seasonal Fluctuations in Rainfall, Food and Abundance of Tropical Insects. *The Journal of Animal Ecology*, 47(2), 369–381.

Capítulo 4 - Primeiro registro de bivaque arbóreo para a espécie de formiga de correição *Eciton rapax* Smith, 1855 (Formicidae: Dorylinae)

Publicado em: [Boletim Paraense Emílio Goeldi - Ciências Naturais](#)²

DOI: <http://doi.org/10.46357/bcnaturais.v15i1.289>.

Resumo

A formiga de correição *Eciton rapax* é uma espécie ainda pouco conhecida quanto à sua história natural. Os hábitos de nidificação de *E. rapax* ainda permanecem pouco estudados, sendo uma importante lacuna para a compreensão da ecologia dessa espécie. Nosso estudo registrou e descreveu locais de nidificação de *E. rapax*. O estudo foi realizado em regiões de mata primária Amazônica, em áreas de terra firme, no município de Bragança, no estado do Pará. Colunas de forrageio de *E. rapax* foram encontradas e seguidas até seu local de nidificação, entre julho de 2018 e janeiro de 2020. Foram encontrados cinco bivaques, que foram descritos e as áreas registradas em ponto de GPS. Quatro bivaques eram subterrâneos, embaixo de troncos caídos, tocas abandonadas de mamíferos de pequeno porte ou entre raízes aéreas de árvores. Um bivaque situava-se na parte oca de uma árvore, a aproximadamente 3 metros de altura. Nossos dados mostram que além de hábitos subterrâneos de nidificação já descritos na literatura, *Eciton rapax* também pode nidificar fora do subsolo, em cavidades situadas nas partes altas das árvores, em um local seguro e livre das inundações das estações chuvosas.

Palavras Chave: Estação Chuvosa, Nidificação, Nomadismo.

² Hilario Póvoas Lima¹, Nicolas Gérard Châline¹, Raquel Leite Castro De Lima¹, Ronara de Souza Ferreira Châline¹.

1- Universidade de São Paulo, Programa de Psicologia Experimental, Av. Professor Mello Moraes, 1721 – Bloco F, Cidade Universitária – São Paulo, SP

Abstract

The army ant *Eciton rapax* still little known in your natural history. The nesting habits of *E. rapax* are still poorly studied, being an important gap for understanding the ecology of this species. Our study recorded and described *E. rapax* nesting sites. The study was carried out in a region of Amazon primary forest, in dry land areas, in Bragança City, in the state of Pará, Brazil. *Eciton rapax* foraging columns were found and followed to their nesting site between July 2018 and January 2020. Five bivouacs were found, which have been described and the areas recorded at a GPS point. Four bivouacs were underground, under fallen logs, holes left by medium-sized mammals or between aerial tree roots. A bivouac was located in the hollow part of a tree, approximately 3 meters high. Our data show that, in addition to underground nesting habits already described in the literature, *Eciton rapax* also nest outside the subsoil, in cavities located in the upper parts of the trees, in a safe place and free from the floods of rainy seasons.

Keywords: Nesting, Nomadism, Rainy Season.

Introdução

Formigas de correição do gênero *Eciton* são espécies nômades que forrageiam no solo da floresta procurando outros animais, que são capturados, desmembrados e levados para o ninho temporário (Hölldobler & Wilson, 1990; Gottwald 1995; Kronauer, 2009). Formigas do gênero *Eciton* predam principalmente outras espécies de insetos sociais como vespas e formigas, com exceção de *Eciton burchellii* Westwood, 1842 que além de insetos sociais, preda uma grande variedade de invertebrados (Powel & Baker, 2008).

Formigas do gênero *Eciton* apresentam um estilo de vida fásico, com a fase estacionária e a fase nômade. Na fase nômade ocorre diariamente a mudança do local do ninho, as novas operárias eclodem e também ocorre aumento da atividade de forrageio da colônia, porque a prole se encontra em estágio larval, necessitando de mais alimento. Na fase estacionária, a colônia permanece vários dias nidificada no mesmo local, a rainha inicia a postura dos ovos e as larvas se tornam pupas, diminuindo a necessidade de alimento da colônia e a atividade de forrageio. A duração da fase estacionária pode ser de até três semanas (Hölldobler & Wilson, 1990; Gottwald, 1995)

Os ninhos temporários das formigas de correição são chamados bivaques, um estilo de nidificação em que cada operária se prende a outra através de suas garras formando um emaranhado de indivíduos, onde no centro estão a rainha, ovos, larvas e pupas (Hölldobler & Wilson, 1990; Gottwald, 1995). Nas espécies mais estudadas, como *E. burchellii* e *E. hamatum* Fabricius, 1782, os bivaques são geralmente encontrados em cavidades no solo, em raízes aéreas de árvores,

próximo ao dossel de árvores entre troncos ou nas partes ocas dentro de árvores caídas (Gottwald, 1995).

Eciton rapax é a maior espécie do gênero e a única que não apresenta casta de soldado (Burton & Franks, 1986). São predadoras diurnas e epigeicas (forrageiam sobre o solo) que atacam principalmente outras espécies de formigas (Kazan, 1972; Burton & Franks, 1986). Seus bivaques são geralmente encontrados em estruturas como tocas deixadas por outros animais no subsolo (Kazan, 1972; Burton & Franks, 1986).

Existem poucos estudos sobre a espécie de formiga de correição *Eciton rapax* (Kazan, 1972; Burton & Franks, 1986). Informações sobre seu estilo de nidificação são importantes para o entendimento da ecologia dessa espécie, que vive em áreas neotropicais marcadas pela sazonalidade das chuvas.

Material e métodos

A pesquisa ocorreu na região de Bragança (-1.054963, -46.768592), município situado no litoral nordeste do estado do Pará. A região é marcada por fragmentos de florestas primárias, restinga, mangues e campos naturais. Bragança apresenta um período seco e um chuvoso (Moraes *et al.*, 2005), sendo que entre janeiro e junho, a média de precipitação mensal é de 200 mm, e entre setembro e novembro é de 25 mm (Medina *et al.*, 2001). As coletas ocorreram em dois fragmentos de floresta primária, a Mata do Lobão (-1.034113, -46.766017) e a Mata do Jiquiri (-1.076621, -46.740679). A Mata do Lobão apresenta áreas de terra firme e mangue. A Mata do Jiquiri apresenta áreas de terra firme.

Entre 2018 e 2020, colunas de *E. rapax* foram seguidas para a busca dos locais de nidificação. Foi registrada a localização de cada bivaque e feita a descrição do local. As formigas foram identificadas com o uso da chave de identificação de Watkins (1976).

Resultados

Foram encontrados cinco bivaques, três na Mata do Lobão, e dois na Mata do Jiquiri. Um dos bivaques encontrados na Mata do Lobão e o único encontrado na estação seca, estava no interior de uma toca de tatu abandonada cuja a entrada tinha aproximadamente 30 centímetros de diâmetro (Figura 1). Três bivaques estavam abaixo da serrapilheira em raízes de árvores (Figura 2), os orifícios de entrada não apresentavam mais que quatro ou cinco centímetros de diâmetro e não eram visíveis, porque ficavam abaixo das folhas da serrapilheira. Não houve registro de bivaques em solo em que a colônia permanecesse mais de 48 horas no mesmo local.



Figura 1. Bivaque de *Eciton rapax* encontrado em uma toca abandonada por um tatu. É possível ver as operárias na área interna da toca.



Figura 2. Bivaque de *Eciton rapax* encontrado abaixo da serrapilheira, junto à raiz de uma árvore. À esquerda, o registro das raízes de uma árvore onde foi encontrado o bivaque e à direita a coluna de *E. rapax* retornando do forrageio, entrando embaixo da serrapilheira para acessar o bivaque.

Durante a estação chuvosa um dos bivaques foi encontrado em uma árvore e permaneceu no mesmo local por seis dias (do dia 09/01/2020 até 14/01/2020). O bivaque se encontrava em uma galeria interna de uma árvore viva e com três metros de DAP. A galeria na árvore apresentava uma entrada em forma de fenda, com mais de 2 metros de comprimento total, contudo, a abertura que dava acesso à galeria interna estava entre 2,5 e 3 metros de altura em relação ao solo (Figura 3). A parte mais baixa da fenda abrigava uma colônia de abelhas sem ferrão do gênero *Aparatrigona*.



Figura 3. Árvore onde foi encontrado o bivaque. O círculo branco destaca o local exato da entrada, a aproximadamente 3 metros de altura do solo.

A fenda na árvore que permitia acesso ao bivaque era estreita, tinha entre 3 e 4 centímetros de largura e entre 35 e 40 centímetros de comprimento, permitindo entrada e saída das formigas, mesmo em um fluxo intenso (Figura 4).



Figura 4. Operárias de *E. rapax* entrando na abertura da árvore que dava acesso à galeria onde se encontrava o bivaque.

A colônia permaneceu forrageando, levando ovos, larvas, pupas e adultos de suas presas para o bivaque durante todos os dias de observação (Figura 5) (Vídeo disponível em materiais suplementares). Durante o período em que a colônia esteve na árvore, a atividade de forrageio cessava durante chuvas intensas, que foram comuns no período em que o bivaque foi monitorado. No dia 15/01/2020 a colônia de *E. rapax* mudou o local do bivaque para uma área seca a 282 metros de distância. O novo local do bivaque se situava no subsolo, na base de uma árvore.

No dia 16/01/2020, a colônia mudou novamente para uma área alagada, não sendo possível encontrar o novo local de nidificação.



Figura 5. Operárias da espécie *Eciton rapax* retornando ao bivaque, levando presas. No canto superior esquerdo a operária leva parte de um adulto de formiga, no superior direito e inferior esquerdo um casulo, e no inferior direito um ovo.

Discussão

Nossos registros mostraram que *E. rapax* nidifica principalmente no subsolo, como já descrito na literatura (Kazan, 1972; Burton & Franks, 1986), contudo, essa espécie pode também subir em árvores para fixar o bivaque longe do solo, como a espécie *E. burchellii* (Rettenmeyer *et al.*, 2011).

O bivaque arbóreo foi registrado por seis dias consecutivos e se encontrava na fase estacionária, fase em que a colônia das espécies de *Eciton* tem a prole no estágio pupal e se inicia a postura de ovos (Hölldobler & Wilson, 1990). Nesse período importante do ciclo reprodutivo, a colônia de *E. rapax* se manteve livre de perturbações provocadas pelas chuvas intensas.

A região do nordeste paraense apresenta uma importante oscilação entre os índices pluviométricos entre a estação seca e chuvosa (Medina *et al.*, 2001; de Sousa & Jardim, 2007) provocando inundações e encharcamento do solo. Inundações diminuem linearmente a abundância de formigas por ocasionar perdas de locais adequados à nidificação (Mertl *et al.*, 2009). Espécies de formigas que vivem em regiões que inundam frequentemente desenvolvem estratégias para lidar com a inundação, como ficar em áreas do ninho preenchidas por bolhas de ar, evitando a entrada de água (Nielsen, 2011). Desta forma, o comportamento de *E. rapax* de nidificar em um local longe do solo florestal durante o período de chuvas intensas pode representar uma importante adaptação ao período das chuvas amazônicas. Esse comportamento coletivo poderia ser flexível em função da pluviosidade, e as operárias responsáveis pela escolha poderiam mostrar uma flexibilidade estacional, podendo nidificar acima do solo durante a estação chuvosa. Poderia também ser um fenômeno variável em função do ambiente encontrado

pelas colônias, podendo então quando se encontrarem em áreas que sofrem inundações, buscar locais de nidificação acima do solo.

Sendo assim, mais estudos ainda são necessários para compreender se a nidificação em locais acima do solo florestal é mais comum durante o período chuvoso em populações em áreas sujeitas a inundação, e se ele é característico de algumas colônias ou de todas, abrindo uma interessante questão sobre a flexibilidade de tomadas de decisões coletivas em ambientes muito variáveis onde os custos de uma escolha ruim também podem variar muito.

Agradecimentos: Ao CNPq pela bolsa de Doutorado, a Hilário Póvoas de Lima e Raquel Leite Castro de Lima. Bolsas PQ (311790 / 2017-8) e CAPES PROEX Psicologia Experimental 1964/2016.

Referências

- BURTON, J. L., & FRANKS, N. R., 1985. The foraging ecology of the army ant *Eciton rapax*: an ergonomic enigma? *Ecological Entomology* 10(2), 131-141.
DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00542.x>
- DE SOUSA, L. A. S., & JARDIM, M. A. G., 2007. Sobrevivência e mortalidade de plantas de Açaizeiro (*Euterpe oleracea* Mart.) cultivadas em capoeira no nordeste paraense. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(51): 255-257.
- GOTWALD, W. H., 1995. Army ants: the biology of social predation: 1-302. Cornell University Press, New York.
- HÖLLDOBLER, B., & WILSON, E. O., 1990. The ants: 1-743. Harvard University Press, Cambridge.
- KAZAN, P. L., 1972. The biology and behavior of an army ant, *Eciton rapax* (Doctoral dissertation, Kansas State University).
- KRONAUER, D. J., 2009. Recent advances in army ant biology (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12: 51-65.
- MEDINA, E., GIARRIZZO, T., MENEZES, M., CARVALHO LIRA, M., CARVALHO, E. A., PERES, A., & BRAGA, C. F., 2001. Mangal communities of the "Salgado

Paraense": ecological heterogeneity along the Bragança peninsula assessed through soil and leaf analyses. *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas* 16(3/4): 397-416.

MERTL, A. L., RYDER WILKIE, K. T., & TRANIELLO, J. F., 2009. Impact of flooding on the species richness, density and composition of Amazonian litter-nesting ants. *Biotropica* 41(5): 633-641.

DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00520.x>

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 Amazonica* 35(2): 207-214. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0044-59672005000200010>

NIELSEN, M. G., 2011. Ants (Hymenoptera: Formicidae) of mangrove and other regularly inundated habitats: life in physiological extreme. *Myrmecological News*, 14: 113-121.

POWELL, S. & B. BAKER, 2008. Os grandes predadores dos neotrópicos: comportamento, dieta e impacto das formigas de correição (Ecitoninae). In: E. F. FERREIRA VILELA, I. A. DOS SANTOS, J. E. SERRÃO, J. H. SHOEREDER, J. LINO-NETO, & L. A. DE O. CAMPOS (Ed.): *Insetos sociais da biologia à aplicação*: 18-37. UFV, Viçosa.

RETTENMEYER, C. W., RETTENMEYER, M. E., JOSEPH, J., & BERGHOFF, S. M., 2011. The largest animal association centered on one species: the army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates. *Insectes Sociaux* 58(3): 281-292.

DOI: DOI 10.1007/s00040-010-0128-8

WATKINS, J.F., 1976. The identification and distribution of New World army ants (Dorylinae: Formicidae): 1-102. Baylor University Press, Texas.

Conclusão da tese

Formigas de correição do gênero *Eciton* apresentam uma imensa diversidade de presas (Hoenle et al. 2019) e ocorrem em uma grande diversidade de biomas através das américas ("AntWeb" s.d.), denotando uma plasticidade comportamental para se adaptar a essa grande diversidade de biomas e presas. Em minha tese mostrei o quanto esses organismos podem se adaptar à situações diversas e como alguns aspectos da vida das formigas de correição se entrelaçam. Por exemplo, mostrei no capítulo 1 que entre as estratégias de defesa adotadas pelas presas de formigas de correição, uma das mais comuns é a fuga. Nela, as operárias ao reconhecer a predadora próximo ao seu ninho, fogem rapidamente levando sua prole para um local seguro, e assim reduzindo o quantitativo de presas que podem ser coletadas pelas formigas de correição.

No capítulo 2, usamos essa estratégia de defesa (a fuga) em nosso modelo matemático, simulando presas que fogem com o alimento que seria coletado pelas formigas de correição. Mostramos então que o *cache* pode ser uma estratégia de forrageio que melhora a coleta de presas. Assim que o ninho da presa é encontrado, as operárias invasoas podem depositar seu espólio em um local seguro (o *cache*) e voltarem rapidamente para o ninho sob ataque para coletar mais presas antes que todas possam fugir.

Contudo, as defesas das presas são apenas um custo a mais para as formigas de correição. Mostramos no capítulo 3 que a sazonalidade de chuvas pode mudar o comportamento de forrageio das presas, característica que é trivial para que as formigas de correição possam encontrar seus ninhos. Estudando detalhadamente a dieta das formigas de correição entre as estações em uma região amazônica com forte sazonalidade de chuvas, destacamos que a sazonalidade de

chuvas pode ter influência sobre a eficiência da predação. Contrariando nossas expectativas, mostramos que *Eciton rapax* é uma predadora mais eficiente na estação chuvosa. Isso pode ocorrer porque essa predadora vive em uma faixa de floresta com chuvas quase que diárias durante o ano inteiro, estando então habituada às chuvas intensas. No capítulo 4 encontramos uma evidência desta adaptação, a construção do bivaque em partes ocas no alto de árvores. Essa estratégia mantém o ninho dessa espécie longe de inundações que são comuns no solo. Isso ocorre em um período crucial para a colônia, a fase estacionária, na qual o bivaque fica no mesmo local por semanas, até que pupas tenham se tornado novas operárias da colônia.

Desta forma, não há como pensar em como alimentar uma grande sociedade sem entender como o clima (entre outros fatores) pode afetar a coleta de alimentos, o transporte adequado e o local onde organismos sociais podem viver com segurança, entendendo que esses fatores não estão separados.

Nossos resultados contribuem para o avanço nos conhecimentos sobre formigas de correição, principalmente por destacar comportamentos que só podem ser observados em extensos trabalhos de campo. Contudo, ressaltamos que para a maioria das espécies de formigas de correição nossos conhecimentos ainda não possibilitam uma compreensão global da importância desses predadores de topo nos biomas em que vivem.

Portanto, para que possamos ampliar nossos conhecimentos, recomendamos estudos sobre o comportamento das espécies de formigas de correição menos conspícuas e principalmente estudos de história natural. Isso porque esses estudos de são fundamentais para aumentar nossa compreensão do todo e fomentar a formulação de hipóteses testáveis.

Referências da tese

- "AntWeb". s.d. Antweb. Version 8.76.4. California Academy of Science. Acedido a 21 de junho de 2022. <https://www.antweb.org/>.
- Billen. 1992. "Origin of the trail pheromone in Ecitoninae: a behavioural and morphological examination". *Biology and Evolution of Social Insects*. https://bio.kuleuven.be/ento/pdfs/billen_1992_Eciton%20trail%20pheromone.pdf.
- Burton, J. L., e N. R. Franks. 1985. "The Foraging Ecology of the Army Ant Eciton-Rapax - an Ergonomic Enigma". *Ecological entomology* 10 (2): 131–41.
- Chadab, R., e C. W. Rettenmeyer. 1975. "Mass Recruitment by Army Ants". *Science* 188 (4193): 1124–25.
- Chandra, Vikram, Asaf Gal, e Daniel J. C. Kronauer. 2021. "Colony Expansions Underlie the Evolution of Army Ant Mass Raiding". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118 (22). <https://doi.org/10.1073/pnas.2026534118>.
- Costa Reis, M. da, J. M. Reintjes, D. Chen, e S. O'Donnell. 2021. "Predation on nests of three species of Amazon River turtles (*Podocnemis*) by underground-foraging army ants (*Labidus coecus*)". *Insectes sociaux* 68 (2): 277–81.
- Couzin, I. D., e N. R. Franks. 2003. "Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270 (1511): 139–46.
- Cunha, Walter Hugo Andrade. 1980. *Explorações no mundo psicológico das formigas*. Vol. 67. Editora Ática.
- . 2004. "On the Panic Reactions of Ants to a Crushed Conspecific: A Contribution to a Psychoethology of Fear". *Revista de Etologia* 6 (2): 133–40.
- . 2020. *A EMOÇÃO NO COMPENETRADO CORTEJO*. Vol. 1. 1. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Psicologia.
- Delsuc, Frédéric. 2003. "Army Ants Trapped by Their Evolutionary History". *PLoS biology* 1 (2): 155–56.
- Franks, Nigel R., e Charles R. Fletcher. 1983. "Spatial patterns in army ant foraging and migration: Eciton burchelli on Barro Colorado Island, Panama". *Behavioral ecology and sociobiology* 12 (4): 261–70.
- Gotwald, W. H., Jr. 1995. "Army ants: the biology of social predation". <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19951115476>.
- Hart, Adam G., e Francis L. W. Ratnieks. 2001. "Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job". *Animal behaviour* 62 (2): 227–34.
- Hart, A. G., e F. L. Ratnieks. 2000. "Leaf Caching in *Atta* Leafcutting Ants: Discrete Cache Formation through Positive Feedback". *Animal Behaviour* 59 (3): 587–91.
- Hoenle, Philipp O., Nico Blüthgen, Adrian Brückner, Daniel J. C. Kronauer, Brigitte Fiala, David A. Donoso, M. Alex Smith, Bryan Ospina Jara, e Christoph von Beeren. 2019. "Species-level predation network uncovers high prey specificity in a Neotropical army ant community". *Molecular ecology* 28 (9): 2423–40.
- Hölldobler, Bert, e Edward O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press.
- Kronauer. 2009. "Recent advances in army ant biology (Hymenoptera: Formicidae)". *Myrmecological news / Österreichische Gesellschaft für Entomofaunistik*. <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.405.1301&rep=rep1&type=pdf>.
- Kronauer, Daniel J. C. 2020. *Army Ants: Nature's Ultimate Social Hunters*. Harvard University Press.
- Lach, Lori, Catherine L. Parr, e Kirsti L. Abbott, orgs. 2010. *Ant Ecology*. Illustrated edição. Oxford University Press, USA.
- Lima, Hilário Póvoas de, Serafino Teseo, Raquel Leite Castro de Lima, Ronara Souza

- Ferreira-Châline, e Nicolas Châline. 2022. "Temporary Prey Storage along Swarm Columns of Army Ants: An Adaptive Strategy for Successful Raiding?" *Biology Letters* 18 (2): 20210440.
- Lima, H. P., N. Châline, R. L. C. Lima, e R. S. F. Châline. 2020. "Primeiro registro de bivaque arbóreo para a espécie de formiga de correição *Eciton rapax* Smith, 1855 (Formicidae: Dorylinae)". *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais* 15 (1): 221–25.
- O'Donnell, Sean, John Lattke, Scott Powell, e Michael Kaspari. 2021. "Diurnal and Nocturnal Foraging Specialisation in Neotropical Army Ants". *Ecological Entomology* 46 (2): 352–59.
- Otta, E., F. L. Ribeiro, e V. S. R. Bussab, orgs. 2021. *Lições da Alameda Gleite: coletâneas de textos de Walter Hugo Cunha, pioneiro da etologia no Brasil*. Vol. 1. São Paulo: Instituto de Psicologia da USP.
- Powell, Scott, e B. Baker. 2008. "Os grandes predadores dos neotrópicos: comportamento, dieta e impacto das formigas de correição (Ecitoninae)". *Insetos sociais: da biologia à aplicação*, 18–37.
- Rettenmeyer, C. W., M. E. Rettenmeyer, J. Joseph, e S. M. Berghoff. 2011. "The largest animal association centered on one species: The army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates". *Insectes sociaux* 58 (3): 281–92.
- Schneirla, Theodore Christian. 1933. "Studies on army ants in Panama". *Journal of comparative psychology* 15 (2): 267–99.
- . 1971. *Army Ants: A Study in Social Organization*. Editado por Howard R. Topoff. W. H. Freeman.
- Souza, e Moura. 2008. "Predation of ants and termites by army ants, *Nomamyrmex esenbeckii* (Formicidae, Ecitoninae) in the Brazilian Amazon". *Volume 52, Número 2, Pags. 399*. <https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/16325>.
- Torgerson, Richard L., e Roger D. Akre. 1970. "Interspecific Responses to Trail and Alarm Pheromones by New World Army Ants". *Journal of the Kansas Entomological Society* 43 (4): 395–404.
- Von Beeren, Christoph, Munetoshi Maruyama, e Daniel J. C. Kronauer. 2016. "Cryptic diversity, high host specificity and reproductive synchronization in army ant-associated *Vatesus* beetles". *Molecular ecology* 25 (4): 990–1005.
- Willson, S. K., R. Sharp, I. P. Ramler, e A. Sen. 2011. "Spatial Movement Optimization in Amazonian *Eciton Burchellii* Army Ants". *Insectes Sociaux* 58 (3): 325–34.

Anexos

Material Suplementar - Capítulo 2

Table S1. *Eciton hamatum* cache characteristics (leaf litter in primary rainforest floor, Bragança, Pará, Brazil)

Cache ID	Cache Date	Cache Time	Cache Position	Cache Area	Cache Situation
Cache 1	01/07/2020	11h04 am	Side of the trail	Near a Trunk, Branch or Root	Sheltered
Cache 2	07/09/2019	10h48 am	Side of the trail	Near a Trunk, Branch or Root	Sheltered
Cache 3	07/09/2019	10h35 am	Side of the trail	Near a Trunk, Branch or Root	Sheltered
Cache 4	01/07/2020	10h56 am	Side of the trail	Near a Trunk, Branch or Root	Sheltered
Cache 5	12/17/2019	02h41 pm	Side of the trail	Two trails merge	Sheltered
Cache 6	12/17/2019	04h17 pm	Crossed by foraging trails	Two trails merge	Partially Exposed
Cache 7	12/20/2019	02h52 pm	Crossed by foraging trails	Near a Trunk, Branch or Root	Partially Exposed
Cache 8	10/22/2019	09h10 am	Crossed by foraging trails	No obstacles or trail merge visible	Partially Exposed
Cache 9	10/22/2019	09h53 am	Crossed by foraging trails	Two trails merge	Partially Exposed
Cache 10	10/31/2019	04h47 pm	Crossed by foraging trails	Near a Trunk, Branch or Root	Sheltered

Table S2 - Collected Cache Prey Size and Video Cache Registration in FC and CB

	Cache 1	Cache 2	Cache 3	Cache 4	Cache 5	Cache 6	Cache 7	Cache 8	Cache 9	Cache 10	Cache 11	Cache 12
FC - One Prey	n/a	n/a	24	6	11	17	197	128	0	45	64	80
CB - One Prey	n/a	n/a	8	2	7	3	125	149	1	25	8	28
FC - Multiple preys	n/a	n/a	15	9	3	21	17	21	0	0	2	1
CB - Multiple preys	n/a	n/a	9	4	5	3	30	25	0	0	0	0
FC - Without Prey	n/a	n/a	123	154	584	71	50	102	28	55	133	214
CB - Without Prey	n/a	n/a	68	94	425	47	52	28	49	109	75	218
Collected Prey Size: 0,5 mm	0	0	0	0	1	0	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 1 mm	0	1	0	0	8	18	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: - 1,5 mm	38	2	0	0	45	46	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 2 mm	0	4	0	0	100	93	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 2,5 mm	0	20	0	7	62	17	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 3 mm	1	0	41	9	53	92	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 3,5 mm	0	0	0	1	0	2	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 4 mm	0	0	4	1	1	25	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 4,5 mm	0	0	0	0	0	2	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Collected Prey Size: 5,5 mm	0	0	0	0	2	1	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a

Table S3. Simulation results. Contrasts between quantities of prey items that caching vs. non-caching virtual ants retrieved

Model 1

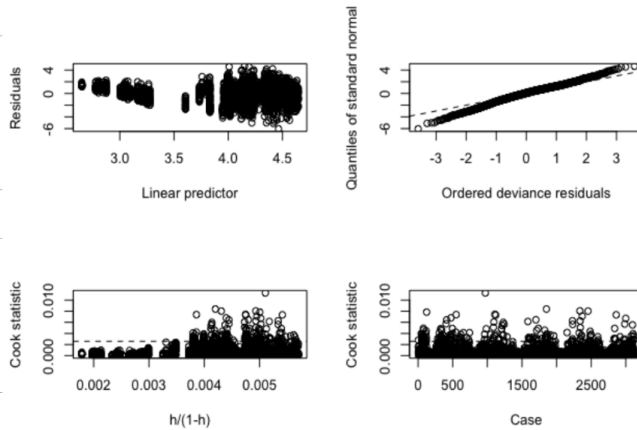
Response variable: retrieved food items; predictors: number of raiders, brood evacuation speed, probability to cache/collect cached food
Distribution: quasipoisson

	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
brood evacuation speed	16053.0136	4	< 0.001
probability to cache/collect cached food	599.5255	4	< 0.001
number of raiders	2216.4361	4	< 0.001

Model 1 diagnostics

Predictor: number of raiders

contrast	estimate	SE	df*	z.ratio	p.value
50 - 100	-0.2252	0.0106	Inf	-20.7908	< 0.001
50 - 300	-0.4032	0.0104	Inf	-38.6495	< 0.001
50 - 500	-0.3858	0.0105	Inf	-36.8532	< 0.001
50 - 700	-0.3920	0.0105	Inf	-37.4826	< 0.001
100 - 300	-0.1780	0.0098	Inf	-18.1980	< 0.001
100 - 500	-0.1606	0.0098	Inf	-16.3548	< 0.001
100 - 700	-0.1667	0.0098	Inf	-17.0003	< 0.001
300 - 500	0.0174	0.0094	Inf	1.8544	0.3423
300 - 700	0.0113	0.0094	Inf	1.2052	0.7484
500 - 700	-0.0061	0.0094	Inf	-0.6492	0.9668



Predictor: brood evacuation speed

contrast	estimate	SE	df*	z.ratio	p.value
1 vs 2	0.0681	0.0086	Inf	7.9065	< 0.001
1 vs 3	0.1857	0.0089	Inf	20.8928	< 0.001
1 vs 4	0.4119	0.0095	Inf	43.4248	< 0.001
1 vs 5	1.3679	0.0133	Inf	102.9137	< 0.001
2 vs 3	0.1176	0.0090	Inf	13.0230	< 0.001
2 vs 4	0.3438	0.0096	Inf	35.7448	< 0.001
2 vs 5	1.2998	0.0134	Inf	97.0961	< 0.001
3 vs 4	0.2262	0.0099	Inf	22.9313	< 0.001
3 vs 5	1.1822	0.0136	Inf	87.1530	< 0.001
4 vs 5	0.9559	0.0140	Inf	68.4665	< 0.001

Predictor: probability to cache/collect cached food items (%)

contrast	estimate	SE	df*	z.ratio	p.value
0 - 25	-0.1536	0.0102	Inf	-15.0245	< 0.001
0 - 50	-0.1999	0.0101	Inf	-19.7573	< 0.001
0 - 75	-0.2243	0.0101	Inf	-22.2977	< 0.001
0 - 100	-0.1292	0.0103	Inf	-12.5653	< 0.001
25 - 50	-0.0463	0.0097	Inf	-4.7638	< 0.001
25 - 75	-0.0707	0.0097	Inf	-7.3266	< 0.001
25 - 100	0.0244	0.0099	Inf	2.4696	0.0976
50 - 75	-0.0245	0.0095	Inf	-2.5646	0.0770
50 - 100	0.0707	0.0098	Inf	7.2317	< 0.001
75 - 100	0.0951	0.0097	Inf	9.7925	< 0.001

Model 2

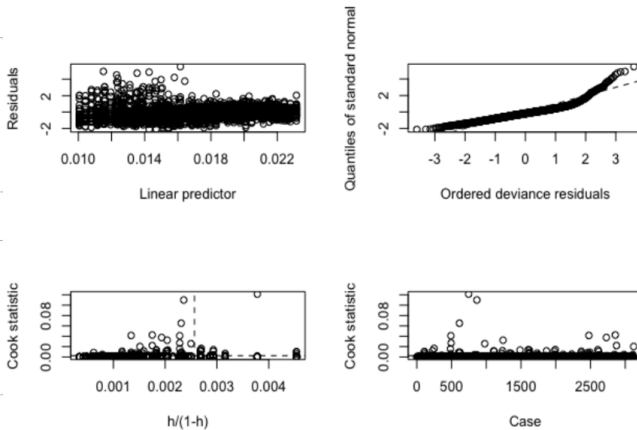
Response variable: time spent retrieving food items; predictors: number of raiders, brood evacuation speed, probability to cache/collect cached food
Distribution: Gamma

	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
brood evacuation speed	120.7553	4	< 0.001
probability to cache/collect cached food	9.1708	4	0.05696097
number of raiders	458.8431	4	< 0.001

Model 2 diagnostics

Predictor: number of raiders

contrast	estimate	SE	df*	z.ratio	p.value
50 - 100	3.4448	1.9270	Inf	1.7877	0.3807
50 - 300	7.0048	1.8680	Inf	3.7500	< 0.01
50 - 500	7.0768	1.8668	Inf	3.7909	< 0.01
50 - 700	-34.0752	2.6556	Inf	-12.8316	< 0.001
100 - 300	3.5600	1.8049	Inf	1.9724	0.2795
100 - 500	3.6320	1.8037	Inf	2.0137	0.2593
100 - 700	-37.5200	2.6116	Inf	-14.3668	< 0.001
300 - 500	0.0720	1.7405	Inf	0.0414	1.0000
300 - 700	-41.0800	2.5683	Inf	-15.9947	< 0.001
500 - 700	-41.1520	2.5675	Inf	-16.0281	< 0.001



Predictor: brood evacuation speed

contrast	estimate	SE	df*	z.ratio	p.value
1 vs 2	0.5008	2.3639	Inf	0.2118	0.9996
1 vs 3	2.5920	2.3239	Inf	1.1154	0.7985
1 vs 4	6.1488	2.2583	Inf	2.7227	0.0507
1 vs 5	19.1376	2.0457	Inf	9.3552	< 0.001
2 vs 3	2.0912	2.3140	Inf	0.9037	0.8956
2 vs 4	5.6480	2.2481	Inf	2.5124	0.0878
2 vs 5	18.6368	2.0343	Inf	9.1611	< 0.001
3 vs 4	3.5568	2.2060	Inf	1.6124	0.4894
3 vs 5	16.5456	1.9877	Inf	8.3240	< 0.001
4 vs 5	12.9888	1.9106	Inf	6.7983	< 0.001

Predictor: probability to cache/collect cached food items (%)

contrast	estimate	SE	df*	z.ratio	p.value
0 - 25	1.4160	2.2456	Inf	0.6306	0.9702
0 - 50	1.3520	2.2469	Inf	0.6017	0.9749
0 - 75	4.7120	2.1830	Inf	2.1585	0.1957
0 - 100	5.3072	2.1721	Inf	2.4434	0.1040
25 - 50	-0.0640	2.2187	Inf	-0.0288	1.0000
25 - 75	3.2960	2.1541	Inf	1.5301	0.5427
25 - 100	3.8912	2.1429	Inf	1.8158	0.3643
50 - 75	3.3600	2.1554	Inf	1.5589	0.5240
50 - 100	3.9552	2.1442	Inf	1.8446	0.3478
75 - 100	0.5952	2.0773	Inf	0.2865	0.9985

* The infinite degrees of freedom result from the way emmeans labels asymptotic results (i.e., the estimates tested against the standard normal distribution – z tests – rather than the t distribution)

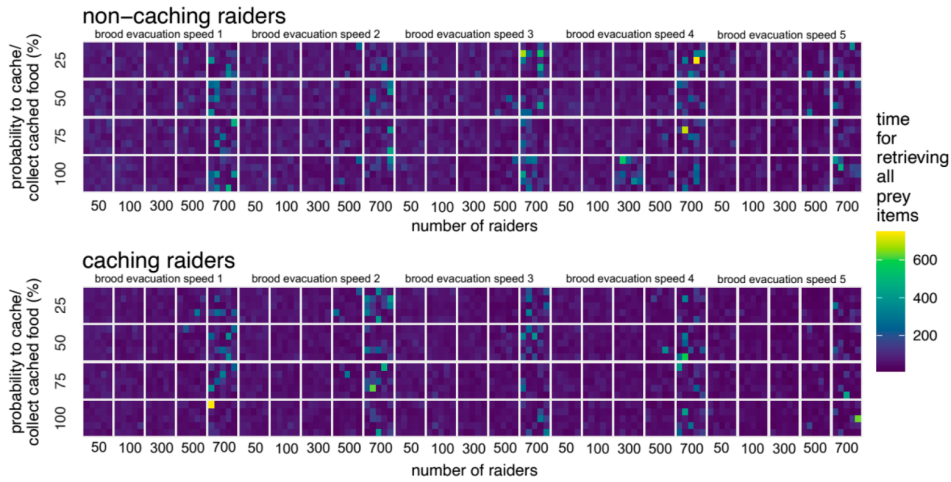
Appendix 1. The models we used to analyze our simulation data. Description in the main text.

contrasts: caching raiders vs non-caching raiders (25 simulations per group, 50 per contrast)

models: GLMs with quasipoisson distribution (response variable: number of retrieved prey items)

probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value
25	50	1	0.71	0.05	13.77	2.43E-42	4.86557E-41	75	50	1	0.77	0.05	15.16	9.89E-51	4.94628E-49
25	100	1	0.36	0.04	8.60	1.03E-17	5.13846E-17	75	100	1	0.40	0.04	9.75	2.99E-22	1.99229E-21
25	300	1	0.08	0.04	2.17	3.04E-02	0.059617081	75	300	1	0.14	0.04	4.00	6.40E-05	0.000177824
25	500	1	0.01	0.04	0.27	7.88E-01	0.894939461	75	500	1	0.07	0.04	2.01	4.45E-02	0.079552933
25	700	1	0.04	0.04	1.15	2.51E-01	0.391512577	75	700	1	0.07	0.04	1.96	5.00E-02	0.087688331
25	50	2	0.69	0.05	13.05	2.94E-38	4.90139E-37	75	50	2	0.74	0.05	14.30	1.91E-45	6.36041E-44
25	100	2	0.28	0.04	6.47	1.07E-10	3.81384E-10	75	100	2	0.44	0.04	10.48	2.02E-25	1.68302E-24
25	300	2	0.03	0.04	0.83	4.07E-01	0.60766504	75	300	2	0.00	0.04	0.05	9.63E-01	0.982448162
25	500	2	-0.01	0.04	-0.22	8.25E-01	0.926853502	75	500	2	0.09	0.04	2.56	1.04E-02	0.023170004
25	700	2	0.09	0.04	2.35	1.89E-02	0.038575678	75	700	2	0.07	0.04	1.84	6.61E-02	0.112097715
25	50	3	0.66	0.05	12.04	6.66E-33	7.40122E-32	75	50	3	0.69	0.05	12.82	4.97E-37	7.10376E-36
25	100	3	0.30	0.05	6.55	6.44E-11	2.4783E-10	75	100	3	0.45	0.05	10.01	2.42E-23	1.865E-22
25	300	3	-0.02	0.04	-0.44	6.57E-01	0.782516661	75	300	3	0.03	0.04	0.80	4.26E-01	0.617997729
25	500	3	0.01	0.04	0.17	8.61E-01	0.946420447	75	500	3	0.14	0.04	3.67	2.48E-04	0.000653797
25	700	3	0.15	0.04	3.77	1.67E-04	0.000450803	75	700	3	0.10	0.04	2.53	1.15E-02	0.024444772
25	50	4	0.56	0.06	9.45	5.05E-21	3.15662E-20	75	50	4	0.62	0.06	10.94	1.57E-27	1.57381E-26
25	100	4	0.34	0.05	6.52	7.57E-11	2.80189E-10	75	100	4	0.48	0.05	9.36	1.22E-20	7.20236E-20
25	300	4	-0.02	0.04	-0.41	6.84E-01	0.804159411	75	300	4	0.03	0.04	0.64	5.22E-01	0.669671038
25	500	4	0.05	0.05	1.17	2.41E-01	0.382683163	75	500	4	0.11	0.04	2.37	1.77E-02	0.036875509
25	700	4	-0.01	0.04	-0.31	7.60E-01	0.87321076	75	700	4	0.32	0.05	6.95	4.08E-12	1.85499E-11
25	50	5	0.06	0.08	0.71	4.77E-01	0.653121343	75	50	5	0.15	0.08	1.90	5.75E-02	0.099066037
25	100	5	-0.01	0.08	-0.08	9.40E-01	1.01070668	75	100	5	0.04	0.08	0.47	6.39E-01	0.779357412
25	300	5	-0.03	0.07	-0.46	6.47E-01	0.780082847	75	300	5	0.00	0.07	0.05	9.62E-01	0.991294592
25	500	5	0.00	0.07	-0.02	9.80E-01	0.980396425	75	500	5	-0.04	0.07	-0.55	5.79E-01	0.715095164
25	700	5	0.00	0.07	0.05	9.61E-01	1.011392286	75	700	5	0.05	0.07	0.71	4.79E-01	0.646662337
50	50	1	0.77	0.05	15.40	2.76E-52	2.75621E-50	100	50	1	0.39	0.05	7.27	4.24E-13	2.0186E-12
50	100	1	0.41	0.04	9.96	3.73E-23	2.66469E-22	100	100	1	0.23	0.04	5.52	3.53E-08	1.07045E-07
50	300	1	0.05	0.04	1.42	1.55E-01	0.249780579	100	300	1	0.10	0.04	2.75	5.89E-03	0.014035351
50	500	1	0.12	0.04	3.22	1.29E-03	0.003217607	100	500	1	0.07	0.04	2.07	3.82E-02	0.072003162
50	700	1	0.07	0.04	2.05	4.06E-02	0.075201439	100	700	1	0.18	0.04	4.89	1.06E-06	3.11163E-06
50	50	2	0.73	0.05	14.26	3.08E-45	7.69725E-44	100	50	2	0.36	0.06	6.38	1.94E-10	6.68684E-10
50	100	2	0.39	0.04	9.14	9.21E-20	5.11423E-19	100	100	2	0.30	0.04	6.93	4.91E-12	2.13675E-11
50	300	2	0.03	0.04	0.81	4.20E-01	0.618298148	100	300	2	0.06	0.04	1.70	8.94E-02	0.14900172
50	500	2	0.04	0.04	1.12	2.65E-01	0.407526261	100	500	2	0.03	0.04	0.87	3.86E-01	0.584979046
50	700	2	0.10	0.04	2.65	8.11E-03	0.018441649	100	700	2	0.16	0.04	4.22	2.46E-05	7.02432E-05
50	50	3	0.68	0.05	12.72	1.73E-36	2.16723E-35	100	50	3	0.33	0.06	5.82	6.11E-09	1.97241E-08
50	100	3	0.39	0.05	8.68	5.58E-18	2.9362E-17	100	100	3	0.32	0.05	6.81	1.13E-11	4.53175E-11
50	300	3	0.08	0.04	2.07	3.81E-02	0.073173489	100	300	3	-0.08	0.04	-2.03	4.27E-02	0.077693105
50	500	3	-0.01	0.04	-0.19	8.49E-01	0.942882961	100	500	3	0.09	0.04	2.29	2.21E-02	0.044136218
50	700	3	0.11	0.04	2.71	6.72E-03	0.015630624	100	700	3	0.14	0.04	3.47	5.18E-04	0.001328208
50	50	4	0.63	0.06	10.86	3.50E-27	3.18357E-26	100	50	4	0.34	0.06	5.73	1.07E-08	3.34927E-08
50	100	4	0.30	0.05	6.06	1.45E-09	4.83381E-09	100	100	4	0.36	0.05	6.90	5.69E-12	2.37248E-11
50	300	4	-0.13	0.04	-2.92	3.47E-03	0.008464635	100	300	4	-0.03	0.04	-0.61	5.44E-01	0.688229261
50	500	4	0.03	0.05	0.68	4.95E-01	0.651167787	100	500	4	0.12	0.05	2.54	1.10E-02	0.023894414
50	700	4	0.04	0.05	0.79	4.32E-01	0.617602845	100	700	4	0.03	0.04	0.69	4.91E-01	0.654789959
50	50	5	0.11	0.08	1.48	1.38E-01	0.226863708	100	50	5	0.03	0.08	0.33	7.40E-01	0.859892675
50	100	5	0.04	0.07	0.59	5.54E-01	0.69267223	100	100	5	0.00	0.08	-0.02	9.80E-01	0.989963845
50	300	5	-0.05	0.07	-0.67	5.01E-01	0.65061843	100	300	5	0.00	0.08	0.05	9.61E-01	1.021959426
50	500	5	0.01	0.07	0.17	8.65E-01	0.939717361	100	500	5	0.06	0.07	0.76	4.50E-01	0.633247337
50	700	5	-0.05	0.07	-0.72	4.69E-01	0.651858936	100	700	5	0.00	0.07	0.05	9.61E-01	1.001478428

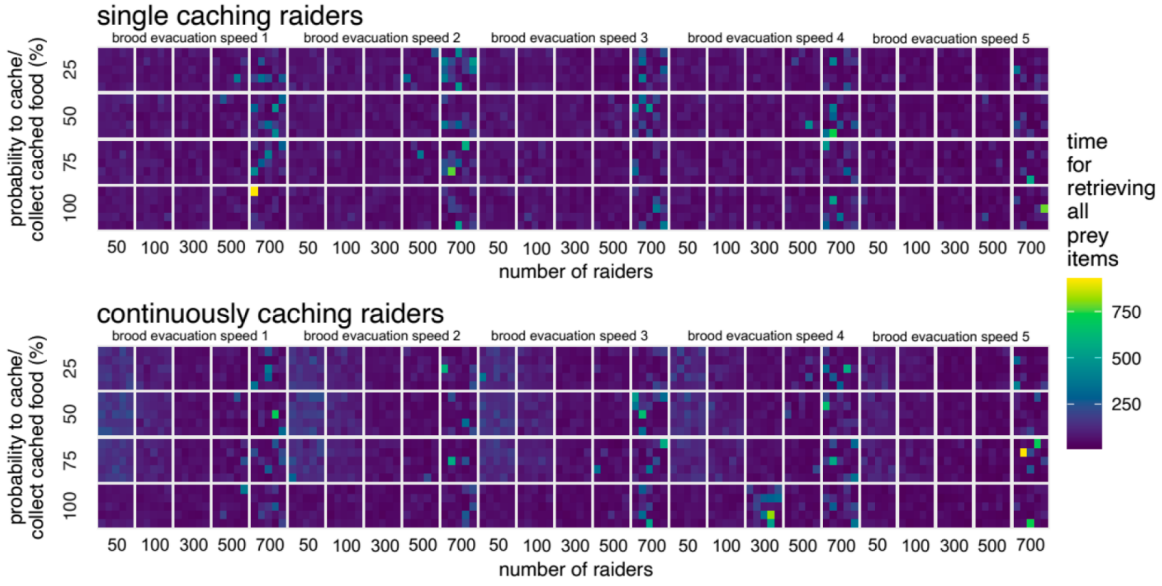
Appendix 2. Simulation results. The first plot represents the time caching vs. non-caching virtual ants spent retrieving collected prey items; the table below reports contrasts for all the corresponding comparisons. The second plot represents the time continuous-caching vs. single caching ants spent retrieving collected prey items; the table below reports contrasts for all the corresponding comparisons. In tables, significant corrected p-values are reported in green



contrasts: caching vs non-caching raiders (25 simulations per group, 50 per contrast); distribution: Gamma

models: survival analysis (response variable: time spent retrieving all prey to the safe zone, unit = 500 ticks)

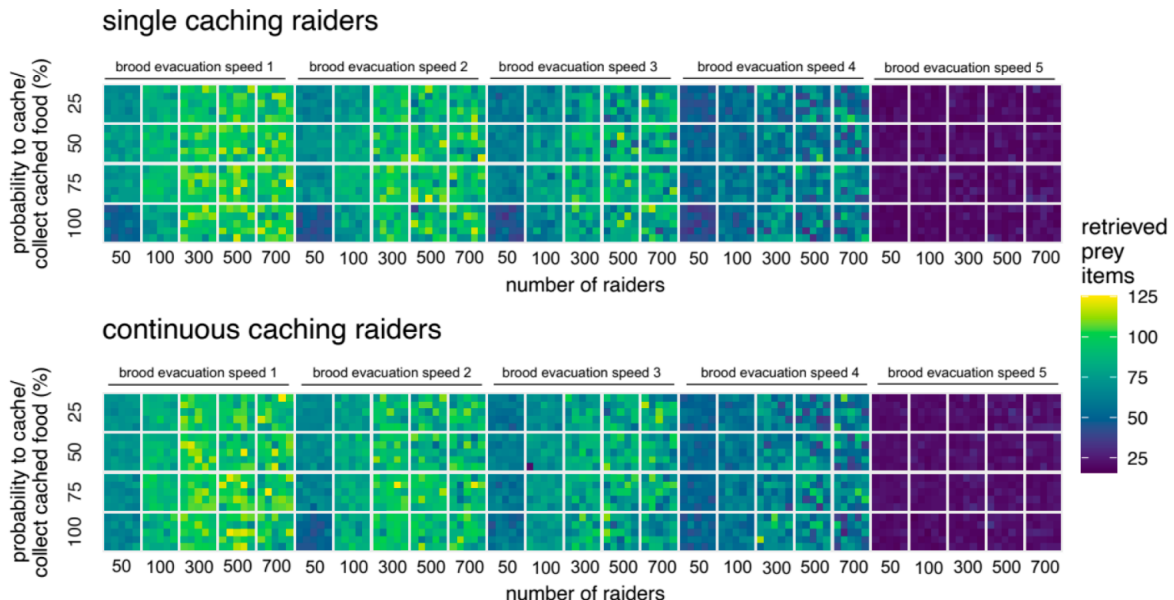
probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value
25	50	1	2.04407E-05	0.002542	0.01	0.993584519	1	75	50	1	0.000951889	0.002320563	0.41	0.68179452	1
25	100	1	0.001226005	0.002646	0.46	0.643163994	1	75	100	1	-0.000606063	0.002677635	-0.22	0.82522111	1
25	300	1	0.000129955	0.002866	0.05	0.963841311	1	75	300	1	0.00260751	0.00283055	0.92	0.35699095	1
25	500	1	-0.002659	0.002541	-1.05	0.295441107	1	75	500	1	0.003121258	0.002993691	1.05	0.295636053	1
25	700	1	0.000335879	0.001768	0.19	0.849301218	1	75	700	1	-0.00122432	0.001665447	-0.74	0.4622947	1
25	50	2	-0.00197467	0.002593	-0.76	0.446443997	1	75	50	2	-0.00052621	0.002750421	-0.19	0.848284001	1
25	100	2	-0.00014551	0.00266	-0.05	0.956381823	1	75	100	2	0.003386971	0.002847066	1.19	0.234248488	1
25	300	2	-0.00021732	0.002763	-0.08	0.937310291	1	75	300	2	0.004238201	0.002737063	0.89	0.37502003	1
25	500	2	-0.00237825	0.002583	-0.92	0.356943546	1	75	500	2	-0.00281237	0.002986327	-0.98	0.32947854	1
25	700	2	-0.00752541	0.001775	-4.24	2.27545E-05	0.001137727	75	700	2	-0.00424257	0.001693445	-2.51	0.012267975	0.00699373
25	50	3	-0.00032126	0.002602	-0.12	0.901753867	1	75	50	3	-0.00079831	0.002686739	-0.30	0.766380882	1
25	100	3	-0.00080886	0.002764	-0.31	0.753299575	1	75	100	3	-0.00129248	0.002693097	-0.48	0.631304986	1
25	300	3	0.000363767	0.002812	1.29	0.196903964	1	75	300	3	0.003895477	0.003150687	1.24	0.218374326	1
25	500	3	0.005012531	0.003411	1.47	0.141781198	1	75	500	3	0.000617054	0.00324793	0.19	0.849329822	1
25	700	3	0.002646914	0.001459	1.81	0.06976235	0.775137226	75	700	3	0.00199555	0.002266684	0.88	0.37895885	1
25	50	4	-1.2911E-05	0.002857	0.00	0.996394579	1	75	50	4	-0.00074965	0.003018247	-0.25	0.804111847	1
25	100	4	0.000295329	0.002931	0.10	0.922457172	1	75	100	4	0.000266231	0.003148913	0.08	0.932530327	1
25	300	4	0.003102795	0.003199	0.97	0.3321395	1	75	300	4	0.004041985	0.003087636	1.31	0.190567475	1
25	500	4	-0.0020637	0.003287	-0.61	0.54157009	1	75	500	4	0.002551761	0.003178562	0.80	0.422128012	1
25	700	4	0.00458029	0.001774	2.57	0.010223214	0.340773801	75	700	4	0.000883902	0.001789783	0.49	0.621427901	1
25	50	5	0.002573615	0.003253	0.79	0.428885576	1	75	50	5	0.003869686	0.003305689	1.15	0.24954936	1
25	100	5	3.95765E-05	0.003537	0.01	0.991073215	1	75	100	5	0.000149897	0.003079584	0.04	0.967506866	1
25	300	5	0.005677801	0.003792	1.50	0.134331976	1	75	300	5	-0.00052769	0.003986355	-0.13	0.894693318	1
25	500	5	0.008038275	0.004105	1.96	0.050257152	0.717959317	75	500	5	-0.00084517	0.003965545	-0.21	0.831236787	1
25	700	5	0.002276658	0.002473	0.92	0.35717938	1	75	700	5	-0.00128539	0.002866784	-0.45	0.65412879	1
50	50	1	-0.00111555	0.002342	-0.48	0.633813079	1	100	50	1	0.002328699	0.002597453	0.92	0.358376467	1
50	100	1	0.000474318	0.002673	0.18	0.859146245	1	100	100	1	0.002133083	0.002470895	0.86	0.388024653	1
50	300	1	0.001353512	0.003005	0.45	0.652449776	1	100	300	1	-0.0002779	0.002892744	-0.10	0.923409446	1
50	500	1	0.001213019	0.002693	0.45	0.652454392	1	100	500	1	-0.00114515	0.003195967	-0.36	0.720125495	1
50	700	1	-0.00160752	0.001477	-1.09	0.278478133	1	100	700	1	0.002653114	0.001631473	1.63	0.103971213	0.94519285
50	50	2	3.4906E-17	0.002557	0.00	1	1	100	50	2	0.00201461	0.00259233	0.78	0.437112926	1
50	100	2	0.00380299	0.002741	1.42	0.155841911	1	100	100	2	-0.00026304	0.002579384	-0.10	0.918778581	1
50	300	2	0.001354562	0.002902	0.47	0.640648714	1	100	300	2	-0.0025664	0.003197608	-0.80	0.422245045	1
50	500	2	-0.00038985	0.003287	-0.29	0.77517116	1	100	500	2	0.000517595	0.003103841	2.10	0.03734226	0.996570428
50	700	2	0.001271189	0.001764	0.72	0.471170287	1	100	700	2	-0.00174573	0.002005788	-0.87	0.384155605	1
50	50	3	-0.00266923	0.002767	-0.96	0.33481429	1	100	50	3	0.003080809	0.002779322	1.11	0.266162486	1
50	100	3	0.001161965	0.002876	0.40	0.686220615	1	100	100	3	0.000160224	0.002690029	0.06	0.952506662	1
50	300	3	0.000394017	0.002791	0.14	0.88717881	1	100	300	3	-0.00056081	0.00344762	-1.03	0.301735223	1
50	500	3	0.000685146	0.002623	0.26	0.793970539	1	100	500	3	0.001607507	0.002939172	0.49	0.626477746	1
50	700	3	-0.0033068	0.001688	-1.85	0.063752663	0.796906281	100	700	3	0.002030458	0.001647895	1.23	0.217952457	1
50	50	4	0.001454926	0.002665	0.55	0.58514932	1	100	50	4	0.001273435	0.002994408	0.43	0.670658225	1
50	100	4	0.000598429	0.003045	0.19	0.847303691	1	100	100	4	0.000110394	0.002953775	0.04	0.970188592	1
50	300	4	0.00152822	0.003111	0.49	0.623798884	1	100	300	4	0.012586209	0.00265748	4.83	1.40037E-06	0.000140037
50	500	4	-0.00124889	0.002982	-0.42	0.675365686	1	100	500	4	0.000713058	0.003400929	0.21	0.833937521	1
50	700	4	-0.00409572	0.001828	-2.24	0.025140016	0.502800317	100	700	4	-0.00346432	0.001962563	-1.77	0.0779377	0.775937696
50	50	5	0.000720267	0.003218	0.22	0.82291097	1	100	50	5	-0.0001919	0.003269485	-0.59	0.557270586	1
50	100	5	0.00277415	0.003672	0.76	0.45041572	1	100	100	5	0.004718783	0.003805393	1.24	0.215147169	1
50	300	5	0.001375653	0.004016	0.34	0.731976762	1	100	300	5	-0.00042341	0.004090671	-1.0	0.19756632	1
50	500	5	0.003226899	0.003658	0.88	0.377721913	1	100	500	5	0.001737453	0.003665339	0.47	0.635505468	1
50	700	5	-0.0014307	0.002926	-0.49	0.624852373	1	100	700	5	0.001691671	0.001963666	0.86	0.389013404	0.997470267



contrasts: single caching vs continuous caching (25 simulations per group, 50 per contrast); distribution: Gamma
 models: survival analysis (response variable: time spent retrieving all prey to the safe zone, unit = 500 ticks)

single caching raiders						continuously caching raiders										
probability to cache/collect cached food (%)	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	probability to cache/collect cached food (%)	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	
25	50	1	0.008918742	0.002165039	4.119437609	3.86191E-05	0.000482739	75	50	1	0.008290677	0.002043917	4.0562679	5.06543E-05	0.00056543	
25	100	1	0.006741589	0.002498848	2.69787904	0.007002682	0.029177841	75	100	1	0.005777077	0.002441767	2.365941032	0.018023815	0.05814134	
25	300	1	0.000129955	0.003155421	0.041184655	0.967105399	0.997062267	75	300	1	0.00233247	0.003138222	0.743245711	0.457369308	0.725983029	
25	500	1	-0.003574326	0.00288474	-1.239046076	0.215389018	0.439569424	75	500	1	0.005747944	0.003096152	1.856479917	0.063446413	0.176240036	
25	700	1	0.001523587	0.001846411	0.825161451	0.409320941	0.682201569	75	700	1	-0.000909027	0.001803608	-0.499513774	0.61744038	0.869634338	
25	50	2	0.008075513	0.002092879	3.858565838	0.000115551	0.000888853	75	50	2	0.010414023	0.002274012	4.459528968	8.40152E-06	0.00020051	
25	100	2	0.006307891	0.002427216	2.589812394	0.009330291	0.037533164	75	100	2	0.008958671	0.00274663	3.261659694	0.001115361	0.005579626	
25	300	2	-2.3879E-05	0.003024524	-0.007895435	0.993700748	1	75	300	2	0.002438475	0.003012135	0.809550442	0.418238729	0.68533726	
25	500	2	-0.001727599	0.002782269	-0.620931505	0.534674174	0.798021155	75	500	2	-0.00054074	0.003070159	-0.176236635	0.860115475	1	
25	700	2	-0.00373461	0.00154657	-2.439890395	0.014727668	0.052598813	75	700	2	-0.004955705	0.001938355	-2.55654821	0.010598907	0.040765026	
25	50	3	0.009020359	0.002193803	4.111746174	3.99241E-05	0.000443601	75	50	3	0.008990015	0.002242559	4.0088194	6.19489E-05	0.000563172	
25	100	3	0.005905013	0.002502198	2.359930232	0.01831817	0.057244281	75	100	3	0.005700746	0.002402674	2.372667097	0.017899354	0.058997848	
25	300	3	-0.000447092	0.003437247	-0.130072539	0.896514486	1	75	300	3	0.004278521	0.003438404	1.244333238	0.213437699	0.454122764	
25	500	3	0.006627393	0.003634577	1.823428924	0.068300615	0.184596256	75	500	3	0.00474503	0.003240322	1.464369994	0.141315937	0.332926441	
25	700	3	-0.002678494	0.002690302	-1.294563924	0.195532976	0.425071687	75	700	3	0.005389024	0.002242193	2.403460829	0.016278402	0.056132421	
25	50	4	0.01011294	0.002426092	4.168408375	3.12136E-05	0.000445939	75	50	4	0.009992375	0.002537201	3.938345725	8.32089E-05	0.00063407	
25	100	4	0.005732284	0.00279506	2.051220214	0.040299667	0.118528433	75	100	4	0.00852041	0.002841082	2.999002286	0.00272255	0.011837412	
25	300	4	0.00307536	0.003523725	0.87275821	0.382838538	0.708960256	75	300	4	0.002989165	0.003482403	0.858362729	0.390735027	0.69774112	
25	500	4	0.004722181	0.003052709	1.546881927	0.121957644	0.30489411	75	500	4	0.001552859	0.00358184	0.433536793	0.66444324	0.898168006	
25	700	4	0.003456787	0.002039804	1.702176323	0.088787017	0.233650189	75	700	4	0.002813015	0.001816594	1.54851957	0.121563179	0.311700459	
25	50	5	0.010590278	0.003117952	3.509094676	0.00043761	0.000269118	75	50	5	0.01190503	0.003095571	3.846302159	0.00021468	0.003867832	
25	100	5	0.006469	0.003378691	1.914646937	0.05596927	0.158848362	75	100	5	0.008402201	0.003408435	2.46512027	0.01373477	0.050857321	
25	300	5	0.00079097	0.004572313	0.172991252	0.862665598	1	75	300	5	0.001802507	0.00418695	0.430506016	0.66684692	0.889129227	
25	500	5	0.006993416	0.004595857	1.521678287	0.128155581	0.305132336	75	500	5	-0.001423806	0.004417054	-0.322432925	0.747069556	0.970396644	
25	700	5	0.00296084	0.00266723	1.110080506	0.267019944	0.534039888	75	700	5	0.009018457	0.002388188	3.776275509	0.000611116	0.001074107	
50	50	1	0.008397244	0.001891803	4.38750703	9.25114E-06	0.000231278	100	50	1	0.002257183	0.002869717	0.786552416	0.431582754	0.696101215	
50	100	1	0.007802853	0.002399557	3.251789573	0.001154739	0.005489751	100	100	1	3.28716E-05	0.002897378	0.011454275	0.990948446	1	
50	300	1	0.002749441	0.003192303	0.861110184	0.399220372	0.707573404	100	300	1	-0.002441262	0.003380359	-0.722190044	0.470212825	0.734707538	
50	500	1	0.001964932	0.002902174	0.67705516	0.498403585	0.766774745	100	500	1	0.004216126	0.003069686	1.373471311	0.169670019	0.38561358	
50	700	1	-0.002672196	0.001728817	-1.5456791	0.122248011	0.298165879	100	700	1	0.000202658	0.001995418	0.101561633	0.919108876	1	
50	50	2	0.009890583	0.002132383	4.638277994	3.60662E-06	0.000180331	100	50	2	-0.000205392	0.003042553	-0.067506593	0.946181225	1	
50	100	2	0.009663845	0.002632031	3.671630227	0.00024363	0.001522685	100	100	2	-0.001481113	0.002994776	-0.494567199	0.620928295	0.862400409	
50	300	2	0.001669362	0.003167755	0.526985838	0.598277776	0.866996777	100	300	2	-0.003780307	0.003634101	-1.040231634	0.298284691	0.573624406	
50	500	2	-0.00014788	0.003548991	-0.041678798	0.96675649	1	100	500	2	0.003505259	0.003645347	0.96157917	0.336309475	0.63454618	
50	700	2	-0.000557326	0.002992225	-0.26549159	0.79042189	0.988302736	100	700	2	1.99589E-05	0.002048916	0.050548541	0.995732645	0.995732645	
50	50	3	0.009394612	0.002145197	4.379389363	1.21557E-05	0.000243114	100	50	3	0.000598393	0.003266074	0.18321478	0.854637236	1	
50	100	3	0.008567935	0.002625472	3.263389045	0.001106591	0.005834691	100	100	3	-0.001901206	0.003145992	-0.604326433	0.545655198	0.80243414	
50	300	3	0.000549132	0.003058404	0.17954869	0.857514468	1	100	300	3	-0.004878022	0.003920934	-1.244097049	0.213524595	0.444842907	
50	500	3	-0.002032908	0.003130128	-0.649464627	0.516069179	0.781922999	100	500	3	0.001764481	0.003611957	0.488511055	0.625210214	0.856452347	
50	700	3	0.001898646	0.001407803	1.348659356	0.177510031	0.394466736	100	700	3	0.001535193	0.001853504	0.828265445	0.407561368	0.690781979	
50	50	4	0.010071692	0.002348508	4.289354496	1.83387E-05	0.000356085	100	50	4	0.00028076	0.003362381	0.079459881	0.936070949	1	
50	100	4	0.008810873	0.002742626	3.212583895	0.00132423	0.006019227	100	100	4	0.000178728	0.003245599	0.055086351	0.955086302	1	
50	300	4	0.001297285	0.003443548	0.376729265	0.706391464	0.929462453	100	300	4	0.015721196	0.002744095	5.729099718	1.07125E-08	0.0125E-06	
50	500	4	0.000510308	0.003127017	0.163193317	0.870373996	1	100	500	4	0.000335021	0.003776427	0.08807137	0.929313145	1	
50	700	4	-0.00232357	0.001642585	-0.141458213	0.887513996	1	100	700	4	0.00051052	0.001791645	0.284944689	0.775698811	0.981897229	
50	50	5	0.009784607	0.002878909	3.398719934	0.000682533	0.003791851	100	50	5	-0.000470982	0.003496863	-0.13578317	0.89199839	1	
50	100	5	0.008172475	0.003633857	2.248981241	0.024558849	0.074420754	100	100	5	-0.000333124	0.004611956	-0.072230575	0.942421423	1	
50	300	5	0.004455947	0.004168181	1.069039657	0.285106708	0.559031388	100	300	5	-0.002422757	0.004682667	-0.517388254	0.604908999	0.864155712	
50	500	5	-0.000952247	0.004383242	-0.212747254	0.828024894	1	100	500	5	-0.003846374	0.00453321	-0.848488045	0.396208538	0.695102698	
50	700	5	0.002423942	0.002888557	0.83915535	0.401425051	0.692112156	100	700	5	0.000652311	0.002248151	0.290154538	0.771710548	0.989372497	

Appendix 3. Simulation results. The plot represents the number of prey items retrieved by single-time-caching vs. continuously-caching virtual ants. The table below reports contrasts for all the corresponding comparisons. In the table, significant corrected p-values are reported in green.

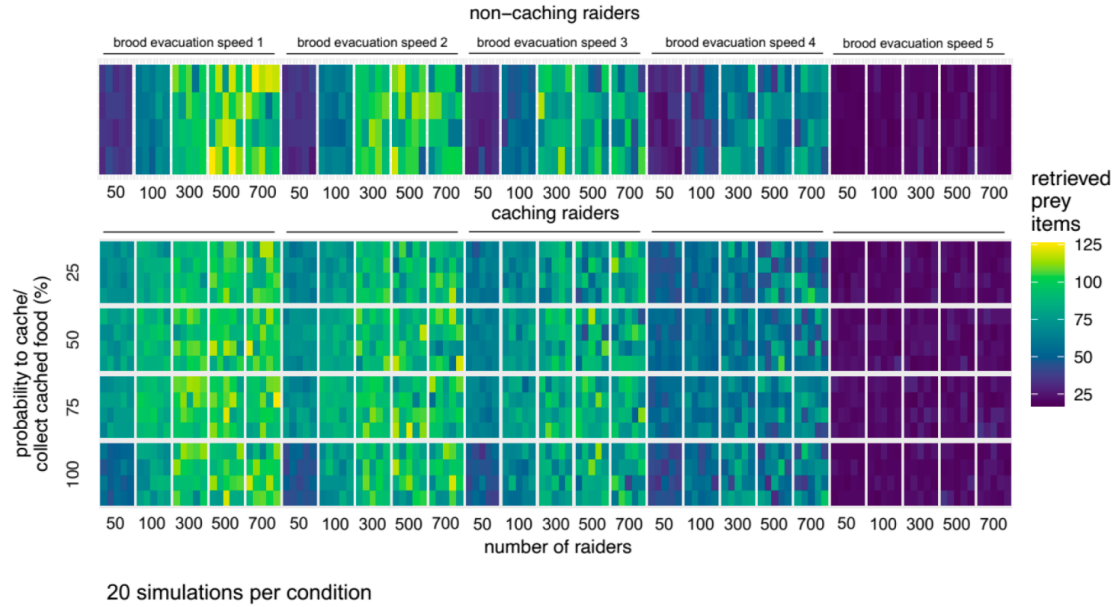


contrasts: single caching raiders vs continuous caching raiders (25 simulations per group, 50 per contrast)

models: GLMs with quasipoisson distribution (response variable: number of retrieved prey items)

probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value
25	50	1	-0.02171514	0.039999833	-0.54288074	0.587237124	1	75	50	1	0.094718639	0.039759351	2.382298419	0.017243664	0.156760586
25	100	1	0.010074444	0.036648497	0.274893773	0.783406682	1	75	100	1	-0.00838672	0.03515389	-0.23857157	0.811447996	0.989570727
25	300	1	-0.03161486	0.034356013	-0.9202132	0.357507598	0.812517269	75	300	1	-0.00916889	0.033407895	-0.27445279	0.783748487	0.992086692
25	500	1	0.024827701	0.034325444	0.723303126	0.469528916	0.939057833	75	500	1	-0.01630579	0.033368772	-0.48865418	0.625108871	1
25	700	1	0.032320200	0.034498267	0.936336907	0.349146857	0.83130204	75	700	1	0.01154652	0.033978404	0.339819379	0.734007421	0.991901921
25	50	2	-0.01407181	0.041387567	-0.34000099	0.733870658	1	75	50	2	0.088775137	0.040688556	2.17221238	0.02988852	0.199256801
25	100	2	-0.01753965	0.038575911	-0.45467875	0.649360933	1	75	100	2	0.069911989	0.036504435	1.915194261	0.055530923	0.347068267
25	300	2	0.038905574	0.035140815	1.104287846	0.269523647	0.770087562	75	300	2	0.012055852	0.034115899	0.35337928	0.723819636	1
25	500	2	0.012537894	0.036056843	0.34772577	0.728061388	1	75	500	2	0.003402811	0.034508487	0.098607933	0.921453688	0.940258866
25	700	2	0.007757283	0.035742435	0.217032858	0.828191962	0.997821641	75	700	2	0.064364168	0.035510401	1.812544117	0.069964612	0.368234801
25	50	3	0.040374967	0.043776465	0.92298491	0.356419256	0.82888199	75	50	3	0.074156628	0.042883118	1.729273223	0.0838245	0.419122498
25	100	3	-0.01419302	0.040690286	-0.34880619	0.727250113	1	75	100	3	0.026964362	0.038475822	0.700813148	0.483453602	0.947948239
25	300	3	-0.01760791	0.038078278	-0.46241356	0.643805734	1	75	300	3	0.049936953	0.037029921	1.348556849	0.177542972	0.657566562
25	500	3	-0.07187456	0.038481915	-1.86774905	0.06185795	0.363870292	75	500	3	0.048346337	0.036614853	1.320402345	0.186763676	0.644012677
25	700	3	0.005422739	0.037150588	0.14596645	0.883954003	0.960819568	75	700	3	0.005430771	0.03717809	0.146074507	0.883868705	0.971284291
25	50	4	-0.04735579	0.047819529	-0.99030225	0.32076326	0.805190816	75	50	4	0.061970111	0.046295945	1.338578124	0.180772099	0.645614639
25	100	4	-0.02944557	0.044843662	-0.65662734	0.511452045	0.847133416	75	100	4	-0.00657897	0.042917277	-0.15329423	0.878172892	1
25	300	4	-0.04142038	0.042423906	-0.98050553	0.326886055	0.797283061	75	300	4	0.028950237	0.042442576	0.682103661	0.495206318	0.952319842
25	500	4	0.103042346	0.043893271	2.347565913	0.018936926	0.157807718	75	500	4	-0.066185	0.041245504	-1.60465972	0.108634498	0.517307133
25	700	4	-0.01994276	0.042440235	-0.46992031	0.638446159	1	75	700	4	-0.00827917	0.040689609	-0.20347141	0.838775216	0.986794372
25	50	5	-0.0245527	0.072719578	-0.33763531	0.735652796	0.980870394	75	50	5	0.010714388	0.07070723	0.151531712	0.879562659	0.999503021
25	100	5	-0.0114724	0.073165763	-0.15680013	0.875408965	1	75	100	5	0.007312647	0.071541962	0.102214793	0.918590455	0.956865058
25	300	5	0.027249642	0.071320315	0.382074062	0.702423345	1	75	300	5	-0.01052641	0.070084212	-0.15019664	0.880615789	0.989455949
25	500	5	-0.07607557	0.070412443	-1.08042798	0.280005924	0.777794233	75	500	5	-0.00719428	0.070960558	-0.10138415	0.919249755	0.947680152
25	700	5	-0.07580721	0.0702879	-1.07852429	0.280854041	0.759064976	75	700	5	0.108308196	0.070002057	1.547214478	0.12187746	0.553988456
50	50	1	0.05984	0.038961136	1.539841778	0.123664842	0.531673225	100	50	1	-0.23390461	0.044022051	-5.31335094	1.12499E-07	0.12499E-06
50	100	1	0.028288557	0.035741664	0.791416919	0.428739845	0.912212436	100	100	1	-0.09880954	0.037056395	-2.66790457	0.007658237	0.10940338
50	300	1	-0.03901561	0.033561395	-1.16251443	0.245084362	0.720836358	100	300	1	0.000817996	0.033838586	0.024173467	0.980715247	0.980715247
50	500	1	0.062493949	0.034393871	1.817008293	0.069278176	0.384878754	100	500	1	-0.02239963	0.033768275	-0.66333366	0.507148738	0.956884412
50	700	1	0.049876399	0.033977897	1.467907206	0.142194952	0.592478968	100	700	1	0.101422446	0.034497836	2.939965476	0.00329815	0.06596301
50	50	2	0.054411569	0.040266181	1.351296979	0.176664003	0.679476934	100	50	2	-0.06103022	0.048394658	-1.26109413	0.20736224	0.647925698
50	100	2	-0.00487568	0.036946225	-0.13196694	0.895015975	0.962382769	100	100	2	-0.09267307	0.037887839	-2.44598406	0.014481372	0.144813722
50	300	2	-0.02295907	0.035159777	-0.65299235	0.513792481	0.934168148	100	300	2	-0.01722695	0.034724549	-0.49610306	0.619844414	1
50	500	2	0.078766523	0.035721022	2.205046711	0.027498066	0.19641476	100	500	2	-0.022687	0.035642959	-0.63650716	0.524476267	0.936564763
50	700	2	0.05148028	0.035721422	1.441159878	0.14960475	0.598419002	100	700	2	0.015531708	0.035248117	0.440639365	0.659493943	0.999233247
50	50	3	0.01216015	0.042330132	0.28726396	0.773918492	1	100	50	3	-0.21021959	0.04721113	-4.45275478	8.66995E-06	0.000433488
50	100	3	0.030515544	0.038415271	0.774206116	0.438847043	0.89560621	100	100	3	-0.12552396	0.040202829	-3.12226683	0.001803516	0.045132259
50	300	3	0.037218036	0.036553685	1.018174679	0.308646266	0.71400682	100	300	3	-0.01691583	0.037323261	-0.45323569	0.650399519	1
50	500	3	-0.02876143	0.036945431	-0.77848399	0.43622115	0.900044005	100	500	3	0.033310792	0.037881534	0.879341162	0.379260342	0.842800761
50	700	3	0.048328209	0.03735516	1.293749192	0.195814317	0.652714439	100	700	3	0.104653744	0.038026599	2.752184657	0.005942152	0.099035869
50	50	4	-0.00988977	0.046150522	-0.21429384	0.830327026	0.988484555	100	50	4	-0.19598187	0.049761724	-3.93840605	6.3188E-05	0.002772935
50	100	4	0.00481266	0.043872865	0.109695586	0.912655387	0.964816848	100	100	4	-0.05654458	0.044776407	-1.26282079	0.206714935	0.66682237
50	300	4	-0.04439537	0.042144679	-1.05340391	0.292208938	0.76897089	100	300	4	-0.04700005	0.040065798	-1.17307172	0.240825256	0.729773504
50	500	4	-0.10806135	0.041858743	-2.58157178	0.009864536	0.10960596	100	500	4	-0.11291388	0.042548655	-2.65387149	0.007983847	0.099795591
50	700	4	0.03875656	0.04326	0.849665207	0.395553067	0.859897972	100	700	4	0.100015767	0.048352822	2.297479584	0.021634252	0.166417325
50	50	5	0.018349139	0.071675649	0.256002408	0.797959948	0.97449935	100	50	5	-0.03475253	0.073527921	-0.47264402	0.636488652	1
50	100	5	-0.00090006	0.07092746	-0.12678705	0.899114255	0.956504527	100	100	5	0.021134312	0.073344151	0.288152658	0.773242327	1
50	300	5	-0.01785762	0.070709034	-0.25255072	0.800626229	0.988427444	100	300	5	0.02621873	0.070212392	0.362070684	0.717315149	1
50	500	5	0.02545592	0.071351883	0.356765918	0.721282735	1	100	500	5	-0.01050798	0.072428912	-0.15006506	0.880719589	0.978577321
50	700	5	-0.03220314	0.070778605	-0.45498411	0.649141247	1	100	700	5	-0.00177462	0.070486317	-0.02517685	0.979914949	0.98981308

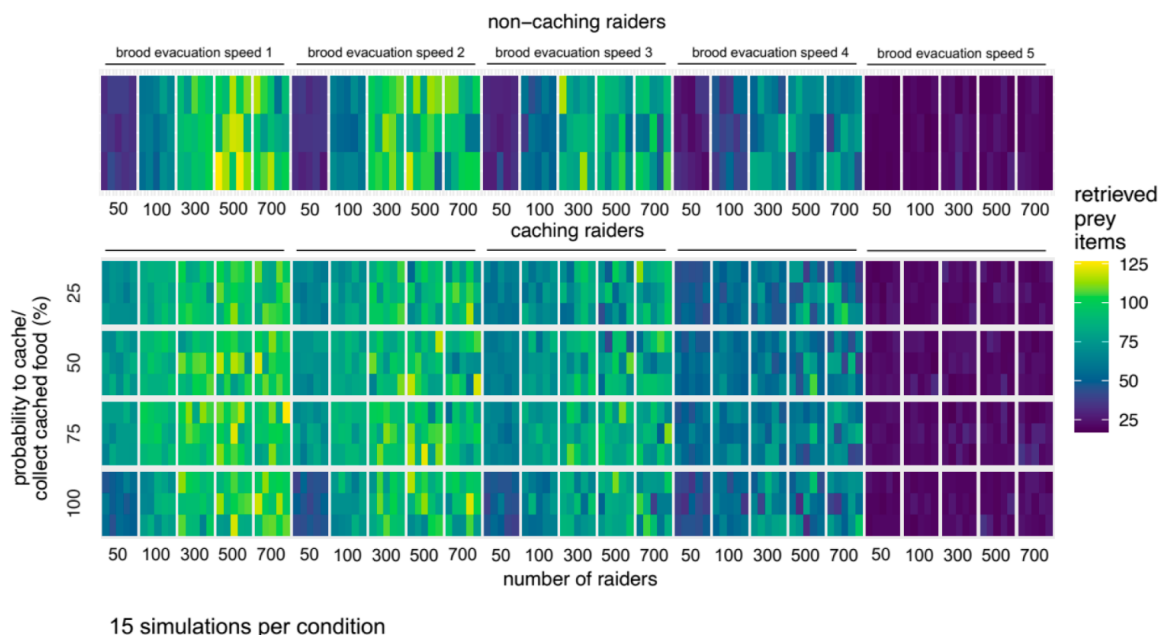
Appendix 4. Simulation results for downscaled data sets. The plot represents the number of prey items retrieved by virtual caching vs. non-caching ants. In tables, significant corrected p-values are reported in green.



contrasts: caching raiders vs non-caching raiders (20 simulations per group, 40 per contrast)

models: GLMs with quasipoisson distribution (response variable: number of retrieved prey items)

probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value
25	50	1	0.72389501	0.057835837	12.5129167	3.11144E-35	6.22285E-34	75	50	1	0.76948805	0.056992189	13.50164048	1.30261E-40	5.1307E-39
25	100	1	0.347047914	0.047186183	7.354863046	2.32905E-13	1.16452E-12	75	100	1	0.409605901	0.045888731	8.926067233	6.73309E-19	5.1793E-18
25	300	1	0.064976254	0.041527004	1.564674714	0.117742488	0.210254406	75	300	1	0.138205291	0.040251525	3.433941774	0.00060212	0.001543898
25	500	1	0.009331327	0.039768814	0.234666826	0.814478429	0.88530264	75	500	1	0.07920021	0.039843704	1.905445852	0.05679754	0.111367725
25	700	1	0.068086026	0.040551148	1.501462438	0.13331908	0.229864083	75	700	1	0.085466975	0.040514858	2.109521797	0.034964797	0.074393184
25	50	2	0.690836821	0.059345901	11.64085154	8.46067E-31	1.20876E-28	75	50	2	0.72985152	0.057565625	12.67866284	4.14195E-36	1.03549E-34
25	100	2	0.28182368	0.048787765	5.77726672	8.17941E-09	3.14593E-08	75	100	2	0.437213806	0.04742368	9.219314294	4.82884E-20	4.02403E-19
25	300	2	0.036307618	0.040966045	0.886285669	0.375519693	0.528900976	75	300	2	-0.017112162	0.039769991	-0.43027826	0.667017639	0.794068618
25	500	2	-0.055666544	0.04206521	-1.32333926	0.185802195	0.29968096	75	500	2	0.100167538	0.041347513	2.422577079	0.015457316	0.036680314
25	700	2	0.100379185	0.042472842	2.36337359	0.018159478	0.0412775092	75	700	2	0.04615338	0.041440151	1.113735797	0.265462988	0.390386747
25	50	3	0.66181733	0.061260591	10.80331278	8.11133E-27	9.01259E-26	75	50	3	0.701825738	0.060122774	11.67320995	5.86271E-31	9.77119E-30
25	100	3	0.330305722	0.051821508	6.373911768	2.06328E-10	9.37853E-10	75	100	3	0.444240019	0.050589512	8.781267077	2.40171E-18	1.71551E-17
25	300	3	-0.014608072	0.044013881	-0.331896924	0.739985397	0.840892497	75	300	3	0.016929062	0.042943479	0.394217299	0.693442736	0.806328763
25	500	3	-0.030431117	0.045932018	-0.662525146	0.507674904	0.650865262	75	500	3	0.157359083	0.043905683	3.584025362	0.000342588	0.000625912
25	700	3	0.185403223	0.044593099	4.157666293	3.28609E-05	9.38883E-05	75	700	3	0.116305749	0.044206692	2.631971397	0.008523428	0.02130857
25	50	4	0.545409169	0.065762908	8.293568254	1.50813E-16	8.87137E-16	75	50	4	0.610958089	0.063527133	9.622777899	1.19028E-21	1.19028E-20
25	100	4	0.314039712	0.057256003	5.464843472	4.4082E-06	1.57436E-06	75	100	4	0.50955022	0.057455752	8.711577231	4.39668E-18	8.33245E-17
25	300	4	-0.023951911	0.050130151	-0.657327175	0.511010378	0.646848579	75	300	4	0.021801429	0.04962805	0.4392985	0.660471688	0.795749022
25	500	4	0.06590222	0.050781937	1.297749221	0.194452293	0.303831708	75	500	4	0.064856537	0.050057008	1.295653491	0.195173588	0.30027058
25	700	4	-0.002428168	0.049685347	-0.048870906	0.961024743	0.980637493	75	700	4	0.290237658	0.052235823	5.56295312	2.94467E-08	1.09062E-07
25	50	5	0.063435898	0.086293067	0.735121607	0.462310801	0.624744326	75	50	5	0.15562997	0.086527886	1.817515029	0.069217008	0.133109631
25	100	5	-0.002400962	0.085574077	-0.028057113	0.977618073	0.987493003	75	100	5	0.027651531	0.083838994	0.329817071	0.741556367	0.833209401
25	300	5	-0.020022916	0.082377068	-0.243064196	0.807988786	0.887877787	75	300	5	0.026550232	0.082152061	0.323184005	0.746573676	0.829826307
25	500	5	-0.013730139	0.083544705	-0.164345458	0.689946789	0.5122529409	75	500	5	-0.068383858	0.082056801	-0.833272214	0.404887210	0.562065561
25	700	5	-0.004883849	0.084515559	-0.055419965	0.955806804	0.985367839	75	700	5	0.054982134	0.080330956	0.684445167	0.493735844	0.649652425
50	50	1	0.770578921	0.056130914	13.72824466	6.7674E-42	6.7674E-40	100	50	1	0.402587408	0.046046504	6.658184805	3.16996E-11	1.5095E-10
50	100	1	0.397040458	0.04625453	8.583817843	1.31829E-17	8.23933E-17	100	100	1	0.213884978	0.047204311	4.531047556	0.64962E-06	1.7793E-05
50	300	1	0.060624622	0.040286034	1.504854575	0.132444578	0.232358909	100	300	1	0.09178759	0.040782818	2.253622122	0.024276717	0.053948259
50	500	1	0.143701986	0.041367672	3.473775067	0.000518922	0.001365985	100	500	1	0.049185812	0.040610299	2.11165964	0.2259071	0.342283516
50	700	1	0.057011586	0.035990146	1.440044843	0.14989709	0.24899515	100	700	1	0.189831995	0.041268976	4.599971663	4.3635E-06	1.32782E-05
50	50	2	0.730507848	0.05713364	12.7064888	3.16411E-36	1.0647E-34	100	50	2	0.34657771	0.063432561	5.483720305	4.96172E-08	1.71094E-07
50	100	2	0.393690964	0.048117661	8.18013717	3.82649E-16	2.12593E-15	100	100	2	0.297641412	0.049173417	6.052892657	1.56054E-09	6.50224E-09
50	300	2	0.050193789	0.04148304	1.209983383	0.226360532	0.33785154	100	300	2	0.054615317	0.041450399	1.31760653	0.187714831	0.297960049
50	500	2	0.061306797	0.041431102	1.47972884	0.13902852	0.23561546	100	500	2	0.093090423	0.042155618	2.208256629	0.027258885	0.05931714
50	700	2	0.100171475	0.042304486	2.367868876	0.017940666	0.041722478	100	700	2	0.158536652	0.040252352	3.724551395	0.000198003	0.000551397
50	50	3	0.681228088	0.060234368	11.3096246	3.42574E-29	4.28128E-28	100	50	3	0.329957556	0.063022352	5.235563956	1.73899E-07	5.932E-07
50	100	3	0.399753687	0.050599263	7.900385583	3.61184E-15	4.800897E-14	100	100	3	0.320108796	0.053115687	6.026633843	1.83348E-09	3.3591E-09
50	300	3	0.088083993	0.043372117	2.030889872	0.042335649	0.086399284	100	300	3	-0.076586623	0.043077733	-1.77870321	0.07505106	0.142442464
50	500	3	-0.031166592	0.043176171	-0.721847065	0.470432923	0.627243898	100	500	3	0.090708239	0.044326243	2.046377775	0.040787889	0.08497477
50	700	3	0.087241553	0.044926183	1.941886602	0.0522464	0.1044428	100	700	3	0.074008207	0.045320133	1.633009482	0.10254985	0.18997013
50	50	4	0.61485255	0.06414727	9.585041597	1.61539E-21	1.46854E-20	100	50	4	0.351585874	0.063011118	5.30284957	1.20493E-07	4.01645E-07
50	100	4	0.28565902	0.055569177	5.140563827	2.87713E-07	8.99102E-07	100	100	4	0.356674944	0.058599583	6.098093975	1.23512E-09	5.37008E-09
50	300	4	-0.12564917	0.048701551	-2.57998291	0.009917731	0.024189938	100	300	4	-0.045754943	0.046704009	-0.979679129	0.327306897	0.474357822
50	500	4	-0.021364822	0.05064386	-0.425749931	0.669957638	0.787750398	100	500	4	0.063795057	0.052453101	1.597523423	0.110232225	0.200422228
50	700	4	0.09650913	0.050732229	0.78157247	0.434514563	0.59525429	100	700	4	0.047048417	0.049749418	0.945707802	0.34435772	0.4619396
50	50	5	0.122014951	0.085528211	1.426604738	0.15736011	0.250291821	100	50	5	0.045007596	0.087343256	0.515295606	0.606376443	0.748612893
50	100	5	0.03931142	0.08399245	0.468035167	0.639786283	0.780227175	100	100	5	0.002389487	0.085399354	0.02798999	0.871771604	0.977671604
50	300	5	-0.05390515	0.081148881	-0.664833746	0.50619718	0.567398934	100	300	5	0.013889112	0.084026837	0.165293765	0.868721559	0.924171871
50	500	5	-0.00909097	0.082882403	-0.108697016	0.913448548	0.951508904	100	500	5	0.043435399	0.083514675	0.520093012	0.603029049	0.753786307
50	700	5	-0.028667895	0.082017284	-0.349534799	0.726707219	0.835295654	100	700	5	0.018100442	0.083072268	0.217883081	0.827531908	0.889819256



contrasts: caching raiders vs non-caching raiders (15 simulations per group, 30 per contrast)

models: GLMs with quasipoisson distribution (response variable: number of retrieved prey items)

probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value
25	50	1	0.730152377	0.06679326	10.93152775	2.873946E-27	5.747691E-26	75	50	1	0.782259908	0.065528373	11.93727826	4.45673E-32	4.45673E-30
25	100	1	0.372317211	0.054308808	6.85558469	8.704745E-12	8.581448E-11	75	100	1	0.426860244	0.052961109	8.05981129	1.119464E-15	8.611262E-15
25	300	1	0.07299215	0.047808806	1.526751151	0.126935848	0.226671157	75	300	1	0.095446059	0.046528505	2.051345901	0.04032612	0.085800256
25	500	1	0.004792888	0.045584098	0.105143866	0.916269183	0.964493877	75	500	1	0.103083531	0.046016239	2.24015547	0.025158986	0.055908857
25	700	1	0.109172415	0.047390871	2.305118403	0.021232736	0.049286219	75	700	1	0.083742989	0.046834058	1.788078594	0.07387144	0.142084662
25	50	2	0.7076252	0.068695772	10.30085518	1.896622E-24	2.70946E-23	75	50	2	0.742852677	0.065622585	11.32007642	4.428534E-29	4.76179E-27
25	100	2	0.29810659	0.056267347	5.298038827	1.261442E-07	0.045767E-07	75	100	2	0.460890893	0.055168672	8.354214075	1.022817E-16	8.296333E-16
25	300	2	0.023189445	0.046897809	0.494467559	0.621014804	0.776268505	75	300	2	-0.002762433	0.045780342	-0.060341023	0.951888336	0.96150337
25	500	2	-0.032713197	0.048622634	-0.672797726	0.501131504	0.696015978	75	500	2	0.129519449	0.04719006	2.746634126	0.00696492	0.015241229
25	700	2	0.090263412	0.048627794	1.856210316	0.063528568	0.127057137	75	700	2	0.015255826	0.048114302	0.317074662	0.75121059	0.894298321
25	50	3	0.699791723	0.071040726	9.850571091	1.576674E-22	1.970942E-21	75	50	3	0.731778594	0.070125361	10.43529311	4.894326E-25	8.15721E-24
25	100	3	0.324593994	0.059516927	5.453818848	5.360975E-09	3.330436E-07	75	100	3	0.465394933	0.058011222	8.022483935	1.598441E-15	1.077489E-14
25	300	3	-0.0090253	0.051170984	-0.134891476	0.892707374	0.959909403	75	300	3	0.00870603	0.049009401	0.17746001	0.8501855	0.954465055
25	500	3	-0.062291196	0.052742678	-1.181039688	0.237687265	0.383366557	75	500	3	0.184633697	0.050725772	3.639840019	0.00027742	0.00078355
25	700	3	0.147600152	0.050829935	2.903803676	0.003715443	0.009526770	75	700	3	0.159317245	0.051793209	3.076025757	0.002118067	0.005724504
25	50	4	0.549003732	0.0767844	7.149938403	1.103116E-12	8.128423E-12	75	50	4	0.596487776	0.072717301	8.202831599	3.53669E-16	2.947242E-15
25	100	4	0.296687455	0.065959784	4.498005257	7.138688E-06	2.302803E-05	75	100	4	0.529334459	0.06646277	7.965576019	2.369991E-15	1.579727E-14
25	300	4	-0.089746298	0.05838719	-1.53708867	0.124384596	0.226153793	75	300	4	0.005344748	0.059596403	0.093832825	0.925243538	0.953838318
25	500	4	0.033643976	0.057395343	0.586179544	0.557801115	0.733950152	75	500	4	0.040258455	0.059090278	0.681304216	0.495735358	0.698218814
25	700	4	0.05389235	0.057206647	0.942064476	0.346240901	0.53267831	75	700	4	0.277955348	0.065669618	4.65849873	3.34737E-06	1.111577E-05
25	50	5	0.080819407	0.099103061	0.815508866	0.414850558	0.61007435	75	50	5	0.14518201	0.099123207	1.466462161	0.143125379	0.251097156
25	100	5	0.016051709	0.09870698	0.162619797	0.870829533	0.956955531	75	100	5	-0.006116227	0.096338245	-0.063488131	0.949832342	0.968757492
25	300	5	-0.029327615	0.094347936	-0.310845329	0.755941346	0.879001565	75	300	5	0.018072781	0.095611821	0.189022454	0.850089818	0.955156087
25	500	5	-0.015200994	0.096118678	-0.158356256	0.874187501	0.950203806	75	500	5	-0.041549003	0.094916488	-0.437742735	0.66160655	0.797116325
25	700	5	6.896380E-16	0.069930765	7.114735E-15	1	1	75	700	5	0.080487251	0.091825193	0.876526891	0.380318957	0.568386353
50	50	1	0.731023665	0.064281641	11.37219972	2.505135E-29	1.250568E-27	100	50	1	0.400343458	0.069675897	5.745795504	0.103494E-08	4.826164E-08
50	100	1	0.401398959	0.053200753	7.544251509	6.111949E-14	3.819968E-13	100	100	1	0.228852512	0.054590368	4.155540947	3.342447E-06	9.830728E-05
50	300	1	0.059867476	0.046729171	1.261896625	0.20790372	0.339492413	100	300	1	0.076300501	0.047438573	1.608502254	0.10783796	0.199699927
50	500	1	0.164972918	0.047921594	3.442559084	0.000584692	0.001624145	100	500	1	0.004914015	0.046156512	0.106464171	0.915221708	0.973640115
50	700	1	0.063878759	0.045638411	1.397633206	0.15233961	0.279986114	100	700	1	0.251222446	0.047286539	5.316141451	1.143399E-07	4.763999E-07
50	50	2	0.745967907	0.066425247	11.23018647	1.176438E-28	3.61095E-27	100	50	2	0.308547211	0.07268783	4.244226535	2.26499E-05	8.862721E-05
50	100	2	0.419358986	0.055722156	7.525909435	7.014748E-14	4.126322E-13	100	100	2	0.295265901	0.05677844	5.20025852	2.13396E-07	8.207557E-07
50	300	2	0.030282405	0.047935943	0.631726489	0.527617187	0.712996192	100	300	2	0.038551846	0.04749227	0.812657549	0.416483515	0.603599297
50	500	2	0.043898782	0.04712846	0.93147075	0.351690413	0.532826422	100	500	2	0.112080373	0.048317638	2.3195751	0.020430999	0.04751396
50	700	2	0.056747145	0.049263159	1.151918507	0.249452906	0.395956994	100	700	2	0.146603474	0.048994549	2.992184962	0.002794067	0.007352809
50	50	3	0.674139217	0.069225191	9.738351138	4.613058E-22	5.17562E-21	100	50	3	0.352156555	0.07277245	4.839146625	1.374663E-06	4.809509E-06
50	100	3	0.392079027	0.058147469	6.74282196	1.879512E-11	3.97954E-11	100	100	3	0.270804035	0.061078119	4.433732406	9.61813E-08	8.066895E-08
50	300	3	0.090286847	0.050403211	1.791291561	0.07354485	0.143832324	100	300	3	-0.10356863	0.049597356	-2.088180376	0.036871656	0.080155774
50	500	3	-0.023107575	0.050965643	-0.453395146	0.650299365	0.802838722	100	500	3	0.082957865	0.050179376	1.635798893	0.101994077	0.192441656
50	700	3	0.124678216	0.051148921	2.437553224	0.014848874	0.036216766	100	700	3	0.10146946	0.052954963	1.916146365	0.055448182	0.113159556
50	50	4	0.624492776	0.07430555	8.404389372	6.74846E-17	6.74846E-16	100	50	4	0.368785226	0.076815483	4.800923084	1.662341E-06	5.732209E-06
50	100	4	0.312144562	0.064280272	4.85593161	1.263675E-06	6.80277E-06	100	100	4	0.383725121	0.06716988	5.674891003	1.529164E-08	8.950745E-08
50	300	4	-0.110212977	0.057042702	-1.932113547	0.053446261	0.111346376	100	300	4	-0.071884561	0.05359206	-1.340956542	0.180043624	0.300072706
50	500	4	-0.016949558	0.056701229	-0.29892753	0.765017524	0.87930488	100	500	4	0.034887259	0.059412756	0.587201496	0.557115732	0.742820976
50	700	4	-0.025373672	0.057864727	-0.43849882	0.65105783	0.806180805	100	700	4	0.138769749	0.058379839	2.377381433	0.017502842	0.041673435
50	50	5	0.133107574	0.098215602	1.355258951	0.175444384	0.297363363	100	50	5	0.056213145	0.100200925	0.56104251	0.57483993	0.736973756
50	100	5	0.0547249	0.096078787	0.569583584	0.569005856	0.739868645	100	100	5	-0.022048137	0.09772659	-0.225504118	0.821603579	0.933640431
50	300	5	-0.087256445	0.092481803	-0.943498524	0.345507371	0.539852567	100	300	5	0.009448889	0.09776809	0.09664622	0.923014267	0.961473194
50	500	5	-0.030213779	0.095763158	-0.315505245	0.752401582	0.885178332	100	500	5	0.047913356	0.096348591	0.50297223	0.61535029	0.778924418
50	700	5	-0.068786452	0.095306309	-0.7217408	0.470514117	0.672163024	100	700	5	0.064144122	0.096312038	0.666003161	0.505463944	0.692416361

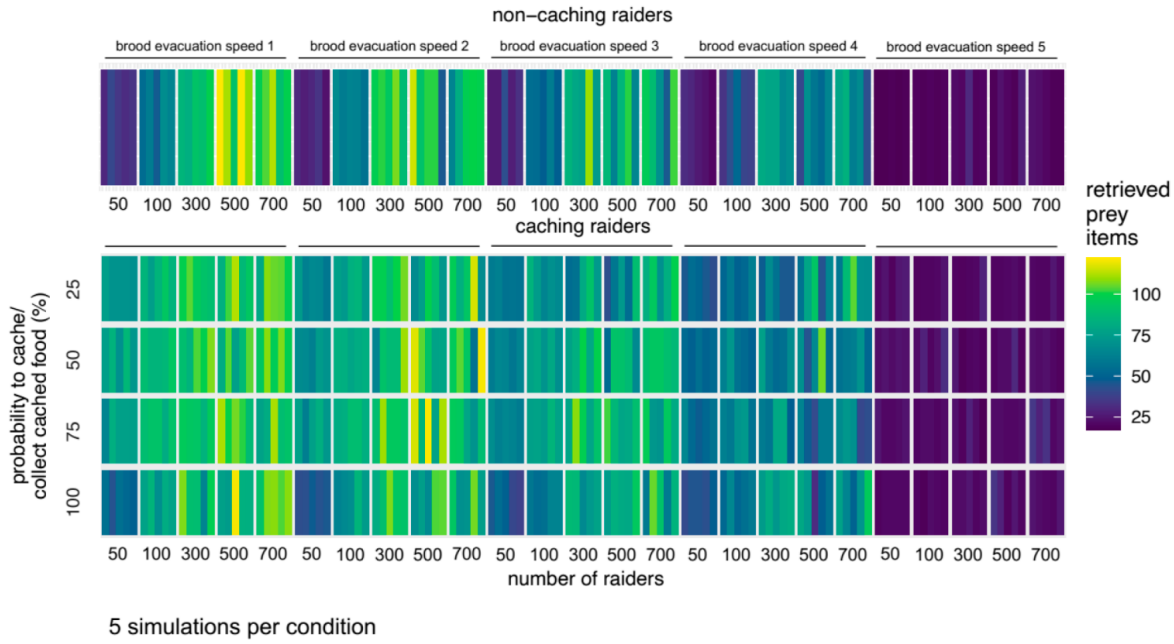


10 simulations per condition

contrasts: caching raiders vs non-caching raiders (10 simulations per group, 20 per contrast)

models: GLMs with quasipoisson distribution (response variable: number of retrieved prey items)

probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	estimate	std. Error	Statistic (t value)	p value	corrected p value
25	50	1	0.734329471	0.083804869	8.762372409	4.32761E-18	1.0819E-16	75	50	1	0.754447706	0.081713695	9.232818449	7.17621E-20	2.39207E-18
25	100	1	0.362932522	0.058289951	5.6065831	2.35699E-08	1.1794E-07	75	100	1	0.420528154	0.056447777	6.328701633	3.11305E-10	8.22361E-09
25	300	1	0.071860313	0.059599456	1.20572094	0.229083576	0.380159294	75	300	1	0.083680884	0.058618214	1.426315179	0.15395862	0.279910218
25	500	1	-0.018405428	0.056852536	-0.323739781	0.74617266	0.877805188	75	500	1	0.127602664	0.058453503	-0.179621261	0.029414771	0.066851751
25	700	1	0.10245607	0.059061983	1.734721123	0.082961392	0.16592784	75	700	1	0.055843736	0.05845854	0.948983356	0.342756468	0.511576817
25	50	2	0.719857331	0.086506851	8.321390996	1.69575E-16	2.82625E-15	75	50	2	0.754277321	0.081598766	9.243734431	6.51032E-20	3.25516E-18
25	100	2	0.319599675	0.070115673	4.558177382	5.50724E-06	2.39445E-05	75	100	2	0.447462882	0.069000948	6.484078446	1.14997E-10	9.58308E-10
25	300	2	0.038068762	0.058641312	0.649179915	0.516304914	0.688406552	75	300	2	0.004184107	0.057500667	0.072766226	0.942000232	0.961224727
25	500	2	-0.009489988	0.061233908	-0.1549793	0.876855012	0.942854852	75	500	2	0.215032409	0.059114273	3.637544056	0.000283002	0.000912911
25	700	2	0.18699347	0.060766632	3.077239309	0.002120769	0.005891025	75	700	2	0.063226472	0.05975868	1.058029926	0.290183764	0.460669149
25	50	3	0.661398482	0.088780415	7.449824175	1.44295E-13	1.6032E-12	75	50	3	0.739056882	0.088521938	8.348855622	1.35612E-16	8.71224E-15
25	100	3	0.3254224	0.07422787	4.384099917	1.23194E-05	5.13309E-05	75	100	3	0.45416022	0.071816357	6.323910573	3.209E-10	2.00553E-09
25	300	3	-0.022121917	0.064136537	-0.344919106	0.730195844	0.901475906	75	300	3	-0.023015976	0.060314224	-0.381611122	0.702802292	0.889623155
25	500	3	-0.06256832	0.066312886	-0.943464184	0.34557014	0.508191382	75	500	3	0.213851963	0.06424926	3.328473561	0.00089044	0.002620129
25	700	3	0.133531393	0.064740609	2.062560021	0.039297633	0.087328073	75	700	3	0.152751099	0.06409082	2.383353809	0.01725868	0.042094801
25	50	4	0.588618612	0.095941943	6.13515415	1.04361E-09	6.13891E-09	75	50	4	0.629968279	0.090766974	6.940501038	5.43319E-12	5.43319E-11
25	100	4	0.301954732	0.082899529	3.64241793	0.00027735	0.000925782	75	100	4	0.538286021	0.084325239	6.383450913	2.19725E-10	1.69019E-09
25	300	4	-0.167192675	0.07250395	-2.305991524	0.02122426	0.04958745	75	300	4	0.048790164	0.070545987	0.691607928	0.489272773	0.661179423
25	500	4	0.1077714	0.071911914	1.498958949	0.134137598	0.253098908	75	500	4	-0.063715814	0.070890884	-0.89784752	0.369493543	0.535497888
25	700	4	0.141803406	0.059158364	2.050119415	0.040497382	0.088037744	75	700	4	0.1895242	0.073961846	2.588643536	0.010589324	0.027856943
25	50	5	0.120048042	0.123347325	0.973252093	0.330558794	0.500846658	75	50	5	0.139967193	0.123724238	1.131445182	0.258018479	0.422981114
25	100	5	0.028987537	0.123583736	0.234557862	0.814578596	0.947184414	75	100	5	0.046520016	0.121282724	0.383566554	0.701345031	0.899160296
25	300	5	-0.097422113	0.118402724	-0.822802968	0.410729036	0.570456994	75	300	5	0.039924202	0.117636477	0.334865533	0.73776554	0.878292309
25	500	5	-0.040821995	0.119753176	-0.340884441	0.732320361	0.883410073	75	500	5	-0.00900907	0.113324273	-0.075500732	0.939824705	0.968891449
25	700	5	0.004618946	0.12082953	0.038226962	0.969510963	0.979304003	75	700	5	0.190472769	0.113521945	1.677849761	0.093550033	0.183431438
25	50	1	0.759342847	0.080501418	9.432664296	1.18743E-20	1.18743E-18	100	50	1	0.428092734	0.088274601	4.849557279	1.34385E-06	5.39927E-06
25	100	1	0.383983219	0.066767492	5.751050544	1.03985E-08	5.47289E-08	100	100	1	0.252957814	0.067954274	3.72471011	0.000203348	0.000701199
25	300	1	0.095906779	0.05744661	1.669494142	0.095193375	0.183064182	100	300	1	0.048514872	0.059729554	0.812242325	0.416760002	0.570904112
25	500	1	0.148794296	0.05957566	2.497568557	0.0125935	0.031483751	100	500	1	0.009498752	0.057758535	0.164456252	0.869300448	0.94489617
25	700	1	0.074646041	0.057271643	1.303368248	0.192615755	0.32039611	100	700	1	0.285764526	0.059456942	4.806243251	1.66561E-06	7.57097E-06
25	50	2	0.683154235	0.082202666	8.31060923	1.85092E-16	2.64417E-15	100	50	2	0.300986038	0.090469432	3.326936325	0.00089742	0.002559264
25	100	2	0.44685821	0.070285204	6.326876681	3.14926E-10	2.09951E-09	100	100	2	0.241035627	0.070677263	3.410370124	0.000663077	0.002009324
25	300	2	0.001108033	0.059180324	0.018723002	0.985064153	0.985064153	100	300	2	0.060825822	0.059142911	1.028467513	0.303868144	0.467489452
25	500	2	0.020574629	0.058906674	0.351662948	0.725132212	0.906415265	100	500	2	0.114410351	0.061442863	1.862060867	0.062757359	0.130744498
25	700	2	0.090565357	0.063540336	1.425207005	0.154237892	0.27542807	100	700	2	0.123140443	0.061550434	2.000642982	0.04580825	0.096890479
25	50	3	0.702809091	0.08744965	8.028782271	1.65289E-15	2.06912E-14	100	50	3	0.358141036	0.091015947	3.945913289	8.25501E-05	0.003794822
25	100	3	0.431519386	0.073848617	5.844650588	6.01298E-09	3.34055E-08	100	100	3	0.272032301	0.075926659	3.582829998	0.000349311	0.00106041
25	300	3	0.08957391	0.063640404	1.407500655	0.159451642	0.279739722	100	300	3	-0.107501979	0.061504365	-1.748775598	0.08065601	0.154604227
25	500	3	0.031116387	0.062727862	0.496053685	0.619917098	0.80508714	100	500	3	0.081516858	0.064501407	1.263799699	0.20645577	0.349941656
25	700	3	0.092213243	0.064117414	1.438193422	0.150553015	0.27880188	100	700	3	0.175685832	0.067919176	2.586689899	0.009768108	0.026400291
25	50	4	0.630233355	0.091862989	6.860579652	9.39949E-12	8.54499E-11	100	50	4	0.389013503	0.096286027	4.04018646	5.56554E-05	0.000214059
25	100	4	0.322528804	0.080264593	4.018319798	6.10293E-05	0.000262034	100	100	4	0.362905494	0.0835888	4.344150835	1.47608E-05	5.90433E-05
25	300	4	-0.177206456	0.070278667	-2.52148288	0.011771848	0.030184225	100	300	4	-0.034094211	0.067015868	-0.508748337	0.610990986	0.803935508
25	500	4	0.01246122	0.070168424	0.177590143	0.859064848	0.944027305	100	500	4	0.008952611	0.075230437	0.119002516	0.905286641	0.952933306
25	700	4	-0.006411246	0.071343975	-0.090284374	0.928071282	0.966740919	100	700	4	0.173579393	0.07501122	2.314045738	0.020777328	0.048489629
25	50	5	0.137985743	0.1228309	1.123379727	0.26142606	0.421654935	100	50	5	0.025063969	0.12588197	0.199106899	0.842201612	0.957047287
25	100	5	0.022472856	0.11919644	0.1885363	0.850477515	0.944975017	100	100	5	-0.018692133	0.121539425	-0.153796306	0.877787587	0.93816582
25	300	5	-0.098159764	0.116239121	-0.844464098	0.398522338	0.569317625	100	300	5	0.023311079	0.118759453	0.192019637	0.847748483	0.952628365
25	500	5	-0.041195756	0.120300458	-0.342440562	0.732059349	0.892755303	100	500	5	0.124605418	0.118755015	1.049264478	0.294197267	0.459688323
25	700	5	-0.026907453	0.119065996	-0.225987719	0.821236629	0.943950148	100	700	5	0.10146946	0.120845285	0.839664202	0.401208197	0.565081967



contrasts: caching raiders vs non-caching raiders (5 simulations per group, 10 per contrast)

models: GLMs with quasipoisson distribution (response variable: number of retrieved prey items)

probability to cache/collect cached food	number of raiders	brood evacuation speed	non-caching raiders					caching raiders							
			estimate	std. error	Statistic (t value)	p value	corrected p value	estimate	std. error	Statistic (t value)	p value	corrected p value			
25	50	1	0.727633357	0.1148933542	6.330905191	4.0589E-10	8.11779E-09	75	50	1	0.779914863	0.113976103	6.842792858	1.5448E-11	7.72426E-10
25	100	1	0.405495108	0.094878246	4.273530836	2.15579E-05	0.002119766	75	100	1	0.447829772	0.093501338	4.784948945	2.0366E-06	1.69721E-05
25	300	1	0.126133815	0.082212082	1.534249121	0.125363739	0.250727477	75	300	1	0.09856134	0.083215382	1.199972072	0.230505422	0.410910767
25	500	1	-0.082293151	0.078237826	-1.051833294	0.293193646	0.500560285	75	500	1	0.142037256	0.080496168	1.764521956	0.078025698	1.69621084
25	700	1	0.045565532	0.079436649	0.573495135	0.566470669	0.726244447	75	700	1	0.066614749	0.083681332	0.796052881	0.426237564	0.600334597
25	50	2	0.786612909	0.12238406	6.427413078	2.2285E-10	7.42843E-09	75	50	2	0.685006023	0.11128009	6.155692581	1.18161E-09	1.96935E-08
25	100	2	0.2724146	0.09504618	2.866128879	0.004264287	0.014214289	75	100	2	0.475218147	0.096912729	4.903567882	1.13999E-06	1.03635E-05
25	300	2	0.069428506	0.080088137	0.866901259	0.386256047	0.576501563	75	300	2	-0.002076844	0.079539693	-0.026110786	0.979175485	0.979175485
25	500	2	-0.06500483	0.085669384	-0.758787182	0.448203368	0.622504678	75	500	2	0.26510775	0.082862337	3.199375726	0.001431532	0.00572813
25	700	2	0.089406588	0.083622567	1.069168176	0.285316386	0.500555063	75	700	2	-0.032186686	0.085693828	-0.384576585	0.700653353	0.834111134
25	50	3	0.617077462	0.122210778	5.049298371	5.49477E-07	5.43477E-06	75	50	3	0.78531764	0.12266869	6.350173537	3.60321E-10	0.0004E-09
25	100	3	0.328659697	0.100960232	3.25338164	0.00180204	0.040517516	75	100	3	0.450150597	0.100284982	4.48871396	8.21743E-06	5.47329E-05
25	300	3	-0.121843638	0.089937613	-1.354757301	0.175877348	0.318440054	75	300	3	0.020067563	0.082418074	0.24348498	0.80769214	0.897435711
25	500	3	-0.184429039	0.093958503	-1.982877886	0.050006538	0.116294275	75	500	3	0.194813045	0.088067826	2.212079634	0.027242989	0.071692077
25	700	3	0.111363405	0.086915144	1.281288854	0.200463493	0.371228691	75	700	3	0.054604134	0.08697434	0.627818896	0.53030175	0.697765461
25	50	4	0.563808666	0.132560476	4.253218489	2.3562E-05	0.000124013	75	50	4	0.559615788	0.123865924	4.517915565	7.18648E-06	5.1332E-05
25	100	4	0.287682072	0.114306457	2.516761336	0.012038403	0.034395438	75	100	4	0.589657573	0.115333263	5.112641021	3.97771E-07	4.41968E-06
25	300	4	-0.298123553	0.100639017	-2.962305908	0.003143879	0.01128141	75	300	4	0.070316498	0.098713832	0.712326699	0.476470184	0.643878626
25	500	4	0.200340062	0.100357869	1.996256639	0.046244517	0.110105992	75	500	4	-0.101663654	0.103428351	-0.982937977	0.329335133	0.599273646
25	700	4	0.19637321	0.093409777	2.102277907	0.035940956	0.091899936	75	700	4	-0.056966825	0.101061486	-0.563868412	0.573126624	0.71640828
25	50	5	0.17022115	0.170137469	1.000491842	0.317375061	0.520286895	75	50	5	0.173510927	0.171789837	1.010018579	0.312791771	0.521319619
25	100	5	0.009661911	0.171560268	0.056317882	0.955102636	0.964750137	75	100	5	0.038466281	0.171171025	0.224716377	0.822257307	0.893757942
25	300	5	-0.096992266	0.164019089	-0.591347426	0.554454706	0.720071047	75	300	5	-0.070826053	0.164291413	-0.431100035	0.66751686	0.822853934
25	500	5	-0.11020314	0.167427788	-0.658212962	0.510590662	0.68078755	75	500	5	0.028170877	0.169141469	0.166552159	0.86774524	0.923153749
25	700	5	-0.036701367	0.167202087	-0.219503043	0.826314203	0.888509985	75	700	5	0.259511195	0.158058104	1.641872127	0.101009519	0.210436497
50	50	1	0.779687637	0.112031651	6.959529999	7.11239E-12	1.1239E-10	100	50	1	0.447513344	0.12376307	3.615887557	0.000318071	0.001514625
50	100	1	0.394139959	0.092818037	4.246372495	2.42773E-05	0.00021387	100	100	1	0.247272534	0.094616891	2.613407952	0.009132831	0.026861267
50	300	1	0.029413885	0.080006507	0.36784366	0.713236196	0.839101407	100	300	1	0.128442323	0.085238491	1.506858249	0.13224175	0.259297549
50	500	1	0.082059504	0.083754726	0.980671421	0.323122855	0.51289342	100	500	1	0.025612576	0.084223997	0.304100693	0.761130259	0.874862367
50	700	1	0.183453072	0.081121809	2.014390111	0.044249271	0.107922511	100	700	1	0.188919679	0.08065208	2.342403057	0.019404306	0.053900849
50	50	2	0.649850375	0.114447204	5.678167308	1.90491E-08	2.38114E-07	100	50	2	0.237891408	0.124757472	1.906830941	0.05690452	0.12931921
50	100	2	0.426623334	0.097463529	4.377261313	1.36119E-05	8.00701E-05	100	100	2	0.269128665	0.099388742	2.707835513	0.006916856	0.021615175
50	300	2	-0.033373509	0.082333663	-0.40534464	0.685325272	0.83571429	100	300	2	-0.006444705	0.080895476	-0.079667069	0.936521975	0.955634669
50	500	2	0.061693569	0.081952174	0.752799659	0.451791769	0.618892834	100	500	2	0.049271049	0.086646411	0.568646207	0.569756664	0.721210967
50	700	2	0.239229689	0.085774198	2.789063538	0.005411659	0.017456965	100	700	2	0.083066599	0.087616869	0.948006293	0.343382004	0.528280007
50	50	3	0.709354991	0.121870868	5.820545976	8.48626E-09	1.21232E-07	100	50	3	0.331199817	0.126704604	2.613952499	0.009118413	0.027631556
50	100	3	0.481838087	0.103276787	4.665502295	3.60785E-06	2.77527E-05	100	100	3	0.174841073	0.106723447	1.638262988	0.101760055	0.207673582
50	300	3	0.180035842	0.087511848	2.057273899	0.039963531	0.099958827	100	300	3	-0.073925274	0.086679303	-0.852659573	0.393992445	0.579400655
50	500	3	0.023347354	0.088999474	0.262626572	0.792905033	0.890905655	100	500	3	0.081057009	0.087890079	0.922254371	0.356873956	0.540415085
50	700	3	0.201403565	0.086265646	2.334665927	0.019807419	0.053533566	100	700	3	0.285178942	0.094310126	3.023842244	0.002575612	0.009539505
50	50	4	0.56349357	0.127080635	4.433951399	1.05446E-05	6.59039E-05	100	50	4	0.385397545	0.130183801	2.960415464	0.003130204	0.010905981
50	100	4	0.378436436	0.13277316	3.340796271	0.000874114	0.003800498	100	100	4	0.400160056	0.116017043	3.449148902	0.000591776	0.002689991
50	300	4	-0.016000341	0.098734904	-0.162053546	0.871304607	0.917162745	100	300	4	0.103352771	0.091104018	1.134448	0.256946478	0.458832997
50	500	4	0.174636033	0.099507181	1.755009351	0.079640467	0.169447802	100	500	4	0.191422075	0.08322153	1.767155364	0.07758427	0.172407616
50	700	4	-0.102325612	0.098782001	-1.035873048	0.300574383	0.509481106	100	700	4	0.316012579	0.100450101	3.145965755	0.001776659	0.006602533
50	50	5	0.17022115	0.170137469	1.000491842	0.317375061	0.51189526	100	50	5	0.039609138	0.173702592	0.22802848	0.819682368	0.900749855
50	100	5	0.136965855	0.161735925	0.846848882	0.397332724	0.575844528	100	100	5	-0.019608471	0.172823426	-0.113459569	0.909694681	0.947598626
50	300	5	-0.232805462	0.162900306	-1.430008665	0.153104951	0.294432597	100	300	5	0.018182319	0.166419199	0.109256139	0.913026733	0.941264673
50	500	5	-0.043296806	0.162439853	-0.268540837	0.789891629	0.887804124	100	500	5	0.138801541	0.161042761	0.843263866	0.39932942	0.570475832
50	700	5	-0.054067221	0.165721558	-0.326253396	0.744317972	0.865486014	100	700	5	0.064538521	0.167645936	0.384699195	0.700362563	0.843810316

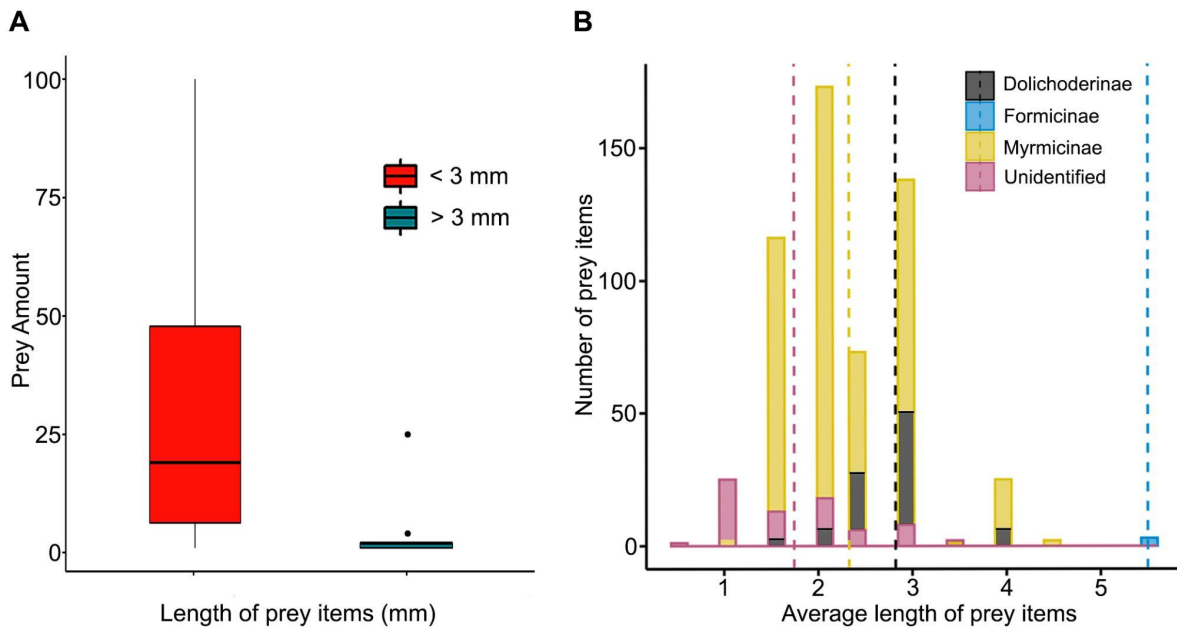


Figure S1. A. Number of cached prey items by length classes (< 3 mm and > 3mm, n=697). In whisker plots, central lines, boxes, whiskers and dots respectively show median, quartiles, max/min and outliers. B. Length distribution of prey items in collected caches by subfamily. Dotted lines represent the mean value for each subfamily. ***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$; NS: no significance.

Material Suplementar - Capítulo 3**Tabela S1** - Espécies coletadas nos *pitfalls* com valores absolutos (Abs) e de presença e ausência (P/A) para a estação chuvosa e seca.

Espécie	Inverno (Abs)	Seca (Abs)	Inverno (P/A)	Seca (P/A)
<i>Anochetus bispinosus</i>		1		1
<i>Apterostigma urichii</i>	2	5	2	4
<i>Azteca sp</i>		1		1
<i>Azteca sp1</i>		2		2
<i>Azteca sp2</i>		24		1
<i>Azteca sp4</i>		1		1
<i>Basiceros militaris</i>		1		1
<i>Camponotus crassus</i>		18		2
<i>Camponotus sp1</i>	5	235	3	8
<i>Camponotus sp10</i>		5		4
<i>Camponotus sp11</i>		1		1
<i>Camponotus sp12</i>	1		1	
<i>Camponotus sp2</i>	1	6	1	3
<i>Camponotus sp3</i>	3	97	1	3
<i>Camponotus sp4</i>	8	1	2	1
<i>Camponotus sp5</i>		7		4
<i>Camponotus sp6</i>		1		1
<i>Camponotus sp7</i>		1		1
<i>Camponotus sp8</i>		83		8
<i>Camponotus sp9</i>		3		3
<i>Cephalotes atratus</i>		10		2
<i>Cephalotes inaequalis</i>		4		1
<i>Crematogaster sp1</i>	2		2	
<i>Crematogaster sp2</i>	4	4	3	2
<i>Crematogaster sp3</i>	5		3	
<i>Crematogaster sp4</i>	1	5	1	1
<i>Crematogaster sp5</i>		255		8
<i>Crematogaster sp6</i>		17		1
<i>Crematogaster sp7</i>		2		1
<i>Crematogaster sp8</i>		1		1
<i>Crematogaster sp9</i>		1		1
<i>Cyphomyrmex sp1</i>	1	2	1	2
<i>Cyphomyrmex sp2</i>		2		1
<i>Cyphomyrmex sp3</i>		5		3
<i>Dinoponera gigantea</i>	2	23	2	7

<i>Dolichoderus attelaboides</i>		1		1
<i>Dolichoderus bispinosus</i>		6		3
<i>Dolichoderus curvilobus</i>	2	1	2	1
<i>Dolichoderus imitator</i>	1	4	1	3
<i>Dolichoderus lamellosus</i>		1		1
<i>Ectatomma brunneum</i>	10	8	2	2
<i>Ectatomma edentatum</i>		25		1
<i>Ectatomma lugens</i>		1		1
<i>Ectatomma tuberculatum</i>		16		5
<i>Gigantiops destructor</i>		2		2
<i>Holcaponera moelleri</i>	2	13	2	2
<i>Hylomyrma immanis</i>		1		1
<i>Hylomyrma sp1</i>		1		1
<i>Hypoponera sp1</i>		2		1
<i>Hypoponera sp2</i>		1		1
<i>Hypoponera sp3</i>		1		1
<i>Labidus spininodis</i>	1	137	1	2
<i>Leptogenys gaigei</i>	1		1	
<i>Leptogenys paraensis</i>	1		1	
<i>Linepithema aztecoides</i>		4		1
<i>Mayaponera constricta</i>	11	51	6	8
<i>Megalomyrmex silvestrii</i>		1		1
<i>Myrmelachista sp1 (longiceps)</i>		1		1
<i>Myrmicocrypta sp1</i>		6		4
<i>Neoponera foetida</i>		1		1
<i>Neoponera inversa</i>		13		4
<i>Neoponera theresiae</i>		2		1
<i>Nylanderia sp1</i>	3	9	3	2
<i>Nylanderia sp2</i>	1		1	
<i>Nylanderia sp3</i>	1		1	
<i>Nylanderia sp4</i>	1		1	
<i>Nylanderia sp5</i>	4		1	
<i>Nylanderia sp6</i>		9		5
<i>Octostruma betschi</i>	1		1	
<i>Octostruma sp1</i>		1		1
<i>Odontomachus biumbonatus</i>		1		1
<i>Odontomachus haematodus</i>	4		2	
<i>Odontomachus opaciventris</i>	2	6	2	5
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	3	30	1	10
<i>Pachycondyla fuscoatra</i>		1		1
<i>Pachycondyla harpax</i>	6	8	4	3
<i>Paraponera clavata</i>	2	22	2	3

<i>Paratrachymyrmex sp2</i>	1	1	1	1
<i>Paratrachymyrmex sp1</i>	42	16	10	6
<i>Pheidole sp1</i>	14	19	5	3
<i>Pheidole sp10</i>		3		1
<i>Pheidole sp11</i>		100		2
<i>Pheidole sp12</i>		5		3
<i>Pheidole sp13</i>		13		3
<i>Pheidole sp15</i>		13		1
<i>Pheidole sp16</i>		2		2
<i>Pheidole sp17</i>		1		1
<i>Pheidole sp19</i>		2		2
<i>Pheidole sp2</i>	36		1	
<i>Pheidole sp20</i>		2		2
<i>Pheidole sp3</i>	1		1	
<i>Pheidole sp4</i>	3		2	
<i>Pheidole sp5</i>	5	11	2	6
<i>Pheidole sp6</i>	7		2	
<i>Pheidole sp7</i>		2		1
<i>Pheidole sp8</i>		6		2
<i>Pheidole sp9</i>		5		1
<i>Pseudomyrmex sp1</i>	2	12	2	7
<i>Pseudomyrmex sp2</i>	3	4	3	3
<i>Pseudomyrmex sp3</i>		2		2
<i>Pseudomyrmex sp4</i>		2		2
<i>Pseudomyrmex sp5</i>		1		1
<i>Pseudomyrmex sp6</i>		1		1
<i>Rasopone sp1</i>		2		2
<i>Sericomyrmex mayri</i>	44	12	2	3
<i>Solenopsis sp1</i>	20	9	5	5
<i>Solenopsis sp2</i>	1		1	
<i>Solenopsis sp3</i>	1		1	
<i>Solenopsis sp4</i>		23		2
<i>Solenopsis sp5</i>		2		1
<i>Solenopsis sp6</i>		7		4
<i>Strumigenys sp1</i>	1	5	1	4
<i>Strumigenys sp2</i>		2		2
<i>Tapinoma sp1</i>		1		1
<i>Tetramorium sp1</i>	1		1	
<i>Wasmannia auropunctata</i>	10	91	3	7

Tabela S2. Destaca a frequência de predação sobre as espécies coletadas por cada espécie predadora entre as estações seca e chuvosa. O asterisco destaca espécimes que foram identificados apenas em nível de gênero usando o protocolo de *barcode*.

Predadora	Espécie Presa	Chuvosa	Seca
		Frequência	Frequência
<i>E. hamatum</i>	<i>Anochetus bispinosus</i>	1	
	<i>Anochetus emarginatus</i>		2
	<i>Camponotus Sp1</i>	1	
	<i>Camponotus sp16</i>		2
	<i>Dolichoderus attelaboides</i>		1
	<i>Dolichoderus diversus</i>	1	9
	<i>Dolichoderus lamellosus</i>	2	
	<i>Dolichoderus lutosus</i>	1	1
	<i>Neoponera*</i>		1
	<i>Neoponera cavinodis</i>	2	2
	<i>Neoponera inversa</i>	1	
	<i>Neoponera sp1</i>	2	
	<i>Neoponera sp3</i>		1
	<i>Neoponera unidentata</i>	1	3
	<i>Odontomachus bauri</i>	2	
	<i>Odontomachus haematodus</i>		1
	<i>Odontomachus laticeps</i>		1
	<i>Pheidole ACZ2749</i>	1	
	<i>Pheidole sp1</i>	1	1
	<i>Pheidole sp2</i>	2	
	<i>Pheidole sp3</i>		1
	<i>Pheidole sp5</i>	3	
	<i>pheidole sp6</i>	1	1
<i>Strumigenys sp3</i>	2		
<i>E. mexicanum</i>	<i>Camponotus sp2</i>		1
	<i>Dolichoderus imitator</i>		1
	<i>E hamatum</i>	1	
	<i>Ectatomma lugens</i>		1
	<i>Holcoponera striatula</i>	2	1

	<i>Mayaponera constricta</i>	3	5
	<i>Ochetomyrmex sp1</i>		1
	<i>Odontomachus haematodus</i>		6
	<i>Odontomachus laticeps</i>		2
	<i>Odontomachus opaciventris</i>		1
	<i>Pachycondyla harpax</i>	1	2
	<i>Paratrachymyrmex sp1</i>	2	3
	<i>Pheidole sp2</i>		1
<hr/>			
<i>E. rapax</i>	<i>Azteca ACY3263</i>	1	
	<i>Camponotus*</i>		2
	<i>Camponotus atriceps</i>	2	1
	<i>Camponotus crassus</i>	1	
	<i>Camponotus sp13</i>	1	
	<i>Camponotus sp2</i>	1	
	<i>Camponotus sp8</i>	1	
	<i>Dolichoderus attelaboides</i>	3	2
	<i>Gigantiops destructor</i>		1
	<i>Neoponera foetida</i>	1	
	<i>Neoponera theresiae</i>	1	
	<i>Neoponera unidentata</i>	5	1
	<i>Odontomachus haematodus</i>	10	4
	<i>Odontomachus meinerti</i>		1
	<i>Odontomachus opaciventris</i>		2
	<i>Pachycondyla crassinoda</i>	7	4
	<i>Paratrachymyrmex sp1</i>	6	1