15 - Comunicação e comportamento de formigas poneromorfas

Nicolas Châline
Ronara Souza Ferreira
Boris Yagound
Janiele Pereira Silva
Stéphane Chameron

SciELO Books / SciELO Livros / SciELO Libros

CHÂLINE, N., *et al.* Comunicação e comportamento de formigas poneromorfas. In: DELABIE, JHC., *et al.*, orgs. *As formigas poneromorfas do Brasil* [online]. Ilhéus, BA: Editus, 2015, pp. 203-236. ISBN 978-85-7455-441-9. Available from SciELO Books <<http://books.scielo.org>>.

All the contents of this work, except where otherwise noted, is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International license](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Todo o conteúdo deste trabalho, exceto quando houver ressalva, é publicado sob a licença [Creative Commons Atribuição 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Todo el contenido de esta obra, excepto donde se indique lo contrario, está bajo licencia de la licencia [Creative Commons Reconocimiento 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Comunicação e comportamento de formigas poneromorfas

Nicolas Châline, Ronara Souza Ferreira, Boris Yagound, Janiele Pereira Silva, Stéphane Chameron

Resumo

A compreensão dos mecanismos complexos subjacentes à evolução do comportamento social é uma questão fundamental em Etologia. A teoria de aptidão inclusiva permite previsões precisas sobre a ocorrência de conflitos e cooperação em grupos sociais, mas, em um nível proximal, vários mecanismos evoluíram em resposta a essas pressões evolutivas. As decisões comportamentais individuais na base do fenótipo social desempenham um papel importante – embora muito negligenciado – na regulação da vida social e são muitas vezes baseadas em sistemas de comunicação e reconhecimento sofisticados. Além disso, muito pouco é conhecido atualmente sobre os fatores proximais e últimos responsáveis pela diversificação das decisões comportamentais que dependem dos traços de ecologia e da história de vida da espécie social e surgem como resposta às pressões de seleção multi-nível. Estudos comparativos são, portanto, cruciais para decifrar a influência do comportamento na formação, manutenção e modificação de grupos sociais.

Neste capítulo, nós apresentamos o papel do comportamento e dos sistemas de comunicação na organização das sociedades de insetos, com foco nas formigas poneromorfas brasileiras. Essas

formigas, consideradas portadoras de traços principalmente “ancestrais” em relação à estrutura da colônia e à organização social, na realidade, apresentam uma grande diversidade de estratégias comportamentais e sistemas de comunicação, e são, portanto, um sistema modelo particularmente relevante para investigar a influência recíproca desses fatores na evolução do comportamento social. Aqui, focamos em três aspectos interligados. Os mecanismos de tomada de decisão subjacentes ao reconhecimento das companheiras do ninho permitem explorar o modelo de limiar ótimo de tolerância de Reeve e como os três componentes dos processos de reconhecimento (expressão, percepção e ação) podem todos ser modulados de acordo com os custos de aceitação/rejeição, salientando a importância dos processos cognitivos, como aprendizagem e decisão dependente do contexto. Em seguida, exploramos os sistemas de comunicação envolvidos na regulação dos conflitos reprodutivos e apresentamos evidências experimentais de que os processos de reconhecimento não precisam ser complexos, a fim de obter uma regulação precisa e adaptativa da reprodução individual. Fechamos o capítulo, dando um exemplo de como a ligação entre os sistemas de comunica-

CHÂLINE, Nicolas; FERREIRA, Ronara Souza; YAGOUND, Boris; SILVA, Janiele Pereira; CHAMERON, Stéphane. Comunicação e comportamento de formigas poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. *As formigas poneromorfas do Brasil*. Ilhéus: Editus, 2015. p. 203-236.

ção e a diversidade de espécies pode ser útil para os taxonomistas integrativos.

Apresentamos as características consistentes que identificam as pressões de seleção atuantes no estabelecimento de comportamentos sociais e seus sistemas de comunicação associados. Isto é particularmente verdadeiro para o equilíbrio entre os custos e benefícios envolvidos na expressão de cada estratégia comportamental e a economia em seus processos cognitivos. Sugerimos que a interação entre pressões ecológicas, comportamento e sistemas de comunicação pode levar ao aparecimento de fenótipos sociais diversificados dentro de clados filogeneticamente relacionados. Estudos integrativos mais aprofundados parecem necessários para compreender se a variabilidade nesses fenótipos sociais é afetada pela evolução de processos cognitivos específicos, ou pela modulação de mecanismos mais gerais, envolvendo sinais particulares e/ou a modificação de limiares de resposta e níveis de motivação.

Às vezes considerado como estereotipado, o comportamento das formigas, na verdade, mostra mais e mais sutilezas em sua expressão de acordo com o contexto a experiência individual. Modificações variáveis nessa flexibilidade poderiam então permitir a seleção e a expressão de comportamentos adaptativos em resposta a pressões ecológicas e restrições de história de vida em determinados contextos, como as competições intra e interespecíficas, a exploração de recursos e a reprodução. O conhecimento acumulado na taxonomia, no comportamento e nos sistemas de comunicação das poneromorfos agora abrem caminho para estudos comparativos ligando ecologia e filogenia na compreensão da evolução dos comportamentos sociais. Abordagens complementares, combinando causas proximais, ontogenia, função adaptativa e filogenia do comportamento se fazem particularmente necessárias, a fim de compreender inteiramente toda a complexidade dos processos de comunicação.

Abstract

Communication and behaviour in poneromorph ants - Understanding the complex mechanisms underlying the evolution of social behaviour is a fundamental question in ethology. Inclusive fitness theory allows precise predictions on the occurrence of both cooperation and conflicts in social groups, but at a proximal level various mechanisms have evolved in response to these evolutionary pressures. Individual behavioural decisions at the basis of the social phenotype play a major, though much neglected, role in the regulation of social life, and are often based on sophisticated communication and recognition systems. Furthermore, very little is currently known concerning the proximate and ultimate factors responsible for the diversification of behavioural decisions depending on the ecology and life-history traits of social species, and as a response to multi-level selection pressures. Comparative studies are thus crucial to decipher the influence of behaviour in the formation, maintenance and modification of social groups.

In this chapter we present the role of behaviour and communication systems in the organization of insect societies, with a focus on

Brazilian poneromorph ants. These ants, thought to harbour mainly “ancestral” traits relative to colony structure and social organization, do in fact exhibit a great diversity of behavioural strategies and communication systems, and therefore are a particularly relevant model system to investigate the reciprocal influences of these factors in the evolution of social behaviour. Here, we focus on three inter-connected aspects. The decision-making mechanisms underlying nestmate recognition allows us to explore Reeve’s model of optimal tolerance threshold and how the three components of recognition processes (expression, perception, action) can all be modulated according to the costs of acceptance/rejection, stressing the importance of cognitive processes such as learning and context dependent decision. We then explore the communication systems involved in the regulation of reproductive conflicts and present experimental evidence that recognition processes need not be complex in order to obtain a precise and adaptive regulation of individual reproduction. We close the chapter by giving an example of how the link between communication systems and species diversity can be useful for integrative taxonomists.

We present the consistent features characterizing the selective pressures at work in the set-up of social behaviours and their associated communication systems. This is particularly true for the balance between costs and benefits involved in the expression of each behavioural strategy, and the economy in their cognitive processes. We suggest that the interaction between ecological pressures, behaviour and communication systems can lead to the appearance of diversified social phenotypes within phylogenetically related clades. Deeper integrative studies appears necessary to understand if the variability in social phenotypes is affected by the evolution of specific cognitive processes, or by the modulation of more general mechanisms involving particular signals and/or the modification of response thresholds and motivation levels.

Sometimes considered as stereotypical, ants' behaviour in fact shows more and more subtleties in its expression according to the context and individual experience. Diverse modifications in this flexibility could then allow the selection and expression of adaptive behaviours in response to ecological pressures and life-history constraints in contexts such as inter- and intraspecific competition, resource exploitation, and reproduction. The accumulated knowledge in the poneromorphs' taxonomy, behaviour and communication systems now pave the way to comparative studies linking ecology and phylogeny in the understanding of the evolution of social behaviours. Complementary approaches combining proximate causes, ontogeny, adaptive function and phylogeny of behaviour are particularly needed to fully grasp the complexity of communication processes.

1 Introdução

A evolução da cooperação, e em particular do altruísmo reprodutivo, é um objeto fundamental de estudo da biologia evolutiva e comportamental. Com efeito, o custo às vezes elevado desta cooperação, que pode incluir até o sacrifício de indivíduos, implica a existência de benefícios adaptativos líquidos que compensam a perda da aptidão direta (*fitness* em inglês), definida como o número de descendentes férteis produzidos por um indivíduo para a geração seguinte. A teoria da aptidão inclusiva (*inclusive fitness*) (HAMILTON, 1964) continua a ser hoje o melhor quadro explicativo para entender a evolução do altruísmo reprodutivo (WEST et al., 2007). Um ato altruísta é uma interação em que o doador sofre um custo, enquanto o receptor recebe um benefício. A teoria de Hamilton, mais conhecida como regra de Hamilton, notável na sua simplicidade, dispõe que o comportamento altruísta pode persistir em uma população se, e somente se, os custos resultantes deste comportamento forem menores do que o benefício para o receptor, ponderado com o parentesco entre os indivíduos em questão (HAMILTON, 1964). Quanto mais dois indivíduos forem aparentados, mais o comportamento altruísta é susceptível de ser mantido a altos custos.

Essa regra permite explicar o paradoxo evolutivo da infertilidade funcional (altruísmo reprodutivo) das operárias, geralmente observada em sociedades de insetos cujo parentesco entre os indivíduos é, na maioria das vezes, elevado. Ela propicia um grande número de predições testáveis em organismos sociais, decorrentes principalmente das diferenças no grau de parentesco entre os membros do grupo (RATNIEKS et al., 2006). No entanto, é importante ter em mente que o parentesco não é a única variável da inequação, uma vez que também é necessário levar em consideração o custo/benefício de diferentes estratégias. É possível existir cooperação entre pouco aparentados em uma situação em que os custos são baixos e os benefícios altos. Por exemplo, em *Ectatomma tuberculatum* as colônias de um mesmo local mostram uma alta tolerância através da troca de operárias entre ninhos, o que parece permitir a sua persistência como espécie dominante no mosaico das espécies arbóreas da Mata Atlântica (ZINCK et al., 2007; cf. seção 2).

Portanto, o altruísmo não necessariamente implica custos elevados e às vezes pode trazer enormes lucros para o indivíduo por meio do sucesso do grupo social. Na verdade, é frequente as características do grupo excederem as individuais, tanto em termos de complexidade comportamental quanto em aptidão da soma de suas partes, em

particular por causa das propriedades emergentes e da sinergia dos comportamentos individuais (DETRAIN; DENEUBOURG, 2006). Os himenópteros sociais, incluindo abelhas, vespas e formigas, são exemplos notáveis de que o seu sucesso ecológico global é, certamente, um resultado da complexidade dos comportamentos apresentam, que expressam, como a divisão elaborada do trabalho, que permite a otimização da utilização dos recursos (OSTER; WILSON, 1978).

Por outro lado, apesar de um parentesco alto, podem ocorrer conflitos e o egoísmo, este definido como uma interação na qual apenas o ator recebe o lucro, e manteria no grupo se os benefícios fossem muito elevados (RATNIEKS et al., 2006). Incluem, por exemplo, os duelos fraticídios entre jovens rainhas virgens de abelhas, pois todas elas entram em conflitos fatais para garantir a sua própria sucessão no lugar de sua mãe à frente da colônia (VISSCHER, 1993). Nas poneromorfos, o baixo dimorfismo entre operárias e rainha, e a ausência da casta real em algumas espécies, implica um forte potencial reprodutivo das operárias. Essa fertilidade elevada, combinada com as assimetrias de parentesco nas colônias em razão da reprodução na maioria das vezes não clonal, leva à existência de potenciais conflitos entre os membros dos grupos para a reprodução (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PEETERS, 1997; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). Em espécies sem rainha do gênero *Dinoponera*, por exemplo, cada operária tem potencial para acasalar e se reproduzir, mas a reprodução é praticamente monopolizada pela reprodutora principal chamada gamergate (MONNIN; PEETERS, 1988, 1999). Portanto, as operárias entram em conflito para assumir o lugar de gamergate, pois serão mais aparentadas aos seus descendentes do que a suas irmãs (MONNIN; RATNIEKS, 1999; cf. seção 3).

Compreender os mecanismos complexos que regem as decisões comportamentais dos indivíduos que formam os grupos sociais é um dos desafios da Etologia. De fato, os conflitos potenciais previstos pela teoria raramente são expressos, pois parece que os grupos sociais possuem mecanismos de regulação baseados em formas eficazes de avaliar as informações disponíveis, a fim de emitir comportamentos adaptados. A família Formicidae constitui um bom modelo de estudo sobre a manutenção da cooperação, em virtude da diversidade das estruturas das colônias e estratégias de reprodução, visto que em cada colônia coabitam

indivíduos apresentando diferentes graus de parentesco, e cujos interesses próprios podem divergir do interesse coletivo. Por causa de sua diversidade, as formigas constituem não somente um elemento importante do funcionamento dos ecossistemas (PHILPOTT; ARMBRECHT, 2006), mas também um importante recurso ecológico e um modelo ideal para o estudo da competição intra e interespecífica.

Diversos mecanismos de tomada de decisões comportamentais, que evoluíram em resposta às pressões de seleção em diferentes níveis (comunidade, população, colônia, indivíduo), ainda são pouco conhecidos, em especial o grau de diversificação com base na história de vida e ecologia das espécies. De fato, em espécies sociais podem ser observados sistemas de comunicação e de reconhecimento elaborados. O padrão geral dos sistemas de comunicação baseia-se na existência de um par transmissor(es)/receptor(es), tendo uma interação de valor informativo. No entanto, uma simples transferência de informações não é suficiente para definir uma comunicação, havendo a necessidade de incluir uma resposta imediata ou atrasada por parte do receptor (MCFARLAND, 2001). Como a maioria dos insetos, as formigas podem usar muitos canais de comunicação: químico, visual, tátil e acústico (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; VIRANT-DOBERLET; COKL, 2004). Contudo, a principal modalidade utilizada pelas formigas é certamente a química (BILLEN, 2006; MONNIN, 2006; LE CONTE; HEFETZ, 2008). Existem muitas glândulas exócrinas espalhadas por todo o corpo que produzem, secretam e excretam vários compostos químicos que são usados como sinais (BILLEN; MORGAN, 1998). Entre estes compostos, os feromônios desempenham um papel central na coesão social e na coordenação das tarefas, como no caso do forrageamento, em que diferentes modos de recrutamento por pistas podem indicar a presença ou a localização de uma fonte de alimento (JACKSON; RATNIEKS, 2006), ou na defesa das colônias, quando os feromônios de alarme influenciam uma resposta do grupo (VANDER MEER; ALONSO, 1998). Os sinais transmitidos pelas formigas passam várias informações, podendo indicar a espécie (ERRARD et al., 2006), a colônia (LAHAV et al., 1999; MARTIN et al., 2008), a casta (WHEELER; NIJHOUT, 1984), o indivíduo (D'ETTORRE; HEINZE, 2005), assim como os vários *status* hierárquicos e estados fisiológicos (DIETEMANN et al., 2003; BLACHER

et al., 2010; YAGOUND et al., 2014), ou ainda o território (TANNER; ADLER, 2009).

A natureza dos sinais envolvidos em cada sistema de comunicação varia e, muitas vezes, é característica de cada espécie. Isto levou ao desenvolvimento de novas ferramentas taxonômicas baseadas nessa diversidade, permitindo separar espécies que até então permaneciam desconhecidas ou escondidas. A quimiotaxonomia aparece como um dos exemplos dessas ferramentas baseadas em sinais de diversidade envolvidos em sistemas de comunicação, o que permitiu um progresso significativo na classificação taxonômica de formigas, embora outras ferramentas, como, por exemplo, a bioacústica, também estejam sendo desenvolvidas (cf. seção 4).

Estudos comparativos de espécies e suas características sociais, em relação ao seu comportamento e comunicação, também constituem uma fonte de dados incomparáveis para a compreensão da manutenção da cooperação. As formigas poneromorfas são muitas vezes caracterizadas por traços ancestrais quanto a sua estrutura colonial e organização social. Assim, encontramos, geralmente, tamanho reduzido das colônias (100-300 indivíduos) e forrageamento solitário (HÖLDOBLER; WILSON, 1990; PEETERS, 1997; WILSON; HÖLDOBLER, 2005). Todavia, este táxon inclui uma diversidade muito importante de organizações sociais, estruturas coloniais e estratégias reprodutivas (PEETERS, 1993, 1997; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Descobertas recentes têm demonstrado que muitas espécies estão fora do padrão simples de uma colônia com uma só rainha acasalando com um macho. Em *Neoponera villosa* e *N. inversa*, por exemplo, há poliginia primária e secundária, com vários acasalamentos (KELLNER et al., 2007), enquanto, em *N. verenae*, a poliginia é facultativa (FRESNEAU, 1994; PEZON et al., 2005). Às vezes, as colônias podem ser polidômicas (*N. goeldii*, DENIS et al., 2006; *Gnamptogenys striatula*, GIRAUD et al., 2000) e se reproduzir através de fundação dependente (PEETERS; MOLET, 2010). Essas estratégias podem ser alternativas e mudar em função do habitat nas espécies com ampla distribuição. Isso aumenta o interesse pelo estudo da evolução das estratégias de reprodução e de sua plasticidade, assim como dos fatores determinantes do comportamento.

As poneromorfas são, portanto, um bom modelo para estudar a evolução do comportamento social e dos sistemas de comunicação, tendo em

vista a diversidade de estratégias comportamentais. De fato, por exemplo, as estratégias de forrageamento das espécies do gênero *Neoponera* variam do forrageamento solitário em *N. apicalis*, para o recrutamento em *tandem* em *N. villosa* (FRESNEAU, 1985), até o forrageamento por caça coletiva (*raids*) usando trilhas de feromônios pelas especialistas termitófagas *N. marginata*, *N. commutata* e *N. laevigata* (LEAL; OLIVEIRA, 1995; HÖLDOBLER et al., 1996).

Neste capítulo, optou-se por apresentar o papel do comportamento e dos sistemas de comunicação na organização social de formigas, destacando os conhecimentos relativos às poneromorfas, e em particular às poneromorfas do Brasil. Focaremos em três aspectos intimamente relacionados: começando pelos mecanismos de tomada de decisão no contexto de reconhecimento colonial, passando pelos sistemas de comunicação que envolvem a regulação do conflito reprodutivo e, por fim, a ligação entre os sistemas de comunicação e a diversidade de espécies.

2 O reconhecimento social

A regulação do comportamento social necessita, a fim de responder de forma adaptada às restrições que atuam nos níveis individual e colonial, de mecanismos de reconhecimento social que permitam a discriminação de congêneres, de acordo com as consequências evolutivas potenciais de sua aceitação ou rejeição dentro do grupo. Esses mecanismos são bem descritos pelo modelo do limiar ideal de tolerância para os co-específicos de Reeve (1989), que posteriormente foi generalizado por Liebert e Starks (2004) a todos os sistemas de reconhecimento. Situações de reconhecimento envolvem um “portador de indícios”, o indivíduo ou o objeto físico que possui indícios de reconhecimento e um “avaliador”, o indivíduo que analisa e reconhece estes indícios (LIEBERT; STARKS, 2004). Os processos envolvidos em sistemas de reconhecimento podem ser divididos em três componentes: expressão, percepção e ação (REEVE, 1989; SHERMAN et al., 1997; LIEBERT; STARKS, 2004; STARKS, 2004). O componente de expressão refere-se à natureza e à expressão dos indícios do portador. Em um contexto de reconhecimento social, os indícios envolvidos geralmente preenchem a definição de sinal, porque eles estão sujeitos a pressões de seleção que lhes permitem adquirir uma função

informativa dentro dos sistemas de comunicação da espécie. Inicialmente, o componente de percepção engloba os mecanismos de construção de uma imagem de referência (representação interna) de um modelo (indivíduo ou grupo de indivíduos) e em uma fase posterior, os mecanismos de percepção, processamento e comparação dos indícios percebidos com esta representação. Finalmente, o componente de ação se refere às normas de decisão que levarão à expressão comportamental. No modelo de Reeve, a magnitude das diferenças entre os sinais percebidos e a imagem de referência é comparada com um limiar de tolerância social flexível, que se adequa perfeitamente às consequências adaptativas da aceitação ou rejeição das diferentes categorias de congêneres (congêneres de ninho ou heterocolonial, parasita, etc.). Se o congêneres é diferente demais da imagem de referência, ele será rejeitado; caso contrário, será aceito. Esta divisão conceitual permite uma abordagem enriquecedora sobre o complexo processo de reconhecimento, sendo possível propor e testar os pressupostos proximais e distais relacionados com as diferentes fases do processo (LIEBERT; STARKS, 2004). Este modelo enfatiza a importante distinção entre processos cognitivos de reconhecimento e discriminação e a expressão comportamental que pode ou não surgir.

2 A) Expressão

Em insetos sociais, os indícios utilizados para o reconhecimento social parecem ser majoritariamente químicos, podendo ser complementados por estímulos acústicos e táteis (cf parte 1; HÖLDOBLER, 1999; BILLEN, 2006) e em algumas vespas por pistas visuais (TIBBETTS, 2002; TIBBETTS; SHEEHAN, 2011). O potencial de comunicação da composição química da cutícula foi destacado na década de 1980 em cupins, no contexto do reconhecimento específico. Estes resultados foram generalizados a todos os insetos sociais, e através de um grande número de estudos no campo da ecologia química, muitos resultados experimentais e correlativos (manipulando compostos cuticulares durante encontros sociais) suportaram a hipótese de um papel importante do perfil cuticular, em particular a fração de hidrocarbonetos, na comunicação social tanto no nível interespecífico quanto nos níveis intraespecífico e intracolônial (BLOMQUIST; BAGNÈRES, 2010). No que diz respeito às relações entre indivíduos

da mesma espécie, tem sido enfatizado o reconhecimento colônial devido a sua importância no contexto da teoria da aptidão inclusiva. É essencial para a manutenção do comportamento altruísta que o benefício destes comportamentos seja dirigido preferencialmente a indivíduos relacionados. Se o reconhecimento do parentesco monopolizou os debates nas décadas de 70 e 80, atualmente é amplamente aceito que a seleção de parentesco pode ser exercida em insetos sociais sem assumir uma capacidade de reconhecimento direto dos aparentados (HEPPER, 1991). Fora isso, a aquisição de uma imagem de referência da colônia, na qual o indivíduo em condições naturais se desenvolve, é um indício proximal confiável do odor dos aparentados.

Os hidrocarbonetos (HC: hidrocarbonetos cuticulares) presentes sobre a cutícula dos insetos sociais são misturas complexas que podem incluir dezenas de compostos distintos, normalmente de comprimento de cadeia entre 21 e mais de 40 carbonos (STURGIS; GORDON, 2012). As classes funcionais mais representadas, respectivamente, são alcanos (HC lineares), metil-alcanos (com 1 a 3 grupos metil) e hidrocarbonetos insaturados (de 1 a 3 ligações duplas). Eles são um bom suporte para a comunicação em virtude de suas variações nos comprimentos de cadeia e na sua estrutura. Em geral, considera-se que os alcanos lineares estejam envolvidos principalmente na função de proteção contra a dessecação. Isto está relacionado às suas propriedades físico-químicas, pois os alcanos lineares possuem uma alta temperatura de fusão (que aumenta com o comprimento da cadeia de carbonos). Em uma única colônia, podem-se encontrar variações na proporção de alcanos lineares em função da exposição ao ambiente externo (por exemplo, uma maior abundância nas forrageadoras de *Pogonomyrmex barbatus*; WAGNER et al., 1998). Com um comprimento de cadeia semelhante, alcanos ramificados e alcenos têm uma menor temperatura de fusão e, portanto, são menos eficazes em um papel de proteção. Por outro lado, eles têm uma maior possível diversidade de estruturas (incluindo a posição do grupo metil e ligação dupla). São considerados classicamente como candidatos de escolha para “carregar informações sociais”. No entanto, esta regra não é absoluta e vários experimentos mostraram que só a sinergia entre HC de diferentes classes pode desencadear uma resposta comportamental inteira (por exemplo, em *Formica japonica*; AKINO et al., 2004).

As variações interindividuais dos perfis cuticulares dependem das relações filogenéticas, com variações qualitativas entre diferentes espécies. Dentro de uma espécie, os perfis são qualitativamente idênticos, mas apresentam variações interindividuais maiores entre colônias do que dentro de uma. A forte homogeneidade dos perfis cuticulares dos indivíduos de uma colônia (conhecido como visto colonial) explica-se por todos os mecanismos de expressão do perfil de HC. Estudos em *N. villosa* têm mostrado que os HC são sintetizados em enócitos (LUCAS et al., 2004) e, então, transportados ativamente para a cutícula por proteínas de transporte específico, as lipoforinas. Portanto, a produção ativa de HC por um indivíduo depende de sua atividade metabólica e é o resultado de uma interação entre o patrimônio genético desse indivíduo, seu consumo de energia e seu estado interno (idade, estado de saúde, etc.). Como tal, se pode supor que cada indivíduo produz uma mistura de HC própria, levando a variação interindividual diferente de zero mesmo em indivíduos clonais (TESEO et al., 2014). No entanto, esta variação é reduzida dentro das colônias por mecanismos comportamentais que induzem uma troca de produtos cuticulares entre indivíduos e, portanto, uma homogeneização permanente do odor colonial. Esses mecanismos comportamentais são reforçados pela presença de uma glândula cefálica, a glândula pós-faríngea (GPF), que tem a característica de apresentar um conteúdo de HC muito semelhante do perfil cuticular dos indivíduos. A origem dos HC presentes nesta glândula é dupla (SOROKER et al., 2003; LUCAS et al., 2004): uma origem é interna, pois as lipoforinas carregam parte dos HC sintetizados a esta glândula; e outra origem é externa, onde a GPF é aberta no trato digestivo e é carregada pelos HC recolhidos sobre a cutícula dos congêneres durante *grooming* mútuo. Este mecanismo duplo foi comprovado em laboratório em *N. villosa* com experimentos elegantes de marcação radioativa dos HC sintetizados e de manipulação da capacidade de recuperação pelo trato digestivo (HEFETZ et al., 2001; SOROKER et al., 2003). Estes experimentos também confirmaram nas poneromorfos o papel do “órgão *Gestalt*”, que tinha sido atribuído para a GPF após estudos anteriores nas formicines (*Cataglyphis niger*: SOROKER et al., 1994) em referência ao modelo de reconhecimento apelidado de *Gestalt* (“forma significativa” em alemão), que assume que o odor colonial de referência seja um odor “médio”, um

“visto” comum a todos os indivíduos, de um odor produzido apenas individualmente (CROZIER; DIX, 1979). Eles também mostraram a existência nas poneromorfos de uma segunda estrutura morfológica especial, o pente basitarsal, que está particularmente envolvida na limpeza (*grooming*, em inglês), que também é um receptáculo dos HC sintetizados nos oenócitos.

É necessário notar que outras moléculas podem ser envolvidas no reconhecimento colonial (por exemplo, álcoois, ésteres ou proteínas). O foco sobre os HC e o fato de que eles estão fortemente correlacionados com as respostas comportamentais na verdade limitaram os esforços de investigação sobre os outros componentes da cutícula. Assim, o substrato do ninho poderia em alguns casos apresentar um papel significativo no reconhecimento, e essas moléculas exógenas tornar-se parte integrante do visto no caso de adsorção na cutícula (KATZAV-GOZANSKY et al., 2004, 2007; BOS et al., 2011). O papel do substrato nos mecanismos de reconhecimento colonial tem sido bem documentado em outros insetos sociais (abelhas *LasioGLOSSUM zephyrum*: KUKUK et al. 1977; vespas *Polistes fuscatus*: GAMBOA et al., 1986), mas também, por exemplo, no caso particular de formigas cortadeiras, em relação com seu fungo (*Acromyrmex subterraneus subterraneus*: VIANA et al., 2001; *Acromyrmex octospinosus* e *A. echinatio*: RICHARD et al., 2007a; *Atta colombica*, *Acromyrmex echinatio* e *Sericomyrmex amabilis*: RICHARD et al., 2007b). Além disso, as teorias sobre a evolução da sociabilidade atribuem um papel importante à presença de um ninho (local comum de reprodução e compartilhamento dos recursos alimentares; ver, por exemplo, QUELLER, 1989; STRASSMAN; QUELLER, 2007), sendo que o odor colonial poderia ter surgido a partir dele (ou seja, indícios comuns usados no reconhecimento; GAMBOA et al., 1986).

Enfim, descobertas recentes em duas poneromorfos (*Neoponera inversa*: HELANTERA et al., 2013 e *N. apicalis*: YAGOUND, 2014; YAGOUND et al. dados não publicados) de quimiotipos diferentes dentro de uma única colônia apontam para uma dificuldade com o referencial teórico da *Gestalt*, ou, mais provavelmente, a necessidade de estudar de uma maneira mais fina a contribuição dos vários componentes do perfil cuticular nas funções de comunicação. Apesar da diversidade observada aqui, uma parte comum do perfil poderia constituir um núcleo comum correspondente

funcionalmente ao visto colonial. Assim, Denis et al. (2006) mostraram em *Neoponera goeldii* como a parte do perfil de HC, que tem informações sobre o desenvolvimento ovariano dos indivíduos (variações substanciais interindividuais na colônia), poderia simultaneamente carregar informações sobre a origem colonial (alterações intracoloniais, sendo inferiores às variações intercoloniais). Uma maior precisão na análise dos diferentes componentes do perfil parece ter um forte potencial heurístico para compreender os mecanismos da regulação social dentro das colônias. Sabemos, de fato, que perfis cuticulares apresentam variações marcadas de acordo com as tarefas comportamentais realizadas pelos indivíduos (ver NASCIMENTO et al. 2013, para uma poneromorfa brasileira, *Dinoponera quadriciceps*); a próxima seção deste capítulo mostrará a importância dos mecanismos de comunicação química na regulação dos conflitos reprodutivos nas poneromorfes.

2 B) Percepção

É aceito que a aquisição da imagem referencial usada no mecanismo de acoplagem de fenótipos é adquirida no início do desenvolvimento, logo após a emergência (com um possível papel da fase larval, ver ISINGRINI et al., 1985; SIGNOROTTI et al., 2014) e daria origem a uma representação interna (JAISSON, 1975; JAISSON; FRESNEAU, 1978; ERRARD et al., 2006). Se tal mecanismo precoce de impregnação funciona bem para a constituição de uma imagem de referência duradoura, ele dificilmente combina com o caráter dinâmico do odor colonial (VANDER MEER et al., 1989; PROVOST et al., 1993; LAHAV et al., 2001; NEWHEY et al., 2009; VAN ZWEDEN et al., 2009). Portanto, ele pressupõe que o traço de memória seja lábil o suficiente para permitir um processo de atualização contínuo da imagem referenciada.

Uma alternativa possível seria a utilização por cada indivíduo de um mecanismo de autorreferência (*phenotype-matching*; HAUBER; SHERMAN, 2001), que permitiria, sem uma representação central do odor, uma comparação entre o odor carregado pelo avaliador e o do congênere (LENOIR et al., 1999). Essa hipótese foi reativada por OZAKI et al. (2005), que destacaram em *Camponotus japonica* uma sensila que responde unicamente aos HC de colônias estrangeiras. No entanto, estes resultados não foram reproduzidos

até hoje em outras espécies de insetos sociais, dificultando a generalização. Acima de tudo, estudos posteriores trouxeram em formigas do mesmo gênero argumentos comportamentais e neurofisiológicos apoiando a hipótese de uma representação central do odor colonial (LEONHARDT et al., 2007; BRANDSTAETTER et al., 2011), embora uma forma de adaptação das sensilas antenais ao cheiro carregado pelo indivíduo possa ser um primeiro filtro sensorial, proporcionando a detecção de odores heterocoloniais (GUERRIERI et al., 2009; BRANDSTAETTER et al., 2011). Bos e D'ettorre (2012) propuseram um modelo dos mecanismos de reconhecimento integrando os níveis de tratamento periférico (com sensilas especializadas) e central (de tipo habituação ao nível do lobo antenal) de odores coloniais.

Paradoxalmente, este aspecto central da vida social é relativamente pouco documentado. Mais estudos sobre os mecanismos de aprendizagem e a natureza das representações resultantes ainda são necessários para apoiar e refinar as teorias atualmente aceitas. Também é interessante reler uma série de estudos recentes sobre as relações intercoloniais, tendo em vista essa questão. Numerosos estudos (por exemplo, *Pogonomyrmex barbatus*, GORDON, 1989; *Temnothorax nylanderi*, HEINZE et al., 1996; *Pheidole tucsonica* e *P. gilvescens*, LANGEN et al., 2000; *Cataglyphis fortis*, KNADEN; WEHNER, 2003; *Pristomyrmex pungens*, SANADA-MORIMURA et al., 2003; *Iridomyrmex purpureus*, VAN WILGENBURG, 2007; *Linepithema humile*, THOMAS et al., 2007; *Acromyrmex lobicornis*, DIMARCO et al., 2010; *Streblognathus peetersi*, TANNER; KELLER, 2012) mostraram em campo e no laboratório um tratamento diferenciado das colônias estrangeiras de acordo com sua proximidade espacial, sendo que as colônias vizinhas desencadearam especificamente mais ou menos agressão do que as colônias remotas (referidos, respectivamente, como efeito “*nasty neighbour*, i.e. vizinho indesejado” e “*dear enemy*, i.e. querido inimigo”) MÜLLER e MANSER, 2007; TEMELES, 1994). Essas modulações no comportamento social podem ser explicadas pelo modelo de reconhecimento colonial, no caso de uma correlação entre as distâncias geográficas e químicas, em razão de uma maior ou menor proximidade genética com a colônia de interesse e/ou uma semelhança maior ou menor das condições micro-ecológicas. No entanto, alguns estudos têm demonstrado experimentalmente que uma familiarização com a

colônia vizinha está na origem desses processos e que a resposta é específica à colônia de familiarização (KNADEN; WEHNER, 2003; SANADA-MORIMURA et al., 2003; DIMARCO et al., 2010), implicando, portanto, em uma forma de aprendizagem de um visto heterocolonial (que poderia ser uma aprendizagem associativa ou não associativa e de tipo habituação/sensibilização). Também estes estudos demonstram a habilidade de operárias adultas formarem uma representação de um visto heterocolonial, trazendo uma nova complexidade ao “mundo social” desses insetos. Assim, Tanner e Keller (2012) mostraram que um fenômeno de “querido inimigo” em uma poneromorfa africana, *Streblognathus peetersi*, provavelmente se baseou em mecanismos de aprendizagem. Essa capacidade também foi demonstrada em uma poneromorfa brasileira, *Neoponera verenae* (FERREIRA, 2010; FERREIRA et al., dados não publicados). A análise de encontros agonísticos no laboratório entre pares de colônias coletadas situadas em várias distâncias no campo destacou uma tolerância absoluta com relação às formigas das colônias vizinhas mais próximas (menos de 10 metros de distância), que, embora sendo diferenciadas dos indivíduos homocoloniais (como evidenciado pelo tempo de

antenação significativamente maior), não provocaram qualquer resposta agonística. As colônias mais distantes (20 metros ou mais) desencadearam uma resposta agonística maior (Figura 15.1).

Curiosamente, este resultado não pôde ser explicado nem pelas distâncias químicas entre colônias de origem, nem pela estruturação genética da população. Observou-se também durante os encontros no campo e no laboratório um comportamento ritualizado de rejeição social com transporte das congêneres estrangeiras, principalmente expresso em direção às colônias vizinhas distantes (11 a 20 metros de distância, para uma capacidade máxima de forrageamento de 20 m – Figura 15.2). Portanto, as formigas desta espécie podem ter três respostas distintas para colônias estrangeiras, dependendo de sua maior ou menor familiaridade (tolerância total, rejeição ritualizada ou agressão).

2 C) Ação

Uma propriedade do comportamento é permitir o ajuste permanente do indivíduo ao seu ambiente, a partir de características herdadas da história evolutiva das espécies. O modelo do limiar de tolerância ideal (REEVE, 1989) aplica-se

FIGURA 15.1 – Índice médio de agressão entre operárias de *N. verenae* morfoespécie 2, durante encontros diádicos caracterizados pela distância dos ninhos. Letras diferentes representam diferenças estatísticas significativas entre classes de distâncias. Modificado de Ferreira (2010)

FIGURA 15.2 – Porcentagem média dos itens comportamentais registrados durante os encontros diádicos entre operárias provenientes de ninhos de diversas distâncias. Modificado de Ferreira (2010)

igualmente à escala filogenética (pela seleção de limiares de tolerância apropriados às pressões de seleções atuando no longo prazo) e ao nível ontogenético (pela modulação em curto prazo, por experiência, do limiar de tolerância dos indivíduos). Assim, pode-se demonstrar que espécies submetidas a pressões de seleção de uma espécie parasítica são mais intolerantes (por exemplo, DELATTRE et al., 2012), ou que as espécies poliginicas são geralmente mais tolerantes (STARKS et al., 1998a; mas ver também ROSSET et al., 2007). No entanto, as possíveis consequências adaptativas dos dois tipos de erro (aceitação/rejeição) podem mudar ao longo do tempo ou de acordo com os contextos. Downs e Ratnieks (2000) destacaram a tolerância crescente de colônias de abelhas *Apis mellifera* quando os recursos alimentares coloniais eram altos; Knaden e Wehner (2004) destacaram o efeito da distância do ninho sobre o comportamento agonístico da formiga *Cataglyphis fortis*.

Se nenhum estudo, ao nosso conhecimento, conseguiu colocar em evidência a modulação do limiar de tolerância social no nível ontogenético em poneromorfos, algumas poderiam apresentar uma tolerância incommumente alta. Assim, Zinck et al. (2008) mostraram em *Ectatomma tuberculatum* uma tolerância social acentuada, embora as colônias tenham apresentado uma estrutura colonial clássica (ao contrário das estruturas supercoloniais ou unicoloniais) e capacidades demonstradas de discriminação colonial. Em outra espécie do gênero, *E. ruidum*, a cleptobiose é praticada por operárias que conseguem entrar em ninho estrangeiro para roubar recursos alimentares apesar da inspeção das

guardas cujas capacidades de discriminação colonial são comprovadas (BREED et al., 1990, 1999). Observa-se que as formigas “ladras” poderiam adotar mecanismos de ocultação envolvendo insignificância química (mais baixas quantidades de HC; JERAL et al., 1997) e mimetismo químico (seu perfil ser intermediário entre sua colônia natal e a colônia de destino; BREED et al., 1992). Finalmente, nossos estudos mostram uma baixa agressão intercolonial em *N. verrenae* e a implementação de comportamentos de rejeição ritualizados (FERREIRA, 2010; FERREIRA et al., dados não publicados). Estudos de campo adicionais para melhor compreender a ecologia destas espécies, a dinâmica espacial das colônias, a frequência e a natureza das interações no campo e para melhor caracterizar os mecanismos de comunicação química são necessários para explicar os fatores na origem desta tolerância.

3 Hierarquias reprodutivas e sinalização da fertilidade

Na maioria das vezes, a estrutura não clonal das colônias de formigas leva a assimetrias de parentesco e, portanto, a diferenças no ótimo reprodutivo entre os indivíduos, podendo resultar em conflitos relacionados à reprodução (RATNIEKS; REEVE, 1992; BOURKE; FRANKS, 1995; RATNIEKS et al., 2006). Esses conflitos incluem o acesso à reprodução em si, dado que na maioria das espécies de formigas – e na maioria das poneromorfos – as operárias têm ovários funcionais e, portanto, são capazes de produzir machos por reprodução assexuada (TRIVERS; HARE, 1976;

BOURKE, 1988; RATNIEKS, 1988; HAMMOND; KELLER, 2004; WENSELEERS et al., 2004). A expressão de conflitos pode ser associada a custos significativos na produtividade colonial, particularmente porque os indivíduos reprodutores geralmente pouco participam de tarefas ergonômicas (RATNIEKS; REEVE, 1992; GOBIN et al., 2003; HAMMOND; KELLER, 2004). Então, observamos a existência de mecanismos reguladores para reduzir o impacto do conflito, limitando as oportunidades de reprodução direta e/ou os benefícios associados (RATNIEKS; REEVE, 1992; BOURKE; FRANKS, 1995; BEEKMAN; RATNIEKS, 2003; BEEKMAN et al., 2003; RATNIEKS et al., 2006; WENSELEERS; RATNIEKS, 2006; RATNIEKS; WENSELEERS, 2008). Um dos exemplos mais notáveis da expressão e regulação de conflitos relacionados à reprodução ocorre quando colônias com vários indivíduos com potencial reprodutivo semelhante entram em conflito para se reproduzir, estabelecendo hierarquias reprodutivas (HEINZE et al., 1994).

A existência de hierarquias de reprodução lineares ou quase lineares pode ser observada em três contextos diferentes. O primeiro refere-se ao caso de pleometrose, quando várias rainhas, em geral não aparentadas, se associam entre si para formar uma nova colônia (CRONIN et al., 2013). O estabelecimento da hierarquia determina a divisão do trabalho na reprodução entre as fundadoras (TRUNZER et al., 1998; KOLMER; HEINZE, 2000; TENTSCHERT et al., 2001). Essas associações são frequentemente temporárias e se dissolvem quando surgem as primeiras operárias, restaurando a monoginia através da eliminação das rainhas pelas operárias ou de lutas até a morte entre as rainhas. A probabilidade de herdar a colônia está altamente relacionada com a posição hierárquica das rainhas (HEINZE et al., 1994; BERNASCONI; STRASSMANN, 1999). No entanto, casos de poliginia podem ser mantidos em colônias maduras, como em *Neoponera inversa* (TRUNZER et al., 1998; HEINZE et al., 2001; TENTSCHERT et al., 2001; HELANTERÄ et al., 2013).

O segundo contexto de criação de hierarquias de reprodução diz respeito a espécies em que os indivíduos são totipotentes, então todos são capazes de reprodução sexual. Este é o caso das formigas sem rainha, como os gêneros *Dinoponera* e *Streblognathus*, nos quais a hierarquia geralmente determina uma operária alfa dominante (chamada gamergate; PEETERS; CREWE, 1984) que se torna

a única reprodutora da colônia (ITO; HIGASHI, 1991; MONNIN; PEETERS, 1999; CUVILLIER-HOT et al., 2004b). Finalmente, observa-se que na maioria das espécies de poneromorfos a implementação de hierarquias reprodutivas entre operárias ocorre após a morte da rainha, que regulam o conflito para a produção de machos até o declínio da colônia (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990; POWELL; TSCHINKEL, 1999; HEINZE et al., 2002).

Tipicamente, duas etapas sucessivas caracterizam o estabelecimento de hierarquias sociais. Na primeira, o confronto repetido entre pares de indivíduos através de interações agonísticas define as relações de dominância/subordinação, e faz emergir no nível do grupo uma hierarquia de dominância (HEINZE et al., 1994; CHASE E SEITZ, 2011). Interações agonísticas são altamente ritualizadas (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990; MONNIN; PEETERS, 1999; HEINZE et al., 2002; CUVILLIER-HOT et al., 2004b; LOMMELEN et al., 2006), o que permite diminuir os custos associados aos ataques (gasto de tempo, energia e lesões) (HSU et al., 2006; RUTTE et al., 2006). Em seguida, em uma segunda fase, a hierarquia reprodutiva se estabelece juntamente com a redução dos comportamentos agonísticos e a ativação dos ovários (HEINZE et al., 1994).

Uma grande variedade de fatores que não são mutuamente exclusivos pode participar na determinação das categorias hierárquicas (DUGATKIN; EARLEY, 2004; HSU et al., 2006; HURD, 2006). Estes incluem diferenças intrínsecas na capacidade dos indivíduos para monopolizar recursos (Potencial de Retenção de Recursos, *Resource Holding Power* ou RHP em inglês) (PARKER, 1974) e relativas a um conjunto de parâmetros fisiológicos e neuroendocrinológicos altamente interconectados, embora não esteja totalmente resolvido se estes parâmetros são a causa ou a consequência de um *status* hierárquico elevado (HURD, 2006; RUTTE et al., 2006; CHASE; SEITZ, 2011). A idade, em particular, parece ter uma influência crucial (MONNIN; PEETERS, 1999; DIETEMANN; PEETERS, 2000; CUVILLIER-HOT et al., 2001), porque ela está associada a um conjunto de mudanças fisiológicas, particularmente os níveis de hormônios gonadotróficos (ROBINSON; VARGO, 1997; HARTFELDER, 2000) e os das aminas biogênicas do cérebro (KAMHI; TRANIELLO, 2013), que são fortemente associados com dominância e fertilidade (CUVILLIER-HOT; LENOIR,

2006; PENICK et al., 2014). Além dessas diferenças intrínsecas, fatores extrínsecos correspondentes às influências de experiências passadas e do ambiente social também interferem no estabelecimento das hierarquias. Assim, por exemplo, a morte da gamergate em *Dinoponera quadricaps* levará ao ressurgimento de comportamentos agonísticos para definir a sua sucessão e, portanto, o acesso à reprodução (MONNIN; PEETERS, 1999). As operárias de *ranking* inferior, ainda não envolvidas nas interações de dominância, também possuem um papel muito importante na estabilização das hierarquias. Elas são responsáveis pela punição por imobilização dos indivíduos de *ranking* elevado que poderiam desafiar a gamergate, fazendo com que eles percam seus *status* (MONNIN et al., 2002). As influências das experiências passadas correspondem principalmente aos efeitos de *vencedor e perdedor* (*winner and loser effects*), em que ganhar aumenta e perder diminui a probabilidade de vencer futuros encontros (CHASE et al., 1994; DUGATKIN, 1997; HSU et al., 2006). Estes efeitos auto-organizados são difundidos no reino animal (HSU et al., 2006; RUTTE et al., 2006) e seu impacto sobre a criação de hierarquias pode ser importante (DUGATKIN, 1997; DUGATKIN; EARLEY, 2004), embora suas causas distais permaneçam controversas (RUTTE et al., 2006). Do ponto de vista proximal, as vitórias e as derrotas devem provocar alterações no sistema neuroendócrino, influenciando assim o comportamento e os resultados dos encontros futuros (DUGATKIN; EARLEY, 2004; HSU et al., 2006).

O estabelecimento de hierarquias sociais também pode ser afetado por processos de reconhecimento, como a capacidade dos indivíduos em estimar o RHP dos outros membros do grupo. Isto é especialmente sugerido pela alta direcionalidade das interações agonísticas nas hierarquias de dominância (MONNIN; PEETERS, 1999; HEINZE et al., 2002; YAGOUND et al., 2014), e o baixo nível de agressão intracolônial observado em hierarquias reprodutivas, nas quais indivíduos de alto *ranking* são capazes de manter seu monopólio reprodutivo sem continuar a manifestar seu domínio através do comportamento (HEINZE et al., 1994; MONNIN; PEETERS, 1999; LOMMELLEN et al., 2006). A estimativa do RHP pode ser direta, se indivíduos podem reconhecer o *status* dos outros membros do grupo, ou indireta, se os indivíduos são capazes de reconhecimento individual, assim sendo capaz de associar a identidade de um indivíduo específico como seu RHP

(HEMELRIJK, 2000; TIBBETTS; DALE, 2007). Supõe-se que o reconhecimento individual tenha grande importância no estabelecimento e na estabilização das hierarquias lineares, em razão de seu alto nível de precisão (BARNARD; BURK, 1979; THOM; HURST, 2004; D'ETTORRE; HEINZE, 2005; TIBBETTS; DALE, 2007). Isso envolve a memorização de todas as características próprias de um indivíduo e a história dos seus encontros passados, e sua contraparte é, portanto, uma alta complexidade cognitiva (THOM; HURST, 2004; WILEY, 2013). Se estudos concluíram o envolvimento do processo de reconhecimento individual em hierarquias das rainhas fundadoras em *Neoponera inversa* e *N. villosa* (D'ETTORRE; HEINZE, 2005; DREIER et al., 2007), nenhum resultado permitiu mostrar inequivocamente a existência de tal capacidade em insetos-se um refere-se aos critérios operacionais para caracterizar *stricto sensu* o reconhecimento individual, ou seja, entre outros, a capacidade de reconhecer individualmente pelo menos dois indivíduos (GHEUSI et al., 1994; THOM; HURST, 2004). Inversamente, a discriminação de *status* é teoricamente suficiente para fazer emergir uma estrutura hierárquica linear, independentemente do grau de familiaridade entre os indivíduos e economizando o custo cognitivo do reconhecimento individual. Alguns resultados demonstraram a existência da capacidade de discriminação de *status* entre as operárias de *N. apicalis*, com um nível de precisão suficiente para a discriminação individual entre as operárias de *rankings* superiores no topo da hierarquia e envolvidas na competição reprodutiva (BLACHER et al., 2010; YAGOUND et al., 2014; Figura 15.3).

Estes processos de reconhecimento desempenham um papel importante na manutenção de hierarquias reprodutivas, e eles exigem indícios confiáveis permitindo tomadas de decisões adequadas. Já é bem estabelecido que hidrocarbonetos cuticulares podem ser usados para transmitir informações sobre o *status* reprodutivo e, assim, desempenhar o papel de sinais de fertilidade (MONNIN, 2006; LE CONTE; HEFETZ, 2008; PEETERS; LIEBIG, 2009; LIEBIG, 2010). Além disso, a forte correlação, geralmente observada entre a fertilidade e a dominância, também são bons sinais de *status* social do ponto de vista funcional. Números estudos têm demonstrado que os hidrocarbonetos cuticulares estão envolvidos na sinalização da fertilidade em poneromorfos (*Diacamma ceylonense*, CUVILLIER-HOT et al., 2001;

FIGURA 15.3 – Discriminação de *status* hierárquico em formigas do complexo *N. apicalis*. A, duração dos contatos antenais (s) face a estímulos familiares e desconhecidos durante os testes de discriminação em operárias de *Neoponera apicalis* de rankings hierárquicos elevados e inferiores. Uma duração mais longa face a um estímulo familiar indica que existe discriminação. B, quantidade de 13-metilpentacosano (sinal de fertilidade putativo) presente na cutícula das operárias de acordo com seu ranking hierárquico. Dois indivíduos com *status* social muito diferentes (i.e., um ranking elevado (i) e um ranking inferior (j)) têm uma diferença significativa em suas quantidades de 13-metilpentacosano (Δk), permitindo assim a discriminação de seus *status*. Dois indivíduos com *status* social próximos porém diferentes (i.e. dois rankings elevados (i e i+1)) possuem uma diferença menor, mas no entanto significativa em suas quantidades de 13-metilpentacosano (Δi), permitindo neste caso uma discriminação individual de seus *status*. Por outro lado, dois indivíduos com um *status* social muito semelhante (i.e. dois rankings inferiores (j e j+1)) possuem uma diferença muito baixa em suas quantidades de 13-metilpentacosano (Δj), impedindo qualquer discriminação de seus *status* (Modificado de Blacher et al., 2010 e Yagound et al., 2014).

Dinoponera quadriceps, MONNIN et al., 1998; PEETERS et al., 1999; *Ectatomma tuberculatum*, HORA et al., 2008; *Gnamptogenys striatula*, LOMMELEN et al., 2006, 2010; *Harpegnathos saltator*, LIEBIG et al., 2000; *Hypoponera opacior*, FOITZIK et al., 2011; *Neoponera apicalis*, Yagound et al., 2014; *N. goeldii*, Denis et al., 2006; *N. inversa*, TENTSCHERT et al., 2001; HEINZE et al., 2002; D'ETTORRE et al., 2004; *N. verenae*, EVISON et al., 2012; *Odontomachus brunneus*, SMITH et al., 2012, 2013; *Platythyrea punctata*, HARTMANN et al., 2005; *Streblognathus peetersi*, CUVILLIER-HOT et al., 2004b). Indivíduos com ovários ativos têm um perfil específico de hidrocarbonetos cuticulares, resultando de diferenças, em geral, quantitativas entre um ou mais compostos e refletindo seu estado de fertilidade (MONNIN et al., 1998; LIEBIG et al., 2000; HARTMANN et al., 2005; YAGOUND et al., 2014). Ademais, alguns estudos têm mostrado que as informações transmitidas pelos hidrocarbonetos cuticulares não eram uma simples diferença binária entre férteis e não férteis, visto que as operárias são capazes de perceber os

diferentes perfis de hidrocarbonetos cuticulares associados com diferentes níveis de atividade ovariana (HEINZE et al., 2002; CUVILLIER-HOT et al., 2004b; YAGOUND et al., 2014).

A produção dos hidrocarbonetos cuticulares associada à fertilidade começa, em geral, no início da oogênese, uma vez que os rankings hierárquicos estão estabelecidos (PEETERS et al., 1999; LIEBIG et al., 2000; CUVILLIER-HOT et al. 2004b; HARTMANN et al., 2005). Então há normalmente uma correlação muito precisa entre o nível de fertilidade e perfil de hidrocarbonetos cuticulares, conforme tem sido notavelmente mostrado nas formigas sem rainha. Assim, em *Dinoponera quadriceps*, uma operária conseguindo a posição de alfa vai gradualmente adquirir um perfil típico de gamergate, caracterizado por altas quantidades relativas de 9-hentriaconteno (PEETERS et al., 1999). No entanto, a fertilidade dos indivíduos também pode influenciar a determinação do seu *status* hierárquico. Com efeito, em *N. apicalis*, as operárias estabelecem hierarquias de dominância quando a rainha desaparece

(OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990; BLACHER et al., 2010), e o *ranking*, o *status* de fertilidade e o perfil de hidrocarbonetos cuticulares (particularmente as proporções do 13-metilpentacosano) estão altamente correlacionados (YAGOUND et al., 2014; Figura 15.3). No entanto, algumas operárias põem ovos tróficos na presença da rainha (DIETEMANN; PEETERS, 2000), e resultados experimentais têm mostrado que esta pré-fertilidade já está associada a maior quantidade relativa de 13-metilpentacosano (YAGOUND, CHAMERON, CHÂLINE et al., dados não publicados). Assim, sugere-se que essa variabilidade, presente antes mesmo da formação da hierarquia, da atividade dos ovários e das produções cuticulares associadas pode ter uma influência fundamental sobre o estabelecimento de relações de dominância por auto-amplificação e reconhecimento sutil do *status* dos indivíduos pré-férteis (YAGOUND et al., 2014).

Os processos de reconhecimento, baseados nos hidrocarbonetos cuticulares que indicam a fertilidade, possuem então, provavelmente, um papel muito geral no estabelecimento e na manutenção das hierarquias reprodutivas ambos em peneumorfos e insetos sociais em geral. Parece muito provável que a biossíntese de hidrocarbonetos cuticulares e a atividade ovariana são sustentadas por mecanismos bioquímicos comuns (CUVILLIER-HOT et al., 2004a; PEETERS; LIEBIG, 2009; LIEBIG, 2010). Esta associação inevitável participaria na fiabilidade dos sinais de fertilidade e, por conseguinte, à sua estabilidade evolutiva (KELLER; NONACS, 1993; HEINZE; D'ETTORRE, 2009; KOCHER; GROZINGER, 2011).

4 Sinais químicos e acústicos como ferramentas taxonômicas: estudo de caso do complexo de espécies *Neoponera apicalis*

Um dos principais objetivos das ciências biológicas é caracterizar a diversidade da vida. Identificar e delimitar os limites das espécies é, portanto, de importância crucial, porque a espécie é a unidade fundamental em biologia (DE QUEIROZ, 2007). Logo, os critérios de definição deste conceito têm sido muito debatidos (HEY, 2006), particularmente desde a introdução do conceito biológico de espécie de Mayr (1942). Com efeito, a visão amplamente adotada de espécies como populações compostas de indivíduos que se cruzam e que são reprodutivamente isolados de outras populações (MAYR, 1942) tem sido desafiada por

mais de 20 alternativas (e.g., os conceitos taxonômico, evolutivo, ecológico ou filogenético; MAYDEN, 1997), causando assim uma grande confusão, uma vez que a mesma palavra é usada para englobar diferentes entidades biológicas (HEY, 2006; DE QUEIROZ, 2007). Mais recentemente, sínteses de todas essas abordagens têm sido propostas. O conceito unificado considera as espécies linhagens evoluindo separadamente (DE QUEIROZ, 2007), sem a necessidade dos critérios de restrição adicionais de definições anteriores.

Investigar os limites das espécies (i.e., alfa-taxonomia) é crucial para os estudos em biologia, ecologia, comportamento e evolução (SITES; MARSHALL, 2003). A morfologia tem sido tradicionalmente o meio principal para inferir os limites das espécies (SCHLICK-STEINER et al., 2010; SEPPÄ et al., 2011), mas essa abordagem às vezes pode falhar na distinção de espécies diferentes, por exemplo, em decorrência de pressões seletivas estabilizadoras, que resultam em uma estase morfológica. Além disso, entre as espécies já inventariadas, vários grupos são sujeitos a classificações imperfeitas (FOLGARAIT, 1998). Isto ocorre principalmente por causa da existência de espécies crípticas (ou seja, duas ou mais espécies distintas que são classificadas incorretamente e, portanto, ocultas sob um único nome de espécie em razão de sua morfologia muito semelhante). Estes conjuntos formam complexos de espécies que impedem a correta avaliação da biodiversidade (BICKFORD et al., 2007). Eles causam grandes problemas para os taxonomistas, pois não podem ser prontamente ou confiantemente distintos apenas com uma base morfológica, e o desafio taxonômico que representam sublinha a importância do uso de vários critérios na delimitação de espécies (FERREIRA et al., 2010). Na verdade, variações consistentes em diversas características de um organismo e corroboração de dados independentes constituem evidências melhores para a separação de espécies (BICKFORD et al., 2007; SCHLICK-STEINER et al., 2010). Portanto, há uma necessidade urgente de se adicionar ferramentas eficazes que permitam resolver esses problemas taxonômicos, a fim de se estimar a real biodiversidade nestes grupos de espécies.

Embora indistinguíveis ao olho humano, as espécies crípticas são, no entanto, diferentes umas das outras e normalmente apresentam características biológicas, ecológicas e comportamentais estáveis e específicas a cada uma (BICKFORD et al., 2007). As espécies crípticas são provavelmente

mais frequentes nos organismos com sistemas de comunicação e reconhecimento baseados principalmente em características não visuais (por exemplo, sons, hidrocarbonetos cuticulares ou outros feromônios). Neste contexto, a taxonomia química em particular tem provado ser bem-sucedida para vários táxons na delimitação de espécies crípticas (e.g., ERPENBECK; VAN SOEST, 2007; REYNOLDS, 2007; BAGNÈRES; WICKER-THOMAS, 2010). Os insetos têm sido o foco de muitos estudos (BAGNÈRES; WICKER-THOMAS, 2010; KATHER; MARTIN, 2012), por causa da grande importância da comunicação química para esse táxon (HOWARD; BLOMQUIST, 2005; D'ETTORRE; LENOIR, 2010). Portanto, muitos grupos de insetos têm sido investigados, especialmente em insetos sociais: formigas (VANDER MEER e LOFGREN, 1989; BAGNERES et al., 1991; AKINO et al., 2002; ELMES et al., 2002; LUCAS et al., 2002; STEINER et al., 2002; SCHLICK-STEINER et al., 2006; DAHBI et al., 2008; MARTIN et al., 2008; DRESCHER et al., 2010; EVISON et al., 2012), abelhas (CARLSON et al., 1991; LEONHARDT et al., 2013), cupins (KAIB et al., 1991; CLEMENT et al., 2001; DRONNET et al., 2006; HAVERTY; NELSON, 2007) e vespas (BRUSCHINI et al., 2007). Alguns estudos têm focado em compostos de veneno, como alcaloides (JONES et al., 2003) ou peptídeos (TOUCHARD et al., 2014), mas a grande maioria tem investigado os hidrocarbonetos cuticulares (HC) como a principal ferramenta químiotaxonômica (BAGNÈRES e WICKER-THOMAS, 2010; KATHER e MARTIN, 2012). HC são geneticamente herdáveis (LAHAV et al., 2001; SHIRANGI et al., 2009; VAN ZWEDEN et al., 2010) e são tipicamente espécie-específicos (MARTIN; DRIJFHOUT, 2009). A alfa-taxonomia baseada nos HC tem vários pontos fortes potenciais (KATHER; MARTIN, 2012), incluindo uma estreita correspondência entre as distâncias genéticas e químicas das espécies (DRESCHER et al., 2010), uma alta variação de perfis químicos, permitindo uma fácil discriminação de espécies próximas comparada com caracteres morfológicos (SEPPÄ et al., 2011; GUILLEM et al., 2012), e consequentemente, um elevado potencial para a identificação de espécies crípticas (PAGE et al., 1997; CLÉMENT et al., 2001; AKINO et al., 2002; LUCAS et al., 2002; SCHLICK-STEINER et al., 2006; MARTIN et al., 2008).

Ainda, o estudo dos sinais sonoros e vibratórios como critério diagnóstico da identificação de espécie tornou-se uma prática corrente para vários

grupos taxonômicos que se comunicam acusticamente (OTTE, 1989; ÂNGULO; REICHLE, 2008). Os sinais acústicos têm sido frequentemente envolvidos no estudo de espécies crípticas e eles às vezes têm fornecido os primeiros indícios de uma diversidade escondida em muitos grupos de insetos, como homópteros (CLARIDGE et al., 1997), crisopídeos (HENRY, 1994), ortópteros (BROZA et al., 1998; CADE; OTTE, 2000; WALKER et al., 2003) e dípteras (RITCHIE; GLEASON, 1995; NOOR e AQUADRO, 1998). Estes trabalhos combinados com muitos outros permitiram, assim, estabelecer a bioacústica como uma ferramenta taxonômica importante para um grande número de táxons crípticos (SUEUR, 2006; ÂNGULO; REICHLE, 2008).

Entre as formigas, além da maquinaria glandular para produzir feromônios, muitas espécies também são dotadas de um órgão especializado na produção de sons e vibrações (MARKL, 1973; TAYLOR, 1978) (Figura 15.4). Esta capacidade parece ter evoluído várias vezes de forma independente e pode ser encontrada em um grande número de espécies de cinco subfamílias (Myrmicinae Pseudomyrmecinae, Ponerinae, Ectatomminae, Nothomyrmecinae) (MARKL, 1973; TAYLOR, 1978). As estridulações são produzidas durante os movimentos dorso-ventrais do gáster por fricção da porção postero-distal do terceiro segmento abdominal, que funciona como uma raspadeira, ou *plectrum*, sobre a placa estridulatória ou *pars stridens* (Figura 15.4A e 15.4B). Esta última é constituída de uma série de finas estrias paralelas, que corresponde a uma região diferenciada na parte anterior do quarto segmento abdominal (Figura 15.4B) (SPANGLER, 1967; KERMARREC et al., 1976). As estridulações em séries de impulsões em frequências podem variar desde poucos hertz até ultrassons (Figura 15.4C), e podem ser transmitidas pelo substrato, pelo ar, ou através de contato físico. Cada impulsão corresponde à fricção da raspadeira contra uma estria da placa estridulatória (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Esses sinais acústicos, as estridulações, possuem, da mesma forma que sinais químicos, diferentes papéis no funcionamento das colônias de certas espécies, agindo especialmente como moduladores de comportamentos sociais (HÖLLDOBLER et al., 1978; MARKL; HÖLLDOBLER, 1978; BARONI URBANI et al., 1988). Até agora, as estridulações foram observadas em vários contextos comportamentais dependendo da espécie

FIGURA 15.4 – Órgão estridulatório e sinais acústicos do complexo de espécies *N. apicalis*. A, detalhe do gáster mostrando a placa estridulatória em *N. apicalis* morfoespécie 6. B, Microscopia eletrônica de varredura da placa estridulatória e C, oscilograma (acima) e espectograma (abaixo) de uma série de estridulações (duração 2 s) de *N. apicalis* morfoespécies 4.

examinada, como recrutamento para fontes de alimento (HÖLLDOBLER et al., 1978; BARONI URBANI et al., 1988; ROCES et al., 1993), trofalaxia (STUART; BELL, 1980), emigração do ninho (MASCHWITZ; SCHONEGGE, 1983), conflitos intra e interespecíficos (MARKL, 1965; GRASSO et al., 2000) e acasalamento (MARKL et al., 1977; MERCIER et al., 2007). Algumas formigas também podem responder a estridulações produzidas por seus mutualistas (DEVRIES, 1990, 1991; DE PIERCE; TRAVASSOS, 2000; MORALES et al., 2008) ou até mesmo seus parasitas (BARBERO et al., 2009a, b). As estridulações são, assim, eventos comumente observados nas sociedades de formigas (FERREIRA; FRESNEAU, 2009).

No entanto, mesmo se as estridulações são eventos corriqueiros em sociedades de formigas, é provavelmente ainda o menos compreendido dos modos de comunicação, e estudos detalhados sobre as características acústicas destes sinais são escassos (FERREIRA; FRESNEAU, 2009). Nos poucos grupos de espécies estudadas até agora, não foram observadas diferenças interespecíficas significativas, nem nas estruturas produtoras de som nem nas características do sinal (MARKL et al., 1977; PAVAN et al., 1997; GRASSO et al., 1998, 2000; BARBERO et al., 2009a, b). Assim, atualmente, as estridulações têm sido consideradas um simples

sinal generalista que não apresenta vantagem seletiva em ser espécie-específico, e que só raramente é específico, mesmo ao nível de gênero (MARKL, 1973). No entanto, essas generalizações são baseadas em um número muito limitado de espécies e os raros estudos sobre as características acústicas estão longe de ser representativos de Formicidae, dado o grande número de espécies dotadas de um órgão especializado na produção de sinais acústicos (MARKL, 1973; TAYLOR, 1978).

4 A) O complexo de espécies *Neoponera apicalis*

O complexo *Neoponera apicalis* (anteriormente *Pachycondyla apicalis*; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) reúne espécies crípticas e largamente simpátricas encontradas nas florestas neotropicais do Sul do México até o Paraguai. Além de uma morfologia semelhante, estas espécies geralmente têm características biológicas e ecológicas similares, que tornam ainda mais difícil sua correta identificação (FRESNEAU, 1994; WILD, 2005). Sua morfologia e coloração comum geral (morphe '*apicalis*') são provavelmente decorrentes do efeito de uma seleção estabilizadora, visto que outros artrópodes, incluindo aranhas, também o compartilham (REISKIND, 1977; CUSHING, 1997;

MCIVER; STONEDAHL, 1993). Estas espécies amplamente simpátricas poderiam assim formar um anel de mimetismo maciço, o que representaria uma vantagem contra potenciais predadores (MCIVER; STONEDAHL, 1993; HEBERT et al., 2004; DELABIE et al., 2008).

Wild (2005) revisou a taxonomia deste grupo com base em vários critérios morfológicos e biométricos e pôde reconhecer três espécies amplamente simpátricas: *N. apicalis* (LATREILLE, 1802), *N. obscuricornis* (EMERY, 1890) e *N. verenae* (FOREL, 1922), em vez das duas reconhecidas anteriormente (BROWN, 1957). Ele mostra que o nome *N. obscuricornis* (antes *Pachycondyla obscuricornis*) foi constantemente atribuído erroneamente na literatura para *N. verenae* por mais de vinte anos, e assinala uma importante variabilidade morfológica dentro de *N. apicalis* e *N. verenae* em quase todos os caracteres considerados, mas ainda atribuindo a variação geográfica ao longo de uma clina Norte-Sul, com nenhuma justificativa para uma divisão adicional do complexo (WILD, 2005). Delabie et al. (2008) reavaliaram esta variabilidade intraespecífica baseada em caracteres morfológicos, citogenéticos e ecológicos e interpretaram-na como um mosaico de espécies crípticas e parcialmente simpátricas, cujas diferenças são consistentes em toda sua área de distribuição geográfica. Eles descreveram quatro táxons dentro de *N. apicalis* (morfoespécies 1, 2, 3 e 4) e dois dentro de *N. verenae* (morfes 1 e 2), mas sem concluir sobre o seu *status* como espécies válidas. Mais tarde, Mackay e Mackay (2010) introduziram *N. cooki* (MACKAY; MACKAY, 2010), baseando-se também apenas em caracteres morfológicos, correspondendo ao atual estado de quatro espécies descritas no complexo.

Estas várias linhas de evidências, portanto, sugerem fortemente que o complexo *N. apicalis* é composto de muito mais espécies do que as quatro atualmente reconhecidas, mas a possibilidade de que estas sejam subespécies não pode ser completamente descartada, uma vez que muitas espécies de formigas mostram uma variação geográfica considerável (WARD, 2011).

4 B) Quimiotaxonomia

Ferreira (2010) estudou os perfis químicos de hidrocarbonetos cuticulares (HC) de sete morfoespécies diferentes do complexo de espécies *N. apicalis* (grupos *apicalis* e *verenae*) coletados de

várias populações simpátricas e alopátricas, no Brasil, na Guiana francesa e no México, a fim de compreender melhor a divergência química entre as populações e morfoespécies distintas. Se aprofundando neste assunto, Yagound (2014) determinou os perfis de HC de 869 operárias pertencentes a sete morfoespécies do complexo *N. apicalis*, incluindo *N. apicalis* morfoespécie 7, uma morfoespécie nova que foi estabelecida com base em análises genéticas e observações anteriores dos HC (YAGOUND et al. dados não publicados).

Os perfis de HC de todas as morfoespécies do complexo *N. apicalis* são compostos por 19 a 41 picos e compreendem várias séries de n-alcanos, alcanos mono e dimetil-ramificados, e alcenos e alcadienos com número de carbonos variando de 19 a 37 (Figura 15.5). Dependendo da morfoespécie, alcanos lineares ou alcenos constituíram as principais classes de compostos em todas as morfoespécies de *N. apicalis* e *N. verenae*, e juntos eles representaram entre 86,7% e 99,7% do perfil do HC (FERREIRA, 2010; YAGOUND, 2014) (Figura 15.6).

De acordo com Ferreira (2010), as morfoespécies 1 e 6 de *N. apicalis* foram essencialmente representadas por hidrocarbonetos saturados lineares (alcanos), com uma pequena proporção de alcenos e alcadienos em *N. apicalis* morfoespécie 6 (Figuras 15.5A, 15.5D e 15.6). *Neoponera apicalis* morfoespécies 2 e 3 tiveram percentagens semelhantes de hidrocarbonetos saturados e monoinsaturados (alcenos), mas diferentes porcentagens de alcadienos. Isto decorreu do fato de que *N. apicalis* morfoespécie 2 também apresentou uma percentagem considerável de compostos metil ramificados (Figuras 15.5B e 15.6). O perfil da *N. apicalis* morfoespécie 4 foi, por sua vez, constituído principalmente de alcanos e alcenos (Figuras 15.5C e 15.6). *Neoponera cooki* apresentou o perfil mais complexo e mais distinto do complexo de espécies, no qual as categorias mais abundantes foram hidrocarbonetos metil e dimetil ramificados, que representaram 76,3% do perfil (Figuras 15.5G e 15.6). Ela foi a única espécie em que o último tipo de compostos estava presente. Além disso, o perfil de *N. cooki* começou em C25-27 e terminou no C36-37, enquanto outras morfoespécies do complexo começaram em C19-20 e terminaram em C33 (FERREIRA, 2010; YAGOUND, 2014) (Figura 15.5). Por fim, mesmo tendo seu perfil apresentado um percentual de alcanos similar à *N. apicalis* morfoespécies 2 e 3 e uma porcentagem

FIGURA 15.5 – Cromatogramas dos perfis químicos (HC) das morfoespécies do complexo *N. apicalis*. **A**, *N. apicalis* morfoespécie 1. **B**, *N. apicalis* morfoespécie 3. **C**, *N. apicalis* morfoespécie 4. **D**, *N. apicalis* morfoespécie 6. **E**, *N. apicalis* morfoespécie 7. **F**, *N. verenae* morfoespécie 1 from Pará. **G**, *N. cooki*. Modificado de Yagound (2010).

Pico	Composto	Pico	Composto
1	10-MeC ₁₉	38	<i>x,y</i> -C _{26:2b}
2	<i>n</i> -C ₂₀	39	<i>n</i> -C ₂₆
3	<i>x,y</i> -diMeC ₂₀	40	11-MeC ₂₆
4	3-MeC ₂₀	41	3-MeC ₂₆
5	<i>x</i> -C _{21:1a}	42	<i>x</i> -C _{27:1a}
6	<i>x</i> -C _{21:1b}	43	<i>x</i> -C _{27:1b} + <i>x,y</i> -C _{27:2}
7	<i>x</i> -C _{21:1c}	44	<i>x</i> -C _{27:1c}
8	<i>x</i> -C _{21:1d}	45	<i>n</i> -C ₂₇
9	<i>n</i> -C ₂₁	46	11-,13-MeC ₂₇
10	9-,11-MeC ₂₁	47	3-MeC ₂₇
11	5-MeC ₂₁	48	<i>n</i> -C ₂₈
12	3-MeC ₂₁	49	2-MeC ₂₈
13	<i>x</i> -C _{22:1a} + <i>x,y</i> -C _{22:2}	50	<i>x</i> -C _{29:1a} + <i>x,y</i> -C _{29:2}
14	<i>x</i> -C _{22:1b}	51	<i>x</i> -C _{29:1b}
15	<i>x</i> -C _{22:1c}	52	<i>n</i> -C ₂₉
16	<i>n</i> -C ₂₂	53	11-,13-MeC ₂₉
17	<i>x,y</i> -diMeC ₂₂	54	<i>x,y</i> -C _{30:2}
18	9-,11-MeC ₂₂	55	<i>x</i> -MeC ₃₀
19	<i>x</i> -C _{23:1a} + <i>x,y</i> -C _{23:2a}	56	10-,12-MeC ₃₀
20	<i>x</i> -C _{23:1b} + <i>x,y</i> -C _{23:2b}	57	3-MeC ₃₀
21	<i>x</i> -C _{23:1c}	58	<i>x</i> -C _{31:1} + <i>x,y</i> -C _{31:2}
22	<i>n</i> -C ₂₃	59	<i>n</i> -C ₃₁
23	11-MeC ₂₃	60	11-,13-,15-MeC ₃₁
24	9-MeC ₂₃	61	<i>x</i> -MeC ₃₁
25	7-MeC ₂₃	62	10-,12-MeC ₃₂
26	3-,5-MeC ₂₃	63	<i>x</i> -C _{33:1a}
27	<i>x</i> -C _{24:1a}	64	<i>x</i> -C _{33:1b}
28	<i>x</i> -C _{24:1b} + <i>x,y</i> -C _{24:2}	65	<i>x</i> -C _{33:1c}
29	<i>n</i> -C ₂₄	66	<i>x,y</i> -C _{33:2}
30	<i>x,y</i> -diMeC ₂₄	67	11-,13-,15-MeC ₃₃
31	<i>x</i> -C _{25:1a} + <i>x,y</i> -C _{25:2a}	68	3-MeC ₃₃
32	<i>x</i> -C _{25:1b} + <i>x,y</i> -C _{25:2b}	69	12-MeC ₃₄
33	<i>x</i> -C _{25:1c}	70	<i>x,y</i> -C _{35:2}
34	<i>n</i> -C ₂₅	71	<i>x</i> -C _{35:1}
35	11-,13-MeC ₂₅	72	11-,13-,15-MeC ₃₆
36	5-MeC ₂₅	73	<i>x</i> -MeC ₃₇
37	<i>x</i> -C _{26:1a}	74	<i>y</i> -MeC ₃₇

de compostos metil ramificados comparável à *N. cooki*, *N. verenae* morfoespécie 1 foi quimicamente diferente de todas as outras morfoespécies de *N. apicalis* (FERREIRA, 2010) (Figuras 15.5F e 15.6). Esta grande variabilidade quantitativa e qualitativa entre as diferentes morfoespécies do complexo *N. apicalis* foi adicionalmente evidenciada por análises químicas que confirmam que cada morfoespécie apresenta um perfil distinto de HC.

Curiosamente, quimiotipos significativamente diferentes uns dos outros foram encontrados dentro de várias morfoespécies. Por exemplo, populações vizinhas de *N. apicalis* morfoespécies 4 na Guiana Francesa são mais diferenciadas do que populações distantes (FERREIRA, 2010). Da mesma forma, vários quimiotipos simpátricos podem ser identificados em *N. apicalis* morfoespécies 1 e 4 (YAGOUND, 2014). Ao contrário, no Nordeste do Brasil, as populações de *N. verenae* morfoespécies 1 são muito próximas quimicamente, apesar dos habitats onde foram coletadas apresentarem características ecológicas altamente diferenciadas, e populações distantes do Norte do Brasil e da Guiana Francesa, ambas representantes do habitat da Floresta Amazônica, se agrupam juntas (FERREIRA, 2010).

Tal diferenciação química dentro das diferentes morfoespécies do complexo *N. apicalis* sugere que uma divergência ainda maior poderia também existir, como os resultados citogenéticos já indicam (MARIANO et al., 2004; DELABIE et al., 2008). Assim, os dados químicos confirmam a clara divergência entre morfoespécies, e ainda chamam a atenção para futuros estudos sobre a diversidade química dentro dessas morfoespécies. Isso

permitirá caracterizar os vários fatores filogenéticos, geográficos e ecológicos que levaram à evolução dos HC e das assinaturas químicas neste clado monofilético amplamente distribuído.

Estes resultados têm implicações sobre estudos anteriores que investigaram a ecologia química dessas formigas, sem levar em conta a variabilidade real que caracteriza esse complexo de espécies. Por exemplo, Hefetz et al. (2001), estudando o perfil químico de "*N. apicalis*" com colônias coletadas no Nordeste do Brasil e na Guiana Francesa, quase certamente, misturaram duas morfoespécies diferentes (ou seja, morfoespécies 1 e provavelmente 4, que é a mais abundante na Guiana Francesa). Dada a medida da dissimilaridade entre estas duas morfoespécies, isto implica que a sua análise química resultante, em parte, estaria errada.

Resumindo, estes resultados indicam que os HC são relevantes para distinguir as morfoespécies do complexo *N. apicalis*. Eles acrescentam à literatura comprovando a utilidade da taxonomia química para discriminar espécies de formigas (VANDER MEER; LOFGREN, 1989; BAGNÈRES et al., 1991; ELMES et al., 2002; LUCAS et al., 2002; STEINER et al., 2002; DAHBI et al., 2008; MARTIN et al., 2008; EVISON et al., 2012), e portanto confirmam a validade dos HC como uma ferramenta taxonômica (BAGNÈRES; WICKER-THOMAS, 2010).

4 C) Bioacústica

Usando a bioacústica, Ferreira et al. (2010) estudaram cinco morfoespécies diferentes do complexo de espécies *N. apicalis* provenientes da

FIGURA 15.6 – Porcentagem média de cada categoria de hidrocarbonetos cuticulares (HC) nos perfis químicos das diferentes morfoespécies do complexo *N. apicalis*. Modificado de Ferreira 2010.

Guiana Francesa e do México. Estes autores demonstraram que cada morfoespécie críptica estudada apresentava um órgão estridulatório morfológicamente distinto, e que todas as morfoespécies simpátricas emitiam sons distintos. A diferenciação observada para os órgãos estridulatórios não foi apenas em razão das diferenças alométricas entre os indivíduos, mas também às características intrínsecas das morfoespécies. Os sinais acústicos distintos produzidos, por sua vez, são o resultado desta especificidade morfológica juntamente com o comportamento da formiga para produção de estridulação. De fato, as interações competitivas interespecíficas em simpatria podem ter levado à seleção divergente, agindo em direções contrastantes entre morfoespécies. Em contraste, a semelhança observada entre os sinais acústicos produzidos por *N. apicalis* morfoespécie 3 e *N. cooki* (antes *P. apicalis* morfoespécie 5), apesar das diferenças observadas em seus órgãos estridulatórios, pode ser decorrente do fato de que a *N. apicalis* morfoespécie 3 é alopátrica (do México) e não está sujeita à mesma pressão de seleção como as outras morfoespécies simpátricas (da Guiana Francesa). Esse estudo fornece o primeiro registro de tal grau de especialização acústica em formigas filogeneticamente próximas, tanto ao nível do órgão de produção dos sons como do sinal produzido. Em alguns grupos de espécies simpátricas e/ou filogeneticamente próximas estudadas até agora (três espécies simpátricas de *Pogonomyrmex* spp (MARKL et al., 1977), quatro espécies de *Messor* simpátricas (GRASSO et al., 1998, 2000), quatro *Ectatomma* Neotropical (PAVAN et al., 1997) e cinco *Myrmica* spp (BARBERO et al., 2009a, b) nenhuma diferença interespecífica proeminente pôde ser observada nas estruturas dos órgãos estridulatórios ou nas características dos sinais. A única especificidade já demonstrada nas estridulações das formigas foi no nível intraespecífico, entre as diferentes castas: para operárias maiores e menores em *Atta cephalotes* (MARKL, 1968) e gins e machos ou operárias em quatro espécies de *Messor* simpátricas (GRASSO et al., 2000). Barbero et al. (2009a, b) demonstraram que sinais acústicos carregam informações sobre a casta e o *status* de um membro da colônia em *Myrmica schencki* e provocam respostas comportamentais distintas pelas operárias em função da identidade do emissor.

Adicionalmente, variações no DNA mitocondrial corroboraram as diferenças acústicas observadas, confirmando a bioacústica como uma

ferramenta útil para determinar espécies crípticas neste grupo de formigas e possivelmente em formigas que estridulam em geral (FERREIRA et al., 2010). Nas formigas, o mais importante canal de comunicação envolve pistas químicas e, em menor grau, táteis (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, 2009). No entanto, a diferenciação clara e especificidade do aparelho estridulatório e sinais observados neste estudo, para um grupo de espécies com estase morfológica considerável, sugerem que a comunicação acústica pode ter um papel mais importante do que o geralmente pensado durante relações interespecíficas nestas formigas (FERREIRA, 2010; FERREIRA et al., 2010). Ainda neste grupo de formigas crípticas, os sinais acústicos talvez possam interagir com sinais táteis e químicos de maneiras diversas (BARBERO et al., 2009a), e uma sinergia entre informações de fontes distintas poderia assim melhorar a comunicação em diferentes contextos comportamentais.

Dessa forma, a corroboração de resultados morfológicos, químicos, acústicos e genéticos constitui provas suficientes para propor cada morfoespécie como uma nova espécie válida, sugerindo que o complexo de espécies *N. apicalis* contenha pelo menos 6 a 10 espécies, mesmo se elas apresentam diferentes níveis de divergência. Esses resultados destacam que os sinais químicos e acústicos das formigas podem ser altamente informativos, tanto para comunicação desses insetos quanto para taxonomistas integrativos.

5 Conclusão geral

As formigas poneromorfas exibem fenótipos sociais extremamente variados e essa variação não se correlaciona com as divisões taxonômicas das subfamílias neste grupo heterogêneo. Em relação a essa diversidade, foram observadas diferenças nos sinais utilizados nos sistemas de comunicação e suas respectivas modalidades. O uso dessa para melhorar o nosso conhecimento dos táxons basais deste grupo destacou ao mesmo tempo uma diversidade ainda maior nos traços de história de vida e permitiu começar a distinguir a importância relativa da flexibilidade nos sistemas de comunicação e no comportamento das espécies, em vez de uma seleção de traços mais rígidos dentro de cada táxon/população. As poneromorfas foram artificialmente agrupadas com base em características morfológicas e comportamentais consideradas ancestrais. Agora, é bem claro que

englobar as subfamílias incluídas nas poneromorfias, inclusive consideradas individualmente, em uma suposta simplicidade dos fenótipos comportamentais é uma aberração. De forma paralela, destacar a diversidade dos sinais e das modalidades de comunicação, como existe no complexo *Neoponera apicalis* para estridulações e os perfis químicos, intensifica a necessidade de mais estudos para explorar a função destes sinais, ainda insuficientemente conhecida.

Neste capítulo, vimos que certas constantes caracterizam as pressões envolvidas no estabelecimento dos comportamentos e dos sistemas de comunicação associados. Um desses componentes importantes é a relação custo/benefício na expressão dos comportamentos, bem como a economia nos processos cognitivos. Assim, no contexto do reconhecimento colonial, a intensidade da competição irá modular a expressão dos comportamentos, principalmente em função dos custos relacionados a uma discriminação agressiva de colônias estrangeiras. As imagens de referência e os limiares associados também podem mudar dependendo da estrutura das colônias (polidomia, poliginia). O exemplo desenvolvido na terceira seção deste capítulo mostra também como uma forte ligação entre circuitos fisiológicos envolvidos no desenvolvimento ovariano e na síntese de alguns compostos cuticulares permitiu a cooptação destes em um sistema de comunicação para o estabelecimento de hierarquias de dominância, fenótipo comportamental crucial para a capacidade de a colônia conseguir uma rápida resolução do conflito, em resposta a uma pressão de seleção drástica (a produção de machos é fortemente restrita em um curto espaço de tempo). A importância destes compostos, sinais honestos de fertilidade, parece se generalizar para a regulação da reprodução em *N. apicalis* durante todo o ciclo colonial e é provável que esses mecanismos sejam também encontrados em outras espécies que enfrentam as mesmas pressões de seleção.

Entre as poneromorfias, existe uma baixa diversificação morfológica entre as operárias e a preponderância de comportamentos individuais em vez de comportamentos coletivos, especialmente no forrageamento, o que pode sugerir que os mecanismos de tomada de decisões comportamentais também são baseados em regras mais simples e cognitivamente menos dispendiosas do que em espécies com características mais derivadas. Em vez disso, é necessário observar que estas características são de fato associadas com

uma maior flexibilidade comportamental de cada indivíduo. Isso gera uma necessidade maior de tomada de informações na ausência de integração da informação coletiva tão eficaz como em outros táxons em que a divisão do trabalho é mais rígida e onde mecanismos coletivos de tomada de decisão, como o uso de pistas de recrutamento, aliviam a pressão sobre as necessidades de habilidades cognitivas individuais altas. É obviamente difícil concluir positivamente sobre a influência de uma especialização no comportamento em vez de manter a flexibilidade sobre as habilidades cognitivas e a complexidade neuronal associada. É provável, no entanto, que a flexibilidade permita a seleção de mecanismos variados, dependendo dos traços de história de vida. Esta área é para explorar em especial os mecanismos neurais associados e sua comparação entre táxons. Podemos, entretanto, observar em *Harpegnatos saltator* que a ontogenia dos indivíduos e seu papel na hierarquia de dominância da colônia influenciam as taxas de neuro-hormônios que circulam no cérebro (PENICK et al., 2014) e numerosos estudos têm demonstrado alterações da morfologia e do volume cerebral com base nas castas comportamentais e na experiência associada (GRONENBERG, 2008; GRONENBERG; LIEBIG, 1999; MUSCEDERE; TRANIELLO, 2012), abrindo a possibilidade nas poneromorfias de uma plasticidade neural importante. Por outro lado, as pressões de seleção influenciando sobre as tomadas de decisões podem, influenciar os sistemas de reconhecimento e comunicação e, portanto, a confiabilidade dos sinais subjacentes. Em *N. apicalis*, Yagound et al. (2014) mostraram que a forte ligação entre certos compostos cuticulares, a fisiologia e o *status* de dominância permitia a regulação da reprodução entre operárias de uma forma econômica, usando uma análise quantitativa de um sinal químico que funcionalmente pode indicar o nível de fertilidade de todos os indivíduos. Estes sinais parecem geralmente ser mantidos entre as espécies, sugerindo uma propriedade de honestidade, mas sua natureza exata varia de uma espécie para outra (YAGOUND, 2014). Isto sugere que os sinais, as competências cognitivas e os comportamentos associados são intimamente ligados e restringidos por outras pressões de seleção, e não necessariamente a social. Essas pressões de seleção podem ser independentes do comportamento envolvido, como, a influência do ambiente sobre as necessidades hídricas e a prevenção da desidratação que influenciam os compostos despostos sobre

a cutícula. Essas restrições também podem estar vinculadas à necessidade de adaptar o comportamento às pressões de origem biótica (por exemplo, com base na competição intraespecífica e a necessidade de modular as relações entre colônias), bem como às estratégias reprodutivas específicas de cada espécie em relação à sua ecologia (poliginia, polidomia, etc.). Sugerimos, então, que as pressões ecológicas interagem com o comportamento e os diferentes sistemas de comunicação para causar o aparecimento de fenótipos sociais diversificados dentro de clados ainda filogeneticamente próximos, como é o caso de *Neoponera apicalis*. Assim, devem ser intensificados os estudos etológicos sobre estes modelos para compreender como a diversidade destes fenótipos está ocorrendo: pela evolução de mecanismos cognitivos diferentes ou pela modulação dos mecanismos mais gerais que envolvem a evolução de sinais específicos e/ou o ajuste dos níveis de motivação e limiares de respostas.

Às vezes considerado como estereotipado, o comportamento das formigas revela efetivamente mais sutileza na sua expressão, variando com o contexto e a experiência individual, e é possível que alterações mais ou menos empurradas dessa flexibilidade permitam a seleção e expressão de comportamentos integrados na resposta adaptativa de cada espécie para as pressões ecológicas de natureza múltipla (competição, utilização dos recursos, reprodução). Por causa dos recentes desenvolvimentos no conhecimento de sua taxonomia e diversidade comportamental, as formigas poneromorfas são, portanto, certamente um modelo promissor para estudos comparativos que unem a ecologia e a filogenia na compreensão da evolução do comportamento social e sua diversidade. Assim, um conhecimento mais aprofundado dos mecanismos envolvidos nos sistemas de comunicação é fundamental, e parece mais uma vez que a abordagem etológica combinando causa, ontogenia, função e evolução continua a ser a melhor maneira de entender a natureza, a transmissão e a integração das informações na sua origem.

6 Agradecimentos

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão do financiamento PRO-NEX FAPESB/CNPq PNX0011/2009. Ao CNPq, pela concessão do financiamento de projeto MCTI/

CNPq/Universal 14/2014 Processo 458736/2014-7 a Nicolas Châline e pela bolsa de mestrado (processo 133213/2015-3) a Janiele Pereira da Silva. Ao Ministère de l'Éducation nationale, de l'Enseignement supérieur et de la Recherche pela concessão da bolsa de doutorado a Boris Yagound. A Janiceia Pereira da Silva e Tiago Falcon pela revisão do manuscrito.

7 Referências

- AKINO, T.; YAMAMURA, K.; WAKAMURA, S.; YAMAOKA, R. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as nestmate recognition cues in *Formica japonica* (Hymenoptera: Formicidae). **Applied Entomology and Zoology**, v. 39, n. 3, p. 381-387, 2004.
- AKINO, T.; TERAYAMA, M.; WAKAMURA, S.; YAMAOKA, R. Intraspecific variation of cuticular hydrocarbon composition in *Formica japonica* Motschoulsky (Hymenoptera: Formicidae). **Zoological Science**, v. 19, p. 1155-1165, 2002.
- ANGULO, A.; REICHLE, S. Acoustic signals, species diagnosis, and species concepts: the case of a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the Chapare region, Bolivia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 152, p. 59-77, 2008.
- BAGNÈRES, A. G.; MORGAN, E. D.; CLÉMENT, J. L. Species-specific secretions of the Dufour gland of three species of formicine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 19, p. 25-33, 1991.
- BAGNÈRES, A. G.; WICKER-THOMAS, C. Chemical taxonomy with hydrocarbons. In: BLOMQUIST, G. J.; BAGNIÈRES, A. G. **Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 121-162. 2010.
- BARBERO, F.; BONELLI, S.; THOMAS, J. A.; BALLETO, E.; SCHÖNROGGE, K. Acoustical mimicry in a predatory social parasite of ants. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, p. 4084-4090, 2009.
- BARBERO, F.; THOMAS, J. A.; BONELLI, S.; BALLETO, E.; SCHÖNROGGE, K. Queen ants make distinctive sounds that are mimicked by a butterfly social parasite. **Science**, v. 323, p. 782-785, 2009.
- BARNARD, C. J.; BURK, T. Dominance hierarchies and the evolution of "individual recognition". **Journal of Theoretical Biology**, v. 81, p. 65-73, 1979.

- BARONI-URBANI, C.; BUSER, M. W.; SCHILLIGER, E. Substrate vibration during recruitment in ant social organization. **Insectes Sociaux**, v. 35, p. 241-250, 1988.
- BEEKMAN, M.; KOMDEUR, J.; RATNIEKS, F. L. W. Reproductive conflicts in social animals: who has power? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, p. 277-282, 2003.
- BEEKMAN, M.; RATNIEKS, F. L. W. Power over reproduction in social Hymenoptera. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 358, p. 1741-1753, 2003.
- BERNASCONI, G.; STRASSMANN, J. E. Cooperation among unrelated individuals: the ant foundress case. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, p. 477-482, 1999.
- BICKFORD, D.; LOHMAN, D. J.; SODHI, N. S.; NG, P. K.; MEIER, R.; WINKER, K.; INGRAM, K. K.; DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, p. 148-155, 2007.
- BILLEN, J. Signal variety and communication in social insects. **Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting**, v. 17, p. 9-15, 2006.
- BILLEN, J.; MORGAN, E. D. Pheromone communication in social insects: sources and secretions. In: VANDER MEER, R. K.; BREED, M. D.; ESPELIE, K. E.; WINSTON, M. L. (Eds.). **Pheromone communication in social insects**. Westview Press, Boulder e Oxford, 1998. p. 3-33.
- BLACHER, P.; LECOUTEY, E.; FRESNEAU, D.; NOWBAHARI, E. Reproductive hierarchies and status discrimination in orphaned colonies of *Pachycondyla apicalis* ants. **Animal Behaviour**, v. 79, p. 99-105, 2010.
- BLOMQUIST, G. J.; BAGNÈRES, A. G. (Eds.). **Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010.
- BOS, N.; D'ETTORRE, P. Recognition of social identity in ants. **Frontiers in Psychology**, v. 3, p. 83, 2012.
- BOS, N.; GRINSTED, L.; HOLMAN, L. Wax on, wax off: nest soil facilitates indirect transfer of recognition cues between ant nestmates. **PLoS One**, v. 6, n. 4, e19435, 2011.
- BOURKE, A. F. G. Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera. **Quarterly Review of Biology**, v. 63, p. 291-311, 1988.
- BOURKE, A. F. G.; FRANKS, N. R. **Social Evolution in Ants**. Princeton: Princeton University Press, 1995.
- BRANDSTAETTER, A. S.; RÖSSLER, W.; KLEINEIDAM, C. J. Friends and foes from an ant brain's point of view—neuronal correlates of colony odors in a social insect. **PLoS One**, v. 6, e21383, 2011.
- BREED, M. D.; SNYDER, L. E.; LYNN, T. L.; MORHART, J. A. Acquired chemical camouflage in a tropical ant. **Animal Behaviour**, v. 44, p. 519-523, 1992.
- BREED, M. D.; MCGLYNN, T. P.; STOCKER, E. M.; KLEIN, A. N. Thief workers and variation in nestmate recognition behavior in a ponerine ant *Ectatomma ruidum*. **Insectes Sociaux**, v. 46, p. 327-331, 1999.
- BREED, M. D. ABEL, P.; BLEUZE, T. J.; DENTON, S. E. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. **Oecologia**, v. 84, p. 117-121, 1990.
- BROZA, M.; BLONDHEIM, Y.; NEVO, E. New species of more crickets of the *Gryllotalpa gryllotalpa* group (Orthoptera: Gryllotalpidae) from Israel, based on morphology, song recordings, chromosomes and cuticular hydrocarbons, with comments on the distribution of the group in Europe and the Mediterranean region. **Systematic Entomology**, v. 23, p. 125-135, 1998.
- BRUSCHINI, C.; CERVO, R.; DANI, F. R.; TURILLAZZI, S. Can venom volatile be a taxonomic tool for *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae)? **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 45, p. 202-205, 2007.
- CADE, W. H.; OTTE, D. *Gryllustexensis* n. sp.: A widely studied field cricket (Orthoptera: Gryllidae) from the southern United States. **Transactions of the American Entomological Society**, v. 126, p. 117-123, 2000.
- CARLSON, D. A.; ROUBIK, D. W.; MILSTREY, K. Distinctive hydrocarbons among giant honey bees, the *Apis dorsata* group (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie**, v. 22, p. 169-181, 1991.
- CHASE, I. D.; BARTOLOMEO, C.; DUGATKIN, L. A. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? **Animal Behaviour**, v. 48, p. 393-400, 1994.
- CHASE, I. D.; SEITZ, K. Self-structuring properties of dominance hierarchies: a new perspective. **Advances in Genetics**, v. 75, p. 51-81, 2011.
- CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. Species in insect herbivores and parasitoids - sibling species, host races and biotypes. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. **Species: The Units of Biodiversity**. Chapman & Hall, 1997. p. 247-272.

- CLÉMENT, J. L. ; BAGNÈRES, A. G.; UVA, P.; WILFERT, L.; QUINTANA, A.; REINHARD, J.; DRONNET, S. Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe. Morphological, chemical, molecular data. **Insectes Sociaux**, v. 202-215, p. 48, 2001.
- CRONIN, A. L.; MOLET, M.; DOUMS, C.; MONNIN, T.; PEETERS, C. Recurrent evolution of dependent colony foundation across eusocial insects. **Annual Review of Entomology**, v. 58, p. 37-55, 2013.
- CROZIER, R.; DIX, M. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 4, p. 217-224, 1979.
- CUSHING, P. E. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: A review. **Florida Entomologist**, v. 80, p. 165-193, 1997.
- CUVILLIER-HOT, V.; LENOIR, A.; CREWE, R.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Fertility signalling and reproductive skew in queenless ants. **Animal Behaviour**, v. 68, p. 1209-1219, 2004a.
- CUVILLIER-HOT, V.; COBB, M.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. **Journal of Insect Physiology**, v. 47, p. 485-493, 2001.
- CUVILLIER-HOT, V.; LENOIR, A. Biogenic amine levels, reproduction and social dominance in the queenless ant *Streblognathus peetersi*. **Naturwissenschaften**, v. 93, p. 149-153, 2006.
- CUVILLIER-HOT, V.; LENOIR, A.; PEETERS, C. Reproductive monopoly enforced by sterile police workers in a queenless ant. **Behavioral Ecology**, v. 15, p. 970-975, 2004b.
- D'ETTORRE, P.; HEINZE, J.; SCHULZ, C.; FRANCKE, W.; AYASSE, M. Does she smell like a queen? Chemoreception of a cuticular hydrocarbon signal in the ant *Pachycondyla inversa*. **Journal of Experimental Biology**, v. 207, p. 1085-1091, 2004.
- D'ETTORRE, P.; HEINZE, J. Individual recognition in ant queens. **Current Biology**, v. 15, p. 2170-2174, 2005.
- DAHBI, A.; HEFETZ, A.; LENOIR, A. Chemotaxonomy of some Cataglyphis ants from Morocco and Burkina Faso. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 36, p. 564-572, 2008.
- DE QUEIROZ, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, p. 879-886, 2007.
- DELABIE, J. H. C.; MARIANO, C. D. S. F.; MENDES, L. F.; DAS GRAÇAS POMPOLO, S.; FRESNEAU, D. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na região Neotropical: o caso do complexo *apicalis*. In: VILELA, E. F.; SANTOS, I. A.; SCHOEREDER, J. H.; CAMPOS, L. A. O.; SERRÃO, J. E. **Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação**. Viçosa: Editora UFV, 2008. p. 197-222.
- DELATTRE, O.; CHÂLINE, N.; CHAMERON, S.; LECOUTEY, E.; JAISSON, P. Social parasite pressure affects brood discrimination of host species in *Temnothorax* ants. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 2, p. 445-450, 2012.
- DENIS, D.; ORIVEL, J.; HORA, R. R.; CHAMERON, S.; FRESNEAU, D. First record of polydomy in a monogynous ponerine ant: a means to allow emigration between *Pachycondyla goeldii* nests. **Journal of insect behavior**, v. 19, p. 279-291, 2006.
- DENIS, D.; BLATRIX, R.; FRESNEAU, D. How an ant manages to display individual and colonial signals by using the same channel. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, p. 1647-1661, 2006.
- DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J. L. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? **Physics of Life Reviews**, v. 3, p. 162-187, 2006.
- D'ETTORRE, P.; LENOIR, A. Nestmate Recognition. In: LACH, L.; PARR, C.; ABBOTT, K. **Ant Ecology**. USA: Oxford University Press, 2010. p. 194-208.
- DEVRIES, P. J. Call production by myrmecophilous riordinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera): morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns. **American Museum Novitates**, v. 3025, p. 1-23, 1991.
- DEVRIES, P. J. Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. **Science**, v. 248, p. 1104-1106, 1990.
- DIETEMANN, V.; PEETERS, C.; LIEBIG, J.; THIVET, V.; HÖLLDOBLER, B. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 18, p. 10341-10346, 2003.
- DIETEMANN, V.; PEETERS, C. Queen influence on the shift from trophic to reproductive eggs laid by workers of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 223-228, 2000.

- DIMARCO, R. D.; FARJI-BRENER, A. G.; PREMOLI, A. C. Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. **Behavioral Ecology**, v. 21, n. 2, p. 304-310, 2010.
- DOWNS, S. G.; RATNIEKS, F. L. W. Adaptive shifts in honey bee (*Apis mellifera* L.) guarding behavior support predictions of the acceptance threshold model. **Behavioral Ecology**, v. 11, n. 3, p. 326-333, 2000.
- DREIER, S.; VAN ZWEDEN, J. S.; D'ETTORRE, P. Long-term memory of individual identity in ant queens. **Biology Letters**, v. 3, p. 459-462, 2007.
- DRESCHER, J.; BLÜTHGEN, N.; SCHMITT, T.; BÜHLER, J.; FELDHAAR, H. Societies drifting apart? Behavioural, genetic and chemical differentiation between supercolonies in the yellow crazy ant *Anoplolepis gracilipes*. **PLoS One**, v. 5, p. e13581, 2010.
- DRONNET, S.; LOHOU, C.; CHRISTIDES, J. P.; BAGNÈRES, A. G. Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, p. 1027-1042, 2006.
- DUGATKIN, L. A. Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. **Behavioral Ecology**, v. 8, p. 583-587, 1997.
- DUGATKIN, L. A.; EARLEY, R. L. Individual recognition, dominance hierarchies and winner and loser effects. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 271, p. 1537-1540, 2004.
- ELMES, G. W.; AKINO, T.; THOMAS, J.; CLARKE, R.; KNAPP, J. Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. **Oecologia**, v. 130, p. 525-535, 2002.
- EMERY, C. Voyage de M. E. Simon au Venezuela (Décembre 1887 - Avril 1888). Formicides. **Annales de la Société entomologique de France**, v. 10, p. 55-76, 1890.
- ERPENBECK, D.; VAN SOEST, R. W. Status and perspective of sponge chemosystematics. **Marine Biotechnology**, v. 9, p. 2-19, 2007.
- ERRARD, C.; HEFETZ, A.; JAISSON, P. Social discrimination tuning in ants: template formation and chemical similarity. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 59, p. 353-363, 2006.
- EVISON, S. F.; FERREIRA, R. S.; D'ETTORRE, P.; FRESNEAU, D.; POTEAUX, C. Chemical signature and reproductive status in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla verenae*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 38, p. 1441-1449, 2012.
- FERREIRA, R. S. **Diversité cryptique, bioacoustique et interactions intra et interspécifiques dans le complexe d'espèces primitives Néotropicales *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae)**. Thèse de Doctorat en Éthologie - Université Paris 13. Villetaneuse: France, 2010.
- FERREIRA, R. S.; POTEAUX, C.; DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D.; RYBAK, F. Stridulations reveal cryptic speciation in Neotropical sympatric ants. **PLoS One**, v. 5, p. e15363, 2010.
- FERREIRA, R. S.; FRESNEAU, D. Stridulations: Le chant méconnu des fourmis. In: MEGHERBI, H.; FOURMENT, M. C. **Langages Cahiers de l'Infantile**. Paris: L'Harmattan, p. 71-91. 2009.
- FOITZIK, S.; FRÖBA, J.; RÜGER, M. H.; WITTE, V. Competition over workers: fertility signalling in wingless queens of *Hypoponera opacior*. **Insectes Sociaux**, v. 58, p. 271-278, 2011.
- FOLGARAIT, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 1221-1244, 1998.
- FOREL, A. Glanures myrmécologiques en 1922. **Revue Suisse de Zoologie**, v. 30, p. 87-102, 1922.
- FRESNEAU, D. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. **Insectes Sociaux**, v. 32, n. 2, p. 109-116, 1985.
- FRESNEAU, D. **Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine Néotropicale *Pachycondyla apicalis***. Villetaneuse, France: Thèse de Doctorat d'État, Université Paris 13. 1994.
- GAMBOA, G.; REEVE, H. K.; PFENNIG, D. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. **Annual Review of Entomology**, v. 31, p. 431-454, 1986.
- GHEUSI, G.; BLUTHÉ, R. M.; GOODALL, G.; DANTZER, R. Social and individual recognition in rodents: methodological aspects and neurobiological bases. **Behavioural Processes**, v. 33, p. 59-87, 1994.
- GIRAUD, T.; BLATRIX, R.; POTEAUX, C.; SOLIGNAC, M.; JAISSON, P. Population structure and mating biology of the polygynous ponerine ant *Gnamptogenys striatula* in Brazil. **Molecular Ecology**, v. 9, p. 1835-1841, 2000.

- GOBIN, B.; HEINZE, J.; STRÄTZ, M.; ROCES, F. The energetic cost of reproductive conflicts in the ant *Pachycondyla obscuricornis*. **Journal of Insect Physiology**, v. 49, p. 747-752, 2003.
- GORDON, D. M. Ants distinguish neighbors from strangers. **Oecologia**, v. 81, p. 198-200, 1989.
- GRASSO, D. A.; PRIANO, M.; PAVAN, G.; MORI, A.; LE MOLI, F. Stridulation in four species of *Messor* ants (Hymenoptera, Formicidae). **Italian Journal of Zoology**, v. 67, p. 281-283, 2000.
- GRASSO, D. A.; MORI, A.; LE MOU, F.; GIOVANNOTTI, M.; FANFANI, A. The stridulatory organ of four *Messor* ant species (Hymenoptera, Formicidae). **Italian Journal of Zoology**, v. 65, p. 167-174, 1998.
- GRONENBERG, W. Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: Strength in numbers. **Myrmecological News**, v. 11, p. 25-36, 2008.
- GRONENBERG, W.; LIEBIG, J. Smaller brains and optic lobes in reproductive workers of the ant *Harpegnathos saltator*. **Naturwissenschaften**, v. 86, p. 343-345, 1999.
- GUERRIERI, F. J.; NEHRING, V.; JØRGENSEN, C. G.; NIELSEN, J.; GALIZIA, C. G.; D'ETTORRE, P. Ants recognize foes and not friends. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1666, p. 2461-2468, 2009.
- GUILLEM, R.; DRIJFHOUT, F.; MARTIN, S. J. Using chemotaxonomy of host ants to help conserve the large blue butterfly. **Biological Conservation**, v. 148, p. 39-43, 2012.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. **Journal of theoretical biology**, v. 7, p. 1-16, 1964.
- HAMMOND, R. L.; KELLER, L. Conflict over male parentage in social insects. **PLoS Biology**, v. 2, p. 1472-1482, 2004.
- HARTFELDER, K. Insect juvenile hormone: from “status quo” to high society. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 33, p. 157-177, 2000.
- HARTMANN, A.; D'ETTORRE, P.; JONES, G. R.; HEINZE, J. Fertility signalling—the proximate mechanism of worker policing in a clonal ant. **Naturwissenschaften**, v. 92, p. 282-286, 2005.
- HAUBER, M. E.; SHERMAN, P. W. Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. **Trends in Neurosciences**, v. 10, n. 24, p. 609-616, 2001.
- HAVERTY, M. I.; NELSON, L. J. *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Arizona: multiple cuticular hydrocarbon phenotypes indicate additional taxa. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 100, p. 206-221, 2007.
- HEBERT, P. D. N.; PENTON, E. H.; BURNS, J. M.; JANZEN, D. H.; HALLWACHS, W. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, p. 14812-14817, 2004.
- HEFETZ, A.; SOROKER, V.; DAHBI, A.; MALHERBE, M. C.; FRESNEAU, D. The front basitarsal brush in *Pachycondyla apicalis* and its role in hydrocarbon circulation. **Chemoecology**, v. 11, n. 1, p. 17-24, 2001.
- HEINZE, J.; FOITZIK, S.; HIPPERT, A.; HOLLDOBLER, B. Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderi*. **Ethology**, v. 102, n. 6, p. 510-522, 1996.
- HEINZE, J.; TRUNZER, B.; HÖLLDOBLER, B.; DELABIE, J. H. C. Reproductive skew and queen relatedness in an ant with primary polygyny. **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 149-153, 2001.
- HEINZE, J.; D'ETTORRE, P. Honest and dishonest communication in social Hymenoptera. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, p. 1775-1779, 2009.
- HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B.; PEETERS, C. Conflict and cooperation in ant societies. **Naturwissenschaften**, v. 81, p. 489-497, 1994.
- HEINZE, J.; STENGL, B.; SLEDGE, M. F. Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 52, p. 59-65, 2002.
- HELANTERÄ, H.; HELANTERÄ, H.; AEHLE, O.; ROUX, M.; HEINZE, J.; D'ETTORRE, P. Family-based guilds in the ant *Pachycondyla inversa*. **Biology Letters**, v. 9, p. 20130125, 2013.
- HEMELRIJK, C. K. Towards the integration of social dominance and spatial structure. **Animal Behaviour**, v. 59, p. 1035-1048, 2000.
- HENRY, C. S. Singing and cryptic speciation in insects. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, p. 388-392, 1994.
- HEPPER, P. G. **Kin Recognition**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 457 p.
- HEY, J. On the failure of modern species concepts. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 447-450, 2006.

- HÖLLDOBLER, B.; JANSSEN, E.; BESTMANN, H. J.; KERN, F.; LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S.; KÖNIG, W. A.. Communication in the migratory termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata* (Formicidae, Ponerinae). **Journal of Comparative Physiology A**, v. 178, n. 1, p. 47-53, 1996.
- HÖLLDOBLER, B. Multimodal signals in ant communication. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 184, p. 129-141, 1999.
- HÖLLDOBLER, B.; STANTON, R. C.; MARKL, H. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). I. Chemical signals. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, v. 4, p. 163-181, 1978.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Superorganism: the Beauty, Elegance and Strangeness of Insect Societies**. New York: W.W. Norton and Company, 2009. 576 p.
- HORA, R. R.; IONESCU-HIRSH, A.; SIMON, T.; DELABIE, J.; ROBERT, J.; FRESNEAU, D.; HEFETZ, A. Postmating changes in cuticular chemistry and visual appearance in *Ectatomma tuberculatum* queens (Formicidae: Ectatomminae). **Naturwissenschaften**, v. 95, p. 55-60, 2008.
- HOWARD, R. W.; BLOMQUIST, G. J. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. **Annual Review of Entomology**, v. 50, p. 371-393, 2005.
- HSU, Y.; EARLEY, R. L.; WOLF, L. L. Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. **Biological Reviews**, v. 81, p. 33-74, 2006.
- HURD, P. L. Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signaling. **Journal of Theoretical Biology**, v. 241, p. 639-648, 2006.
- ISINGRINI, M.; LENOIR, A.; JAISSON, P. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 82, p. 8545-8547, 1985.
- ITO, F.; HIGASHI, S. A linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant *Pachycondyla sublaevis*. **Naturwissenschaften**, v. 78, p. 80-82, 1991.
- JACKSON, D. E.; RATNIEKS, F. L. W. Communication in ants. **Current Biology**, v. 16, n. 15, p. R570-R574, 2006.
- JAISSON, P. L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Forst.). **Behaviour**, v. 52, p. 1-37, 1975.
- JAISSON, P.; FRESNEAU, D. The sensitivity and responsiveness of ants *Formica polyctena* to their cocoons in relation to age and methods of measurement. **Animal Behaviour**, v. 26, p. 1064-1071, 1978.
- JERAL, J. M.; BREED, M. D.; HIBBARD, B. E. Thief ants have reduced quantities of cuticular compounds in a ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. **Physiological Entomology**, v. 22, p. 207-211, 1997.
- JONES, T. H.; ZOTTIG, V. E.; ROBERTSON, H. G.; SNELLING, R. R. The venom alkaloids from some African *Monomorium* species. **Journal of Chemical Ecology**, v. 29, p. 2721-2727, 2003.
- KAIB, M.; BRANDL, R.; BAGINE, R. K. N. Cuticular hydrocarbon profiles: a valuable tool in termite taxonomy. **Naturwissenschaften**, v. 78, p. 176-179, 1991.
- KAMHI, J. F.; TRANIELLO, J. F. Biogenic amines and collective organization in a superorganism: neuromodulation of social behavior in ants. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 82, p. 220-236, 2013.
- KATHER, R.; MARTIN, S. J. Cuticular hydrocarbon profiles as a taxonomic tool: advantages, limitations and technical aspects. **Physiological Entomology**, v. 37, p. 25-32, 2012.
- KATZAV-GOZANSKY, T.; BOULAY, R.; VANDER MEER, R.; HEFETZ, A. In nest environment modulates nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. **Naturwissenschaften**, v. 91, p. 186-190, 2004.
- KATZAV-GOZANSKY, T.; BOULAY, R.; IONESCU-HIRSH, A.; HEFETZ, A. Nest volatiles as modulators of nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. **Journal of Insect Physiology**, v. 54, n. 2, p. 378-385, 2007.
- KELLER, L.; NONACS, P. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? **Animal Behaviour**, v. 45, p. 787-794, 1993.
- KELLNER, K.; TRINDL, A.; HEINZE, J.; D'ETTORRE, P. Polygyny and polyandry in small ant societies. **Molecular Ecology**, v. 16, p. 2363-2369, 2007.

- KERMARREC, A.; MAULÉON, H.; ANTUN, A.
A. La stridulation de *Acromyrmex octospinosus* Reich. (Formicidae, Attini): biométrie de l'appareil stridulateur et analyse du signal produit. **Insectes Sociaux**, v. 23, p. 29-47, 1976.
- KNADEN, M.; WEHNER, R. Nest defense and conspecific enemy recognition in the desert ant *Cataglyphis fortis*. **Journal of Insect Behavior**, v. 16, n. 5, p. 717-730, 2003.
- KNADEN, M.; WEHNER, R. Path integration in desert ants controls aggressiveness. **Science**, v. 305, p. 60, 2004.
- KOCHER, S.; GROZINGER, C. Cooperation, conflict, and the evolution of queen pheromones. **Journal of Chemical Ecology**, v. 37, p. 1263-1275, 2011.
- KOLMER, K.; HEINZE, J. Rank orders and division of labour among unrelated cofounding ant queens. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 267, p. 1729-1734, 2000.
- KUKUK, P. F.; BREED, M. D.; SOBTI, A.; BELL, W. J. Contributions of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition in a primitively eusocial bee, *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera-Halictidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 2, n. 3, p. 319-327, 1977.
- LAHAV, S.; SOROKER, V.; HEFETZ, A.; VANDER MEER, R. K. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. **Naturwissenschaften**, v. 86, n. 5, p. 246-249, 1999.
- LAHAV, S.; SOROKER, V.; VANDER MEER, R. K.; HEFETZ, A. Segregation of colony odor in the desert ant *Cataglyphis niger*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 27, p. 927-943, 2001.
- LANGEN, T. A.; TRIPET, F.; NONACS, P. The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. **Behavioral Ecology & Sociobiology**, v. 48, p. 285-292, 2000.
- LATREILLE, P. A. **Histoire naturelle des fourmis, et recueil de mémoires et d'observations sur les abeilles, les araignées, les faucheurs, et autres insectes**. Paris: De Crapelet (chez T. Barrois), 1802. 445 p.
- LE CONTE, Y.; HEFETZ, A. Primer pheromones in social Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 53, p. 523-542, 2008.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, p. 373-383, 1995.
- LENOIR, A.; FRESNEAU, D.; ERRARD, C.; HEFETZ, A. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. **Information Processing in Social Insects**. Basel, Birkhäuser Verlag, p. 219-237, 1999.
- LEONHARDT, S. D.; BRANDSTAETTER, A. S.; KLEINEIDAM, C. J. Reformation process of the neuronal template for nestmate-recognition cues in the carpenter ant *Camponotus floridanus*. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 193, n. 9, p. 993-1000, 2007.
- LEONHARDT, S. D.; RASMUSSEN, C.; SCHMITT, T. Genes versus environment: geography and phylogenetic relationships shape the chemical profiles of stingless bees on a global scale. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, p. 20130680, 2013.
- LIEBERT, A. E.; STARKS, P. T. The action component of recognition systems: a focus on the response. **Annales Zoologici Fennici**, v. 41, p. 747-764, 2004.
- LIEBIG, J.; PEETERS, C.; OLDHAM, N. J.; MARKSTÄDTER, C.; HÖLLDOBLER, B. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 97, p. 4124-4131, 2000.
- LIEBIG, J. Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies. In: BLOMQUIST, G. J.; BAGNIÈRES, A. G. **Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. p. 254-281.
- LOMMELEN, E.; WENSELEERS, T.; JOHNSON, C. A.; DRIJFHOUT, F. P.; BILLEN, J.; GOBIN, B. A combination of fertility signals and aggression regulates reproduction in the ant *Gnamptogenys striatula*. **Journal of Insect Behavior**, v. 23, p. 236-249, 2010.
- LOMMELEN, E.; JOHNSON, C. A.; DRIJFHOUT, F. P.; BILLEN, J.; WENSELEERS, T.; GOBIN, B. Cuticular hydrocarbons provide reliable cues of fertility in the ant *Gnamptogenys striatula*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, p. 2023-2034, 2006.
- LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J. H.; PHO, D. B. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 249-259, 2002.

- LUCAS, C.; PHO, D. B.; FRESNEAU, D.; JALLON, J. M. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. **Journal of Insect Physiology**, v. 50, n. 7, p. 595-607, 2004.
- MACKAY, W.; MACKAY, E. E. The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). **Edwin Mellen Press Ltd.**, p. 642, 2010.
- MARIANO, C. S. F. **Evolução cariotípica em diferentes grupos de Formicidae**. Tese de Doutorado em Entomologia. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa. 2004. pp. 205.
- MARKL, H. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen, II: Erzeugung und Eigenschaften der Signale. **Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie**, v. 60, p. 103-150, 1968.
- MARKL, H. Stridulation in leaf-cutting ants. **Science**, v. 149, p. 1392-1393, 1965.
- MARKL, H. The evolution of stridulatory communication in ants. In: **VII th International Congress, London, 10-15 September, 1973**. Southampton: University of Southampton, p. 258-265. 1973.
- MARKL, H.; HÖLLDOBLER, B. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). II. Vibration signals. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 4, p. 183-216, 1978.
- MARKL, H.; HÖLLDOBLER, B.; HÖLLDOBLER, T. Mating behavior and sound production in harvester ants (*Pogonomyrmex*, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 24, p. 191-212, 1977.
- MARTIN, S. J.; VITIKAINEN, E.; HELANTERÄ, H.; DRIJFHOUT, F. P. Chemical basis of nest-mate discrimination in the ant *Formica exsecta*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p. 1271-1278, 2008.
- MARTIN, S. J.; DRIJFHOUT, F. P. A review of ant cuticular hydrocarbons. **Journal of Chemical Ecology**, v. 35, p. 1151-1161, 2009.
- MASCHWITZ, U.; SCHÖNEGGE, P. Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine *Leptogenys chinensis*. **Oecologia**, v. 57, p. 175-182, 1983.
- MAYDEN, R. L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. **Species: the Units of Biodiversity**. London: Chapman & Hall, 1997. p. 381-424.
- MAYR, E. **Systematics and the Origin of Species**. New York: Columbia University Press, 1942.
- MCFARLAND, D. **Le Comportement Animal: Psychobiologie, Ethologie et Evolution**. Bruxelles : De Boeck Supérieur, 2001.
- MCIVER, J. D.; STONEDAHN, G. Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry of ants. **Annual Review of Entomology**, v. 38, p. 351-379, 1993.
- MERCIER, J. L.; LENOIR, J. C.; EBERHARDT, A.; FROHSCHAMMER, S.; WILLIAMS, C.; HEINZE, J. Hammering, mauling, and kissing: stereotyped courtship behavior in *Cardiocondyla* ants. **Insectes Sociaux**, v. 54, p. 403-411, 2007.
- MONNIN, T. Chemical recognition of reproductive status in social insects. **Annales Zoologici Fennici**, v. 43, p. 515-530, 2006.
- MONNIN, T.; RATNIEKS, F. L.; JONES, G. R.; BEARD, R. Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. **Nature**, v. 419, p. 61-65, 2002.
- MONNIN, T.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadricaps*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 24, p. 473-490, 1998.
- MONNIN, T.; PEETERS, C. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. **Behavioral Ecology**, v. 10, p. 323-332, 1999.
- MONNIN, T.; PEETERS, C. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadricaps*. **Animal Behaviour**, v. 55, p. 299-306, 1998.
- MONNIN, T.; RATNIEKS, F. L. Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 46, p. 413-422, 1999.
- MORALES, M. A.; BARONE, J. L.; HENRY, C. S. Acoustic alarm signaling facilitates predator protection of treehoppers by mutualist ant bodyguards. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 275, p. 1935-1941, 2008.
- MÜLLER, C. A.; MANSER, M. B. 'Nasty neighbours' rather than 'dear enemies' in a social carnivore. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1612, p. 959-965, 2007.

- MUSCEDERE, M. L.; TRANIELLO, J. F. A. Division of labor in the hyperdiverse ant genus *Pheidole* is associated with distinct subcaste- and age-related patterns of worker brain organization. **PLoS One**, v. 7, p. e31618, 2012.
- NASCIMENTO, F. S.; TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; DANTAS, J. O.; TURATTI, I. C.; LOPES, N. P. Task-Related Variation of Cuticular Hydrocarbon Profiles Affect Nestmate Recognition in the Giant ant *Dinoponera quadriceps*. **Journal of Insect Behavior**, v. 26, n. 2, p. 212-222, 2013.
- NEWAY, P. S.; ROBSON, S. K. A.; CROZIER, R. H. Temporal variation in recognition cues: implications for the social life of weaver ants *Oecophylla smaragdina*. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 2, p. 481-488, 2009.
- NOOR, M. A. F.; AQUADRO, C. F. Courtship songs of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*: analysis of variation. **Animal Behaviour**, v. 56, p. 115-125, 1998.
- OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 27, p. 385-393, 1990.
- OSTER, G. F.; WILSON, E. O. **Caste and Ecology in the Social Insects**. [S.l.]: Princeton University Press, 1978.
- OTTE, D. Speciation in Hawaiian Crickets. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. **Speciation and its Consequences**. Sunderland MA: Sinauer Associates, 1989. p. 482-526.
- OZAKI, M.; WADA-KATSUMATA, A.; FUJIKAWA, K.; IWASAKI, M.; YOKOHARI, F.; SATOJI, Y.; NISIMURA, T.; YAMAOKA, R. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. **Science**, v. 309, p. 311-314, 2005.
- PAGE, M.; NELSON, L. J.; BLOMQUIST, G. J.; SEYBOLD, S. J. Cuticular hydrocarbons as chemotaxonomic characters of pine engraver beetles (*Ips* spp.) in the *grandicollis* subgeneric group. **Journal of Chemical Ecology**, v. 23, p. 1053-1099, 1997.
- PARKER, G. A. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **Journal of Theoretical Biology**, v. 47, p. 223-243, 1974.
- PAVAN, G.; PRIANO, M.; DE CARLI, P.; FANFANI, A.; GIOVANNOTTI, M. Stridulatory organ and ultrasonic emission in certain species of ponerine ants (genus: *Ectatomma* and *Pachycondyla*, Hymenoptera, Formicidae). **Bioacoustics**, v. 8, p. 209-221, 1997.
- PEETERS, C. Morphologically “primitive” ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: CHOE, J. C.; CRESPI, B. J. **The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids**. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. p. 372-91.
- PEETERS, C. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In: Keller, L. (ed.). **Queen Number and Sociality in Insects**, Oxford University Press, 1993. p. 234-261.
- PEETERS, C.; CREWE, R. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. **Naturwissenschaften**, v. 71, p. 50-51, 1984.
- PEETERS, C.; LIEBIG, J. Fertility signaling as a general mechanism of regulating reproductive division of labor in ants. In: GADAU, J.; FEWELL, J. **Organization of Insect Societies: from Genome to Socio-Complexity**. Cambridge: Harvard University Press, 2009. p. 220-242.
- PEETERS, C.; MOLET, M. Colonial reproduction and life histories. In: LACH, L.; PARR, C. L.; ABOTT, K. L. **Ant Ecology**. [S.l.]: Oxford University Press, 2010. p. 159-176.
- PEETERS, C.; MONNIN, T.; MALOSSE, C. Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 266, p. 1323-1327, 1999.
- PENICK, C. A.; BRENT, C. S.; DOLEZAL, K.; LIEBIG, J. Neurohormonal changes associated with ritualized combat and the formation of a reproductive hierarchy in the ant *Harpegnathos saltator*. **Journal of Experimental Biology**, v. 217, p. 1496-1503, 2014.
- PEZON, A.; DENIS, D.; CERDAN, P.; VALENZUELA, J.; FRESNEAU, D. Queen movement during colony emigration in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla obscuricornis*. **Naturwissenschaften**, v. 92, p. 35-39, 2005.
- PHILPOTT, S. M.; ARMBRECHT, I. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. **Ecological Entomology**, v. 31, p. 369-377, 2006.
- POWELL, S.; TSCHINKEL, W. R. Ritualized conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. **Animal Behaviour**, v. 58, p. 965-972, 1999.

- PROVOST, E.; RIVIERE, G.; ROUX, M.; MORGAN, E. D.; BAGNERES, A. G. Change in the chemical signature of the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondroit with time. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 23, n. 8, p. 945-957, 1993.
- QUELLER, D. C. The evolution of eusociality - reproductive head starts of workers. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 86, n. 9, p. 3224-3226, 1989.
- RATNIEKS, F. L. W. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. **American Naturalist**, v. 132, p. 217-236, 1988.
- RATNIEKS, F. L. W.; FOSTER, K. R.; WENSELEERS, T. Conflict resolution in insect societies. **Annual Review of Entomology**, v. 51, p. 581-608, 2006.
- RATNIEKS, F. L. W.; REEVE, H. K. Conflict in single-queen hymenopteran societies: the structure of conflict and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. **Journal of Theoretical Biology**, v. 158, p. 33-65, 1992.
- RATNIEKS, F. L. W.; WENSELEERS, T. Altruism in Insect Societies and beyond: voluntary or enforced? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, p. 45-52, 2008.
- REEVE, H. K. The evolution of conspecific acceptance thresholds. **The American Naturalist**, v. 133, n. 3, p. 407-435, 1989.
- REISKIND, J. Ant-mimicry in Panamanian clubionid and salticid spiders (Araneae: Clubionidae, Salticidae). **Biotropica**, v. 9, p. 1-8, 1977.
- REYNOLDS, T. The evolution of chemosystematics. **Phytochemistry**, v. 68, p. 2887-2895, 2007.
- RICHARD, F. J.; POULSEN, M.; DRIJFHOUT, F.; JONES, G.; BOOMSMA, J. J. Specificity in chemical profiles of workers, brood and mutualistic fungi in *Atta*, *Acromyrmex*, and *Sericomyrmex* fungus-growing ants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, n. 12, p. 2281-2292, 2007a.
- RICHARD, F. J.; POULSEN, M.; HEFETZ, A.; ERRARD, C.; NASH, D. R.; BOOMSMA, J. J. The origin of the chemical profiles of fungal symbionts and their significance for nestmate recognition in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 61, n. 11, p. 1637-1649, 2007b.
- RITCHIE, M. G.; GLEASON, J. M. Rapid evolution of courtship song pattern in *Drosophila willistoni* sibling species. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 8, p. 463-479, 1995.
- ROBINSON, G. E.; VARGO, E. L. Juvenile hormone in adult eusocial Hymenoptera: gonadotropin and behavioral pacemaker. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, v. 35, p. 559-583, 1997.
- ROCES, F.; TAUTZ, J.; HÖLLDOBLER, B. Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant borne vibrations. **Naturwissenschaften**, v. 80, p. 521-524, 1993.
- ROSSET, H.; SCHWANDER, T.; CHAPUISAT, M. Nestmate recognition and levels of aggression are not altered by changes in genetic diversity in a socially polymorphic ant. **Animal Behaviour**, 2007.
- RUTTE, C.; TABORSKY, M.; BRINKHOF, M. W. G. What sets the odds of winning and losing? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 16-21, 2006.
- SANADA-MORIMURA, S.; MINAI, M.; YOKOYAMA, M.; HIROTA, T.; SATOH, T.; OBARA, Y. Encounter-induced hostility to neighbors in the ant *Pristomyrmex pungens*. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 5, p. 713-718, 2003.
- SCHLICK-STEINER, B. C.; STEINER, F. M.; MODER, K.; SEIFERT, B.; SANETRA, M.; DYRESON, E.; STAUFFER, C.; CHRISTIAN, E. A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western Palearctic *Tetramorium* ants (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 259-273, 2006.
- SCHLICK-STEINER, B. C.; STEINER, F. M.; SEIFERT, B.; STAUFFER, C.; CHRISTIAN, E.; CROZIER, R. H. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. **Annual Review of Entomology**, v. 55, p. 421-438, 2010.
- SCHMIDT, C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v. 3817, p. 1-242, 2014.
- SEPPÄ, P.; HELANTERÄ, H. O.; TRONTTI, K.; PUNTTILA, P.; CHERNENKO, A.; MARTIN, S. J.; SUNDSTRÖM, L. The many ways to delimit species: hairs, genes and surface chemistry. **Myrmecological News**, v. 15, p. 31-41, 2011.
- SHERMAN, P. W.; REEVE, H. K.; PFENNIG, D. W. Recognition systems. In: KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1997. p. 69-96.
- SHIRANGI, T. R.; DUFOUR, H. D.; WILLIAMS, T. M.; CARROLL, S. B. Rapid evolution of sex pheromone-producing enzyme expression in *Drosophila*. **PLoS Biology**, v. 7, p. e1000168, 2009.

- SIGNOROTTI, L.; JAISSON, P.; D'ETTORRE, P. Larval memory affects adult nest-mate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, 2014.
- SITES, J. W.; MARSHALL, J. C. Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, p. 462-470, 2003.
- SMITH, A. A.; MILLAR, J. G.; HANKS, L. M.; SUAREZ, A. V. A conserved fertility signal despite population variation in the cuticular chemical profile of the trap-jaw ant *Odontomachus brunneus*. **Journal of Experimental Biology**, v. 216, p. 3917-3924, 2013.
- SMITH, A. A.; MILLAR, J. G.; HANKS, L. M.; SUAREZ, A. V. Experimental evidence that workers recognize reproductives through cuticular hydrocarbons in the ant *Odontomachus brunneus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 66, p. 1267-1276, 2012.
- SOROKER, V.; LUCAS, C.; SIMON, T.; HEFETZ, A.; FRESNEAU, D.; DURAND, J. L. Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in *Pachycondyla apicalis*. **Insectes Sociaux**, v. 50, p. 212-217, 2003.
- SOROKER, V.; LUCAS, C.; SIMON, T.; HEFETZ, A.; FRESNEAU, D.; DURAND, J. L. The postpharyngeal gland development and function in hydrocarbon dynamics in *Cataglyphis niger*. **Les Insectes Sociaux. 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects**, Paris, Sorbonne, 21-27 August 1994. Paris, Sorbonne: Université Paris 13. 1994. p. 139.
- SPANGLER, H. G. Ant stridulations and their synchronization with abdominal movement. **Science**, v. 155, p. 1687-1689, 1967.
- STARKS, P. T.; WATSON, R. E.; DIPAOLO, M. J.; DIPAOLO, C. P. The effect of queen number on nestmate discrimination in the facultatively polygynous ant *Pseudomyrmex pallidus* (Hymenoptera: Formicidae). **Ethology**, v. 104, p. 573-584, 1998.
- STARKS, P. T. Recognition systems: From components to conservation. **Annales Zoologici Fennici**, v. 41, n. 6, p. 689-690, 2004.
- STEINER, F. M.; SCHLICK-STEINER, B. C.; NIKIFOROV, A.; KALB, R.; MISTRIK, R. Cuticular hydrocarbons of *Tetramorium* ants from Central Europe: analysis of GC-MS data with self organizing maps (SOM) and implications for systematics. **Journal of Chemical Ecology**, v. 28, p. 2569-2584, 2002.
- STRASSMANN, J. E.; QUELLER, D. C. Insectes Societies as divided organisms: The complexities of purpose and cross-purpose. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, p. 8619-8626, 2007.
- STUART, R. J.; BELL, P. D. Stridulation by workers of the ant, *Leptothorax muscorum* (Nylander) (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 87, p. 199-210, 1980.
- STURGIS, S. J.; GORDON, D. M. Nestmate recognition in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. **Myrmecological News**, v. 16, p. 101-110, 2012.
- SUEUR, J. Insect species and their songs. In: DROSOPOULOS, S.; CLARIDGE, M. **Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution**. Boca Raton, FL: Taylor & Francis, 2006. p. 207-217.
- TANNER, C. J.; ADLER, F. R. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 2, p. 297-305, 2009.
- TANNER, C. J.; KELLER, L. Nest distribution varies with dispersal method and familiarity-mediated aggression for two sympatric ants. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 5, p. 1151-1158, 2012.
- TAYLOR, R. W. *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant rediscovered. **Science**, v. 201, p. 979-985, 1978.
- TEMELES, E. J. The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? **Animal Behaviour**, v. 47, n. 2, p. 339-350, 1994.
- TENTSCHERT, J.; KOLMER, K.; HÖLLDOBLER, B.; BESTMANN, H. J.; DELABIE, J.; HEINZE, J. Chemical profiles, division of labor and social status in *Pachycondyla* queens (Hymenoptera: Formicidae). **Naturwissenschaften**, v. 88, p. 175-178, 2001.
- TESEO, S.; LECOUTEY, E.; KRONAUER, D. J.; HEFETZ, A.; LENOIR, A.; JAISSON, P.; CHÂLINE, N. Genetic distance and age affect the cuticular chemical profiles of the clonal ant *Cerapachys biroi*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 40, n. 5, p. 429-438, 2014.
- THOM, M. D.; HURST, J. L. Individual recognition by scent. **Annales Zoologici Fennici**, v. 41, p. 765-787, 2004.
- THOMAS, M. L.; PAYNE-MAKRISA, C. M.; SUAREZ, A. V.; TSUTSUI, N. D.; HOLWAY, D. A. Contact between supercolonies elevates aggression in Argentine ants. **Insectes Sociaux**, v. 54, n. 3, p. 225-233, 2007.

- TIBBETTS, E. A. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. **Proceedings of the Royal Society of London B Biol Sci**, v. 269, p. 1423-1428, 2002.
- TIBBETTS, E. A.; DALE, J. Individual recognition: it is good to be different. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, p. 529-537, 2007.
- TIBBETTS, E. A.; SHEEHAN, M. J. Facial patterns are a conventional signal of agonistic ability in *Polistes exclamans* paper wasps. **Ethology**, v. 117, n. 12, p. 1138-1146, 2011.
- TOUCHARD, A.; DAUVOIS, M.; ARGUEL, M. J.; PETITCLERC, F.; LEBLANC, M.; DEJEAN, A.; JÉRÔME ORIVEL, J.; GRAHAM M.; NICHOLSON, G. M.; ESCOUBAS, P. Elucidation of the unexplored biodiversity of ant venom peptidomes via MALDI-TOF mass spectrometry and its application for chemotaxonomy. **Journal of Proteomics**, v. 105, p. 217-231, 2014.
- TRAVASSOS, M. A.; PIERCE, N. E. Acoustics, context and function of vibrational signaling in a lycaenid butterfly-ant mutualism. **Animal Behaviour**, v. 60, p. 13-26, 2000.
- TRIVERS, R. L.; HARE, H. Haplodipoidy and the evolution of the social insects. **Science**, v. 191, p. 249-263, 1976.
- TRUNZER, B.; HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B. Cooperative colony founding and experimental primary polygyny in the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. **Insectes Sociaux**, v. 45, p. 267-276, 1998.
- VAN WILGENBURG, E. The influence of relatedness, neighbourhood and overall distance on colony mate recognition in a polydomous ant. **Ethology**, v. 113, n. 12, p. 1185-1191, 2007.
- VAN ZWEDEN, J. S.; BRASK, J. B.; CHRISTENSEN, J. H.; BOOMSMA, J. J.; LINKSVAYER, T. A.; D'ETTORRE, P. Blending of heritable recognition cues among ant nestmates creates distinct colony gestalt odours but prevents within-colony nepotism. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, p. 1498-1508, 2010.
- VAN ZWEDEN, J. S.; DREIER, S.; D'ETTORRE, P. Disentangling environmental and heritable nestmate recognition cues in a carpenter ant. **Journal of Insect Physiology**, v. 55, n. 2, p. 158-163, 2009.
- VANDER MEER, R. K.; ALONSO, L. E. Pheromone directed behavior in ants. **Pheromone communication in social insects**, Westview Press, Oxford, 1998, p. 3-33.
- VANDER MEER, R. K.; LOFGREN, C. S. Biochemical and behavioral evidence for hybridization between fire ants, *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Chemical Ecology**, v. 15, p. 1757-1765, 1989.
- VANDER MEER, R. K.; SALIWANCHIK, D.; LAVINE, B. Temporal changes in colony cuticular hydrocarbon patterns of *Solenopsis invicta*: Implications for nestmate recognition. **Journal of Chemical Ecology**, v. 15, p. 2115-2125, 1989.
- VIANA, A. M. M.; FRÉZARD, A.; MALOSSE, C.; DELLA LUCIA, T. M.; ERRARD, C.; LENOIR, A. Colonial recognition of fungus in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). **Chemoecology**, v. 11, n. 1, p. 29-36, 2001.
- VISSCHER, P. K. A theoretical analysis of individual interests and intracolony conflict during swarming of honey bee colonies. **Journal of Theoretical Biology**, v. 165, p. 191-212, 1993.
- WAGNER, D.; BROWN, M. J.; BROUN, P.; CUEVAS, W.; MOSES, L. E.; CHAO, D. L.; GORDON, D. M. Task-related differences in the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants, *Pogonomyrmex barbatus*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 24, p. 2021-2037, 1998.
- WALKER, T. J.; FORREST, T. G.; SPOONER, J. D. The rotundifolia complex of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): songs reveal new species. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 96, p. 433-447, 2003.
- WARD, P. S. Integrating molecular phylogenetic results into ant taxonomy (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 15, p. 21-29, 2011.
- WENSELEERS, T.; HELANTERÄ, H.; HART, A.; RATNIEKS, F. L. Worker reproduction and policing in insect societies: an ESS analysis. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 17, p. 1035-1047, 2004.
- WENSELEERS, T.; RATNIEKS, F. L. W. Comparative analysis of worker reproduction and policing in eusocial Hymenoptera supports relatedness theory. **American Naturalist**, v. 168, p. E163-E179, 2006.
- WEST, S. A.; GRIFFIN, A. S.; GARDNER, A. Evolutionary explanations for cooperation. **Current Biology**, v. 17, p. R661-R672, 2007.
- WHEELER, D. E.; NIJHOUT, H. F. Soldier determination in *Pheidole bicarinata*: inhibition by adult soldiers. **Journal of Insect Physiology**, v. 30.2, p. 127-135, 1984.

WILD, A. L. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 834, p. 1-25, 2005.

WILEY, R. H. Specificity and multiplicity in the recognition of individuals: implications for the evolution of social behaviour. **Biological Reviews**, v. 88, p. 179-195, 2013.

WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102.38, p. 13367-13371, 2005.

YAGOUND, B. **Conflits, coopération et systèmes de reconnaissance chez les fourmis du complexe d'espèces *Neoponera apicalis***. Thèse de Doctorat em Éthologie - Université Paris 13. Villetaneuse: France, 2014.

YAGOUND, B.; BLACHER, P.; FRESNEAU, D.; POTEAUX, C.; CHÂLINE, N. Status discrimination through fertility signaling allows ants to regulate reproductive conflicts. **Animal Behaviour**, v. 93, p. 25-35, 2014.

ZINCK, L.; HORA, R. R.; CHÂLINE, N.; JAISSE, P. Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 126, n. 3, p. 211-216, 2008.

ZINCK, L.; JAISSE, P.; HORA, R. R.; DENIS, D.; POTEAUX, C.; DOUMS, C. The role of breeding system on ant ecological dominance: genetic analysis of *Ectatomma tuberculatum*. **Behavioral Ecology**, v. 18, p. 701-708, 2007.