16 - Poneromorfas sem rainhas – *Dinoponera*

aspectos ecológico-comportamentais

Arrilton Araujo
Jeniffer da Câmara Medeiros
Dina Lillia Oliveira de Azevedo
Ingrid Araujo de Medeiros
Waldemar Alves da Silva Neto
Deisylane Garcia

SciELO Books / SciELO Livros / SciELO Libros

ARAUJO, A., *et al.* Poneromorfas sem rainhas – *Dinoponera*: aspectos ecológico-comportamentais. In: DELABIE, JHC., *et al.*, orgs. *As formigas poneromorfas do Brasil* [online]. Ilhéus, BA: Editus, 2015, pp. 237-246. 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/).

Poneromorfas sem rainhas – *Dinoponera*: aspectos ecológico-comportamentais

Arrilton Araujo, Jeniffer da Câmara Medeiros,
Dina Lillia Oliveira de Azevedo, Ingrid Araujo de Medeiros,
Waldemar Alves da Silva Neto, Deisylane Garcia

Resumo

Dinoponera é um gênero de formiga poneromorfa que tem atualmente oito espécies descritas. São elas *D. australis*, *D. gigantea*, *D. hispida*, *D. longipes*, *D. lucida*, *D. mutica*, *D. snelling* e *D. quadriceps*. Os estudos com as espécies deste gênero se concentram em duas ou três espécies. A distribuição do gênero se estende pela América do Sul em habitats diferentes. Todas as espécies

do gênero não apresentam a casta da rainha e as operárias são morfológicamente semelhantes. As espécies já estudadas parecem apresentar aspectos ecológico-comportamentais similares, tais como forrageio solitário, ritmo endógeno, hierarquia de dominância e possível polietismo etário. Neste capítulo, trazemos algumas informações sobre esses aspectos.

ARAUJO, Arrilton; MEDEIROS, Jeniffer da Câmara; AZEVEDO, Dina Lillia Oliveira de; MEDEIROS, Ingrid Araujo de; NETO, Waldemar Alves da Silva; GARCIA, Deisylane. Poneromorfas sem rainhas – *Dinoponera*: aspectos ecológico-comportamentais. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfos do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 237-246.

Poneromorphs without queens: aspects of the behaviour and ecology of *Dinoponera*

Dinoponera is a Ponerinae ant genus that currently has eight species described, these being: *D. australis*; *D. gigantea*; *D. hispida*; *D. longipes*; *D. lucida*; *D. mutica*; *D. snellingi*; and *D. quadriceps*. Studies on individual species of this genus have concentrated on three of these species: *D. australis*, *D. lucida* and, mostly *D. quadriceps*. The distribution of

the genus extends throughout South America in different habitats. All species of the genus lack the queen caste and workers are morphologically similar. The species that have been studied exhibit similar ecological and behavioral aspects, such as solitary foraging, endogenous rhythm, dominance hierarchy and a possible age polyethism. In this chapter, we provide some information about these aspects.

As espécies do gênero Neotropical *Dinoponera* estão entre as maiores formigas conhecidas, podendo ultrapassar os 3 cm de comprimento. *Dinoponera* está distribuído por toda a América do Sul (KEMPF, 1971). Os ninhos de *Dinoponera* são estabelecidos no solo (KEMPF, 1971; PAIVA; BRANDÃO, 1995). Sem uma rainha alada, o fluxo gênico, a dispersão e a colonização das espécies de *Dinoponera* são limitados, portanto escapar de habitats em deterioração é mais difícil (PEETERS; ITO, 2001).

Dinoponera quadriceps é endêmica do Nordeste do Brasil, com ocorrência registrada principalmente em áreas de Mata Atlântica e Caatinga (KEMPF, 1971; PAIVA; BRANDÃO, 1995). A distribuição espacial dos ninhos no ambiente é do tipo regular, sendo provavelmente a competição intraespecífica o fator determinante para esse arranjo espacial (VASCONCELLOS et al., 2004). A densidade de ninhos no ambiente de Mata Atlântica varia entre 15 e 40 por hectare (VASCONCELLOS et al., 2004). Cada colônia tem apenas uma gamergate e uma população média de 80 operárias (variação: 26-238) (MONNIN; PEETERS, 2008; LENHART et al., 2013).

Forrageamento

As operárias de *Dinoponera quadriceps* levam para o ninho principalmente matéria orgânica morta de origem animal, sobretudo artrópodes. Também fazem parte da dieta, em menor proporção, pequenos frutos e sementes. Assim, apesar de ser muitas vezes considerada uma espécie predadora, *Dinoponera quadriceps* tem, na verdade, hábito onívoro, coletando na maioria das vezes animais já mortos, inteiros ou não (Tabela 16.I). Sua

dieta, portanto, é composta principalmente por itens pouco previsíveis em termos de distribuição espacial e temporal (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006; MEDEIROS et al., 2014). A composição da dieta, em relação aos grupos taxonômicos das presas, parece ser comum à espécie, independente do habitat (MEDEIROS et al., 2012).

Não só o número de itens alimentares coletados, mas também o tamanho, o peso, a proporção de itens de origem animal ou vegetal e de presas vivas ou mortas transportadas pelas operárias de *Dinoponera quadriceps* não variam significativamente ao longo do ano em áreas de Mata Atlântica secundária, provavelmente devido à baixa variabilidade do ambiente em relação à disponibilidade de alimento. A captura de presas vivas, em ambas as estações, não é rara, constituindo uma porção significativa dos itens animais capturados pelas operárias (MEDEIROS et al., 2014).

Nos sistemas ecológicos, a coleta de alimento é uma variável importante. Logo, a seleção deve favorecer os indivíduos que otimizam a eficiência energética não apenas pela escolha do tipo de alimento, mas também pelas estratégias de forrageio (BERNSTEIN, 1975). As formigas podem variar amplamente nas estratégias que utilizam na busca por alimento e os modos de forrageio podem estender-se de caçadora solitária, em que não há cooperação durante a procura e recuperação do alimento, a níveis variáveis de forrageio cooperativo mediado por graus diferentes de comunicação de recrutamento entre companheiras de ninho (HÖLLDOBLER E WILSON, 1990).

Os padrões temporal e espacial do forrageio de uma formiga dependem, em parte, das características comportamental, anatômica e fisiológica da espécie (POL; LOPEZ DE CASENAVE, 2004).

A área onde a atividade de forrageio é desenvolvida torna-se a área de uso dos indivíduos da colônia. Conforme Wilson (1980), área de uso é aquela em que o animal conhece inteiramente e patrulha habitualmente e, em alguns casos, pode ser idêntica à área total, isto é, o animal se familiariza com uma área e nunca a deixa.

TABELA 16.I - Número de itens alimentares capturados por operárias de *Dinoponera quadriceps* nas estações seca e chuvosa em Mata Atlântica secundária na FLONA de Nísia Floresta, RN (modificado de MEDEIROS, 2012)

TÁXON	n (%)
Arthropoda	83 (72,2)
Hymenoptera (Formicidae)	6 (7,2)
Adulto	5 (83,3)
Pupa	1 (16,7)
Hymenoptera (outras famílias)	24 (28,9)
Inteiro	23 (95,8)
Fragmentos	1 (4,2)
Coleoptera	3 (3,6)
Hemiptera	5 (6,0)
Inteiro	4 (80,0)
Exsúvia	1 (20,0)
Orthoptera	7 (8,4)
Inteiro	4 (57,1)
Perna	3 (42,9)
Lepidoptera	5 (6,0)
Adulto	1 (20,0)
Larva	4 (80,0)
Odonata (tórax)	1 (1,3)
Isoptera	1 (1,2)
Blattodea	1 (1,2)
Araneae	7 (8,4)
Inteiro	6 (85,7)
Fragmento	1 (14,3)
Diplopoda (fragmento)	1 (1,2)
Chilopoda	1 (1,2)
Não identificados	22 (26,5)
fragmentos de artrópodes	15 (68,2)
Casulo	2 (9,1)
Larvas	3 (13,6)
Ovos	2 (9,1)
Annelida (Oligochaeta)	10 (8,7)
Mollusca (Gastropoda)	5 (4,3)
Fezes*	5 (4,3)
Angiospermae	12 (10,4)
Myrtaceae (fruto jovem)	1 (8,3)
Burseraceae [<i>Protium pentaphyllum</i>]	3 (25,0)
Semente	1 (33,3)
parte de fruto	2 (66,7)
Rubiaceae [<i>Margaritopsis carrascoana</i> (fruto)]	2 (16,7)
Dilleniaceae [<i>Tetracera</i> sp. (semente)]	6 (50,0)

*Não foi possível identificar a origem do material.

Estudos com diferentes espécies do gênero *Dinoponera* revelaram similaridades nos padrões comportamentais de forrageio deste gênero. As espécies *Dinoponera quadriceps*, *Dinoponera gigantea*, *Dinoponera australis* e *Dinoponera longipes* realizam buscas por alimento de forma solitária no substrato, sem qualquer recrutamento de companheiras de ninho (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006; AZEVEDO et al., 2014; FOURCASSIE; OLIVEIRA, 2002; TILLBERG et al., 2014; MORGAN, 1993). Essas espécies são onívoras, mas têm a dieta composta predominantemente de invertebrados, vivos ou mortos. Itens alimentares de origem vegetal foram registrados na espécie *Dinoponera quadriceps* (ARAÚJO E RODRIGUES, 2006; MEDEIROS et al., 2014; TILLBERG et al., 2014). A coleta de pedaços de pequenos vertebrados também já foi observada em *Dinoponera quadriceps* (observação pessoal – Araújo, Azevedo e Medeiros). Todas as espécies do gênero *Dinoponera* possuem ferrão que pode ou não ser utilizado durante o ataque à presa (MORGAN, 1993; LENHART et al., 2013).

As operárias de *Dinoponera quadriceps* saem da colônia com uma velocidade de deslocamento lenta e iniciam o forrageio logo após a saída. Porém, quando encontram algum item alimentar, retornam quase em linha reta para a colônia (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006; AZEVEDO et al., 2014). Este mesmo padrão foi observado para as forrageadoras de *Dinoponera gigantea* (FOURCASSIÉ et al., 1999). A duração da viagem de busca e coleta do alimento, indiretamente, demonstra o nível de investimento de uma operária na atividade extra-ninho (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006). Após uma viagem de busca bem sucedida, as operárias de *D. quadriceps* realizam uma nova incursão quase imediata, retornando primeiramente ao local da última coleta (AZEVEDO et al., 2014).

Embora o forrageio seja solitário, toda a área no entorno do ninho é explorada pela colônia através da fidelidade direcional de cada operária individual (FOURCASSIÉ et al., 1999; AZEVEDO et al., 2014) (Figura 16.1). Durante o forrageio, *Dinoponera gigantea* utiliza pistas de orientação, provavelmente visuais (pontos de referência) e as trilhas químicas são dispensáveis (FOURCASSIÉ et al., 1999). A forrageadora aprende o local dos pontos de referência específicos ao longo da rota e escolhe seu caminho de modo que cada ponto de referência depende da área familiarizada (MCLEMAN et al., 2002).

Figura 16.1. Distribuição espacial das 109 operárias observadas (colônia 1: 62 operárias; colônia 2: 47 operárias) ao redor de cada colônia, durante a atividade de forrageio. (Colônia 1: $\mu=230,468^\circ$, $r=0,106$; Colônia 2: $\mu=269,978^\circ$, $r=0,299$) (AZEVEDO, 2009)

O índice de eficiência do forrageio nos estudos realizados com *Dinoponera* é bastante variável. Em áreas de Mata Atlântica secundária, a média do índice de eficiência de *Dinoponera quadriceps* varia de 26,8% a 76%, dependendo do tipo de amostragem e tempo de observação do estudo (ARAÚJO E RODRIGUES, 2006, AZEVEDO et al., 2014, MEDEIROS et al., 2014). Um índice de eficiência baixo é comum para espécies que se alimentam de insetos (CERDÁ; RETANA, 1989), enquanto que um índice de eficiência alto é mais comum em espécies coletoras de sementes (POL et al., 2011). Operárias de *Dinoponera gigantea*, que possui uma dieta semelhante à de *D. quadriceps*, são bem sucedidas em apenas 10% das viagens de forrageio (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002).

Observou-se em *Dinoponera gigantea* e *Dinoponera quadriceps* um ritmo de forrageio mais intenso no início da manhã e final de tarde, período do dia em que as temperaturas são mais baixas comparadas àquelas do final da manhã e início da tarde (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; MEDEIROS et al., 2014). Já Morgan (1993) observou picos de atividade no período da noite em *Dinoponera longipes*, possivelmente para evitar as elevadas temperaturas observadas ao longo do dia. Além disso, *D. quadriceps*, tanto em Caatinga quanto em Mata Atlântica, apresentou significativa variação sazonal no padrão de atividade de forrageio, com maiores médias de indivíduos fora do ninho entre o fim da estação chuvosa e o início da estação seca. Contudo, as variações observadas foram mais

intensas no ambiente semiárido, sendo justificadas pela também acentuada amplitude climática e ambiental que esse bioma apresenta (MEDEIROS et al., 2012, MEDEIROS et al., 2014).

Pesquisas a respeito das espécies *Dinoponera mutica* e *Dinoponera lucida* são inexistentes no que se refere à ecologia alimentar e comportamental da exploração dos recursos energéticos. Apesar de este gênero ser encontrado por toda a América do Sul e suas espécies ocuparem diferentes habitats, os estudos realizados até o momento indicam que os padrões ecológicos e comportamentais do forrageio não variam entre as espécies de *Dinoponera*. Uma revisão recente do gênero descreveu duas novas espécies, *Dinoponera hispida* e *Dinoponera snellingi* (LENHART et al., 2013). Assim, novas pesquisas sobre esta temática devem incluir estas quatro espécies do gênero citadas acima.

Ritmo de atividade

Todas as atividades executadas pelos indivíduos de uma colônia de insetos sociais apresentam ritmos bem marcados. Os ritmos mais estudados em *Dinoponera* são aqueles relacionados ao seu padrão de atividade de forrageio, seja ele diário ou sazonal. Em *Dinoponera quadriceps*, as colônias apresentam um padrão diário de atividade de forrageio predominantemente diurno em Mata Atlântica secundária. Esse padrão é influenciado principalmente pelo seu ritmo endógeno e por diferenças entre colônias, sendo estes os dois

fatores que afetam o ritmo diário de forrageio durante todo o ano. As diferenças entre colônias na intensidade da atividade de forrageio refletem provavelmente diferenças no tamanho da população. Colônias maiores, com maior número de forrageadoras e mais indivíduos para alimentar, provavelmente apresentam níveis de atividade maiores. Já o efeito de outros fatores, como temperatura e umidade, variam de acordo com a estação (MEDEIROS et al., 2014).

Em áreas de Mata Atlântica, no início da estação seca, a temperatura tem efeito negativo e a umidade tem efeito positivo sobre o forrageio de *Dinoponera quadriceps*, determinando a ocorrência de dois picos de atividade ao longo do dia nessa época do ano, um pela manhã e outro à tarde. As operárias reduzem a atividade de forrageio no meio do dia devido à alta temperatura e baixa umidade nesse horário, acima de 30°C e abaixo de 60%, respectivamente. No final da estação seca, com temperaturas mais baixas que no início da estação, a atividade de forrageio não é limitada pela temperatura. Apesar da umidade continuar apresentando influência positiva sobre o forrageio, a atividade é distribuída mais igualmente durante a fase clara. Durante a estação chuvosa, com temperaturas mais amenas e alta umidade, nem temperatura nem umidade influenciam as variações diárias de atividade de forrageio, sendo esta também distribuída mais igualmente ao longo da fase clara, sem apresentar o padrão bimodal característico do início da estação seca (MEDEIROS et al., 2014).

Em *Dinoponera lucida*, que também habita áreas de Mata Atlântica, a atividade de forrageio é ativada pela luz do dia, com o horário de forrageio das operárias coincidindo com as horas de claro. Condições de temperatura entre 16°C e 31,5°C não parecem ser um fator limitante para a atividade das formigas no ambiente extra-ninho. Entretanto, uma leve redução na atividade de forrageio é observada por volta do meio-dia, quando a temperatura é mais alta (PEIXOTO et al., 2010).

Na espécie *Dinoponera gigantea*, em áreas de Floresta Amazônica secundária, observa-se uma distribuição bimodal no padrão de atividade diário no final da estação seca, com maior intensidade no amanhecer e anoitecer. Entretanto, as observações realizadas nessa espécie abrangem apenas a fase clara do dia, entre 06:00 e 18:00 horas, não refletindo necessariamente o ciclo diário completo, sendo provável que alguma atividade também ocorra durante a noite. Em *Dinoponera*

gigantea, a redução da atividade de forrageio no meio do dia também coincide com os horários em que a temperatura ultrapassa os 30°C, tendo a temperatura relação negativa com o ritmo de atividade das colônias de *Dinoponera gigantea* (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002).

O pouco que se tem de informação sobre *Dinoponera longipes* atualmente indica que suas forrageadoras são principalmente noturnas, mas também são ativas durante o dia em menor quantidade (MORGAN, 1993). Até onde se sabe, não há nenhum estudo a respeito do ritmo diário de atividade nas espécies *Dinoponera australis* e *Dinoponera mutica*.

De acordo com as características de modificação do padrão diário de forrageio ao longo do ano encontradas em *Dinoponera quadriceps* e com a relação entre temperatura e forrageio vista tanto em *Dinoponera quadriceps* quanto nas outras espécies, o gênero *Dinoponera* parece se encaixar no grupo de formigas intolerantes ao calor, que passam de diurnas a crepusculares ou noturnas em altas temperaturas e têm o pico de atividade em temperaturas abaixo de 30°C, são geralmente dominantes e apresentam comportamento de aversão ao risco, forrageando em temperaturas muito distantes da sua temperatura máxima crítica (CROS et al., 1997; CERDÁ, 2001; MEDEIROS et al., 2014; PEIXOTO et al., 2010; FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002).

Quanto aos ritmos sazonais, tanto em estudos em Caatinga quanto em Mata Atlântica, *Dinoponera quadriceps* apresenta pico de atividade de forrageio no final da estação chuvosa e início da estação seca, mesmo o período chuvoso ocorrendo mais cedo na Caatinga (MEDEIROS et al., 2012; MEDEIROS et al., 2014). Entretanto, a variação sazonal da atividade de forrageio registrada na Caatinga é muito mais acentuada do que a encontrada no ambiente de Mata Atlântica. O forrageio observado na Caatinga chega a ser dez vezes mais frequente nos meses de maior atividade (MEDEIROS et al., 2012), enquanto que na Mata Atlântica a diferença é de menos de três vezes (MEDEIROS et al., 2014), provavelmente devido às maiores flutuações sazonais nas condições ambientais da Caatinga quando comparada à Mata Atlântica (FORMIGONI et al., 2011). Essa variação sazonal da atividade de forrageio das colônias de *Dinoponera quadriceps* se dá através da variação do número de forrageadoras da colônia e não do número de viagens de forrageio que cada operária realiza (MEDEIROS et al., 2014; MEDEIROS; ARAÚJO, 2014).

Os fatores abióticos que afetam a variação sazonal da atividade de forrageio de *Dinoponera quadricaps* diferem entre a Mata Atlântica e a Caatinga, indicando que a mesma espécie pode ser influenciada por fatores ambientais diferentes dependendo das condições do habitat em que ela se encontra. Na Caatinga, as variações sazonais da atividade de forrageio das colônias são negativamente relacionadas à temperatura, enquanto que em Mata Atlântica secundária, o ritmo sazonal de forrageio é negativamente relacionado à umidade. Entretanto, a disponibilidade de presas potenciais está relacionada positivamente ao ritmo sazonal da atividade de forrageio em ambos os habitats, embora a disponibilidade de presas não varie significativamente ao longo do ano na Mata Atlântica secundária (MEDEIROS et al., 2012, MEDEIROS et al., 2014).

Reprodução

As colônias de *Dinoponera* são formadas por operárias morfologicamente similares (MONNIN et al., 1998), sendo todas capazes de se reproduzir sexualmente (MONNIN; PEETERS, 1998), embora apenas uma operária dominante, chamada de alfa, copule e se torne a fêmea reprodutora da colônia, sendo então chamada de “gamergate” (MONNIN; PEETERS, 1998, LENHART et al., 2013). As fêmeas nunca apresentam forma alada, mas os machos são alados e voam para outras colônias para realizar cópula. Fêmeas virgens ou alfas em colônias sem “gamergate” podem sair, ou ir até a entrada do ninho e copular se há um macho presente. O macho toca o corpo e as antenas da fêmea alfa com as antenas e nunca em outras operárias. Com essa identificação, o macho passa a seguir a fêmea alfa ao mesmo tempo em que realiza o boxe antenal sobre a cabeça e antenas dela e tenta montá-la (MONNIN; PEETERS, 1998). Se ocorrer a cópula com a intromissão do aparelho genital do macho, ela pode durar até 70 min, com o macho e a fêmea alfa permanecendo ligados pelo trato genital. Depois de encerrada a cópula, o macho se libera da fêmea ou ela corta o aparelho genital com as mandíbulas.

Em colônias de *Dinoponera*, a monoginia e a monandria aumentam o parentesco entre a prole e, consequentemente, diminuem os conflitos entre a gamergate e as outras operárias (HART; RATNIEKS, 2005). Em colônias de *Dinoponera quadricaps*, a maior parte dos ovos são postos pela

gamergate, mas uma pequena fração dos ovos não fertilizados pode ser posta por operárias subordinadas. Os ovos das operárias subordinadas são geralmente comidos pela gamergate. Entretanto, o desenvolvimento ovariano e a postura de ovos das subordinadas possibilitam uma rápida substituição da gamergate no caso do seu declínio ou de fissão de colônia (MONNIN; PEETERS, 1997).

A reprodução em *Dinoponera* ocorre por meio de fundação de colônia do tipo dependente, em que operárias da colônia parental auxiliam a reprodutora na fundação da nova colônia (MONNIN; PEETERS, 1997, HART; RATNIEKS, 2005, LENHART et al., 2013, MEDEIROS; ARAÚJO, 2014). Em *Dinoponera quadricaps*, a colônia, antes de se dividir em duas, passa por uma fase polidômica, em que ocupa dois ninhos, com fluxo de indivíduos entre eles. A fase polidômica pode durar meses até que sejam formadas duas colônias independentes. As colônias, parental e filha, podem competir fortemente devido à proximidade entre elas. O processo de fissão interfere no comportamento extra-ninho das operárias que, após a fissão, aumentam a frequência de marcação química do substrato, diminuindo em compensação o tempo dedicado ao forrageio durante a atividade extra-ninho. As forrageadoras, que após a fissão têm seu número reduzido à metade, também tendem a permanecer mais próximas do ninho depois do evento de fissão (MEDEIROS E ARAÚJO, 2014).

Essa forma de reprodução gera hierarquia entre a gamergate e as demais operárias. A fêmea alfa e as virgens possuem ovários mais desenvolvidos e maiores quantidades de hidrocarbonetos cuticulares ($9-C_{31}$) que as fêmeas subordinadas (PEETERS et al., 1999). As operárias que estão imediatamente abaixo da gamergate na hierarquia (beta, gama, etc.) podem ovipositar, embora em menor número de ovos (MONNIN; PEETERS, 1997). Contudo a gamergate pode consumir esses ovos provenientes das fêmeas subordinadas. Ela sempre discrimina seus próprios ovos daqueles das demais fêmeas, provavelmente pela quantidade de hidrocarboneto $9-C_{31}$ passado pela cutícula da gamergate. Ainda utilizando os hidrocarbonetos cuticulares, a fêmea alfa pode marcar quimicamente uma fêmea subordinada oponente e esta será punida com agressões feitas por fêmeas de baixo ranking hierárquico, seja com imobilização ou até mutilação (MONNIN; RATNIEKS, 2001).

Divisão de trabalho

A existência de hierarquia também pode ser uma das razões da geração de divisão de trabalho. A divisão de trabalho é uma das características primordiais dos insetos sociais, resultado de um sistema auto-organizado, baseado no suprimento e demanda de operárias para realizar determinadas tarefas (ANDRADE, 2010; WILSON, 1971). Ela é apontada como o fator principal do sucesso ecológico dos insetos sociais e fundamental na organização dessas sociedades por otimizar as atividades dentro da colônia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Todos os insetos sociais apresentam divisão de trabalho reprodutivo, onde um grupo pequeno realiza essa função, geralmente a casta de rainhas, enquanto que as operárias mantêm a colônia, bem como o cuidado com a prole (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). A especialização em castas é uma característica organizacional típica de muitas espécies de formigas, porém, esta característica está pouco presente entre as formigas da subfamília Ponerinae, consideradas comportamental e morfológicamente primitivas (ANDRADE, 2010; DEJEAN; LACHAUD, 1994). Nesta subfamília, a casta de rainhas foi evolutivamente perdida em algumas espécies, e uma ou mais operárias, chamadas de fêmeas alfas, podem acasalar e colocar ovos (PEETERS, 1993, 1997).

Alguns fatores são conhecidos por influenciar a divisão de tarefas entre e dentro castas, como nutrição (SMITH et al., 2011), expectativa de vida (MORÓN et al., 2008), genética (WADDINGTON et al., 2010), experiência (RAVARY et al., 2007; MUSCEDERE et al., 2009) morfologia do indivíduo e idade (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Na subfamília Ponerinae, a maioria dos estudos sobre divisão de tarefas mostra ausência de polimorfismo na casta de operárias e tendência ao polietismo etário (ANDRADE 2010; PEIXOTO et al., 2008).

No polietismo etário, o perfil comportamental de indivíduos mais jovens difere do encontrado em indivíduos mais velhos, seguindo geralmente um padrão em que operárias jovens exercem tarefas dentro do ninho, principalmente o cuidado com imaturos, enquanto as atividades consideradas de maior risco, como o forrageio e a defesa de ninho, são desempenhadas por operárias mais velhas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Esses altos riscos enfrentados por indivíduos que forrageiam, possivelmente impulsionaram a evolução do polietismo etário, uma vez que seria menos

oneroso para a colônia perder ocasionalmente as operárias mais velhas durante as tarefas de alto risco (JEANNE, 1986).

Nas formigas do gênero *Dinoponera*, sabe-se que a divisão de trabalho reprodutivo é mantida por comportamentos de hierarquia de dominância. Subordinadas formam uma hierarquia de dominância não linear, relativamente curta com algumas variações dependendo do tamanho da colônia. Três a cinco operárias ocupam altos postos hierárquicos, sendo a fêmea alfa a reprodutora (*Dinoponera quadriceps*: MONNIN; PEETERS, 1999; ASHER et al., 2013; *Dinoponera australis* e *Dinoponera gigantea*: MONNIN et al., 2003). A idade dos indivíduos influencia no estabelecimento dessa hierarquia (ANDRADE, 2010; PEIXOTO et al., 2008; ANDRADE, 2010), de maneira que operárias mais jovens são mais agressivas e permanecem no topo de hierarquia. Essas operárias tendem a substituir as mais velhas no ranking hierárquico, com exceção apenas da fêmea alfa (MONNIN E PEETERS, 1999; PEIXOTO et al., 2008). São operárias de alto posto que competem por oportunidades de substituir a fêmea reprodutora (MONNIN et al., 2003). Os padrões de comportamento dos indivíduos que fazem parte de uma hierarquia não linear são diferentes dos padrões das demais operárias (MONNIN; PEETERS, 1999; PEIXOTO et al., 2008). Operárias de posto hierárquico inferior têm chances reduzidas de reproduzir e realizam mais tarefas na colônia, para aumentar a sua aptidão inclusiva (MONNIN et al., 2003). Enquanto operárias de posto superior despendem mais tempo próximos aos imaturos, possíveis locais de conflito para estabelecer hierarquia (ASHER et al., 2013).

Em *Dinoponera quadriceps*, formigas de hierarquia alta se dedicam quase que exclusivamente a tarefas relacionadas ao cuidado à prole, sendo esse comportamento associado ao potencial reprodutivo (ASHER et al., 2013), raramente outros indivíduos que não fazem parte do ranking se envolvem nesse tipo de atividade (ANDRADE, 2010; MONNIN; PEETERS, 1999; PEIXOTO et al., 2008). A tarefa de manutenção é realizada por operárias de hierarquia média enquanto que a tarefa de forrageio é realizada por operárias de posição hierárquica baixa (ASHER et al., 2013).

Em *Dinoponera lucida*, resultados sugerem que a idade influencia na divisão de trabalho dessa espécie. Foi observado que operárias jovens realizam com maior frequência comportamentos de cuidado à prole, e os mais velhos as tarefas de

manutenção e forrageio. No entanto, não foi observada a associação entre a idade e o posto hierárquico (PEIXOTO et al., 2008). Estudo com *Dinoponera australis* sugere ainda que o estado nutricional das operárias está associado com a divisão de trabalho em sociedades de formigas em que não existe distinção entre rainhas e operárias. Nesse caso, operárias com menor teor de gordura são mais prováveis de forragear, diferentemente daquelas com um teor de gordura alto que realizam tarefas próximas dos ovos e são capazes de disputar oportunidades reprodutivas (SMITH et al., 2011). Assim, a nutrição da operária seria também um potencial organizador da divisão de trabalho em sociedades de insetos sem rainha, como o gênero *Dinoponera*.

Como visto ao longo deste capítulo, *Dinoponera* é um gênero de formigas com características particulares em relação às demais como ausência de rainhas, hierarquia entre operárias, grande tamanho corporal e forrageio solitário, permitindo estudos ecológico-comportamentais com testes de modelos teóricos. Apesar disso, a maioria das espécies do gênero é ainda muito pouco estudada.

Referências

- ANDRADE, A. C. da S. **Aspectos da Ecologia Comportamental de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)**. 80 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Núcleo de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão – SE, 2010.
- ARAÚJO, A.; RODRIGUES Z. Foraging behavior of the queenless ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, New York, v. 35, p. 159–164, 2006.
- ASHER, C.L.; NASCIMENTO, F.S.; SUMNER, S.; HUGHES, W.O.H. Division of labour and risk taking in the dinosaur ant, *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, Viena, v. 18, p. 121–129, 2013.
- AZEVEDO, D.L.O. **O Papel das Rotas e da Obtenção de Informações Sobre a Eficiência no Forrageio de *Dinoponera quadriceps* em Ambiente Natural**. Dissertação de mestrado em Psicobiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, p. 84, 2009.
- AZEVEDO, D.L.O.; MEDEIROS, J.C.; ARAÚJO, A. Adjustments in the time, distance and direction of foraging in *Dinoponera quadriceps* workers. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 27, p. 177–191, 2014.
- BERNSTEIN, R.A. Foraging strategies of ants in response to variable food density. **Ecology**, Ythaca, v. 56, p. 213–219, 1975.
- CERDÁ, X. Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. **Etologia**, Barcelona, v. 9, p. 15–27, 2001.
- CERDÁ, X.; RETANA, J. Influencia de los factores ambientales sobre la actividad diaria de recolección de la hormiga *Cataglyphis ibérica* (Em.) (Hym.: Formicidae). **Anales de Biología**, Barcelona, v. 15, p. 75–82, 1989.
- TILLBERG C.V.; EDMONDS, B.; FREAUFF, A.; HANISCH, P.E.; PARIS, C.; SMITH, C.R.; TSUTSUI, N.D.; WILLS, B.D.; WITTMAN, S.E.; SUAREZ A.V. Foraging ecology of the tropical giant hunting ant *Dinoponera australis* (Hymenoptera: Formicidae) – evaluating mechanisms for high abundance. **Biotropica**, San Francisco, v. 46, p. 229–237, 2014.
- CROS, S.; CERDÁ, X.; RETANA, J. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. **Écoscience**, Laval, v. 4, p. 269–278, 1997.
- DÉJEAN, A.; LACHAUD, J.-P. Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, Basel, v. 41, n. 2, p. 191–210, 1994.
- FORMIGONI, M.H.; XAVIER, A.C.; LIMA, J.S.S. Análise temporal da vegetação na região do Nordeste através de dados EVI do MODIS. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 21, p. 1–8, 2011.
- FOURCASSIÉ, V.; HENRIQUES, A.; FONTELLA, C. Route fidelity and spatial orientation in the ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae) in a primary forest: a preliminary study. **Sociobiology**, Feira de Santana, v. 34, p. 505–524, 1999.
- FOURCASSIÉ, V.; OLIVEIRA, P.S. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, New York, v. 36, p. 2211–2227, 2002.
- HART, A.G.; RATNIEKS, F.L.W. Crossing the taxonomic divide: conflict and its resolution in societies of reproductively totipotent individuals. **Journal of Evolutionary Biology**, Londres, v. 18, p. 383–395, 2005.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **The Ants**. Cambridge, MA: Harvard University Press, 732 pp. 1990.

- JEANNE, R.L. The evolution of the organization of work in social insects. **Monitore Zoologico Italiano**, Florença, v. 20, p. 119-133, 1986.
- KEMPF, W.W. A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, Petropolis, v. 14, p. 369-394, 1971.
- LENHART, P.A.; DASH, S.T.; MACKAY, W.P. A revision of the giant Amazonian ants of the genus *Dinoponera* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Hymenopteran Research**, Sôfia, v. 31, p. 119-164, 2013.
- MCLEMAN, M.A.; PRATT, S.C.; FRANKS, N.R. Navigation using visual landmarks by the ant *Leptothorax albigipennis*. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 49, p. 203-208, 2002.
- MEDEIROS, J.C. **Ritmo de Atividade de Forrageio de *Dinoponera quadricaps* em Ambiente Natural**. Dissertação de mestrado em Psicobiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, p. 45, 2012.
- MEDEIROS J.C.; ARAÚJO A. Workers' Extra-Nest Behavioral Changes During Colony Fission in *Dinoponera quadricaps* (Santschi). **Neotropical Entomology**, New York, v. 43, p. 115-121, 2014.
- MEDEIROS, J.; ARAÚJO, A.; ARAÚJO, H.F.P.; QUEIROZ, J.P.C.; VASCONCELOS, A. Seasonal activity of *Dinoponera quadricaps* Santschi (Formicidae, Ponerinae) in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 56, p. 81-85, 2012..
- MEDEIROS, J., AZEVEDO, D. L. O., SANTANA, M. A. D., LOPES, T. R. P.; ARAÚJO, A. Foraging activity rhythm of the queenless ant, *Dinoponera quadricaps*, in its natural environment. **Journal of Insect Science**, 14 (220), 2014.
- 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**, New York, v. 24, p. 473-490, 1998.
- MONNIN, T.; PEETERS, C. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadricaps*. **Naturwissenschaften**, Berlim, v. 84, p. 499-502, 1997.
- MONNIN, T.; PEETERS, C. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadricaps*. **Animal Behaviour**, New York, v. 55, p. 299-306, 1998.
- MONNIN, T.; PEETERS, C. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. **Behavioral Ecology**, Oxford, v. 10, p. 323-332, 1999.
- MONNIN, T.; RATNIEKS, F.L.W. Policing in queenless ponerine ants. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, New York, v. 50, p. 97-108, 2001.
- MONNIN, T.; RATNIEKS, F.L.W.; BRANDÃO, C.R.F. Reproductive conflict in animal societies: Hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, New York, v. 54, p. 71-79, 2003.
- MORGAN, R.C. Natural history notes and husbandry of the Peruvian giant ant *Dinoponera longipes* (Hymenoptera: Formicidae). In: **Invertebrates in captivity conference SASI-ITAG**, 1993.
- MORÓN, D.; WITEK, M.; WOYCIECHOWSKI, M. Division of labour among workers with different life expectancy in the ant *Myrmica scabrinodis*. **Animal Behaviour**, New York, v. 75, p. 345-350, 2008.
- MUSCEDERE, M.L.; WILLEY, T.A.; TRANIELLO, J.F. Age and task efficiency in the ant *Pheidole dentata*: young minor workers are not specialist nurses. **Animal Behaviour**, New York, v. 77, p. 911-918, 2009.
- PAIVA, R.V.S.; BRANDÃO, C.R.F. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera* Roger (Hymenoptera Formicidae). **Ethology, Ecology and Evolution**, Florença, v. 7, p. 297-312, 1995.
- PEETERS, C. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In: **Queen Number and Sociality in Insects**. Oxford, Oxford University Press, p. 235-261, (1993)
- PEETERS, C. Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: **The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids**. Cambridge, Cambridge University Press, p. 372-391, 1997.
- PEETERS, C.; ITO, F. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 46, p. 601-630, 2001.
- PEIXOTO, A.V.; CAMPIOLO, S., LEMES, T.N. ; DELABIE, J.H.C. ; HORA, R.R. Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 52, p. 88-94, 2008.

- PEIXOTO, A.V.; CAMPIOLO, S.; DELABIE, J.H.C. Basic ecological information about the threatened ant, *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), aiming its effective long-term conservation. In: TEPPER G.H., Editor. p. 183-213. **Species Diversity and Extinction**. New York, Nova Science Publishers Inc. 2010.
- POL, R.; CASENAVE, J.L. Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the Central Monte Desert, Argentina. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 17, n. 5, p. 647-661, 2004.
- POL, R.G.; LOPEZ, D.E.; CASENAVE, J.; PIRK, G.I. Influence of temporal fluctuations in seed abundance on the foraging behaviour of harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.) in the central Monte desert, Argentina. **Austral Ecology**, Sidney, v. 36, p. 320-328, 2011.
- RAVARY, F.; LECOUTEY, E. ; KAMINSKI, G. ; CHALINE, N.; JAISSON, P. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. **Current Biology**, Amsterdam, v. 17, p. 1308-1312, 2007.
- SMITH, C.R.; SUAREZ, A.V.; TSUTSUI, N.D.; WITTMAN, S.E.; EDMONDS, B.; FREAUFF, A.; TILLBERG, C.V. Nutritional asymmetries are related to division of labor in a queenless ant. **PLoS One**, Washington, v. 6, n. 8, e24011, 2011.
- VASCONCELLOS, A.; SANTANA, G.G.; SOUZA, A.K. Nest spacing and architecture, and swarming of males of *Dinoponera quadricaps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic forest in northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 64, p.357-362, 2004.
- WADDINGTON, S.J.; SANTORELLI, L.A.; RYAN, F.R.; HUGHES, W.O.H. Genetic polyethism in leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology**, Oxford, v. 21, p. 1165-1169, 2010.
- WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press, 1971.
- WILSON, E. O. **Sociobiology**. Londres: Belknap Press of Harvard University Press, 366p. 1980.