19 - Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil

William Fernando Antonialli-Junior
Edilberto Giannotti
Márlon César Pereira
Adolfo da Silva-Melo

SciELO Books / SciELO Livros / SciELO Libros

ANTONIALLI-JUNIOR, WF., *et al.* Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil. In: DELABIE, JHC., *et al.*, orgs. *As formigas poneromorfas do Brasil* [online]. Ilhéus, BA: Editus, 2015, pp. 285-294. 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/).

Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil

William Fernando Antonialli-Junior, Edilberto Giannotti,
Márlon César Pereira, Adolfo da Silva-Melo

Resumo

O estudo de insetos sociais também inclui como forma de expressão de seu repertório comportamental a construção de uma estrutura que abriga e mantém condições ideais para manutenção e desenvolvimento de suas colônias. Um ninho, por definição, é um sistema de passagens e cavidades que se comunicam entre si e com o exterior. Os ninhos das formigas, popularmente chamados de formigueiros, podem ser construídos no chão, superficial ou subterraneamente, em madeiras, no interior de troncos ou mesmo em outras partes de plantas. As formigas também podem se instalar no interior das residências, sob azulejos e pisos, batentes, móveis ou aparelhos eletrodomésticos. Por outro lado, uma mesma espécie pode construir diferentes estruturas, dependendo do ambiente, clima, solo entre outros fatores. As formigas poneromorfas apresentam distribuição cosmopolita contando aproximadamente com 1.700 espécies inseridas em 49 gêneros de seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae. Formigas deste grupo estruturam seus ninhos de maneira relativamente simples. De modo geral, a maioria dos seus ninhos são construídos no solo, chamados

de terrícolas e, neste caso, podem ser construídos subterraneamente ou superficialmente. Ninhos terrícolas subterrâneos típicos de formigas poneromorfas apresentam um único orifício de entrada com um túnel vertical que leva às câmaras horizontais, este sistema de câmaras e galerias simples são escavados, em geral, a poucos metros de profundidade. Ninhos terrícolas superficiais também são construídos por poneromorfas e, neste caso, muitas vezes associados a raízes de plantas, estrutura que deve ajudar a promover condições mais estáveis de temperatura e umidade relativa dentro do ninho. Um terceiro tipo de ninhos construídos por estas formigas são aqueles estruturados em partes orgânicas de vegetais vivos ou mortos, recebendo a terminologia de arborícolas. Neste contexto, destacam-se formigas do gênero *Pachycondyla* Smith 1858 que estruturam seus ninhos em cavidades naturais, ramos secos, cascas e raízes de árvores, atrás do pecíolo de palmeiras, em frutos secos e raízes de bromélias, gomos de bambu e árvores podres. Um traço importante do modelo arquitetônico que pode servir como ferramenta taxonômica é a presença de estruturas diferenciadas em torno ou sobre o orifício de entrada e saída do ninho.

ANTONIALLI-JUNIOR, William Fernando; GIANNOTTI, Edilberto; PEREIRA, Márlon César; SILVA-MELO, Adolfo da. Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. *As formigas poneromorfas do Brasil*. Ilhéus: Editus, 2015. p. 285-294.

Essas estruturas são únicas para cada espécie e, portanto, servem para distingui-las. Algumas espécies do gênero *Ectatomma* Smith 1858 constroem estruturas em forma de chaminé na entrada e/ou saída do ninho, que devem ter a função de evitar a entrada de água no ninho, em períodos mais chuvosos. Os ninhos de poneromorfos, de maneira geral, não apresentam câmaras, que são usadas de forma especializada, ainda que haja relato de espécies de *Ectatomma* que usem sempre as câmaras mais profundas, no solo, para abrigar os imaturos e casos como o de *Pachycondyla striata* Smith 1858, que separam o estágio de pupa dos outros estágios em câmaras diferentes e, ainda, o de *Neoponera villosa* Fabricius 1804, que abrigam larvas de último instar e pupas em folhas mais centrais de bromélias. Ninhos de formigas deste grupo, sobretudo os subterrâneos, são na maioria monodômicos, ou seja, estruturam seus ninhos em um único sítio de nidificação.

Contudo, há casos de ninhos polidômicos, no qual a colônia se fragmenta em mais de um sítio, buscando, sobretudo, otimizar a coleta de recursos. Algumas espécies podem ainda manter associação com outros artrópodes, inclusive outras espécies de formigas, e mesmo vertebrados compartilhando a mesma estrutura do ninho. De fato, há casos de espécies que se apropriam de ninhos pré-existent de outras espécies. Admite-se que várias espécies de formigas incorporam cavidades ou ninhos de outros animais com a finalidade de poupar energia e ampliar sua colônia. Portanto, ainda que a arquitetura de ninho seja uma expressão importante do comportamento das formigas e que sua estrutura, além de estabelecer condições favoráveis para o desenvolvimento e proteção da colônia, também dá noção do contexto evolutivo em que a espécie se encontra, poucos são os trabalhos encontrados na literatura que já investigaram este tema.

Abstract

Nesting biology and nest architecture of poneromorph ants of Brazil - The study of social insects includes, as a form of expression of their behavioural repertoire, the building of a structure that shelters and maintains optimal conditions for the colonies' maintenance and development. A nest is a system of passages and cavities that are connected to each other and with the outside. Ant nests can be constructed on or below the ground, or can occur on wood, inside trunks of trees or in other plant parts. Ants can also live inside houses, under tiles and the floor, in door-jambs, furnishings or household appliances. The same species may build different structures depending on the environment, weather, soil and other factors. The poneromorph ants have a cosmopolitan distribution, with approximately 1,700 species included in 49 genera of six subfamilies. Ants of this group build relatively simple nests. In general, most of their nests are terri-colous and may be constructed on the surface or underground. The typical poneromorph terri-colous nests are underground, and have only

one entrance hole with a vertical tunnel connected to horizontal chambers, which are generally excavated only a few meters deep. Poneromorphs also build superficial terri-colous nests, and in this case they are commonly associated with roots, which may provide a more stable temperature and relative humidity inside the nest. The third kind of nest built by these ants, termed arboricolous, is structured in living or dead plant parts. *Pachycondyla* ants build their nests in natural cavities, dry branches, tree bark and roots, behind the petiole of palm trees, on dried fruit and on bromeliad roots, bamboo canes and rotting tree trunks. A taxonomically important trait of the architectural model is the presence of differentiated structures around or on the entrance and exit hole. These structures are often unique to each species and can therefore be used to distinguish them. Some species of the genus *Ectatomma* build chimney-like structures on the nest entrance and/or exit, which may function to prevent water from entering the nest in rainy periods. Poneromorph nests, in general, do not

have special-purpose chambers, although it has been reported that: some species of *Ectatomma* always use the deepest chambers in the ground to shelter juveniles; that *P. striata* separates the pupae from the other stages in different chambers; and that *P. villosa* shelters larvae of the last instars and pupae in more-central leaves of bromeliads. Most of the nests of ants belonging to this group, especially the underground ones, are monodomic, i.e., they build their nest in only one nesting site. However, there are polydomic nests in which the colony divides itself across more than one site as a strategy to optimize food

collection. Some species are associated with other arthropods, including other ant species and even with vertebrates sharing the same nest structure. In fact, some species appropriate the nests of other species. It is thought that many ant species incorporate cavities or nests of other animals in order to save energy and expand their own colony. Thus, the nest architecture is not only an important expression of ant behaviour, but also in addition to establishing favorable conditions for the development and protection of the colony, gives some idea of the evolutionary context of the species, a subject treated in only a few studies.

1 Características gerais de ninhos

Os animais elaboram construções de muitos formatos, mas só os insetos sociais desenvolvem arquiteturas com alto padrão de sofisticação no reino animal (THERAULAZ et al., 1998). Os cupins, por exemplo, usam ninhos terrícolas ou arborícolas que são verdadeiras fortalezas capazes de promover um ambiente ideal para a vida de suas colônias. Muitas espécies de abelhas são construtoras especializadas em fundar colmeias que além de garantir o bem-estar para seus integrantes, também são usadas para processar e acondicionar alimento para adultos e imaturos em células individualizadas. As vespas sociais constroem ninhos fechados ou abertos, pendunculados ou não, ambos de papelão e, da mesma forma que as abelhas, individualizam os imaturos em células específicas (THERAULAZ et al., 1998).

Em oposição a este modelo, as formigas não separam os imaturos em células como em abelhas e vespas (SUDD; FRANKS, 1987); os ninhos das formigas oferecem um local em que as interações entre adultos-larva e larva-larva não têm obstáculos e, por isso, o ninho é um local propício para a maior parte das interações entre os membros da colônia (STARR, 1991).

Assim a construção e a ampliação do ninho são um conjunto de tarefas que requer operárias para trabalharem juntas, favorecendo a divisão de trabalho, de modo que cada indivíduo execute atividades distintas para completar uma sub-tarefa (ANDERSON; McSHEA, 2001).

Os ninhos de formigas apresentam construções visando uma variação favorável de temperatura, umidade e uma arquitetura que forneça importantes subsídios à sua organização social e cuidados com a prole (SUDD; FRANKS, 1987).

A arquitetura dos ninhos é de fundamental importância para as formigas que habitam ambientes extremos ou abertos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Os ninhos construídos pelas formigas revelam alto investimento em localização, construção e regulação térmica (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Neste sentido, uma arquitetura complexa pode desenvolver um valioso e persistente micro-habitat e normalmente tais características não ocorrem entre os indivíduos que constroem ninhos simples (PEETERS; HÖLLDOBLER, 1995).

As formigas organizam seus ninhos em câmaras para abrigar os adultos e os imaturos. Em muitas espécies de formigas os imaturos são separados em câmaras conforme o estágio de desenvolvimento. Isto se deve aos diferentes níveis de profundidade em que se encontram e que apresentam temperatura e umidade distintas em relação ao período do dia e do ano (SUDD; FRANKS, 1987). O sucesso deste grupo na elaboração destas estruturas é tão grande que diversos outros animais se beneficiam dos ninhos de formigas e os utilizam como locais de alimentação, reprodução ou simplesmente como abrigo no período de inatividade (SUDD; FRANKS, 1987, HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, SÁNCHEZ-PIÑEIRO; GOMES, 1995).

O grupo poneromorfa tem uma distribuição cosmopolita e abriga aproximadamente 1.700 espécies em 55 gêneros de seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae (BOLTON, 2003). Estas formigas são, em geral, consideradas menos derivadas (WHEELER, 1926; WHEELER; WHEELER, 1952; WILSON, 1971; PEETERS, 1997; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005) e constroem seus ninhos de forma relativamente simples (PEETERS et al., 1994; BRAUN et al., 1994). De fato, poucas espécies do grupo das poneromorfos têm ninhos elaborados, como é caso de *Harpegnathos saltator* Jerdon 1851 (PEETERS et al., 1994).

Entendemos por ninhos simples aqueles que são construídos com um número reduzido de câmaras, quase não são ramificados, ou têm somente um eixo vertical que termina em uma câmara, não apresentando organização estrutural e facilidade para acondicionar a cria e o alimento. No entanto, ninhos complexos, além de compartilhar destas características, são também estratégicos, com muitas entradas e/ou saídas para facilitar o acesso, também construídos em locais que permitam a sobrevivência e longevidade da colônia.

2 Classificação dos ninhos

As formigas usam diversas estratégias para construir seus ninhos. Elas geralmente constroem ninhos em ramos secos, cascas e raízes de árvores, atrás do pecíolo das palmeiras, em frutos secos, raízes de bromélias, gomos de bambu, árvores podres ou aproveitam cavidades nas árvores ou no solo (LUEDERWALDT, 1926; MACKAY; MACKAY, 2010), também podem utilizar muitas estruturas produzidas pelo homem, e por isso muitas espécies de formigas são consideradas pragas urbanas.

Os ninhos são arborícolas quando construídos em plantas. Algumas espécies como *Neoponera villosa* Fabricius 1804, por exemplo, nidificam em bromélias do gênero *Aechmea* (LUEDERWALDT, 1926; ZARA; CAETANO, 2003), mas também podem estruturar seus ninhos em outras plantas (FERNANDES et al., 2014), troncos podres, preferencialmente em galerias abandonadas de larvas de coleópteros ou, ainda, no solo (LUEDERWALDT, 1926). De modo geral, o local e padrão de nidificação de *N. villosa* dependem das condições ambientais.

Neoponera curvinodis Forel 1899 pode construir seu ninho arborícola atrás das bainhas do pecíolo de folhas de uma palmeira do gênero *Syagrus* sp., onde há uma cavidade que é aproveitada pelas formigas para elaborar as câmaras utilizando matéria orgânica e/ou areia (FERNANDES et al., 2014).

Um modelo mais derivado de ninho arborícola é o de *Neoponera goeldii* Forel 1912 que geralmente constrói um sistema elaborado de papelão em forquilhas de galhos e neste integra sementes de epífitas, de forma que o sistema radicular destas plantas se desenvolve, reforçando a estrutura do ninho e permitindo que a formiga acrescente sobras de presas e fibras de raízes (ORIVEL et al., 1998).

Algumas espécies do gênero *Odontomachus* Latreille 1804, como *Odontomachus hastatus* Fabricius 1804, também são arborícolas e, neste caso, nidificam entre as raízes de bromélias epífitas fixadas em árvores e, na maioria das vezes, preferem a espécie *Vriesea procera*, no entanto só ocupam os espaços entre os tufo de raízes fasciculares, sem estruturar, de fato, um sistema de câmaras e galerias (CAMARGO; OLIVEIRA, 2012).

Gnamptogenys moelleri Forel 1912 também nidifica em bromélias, mas não tem preferências por nenhuma espécie destas plantas (COGNI; OLIVEIRA, 2004). O mesmo vale para *Hypoconera distinguenda* Emery 1890 e *Hypoconera foeda* Forel 1893 que abrigam suas colônias entre raízes de epífitas (LUEDERWALDT, 1926).

É fato, então, que muitas espécies de poneromorfos não realizam nenhum tipo de construção. Essas formigas podem, simplesmente, ocupar espaços disponíveis em galhos podres ainda fixos nas árvores, como é o caso de *Pachycondyla harpax* Fabricius 1804, que vive entre a casca e o tronco de árvores, ou também associadas às raízes de epífitas (LUEDERWALDT, 1926), entre raízes de gramíneas ou mesmo em galerias abandonadas de ninhos de outras espécies.

Colônias de *Neoponera inversa* Smith 1858 são encontradas em vagens de cacau podres na serapilheira e também em buracos na própria árvore (HEINZE et al, 2001; KOLMER; HEINZE, 2000). Também há registro de colônias de *N. inversa* (FERNANDES et al., 2013) e *Neoponera apicalis* Latreille 1802 (DELABIE et al., 2008) em galhos ou troncos caídos na superfície do solo.

As formigas do gênero *Typhlomyrmex* Mayr 1862 podem nidificar e forragear no solo ou em madeiras podres. *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr 1862 vive exclusivamente em troncos de árvores

mortas enquanto que *Typhlomymex meire* Lacau, Villemant; Delabie 2004 vive associada a ninhos de cupins (*Syntermes grandis*), onde constrói pequenas câmaras para acondicionar larvas e pupas (BROWN, 1965; LACAU et al., 2001; LACAU et al., 2004).

Existem, ainda, casos de espécies que vivem em áreas urbanas e podem nidificar em fissuras de edificações como *Leptogenys propofalcigera* Smith 1858, por exemplo (FREITAS, 1995).

Quando construídos no solo, os ninhos são denominados de terrícolas, apresentando sistemas elaborados ou reutilizados pelas formigas como abrigo. Alguns ninhos, como o de *Pachycondyla striata* Smith 1858 são distribuídos no acamamento do solo e são construídos em locais sombreados e próximo das árvores, formando um sistema de câmaras superficial ao solo (LUEDERWALDT, 1926; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010).

Por outro lado, os ninhos subterrâneos podem apresentar um sistema de câmaras e galerias que varia de acordo com a espécie e mesmo com o tipo de ambiente onde a colônia nidifica.

3 Sistemas de câmaras e galerias

Para a maioria das espécies de formigas terrícolas a estrutura do ninho envolve um orifício de entrada-saída ou olheiro, além de túneis ou galerias que dão acesso a um complexo sistema de câmaras.

Os representantes Neotropicais de poneromorfos geralmente constroem ninhos subterrâneos pouco elaborados, com arquitetura simples, construindo um número relativamente pequeno de câmaras, às vezes só modificando e aumentando cavidades naturais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; JAFFÉ, 1993; PEETERS et al., 1994). Os ninhos de *Ectatomma planidens* Borgmeier 1939, por exemplo, apresentam no máximo quatro câmaras interligadas por um sistema relativamente simples de túneis e ou galerias (ANTONIALI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2001). Entretanto, estruturas mais complexas podem ocorrer em algumas espécies como *Dinoponera quadriceps* Kempf 1971, que podem construir ninhos com até 16 câmaras (VASCONCELLOS et al., 2004).

Em geral, formigas de solo aumentam o número de câmaras de acordo com o aumento da população da colônia, como já descrito para *Ectatomma vizottoi* Almeida Filho 1987 (VIEIRA et al., 2007) e *D. quadriceps* (VASCONCELLOS et

al., 2004). A profundidade de seus ninhos varia, então, de acordo com a quantidade de câmaras; contudo são, de fato, relativamente pouco profundos, como no caso de *Odontomachus bauri* Emery 1892 (CAETANO et al., 2002), que são considerados superficiais. Em *D. quadriceps*, os ninhos são considerados pouco profundos, variando entre 0,10 a 1,2m de profundidade (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; VASCONCELLOS et al., 2004). No entanto, há casos como o de *E. vizottoi*, cujos ninhos podem chegar até 3,6m de profundidade (VIEIRA et al., 2007).

Em geral, formigas poneromorfas constroem seus ninhos com um único orifício de entrada-saída como nos casos de *Ectatomma brunneum* Smith 1858 (LA POLLA et al., 2003) e *E. vizottoi* (VIEIRA et al. 2007). Algumas espécies constroem, ao redor destes orifícios, estruturas peculiares na forma de chaminés, com solo e/ou trama de vegetais, como no caso de *Ectatomma opaciventre* Roger 1861, que provavelmente funcionam como barreira à entrada de água na época de chuva e que acabam funcionando como traço taxonômico para separação de espécies. Variações a esse padrão podem ser vistas em ninhos de *D. quadriceps* em que aproximadamente 20% dos ninhos apresentam dois orifícios de entrada-saída (VASCONCELLOS et al., 2004). Entretanto, casos mais extremos podem ser vistos em ninhos de *Dinoponera gigantea* Perty 1833, cujos ninhos podem apresentar de um a oito orifícios de entrada-saída. Nessa espécie, as colônias são estruturadas na base de árvores e orifícios de entradas-saída não formam montículos dando uma aparência conspícua junto ao chão (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002). Ninhos de *Neoponera marginata* Roger 1861 podem conter até 11 orifícios de entradas e saída (LUEDERWALDT, 1926; LEAL; OLIVEIRA, 1995) e os de *P. striata* podem apresentar até 20 (LUEDERWALDT, 1926; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010).

A disposição interna de câmaras de ninhos subterrâneos de formigas deste grupo parece seguir um padrão básico, independente da profundidade que atinjam, com câmaras dispostas verticalmente uma abaixo da outra, conectadas por um único túnel, também disposto na vertical ou ligeiramente inclinado, como em *E. brunneum* (LA POLLA et al., 2003), *E. planidens* (ANTONIALI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2001), *E. opaciventre* (ANTONIALI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997) e *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007). Contudo, pode haver exceções como no caso de algumas espécies

de *Odontomachus* (BROWN, 1976; 1978; FERNANDEZ, 2003), que constroem um sistema interno de câmaras e túneis ramificados e superficiais aproveitando espaços entre o solo e raízes de plantas. Há, ainda, o caso de *Dinoponera australis* Emery 1901 (PAIVA; BRANDÃO, 1995), cuja disposição das câmaras segue os espaços entre raízes de plantas, geralmente na forma helicoidal. Outra exceção ao padrão geral de ninhos de poneromorfos é a presença de estruturas definidas como apêndices, encontrados em ninhos de *E. vizottoi* geralmente conectados às últimas câmaras, onde são encontrados detritos das colônias, ou seja, compartimentos específicos para depósitos de lixo (VIEIRA et al., 2007). Por outro lado, é possível que essas estruturas representem uma escavação em andamento, ou uma ampliação de câmara, como sugerido por Lapola et al. (2003).

De fato, várias espécies de poneromorfos estruturam seus ninhos associados a raízes de plantas. Esse é o caso para a maioria das espécies de *Dinoponera*; porém, isso pode estar relacionado ao ambiente em que esta colônia está localizada. Em *D. quadriceps*, que ocorre na Caatinga e Cerrado, os ninhos estão estritamente associados às árvores e, segundo alguns autores, isto seria uma estratégia para amenizar as condições de temperatura interna do ninho (DANTAS-DE-ARAUJO; JAISSON, 1994). No entanto, esta mesma espécie, quando em ambiente de Mata Atlântica, não associa seus ninhos a plantas (VASCONCELLOS et al., 2004). Além de *Dinoponera*, outras espécies utilizam as raízes de plantas para associar seus ninhos, como é o caso de algumas espécies de *Ectatomma*, *Neoponera*, *Pachycondyla* e *Paraponera* Smith 1858 (YOUNG; HERMANN, 1980; DELABIE, 1990; PAIVA; BRANDÃO, 1995; FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). Em ninhos de *P. striata*, apesar do sistema de câmaras relativamente simples típico de outras poneromorfos, parte das câmaras ocupam espaços disponíveis abaixo das tramas superficiais das raízes, enquanto outras se distribuem sob a camada de serapilheira (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). Raízes, nesses casos, reforçam a estrutura do ninho, bem como ajudam na termorregulação das câmaras.

De forma geral, o sistema de câmaras e galerias de ninhos subterrâneos destas espécies é impregnado com uma substância provavelmente proveniente da glândula salivar e metapleurar, que tem como função impermeabilizar o chão e paredes e também evitar a proliferação de microorganismos (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI,

1997; 2001; LA POLLA et al., 2003; VIEIRA et al., 2007). Mesmo em casos em que a espécie constrói seus ninhos associados a plantas, como no caso de *N. villosa*, que constroem seus ninhos entre espaços disponíveis entre folhas de bromélias, estas estruturas são recobertas com solo misturado a esta substância (CAETANO et al., 2002).

O formato das câmaras dos ninhos subterrâneos da maioria das espécies não segue um padrão definido, podendo apresentar variação, desde formas irregulares, como nos casos de *D. quadriceps* (VASCONCELLOS et al., 2004), *E. brunneum* (LA POLLA et al., 2003) e *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997) até casos como os ninhos de *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007) que podem apresentar formas variadas, podendo ser retangulares, hexagonais com dois lobos, ou mesmo irregulares (VIEIRA et al., 2007).

As poneromorfos não costumam fazer uso especializado das câmaras dos ninhos, como no caso de formigas cortadeiras (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990) que podem distribuir seus imaturos em câmaras diferentes de acordo com seus estágios. Estas espécies também costumam usar câmaras específicas para depositar os dejetos das colônias, evitando assim a autocontaminação e ao mesmo tempo servindo como fonte de calor, uma vez que estas câmaras, em geral, são as mais profundas. Esta última estratégia, no entanto, é seguida por algumas espécies de poneromorfos, como *E. brunneum* e *E. vizottoi*, que segundo Lapola et al. (2003) e Vieira et al. (2007), usam as últimas câmaras como depósito de lixo com estes mesmos objetivos.

Existem, ainda, como representantes das poneromorfos aquelas que podem ser consideradas nômades e não apresentam ninhos fixos, se deslocando em busca de locais com melhores recursos e, eventualmente, contruindo abrigos temporários, com uma mistura de pedaços de galhos, folhas e material próprio da colônia, como no caso de algumas espécies de *Leptogenys* (FLETCHER, 1971; DUNCAN, 1992).

4 Estratégias de nidificação envolvendo a fragmentação da colônia

Em alguns casos, colônias maduras de formigas podem ocupar mais de um sítio de nidificação, desenvolvendo uma estratégia de fragmentação da colônia conhecida como polidomia. De acordo com Hölldobler; Wilson (1990), um ninho polidômico é uma estrutura central, na qual operárias, rainhas e

imaturos convivem, acrescido de unidades secundárias conhecidas como ninhos satélites, os quais podem conter parte das operárias e imaturos pertencentes a estrutura principal. A polidomia poderia ser vista como uma estratégia (temporária ou permanente) adotada por algumas formigas para minimizar prejuízos que poderiam acometer uma colônia que se estrutura em um único sítio de nidificação (DEBOUT et al., 2007). Além disso, é possível que a estratégia de nidificação polidômica, por posicionar fragmentos da colônia em área mais ampla, permita otimizar a exploração de recursos pela colônia (LASKIS; TSCHINKEL, 2009). Entretanto, a polidomia envolve maior custo para a distribuição de recursos e necessidade de mecanismos mais eficientes de comunicação entre as subunidades (CROZIER; PAMILO, 1996).

Suspeita-se que a polidomia em poneromorfos seja mais uma estratégia facultativa do que obrigatória. Algumas colônias de *Centromyrmex alfaroi* Emery 1890, que são especializadas na predação de cupins, habitam os cupinzeiros e podem ocupar espaços diferentes dentro desta estrutura (DELABIE, 1995; DEJEAN; FÉNÉRON, 1999).

A polidomia em poneromorfos pode ocorrer tanto em espécies terrícolas quanto em arborícolas, entretanto há poucos casos descritos. Casos de polidomia em poneromorfos brasileiras já foram descritos nas espécies *D. gigantea*, *Prionopelta modesta* Forel 1909, *Paraponera clavata* Fabricius 1775, *Odontomachus mayi* Mann 1912, *N. goeldii* e *Ectatomma tuberculatum* Olivier 1792 (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; DEBOUT et al., 2007; ZINCK et al., 2008) e *E. opaciventre* (TOFOLO et al., 2014).

D. gigantea, por exemplo, de acordo com Fourcassié; Oliveira (2002), é uma espécie que pode apresentar certo grau de polidomia, provavelmente porque se dispersa por fissão; assim, colônias nidificadas em locais próximos têm um alto grau de parentesco. *Neoponera goeldii* também pode estruturar seus ninhos em polidomia, de acordo com as condições ambientais (DENIS et al., 2006). Segundo Tofolo et al. (2014), *E. opaciventre* apresenta uma distribuição espacial de seus ninhos que pode explicar a fragmentação de suas colônias, permitindo assim reduzir a competição intra-específica.

5 Ocupação de ninhos de poneromorfos por outros animais

Interações envolvendo formigas em seus ninhos e outros animais, sobretudo artrópodes, estão

entre as formas mais variáveis e complexas daquelas que têm sido descritas para as interações envolvendo outros insetos sociais. A interação pode envolver desde a ocupação facultativa do ninho, associação para o uso conjunto de um mesmo espaço, até casos mais específicos como aqueles envolvendo parasitismo social facultativo ou obrigatório (KUTTER, 1950).

A ocupação de ninhos de formigas poneromorfos por parte de outros artrópodes já foi documentada em espécies como *D. quadriceps*; *E. opaciventre*, *E. planidens*, *E. brunneum* e *E. vizottoi* (VASCONCELLOS et al., 2004; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 1997; ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2001; LA POLLA et al., 2003; VIEIRA et al., 2007). Estudos mostram que ninhos destas formigas podem abrigar desde pequenos invertebrados como isópodes, diplópodes ou hemípteros, até outras espécies de formigas que buscam abrigo ou até mesmo recurso. Por exemplo, ninhos de *D. quadriceps* (VASCONCELLOS et al. 2004), *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997), *E. brunneum* (LA POLLA et al., 2003) e *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007) podem abrigar uma diversidade significativa de outros invertebrados como aranhas, cupins, pequenos moluscos e outras espécies de formigas menores. Estes inquilinos, em grande parte, não são predados ou expulsos pelas formigas hospedeiras, o que permite, dessa forma, sua sobrevivência nos ninhos. Nesses casos, os autores discutem que esses inquilinos são tolerados pelas formigas hospedeiras porque seu tamanho é relativamente pequeno, tornando-os inconspícuos ou por que são impalatáveis, como nos casos de alguns diplópodes e hemípteros.

Vasconcellos et al. (2004) observaram que ninhos de *D. quadriceps* podem ser ocupados por diferentes tipos de inquilinos em diferentes locais de sua estrutura. Os autores observaram desde aranhas, encontradas quase sempre em câmaras abrigando imaturos, diferentes espécies de cupins, sobretudo associados às câmaras de detritos, até pequenos moluscos encontrados em diferentes partes do ninho.

Casos de poneromorfos dividindo o mesmo espaço com outras espécies de formigas já foram descritos, por exemplo, em ninhos de *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR et al., 1997), nos quais podem ser encontradas espécies menores de formigas. Neste caso, as duas espécies compartilham estruturas do ninho. No entanto, não há nenhuma evidência que ocorra qualquer tipo de interação harmônica ou desarmônica entre elas.

Em alguns casos, os ninhos podem ser ocupados por outras espécies que se alimentam ou parasitam as formigas, como é o caso de vespas da família Eucharitidae que parasitam pupas de *Dinoponera lucida* Emery 1901 (BUYS et al., 2010).

6 Considerações finais

Ainda que a arquitetura de ninho seja uma expressão importante do comportamento das formigas e que sua estrutura estabeleça condições favoráveis para o desenvolvimento e proteção da colônia, poucos são os trabalhos encontrados na literatura que já investigaram este tema.

Contudo, é possível reconhecer um padrão geral no qual as formigas poneromorfas estruturam seus ninhos, tanto no solo como associados a plantas ou mesmo a outras estruturas. São normalmente pouco complexos, com raras exceções, apresentando um sistema simples de câmaras e galerias, pouco profundos e sem especialização das câmaras.

Algumas destas formigas, por outro lado, podem estabelecer a estratégia de fragmentar suas colônias em mais de um sítio de nidificação, dependendo das condições do ambiente, permitindo à colônia otimizar a exploração de recursos. Podem, ainda, abrigar uma variedade de outros animais, sobretudo, outros artrópodes, estabelecendo relações ecológicas importantes.

Portanto, é determinante conhecer como e por que as formigas elaboram estas estruturas para que se torne possível usar estas informações na compreensão da evolução do comportamento social neste grupo de insetos.

Referências

ANDERSON, C.; MCSHEA, D. W. Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest. **Insectes Sociaux**, v.48, p. 291-301, 2001.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Advanced Zoology** v. 18, p. 64-71, 1997.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v. 38, n. 3ª, p. 475-486, 2001.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v.71, p. 1-103, 2003.

BRAUN, B.; PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B. The giant nest of the African stink ant *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae, Ponerinae). **Biotropica**, v. 26, n.3, p. 308 – 311, 1994.

BROWN, W. L. JR. A supplement to the world revision of *Odontomachus* (Hymenoptera, Formicidae). **Psyche** v, 84, p. 281-285, 1978.

BROWN, W. L. JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. **Studia Entomologica**, v. 19, p. 167-171, 1976.

BROWN, W. L. JR. Contributions to a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomymecini (Hymenoptera). **Psyche**, v. 72, p. 65-78, 1965.

BUYS, S. C.; CASSARO, R.; SALOMON, D. Biological observations on *Kapala* Cameron 1884 (Hymenoptera Eucharitidae) in parasitic association with *Dinoponera lucida* Emery 1901 (Hymenoptera Formicidae) in Brazil. **Tropical Zoology**, v. 23, p. 29-34, 2010.

CAETANO, F. H.; JAFFÉ, K.; ZARA, F. J. **Formigas: Biologia e Anatomia**. Araras S. P., Grafica e Editora Topázio, 131p. 2002.

CAMARGO, R. X.; OLIVEIRA, P. S. Natural History of the Neotropical Arboreal Ant, *Odontomachus hastatus*: Nest Sites, Foraging Schedule, and Diet. **Journal of Insect Science**, v. 12 (48), p. 1-9, 2012.

COGNI, R.; OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 51, p. 123-130, 2004.

CROZIER, R. H.; PAMILO, P. **Evolution of social insect colonies: Sex allocation and kin selection**. Oxford University Press. 306p. 1996.

DANTAS DE ARAUJO, C. Z.; JAISSE, P. Modes de fondation des colonies chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Actes Coll. **Insectes Sociaux**, v. 9, p. 79-88, 1994.

DEBOUT, G.; SCHATZ, B.; ELIAS, M.; MCKEY D. Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 90, p. 19-348, 2007.

- DEJEAN, A.; FÉNERON, R. Predatory behaviour in the ponerine ant *Centromyrmex bequaerti*: a case of termitolesty. **Behavioural Processes**, v. 47, p. 125 – 133, 1999.
- DELABIE J. H. C., MARIANO C. S. F., MENDES L. F., POMPOLO S. G. FRESNEAU D. Problemas apontados por estudos morfológicos no gênero *Pachycondyla* na região neotropical: o caso do complexo *apicalis*. pp 197–222. In: E. F. VILELA; I. A. SANTOS; J. H. SCHOEREDER; J. E. SERRÃO; L. A. O. CAMPOS; J. LINO-NETO (eds.) **Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação**, UFV Ed. Viçosa, MG. 442p. 2008.
- DELABIE, J. H. C. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp (Isoptera, Termitidae, Nasutermitinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 39, p. 605-609, 1995.
- DELABIE, J. H. C. The ant problems of cocoa farms in Brazil. p. 555–569. In: R. K. VANDER MEER; K. JAFFE; A. CEDEÑO (eds.) **Applied Myrmecology: A World Perspective**, Westview Press, Boulder, Colorado, USA, 741 p. 1990.
- 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.
- DUNCAN, F. 1992 Foraging strategy of *Leptogenys nitida* (Hymenoptera: Formicidae). pp. 319-323. In: J. BILLEN. **Biology and Evolution of Social Insects**. Leuven University Press. 390p. 1992.
- FERNANDES, I. O.; DE OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, J. H. C. Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. **Myrmecological News**, v. 19, p. 133-163, 2014.
- FERNANDEZ, F. **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. XXVI + 398 p. 2003.
- FLETCHER, D. J. C. The glandular source and social functions of trail pheromones in two species of ants *Leptogenys*. **Journal of Entomology (A)**, v. 46, p. 27-37, 1971.
- FOURCASSIÉ, V.; P. S. OLIVEIRA. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, v. 36, p. 2211-2227, 2002.
- FREITAS, A. V. L. Nest relocation and prey specialization in the ant *Leptogenys propefalcigera* Roger (Formicidae: Ponerinae) in an urban area in southeastern Brazil. **Insectes Sociaux**. v. 42, p. 453-456, 1995.
- 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.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge, UK, 732 p, 1990.
- JAFFÉ, K. C. **El Mundo de las Hormigas**. Baruta, Equinoccio, 188p. 1993.
- KOLMER, K.; HEINZE, J. Comparison between two species in the *Pachycondyla villosa* complex (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Basiliensia**, v. 22, p. 219 – 222, 2000.
- KUTTER, H. 1950. Über eine neue, extrem parasitische Ameise. 1. Mitteilung. Mitt. Schweiz. **Entomologia Generalis** v. 23, p, 81-94, 1950.
- LACAU, S.; FRESNEAU, D.; DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B.; MONTREUIL, O.; VILLEMANT, C. Uma nova associação entre as larvas mirmecófilas de duas espécies de Lampyridae (Insecta: Coleoptera) e a formiga *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr, 1862 (Formicidae, Ponerinae). In: **Anais do XV Encontro de Mirmecologia**, IAPAR, Londrina, Parana, p. 239–241. 2001.
- LACAU, S.; VILLEMANT, C.; DELABIE, J. H. C. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). **Zootaxa**, v. 678, p. 1–23, 2004.
- LA POLLA, D. M., ANTONIALI-JUNIOR, W. F., GIANNOTTI, E. Arquitetura de ninhos da formiga Neotropical *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ponerinae). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 5, n. 2, p. 177-188, 2003.
- LASKIS, K. O.; TSCHINKEL, W. R. The seasonal natural history of the ant, *Dolichoderus mariae*, in northern Florida. 26pp. **Journal of Insect Science**, v. 9, n. 2, p. 2-26, 2008.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavior 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.
- LUEDERWALDT, H. Observações biológicas sobre formigas brasileiras especialmente do estado de São Paulo. **Revista do Museu Paulista**, v.14, p.185-304, 1926.

- MACKAY, W.; E. MACKAY. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Edwin Mellen Press, xii + 642 p. 2010.
- ORIVEL, J.; DEJEAN, A.; ERRARD, C. Active role of two Ponerinae ants in the elaboration on ant gardens. **Biotropica**, v.30, n. 3, p. 487-491.1998.
- ORIVEL, J.; ERRARD, C.; DEJEAN, A. Ant gardens: Interspecific recognition in parabiotic ant species. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 40, p. 87 – 93, 1997.
- 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**, v. 7, p. 297-312, 1995.
- PEETERS, C. Morphologically ‘primitive’ ants; comparative view of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: J. Choe; B. Crespi (eds.) **The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids**. Cambridge: Cambridge university press. p. 372-391. 1997.
- PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B. Reproductive cooperation between queens and their mated workers: the complex live history of an ant with a valuable nest, **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 92, p. 10977-10979, 1995.
- PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B.; MOFFETT, M.; Ali, T. M. M. “Wall papering” and elaborated nest architecture in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. **Insectes Sociaux**, v. 41, n. 2, p. 211-218, 1994.
- SÁNCHEZ-PIÑEIRO, F.; GÓMES, J.M. Use of ant-nest debris by darkling beetles and other arthropod species in an arid system in south Europe, **Journal of arid Environments**, v.31 p. 91-104, 1995.
- SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 57, p. 17-22, 2010.
- STARR, C. K. The nest as the locus of social life, p. 520-539. In: K. G. ROSS; R. W. MATTHEWS (eds.). **The Social Biology of Wasps**. New York, Cornell University Press, XVIII+ 678p. 1991.
- SUDD, J. H., FRANKS, N. R. **The Behavioural Ecology of Ants**. New York. Chapman and hool, p. 206, 1987.
- THERAULAZ, G.; BONABEAU, E.; DENEUBOURG, J. L. The origin of nest complexity in social insects. **Complexity**, v. 3, p. 15–25, 1998.
- TOFOLO, V. C., GIANNOTTI, E., NEVES, E. F., ANDRADE, L. H. C., LIMA, S. M., SÚAREZ, Y. R.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Polydomy in the ant *Ectatomma opaciventre*. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 21, p. 1-16, 2014.
- VASCONCELLOS, A.; SANTANA, G.G.; SOUZA, A.K. Nest spacing and architecture and warming of males of *Dinoponera quadricaps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic Forest in Northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, p. 357–362, 2004.
- VIEIRA, A. S., ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; FERNANDES, W. D. Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, n. 4, p. 489-493, 2007.
- WHEELER, D. E. **Ants, their Structure, Development and Behavior**. Columbia University, p. 663, 1926.
- WHEELER, G. C., WHEELER, J. The ant larvae of the subfamily Ponerinae. Part II. **The American Midland Naturalist Journal**, v. 48, n.3, p. 604-672, 1952.
- WILSON, E.O. **The Insect Societies**. The Belknap Press Harvard University Press, p. 548, 1971.
- WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of ants: A phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the Natural Academy of Science USA**, v.102, p.7411-7414. 2005.
- YOUNG, A.; HERMANN, H. R. Notes on foraging of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Journal of Kansas Entomological Society**, v. 53, p. 35-55, 1980.
- ZARA, F. J.; CAETANO, F. H. Ultramorphology and histology of the larval salivary gland of *Pachycondyla villosa* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae, Ponerinae). **Neotropical Entomology**, v. 32, n.1, p. 59-68. 2003.
- ZINCK, L.; HORA, R. R.; CHALINE, N.; JAISSE, P. Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 126, p. 211-216, 2008.