

Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga *Ectatomma quadridens* (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae)

William Leslie Overall

RESUMO — Observações sobre o comportamento de indivíduos de *Ectatomma quadridens*, marcados individualmente mostram três maneiras de recrutamento: (1) a excitação de operárias que saem do ninho, depois da entrada de formigas carregando presas, mas que não seguem qualquer caminho estabelecido pelas formigas caçadoras; (2) a saída do ninho de uma ou poucas formigas que seguem a formiga caçadora que regressa ao lugar da captura da última presa; e (3) a saída de várias formigas que seguem uma trilha estabelecida pela primeira formiga caçadora quando esta regressou do lugar da captura ao ninho. Uma formiga, ao capturar cupins (*Armitermes neotenicus*), usados como isca, leva-os ao ninho, ali permanecendo somente entre 12 e 120 segundos, regressando depois à isca numerosas (até 24) vezes em seguida. Observações de colônias nas quais se constatou, ao mesmo tempo, comportamento de caçar e de carregar terra para fora do ninho, indicam que formigas individuais marcadas se dedicam a um só tipo de trabalho durante um dia e durante períodos de até 4 dias. A constatação de haver algumas operárias em cada colônia nunca encontradas fora do ninho leva à conclusão que existem formigas especializadas em desempenhar tarefas "caseiras". Tentativas de estimular o comportamento caçador em formigas "escavadoras", através de oferta de presas, não tiveram êxito. Há evidência de uso de trilhas químicas durante a emigração da colônia para um novo lugar de nidificação. Notou-se o comportamento de carregamento social de adultos na posição "parasol" durante a emigração, quando o grupo de carregadores é específico, e esporádica-

mente quando não foi possível definir o grupo de formigas carregadoras. Propõe-se que a organização de trabalho em *Ectatomma quadridens* se baseia em castas comportamentais.

INTRODUÇÃO

A organização social de colônias de formigas cuja casta operárias é monomórfica apresenta algumas questões ainda não respondidas, uma vez que a especialização de formigas para exercer várias funções seria baseada em desenvolvimento e aprendizagem individuais, fatores difíceis de isolar entre si. A divisão de indivíduos por tarefas, de maneira a possibilitar o suprimento das necessidades de uma colônia para alimentação, defesa, construção e manutenção do ninho, atenção à prole, etc., que Wilson (1971) e Oster & Wilson (1978) chamaram de "ergonomics" e Wheeler (1928) de "superorganism", é ainda pouco estudada em formigas da subfamília Ponerinae, especialmente na natureza. *Ectatomma quadridens* foi escolhida para estudo da sua divisão de trabalho e organização de atividade forrageira por sua abundância na Amazônia e por seu comportamento, que logo se revelou mais variado do que geralmente aceito. O comportamento desta espécie é chave para entender seu êxito ecológico, tendo ocupado a metade do continente sul-americano.

MATERIAIS E MÉTODOS

Este estudo foi realizado em 1980, 1981 e 1982, principalmente nas épocas de seca, nos Municípios de Benevides e Ananindeua, perto da cidade de Belém do Pará. Observações avulsas foram feitas, antes e durante o estudo, em viagens a Tucuruí, Paragominas, Itaituba (Parque Nacional da Amazônia) e Conceição do Araguaia, no Estado do Pará, e Bacabal, no Estado do Maranhão. Experimentos em colônias foram conduzidos na Fazenda Morelândia, Município de Benevides, Pará. Em geral, as colônias estudadas se localizavam em pastagens, campos ou margens de estradas e foram encontradas seguindo formigas que aceitaram presas.

E. quadridens é sensível à vibração de passos na área perto do ninho; foram feitas observações quando ninguém havia passado perto do lugar. A marcação das formigas foi feita com vários tipos de tinta; o material mais bem sucedido foi tinta para tecidos, tipo acrílico, aplicada com a ponta de uma folha de capim, em vez de pincei. Com prática, foi possível pintar uma pequena mancha de cor no tórax, cabeça e/ou abdômen da formiga, quando estava parada, sem necessidade de separá-la. Foram utilizados até três cores ao mesmo tempo, permitindo acompanhar as atividades de até 18 formigas. As manchas de tinta permaneceram até 10 dias num caso, sugerindo que a espécie talvez não tenha o hábito de limpar o corpo de outros indivíduos da colônia.

Durante o estudo, muitas colônias se mudaram dos ninhos. A migração natural nunca foi observada e não se sabe quais as condições que fazem a colônia abandonar o ninho com sua prole. A escavação de um ninho, com objetivo de colecionar machos e outras formigas, freqüentemente estimulou a migração. Para estudos da organização de trabalho, particularmente o transporte de ovos, larvas, pupas e adultos e a seleção de um novo sítio de nidificação, foram abertos ninhos com uma pá, até que a câmara mais profunda, geralmente aquela contendo as formas imaturas, tivesse sido exposta. Durante a migração resultante, as formigas foram marcadas conforme a tarefa que desempenhavam. Foi provocada migração em cinco colônias e duas vezes em cada uma de duas colônias, num total de sete ocasiões.

A existência de trilhas utilizadas pelas formigas foi obtida por inferência. A rota de uma formiga foi marcada com palitos a cada 15 ou 20 cm. Somente pela passagem da mesma ou de uma outra formiga, a uma distância de menos de 1 cm dos palitos, foi concluída a existência de uma trilha química. Em geral, formigas carregando presas mostraram menos fidelidade à trilha que formigas com as mandíbulas desocupadas; assim, o trajeto do ninho à isca (geralmente entre 1 e 3,5 m) foi utilizado preferencialmente nos experimentos sobre marcação de trilhas.

Foi constatado recrutamento quando uma segunda formiga seguiu uma primeira, ou uma trilha estabelecida pela primeira,

em lugar da isca, ou quando houve um aumento no número de formigas saindo do ninho logo depois da entrada de uma ou mais formigas transportando presas. Este último tipo de recrutamento tem sido confundido sob o termo "facilitação social" ("social facilitation"; cf. Wilson, 1971, p. 297), mas a falta de orientação fora do ninho não pode negar o reforço dado à busca de alimentos nos arredores do ninho. Assim, do ponto de vista do seu efeito, tal estimulação de outras formigas a sair do ninho é recrutamento.

As iscas utilizadas para atrair e treinar *E. quadridens*, inicialmente, foram gafanhotos e baratas pequenas, comumente capturados pelas formigas; estes foram substituídos por cupins, quando foi vista uma colônia de *E. quadridens* atacar um cupinzeiro inadvertidamente aberto com um machado, algumas horas mais cedo. Várias espécies de cupins foram oferecidas; a mais aceita foi *Armitermes neotenicus* Holmgren, cujos operários e formas reprodutivas não resistiram ao assalto das formigas, e cujos soldados se retiraram do cenário de batalha. As formigas geralmente ferrovavam dois ou três cupins, colocando-os, um de cada vez, ao lado da isca, para serem transportados ao ninho, de maneira a lembrar o comportamento de *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *commutata* (Roger), formiga predatória especializada em capturar operários de *Syntermes* spp. (Wheeler, 1939). A agilidade de *E. quadridens* em caçar os cupins oferecidos como isca apoia a hipótese que esta formiga é predador facultativo de cupins. Ademar G. Bandeira (pers. com, 1982) coletou vários exemplares de *E. quadridens* caçando cupins, durante suas pesquisas sobre Isoptera no Pará.

Exemplares representativos das colônias utilizadas para experimentação estão na coleção do Museu Goeldi. A casta operária foi caracterizada como monomórfica, através de análise das distribuições de frequência das medidas-padrão (comprimento da cabeça, largura da cabeça, índice cefálico e comprimento do corpo) para amostras de pelo menos 15 formigas de cada uma das 11 colônias.

HISTÓRIA NATURAL DE *E. QUADRIDENS*

Ectatomma quadridens (Fabricius) é formiga de tamanho médio (comprimento total entre 10 a 12mm), encontrada nas regiões florestadas da América do Sul, do Panamá à Argentina (Brown, 1958). No Brasil, a ocorrência da espécie já foi constatada em todos os Estados (Kempf, 1972). Uma impressão constante sobre a ocorrência local da espécie é que há uma maior concentração nas margens ou em clareiras de florestas de terra firme, e em matas secundárias; isto pode ser o resultado da maior facilidade de encontrá-las em vegetação mais aberta. Num estudo das formigas de solo do Suriname (Kempf, 1961), *E. quadridens* foi a mais comumente coletada em armadilhas de alçapão, em campos cultivados e pastagens. Kempf (1961) concluiu que a espécie é dominante no Suriname em campos, pastagens e vegetação secundária, estando ausente em florestas primárias, onde é substituída por *E. lugens*.

E. quadridens é espécie epigéica; nidifica no solo e busca alimentos na superfície, raramente subindo em vegetação. O estudo de formigas arbóreas de uma mata perto de Belém (Kempf, 1970) não registrou a coleta de qualquer exemplar de *E. quadridens* nas árvores de uma floresta onde a espécie era freqüentemente encontrada no chão. Da mesma maneira, *E. quadridens* não foi encontrada entre 32 espécies de formigas numa floresta inundável do tipo "igapó", perto de Manaus (Adis, 1979). O ninho é escavado em solo argiloso, na forma de uma série de uma a três câmaras achatadas, com uma profundidade de 30 a 85 cm. A entrada, única, é simples, de 1 cm de diâmetro. É comum encontrar uma formiga que fica na entrada. O espólio da escavação é depositado de 20 a 60 cm da entrada e não chama atenção para o ninho.

Dados sobre populações em ninhos de *E. quadridens* são apresentados na Tabela 1. As populações variaram de 29 a 156 operárias em 9 ninhos escavados (\bar{x} = 82,3; DP = 45,45; CV = 55). O número de rainhas aladas foi de 1 a 15 (\bar{x} = 3,2; DP = 4,63; CV = 70). Machos e rainhas aladas foram encontra-

Tabela 1. Populações de ninhos de *Ectatomma quadridens*, no Município de Benevides, Pará. (nc = não contado).

| Ninho | Operárias | Rainhas | Pupas | Larvas | Ovos |
|-------|-----------|---------|-------|--------|------|
| 1 | 29 | 1 | 0 | 12 | 9 |
| 2 | 32 | 3 | 9 | 4 | 3 |
| 3 | 73 | 1 | 41 | 26 | 16 |
| 4 | 142 | 5 | 38 | 54 | 31 |
| 5 | 96 | 1 | 13 | 11 | 24 |
| 6 | 102 | 15 | 22 | 6 | nc |
| 7 | 61 | 1 | 10 | 29 | 8 |
| 8 | 50 | 1 | 5 | 12 | 16 |
| 9 | 156 | 1 | 15 | 25 | nc |

das num ninho em maio de 1981. Ambos, machos e rainhas, eram carregados por operárias como se fossem pupas.

A dieta de *E. quadridens* é muito variada, incluindo várias espécies de artrópodos terrestres vivos e recém-mortos. Entre 128 presas identificadas, seis grupos predominaram: Acrididae (34%), Blattodea (21%), Lepidoptera (15%), Diptera (12%), Araneae (8%), Homoptera (5%). *E. quadridens* não foi observada em associação com Membracidae, como ocorre com *Ectatomma tuberculatum* e *E. rudium* (Weber, 1946, Carroll & Janzen, 1974).

Wheeler (1910, p. 26) menciona o aparelho estridulatório de *E. quadridens*, mas estudos sobre estridulação nesta espécie, aparentemente, não foram realizados. Uma sugestão sobre a função de estridulação em Ponerinae foi dada por Hermann (1968), que observou o comportamento de alarme em *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *commutata*, quando um indivíduo começou estridular. A mesma função pode estar presente na formiga africana *Megaponera foetans* (Longhurst & Howse, 1979).

Apesar da sua extensa distribuição geográfica e de sua abundância em habitats próximos a habitações humanas, a biologia de *E. quadridens* é pouco conhecida. A presença desta espécie predatória em campos agrícolas e em pastos, porém, deixa aberta a possibilidade de ela ser um agente de valor para o controle biológico natural de insetos nocivos à agricultura.

RESULTADOS

Atividade Forrageadora

Cada colônia, por ter tamanho e história diferentes, deveria ter um diferente nível médio de atividade forrageira (número de formigas saindo do ninho por unidade de tempo). O nível de atividade, porém, mostra alterações durante o dia e durante o ano, devidas a mudanças de fatores ambientais que favorecem a atividade e influenciam a densidade das presas. A tabela 2 apresenta a atividade forrageira de duas colônias durante quatro dias. A marcação de formigas não foi feita; mas depois destas observações, os ninhos foram escavados e as formigas contadas. A colônia 23 continha 41 adultos, 12 larvas e 26 pupas, enquanto a colônia 17 continha 120 adultos, 98 larvas e 73 pupas. A atividade forrageira destas duas colônias não revelou grande diferença entre os tamanhos das populações, apesar do fato de a demanda metabólica da colônia 17 ser pelo menos três vezes aqueia da colônia 23. Há atividade forrageira à noite, mas não foi possível comparar diretamente os níveis diurnos e noturnos, por causa da influência da iluminação artificial (lanterna) na atividade noturna. É até provável ser a caça noturna mais rendosa, pelo hábito de muitos insetos do campo evitarem o calor solar e sair de seus esconderijos somente nas horas de escuridão.

E. quadridens mostra uma diminuição de atividade entre as 12:00 e 15:00 horas, quando a temperatura na superfície do solo geralmente ultrapassa 29°C, em dias sem nuvens. A baixa atividade destas horas pode aumentar com a colocação de iscas ao redor da colônia, indicando que a inibição de atividade não é absoluta. As horas normalmente escolhidas para os experimentos, porém, foram das 08:00 às 11:00 horas e das 15:00 às 17:00 horas, quando o número de formigas no campo era suficiente para assegurar o encontro da isca dentro de 5 ou 10 minutos. Antes de cada experimento, o nível basal de atividade forrageira foi determinado após 10 minutos de observação do trânsito na entrada do ninho.

Tabela 2. Atividade forrageira de *E. quadridens*. As formigas saindo e entrando no ninho (com e sem presa) foram contadas durante 5 minutos por hora durante 4 dias de 17 a 29 de novembro de 1980, nas duas colônias. O primeiro número é de formigas saindo do ninho e o segundo de formigas entrando. Um traço indica que a observação não foi feita.

| Hora / Dia | Colônia nº 17 | | | | Colônia nº 23 | | | |
|---------------|---------------|-------|------|------|---------------|-------|------|-------|
| | 17 | 18 | 19 | 20 | 17 | 18 | 19 | 20 |
| 07:00 | — | 4—9 | 3—6 | 1—7 | — | 0—7 | 2—8 | 3—0 |
| 08:00 | — | 15—11 | 8—8 | 3—5 | — | 10—15 | 28—7 | 10—12 |
| 09:00 | 12—0 | 17—22 | 10—7 | 6—6 | 6—1 | 25—3 | 11—3 | 4—12 |
| 10:00 | 11—6 | 10—5 | 5—5 | 5—10 | 12—9 | 8—19 | 6—15 | 10—7 |
| 11:00 | 7—12 | 6—3 | — | 1—5 | 17—13 | 5—2 | — | 0—7 |
| 12:00 | 1—0 | 0—0 | — | 3—2 | 6—6 | 0—3 | — | 0—0 |
| 13:00 | 0—1 | 1—1 | 0—0 | 4—6 | 4—0 | 1—7 | 0—0 | 3—2 |
| 14:00 | 0—2 | 1—1 | 0—0 | 1—9 | 0—3 | 5—4 | 0—0 | 1—6 |
| 15:00 | 1—1 | 0—0 | 0—0 | 2—2 | 5—0 | 7—7 | 0—1 | 9—2 |
| 16:00 | 6—10 | 15—6 | 7—3 | — | 7—12 | 18—6 | 4—2 | — |
| 17:00 | 13—4 | 9—14 | 0—6 | — | 6—3 | 12—4 | 10—5 | — |
| 18:00 | 10—2 | 7—4 | 6—9 | — | 9—12 | 18—16 | 6—7 | — |

Um aspecto da atividade forrageira difícil de medir é a distância entre o ninho e as formigas no campo. A distribuição dos ninhos nas pastagens era irregular; formigas de diferentes colônias andam nas mesmas áreas, geralmente evitando contato, mas não exibem agressividade entre si. Às vezes as iscas foram descobertas por formigas pertencentes a colônias distantes. Nestas ocasiões, eram seguidas até regressarem às suas colônias, a distâncias de 7,5 m, 6,0 m, 6,5 m e 5,0 m. A distância média de atuação das formigas caçadoras, porém, parece ser menor, na maioria dos habitats estudados.

Recrutamento pelas iscas

A tabela 3 apresenta uma comparação entre os números de formigas atraídas por duas iscas no campo, quando as visitantes à segunda isca foram impedidas de regressar a seu ni-

no. Assim, as condições foram iguais, salvo as possibilidades de repetição e recrutamento. A frequência de formigas na segunda isca aproxima-se à do nível basal, enquanto que a frequência na primeira cresce em poucos minutos, incluindo até 35 formigas. A contagem incluiu todas as formigas dentro de um raio de 10 cm da isca. Uma formiga geralmente levou pouco mais de um minuto (70-110 segundos) para andar entre o ninho e a isca e pegar presas. Assim, mesmo com o comparecimento repetido da mesma formiga na isca, uma formiga provavelmente não foi contada em dois minutos em seguida.

Tabela 3. Visita de iscas por formigas, como função de possibilidade de recrutamento. As iscas A e B foram colocadas a 0,70 m do ninho e as formigas visitando a isca foram contadas a cada minuto depois da chegada da primeira formiga. Formigas visitando a isca B, em cada experimento, foram detidas e impedidas de regressar aos seus ninhos.

| Experimento | Isca | Formigas visitando isca | | | | | | | | | | | |
|-------------|------|-----------------------------------|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | | (Minutos depois do descobrimento) | | | | | | | | | | | |
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 15 | 20 |
| 1 | A | 1 | 0 | 15 | 22 | 16 | 27 | 14 | 30 | 27 | 15 | 28 | 10 |
| | B | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 3 | 2 |
| 2 | A | 3 | 4 | 8 | 19 | 26 | 21 | 22 | 36 | 25 | 33 | 18 | 23 |
| | B | 2 | 1 | 3 | 2 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 |
| 3 | A | 1 | 4 | 13 | 16 | 28 | 14 | 18 | 29 | 12 | 19 | 21 | 11 |
| | B | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 4 | A | 2 | 0 | 5 | 9 | 4 | 12 | 18 | 12 | 16 | 10 | 5 | 7 |
| | B | 1 | 3 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 3 | 3 | 2 | 0 |

A marcação de formigas com manchas de tinta mostrou que algumas formigas voltaram à isca até 24 vezes em 40 minutos. A tabela 4 apresenta os resultados de seis experimentos envolvendo formigas marcadas. Pode-se ver que algumas formigas, não necessariamente a formiga descobridora, visitam a isca muitas vezes. O que não se explica é a grande diferença entre formigas; há algumas que fazem uma só visita à isca.

Tabela 4. Visitas múltiplas de formigas marcadas às iscas. Formigas designadas como **A**, **B**, **C** e **D** visitaram a isca colocada a 0,70 m do ninho. A formiga A foi a que descobriu a isca inicialmente.

| Experimento | Data / Colônia | Presença de formigas marcadas na isca | | | | | | | | | |
|-------------|-------------------|---------------------------------------|-------------|-------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | (Minutos depois do deslocamento) | | | | | | | | | |
| | | 0 | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 |
| 1 | | A | A B | | A B | B C | A C | | B C | B C | C |
| 2 | | A | A B C | A B | A C | | B C | A C | B C | | B |
| 3 | | A | A B C | A B C | | C | A B | | C | B C | |
| 4 | | A | A B | | A C | | | B C | C | | B |
| 5 | | A | | A B C | | C | A B | | B C | A C | A C |
| 6 | | A | A B | | A c | A c | A B | | B | A | B |

As principais formigas caçadoras que repetem as suas visitas na isca muitas vezes não ficaram muito tempo no ninho entre visitas à isca. Entre 24 formigas que fizeram mais de quatro visitas à isca, o tempo médio de permanência no ninho entre visitas foi de 21 segundos (mínimo = 12, máximo = 120, DP = 8,4). Nada se sabe do efeito desta curta permanência sobre a efi-

ciência da formiga em recrutar outras. O ninho geralmente possui um túnel ou galeria comprido e fino, entre a entrada e a câmara, que abriga a cria; é provável que a formiga caçadora não penetre até a primeira câmara, cada vez que entra no ninho. A demora no ninho de uma formiga carregando uma presa de corpo duro, como um gafanhoto ou besouro, não foi maior, sugerindo ter sido a presa entregue a outras formigas, para distribuição entre as larvas ou para consumo.

A formiga descobridora, também chamada escoteira nos trabalhos de Longhurst & Howse (1979) e Fletcher (1971, 1973), encontra a isca sem seguir qualquer caminho fixo, andando devagar, parando freqüentemente e procedendo de uma maneira indireta e, às vezes, circulante. As mandíbulas ficam numa posição "entreaberta", com menos de 20° de separação. As antenas estão em movimento constante, mas lento. A mesma formiga, depois de ter capturado alguns cupins, porém, anda muito mais rápido (aproximadamente 1,2 m por minuto) e arrasta o ápice do abdômen na superfície. Se a formiga descobridora for deslocada com uma folha, para um ponto ao lado da linha direta ao ninho, ela continua na direção do ninho, sem exibir qualquer desorientação, o que não seria o caso se uma trilha química fosse seguida. Geralmente, a formiga descobridora foi também a que fez a segunda visita à isca, seguindo exatamente o trajeto tomado ao chegar no ninho. De interesse é o fato que voltas sucessivas ao ninho não implicaram no uso de um caminho específico. A fim de verificar a origem, natureza e importância da trilha marcada, iscas foram colocadas a cerca de 3,0 m de um ninho e o trajeto de formigas foi traçado com palitos de madeira a cada 30 cm. Uma formiga foi considerada como estando na trilha se passou a menos de 1 cm do palito; como fora da trilha se a distância do palito ultrapassou 1 cm. A tendência de uma formiga em seguir o caminho marcado foi expressa como a porcentagem dos palitos tocados pela formiga na sua passagem. A tabela 5 apresenta os resultados de sete experimentos sobre o uso de caminhos específicos por formigas. Como se pode ver, o trajeto para o ninho não foi tão específico como o

trajeto à isca. Se uma trilha foi perturbada ou até apagada, um outro roteiro foi marcado e adotado pelas formigas indo à isca. Formigas na viagem para o ninho, talvez por terem presas nas mandíbulas, não mostraram tanto movimento das antenas. O sistema completo de orientação destas formigas não foi pesquisado, mas acredita-se que inclua componentes visuais. Num experimento, formigas marcadas conseguiram reencontrar seu ninho dentro de quatro horas depois de serem liberadas a uma distância de 5 m. Dois grupos de 10 formigas regressaram sem perda de indivíduos.

Tabela 5. Acuidade em seguir uma trilha entre formigas indo às iscas ou aos seus ninhos (Ver texto para o índice de precisão).

| Experimento | Colônia | Distância | Índice | |
|-------------|---------|-----------|--------|----------|
| | | | A isca | Ao ninho |
| 1 | 23 | 3,0m | 87 | 43 |
| 2 | 25 | 3,8m | 92 | 52 |
| 3 | 26 | 2,5m | 75 | 60 |
| 4 | 26 | 3,5m | 81 | 53 |
| 5 | 25 | 3,0m | 64 | 40 |
| 6 | 27 | 3,0m | 90 | 33 |
| 7 | 30 | 3,0m | 69 | 54 |

Migração

Observações periódicas de colônias de *E. quadridens* indicaram entre elas uma tendência a abandonar o lugar de nidificação. De 35 ninhos cuja localização foi notada, 24 mudaram dentro de 3 meses. A causa natural destas migrações não foi descoberta.

A migração foi provocada em cinco colônias pela escavação parcial dos seus ninhos. Inicialmente, as formigas reagiram agressivamente, espalhando-se em volta do ninho. Logo, porém, se encontraram perto da cria que carregavam nas mandíbulas. Algumas formigas ("escoteiras") destacaram-se do grupo e en-

contraram buracos ou abrigos. Em volta da colônia, estas formigas escoteiras arrastaram o gáster e entraram entre as formigas com agitação e muito contato antenal. Em dois casos, duas formigas escoteiras chegaram ao mesmo tempo, tendo descoberto esconderijos diferentes, precipitando uma divisão temporária das suas colônias. Durante sete migrações observou-se formigas escoteiras, tempo para reabrigar as larvas e pupas, distância da mudança e o comportamento específico de algumas operárias marcadas. As formigas foram marcadas com cores diferentes, conforme as suas atividades no caminho entre o ninho e o novo abrigo, reconhecendo-se cinco grupos de operárias: (A) as que carregavam larvas, (B) as que carregavam pupas, (C) as que carregavam outros adultos, (D) as que foram carregadas e (E) as que não carregavam coisa alguma, nem foram carregadas. Observou-se o comportamento de indivíduos em trajetos sucessivos entre o velho e o novo ninho.

As formigas em migração seguiram trilhas com um nível de precisão de 62 a 85% ($\bar{x} = 71,8\% \pm 10,53\%$ (dp) para 4 migrações). As formigas que mais se desviaram da trilha foram as que carregavam larvas ou pupas. Se o chão em frente de cada formiga fosse varrido, as formigas, ao encontrar o trecho perturbado, paravam ou hesitavam e freqüentemente perdiam a trilha, indicando a presença de uma trilha química.

A tabela 6 apresenta observações sobre sete migrações de cinco colônias, com classificação do comportamento das formigas, a especificidade do comportamento de outras. A distribuição do trabalho, ao que parece, é bastante desigual entre os membros de cada colônia. Não foi possível relacionar seu comportamento durante a migração com o comportamento antes e depois do evento, mas várias formigas, previamente marcadas na colônia 24, durante a atividade forrageira, foram encontradas entre elas, carregando larvas e pupas na mudança. Há uma tendência marcada de as formigas que carregavam larvas e pupas regressarem ao ninho velho durante a migração e carregarem mais formas imaturas. Em dois casos (colônias 24 e 26) a formiga escoteira foi marcada; ela foi observada passando mais

Tabela 6. Comportamento individual durante a migração. **A** = número de formigas que carregavam larvas no primeiro percurso do velho ao novo ninho; **B** = que carregavam pupas; **C** = que carregavam outros adultos; **D** = que foram carregadas; **E** = as que não carregaram coisa alguma, nem foram carregadas; **AA** = que repetiram o comportamento "A" no segundo percurso; **BB** e **EE** são interpretadas da mesma maneira de **AA** (**CC** e **DD** são classes nulas); **AX** = as que mostraram comportamento "A" no primeiro percurso mas outro comportamento no segundo; **BX**, **CX** e **EX** são interpretadas da mesma maneira que **AX**.

| Colônia | Data | Distância | A | B | C | D | E | AA | AX | BB | BX | CX | DX | EE | EX |
|---------|------|-----------|----|----|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 19 | | 4,5m | 6 | 2 | 1 | 1 | 18 | 4 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 3 | 1 |
| 21 | | 2,2 | 19 | 6 | 2 | 2 | 28 | 8 | 4 | 1 | 1 | 0 | 1 | 5 | 2 |
| 24 | | 1,9 | 20 | 10 | 4 | 2 | 8 | 3 | 8 | 5 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| 24 | | 3,6 | 11 | 7 | 0 | 0 | 8 | 7 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| 25 | | 5,4 | 9 | 4 | 0 | 0 | 15 | 3 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 | 5 |
| 28 | | 6,0 | 24 | 6 | 3 | 2 | 14 | 3 | 5 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 9 |
| 28 | | 2,9 | 8 | 9 | 1 | 0 | 19 | 1 | 3 | 2 | 2 | 0 | 0 | 9 | 5 |

de 5 vezes entre o velho e o novo ninhos. Na colônia 24, a mesma formiga assumiu o papel da formiga escoteira em duas migrações forçadas, em dias sucessivos. A distância média das mudanças foi 3,79 m (DP = 1,58, N = 7), indicando um curto deslocamento da colônia que provavelmente não saiu da sua área normal de forragear.

Especialização comportamental

A primeira indicação da existência, dentro de uma colônia, de formigas voltando de tarefas diferentes, ou seja, especialização comportamental, foi a descoberta de 24 indivíduos não marcados num ninho cuja força forrageadora total (69) tinha sido marcada no dia anterior. Isto não quer dizer que as formigas não marcadas não saíam do ninho; somente que não tinham saído nas seis horas de observação no dia anterior à escavação do ninho. As formigas não marcadas não se distinguem do resto da população do ninho em tamanho ou grau de esclerotização. Três repetições desta observação deram as seguintes proporções de formigas "caseiras": 36,8% (28 de 76), 24,5% (23 de 94) e 20,4% (11 de 54). Usando os quatro ninhos, a relação formigas "caseiras" (Y) e população colonial (X) foi $Y = 0,192 + 0,29X$ (regressão linear). A função das operárias que não saíram do ninho não foi elucidada, mas observações sobre uma colônia (n.º 24) em migração incluíram muitos casos de formigas não marcadas carregando a prole.

É comum encontrar-se colônias cujos membros ao mesmo tempo mostram dois tipos de comportamento fora do ninho: Comportamento predatório e comportamento escavador (carregando terra e depositando-a numa pilha à distância da entrada do ninho). Foram oferecidos cupins às formigas carregando terra em várias ocasiões, mas que quase todas elas (29 de 34) não largaram sua carga, mas ultrapassaram a isca para depositar a terra com os espólios da escavação. Numa maneira paralela, formigas que entraram no ninho com presas nunca foram vistas saindo com terra nas mandíbulas. As formigas escavadoras e caçadoras foram marcadas em duas colônias (n.ºs 23 e 25) e as

atividades de cada grupo anotadas durante 4 dias (incluindo o dia de marcação). Não foi encontrado nenhum caso de uma formiga marcada como caçadora carregando terra, nem de uma formiga marcada como escavadora carregando presas, mesmo que os dois tipos de comportamento continuassem a ser desempenhados nos ninhos durante os quatro dias de observação.

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Eficiência da atividade forrageira

A base de recursos para a manutenção de uma colônia de *E. quadridens* é a quantidade de presas acessíveis por unidade de área (âmbito da colônia) por unidade de tempo (dia). A arena da atividade forrageira, ou seja, o âmbito, pode ser ampliada nas áreas (ou nas épocas) de menor produção de presas, até o ponto de a caça não mais ser compensada pelo valor metabólico da presa. Uma estratégia para enfrentar um período curto de recursos deficitários seria suspender ou diminuir a atividade. Isto pode ser o caso observado na saída de atividade forrageira das 11:00 às 15:00 horas. Mill (1981) indicou o mesmo padrão de atividade diária em *Pseudomyrmex termitarius*, que estudou no cerrado do Brasil Central; aliás, também essa espécie nidifica no solo, nas proximidades de *E. quadridens*. Como Sudd (1967) relata, muitas espécies de formigas possuem um horário diário, característico, para a busca de alimentos. Pesquisas adicionais serão precisas para caracterizar a atividade temporária de *E. quadridens* e relacionar a atividade com a quantidade potencial de presas e com fatores ambientais, como temperatura, insolação, umidade relativa do ar e a presença de outras espécies de formigas. Sobre as modificações do tamanho do âmbito da colônia também há falta de dados, e aguardam-se novos estudos.

A maneira mais simples, mas não necessariamente mais primordial, num esquema evolutivo, de uma colônia aumentar a sua eficiência de recolhimento de alimentos, é manter as for-

migas forrageiras mais produtivas em função e talvez no lugar onde tenham capturado as últimas presas. Isto foi observado em *E. quadridens* : formigas que levaram presas ao ninho saíram logo em seguida, para regressar ao lugar da última caçada. Tal comportamento, que se pode denominar de "auto-recrutamento", indica que o ato de caçar não é resolvido ou terminado com o seu sucesso, mas continua sendo apetitivo. Experimentos iniciados em Belém por Paulo Tadeu Nascimento (em 1980), sobre o comportamento predatório de *Dinoponera gigantea*, mostraram essa tendência : as mesmas formigas visitaram várias vezes (até 14) o lugar, onde cada vez receberam uma presa (gafanhoto pequeno). A importância do auto-recrutamento e os fatores que estimulam a aprendizagem e o tempo para a sua extinção, sob um regime de reforçamento negativo, são assuntos para novas pesquisas.

Recrutamento sem orientação, ou seja, facilidade social, foi observado em *E. quadridens*. A existência desse mecanismo é uma simples interferência, baseada em observações do aumento do número de formigas que saíram dos seus ninhos por minuto, depois da entrada de uma formiga caçadora com presa. Este comportamento foi notado, também, em colônias de *Odonotomachus haematodus*, em Belém. Supõe-se que a vantagem desta maneira de recrutar seja mais evidente quando presas potenciais existem em alta densidade, mas sem localização específica, no âmbito de uma colônia. Esta situação descreve bem as presas comuns de *E. quadridens*.

Durante este estudo, não foi observada qualquer cooperação entre operárias de *E. quadridens* no transporte de presas grandes para os ninhos; assim, o recrutamento é vantajoso quando há uma concentração de presas; esta é a situação mais provável no caso dos cupins. O recrutamento é de dois tipos : algumas formigas voluntárias seguiram logo atrás da formiga descobridora ou, alternadamente, mas formigas recrutadoras seguiram uma trilha, provavelmente quimicamente marcada, mesmo na ausência da formiga descobridora. Se estes dois tipos de recrutamento refletem modalidades sensoriais dife-

rentes é assunto ainda não resolvido. O papel da formiga descobridora no recrutamento de *Megaponera foetens* (ver Fletcher, 1973; Longhurst *et al.*, 1978, 1979) e *Pachycondyla commutata* (ver Hermann, 1968) é liderar formigas recrutadas ao lugar de caça de cupins. O mesmo parece ser o caso em *Pachycondyla laevigata*, cujo comportamento predatório utiliza recrutamento (Wheeler, 1939); mas, na única oportunidade que o ataque em massa ('raid') foi observado, a formiga escoteira não foi marcada. Comum entre estas espécies é o hábito de assaltar cupins e recrutamento ao cupinzeiro possibilitando a predação antes da retirada dos cupins dentro de suas fortalezas subterrâneas. O outro gênero de Ponerinae que mostra recrutamento, *Leptogenys* (ver Fletcher, 1971; Maschwitz *et al.*, 1975; Wilson, 1958a), utiliza cupins como presa ou caça presas maiores (crustáceos terrestres), que são dominadas e mortas somente por grupos de formigas. Wilson (1958a e 1958b) concluiu que a predação em grupo evoluiu inicialmente como adaptação para utilização de artrópodos grandes ou insetos sociais como presas. Em *E. quadridens*, o recrutamento pode ser uma adaptação para a exploração de cupins como presas, mesmo quando esta presa não seja a única que a formiga caça e aceita.

Comunicação entre membros da colônia

As formigas de uma mesma colônia de *E. quadridens* se identificam por meios químicos. Enquanto formigas de colônias diferentes brigam, as de uma mesma colônia coexistem pacificamente em cativeiro e logo começam a cavar se tiverem sobre o solo. Tal identificação de membros da mesma colônia seria a comunicação mais simples e passiva entre indivíduos de *E. quadridens*.

Por meios ainda não definidos, operárias de *E. quadridens*, entrando no ninho com presas, podem estimular a saída de outras formigas. Formigas assim recrutadas podem seguir uma trilha química marcada por uma formiga regressando ao ninho com presa. Sem serem reforçadas, tais trilhas se

tornam inatrativas dentro de poucos minutos indicando a natureza temporária dos recursos explorados.

A construção e defesa do ninho são atividades que exigem coordenação entre os membros da colônia. Apesar de várias tentativas de estimular ataque em massa, não foi possível verificar a presença de um feromônio de alarme que promoveria tal comportamento. A resposta de uma formiga ao contato com o conteúdo abdominal de uma outra foi fugir, uma indicação que talvez seja um feromônio de alarme estimulando retirada. O comportamento de cavar e carregar solo para fora do ninho tem um componente social. O número mínimo de carregadores de solo em atividade em qualquer momento foi quatro. É preciso admitir que ou os estímulos para cavar têm um peso de quatro indivíduos, ou que há recrutamento para a atividade.

Durante a migração, pode-se ver mais precisamente a integração de membros de uma colônia. Esta fase, sem dúvida, representa um grande risco para a segurança da colônia e comportamentos, além dos relacionados com o transporte de imaturos para um novo abrigo, são suprimidos. Quase todos os adultos mostram-se capazes de seguir um caminho quimicamente marcado entre o velho e novo ninhos durante a migração. Provavelmente o primeiro caminho estabelecido é aquele escolhido pelas formigas carregando larvas, pupas e ovos. Não se sabe se o caminho químico de migração recebe reforços das formigas que o percorrem em ambos os sentidos.

Resta pesquisar muitos aspectos do comportamento de *E. quadridens*; é de esperar que novos métodos químicos sejam aplicados para traduzir a sua linguagem feromonal, aumentando nossa apreciação e admiração deste pequeno conquistador dos campos e cerrados da América do Sul.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Dr. Luiz Miguel Scaff, ex-diretor do Museu Paraense Emílio Goeldi, pelo apoio concedido à realização deste estudo e por sua gentileza e paciência que nunca faltaram durante nossos seis anos de contato profissional. Ao Dr. Paulo Dias Moreli, pela permissão de pes-

quisar na Fazenda Morelândia, Município de Benevides, Pará. Ao Sr. Sóter Garcia Ferreira e a Dona Dudu pela hospitalidade na fazenda. Ao Sr. Ramiro Bittencourt Neto, que chamou minha atenção para o comportamento de carregamento social em *E. quadridens*, e que me ajudou no campo, com o Sr. Waldemar França e as Sras. Maria Fernanda Torres e Cesarina Arcanjo. Ao Sr. Ademar Gomes Bandeira, que identificou os cupins. A Sra. Graça Overall, que datilografou o manuscrito.

Este estudo foi realizado com apoio do CNPq e da FINEP.

ABSTRACT

From observations on marked individuals, it is concluded that three types of recruitment are present in *Ectatomma quadridens*: (1) workers are stimulated to leave the nest after the entrance of a forager with prey, but these workers do not follow a scent trail laid down by the forager; (2) one or a few ants follow a forager to the place where the last prey was taken; and (3) several ants follow a trail established by a forager on its return to the nest after a successful hunt. When an ant captures *Armitermes neotenicus* termites, used as bait, it carried these, usually three or four at a time, to the nest, where it remained only 12 to 120 seconds before returning to the bait. As many as 24 successive foraging trips were recorded for a single ant. In colonies with ants involved in excavation and hunting, individuals dedicated themselves to one or the other rôle, and ants carrying soil did not accept prey. Marked ants were observed to maintain their respective behavioral rôles for as long as four days. The finding of ants which had not been seen outside of colonies during several days of observation suggests that a "stay at home" behavioral rôle exists. During forced migration, colonies used chemical trails laid down by scout ants to a new nesting site. The same scout ants were seen in colonies forced to move repeatedly. During migration, social carrying of adults in the "parasol" position was noted, and the carrier ants were found to be a definable group which adopted this rôle during successive migrations. Social carrying in contexts other than migration occurs, but the carrier and carried ants do not form constant groups. The division of labor in *Ectatomma quadridens* is based on behavioral castes. It was not possible to determine whether these castes are age specific.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHAM, M. & PASTEELS, J.N.
1980 — Social behavior during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc. Paris* 27: 127-147.
- ADIS, J.
1979 — *Vergleichende ökologische Studien an der terrestrischen Arthropoden Fauna zentralamazonischer Überschwemmungs-Wälder*. Tese de doutoramento. Faculdade de Ciências Naturais e Matemática. Universidade de Ulm (MNH), Alemanha Oc., iii+101. p
- BARONI URBANI, C.
1973 — Simultaneous mass recruitment in exotic ponerine ants. *Proc. Congress Int. Union Study Social Insects*, 7: 12-15.
- BLUM, M.S.
1966 — The source and specificity of trail pheromones in *Termitopone*, *Monomorium* and *Huberia*, and their relation to those of some other ants. *Proc. Roy Ent. Soc. London* (A) 41 (10-12): 155-160.
- BROWN, W.L. Jr.
1958 — Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, Cambridge* 118 (5): 173-362.
- CAROLL, C.R. & JANZEN, D. H.
1974 — Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, Palo Alto, 4: 231-257.
- FLETCHER, D.J.C.
1971 — Glandular source and social functions of trail pheromones in two species of ants (*Leptogenys*). *J. Entomol. (A)*, London, 46 (1): 27-37.
1973 — Army ant behaviour in the Ponerinae: a reassessment. *Proc. VII. Int. Cong. Int. Union for the Study of Social Insects*, London, 1973: 116-120.
- HERMAN, H.R. Jr.
1968 — Group raiding in *Termitopone commutata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). *J. Georgia Ent. Soc.*, 3: 23-24.
- KEMP, W.W.
1961 — A survey of the ants of the soil fauna in Surinam *Studia Ent.*, Petrópolis, 4: 481-524.
1970 — Levantamento das formigas da mata amazônica, nos arredores de Belém do Pará, Brasil. *Studia Ent.*, Petrópolis, 13: 321-344.

KEMPF, W.W.

- 1972 — Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Ent.*, Petrópolis, 15: 2-344.

KREBS, J.R.

- 1978 — Optimal foraging: decision rules for predators. In: *Behavioural Ecology An Evolutionary Approach* (J.R. Krebs & N.B. Davies, eds, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, E.U.A., xi+494 p.) p. 23-63.

KUGLER, C. & BROWN, W.L. Jr.

- 1982 — Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma* including the descriptions of two new species, *Search Agriculture*, Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Ithaca, N.Y. 24: 1-8.

LONGHURST, C. & HOWSE, P.E.

- foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) from the Nigerian Guinea Savanna. *Insectes Soc.*, Paris, 26 (3): 204-215

- 1979 — Foraging recruitment and emigration in *Megaponera*

LONGHURST, C.; JOHNSON, R.A. & WOOD, T.G.

- 1978 — Predation by *Megaponera foetens* (Fabre). (Hymenoptera: Formicidae) on termites in the Nigerian Southern Guinea Savanna. *Oecologia*, 32: 101-107.

MASCHWITZ, U. & MÜHLENBERG, M.

- 1975 — Zur Jagdstrategie einer orientalischer *Leptogenys* — Arten (Formicidae: Ponerinae). *Oecologia*, 20: 65-83.

MILL, A.E.

- 1981 — Observations on the ecology of *Pseudomyrmex termitarius* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae) in Brazilian savannas. *Rev. Bras. Entomol.*, São Paulo, 25 (4): 271-274.

MILL, A.E.

- 1984 — Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Synterms* in Amazonian rain forest *Jour. Nat. Hist.*, London, 18: 405-410.

MÖGLICH, M. & HÖLLDOBLER, B.

- 1974 — Social carrying behavior and division of labor during nest-moving. *Psyche*, Cambridge, 81: 219-236.

OSTER, G.F. & WILSON, E.O.

- 1978 — *Caste and Ecology in the Social Insects*. (Monographs in Population Biology, 12). Princeton University Press. Princeton, E.U.A., xv+352 p.

OVERAL, W.L.

- 1980 — Observations on colony founding and migration of *Dinoponera gigantea*. *J. Georgia Ent. Soc.*, 15 (4): 466-469.

SUDD, J.H.

- 1967 — *An Introduction to the Behaviour of Ants*. Edward Arnold, Ltda. Londres, 200 p.

WEBER, N.A.

- 1946 — Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. rudum* Roger. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 48: 1-16.

WHEELER, W.M.

- 1910 — *Ants: Their structure, development, and behavior*, Columbia University Press, New York, 663 p.
- 1928 — *The social Insects: Their origin and evolution*. Harcourt, Brace & Cia, New York, 378 p.
- 1939 — Ecological relations of Ponerine and other ants to termites. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.*, 71 (3): 159-243 (1936).

WILSON, E.O.

- 1958a — The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution, Lancaster*, 12: 24-31.
- 1958b — Observations on the behavior of cerapachyine ants. *Insectes Soc.*, 5: 129-140.
- 1971 — *The insect Societies*, Harvard University Press. Cambridge, E.U.A. x+548 p.