



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – RIO CLARO
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA



ECOLOGIA

HUGO RIBEIRO MOLEIRO

Comportamento predatório de operárias de
Ectatomma opaciventre (Hymenoptera,
Formicidae) sobre a mosca *Hermetia illucens*
(Diptera, Stratiomyidae)

Rio Claro
2013

HUGO RIBEIRO MOLEIRO

Comportamento predatório de operárias de *Ectatomma opaciventre*
(Hymenoptera, Formicidae) sobre a mosca *Hermetia illucens*
(Diptera, Stratiomyidae)

Orientador: Edilberto Giannotti

Co-orientadora: Viviane Cristina Tofolo

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio
Claro, para obtenção do grau de Ecólogo.

Rio Claro
2013

591.5 Moleiro, Hugo Ribeiro
M718c Comportamento predatório de operárias de *Ectatomma opaciventre* (Hymenoptera, Formicidae) sobre a mosca *Hermetia illucens* (Diptera, Stratiomyidae) / Hugo Ribeiro Moleiro. - Rio Claro, 2013
32 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (Ecologia) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Edilberto Giannotti
Coorientador: Viviane Cristina Tofolo Chaud

1. Ecologia animal. 2. Etologia. 3. Etograma. 4. Formigas poneromorfas. 5. Predador. 6. Presa. 7. Forrageamento. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

AGRADECIMENTOS

Aos meus amigos votoporanguenses que me acompanham desde minha infância e viram (e aceitaram) as transformações pelas quais passei na vida. Rodrigo pelas noites em claro conversando sabe-se lá sobre o quê. Nati e Rafael, 17 anos de amizade é para poucos!!! Jaque, Papel e Steena, videogames, animês e mangás foram apenas um detalhe nas nossas vidas. Jú, saudade do seu abraço apertado e de você fazendo escândalo quando íamos te visitar! Ao Nelson, Maísa e a Dona Célia (*in memoriam*) por confiarem e intercederem por mim para que eu pudesse continuar caminhando ao lado de vocês durante o Ensino Médio. E por abrirem as portas quando a saudade aperta.

Aos meus professores do colégio. Quero acreditar que vocês lembram de mim, assim como eu lembro de vocês.

Ao time de handebol de Rio Claro onde me tornei um ser emotivo, nunca vi tanta gente chorando junto como naquela final. Obrigado por me aceitarem e me escutarem. Ainda teremos muitas glórias juntos.

Aos novos e velhos jogadores do time de softball, em especial à Luana, a Mary e ao Cunheta por me ensinarem este esporte fantástico que nunca imaginei que seria capaz de me apaixonar tanto. Confio em vocês! Este time vai continuar dando orgulho a todos nós apesar das dificuldades. Estarei com vocês sempre que puder.

Aos ecólogos da turma de 2009 pelas risadas e perrengues nos campos, discussões em salas de aula, algumas brigas (até que foram poucas) e festas. Podem ter certeza que vocês fizeram minha vida mais alegre, principalmente a Camilinha, Re, Emi, Kalinka, Xuxa e Bituca. Ao Alessandro, Uruca e Stef, mesmo com toda a seriedade e dedicação de vocês nunca deixaram de dar atenção aos amigos. Audrei, por mesmo tendo passado tanto tempo longe não deixar de ter a mesma amizade conosco. À Laura e a Déia que pra mim sempre serão eternas ecólogas.

Aos demais ecólogos (e biólogos também!). Em especial ao Arthur, Cascão, Magaiver, Hugo Leo, Quinto, Ades, Zhu, Matias, Saúde, Aleluia, Maori, Skank e desculpem se esqueci de alguém. Muitos de vocês enriqueceram minha vida e me ensinaram muita coisa todos os dias. Sucesso para vocês daqui para frente.

Aos professores que me transmitiram tanto conhecimento. Espero ter filtrado pelo menos um pouco do que vocês disseram e encontrá-los ainda muitas vezes (espero que se lembrem de mim também). Principalmente ao Miltinho, Amorozo, Tadeu, David, Adriano

(não esquecemos de você), Rose, Pizano; Cláudio pelas conversas sobre futebol nos corredores do Departamento e por ter aberto as portas do seu laboratório quando eu precisei, assim como ao Gui Gomes e ao Frodo pelo auxílio com as moscas.

Ao João Reato e ao João pelo esforço nas coletas, jamais teríamos conseguido escavar estes ninhos sem vocês, ao Sérgio pela doação das larvas de tenébrio e à todos que cuidaram das minhas “companheiras de trabalho” quando estava longe de Rio Claro (Marcos, Vivi, Gábi, Dani, Mateus e Adolfo).

Com todo o carinho agradeço ao Beto meu “pai científico” que me ensinou a ter foco, curiosidade científica e também sobre história e música, e meus amigos (e não simplesmente colegas) de laboratório: Gábi, mesmo sendo temperamental sei como você sabe ser delicada com as pessoas assim como com as vespas, Mateus, que embora esteja aqui há pouco tempo se tornou um grande amigo rapidamente. Marcos que será sempre da turma mesmo tendo ido para outras bandas, Adolfo por compartilhar comigo essa paixão pelas formigas e a Vivi que praticamente me alfabetizou novamente me ensinando a escrever um projeto e a organizar minhas ideias.

Ao CNPq pelo financiamento que tornou possível este trabalho.

Por último deixei estas pessoas tão especiais, uma que me acompanhou nestes últimos 5 anos e que me faz sentir tão importante todos os dias por me deixar compartilhar tantos momentos ao lado dela, vivendo junto com ela suas alegrias e tristezas quase todos os dias. Você é minha *nerd* preferida e obrigado por não passar em Oceanografia. TE AMO Dan!!!!

As outras são aquelas que a gente não escolhe viver junto, mas que se eu pudesse eu escolheria viver com eles com certeza. Mãe, Pai, Vó, Yuri obrigado por servirem de exemplos para que eu pudesse ser o que sou e o que ainda quero ser, cuidem bem do Ikari pois ele faz parte disso tudo também. Sem vocês (e a minha prima Vanda) não aguentaria estes anos todos aqui. Amo muito vocês!!!! Espero poder retribuir tudo isto um dia.

RESUMO

Ectatomma opaciventre é uma espécie de formiga tipicamente predadora tanto de pequenos artrópodes vivos quanto de restos de outros animais. Utiliza principalmente mecanismos de recrutamento pouco elaborados para forragear, por tratar-se de uma subfamília evolutivamente basal (Ectatomminae). Durante a predação de presas vivas costuma ferroá-las na parte anterior do corpo a fim de imobilizá-las. Dentre suas presas estão algumas espécies de moscas, no entanto, não se conhecia quais os atos comportamentais empregados pelas operárias de *E. opaciventre* durante a predação dessas espécies. Neste trabalho foi elaborado um etograma relacionado à predação de larvas e adultos da mosca *Hermetia illucens* por operárias de *Ectatomma opaciventre* em laboratório. Foram coletados três ninhos de *Ectatomma opaciventre* de onde adultos e imaturos foram retirados e transferidos para o laboratório e abrigados em ninhos artificiais, sob temperatura e umidade controlados e regime natural de luz. Para cada um dos ninhos coletados foram oferecidos larvas de último instar e adultos vivos da espécie de mosca *Hermetia illucens* a uma distância de 30 cm da entrada do ninho. O comportamento de predação foi filmado e analisado. Em seguida foi elaborado um etograma contendo todos os atos comportamentais utilizados pelas formigas. Comportamentos que possuíam funções semelhantes dentro do contexto de predação foram agrupados em uma mesma categoria comportamental. Obteve-se um total de oito categorias comportamentais, em que apenas quatro foram observadas na predação das larvas, enquanto todas foram observadas na predação sobre adultos. A predação de adultos é muito mais intrincada e complexa em comparação a de larvas. De fato, não pode considerar-se a larva como uma presa, todos os comportamentos realizados por operárias nestas larvas parecem estar relacionados à defesa do ninho, logo estas parecem ser consideradas invasoras por parte das operárias. Já os adultos parecem realmente serem presas.

Palavras-chave: Etograma, formigas poneromorfas, predador, presa, forrageamento

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	6
1.1. Objetivo	11
1.2. Materiais e Métodos	11
1.2.1. Coleta dos ninhos	11
1.2.2. Transferência da colônia	12
1.2.3. Oferecimento das presas	13
1.2.4. Métodos de observação	13
1.2.5. Organização dos dados	14
2. DESENVOLVIMENTO	15
2.1 Resultados	15
2.2 Discussão	21
3. CONCLUSÃO	23
4. REFERÊNCIAS	24
5. APÊNDICES	29
5.1 Apêndice A – Quantidade de indivíduos por ninho durante o período em que foram realizadas as observações de comportamento	29

1 INTRODUÇÃO

O sucesso reprodutivo de qualquer animal que viva em sociedade está intimamente associado a sua capacidade de procurar, coletar e defender as suas fontes de alimento (BOINSKI; GARBER, 2000). Entretanto, essas atividades são as mais dispendiosas em termos de tempo e energia para qualquer animal, seja ele social ou não (SCHATZ; LACHAUD; BEUGNON, 1997). A eficiência na atividade de forrageamento pode aumentar na medida em que o animal aprimora a sua distribuição espacial em relação aos recursos alimentares e à barreiras naturais existentes nas suas áreas de forrageamento (PORTHA; DENEUBOURG; DETRAIN, 2002). Insetos sociais utilizam-se então de um método de busca por alimento que é feito de forma cooperativa, visando tornar essa atividade mais eficiente e menos custosa em termos energéticos (OSTER; WILSON, 1978; WILSON, 1971).

A heterogeneidade do meio, a oferta de alimento (GORDON, 1991; HÖLLDOBLER, 1976), a presença/ausência de competição (BROWN, M. J. F.; GORDON, 2000; GORDON, 1991) e diversas atividades antropogênicas causadoras de grandes perturbações (LASSAU; HOCHULI, 2004) podem influenciar na maneira como os insetos eussociais, como as formigas, forrageiam ao redor de seu ninho. Da mesma forma, fatores inerentes ao indivíduo forrageador – experiência, motivação ou tamanho corpóreo – também podem influenciar de diversas maneiras a performance de insetos sociais durante o forrageamento (PEAT; GOULSON, 2005; SCHIPPERS et al., 2006; WILLOTT; COMPTON; INCOLL, 2000). Estudos sobre padrões de forrageamento em formigas colocam a distribuição espacial das operárias como resultado da heterogeneidade da distribuição dos recursos (GORDON, 1991; HÖLLDOBLER, 1976; TRANIELLO, 1989). No entanto, pouco se sabe sobre os mecanismos reguladores da distribuição espacial de operárias ao longo de seus locais de forrageamento. Seria importante também compreender como as operárias que procuram por alimento individualmente comunicam as companheiras sobre a qualidade do alimento e o método pelo qual as necessidades do ninho são transmitidas às formigas forrageadoras (PORTHA; DENEUBOURG; DETRAIN, 2002).

Espécies pertencentes à subfamília Ectatomminae não apresentam estratégias complexas de recrutamento, o que as tornam um bom modelo para analisar como a heterogeneidade ambiental pode influenciar os diferentes padrões de forrageamento (MOURA; CUNHA, 2004). Barbosa et al. (2005) demonstraram que a ausência de um mecanismo elaborado de recrutamento é uma característica basal nas espécies da família Formicidae, assim como o hábito de forragear no solo, como foi sugerido por Hölldobler e

Wilson (1990), já que os fósseis mais antigos dessa família eram terrestres e ápteros. A variedade existente de estratégias de forrageamento em formigas resultou de pressões seletivas que agiram tanto em nível de indivíduo quanto de colônia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; TRANIELLO, 1989). Entretanto, não se deve crer que os métodos de forrageamento sejam características típicas da espécie, mas sim serem consideradas componentes variáveis de uma estratégia de forrageamento mais complexa (TRANIELLO, 1989).

No gênero *Ectatomma* encontra-se o recrutamento do tipo *tandem-running*, no qual somente uma companheira de ninho é recrutada por vez, e a seguidora permanece em contato antenal direto com a líder até o local alvo (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Porém, o forrageamento é tipicamente feito de forma solitária por cada operária (BARBOSA et al., 2005), sendo que a distribuição espacial das forrageadoras durante a atividade de busca por comida ocorre de forma aleatória, o que se denomina de “forrageamento difuso” (OSTER; WILSON, 1978), o qual parece ser uma terminologia mais adequada do que “forrageamento individual” pois os comportamentos de forrageamento nunca estão completamente desligados da atividade de outras forrageadoras ou da situação da colônia como um todo. Sendo assim, a busca por alimento pode ser classificada como um processo individual, mas essa categorização não deve se estender a todo o sistema de forrageamento de determinada espécie (TRANIELLO, 1989).

Espécies de formigas predadoras escolhem suas presas provavelmente de acordo com seu valor energético, podendo, a operária, coletar um item encontrado ou procurar por outro de maior valor, de modo a maximizar a entrada de energia por intervalo de tempo e visando aumentar o período entre as atividades de forrageamento. Essa decisão geralmente é tomada em função do tamanho da presa, do tempo e distância percorrida para retornar ao ninho com o alimento (FOWLER et al., 1991). De acordo com Tofolo e Giannotti (2009), na sequência comportamental de predação das operárias de *Ectatomma opaciventre* (Roger, 1861) sobre moscas adultas da espécie *Chrysomia albiceps*, os ataques foram inicialmente realizados de maneira individual devido ao tamanho da presa ser compatível à capacidade de transporte da operária e ao fato da distância da presa ao ninho ser curto.

Nas espécies de formigas predadoras do gênero *Ectatomma* estudadas, como *E. opaciventre* (TOFOLO; GIANNOTTI, 2009), *E. brunneum* (ALBINO; TOFOLO; NOMURA, 2008) e *E. ruidum* (SCHATZ; LACHAUD; BEUGNON, 1997) foi possível observar um padrão no comportamento de predação realizado pelas operárias, no qual a presa é imobilizada com as mandíbulas próxima a cabeça, e ferroadada na região dos três primeiros

segmentos torácicos, provavelmente na tentativa de destruir o sistema nervoso da presa (DEJEAN, 1982). Estudos apontam uma relação entre o tamanho do corpo da operária e o tamanho do item alimentar coletado em comunidades de espécies generalistas de formigas (CHEW; CHEW, 1980; CHEW; DEVITA, 1980; TRANIELLO, 1987), porém, as variações nos mecanismos de forrageamento coletivo também foram indicadas como fatores de seleção das presas coletadas (ADAMS; TRANIELLO, 1981; DEVITA, 1979; LYNCH; BALINSKY; VAH, 1980; TRANIELLO, 1983, 1987).

Beckers et al. (1989) encontraram uma relação entre tamanho de colônia e estratégias de forrageamento, de modo que colônias maiores apresentam uma permanente comunicação química entre os indivíduos. No entanto, Houston et al. (1988) sugeriram que as estratégias de forrageamento estão provavelmente mais relacionadas à taxa de mortalidade das operárias. O risco que a operária forrageadora corre devido à predação ou à competição também influencia nas decisões tomadas por ela durante a atividade de busca por alimento (GENTRY, 1974; HÖLLDOBLER, 1976; MACKAY, 1982; TRANIELLO, 1988; WHITFORD; BRYANT, 1979), podendo resultar na diminuição, paralisação ou mudança na direção da atividade de forrageamento (TRANIELLO, 1989). Além disso, o nível de insolação de uma determinada área parece influenciar na diminuição do tempo de forrageamento de formigas do gênero *Ectatomma*, sugerindo que, com o aumento da temperatura as operárias tem seu metabolismo acelerado e são menos seletivas na escolha de seus itens alimentares, retornando em menos tempo para seus ninhos (MOURA; CUNHA, 2004).

Como algumas espécies de formigas são predadoras e como são geralmente abundantes, elas são consideradas predadoras importantes de outros insetos, inclusive de alguns considerados pragas na agricultura, como moscas de frutas (Tephritidae), e na criação de animais domésticos, como moscas das famílias Calliphoridae, Stratiomyidae e Muscidae (FOWLER et al., 1991). *Ectatomma opaciventre* é uma espécie de formiga tipicamente predadora, encontrada no Norte da Argentina e Sul e Sudeste do Brasil. As 16 espécies conhecidas do gênero são endêmicas da região neotropical, sendo que a maioria delas vive na América do Sul (KEMPF, 1972) e são moderadamente grandes (KUGLER; BROWN, W. R. Jr., 1982). De acordo com Antonialli-Junior; Giannotti (1997), seus ninhos possuem uma única abertura para o interior do ninho medindo aproximadamente 0,9 centímetros, geralmente circundada por uma estrutura em forma de chaminé (Figura 1). Os túneis geralmente se encontram na posição vertical ou levemente inclinada, interligando câmaras posicionadas horizontalmente. Em ninhos maduros o número de câmaras varia entre 3 e 5 e a profundidade do ninho varia de 32 a 68 centímetros, havendo uma tendência do volume da

câmara aumentar na medida em que ela se encontra em maior profundidade no solo.

As espécies desse gênero podem utilizar como método de alimentação mecanismos de predação ou de coleta de restos de animais mortos (PIE, 2004), geralmente, no solo (MIGUEL; DEL-CLARO, 2005). Raramente são vistas coletando néctar extrafloral (DEL-CLARO; OLIVEIRA, 1999; FERNÁNDEZ, 1991; OLIVEIRA; BRANDÃO, 1991) e as rainhas podem, ainda, realizar canibalismo de larvas recém-eclodidas quando não há oferta de alimento para a colônia (MIGUEL; DEL-CLARO, 2005). Como são predadoras generalistas, o que aumenta a probabilidade de encontrar presas e diminui o tempo gasto com forrageamento, coletam artrópodes terrestres em geral (FOWLER et al., 1991). Assim como outros gêneros de formigas predadoras, *Ectatomma* pode inclusive coletar larvas de Diptera em carcaças (ZARA; CAETANO, 2010).

Observações mais detalhadas sobre o comportamento de forrageamento das diversas espécies de formigas são fundamentais para entender como as pressões seletivas sofridas por cada espécie agem em relação às características de forrageamento observadas (DUNCAN; CREWE, 1994). De forma geral, quanto mais variações a colônia apresentar no comportamento de procura por alimento, melhor ela irá se adaptar a alterações em seu ambiente (SCHATZ; LACHAUD; BEUGNON, 1997). Essas análises servem como importante base de dados para estudos de economia de forrageamento neste grupo de animais; entretanto, a aplicação dos modelos obtidos deve ser feita de maneira cuidadosa sem desprezar outros fatores ligados à organização social e ecologia de formigas e ao balanço energético da colônia (TRANIELLO, 1989). Para isso são utilizados etogramas, ferramentas fundamentais para a compreensão da ecologia, biologia e comportamento de determinada espécie de animal, seja em ambiente natural ou em cativeiro (DEL-CLARO, 2010). É um método bastante utilizado em insetos sociais fornecendo dados detalhados relacionados à divisão de trabalho e de castas em uma colônia e à identificação da ocorrência de polietismo etário (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PRATT, 1994; WILSON, 1984).

Figura 1 – Estrutura em forma de “chaminé” circundando a entrada do ninho da formiga *Ectatomma opaciventre* medindo aproximadamente 1cm de diâmetro.



Foto: Viviane Cristina Tofolo.

A subfamília Ectatomminae por ser constituída por espécies de formigas consideradas evolutivamente basais dentro da família Formicidae (PEETERS, 1997) tem grande parte de sua dinâmica comportamental ainda pouco estudada. Isso se deve, talvez, ao fato desse grupo não apresentar espécies causadoras de dano direto ao homem como é o caso das formigas urbanas e das cortadeiras. No entanto, sua importância ecológica é bem conhecida, uma vez que se trata de um grupo de espécies predadoras que naturalmente controla populações de outros insetos, inclusive de alguns considerados como pragas (IBARRA-NUÑEZ et al., 2001; GOMES et al., 2009)

Recentemente, um trabalho na área de Entomologia Forense registrou formigas pertencentes ao gênero *Ectatomma* em carcaças de animais, predando várias espécies de moscas (GOMES et al. 2009). Entretanto, os mecanismos utilizados pelas formigas durante a predação ainda não são conhecidos, de modo que este trabalho tentará responder quais são as estratégias utilizadas pelas operárias de *E. opaciventre* durante a predação de diferentes estágios da espécie de mosca *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Stratiomyidae), uma espécie de hábito terrestre utilizada na entomologia forense para estimativas de intervalo pós-morte em corpos em avançado estágio de decomposição (LORD et al., 1994) em diversas partes do mundo incluindo o Brasil (PUJOL-LUZ et al., 2008). Pode ser encontrada também em diversos tipos de substratos em decomposição, como frutas, animais e húmus (TOMBERLIN; SHEPPARD, 2001 apud JAMES, 1935), além de poderem ser pragas em criações de aves, pois liquefazem as fezes destes animais e tornam o processo de retirada desses dejetos extremamente difícil (AXTELL; ARENDS, 1990). Suas larvas são de uma coloração marrom-escura, achatadas dorso-ventralmente (MELENEY; HARWOOD, 1935) e

atingem até 30 mm, enquanto os adultos variam de 13 a 20 mm, assemelhando-se a uma vespa (MAY, 1961). Primariamente, esta espécie habitava o continente americano, mas espalhou-se para Austrália, Ásia, Europa e África através do transporte de alimentos e outros materiais (ÜSTÜNER; HASBENLI; ROZKO, 2003).

1.1 Objetivo

Elaborar um etograma relacionado à predação de larvas e adultos da mosca *Hermetia illucens* por operárias de *Ectatomma opaciventre* em laboratório.

1.2 Materiais e Métodos

1.2.1 Coleta dos ninhos

Foram coletados três ninhos de *Ectatomma opaciventre* escolhidos aleatoriamente em um terreno de 1.800 m² predominantemente coberto por gramíneas na área urbana do município de Rio Claro, Estado de São Paulo (22° 22' 49,73" S 47° 33' 48,87" O – Figura 2), nos meses de março e maio de 2010

Figura 2 – Imagem aérea do local de coleta das colônias de *Ectatomma opaciventre* (destacada pelo círculo vermelho) e do seu entorno (TOFOLO, 2011).



Fonte: Google Earth

As colônias foram localizadas seguindo-se uma operária forrageadora até a entrada do ninho, ou por meio da identificação visual da chaminé uma estrutura característica do orifício de entrada dos ninhos dessa espécie de formiga (Figura 1). Posteriormente, o solo foi escavado a 30 centímetros de distância deste orifício a uma profundidade de

aproximadamente 1 metro. Com o auxílio de uma espátula, foi feita uma escavação, lateralmente, em direção às câmaras contendo os indivíduos da colônia. Os ninhos coletados apresentavam 26, 19 e 23 operárias, sendo que no primeiro não foram encontrados imaturos, no segundo havia 40 larvas e 4 pupas e no terceiro apenas 3 pupas. A profundidade dos ninhos variava de 39,5 a 66,5 centímetros. Em nenhum dos ninhos foram encontrados machos adultos ou rainhas.

1.2.2 Transferência da colônia para laboratório

Adultos e imaturos foram retirados com o auxílio de pinças e pincéis, transferidos para o laboratório do Biotério do Instituto de Biociências, no câmpus de Rio Claro da Universidade Estadual Paulista (UNESP) e abrigados em ninhos artificiais feitos de gesso medindo 28,5 cm de comprimento x 16,5 cm de largura x 2,5 cm de altura, contendo uma câmara com 8 cm e duas câmaras de 9 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura interligadas por túneis de 1,5 cm de diâmetro (Figura 3a). Sobre os ninhos foram colocadas folhas de papel celofane vermelho para impedir a entrada da faixa de luz visível para as formigas, dando aos indivíduos a impressão de estar em um ambiente escuro, semelhante ao seu habitat no subsolo. Os ninhos foram colocados em caixas de vidro medindo 60 cm de comprimento x 40 cm de largura x 15 cm de altura (Figura 3b). Para impedir a entrada de possíveis predadores, as caixas foram revestidas externamente por Fluon (politetrafluoroetileno) e colocadas sobre potes de vidro posicionados dentro de placas de Petri contendo água e detergente. Dentro da caixa de vidro ao lado do ninho foram oferecidas, além das presas, água e solução saturada de sacarose a temperatura ambiente em tubos de ensaio vedados com algodão. A temperatura do laboratório foi mantida próxima dos 25°C com o uso de aparelho de ar condicionado, os ninhos permaneceram sob regime natural de luz. A umidade relativa do ar foi mantida próxima dos 70% com o auxílio de recipientes com água distribuídos pelo laboratório.

Figura 3 – Ninhos de *Ectatomma opaciventre* em laboratório: (a) ninho de gesso com três câmaras de tamanho crescente, cuja entrada está localizada na câmara menor; (b) caixa de vidro para acomodação do ninho e arena de forrageamento (TOFOLO,2007).

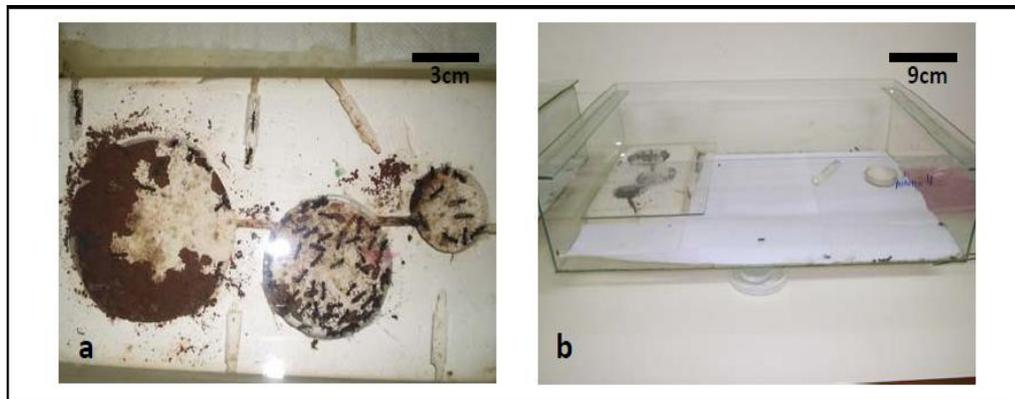


Foto: Viviane Cristina Tofolo

1.2.3 Oferecimento das presas

Para cada um dos três ninhos coletados foram oferecidos larvas de último instar e adultos vivos da espécie de mosca *Hermetia illucens* criadas em substrato à base de laranja em decomposição. A escolha desta espécie de mosca foi feita devido a sua existência em um mesmo ambiente das colônias de *E. opaciventre*, o que possibilita sua captura em meio natural. As larvas e os adultos sempre foram oferecidos na arena de forrageamento a uma distância de 30 cm da entrada do ninho. Foram realizadas 97 horas de observação, sendo 72 horas de comportamentos de predação sobre as larvas de *H. illucens* (86 observações) e 25 horas de predação sobre adultos (33 observações). Em nenhum momento foi feita mais de uma observação em um mesmo ninho por dia. Os experimentos foram realizados sempre no período diurno, que corresponde ao período de maior atividade forrageadora dessa espécie de formiga (PIE, 2004). Nos dias em que não foram realizadas observações a alimentação oferecida foi à base de larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae).

1.2.4 Métodos de observação

As observações ocorreram no período de março de 2010 a fevereiro de 2011. Foi observada desde a captura da presa na arena até sua divisão entre os membros da colônia dentro do ninho e o descarte dos restos no depósito de lixo, ou até serem completados 120 minutos de observação. O registro dos comportamentos foi feito com o uso de uma filmadora e analisados pela posterior visualização das filmagens.

1.2.5 Organização dos dados

Ao final da coleta de dados foi elaborado um etograma contendo todos os atos comportamentais utilizados pelas formigas. Comportamentos que possuíam funções semelhantes dentro do contexto de predação foram agrupados em uma mesma categoria comportamental. Durante o período de observações foi feita a contagem de operárias, machos, rainhas, ovos, larvas e pupas de cada ninho (Apêndice A).

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Resultados

Obteve-se um total de oito categorias comportamentais, em que apenas quatro foram observadas na predação das larvas, enquanto todas foram observadas na predação sobre adultos. Além disso, foram registrados 40 atos comportamentais (11 para larvas e 29 para adultos). As categorias comportamentais realizadas por *E. opaciventre* são descritas a seguir.

Inspecionar (INS): utilizar as antenas ou o aparato bucal para tocar repetidas vezes a presa, seja na porção anterior, média ou posterior do corpo das larvas e adultos.

Morder (MOR): utilizar as mandíbulas para agarrar a porção anterior, média ou posterior da presa, tanto em larvas quanto em adultos.

Virar a presa (VIR): utilizar o primeiro par de pernas e a mandíbula para rolar a presa no substrato. No caso da predação de larvas, este comportamento sempre visou colocá-la com a porção ventral para cima e foi sempre acompanhada de uma mordida. No entanto, quando a presa era um adulto, não parecia haver um padrão de qual face ficaria para cima, além disso, em adultos este comportamento era sempre acompanhado do comportamento de inspeção com as antenas.

Ferroar (FER): introduzir o ferrão na presa enquanto a morde. A introdução do ferrão apenas foi realizada nos segmentos posteriores da larva enquanto em adultos a ferroadada ocorria em qualquer parte do corpo, inclusive nas asas. Neste caso, a operária poderia estar visando ferroar o tórax ou o abdome da presa, mas por causa dos movimentos realizados pela mosca enquanto defendia-se do ataque das formigas as asas é que acabavam por ser ferroadas.

Transportar a presa (TRA): utilizar as mandíbulas para arrastar ou erguer a presa e movimentá-la de um local a outro da arena de forrageamento, levá-la até o ninho ou carregá-la dentro do ninho. Este comportamento foi observado apenas na predação de adultos e ocorria por qualquer uma das porções do corpo da presa.

Arrancar partes da presa (ARR): utilizar as mandíbulas para retirar pequenas partes da presa seja para ingeri-las ou descartá-las. Foi possível notar que as primeiras partes a serem arrancadas do corpo da presa eram sempre as asas e pernas, assim como observado na predação de *Chrysomya albiceps* (Diptera, Calliphoridae) (TOFOLO; GIANNOTTI, 2009) e, posteriormente, partes do tórax e do abdome. Partes da cabeça nunca foram arrancadas.

Morder partes arrancadas da presa (MPA): agarrar com as mandíbulas partes já arrancadas

da presa que estavam no substrato. Este comportamento sempre foi seguido de TPA.

Transportar partes arrancadas da presa (TPA): utilizar as mandíbulas para erguer partes arrancadas do corpo da presa para o exterior do ninho ou de um ponto a outro do interior do ninho. Este comportamento foi apenas observado no interior do ninho na predação de adultos de *H. illucens*, assim como ARR e MPA.

Os atos comportamentais mais frequentes foram aqueles agrupados na categoria INS, tanto para larvas quanto para adultos. No caso da predação de larvas essa frequência atingiu quase 98% do total dos comportamentos observados. Em larvas, as partes mais inspecionadas tanto pelas antenas quanto pelo aparato bucal foram os segmentos médios da presa. A mordida, por sua vez, ocorreu principalmente nos segmentos posteriores da larva de *H. illucens* e as ferroadas ocorreram exclusivamente nessa porção do corpo da presa.

Na predação de adultos os atos comportamentais da categoria INS também foram os mais frequentes, 73,16% e 78% respectivamente na arena de forrageamento e no interior do ninho. A porção do corpo mais frequentemente inspecionada pelas operárias com as antenas foi o tórax, já quando era usado o aparato bucal houve preferência pela cabeça, quando a presa ainda se encontrava na arena de forrageamento e pelo tórax, quando esta já havia sido transportada para o interior do ninho.

A categoria comportamental MOR foi mais observada na cabeça e no abdome da presa, porém quando a presa estava no interior do ninho os locais mais mordidos foram as pernas, possivelmente um comportamento anterior ao de arrancá-las do corpo da mosca. As ferroadas ocorreram quase exclusivamente na arena de forrageamento e eram na maioria das vezes direcionadas para a região do tórax da mosca. O transporte era realizado preferencialmente pela cabeça da presa tanto na arena quanto no interior do ninho. As partes mais frequentemente arrancadas eram as asas. Esta última categoria, assim como MPA e TPA, foi realizada exclusivamente no interior dos ninhos.

Na Tabela 1 encontram-se as frequências relativas calculadas para as categorias e atos comportamentais da predação de larvas. Em nenhuma das observações as larvas foram transportadas até o interior do ninho. Enquanto isso, na predação de adultos (Tabela 2) foram contabilizados separadamente os comportamentos realizados na arena de forrageamento daqueles realizados no interior do ninho. Isto foi feito por causa da considerável diferença nos comportamentos observados entre essas duas situações.

Tabela 1: Frequências relativas das categorias e atos comportamentais de *Ectatomma opaciventre* observados na predação sobre larvas de *Hermetia illucens*.

Categorias e atos comportamentais	Frequência relativa (larvas)
Inspecionar	0,9776
- os segmentos anteriores com as antenas	0,2808
- os segmentos médios com as antenas	0,3524
- os segmentos posteriores com as antenas	0,3265
- os segmentos anteriores com o aparato bucal	0,0022
- os segmentos médios com o aparato bucal	0,0112
- os segmentos posteriores com o aparato bucal	0,0045
Morder	0,0134
- os segmentos anteriores	0,0033
- os segmentos médios	0,0045
- os segmentos posteriores	0,0056
Virar a presa	0,0045
Ferroar	0,0045
- os segmentos posteriores	0,0045
Total	1,0000

Tabela 2: Frequências relativas das categorias e atos comportamentais de *Ectatomma opaciventre* realizados durante a predação sobre adultos de *Hermetia illucens*.

Categorias e atos comportamentais	Frequência relativa	
	Arena de forrageamento	Interior do ninho
Inspecionar	0,7316	0,7800
- a cabeça com as antenas	0,1421	0,1455
- o tórax com as antenas	0,2632	0,2521
- o abdome com as antenas	0,1737	0,1455
- as asas com as antenas	0,0368	0,0254
- a cabeça com o aparato bucal	0,0526	0,0372
- o tórax com o aparato bucal	0,0368	0,0948
- o abdome com o aparato bucal	0,0158	0,0626
- as asas com o aparato bucal	0,0053	0,0169
- as pernas com o aparato bucal	0,0053	-
Morder	0,1158	0,1624
- a cabeça	0,0368	0,0271
- o tórax	0,0264	0,0186
- o abdome	0,0368	0,0170
- as asas	0,0158	0,0253
- as pernas	-	0,0744
Virar a presa	0,0053	0,0017
Ferroar	0,1105	0,0051
- a cabeça	0,0053	0,0034
- o tórax	0,0631	0,0017
- o abdome	0,0316	-
- as asas	0,0105	-
Transportar	0,0368	0,0186
- pela cabeça	0,0158	0,0102
- pelo tórax	0,0105	0,0050
- pelo abdome	-	0,0034
- pelas asas	0,0105	-
Arrancar	-	0,0169
- partes do tórax	-	0,0034
- partes do abdome	-	0,0034
- asa	-	0,0084
- perna	-	0,0017
Morder partes arrancadas da presa	-	0,0118
Transportar partes arrancadas da presa	-	0,0034
Total	1,0000	1,0000

Além dos comportamentos feitos isoladamente foram calculadas as frequências da sequência em que alguns comportamentos ocorreram, dessa maneira foi possível compreender

melhor o contexto de cada ato comportamental dentro da predação realizada pelas operárias, interpretar o significado de alguns destes atos e buscar padrões de comportamento existentes durante essa atividade. As figuras 4 e 5 mostram um diagrama de fluxo realizado a partir dos dados obtidos com essa finalidade.

De maneira geral, o comportamento das operárias quando as presas oferecidas eram larvas segue o seguinte padrão: a operária aproxima-se da presa, a inspeciona com as antenas, enquanto a larva permanece imóvel ou locomovendo-se de maneira lenta, em seguida a operária interrompe a inspeção afastando-se da presa podendo retomar essa sequência diversas vezes ao longo do período de observação. Em alguns casos, após inspecionar com as antenas a operária morde a larva que começa a se debater lateralmente, logo após, a operária ferroa a presa, a inspeciona novamente com as antenas e afasta-se desta.

Quando as presas eram adultas a sequência mais frequente foi a mesma da predação de larvas; aproximação, seguida de inspeção com as antenas e interrupção do comportamento podendo retomar esta mesma sequência diversas vezes ao longo da observação, nestes casos o adulto de mosca realizava pequenos voos lentos e rasantes após ser tocado pela operária. Contudo, houve casos em que a operária conseguia efetivamente capturar a mosca podendo transportá-la para o interior do ninho ou abandoná-la na arena de forrageamento.

Nos casos em que a presa era abandonada verificou-se que após a aproximação e inspeção com as antenas a operária realizava um ataque rápido em direção a presa mordendo-a principalmente na região do abdome e da cabeça e ferroando-a na região do tórax enquanto a mosca tentava voar. Logo que a presa ficava imóvel ela era solta pela operária a qual se afastava da presa.

Nas observações em que a mosca era levada para o ninho a sequência se repetia. Porém, após ser ferroadada, a mosca era transportada para o interior do ninho onde era abandonada. A sequência reiniciava com uma operária mordendo a presa e arrancando partes destas, geralmente as asas e algumas vezes outras partes do corpo, neste momento a sequência era novamente interrompida, com o afastamento da operária, e retomada com a aproximação de uma formiga que mordia as partes que haviam sido arrancadas da presa e as transportava para longe da presa capturada, isso sem sair do ninho.

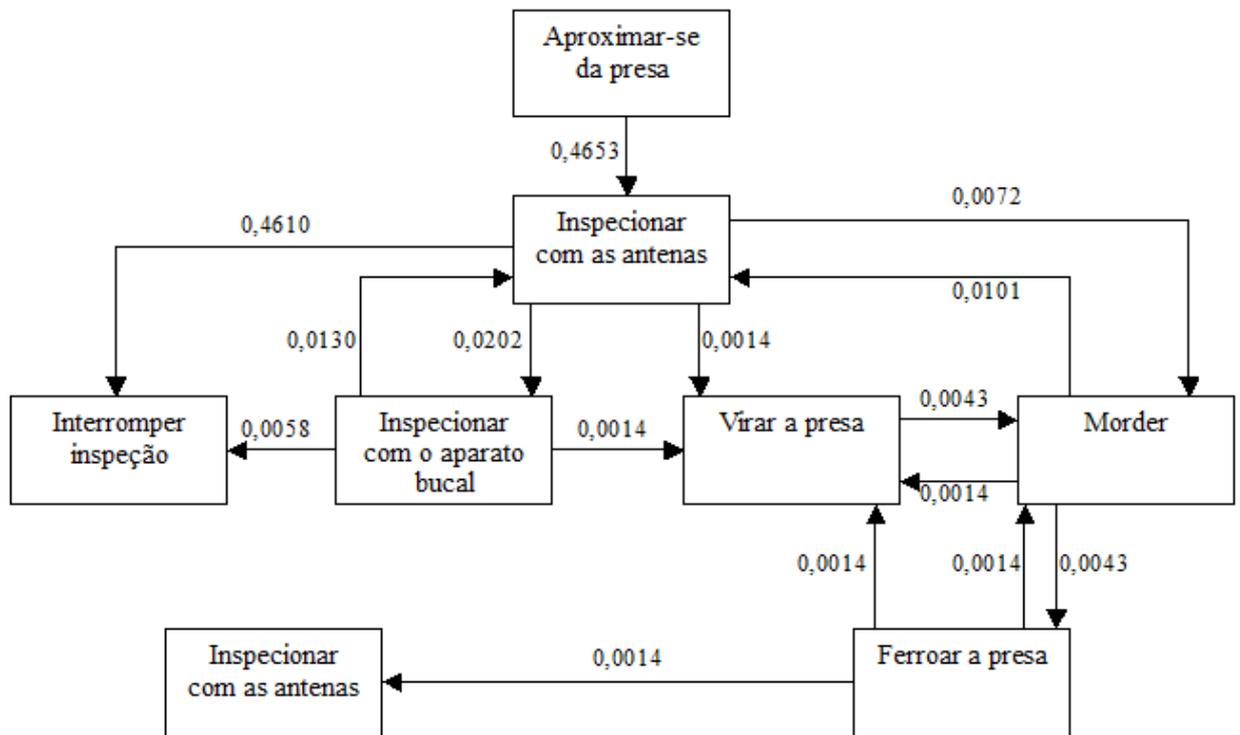


Figura 4: Diagrama de fluxo da predação por *Ectatomma opaciventre* sobre larvas de *Hermetia illucens*.

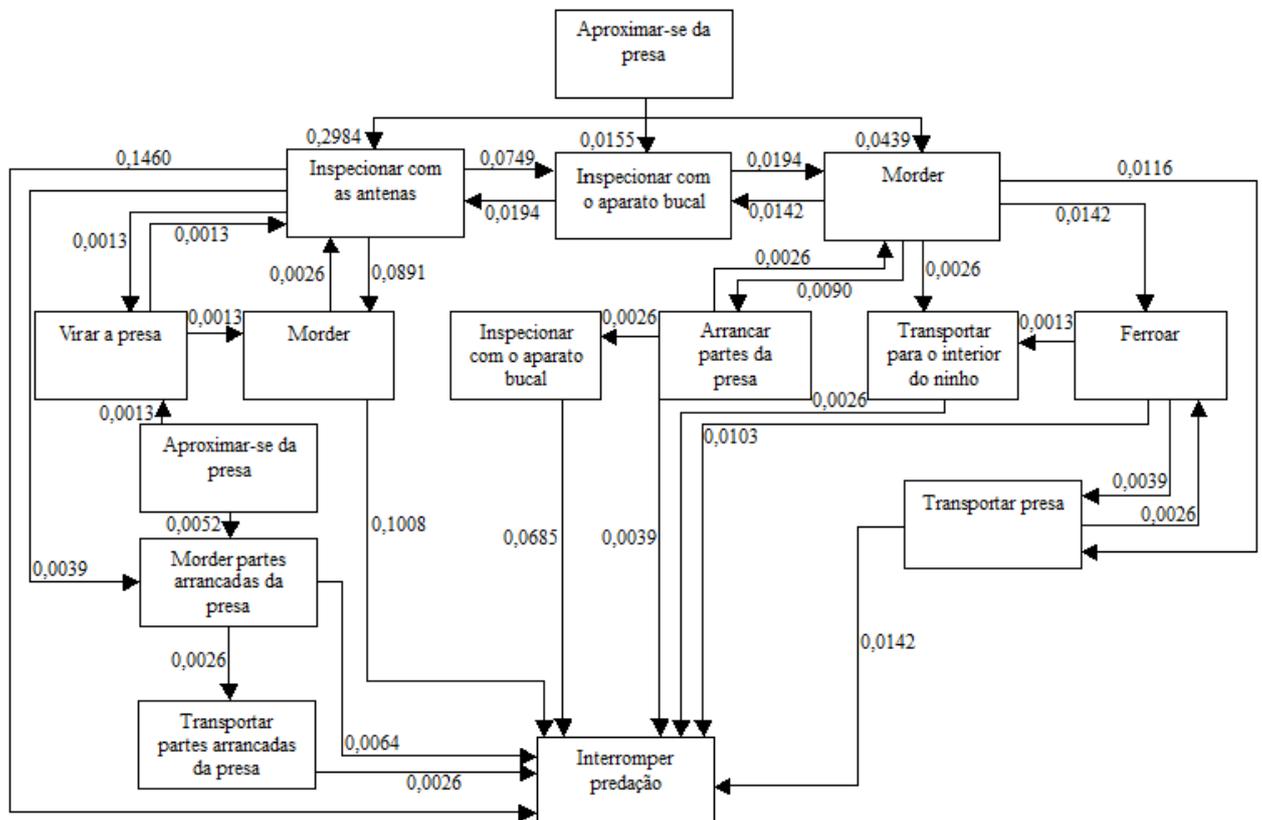


Figura 5: Diagrama de fluxo da predação por *Ectatomma opaciventre* sobre adultos de *Hermetia illucens*.

Em contrapartida, constatou-se um alto número de observações em que as operárias ignoravam a presença das larvas e adultos de *H. illucens* não interagindo com elas. Isso ocorreu em 32 observações no caso das larvas (36,36%) e 20 observações no caso dos adultos (60,60%). Representando um total de 52 observações das 121 realizadas (42,98%).

2.2 Discussão

A predação de adultos é muito mais intrincada e complexa em comparação com a de larvas, como pode ser visto pelos etogramas e pelo fato de categorias comportamentais como MOR, FER e TRA tipicamente relacionadas a agressividade e a defesa, terem tido uma frequência maior quando as presas eram adultos. Isso nos leva a crer que o adulto de *H. illucens* seja uma presa mais atrativa para as operárias embora mais difícil de ser capturada possivelmente devido à sua capacidade de voo. A larva, por sua vez, não seria identificada como um recurso alimentar pelas operárias, mas como um invasor do ninho, já que não foram observados comportamentos predatórios contra elas. Mais estudos seriam necessários para investigar os motivos que levariam a essa diferenciação no comportamento das operárias. É possível que a presença de longos pelos no corpo da larva dificulte a manipulação desta por parte das operárias, fato que poderia explicar o comportamento de virar a larva com a face ventral para cima antes de mordê-la, uma vez que esta é a região com menor concentração de pelos. Este fator, juntamente com o odor liberado pelas larvas de *H. illucens* pode não torná-las atrativas para serem predadas pelas operárias de *E. opaciventre*. Vale ressaltar que as larvas de mosca oferecidas como presa viviam enterradas no substrato em decomposição, enquanto os adultos permaneciam sobre o substrato quase sem permanecer em contato com ele.

Assim como constatado por Tofolo e Giannotti (2009) na predação de *E. opaciventre* sobre *Chrysomia albiceps* (Diptera, Calliphoridae), e observado também nas espécies *E. ruidum* (SCHATZ; LACHAUD; BEUGNON, 1997) e *E. bruneum* (ALBINO; TOFOLO; NOMURA, 2008; GOMES et al., 2009), notou-se que quando a presa era uma mosca adulta havia uma tendência para que a ferroada fosse feita nos segmentos torácicos da presa, conforme afirmado por Dejean (1982), como uma tentativa de atingir o sistema nervoso da presa e imobilizá-la, permitindo, assim, uma manipulação mais fácil por parte da operária. Ainda de acordo com o mesmo trabalho de Tofolo e Giannotti (2009), os ataques das operárias foram inicialmente realizados de maneira individual devido ao tamanho da presa ser compatível à capacidade de transporte da operária e ao fato da distância da presa ao ninho ser

curta, uma vez que operárias de *E. opaciventre* podem forragear em média a pouco mais de 2 metros de distância do ninho (TOFOLO et al., 2011). O mesmo foi observado na predação de *H. illucens* por *E. opaciventre*.

A estratégia de *tandem-running* não foi observada em nenhuma situação durante a predação sobre *H. illucens*, assim como nenhum outro tipo de recrutamento aparente. Mesmo padrão observado em campo por Pie (2004), mostrando que em *E. opaciventre* especificamente, parece preponderar a busca individual por alimento e a estratégia de “forrageamento difuso”. É possível que os próprios movimentos, sons e odores emitidos pela presa possam ter sido os principais estímulos para a aproximação de outras operárias durante a predação.

O fato de que, em alguns casos, as larvas e adultos de mosca terem sido ferroadas por uma operária, mas não terem sido transportadas para o interior do ninho pode ser interpretado como um comportamento mais relacionado à defesa do ninho do que à predação, uma vez que as moscas não foram utilizadas como fonte de alimento nem para as formigas adultas nem para as imaturas. Nesses casos em específico percebe-se que a mosca pode não ter sido vista como uma presa e sim como uma invasora do território do formigueiro ou uma potencial competidora. A alta frequência de casos em que as moscas não foram predadas pode ser consequência da ausência de rainhas nos ninhos coletados e do baixo número ou ausência total de larvas durante a maior parte do experimento (Anexo 1). Sabe-se que alimentos ricos em proteínas, como as presas utilizadas neste experimento, são principalmente utilizados pelas operárias para alimentar larvas e rainhas, enquanto as operárias consomem em geral alimentos ricos em carboidratos (SORENSEN; BUSCH; VINSON, 1985; CASSIL; TSCHINKEL, 1999; DUSSUTOUR; SIMPSON, 2009). Sabe-se também que por conta disso a quantidade de alimento coletada quando larvas estão presentes no ninho é maior do que na ausência delas (DUSSUTOUR; SIMPSON, 2009). Portanto, nesses casos esperar-se-ia uma maior demanda por alimentos proteicos, algo que consequentemente levaria a uma maior frequência de casos de predação.

3 CONCLUSÃO

Foram observadas diferenças consideráveis entre os comportamentos de predação de larvas e adultos de *H. illucens* por operárias de *E. opaciventre*. De fato, não pode considerar-se a larva como uma presa, todos os comportamentos realizados por operárias nestas larvas parecem estar relacionados à defesa do ninho, logo estas parecem ser consideradas invasoras por parte das operárias. Já os adultos parecem realmente serem presas, embora sejam mais difíceis de serem capturados devido a sua capacidade de voo. Embora não ocorra sempre uma sequência fixa no comportamento de defesa contra larvas e de predação de adultos de *H. illucens* foram notadas algumas tendências no comportamento das operárias em ambos os casos.

O fato de espécies de formigas como *E. opaciventre* serem potenciais predadores destas moscas e poderem habitar os mesmos locais que elas, podem torná-la uma espécie relevante para estudos de sucessão e exclusão de espécies que ocupam carcaças em entomologia forense (LINDGREN et al., 2011), bem como para estudos de manejo integrado de pragas (EUBANKS, 2001; IBARRA-NUÑEZ et al., 2001). Entretanto, é possível que estas presas apenas sejam capturadas no caso de estarem em altas concentrações no ambiente.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, E. A.; TRANIELLO, J. F. A. Chemical interference competition by *Monomorium minimum*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 51, p. 270-75, 1981.
- ALBINO, E.; TOFOLO, V. C.; NOMURA, E. Influence of prey size on the predatory behavior of *Ectatomma brunneum* (Hymenoptera: Formicidae) under laboratory conditions. **Sociobiology**, Chico, v. 52, n. 1, p. 55-66, 2008.
- ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Advanced Zoology**, Gorakhpur, v. 18, n. 2, p. 64-71, 1997.
- AXTELL, R. C.; ARENDS, J. J. Ecology and management of arthropod pests of poultry. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 35, n.1 p. 101-126, 1990.
- BARBOSA, J.; et al. **Evolução do recrutamento em massa e escolha de locais de forrageamento em formigas (Hymenoptera: Formicidae)**, 2005. Disponível em: <<http://tamandua.inpa.gov.br/~pdbff/cursos/efa/livro/2005/pdfs/PO7g1.pdf>>. Acesso em: 28 fev. 2013.
- BECKERS, R.; et al. Colony size, communication and ant foraging strategy. **Psyche**, Nova Iorque, v. 96, n. 3-4, p. 239-256, 1989.
- BOINSKI, S.; GARBER, P. A. **On the move, how and why animals travel in group**. Chicago: Univesity of Chicago Press, 2000.
- BROWN, M. J. F.; GORDON, D. M. How resources and encounters affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 47, p. 195-203, 2000.
- CASSILL, D. L.; TSCHINKEL, W. R. Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Journal of Insect Behavior**, Nova Iorque, v. 12, p. 307-328, 1999.
- CHEW, R. M.; CHEW, A. E. Body size as a determinant of small-scale distribution of ants in evergreen woodland in southeastern Arizona. **Insectes Sociaux**, Basileia, v. 27, p. 189-202, 1980.
- CHEW, R. M.; DEVITA, J. Foraging characteristics of a desert ant assemblage: functional morphology and species separation. **Journal of Arid Environments**, Londres, v. 3, p. 75-83, 1980.
- DEJEAN, A. **Quelques aspects de la prédation chez les fourmis de la tribu des Dacetini (Formicidae - Myrmicinae)**, 1982, Tese (Doutorado), Toulouse, França, 1982.
- DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Ant-homoptera interactions in a Neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). **Biotropica**, Hoboken, v. 31, n. 1, p. 135-144, 1999.

DEL-CLARO, K. **Introdução à ecologia comportamental: um manual para o estudo do comportamento animal**. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2010.

DEVITA, J. Mechanisms of interference and foraging among colonies of the harvester ant *Pogonomyrmex californicus* in the Mojave Desert. **Ecology**, Ithaca, v. 60, p. 729-737, 1979.

DUNCAN, F. D.; CREWE, R. M. Field study on the foraging characteristics of a ponerine ant, *Hagensia havilandi* Forel. **Insectes Sociaux**, Basileia, v. 41, p. 85-98, 1994.

DUSSUTOUR, A.; SIMPSON, S. J. Communal Nutrition in Ants. **Current Biology**, Cambridge, EUA, v. 19, n. 9, p. 740-744, 2009.

EUBANKS, M. D.; Estimates of the Direct and Indirect Effects of Red Import Fire Ants on Biological Control in Field Crops. **Biological Control**, Maryland Heights, v. 21, n. 1, p. 35-43, 2001.

FERNÁNDEZ, F. Las hormigas cazadoras de genero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae) en Colombia. **Caldasia**, Bogotá, v. 16, p. 551-564, 1991.

FOWLER, H. G.; et al. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Ecologia nutricional de formigas e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole Editora LTDA. 1991. p. 131-223.

GENTRY, J. B. Response to predation by colonies of the Florida harvester ant *Pogonomyrmex badius*. **Ecology**, Ithaca, v. 55, p. 1328-1338, 1974.

GOMES, L.; et al. Behavior of *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ectatomminae) Preying on Dipterans in Field Conditions. **Sociobiology**, Chico, v. 53, n. 3, p. 913-926. 2009.

GORDON, D. M. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. **The American Naturalist**, Chicago, v. 138, p. 379-411, 1991.

HÖLLDOBLER, B. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 1, p. 3-44, 1976.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge, EUA: Springer Verlag, 1990.

HOUSTON, A.; et al. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. **Nature**, Londres, v. 332, p. 29-34, 1988.

IBARRA-NUÑEZ, G.; et al. Prey analysis in the diet of some ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae) and web-building spiders (Araneae) in coffee plantations in Chiapas, Mexico. **Sociobiology**, Chico, v. 37, p. 723-755, 2001.

KEMPF, W. W. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 1, p. 3-344, 1972.

KUGLER, C.; BROWN, W. R. Jr. **Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species**. Ithaca: Search New York State Agricultural Experiment Station, v. 24, p. 1-7, 1982.

LASSAU, S. A.; HOCHULI, D. F. Effects of habitat complexity on ant assemblages. **Ecography**, Malden, v. 27, p. 157-164, 2004.

LINDGREN, N. K., et al. Exclusion of forensically important flies due to burying by the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) in southeast Texas. **Forensic Science International**, Shannon, v. 204, n. 1-3, p. E1-E3, 2011.

LORD, W. D., et al. The black soldier fly *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) as a potential measure of human post-mortem interval: observations and case histories. **Journal of Forensic Sciences**, Hoboken, v. 39, n. 1, p. 215-222, 1994.

LYNCH, J. F.; BALINSKY, E. C.; VAH, S. G. Foraging patterns in three sympatric forest ant species, *Prenolepis imparis*, *Paratrechina melanderi*, and *Aphaenogaster rudis* (Hymenoptera: Formicidae). **Ecological Entomology**, Chichester, v. 5, p. 353-371, 1980.

MACKAY, W. P. The effect of predation of western widow spiders *Latrodectus hesperus* (Aranae: Theridiidae) on harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* (Hymenoptera: Formicidae). **Oecologia**, Heidelberg, v. 53, p. 406-411, 1982.

MAY, B. M. The occurrence in New Zealand and the life-history of the soldier fly *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae). **New Zealand Journal of Science**, Wellington, v. 4, p. 55-65, 1961.

MELENEY, H. E.; HARWOOD, P. D. Human intestinal myiasis due to the larvae of the soldier fly, *Hermetia illucens* Linne (Diptera, Stratiomyidae). **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, Deerfield, v. 1, n. 1, p. 45-49, 1935.

MIGUEL, T. B.; DEL-CLARO, K. Polietismo etário e repertório comportamental de *Ectatomma opaciventre* Roger, 1861 (Formicidae, Ponerinae). **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 7, p. 297-310, 2005.

MOURA, C. A. R.; CUNHA, N. L. **Padrões de forrageamento de *Ectatomma* sp. (Hymenoptera: Formicidae) em uma borda de floresta gerada pela construção de estrada**, 2004. Disponível em:

<<http://tamandua.inpa.gov.br/~pdbff/cursos/efa/livro/2004/PDFs/pl1g5.pdf>>. Acesso em 22 mar. 2013.

OLIVEIRA, P. S.; BRANDÃO, C. R. F. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: HUXLEY, C. R. E; CUTLER, D. F. (Eds). **Ant-plant interactions**. Londres: Oxford University Press. 1991. p.198-212.

OSTER, G.; WILSON, E. O. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton: Princeton University Press. 1978.

PEAT, J.; GOULSON, D. Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the bumblebee, *Bombus terrestris*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 58, p. 152–156, 2005.

PEETERS, C. Morphologically ‘primitive’ ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: CHOE, J. C.; CRESPI, B. J. (eds.) **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press, 1997. cap. 18, p. 372-391.

PIE, M. R. Foraging ecology and behaviour of the ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, Abingdon, v. 38, n.13, p. 717-729, 2004.

PORTHA, S.; DENEUBOURG, J. L.; DETRAIN, C. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. **Behavioral Ecology**, Cary, v.13, p. 776-781, 2002.

PRATT, S. C. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae) **Insectes Sociaux**, Basileia, v. 41, p. 255-262, 1994.

PUJOL-LUZ, J. R.; et al. The black soldier-fly, *Hermetia illucens* (Diptera, Stratiomyidae), used to estimate the postmortem interval in a case in Amapá state, Brazil. **Journal of Forensic Sciences**, Hoboken, v. 53, n. 2, p. 476–478, 2008.

SCHATZ, B.; LACHAUD, J. P.; BEUGNON, G. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 40, p. 337-349, 1997.

SCHIPPERS, M. P.; et al. Lifetime performance in foraging honeybees: behaviour and physiology. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, Reino Unido, v. 209, p. 3828-3836, 2006.

SORENSEN, A. A.; BUSCH, T. M.; VINSON, S. B.; Control of food influx by temporal subcastes in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 17, p. 191-198, 1985.

TOFOLO, V. C. **Toxicidade de formicidas utilizados em pastagens sobre a formiga não-alvo *Ectatomma brunneum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) e seus efeitos na dinâmica populacional**. 2007. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2007.

TOFOLO, V. C.; GIANNOTTI, E. Comportamento predatório de *Ectatomma opaciventre* (Hymenoptera: Formicidae) sobre a mosca varejeira *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). In: SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 19., 2009, Ouro Preto. **Anais...** Ouro Preto: Universidade Federal de Ouro Preto, 2009. Disponível em: <<http://www.mirmeco2009.ufop.br/files/PDF/Comportamento.pdf>>. Acesso em 3 jul. 2013.

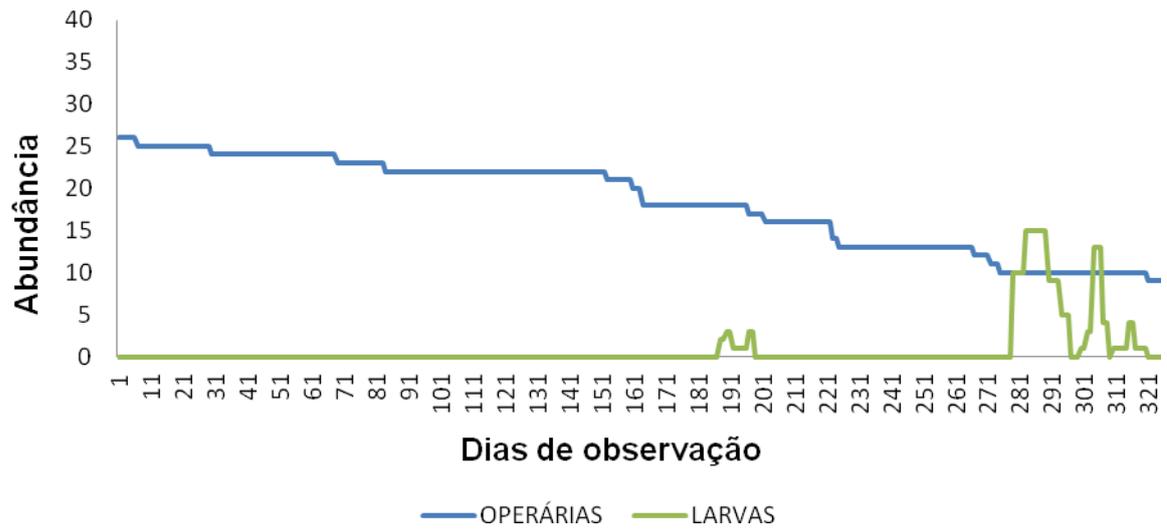
TOFOLO, V. C. et al. Diet and Spatial Pattern of Foraging in *Ectatomma opaciventre* (Hymenoptera: Formicidae) in an Anthropic Area. **Sociobiology**, Chico, v. 58, n. 3, 2011.

- TOFOLO, V. C. **Dinâmica populacional, forrageamento e exposição de operárias de *Ectatomma opaciventre* (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae) a iscas formicidas contendo sulfuramida, fipronil e clorpirifós.** 2011. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2011.
- TOMBERLIN, J. K.; SHEPPARD, D. C. Lekking behavior of the black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae). **Florida Entomologist**, Lutz, v. 84, n. 4, p. 729-730, 2001.
- TRANIELLO, J. F. A. Social organization and foraging success in *Lasius neoniger* (Hymenoptera: Formicidae): behavioral and ecological aspects of recruitment communication. **Oecologia**, Heidelberg, v. 59, p. 94-100, 1983.
- TRANIELLO, J. F. A. Comparative foraging ecology of north temperate ants: the role of worker size and cooperative foraging in prey selection. **Insectes Sociaux**, Basileia, v. 34, p. 118-130, 1987.
- TRANIELLO, J. F. A. Chemical trail systems, orientation, and territoriality in the ant *Lasius neoniger*. **Journal of Insect Behavior**, Nova Iorque, v. 2, p. 339-354, 1988.
- TRANIELLO, J. F. A. Foraging strategies of ants. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 34, p. 191-210, 1989.
- ÜSTÜNER, T.; HASBENLI, A.; ROZKO, R. The first record of *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera, Stratiomyidae) from the Near East. **Studia Dipterologica**, Halle, v. 10, n. 1, p. 181-185, 2003.
- WHITFORD, W. G.; BRYANT, M. Behavior of a predator and its prey: the horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) and harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.). **Ecology**, Ithaca, v. 60, p. 686-694, 1979.
- WILLOTT, S. J.; COMPTON, S. G.; INCOLL, L. D. Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 125, p. 35-44, 2000.
- WILSON, E.O. **The Insect Societies**. Cambridge, EUA: Harvard University Press, 1971.
- WILSON, E. O. The relation between caste ratio and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 16, p. 89-98, 1984.
- ZARA, F. J.; CAETANO, F. H. Mirmecologia e formigas que ocorrem em Carcaça. In: GOMES, L. (Org.). **Entomologia Forense: novas tendências e tecnologias nas ciências criminais**. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, v. 1, p. 237-269, 2010.

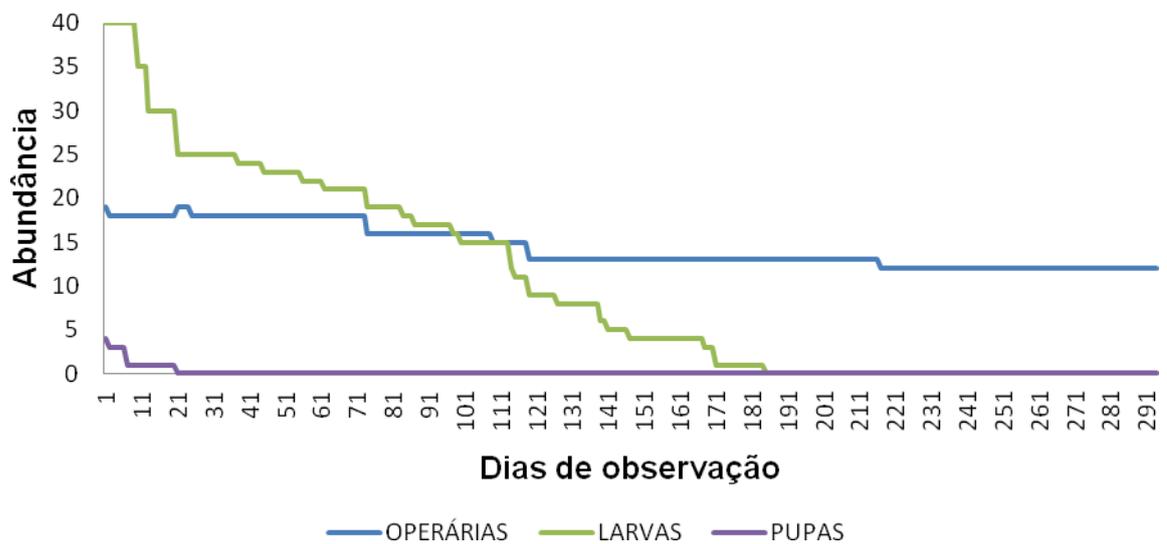
APÊNDICES

Apêndice A - Quantidade de indivíduos por ninho durante o período em que foram realizadas as observações de comportamento

Ninho 1



Ninho 2



Ninho 3

