
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)**

**DOMINÂNCIA HIERÁRQUICA, ORGANIZAÇÃO SOCIAL E
PERFIL DE HIDROCARBONETOS CUTICULARES DE
PACHYCONDYLA STRIATA FR. SMITH, 1858
(FORMICIDAE: PONERINAE)**

ADOLFO DA SILVA-MELO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do *Campus* de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas área de concentração em Zoologia.

**Rio Claro/SP
Novembro/2014**

Dominância hierárquica, organização social e perfil de hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae: Ponerinae).

Estudante: Adolfo da Silva-Melo

Orientador: Edilberto Giannotti

Co-orientador: Fábio Santos do Nascimento

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do *Campus* de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas área de concentração em Zoologia.

**Rio Claro-/SP
Novembro/2014**

595.796 Silva-Melo, Adolfo da
S586d Dominância hierárquica, organização social e perfil de
hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata* Fr.
Smith, 1858 (Formicidae: Ponerinae) / Adolfo da Silva-Melo.
- Rio Claro, 2014
103 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Edilberto Giannotti
Coorientador: Fábio Santos do Nascimento

1. Formiga. 2. *Pachycondyla*. 3. Divisão de trabalho. 4.
Hidrocarboneto cuticular. 5. Interações agonística. I. Título.

Agradeço,

Ao CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo auxílio financeiro.

Ao Dr. Edilberto Giannotti por aceitar orientar e colaborar com este estudo, também pela amizade e confiança.

Ao Dr. Fábio Nascimento por co-orientar este estudo, e pelo auxílio com os hidrocarbonetos cuticulares e por ser sempre um excelente anfitrião.

À Dra. Tatiane Marinho Vieira Tavares pelo carinho e colaboração durante toda esta etapa.

Ao Dr. Cláudio José Von Zuben por ceder tão gentilmente seu laboratório para realização da parte experimental deste estudo.

Aos Dr. Daizaburo Shizuka, Dr. David B. McDonald, Dr. David Leiva, Dr. Antonio Solanas, Dr. Han de Vries, Dr. David A. Kenny e Armin Franz Isenmann por atenderem sempre minhas solicitações e pela estima.

À Izabel Cristina Casanova Turatti pelo auxílio com a derivatização e pela colaboração.

Ao Dr. Sidnei Mateus pelo carinho e pelo auxílio com as análises no CG-MS.

Ao Me. Lucas Von Zuben, Me. Lucas Oliveira e a Dra. Maria Cláudia Guidetti Campos pela amizade e pelo auxílio durante a identificação dos hidrocarbonetos cuticulares.

Ao Me. Fábio Andre Facco Jacomassa pelo auxílio em campo.

Aos Me. Lucas Oliveira e Ma. Daniela Lima pelo auxílio com as amostras.

Aos estagiários, Ma. Lêda Cabral, Michele Dariz, Eder Silva, Marcelle Serrano Pedrosa, Caroline Rezende Lima, Dafner Vida, Gabriela Klein Barbosa, Hugo Ribeiro Moleiro, Jéssica Alves, Ligia Souza, Lucas Palandi Roberto, Maria Paula, Marcela, Fernando Quenzer, Paulo Ricardo, Raianny Hilks, Poliana Arantes, Everton Trova e Vitor Lima

Dedico:

Á Tatiane M V Tavares

Á Leda Maria da Silva Melo

A Camilo Adolfo de Melo

Aos meus irmãos e irmãs

Eu Quero É Botar Meu Bloco Na Rua

**Há quem diga que eu dormi de touca
Que eu perdi a boca, que eu fugi da briga
Que eu caí do galho e que não vi saída
Que eu morri de medo quando o pau quebrou**

**Há quem diga que eu não sei de nada
Que eu não sou de nada e não peço desculpas
Que eu não tenho culpa, mas que eu dei boqueira
E que Durango Kid quase me pegou**

**Eu quero é botar meu bloco na rua
Brincar, botar pra gemer
Eu quero é botar meu bloco na rua
Gingar, pra dar e vender**

**Eu, por mim, queria isso e aquilo
Um quilo mais daquilo, um grilo menos disso
É disso que eu preciso ou não é nada disso
Eu quero é todo mundo nesse carnaval**

**Eu quero é botar meu bloco na rua
Brincar, botar pra gemer
Eu quero é botar meu bloco na rua
Gingar, pra dar e vender**

Sérgio Sampaio (LP, Philips, 1973)

Sumário

Sumário	VI
Índice de ilustrações	VIII
Índice de tabelas.....	XI
Índice de equações.....	XII
Índice de abreviações	XIII
Resumo	XV
<i>Abstract</i>	XVI
Introdução Geral	17
As Formigas	17
A subfamília Ponerinae	18
<i>Pachycondyla</i>	19
Hierarquia de dominância.....	23
Rede social "Social Network"	26
Hidrocarbonetos cuticulares (HCs).....	28
Objetivos.....	30
Referências bibliográficas	31
Capítulo I	41
Dominância Hierárquica na Sociedade de <i>Pachycondyla striata</i> Fr. Smith, 1858 (Formicidae: Ponerinae).....	42

Resumo.....	42
Introdução.....	43
Materiais e métodos.....	44
Protocolo de observações	44
Determinação da dominância hierárquica	46
Análise de Dominância Hierárquica na perspectiva da rede social.....	47
Cálculo do índice de transitividade das tríades (t_{tri})	49
Linearidade e transitividade das tríades	50
Comparando transitividade e linearidade em redes aleatórias	51
Resultados.....	52
Discussão	71
Referências Bibliográficas	74
Capítulo II	80
Perfil de hidrocarbonetos cuticulares de <i>Pachycondyla striata</i> Fr. Smith, 1858 (Formicidae: Ponerinae)	81
Resumo.....	81
Introdução.....	82
Materiais e métodos.....	84
Análises químicas	84
Análise estatística	85
Resultados	86
Discussão	96
Referências Bibliográficas	99
Conclusão Geral	103

Índice de ilustrações

Introdução

Figura 1. Os tipos de triades possíveis em uma rede (WASSERMAN; FAUST, 1994).27

Capítulo I

Figura 1. Representações das interações dominantes de *Pachycondyla striata*. A- Rede de interações agonísticas com coeficiente de cluster = 0,717, os vértices correspondem aos indivíduos do ninho 2 e as arestas são as interações, B - Mapa de calor da matriz ponderada das relações dominantes.54

Figura 2. Rede de interações agonísticas de *Pachycondyla striata*. Coeficiente de cluster = 0,140. Os vértices correspondem aos indivíduos do Ninho A6 e as arestas são as interações.56

Figura 3. Mapa de calor da matriz ponderada das relações agonísticas realizadas por *Pachycondyla striata* no ninho A6 . As interações dominantes podem ser observadas nas linhas e subordinadas nas "colunas".57

Figura 4. Rede de interações agonísticas de *Pachycondyla striata*. Coeficiente de cluster = 0,105. Os vértices correspondem aos indivíduos do ninho A20 e as arestas são as interações.59

Figura 5. Mapa de calor da matriz ponderada das relações agonísticas realizadas por *Pachycondyla striata* no ninho A20. As interações dominantes podem ser observadas nas linhas e subordinadas nas "colunas".60

Figura 6. Rede de interações agonísticas de *Pachycondyla striata*. Coeficiente de cluster = 0,0455. Os vértices correspondem aos indivíduos do ninho unesp3 e as arestas são as interações.62

Figura 7. Mapa de calor da matriz ponderada das relações agonísticas realizadas por <i>Pachycondyla striata</i> no ninho Unesp3 . As interações dominantes podem ser observadas nas linhas e subordinadas nas "colunas".....	63
Figura 8. Média do número de vértices e arestas das quatro redes de <i>Pachycondyla striata</i> ...64	64
Figura 9. Porcentagem de h com o número de vértices das redes de <i>Pachycondyla striata</i>65	65
Figura 10. Relação percentual entre índice de transitividade (Pt) e díadicas nulas (Null).....65	65
Figura 11. Relação percentual entre índice de transitividade (Pt) e vértices de quatro redes...66	66
Figura 12. Relação entre transitividade das rede aleatória (rawh) e as redes originais.66	66
Figura 13. Comparação dos índices de dominância das quatro redes de <i>Pachycondyla striata</i> . k, h_{mod} , h, t_{tri} são índices de linearidade, veja mais informações no texto.67	67
Figura 14. Porcentagem dos atos agonísticos de <i>Pachycondyla striata</i> em três colônias.70	70
Figura 15. Atos agonísticos realizados nas três colônias de P. striata.71	71

Capítulo II

Figura 1. Cromatograma com os picos dos hidrocarbonetos cuticulares de operária de <i>Pachycondyla striata</i>	87
Figura 2. Hidrocarbonetos cuticularres em castas de <i>Pachycondyla striata</i> . Alada e operária têm correlação positiva $r = 0,872$, $p < 0,0001$87	87
Figura 3. A- Análises de componentes principais de hidrocarbonetos cuticulares de <i>Pachycondyla striata</i> , B- variâncias da PCA, C-. escalonamento multidimensional não-métrico - MDS com <i>stress</i> mínimo de 0,16, D- Distância do escalonamento multidimensional não-métrico.90	90
Figura 4. A- análise canonica de coordenadas principais e B- ANOSIN com $R = 0,147$ e $p < 0,01\%$ dos hidrocarbonetos cuticulares de <i>Pachycondyla striata</i>91	91
Figura 5. Dendrograma hierárquico das amostras de hidrocarbonetos cuticulares de <i>Pachycondyla striata</i> , com distância euclidiana e teste de Simprof.....93	93
Figura 6. A- Análise de MDS das Aladas dos grupos UNE e T, B- Relação da distância de MDS com a distância euclidiana dos HCs de <i>Pachycondyla striata</i>94	94

Figura 7. Análise de MDS para: A- ninho A20, B- Ninho T, C- Comparação dos pontos G1 e G2, D- comparação entre T e G1, comparação entre T e G2, F- comparação entre A20 e T.95

Índice de tabelas

Capítulo I

Tabela 0.1. Conteúdo dos ninhos de <i>Pachycondyla striata</i>	45
Tabela 0.2. Marcação individual adotada neste trabalho. Relação das cores com as partes do corpo das formigas.	46
Figura 3. Interações agonísticas entre operárias e rainhas de <i>Pachycondyla striata</i> no ninho 2. Gines (R) e operária (O).	53

Capítulo II

Tabela 0.1. Composição dos ninhos completos e parciais de <i>Pachycondyla striata</i>	84
Tabela 0.2. Hidrocarbonetos cuticulares de <i>Pachycondyla striata</i> . Alada e operária tem correlação positiva $r = 0,872$, $p < 0,0001$	88
Tabela 0.3. Resultado da análise de PERMANOVA para os grupos de <i>Pachycondyla striata</i> ., SS - soma do quadrado, MS- media dos quadrados , P- índice de Significância, MS- Permutação por Monte Carlo.	91
Tabela 0.4. Análise de PERMANOVA com o teste de pair-wise para os grupos de <i>Pachycondyla striata</i> . perm- PERMANOVA. perms- permutação, P- Significância, MS- Permutação por Monte Carlo, den-gl- Densidade do grau de liberdade.....	92

Índice de equações

Capítulo I

Equação 1.....	46
Equação 2.....	47
Equação 3.....	47
Equação 4.....	47
Equação 5.....	47
Equação 6.....	48
Equação 7.....	48
Equação 8.....	48
Equação 9.....	49
Equação 10.....	49
Equação 11.....	50
Equação 12.....	51

Índice de abreviações

Appleby:

d - Número de tríades circulares.

df - Número máximo de tríades circulares

K - Grau de linearidade proposto por Kendall mede a quantidade de tríades circulares. $K = 0$ não linear pois tem muitas tríades circulares. $K = 1$ plenamente linear pois só existem tríades transitivas

p - Significância da linearidade. A dominância só pode ser linear quando $p < 0.05$.

de Vries:

h - Índice de linearidade proposto por Landaus. $h = 0$ dominância não linear. $h = 1$ dominância perfeitamente linear. Quando o resultado é alto então a dominância é completamente linear.

h' - Média de h_0 em 10.00 simulações. É significativo quando $\alpha = 0.05$.

p - Significância da linearidade. A dominância só pode ser linear quando $p < 0.05$.

Shizuka e McDonald:

Pt - Porcentagem de tríades transitivas. $P_t = 0,75$ então 75% das tríades são transitivas. $P_t = 0$ quando 100% das tríades são circulares. $P_t = 1$ quando 100% das tríades são transitivas.

p - Valor de vezes que rP_t é maior ou igual a P_t da rede aleatória. Rejeitamos a hipótese nula quando $p < 0,05$.

t_{tri} - Mede a linearidade ou seja a quantidade de tríades transitivas. É significativo quando $p = 0.05$. Quando = 0 a proporção de tríades transitivas são iguais na rede real e também na aleatória. Quando = 1 então só ocorre tríades transitivas.

rawh = transitividade das rede aleatória.

Hidrocarbonetos cuticulares:

HCS - hidrocarbonetos cuticulares

CG-MS - Cromatografia Gasosa. Acoplada A Espectrometria de Massas.

Resumo

As primeiras pesquisas direcionadas à determinação e a intervenção de compostos químicos nos insetos sociais tiveram início no século XX. Neste período procurou-se compreender a utilidade dos hidrocarbonetos cuticulares (HCs) na sociedade destes organismos. Atualmente os HCs têm demonstrado eficiência no reconhecimento dos indivíduos de uma colônia, na determinação de castas, sexo e odor químico das espécies, bem como na identificação do *status* social e reprodutivo, que neste último caso, é inicialmente constatado através dos conflitos intracoloniais. Os conflitos podem ser melhor visualizados e entendidos como grafos, por isso análises utilizando redes sociais estão sendo amplamente utilizadas. Com auxílio desta ferramenta verificou-se três índices de linearidade para dominância hierárquica (h , k e t_{tri}) após quantificação das interações agonísticas de *Pachycondyla striata*. E, de acordo com os resultados, a espécie em questão apresenta dominância hierárquica linear que, provavelmente, é usada para regular a divisão de trabalho reprodutivo nas colônias. Também observa-se 16 atos comportamentais agonísticos. Após utilizar o método de CG-EM para descrever os HCs de *P. striata*, é possível relatar que ela apresenta cadeias de C₁₉ a C₃₁. Uma mistura complexa de HCs com perfil químico singular para a espécie, sendo possível a identificação quimiotaxonômica, distinção das populações e dos espécimes.

Palavras-chave: *Pachycondyla*, CG-EM, divisão de trabalho, dominância hierárquica, hidrocarboneto cuticular, conflitos, interações agonística

Abstract

Early research on the importance of chemical compounds in social insect biology began in the twentieth century. In this period, researchers sought to understand the functional role(s) of cuticular hydrocarbons (HCs) in insect societies. Currently, HCs are implicated in the recognition of individuals within a colony, in determination of caste, gender, and species chemical profile, and for identification of social and reproductive status, which in the latter case is initially established through intra-colonial conflicts. Conflicts are conveniently viewed and understood via network visualization (i.e., graphs), and social network analyses are being widely used for this reason. With the help of this tool, we quantified agonistic interactions of *Pachycondyla striata* and evaluated dominance hierarchy structure using three indices of linearity (h , K and t_{ri}). Our results indicate that this species has a linear dominance hierarchy, likely used to regulate colony division of reproductive labor. We also observed 16 behaviors performed in social conflict interactions. We used the GC-MS method to describe *P. striata* HCs, and we report the presence of chains on C19 - C31. The presence of a complex mixture of HCs with a chemical profile, unique to this species, highlights the possibility of chemotaxonomic identification, as well as distinction between populations and individuals.

Key words: *Pachycondyla*, GC-MS, division of labor, hierarchical dominance, cuticular hydrocarbon, conflict, agonistic interaction

Introdução Geral

As Formigas

As formigas, os térmitas e os grupos mais derivados entre as abelhas e as vespas compreendem os insetos sociais. O comportamento social pode ser definido pela combinação do cuidado de jovens por adultos, justaposição de geração e divisão de trabalho na casta reprodutiva e não reprodutiva (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A organização da sociedade destes organismos compõe-se de uma ou poucas fêmeas reprodutivas com grande número de crias (WILSON, 1971, 1975).

As formigas são eussociais e numericamente os mais abundantes dos insetos sociais (WILSON, 1971, 1975; BARONI-URBANI, 1979; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Elas são claramente notáveis por sua dominância ecológica como predadoras, onívoras e herbívoras indiretas, isto é, apresentam uma dieta alimentar diversificada e ampla distribuição geográfica (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). As formigas apresentam rainhas e operárias desta forma a composição das castas é bem variável (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PEETERS, 1993), o que sugere diferenciações no comportamento e na estrutura reprodutiva dentro de uma colônia (WILSON, 1971; PEETERS, 1993).

A subfamília Ponerinae

A subfamília Ponerinae está inclusa na família Formicidae (Hymenoptera) que é composta de 21 subfamílias existentes e quatro extintas (BOLTON, 2003; WARD, 2010).

O termo *poneromorfa* cunhado por Bolton (2003) abriga seis subfamílias (Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae), mas existe uma proposta de renúncia ao termo, em favorecimento aos dois grupos referidos por Ouellette et al. (2006), que são: Poneróide e Formicóide. Segundo estes autores, a não adesão ao termo proposto por Bolton é justificável por considerarem as subfamílias acima mencionadas distintas. No entanto, adotou-se neste estudo a classificação proposta por Bolton (2003).

As colônias das *poneromorfos* (*sensu* BOLTON, 2003) são pequenas (10^1 - 10^3 adultos) e normalmente apresentam distribuição espacial reduzida (BOLTON, 1994; PEETERS; ITO, 2001). Os ninhos, em geral, exibem arquitetura simples, isto é, quando terrícolas são: a) rasos; b) pouco elaborados e sem câmaras secundárias; c) construídos abaixo de troncos podres e/ou pedras; e, quando arborícolas são: a) construídos entre as cascas de árvores; b) em epífitas; c) atrás da bainha de palmeiras (LUEDERWALDT, 1926; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

A subfamília Ponerinae é um grupo basal e diverso distribuída geograficamente nas regiões tropicais e subtropicais do planeta (WILSON, 1971; SUDD; FRANK, 1987; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PEETERS, 1993; BOLTON, 1994; PEETERS; ITO, 2001; WILD, 2002; WARD, 2010). Esta subfamília é a mais abundante em termos de espécies, sendo considerada problemática por apresentar comportamento e morfologia heterogêneos (PEETERS, 1993; ASTRUC et al., 2004; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005; WARD, 2007, 2010). Em geral, as espécies que a

compõem são consideradas predadoras específicas ou oportunistas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; BOLTON, 1994; PEETERS; ITO, 2001; WILD, 2002).

Em relação à casta, alterações morfológicas importantes são identificadas, facultando significantes modificações no modelo "normal" de reprodução das espécies. Em algumas espécies de formigas a maioria das fêmeas adultas é estéril, com apenas uma ou umas poucas fêmeas acasaladas pondo ovos (PEETERS, 1993).

A divisão reprodutiva está embasada na produção de dois fenótipos femininos distintos, as rainhas e as operárias, sendo que o dimorfismo entre as duas castas pode ser altamente pronunciado nas subfamílias mais derivadas (WHEELER, 1986). Porém, em algumas espécies de Ponerinae, a casta parece ser bem variável em termos de composição e funcionalidade (PEETERS, 1993).

As espécies de Ponerinae exibem rainhas sem asas (*ergatóides*), outras não produzem rainhas, sendo que a atividade reprodutiva passa a ser desempenhada exclusivamente por operárias acasaladas, também conhecidas como *gamergates*, e outras podem apresentar rainhas e *gamergates* como elementos reprodutivos (PEETERS; CREWE, 1984, 1985; OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990; ITO; HIGASHI, 1991; PEETERS, 1993; MOLET; PEETERS, 2006).

Pachycondyla

Pachycondyla Smith, 1858 está inserido na tribo Ponerini que abriga 28 gêneros (BOLTON, 1995, 2003). Atualmente *Pachycondyla* é sinônimo de gêneros como *Brothronera*, *Mesoponera*, *Neoponera*, *Trachymesopus*, *Termitopone*, *Euponera*, *Hagensia*, *Megaponera*, *Ophthalmopone*, *Paltothyreus*, *Ectomomyrmex* e *Eumecopone*, com aproximadamente 270 espécies descritas para as regiões tropicais e subtropicais (BOLTON, 1995; BOLTON, 2003; WILD, 2005).

Atualmente o gênero *Pachycondyla* é referido como um grupo não-monofilético (SCHMIDT, 2013), e a ausência de autopomorfia torna esse gênero o mais complicado da subfamília Ponerinae. Diante deste fato o referido gênero foi dividido em 19 gêneros (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014), e segundo essa sugestão *Pachycondyla* passa a ter somente 11 representantes vivos.

A espécie *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 é portadora de indivíduos de proporções relativamente grandes (13,2 – 16,7mm de comprimento), e ocorre na porção setentrional da Argentina, Paraguai, Uruguai e Brasil (KEMPF, 1961, 1972; KEMPF; LENKO, 1976).

Os ninhos habitados por *P. striata* são normalmente ricos em nitrogênio e fósforo, elementos que beneficiam o desenvolvimento de plântulas que crescem nas proximidades (PASSOS; OLIVEIRA, 2002).

Os ninhos são terrícolas (LUEDERWALDT, 1926) e apresentam arquitetura simples, com as ramificações secundárias reduzidas, as câmaras e os túneis distribuídos rente à superfície horizontal do solo, presença de vários orifícios de entrada, mas ausência de câmaras específicas para acondicionar alimento e lixo. Todavia, as pupas podem ser separadas em câmaras isoladas dos demais indivíduos (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). A arquitetura dos ninhos desta espécie corrobora com o modelo padrão de outras Ponerinae que vivem próximas ao sistema radicular, com ninhos rasos e sem ramificações secundárias (LUEDERWALDT, 1926; MEDEIROS; OLIVEIRA, 2009; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). O número relativamente alto de orifícios (2 - 20) nos ninhos favorece a atividade forrageadora, facilitando a exploração de ampla área para obtenção de alimento e fuga (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010).

A atividade forrageira de *P. striata* é variável ao longo do ano, sendo mais intensa nos períodos chuvosos e quentes. Isso estaria relacionado ao aumento expressivo dos imaturos na colônia e também à disponibilidade de alimento nestes períodos (MEDEIROS; OLIVEIRA, 2009). Pesquisas recentes em laboratório sobre o tempo de vida e divisão de trabalho de *P. striata* informaram que a longevidade média das operárias é de $74,48 \pm 48,31$ dias (amplitude de variação 1 - 463, N = 798), entropia de $H = 0,611$ (a medida de entropia quantifica uma curva de sobrevivência) e apresenta também divisão de trabalho etária e reprodutiva (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2011, 2012). O repertório comportamental mostra que as rainhas executaram 32 atos comportamentais e 1089 registros, enquanto as operárias executaram 46 atos comportamentais e 7864 registros (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2012).

A espécie *P. striata* é considerada predadora generalista por alimentar-se de artrópodes e material vegetal (flores, sementes e líquens) (GIANNOTTI; MACHADO, 1992; MEDEIROS; OLIVEIRA, 2009; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). Ela forrageia no solo ou sob o folhiço no entorno de áreas sombreadas (WILD, 2002), deslocando-se furtivamente entre as folhas secas (MEDEIROS; OLIVEIRA, 2009).

Um estudo sobre a interação formiga-planta descreveu que as operárias removem individualmente sementes para dentro dos ninhos e após o consumo do arilo as sementes ficam prontas para germinação (PIZO; OLIVEIRA, 1998; PASSOS; OLIVEIRA, 2002). *P. striata* e *Odontomachus chelifer* são consideradas as principais dispersoras de sementes entre as formigas (PASSOS; OLIVEIRA 2004). Outras interações são comentadas por Strelnikov (1928) e Chagas et al. (2002). Aquele descreveu as alterações morfológicas exibidas por *P. striata* quando parasitadas por nematóide (*Mermis* - Mermithidae), estes relataram a predação de fêmeas ingurgitadas de carrapatos (*Boophilus microplus*) por essa espécie de formiga.

Estudos da morfologia interna da glândula mandibular revelaram que a estrutura consiste de um reservatório proximal e uma porção secretora. A secreção é transportada do citoplasma para o reservatório que se subdivide em canalículos, estes por sua vez, ramificam-se em duas porções: intracitoplasmática e extracelular (CAMARGO-MATHIAS et al., 1995). Caetano et al. (1994) descreveram minuciosamente o epitélio do ventrículo de *P. striata*, Morgan et al. (1999) realizaram análise química comparativa das secreções voláteis das glândulas abdominais de algumas espécies de Ponerinae, e dentre elas, relataram que *P. striata* apresentou uma mistura complexa de hidrocarbonetos.

O sistema reprodutivo de *P. striata* é formado por dois ovários que podem exibir ovariolos meroísticos politróficos, com a presença de diferentes números de ovariolos para cada ovário: nas operárias, oito ovariolos no ovário esquerdo e sete no direito e, nas rainhas, seis no esquerdo e sete no direito (THIELE; CAMARGO-MATHIAS, 1999).

Os resultados obtidos por FIGUEIRA e CAMARGO-MATHIAS, (2002) referente a análise histológica, histoquímica e morfométrica das glândulas endócrinas (*corpora allata*) das operárias e rainhas de *P. striata* evidenciaram que as diferenças encontradas no volume das glândulas de ambas não foram estatisticamente significantes, mas o volume dos *corpora allata* nas rainhas é menor do que aquele observado em operárias, nestas, o volume da glândula direita é menor do que o da glândula esquerda. Dentre as funções importantes dos *corpora allata* está a produção do hormônio juvenil, que age no desenvolvimento ovariano (FIGUEIRA; CAMARGO-MATHIAS, 2002).

A morfologia e morfometria do corpo adiposo de fêmeas virgens e rainhas de *P. striata* indicaram que os trofócitos e oenócitos destas são menores quando comparados àquelas (THIELE; CAMARGO-MATHIAS, 2003).

A glândula de veneno é composta por três porções distintas: a) uma secretora externa, composta por um filamento secretor que se bifurca para originar outros dois; b) uma secretora interna, representada pela glândula convoluta; c) um reservatório comum ducto secretor que libera o veneno para o exterior, por meio do aparelho de ferrão (ORTIZ; CAMARGO-MATHIAS, 2003, 2006).

Hierarquia de dominância

Etologia (do grego: ἦθος *ethos*, "hábito" ou "costumeiro" e -λογία *-logia*, "estudo") tem por finalidade investigar os processos evolutivos e as relações do organismo no ambiente ou quando necessário, no laboratório (IMMELMANN, 1980; LEHNER, 1996), ou e ainda estudar todos os padrões de comportamento animal em ambientes naturais, salientando análise dos padrões evolutivos e os adaptativos (WILSON, 1975). O comportamento é a maneira que o organismo desempenha suas atividades quando interage e/ou adapta-se as condições do meio (MATTHEWS; MATTHEWS, 1978).

A vida em sociedade quase sempre ocasiona interações que contribuem na luta pela sobrevivência, torna-se mais fácil a busca por alimento, melhoram-se as oportunidades de defesa contra os predadores e competidores, e facilita a construção de abrigos e o cuidado com a prole (CAETANO et al., 2002). Nas organizações sociais a comunicação pode ser bem variável, as interações podem ser observadas entre: a) organelas e célula; b) células e tecidos; c) indivíduo e sociedade; e) entre espécies mutualísticas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, 2009).

Os insetos sociais são bons exemplos de sistemas distribuídos espacialmente que se organizam de forma descentralizada, via interações entre indivíduos e entre o indivíduo e o ambiente (ARTHUR et al., 1997; BONABEAU et al., 1998; CAMAZINE et al., 2003). As interações são compostas pela comunicação e/ou atividades que induzem ações distintas entre os integrantes da colônia (WILSON, 1975). Entre os tipos de interações a agonística¹ é comum e de maior relevância para os componentes da sociedade, pois é reguladora da vida em grupo (HUNTINGFORD; TURNER, 1987). Neste contexto, as formigas desempenham doze categorias funcionais de comunicações que são primariamente químicas (HÖLLDOBLER; WILSON, 2009).

O grau de evolução do comportamento social pode ser definido pela combinação do cuidado cooperativo dos jovens pelos adultos, sobreposição de gerações e divisão de trabalho (ou polietismo) em casta reprodutiva e não reprodutiva (WILSON, 1975; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). As castas podem ser determinadas pelos tipos morfológicos e/ou idade. Estes fatores influenciam no cumprimento de tarefas específicas (WILSON, 1963, 1971, 1975; SUDD; FRANK, 1987). O polietismo entre rainhas e operárias e entre diferentes sub-castas de operárias pode atingir elevado grau de complexidade (HEINZE et al., 1994).

O conceito de dominância tem contribuído no entendimento da estrutura social nos animais (WILSON, 1975; DREWS, 1993). A dominância hierárquica pode variar entre as espécies e em uma espécie ela pode sofrer variações com as condições

¹ Agonístico é um adjetivo relativo à luta, conflito, combate diz-se de comportamento, que inclui reações diversas como ameaça, ataque e fuga, observado em encontros agressivos entre dois indivíduos de uma mesma espécie animal. A palavra vem do grego agónistikós,ê,ón 'relativo a luta' e posteriormente foi latinizada. agonisticus,a,um 'id.'.

ao longo do tempo (GOODENOUGH et al., 2010). Ela pode ocorrer em pares ou em grupos de indivíduos (WILSON, 1975).

No caso das Ponerinae, a atividade reprodutiva é desempenhada por uma das castas ou por ambas e isso pode acarretar interações agonísticas, que normalmente são acompanhadas por agressões físicas, roubo e ingestão de ovos (oofagia), e mutilação de apêndices dos subordinados pelos indivíduos dominantes (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990, 1991; ITO; HIGASHI, 1991; KIKUTA; TSUJ, 1999; MONNIN; PEETERS, 1999).

As interações agonísticas entre grupos de formigas estão associadas à formação de dominância hierárquica, que resulta no ranque reprodutivo (WILSON, 1975). Nas espécies em que a casta rainha foi substituída por *gamergates*, ou naquelas em que as castas rainha e operária são de difícil distinção, o mecanismo de regulação reprodutiva é bem variável (PEETERS, 1987; OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990, 1991; ITO; HIGASHI, 1991; MOLET; PEETERS, 2006; PEIXOTO et al., 2008). Após o estabelecimento da hierarquia dominante, tal hierarquia pode ser classificada conforme a proposta de Appleby (1983). Porém, há entre as Ponerinae, exemplo de atividade reprodutiva sem disputas para o estabelecimento de uma ordem hierárquica (PEETERS; CREWE, 1985).

As interações agressivas contribuem também na formação de novas colônias pelas subordinadas, pois as operárias, ao deixarem o ninho, podem normalmente produzir machos (haplóides) e fêmeas (diplóides) (HEINZE; SMITH, 1990).

Segundo Bonabeau et al. (1996), Camazine et al. (2003) e Beacham (2003) a dominância hierárquica tem sido objeto de investigação em muitos animais. Neste contexto, a subfamília Ponerinae recebeu atenção considerável (veja: PEETERS;

CREWE, 1984, 1985; OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990, 1991; ITO; HIGASHI,1991; SOMMER; HÖLLDOBLER, 1992; MEDEIROS et al., 1992; MONNIN; PEETERS, 1999; POWELL; TSCHINKEL, 1999; PEIXOTO et al., 2008; DENIS et al., 2008; BLACHER et al., 2010).

Rede social "Social Network"

A rede social descreve os vínculos sociais entre os indivíduos e pode determinar e auxiliar na interpretação das relações sociais entre os organismos envolvidos. Os conceitos matemáticos necessários a este tipo de análise são procedentes das teorias dos grafos (NOOY, 2005).

Um grafo ou um sociograma é uma estrutura composta por um conjunto de vértices conectados por arestas, e estas podem conectar-se a um vértice em cada extremidade. Nas redes sociais, o vértice ou nó representa o indivíduo e a aresta ou linha representa as relações entre os vértices (NOOY, 2005).

Quando as interações dos indivíduos são modeladas em um grafo, aqueles são conectados pelas arestas que representam sua co-ocorrência no espaço ou sua interação comportamental (PINTER-WOLLMAN, 2013). As arestas são direcionadas quando se sabe que a interação partiu do indivíduo A para o B ou vice e versa, ou não direcionada se a interação não tem uma orientação particular (PINTER-WOLLMAN, 2013).

As interações em uma rede social podem ser subdivididas em diádicas² (2 vértices), tríades (3 vértices) ou subgrafos de n-vértices, cada um desses representa uma unidade padronizada de interação entre os indivíduos (PINTER-WOLLMAN,

² Diádicas "*dyad*" ou "*dyadic*" é a denominação dada às interações entre dois indivíduos. Em matemática são geralmente chamados de relações binárias.

2013). As interações em tríades em uma rede podem ser de dezesseis tipos (WASSERMAN; FAUST, 1994).

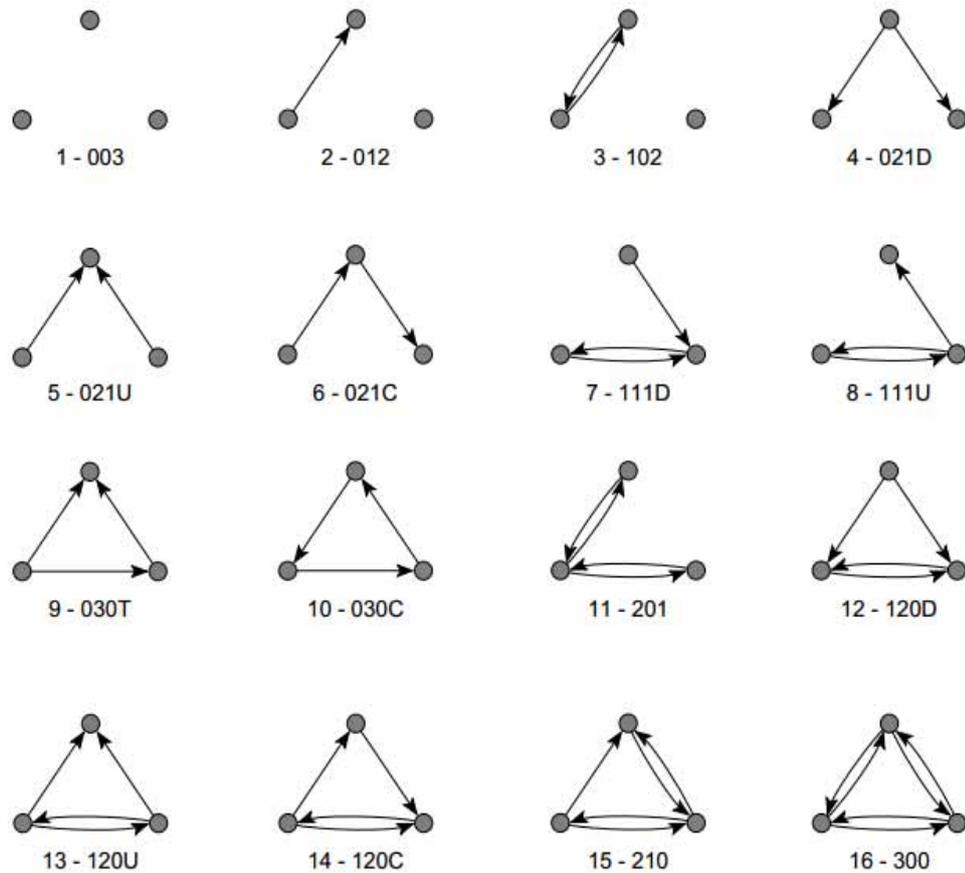


Figura 1. Os tipos de triades possíveis em uma rede (WASSERMAN; FAUST, 1994).

Na análise de rede social, a matemática discreta e a estatística são combinadas com a epistemologia emergente de sistemas complexos a fim de explorar processos e fenômenos diversos como a difusão de informações através de uma organização, a adoção de inovações na sociedade e a propagação de doenças infecciosas em uma população (MCMAHON, et al., 2001).

O método de rede social auxilia na caracterização da estrutura social, expandindo as oportunidades para entender a função ecológica e evolutiva da

complexa vida em sociedade (PINTER-WOLLMAN, 2013). Assim, um pesquisador da área social que faz uso da ferramenta de rede social pode recorrer a outras áreas do conhecimento como a sociologia, antropologia, psicologia, geografia, matemática, estatística e também ciência da computação para responder as perguntas propostas por ele (MCMAHON, et al., 2001).

Hidrocarbonetos cuticulares (HCs)

A cutícula dos insetos é composta principalmente de quitina, proteínas e lipídios. A interação de quitina e proteínas exerce função mecânica na cutícula, que desempenha o papel de exoesqueleto. Na epicutícula uma fina camada de cera composta de lipídios, cujo principal componente são os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) , atua na proteção contra a desidratação, proteção contra micro-organismos e posteriormente na comunicação dos insetos (SCHAL et al., 1998; SINGER, 1998; KLOWDEN, 2007, MILLAR, 2010).

Os HCs são compostos de carbono e hidrogênio com longas cadeias que são utilizados como feromônio de contato.

Além das funções mencionadas os cientistas utilizam os HCs como uma ferramenta para distinção de espécie, para isso os compostos são identificados e a presença ou ausência de cadeias longas é verificada para determinar a assinatura química do organismo (KATHER; MARTIN, 2012).

A comunicação química nos insetos sociais é regida por perfis de HCs que variam em quantidade e qualidade nos indivíduos, e funcionam como individualizadores, favorecendo o reconhecimento entre estes organismos e por vezes, colaborando na taxonomia dos grupos (TANNURE-NASCIMENTO et al., 2007, 2008, 2009; MARTIN; DRIJFHOUT, 2009; HOWARD; BLOMQUIST, 2005; LUCAS et al.,

2005; D'ETTORRE et al., 2004; LIEBIG et al., 2000, 2010; BLOMQUIST; BAGNÈRES, 2010). Portanto, várias são as aplicabilidades dos hidrocarbonetos identificados nos insetos: composição dos feromônios sexuais, cairomônios, sinais de reconhecimento de espécies e gêneros, reconhecimento entre operárias do ninho, fertilidade e dominância, mimetismo, tarefas específicas, etc. (HOWARD; BLOMQUIST, 2005; BLOMQUIST; BANÈRGES, 2010).

Como bem colocado por Martin e Drijfhout (2009) existem dificuldades ao se relacionar as interações sociais e os compostos sintetizados pelos insetos. A mesma linha de pensamento estende-se à Howard; Blomquist (2005) quando predizem que “Embora os hidrocarbonetos sejam simples em termos químicos, a maneira como os insetos e outros artrópodes os utilizam nas funções de prevenção à desidratação, barreiras aos microorganismos, e nos aspectos bioquímicos, fisiológicos e semi-químicos, estão longe da simplicidade.”

De acordo com D'Ettoire et al. (2004) as sociedades de formigas pouco derivadas apresentam estrutura social simples e oferecem uma oportunidade para explorar a evolução da comunicação química, em particular, dos mecanismos de discriminação dentro das colônias.

Segundo Martin; Drijfhout (2009) de 1970 até 2007, 78 espécies de formigas tiveram seus HCs analisados. No estudo de revisão daqueles autores observa-se quatro espécie do gênero *Pachycondyla*: *P. inversa* (TENTSCHERT et al., 2001), *P. goeldii* (DENIS et al., 2006), *P. apicalis* (HEFETZ et al., 2001), *P. villosa* (LUCAS et al., 2004), e outras seis espécies da subfamília Ponerinae, *Dinoponera quadriceps* (MONNIN et al., 1998), *Diacamma ceylonense* (CUVILLIER-HOT et al., 2001), *Platythyrea punctata*, (HARTMANN et al., 2005), *Myrmecia gulosa*, (CAVILL et al.,

1970; DIETEMANN et al., 2003), *Harpegnathos saltator*, (LIEBIG et al., 2000), *Gnamptogenys striatula* (LOMMELEM et al., 2006).

As pesquisas envolvidas na determinação hierárquica de espécies de formigas estão fundamentadas nas descrições e frequência das interações agonísticas correlacionadas à análise do desenvolvimento do sistema reprodutor (PEETERS; CREWE, 1985; OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990, 1991; MOLET; PEETERS, 2006; PEIXOTO et al., 2008). Porém, recentes trabalhos têm empregado o uso de hidrocarbonetos cuticulares como ferramenta adicional nas investigações direcionadas à divisão reprodutiva. Estes estudos têm sugerido que as variações quantitativas e qualitativas dos hidrocarbonetos cuticulares são usadas para discernir os membros reprodutivos e não reprodutivos de uma colônia (MONNIN; PEETERS, 1999; LIEBIG et al., 2000; TENTSCHERT et al., 2001; CUVILLIER-HOT et al., 2001; HEINZE et al., 2002; D'ETTORRE et al., 2004; LOMMELEN et al., 2006; ANTONIALLI-JR. et al., 2007; LIEBIG, 2010).

Interações agonísticas foram identificadas em operárias de *P. striata* e possivelmente estão associadas à divisão de trabalho reprodutiva (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2012), .

A fim de compreender o padrão de vida social da espécie *P. striata*, este estudo teve por finalidade investigar a ocorrência de dominância hierárquica e também definir o perfil químico desta espécie.

Objetivos

A presente tese cumpre os seguintes objetivos:

- I. Determinação da dominância hierárquica nas colônias de *P. striata*;
- II. Descrição do perfil químico de *P. striata*.

A presente tese está dividida em dois capítulos. O capítulo I trata da dominância hierárquica na sociedade de *Pachycondyla striata* enquanto que o capítulo II versa sobre o perfil de hidrocarbonetos cuticulares desta mesma espécie.

Referências bibliográficas

ANTONIALLI-JR, W. F.; LIMA, S. M.; ANDRADE, L. H.; SUAREZ, Y. R. Comparative study of the cuticular hydrocarbon in queens, workers and males of *Ectatomma vizottoi* (Hymenoptera, Formicidae) by Fourier transform-infrared photoacoustic spectroscopy. Genetics and Molecular Biology . 6: 492-499, 2007.

APPLEBY, M. C. The probability of linearity in hierarchies. Animal Behaviour, v. 31, p. 600-608, 1983.

ARTHUR W. B.; DURLAUF S. N.; LANE, D. Introduction. In: ARTHUR, W. B.; DURLAUF, S. N.; LANE, D.; Reading (MA): Addison-Wesley. The economy as an evolving complex system II.1997. p. 1–14.

ASTRUC, C.; JULIEN, J. F.; ERRARD, C.; LENOIR, A. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. Mol. Phylogenet. Evol., v. 31, p. 880-893, 2004.

BARONI URBANI, C. Territoriality in social insects. In: Hermann H.R.; Social Insects. vol. 1. New York: Ed. Academic Press, 1979. p. 91-121.

BEACHAM, J. L. Models of dominance hierarchy formation: Effects of prior experience and intrinsic traits. Behaviour, v. 140, p. 1275–303, 2003.

BLACHER P.; LECOUTEY E.; FRESNEAU D.; NOWBAHARI E. Reproductive hierarchies and status discrimination in orphaned colonies of *Pachycondyla apicalis* ants. Animal Behaviour, Vol.: 79, Pages: 99-105, 2010.

BLOMQUIST, G. J.; BAGNÈRES, A-G. Introduction: history and overview of insect hydrocarbons. In: BLOMQUIST, G. J.; BAGNÈRES, A-G. Insect hydrocarbons biology, biochemistry and chemical ecology. Cambridge: Ed. University Press, 2010. p 3-11.

BOLTON, B. Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge: Ed. Harvard University Press, 1994. 222 p.

BOLTON, B. A new general catalogue of the ants of the world. Cambridge: Ed. Harvard University Press, 1995. 504 p.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. Mem. Entomol. Inst v. 71, p. 1-103, 2003.

BONABEAU, E.; THERAULAZ, G.; DENEUBOURG, J. L.. Mathematical models of self-organizing hierarchies in animal societies. Bull. Math. Biol., v. 58, p. 661–719, 1996.

BONABEAU, E.; THERAULAZ, G.; DENEUBOURG, J.-L. Fixed response thresholds and the regulation of division of labor in insect societies. Bull. Math. Biol., v. 60, p. 753–807, 1998.

CAETANO, F.H.; JAFFE, K.; ZARA, F.J. Formigas: biologia e anatomia. Rio Claro: Ed. Topázio, 2002. 131 p.

CAETANO, F. H.; TORRES JR.; A. H.; CAMARGO-MATHIAS, M. I. TOMOTAKE, M. E. M. Apocrine secretion in the ant *Pachycondyla striata*, ventriculus (Formicidae: Ponerinae). Cytobios, v. 80, p. 235-242. 1994.

CAMAZINE, S.; DENEUBOURG, J.-L.; FRANK, N. R.; SNEYD, J.; THERAULAZ, G.; BONABEAU, E. Self-Organization in Biological Systems. Princeton: Ed. Princeton University Press, 2003. 538 p.

CAMARGO-MATHIAS, M. I.; TOMOTAKE, M. E. M.; CAETANO, F.H. Ultrastructure of the mandibular glands of *Pachycondyla striata* ants (Hymenoptera, Ponerinae). I. Workers. Journal of Advanced Zoology, v. 16, p. 1-4, 1995.

CAVILL, G. W. K.; CLARK, D. V.; HOWDEN, M. E. H.; WYLLM, S. G. Hydrocarbon and other lipid constituents of the bull ant. J. Insect Physiol., v. 16, p. 1721-1728, 1970.

CHAGAS, A. C. S.; VASCONCELOS, V.O. Comparação da frequência da atividade forrageira da formiga *Pachycondyla obscuricornis* (Emery, 1890) (Hymenoptera: Formicidae) no verão e no inverno, em condições de campo. Rev. Bras. Zootecias, v.4, n.1, p. 97-109, 2002.

CUVILLIER-HOT, V.; COBB, M.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. J. Insect Physiol., v. 47, p. 485–493, 2001.

- DENIS, D.; BLATRIX, R.; FRESNEAU, D. How an ant manages to display individual and colonial signals by using the same channel. J. Chem. Ecol., v.32, p. 1647–1661, 2006.
- DENIS, D.; CHAMERON, S.; COSTILLE, L.; POCHEVILLE, A.; CHÂNILE, N.; FRESNEAU, D. Workers agonistic interactions in queenright and queenless nests of a polydomous ant society. Anim. Behav., v. 75 n. 3, p. 791-800, 2008.
- D'ETTORRE, P.; HEINZE, J.; SCHULZ, C.; FRANCKE, W.; AYASSE, M. Does she smell like a queen? Chemoreception of a cuticular hydrocarbon signal in the ant *Pachycondyla inversa*. Exp. Biol., v. 207, p. 1085–1091, 2004.
- DIETEMANN, V.; PEETERS, C.; LIEBIG, J.; THIVET, V.; HÖLLDOBLER, B. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and non-reproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. Proc. Natl. Acad. Sci., v. 100, p. 10341–10346, 2003.
- DREWS, C. The concept and definition of dominance in animal behavior. Behaviour, 125, 283-313. 1993.
- FERREIRA-CALIMAN, M. J.; NASCIMENTO, F. S.; TURATTI I. C.; MATEUS, S.; LOPES, N. P.; ZUCCHI, R. The cuticular hydrocarbons profiles in the stingless bee *Melipona marginata* reflect task-related differences. J. Insect Physiol., v. 56, p. 800-804, 2010.
- FIGUEIRA, C. R. F.; CAMARGO-MATHIAS, M. I. Histological, histochemical and morphometric study of female *corpora allata* of *Pachycondyla striata* (Hymenoptera: Ponerinae). Sociobiology, v. 39, p.77-87, 2002.
- GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Notes on the foraging of two species of ponerine ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera: Formicidae). Bioikos, v. 6, p. 7 – 17, 1992.
- GOODENOUGH, J.; MCGUIRE, B.; JAKOB, E. Perspectives on animal behavior, 3rd edition. John Wiley; Sons, Inc. 2010, 528p.
- HARTMANN, A.; D'ETTORRE, P.; JONES, G. R.; HEINZE, J. Fertility signaling—the proximate mechanism of worker policing in a clonal ant. Naturwissenschaften, v. 92, p. 282–286, 2005.
- HEFETZ, A.; SOROKER, V.; DAHBI, A.; MALHERBE, M. C.; FRESNEAU, D. The front basitarsal brush in *Pachycondyla apicalis* and its role in hydrocarbon circulation. Chemoecology, v. 11, p. 17–24, 2001.

HEINZE, J.; STENGL, B.; SLEDGE, M. F. Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla* cf. *inversa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52, 59–65, 2002.

HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B.; PEETERS, C. Conflict and cooperation in ant societies. Naturwissenschaften, v. 81, p. 489–497, 1994.

HEINZE, J.; SMITH, T. A. Dominance and fertility in a function-ally monogynous ant. Behav. Ecol. Sociobiol.; v. 27, p.1-10, 1990.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The ants. Cambridge: Ed. Belknap Press, 1990. 733 p.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The Superorganism: The Beauty, Elegance and Strangeness of Insect Societies. New York: Ed. W. W. Norton; Company, 2009. 522 p.

HOWARD, R. W.; BLOMQUIST, G. J. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. Annu. Rev. Entomol., v. 50, p. 371–393, 2005.

HUNTINGFORD, F.; TURNER, A. Animal Conflict . Chapman ; Hall, London, 1987. 448 pp .

KRAFFT, B. The significance and complexity of communication in spiders . Pp . 115-66, In Spider Communication : Mechanisms and Ecological Significance . (P. N . Witt and J. S . Rovner, eds.) .Princeton University Press, Princeton, 1982.

ITO, F.; HIGASHI, S. A. Linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant *Pachycondyla sublaevis*. Naturwissenschaften, v. 78, p. 80-82, 1991.

IMMELMANN, K. Introductin to ethology. New York: Ed. Plenum Press, 1980. 237p.

KATHER, R.; MARTIN, S. J. Cuticular hydrocarbon profiles as a taxonomic tool: advantages, limitations and technical aspects. Physiological Entomology, 37: 25–32. 2012, doi:10.1111/j.1365-3032.2011.00826.x

KEMPF, W. W. As formigas do gênero *Pachycondyla* Fr. Smith no Brasil (Hymenoptera: Formicinae). Rev. Bras. Entomol., São Paulo, SP, v. 10 p. 189 – 204. 1961.

KEMPF, W. W. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). Studia Ent. Petrópolis, 5 (1/4) p. 3 – 344. 1972.

KEMPF, W.W.; LENKO, K. Levantamento da formicifauna no litoral norte e ilhas adjacentes do Estado de São Paulo, Brasil.I. Subfamilias Dorylinae, Ponerinae e Pseudomyrmicinae (Hymenoptera: Formicidae). Studia Ent., Petrópolis, v. 19 (1/4), p. 45 – 66, 1976.

KIKUTA, N.; TSUJI, K. Queen and worker policing in the monogynous and monoandrous ant, *Diacamma* sp. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 46, p.180–189, 1999.

KLOWDEN, M. J. Physiological, Systems in Insects. Amsterdam: Ed. Elsevier, 2007.688 p.

LEHNER, P. N. Handbook of Ethological Methods. Cambridge: Ed. Cambridge University Press, 1996. 672 p.

LIEBIG, J. Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies. In: Blomquist, G. J.; Bagnères, A-G. Insect hydrocarbons biology, biochemistry and chemical ecology. Cambridge: Ed. Cambridge University Press, 2010, 254-281 p.

LIEBIG, J.; PEETERS, C.; Oldham, N. J.; Markstadter, C.; HÖLLDOBLER, B. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? Proc. Natl. Acad. Sci v. 97, p. 4124–4131, 2000.

LOMMELEN, E.; JOHSON, C. A.; DRIJFHOUT, F. P.; BILLEN, J.; WENSELEERS, T.; GOBIN, B. Cuticular hydrocarbons provide reliable cues of fertility in the ant *Gnamptogenys striatula*. J. Chem. Ecol., v.32, p.2023–2034, 2006.

LUCAS, C.; PHO, D. B.; FRESNEAU, D.; JALLON, J. M. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. J. Insect Physiol., v.50, p. 595–607, 2004.

LUCAS, C.; PHO, D. B.; JALLON, J. M.; FRESNEAU, D. Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the *Pachycondyla villosa* species complex. Journal of Insect Physiology, v. 51, p. 1148-1157, 2005.

LUEDERWALDT, H. Observações biológicas sobre formigas brasileiras especialmente do Estado de São Paulo. Rev. do Mus. Paulista, v. 14, p. 185-304, 1926.

MATTHEWS, R. W.; MATTHEWS, J. R. Insect behavior. New York, Ed. John Wiley, Sons,1978. 685 p.

MARTIN, S.; DRIJFHOUT, F. A review of ant cuticular hydrocarbons. J Chem Ecol., v. 35, p. 1151–1161, 2009.

MCMAHON, S. M.; MILLER, K. H.; DRAKE, J. Networking Tips for Social Scientists and Ecologists, *Science*, v. 293, n. 5535 pp. 1604-1605, 2001. DOI: 10.1126/science.1062026

MEDEIROS, F. N. S.; OLIVEIRA, P. S. Season-dependent foraging patterns case study of a neotropical Forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata* Ponerinae). In: JARAU, S.; HRNCIR, M. Food exploitation by social insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches. United States of America: Ed. CRC Press. 2009. p. 81-95.

MEDEIROS, F. N. S.; LOPES, L. E.; MOUTINHO, P. R. S.; OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Ethology, v. 91, n. 2, p. 134-146. 1992.

MILLAR, J. G. Chemical synthesis of insect cuticular hydrocarbons. In: Blomquist, G. J.; Bagnères, A-G. Insect hydrocarbons biology, biochemistry and chemical ecology. Cambridge: Ed. University Press, 2010, 163-168 p.

MOLET, M.; PEETERS, C. Evolution of wingless reproductives in ants: weakly specialized ergatoid queen and no gamergates in *Platythyrea conradti*. Insectes Sociaux, v. 53, p. 177-182, 2006.

MONNIN, T.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. J. Chem. Ecol., v. 24, p. 473–490, 1998.

MONNIN, T.; PEETERS, C. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav.Ecol.*, v. 10, p. 323-332, 1999.

MORGAN, E. D.; NASCIMENTO, R. R. DO; KEEGANS, S. J.; BILLEN, J. Comparative study of mandibular gland secretions of workers of ponerine ants, J. Chem. Ecol., v.25 p. 1395–1409, 1999.

NOOY, DE W.; MRVAR, A.; BATAGELJ, V. Exploratory Social Network Analysis with Pajek, Cambridge University Press, 2005.

OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Dominance in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 27, p. 385–393, 1990.

OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). Psyche, v. 98, p. 215-226, 1991.

- ORTIZ, C.; CAMARGO-MATHIAS, M. I. Morphohistological study of the venom gland in workers of the ant *Pachycondyla striata* Fr. Smith (Hymenoptera: Ponerinae). Sociobiology, v. 42, n. 1, p. 103-116, 2003.
- ORTIZ, C.; CAMARGO-MATHIAS, M. I. Venom gland of *Pachycondyla striata* worker ants (Hymenoptera: Ponerinae). Ultrastructural characterization.. Micron, v. 7, p. 243-248, 2006.
- OUELLETTE, G. D.; FISHER, B. L.; GIRMAN, D. J. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). Mol. Phylogenet. Evol., v. 40. p. 359–369, 2006.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. Journal of Ecology, v. 90.p. 517-528, 2002.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. Oecologia, v. 39, p. 76-82, 2004.
- PEETERS, C. The diversity of reproductive systems in ponerine ants. In: Eder, J.; Reinhold, H. Chemistry and biology of social insects. Ed. Munich: Verlag J. Peperny. 1987. 253-254 p.
- PEETERS, C. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens, In: KELLER, L. Queen Number and Sociality in Insects. Oxford: Ed. Oxford University Press, 1993. p. 235- 261.
- PEETERS, C.; CREWE, R. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. Naturwissenschaften,v.71, p. 50–51, 1984.
- PEETERS, C.; CREWE, R. Worker reproduction in the ponerine ant *Ophthalmopone berthoudi*: an alternative form of eusocial organization. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 18, p. 29-37, 1985.
- PEETERS, C.; ITO, F. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social hymenoptera. Annu. Rev. Entomol, v.46, p. 601-630, 2001.
- PEIXOTO, A. V.; I, CAMPIOLO, S.; LEMES, T. N.; DELABIE, J. H. C.; HORA, R. R. Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). Rev. Bras. Entomol., v. 52, p. 88-94, 2008.

PINTER-WOLLMANA, N.; HOBSON, E. A.; SMITH, J. E.; EDELMAN, A. J.; DAIZABURO SHIZUKAE, D.; SILVAG, S.; WATERSH, J. S.; PRAGERI, S. D.; SASAKI, T.; WITTEMYER, G.; FEWELL, J.; MCDONALD, D. B. The dynamics of animal social networks: analytical, conceptual, and theoretical advances. Behavioral Ecology, 25 (2): 242-255, 2014. doi: 10.1093/beheco/art047

PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and seeds of a Nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (meliaceae), in the atlantic forest of southeast Brazil. American Journal of Botany, v. 85, p. 669-674, 1998.

POWELL, S.; TSCHINKEL, W. R. Ritualized conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. Animal Behaviour, v. 58, p. 965-972, 1999.

SCHAL, C.; SEVALA, V. L.; YOUNG, H. P.; BACHMANN, J. A. S. Sites of synthesis and transport pathways of insect hydrocarbons: cuticle and ovary as target tissues. Amer. Zool, v. 38, p. 382-393, 1998.

SCHMIDT, C. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), ZooTaxa, 3647, 201 - 250, 2013.

SCHMIDT, C. A., SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a Review of Ponerine Ecology and Behavior. Zootaxa, v. 3817, n.1. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3817.1.1>

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). Insectes Sociaux, v 57, p. 17-22, 2010.

SILVA-MELO, A. DA.; GIANNOTTI, E. Life expectancy and entropy values for workers of *Pachycondyla striata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) Sociobiology, v.58, p. 143-150. 2011.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Division of Labor in *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), Psyche, vol. 2012, Article ID 153862, 7 pages, 2012. doi:10.1155/2012/153862

SINGER, T. L. Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. Amer. Zool, v. 38, p. 394-405, 1998.

SMITH, F. Catalogue of Hymenopterous insects in the collection of the British museum. Part VI Formicidae. Lond. British Museum, 216p. 1858.

SOMMER, K.; HÖLDOBLER, B. Coexistence and dominance among queens and mated workers in the *Pachycondyla tridentate*. Naturwissenschaften, v. 79, p. 470-472, 1992.

STRELNIKOV, T. D. *Mermis* parasitism in *Pachycondyla striata*. Psyche, v. 35, p. 199-200. 1928.

SUDD, J. H.; FRANK, N. R. The behavioural ecology of ants. New York: Ed. Chapman and Hall, 1987. 206p.

TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S. The look of royalty: visual and odour signals of reproductive status in a paper wasp. Proc. R. Soc. B., v. 275, p. 2555–2561, 2008.

TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S.; DANTAS, J. O.; ZUCCHI, R. Decision rules for egg recognition are related to functional roles and chemical cues in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. Naturwissenschaften, v. 96, p. 857–861, 2009.

TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S.; TURATTI, I. C.; LOPES, N. P.; TRIGO, J. R.; ZUCCHI, R. Colony membership is reflected by variations in cuticular hydrocarbon profile in a neotropical paper wasp, *Polistes satan* (Hymenoptera, Vespidae). Genet. Mol. Res., v 6, p. 390-396, 2007.

TENTSCHERT, J.; KOLMER, K.; HÖLLDOBLER, B.; BESTMANN, H. J.; DELABIE, J. H. C.; HEINZE, J. Chemical profiles, division of labor and social status in *Pachycondyla* queens (Hymenoptera: Formicidae). Naturwissenschaften, v. 88, p. 175-178, 2001.

THIELE, E.; CAMARGO-MATHIAS, M. I. Morphology, ultramorphology and histology of ovaries of workers and mated queens of *Pachycondyla striata* ants (Hymenoptera: Ponerinae). Biocell, v. 23, p. 51-64, 1999.

THIELE, E.; CAMARGO-MATHIAS, M. I. Morphology, ultramorphology and morphometry of the fat body of virgin females and queens of the ants *Pachycondyla striata* (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology, v. 42, p. 243-254, 2003.

WARD, P. S. Phylogeny, classification and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). Zootaxa, v. 1668, p. 549–563, 2007.

WARD, P. S. Taxonomy, Phylogenetics and Evolution. In: LACH, L.; PARR, C.; ABBOTT, K. Ant ecology. New York: Ed. Oxford University Press, 2010. 3 – 17 p.

WASSERMAN, S.; FAUST, K. Social network analysis: methods and applications. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 857 p.

WHEELER, D. E. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. American Naturalist, v. 128, p. 13-34, 1986.

WILD, A. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. Bul. Mus. Nat. Hist. Parag., v. 14, p. 1-18, 2002.

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

WILSON, E. O. The social biology of ants. Annual Review of Entomology, v. 8, p. 345-368, 1963.

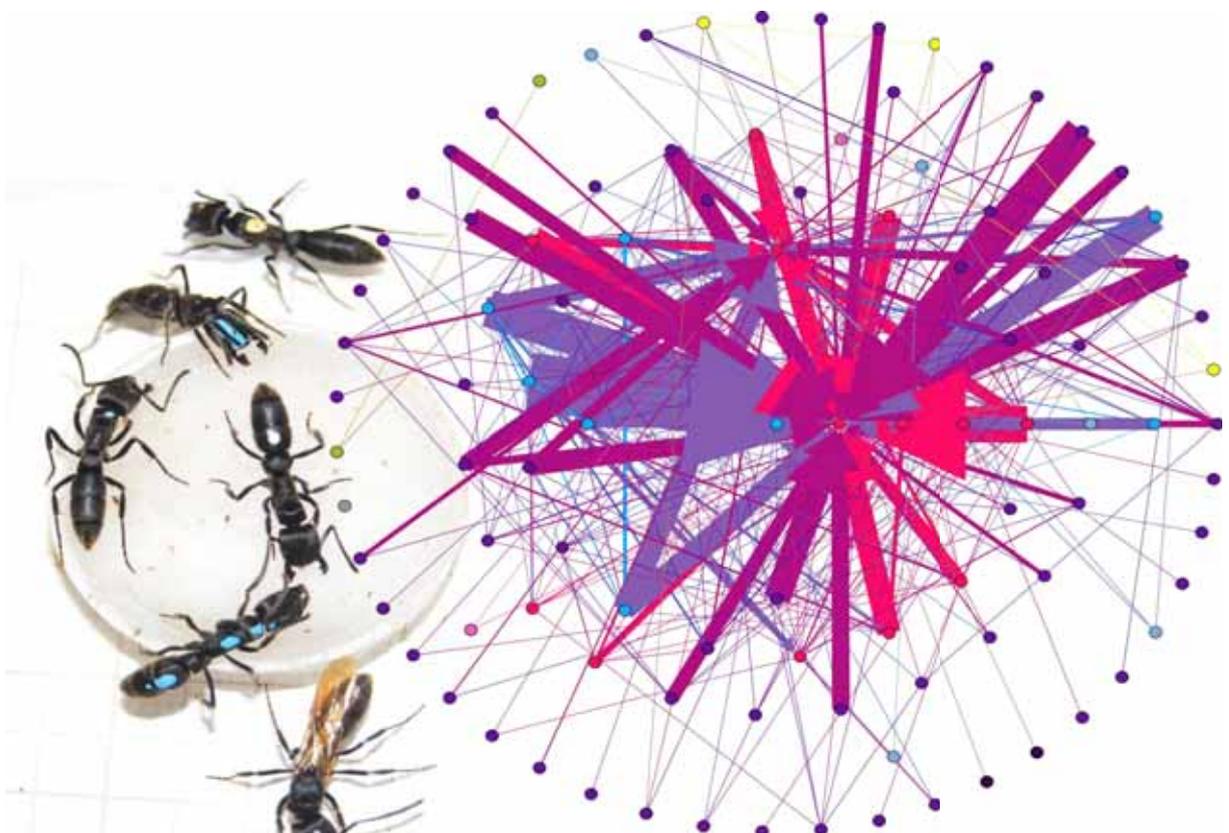
WILSON, E. O. The insect societies. Cambridge, MA: Ed. Belknap press. 1971. 548p.

WILSON, E. O. Sociobiology the new synthesis. Cambridge, MA: Ed. Belknap press. 1975. 697p.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of ants: a phylogenetic and ecological explanation. PNAS., v.102, p.7411-7414, 2005.

Capítulo I

Dominância Hierárquica na Sociedade de *Pachycondyla striata*



**Dominância Hierárquica na Sociedade de *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858
(Formicidae: Ponerinae)**

Resumo

Os conflitos podem ser melhor visualizados e compreendidos como grafos, desta forma verificou-se três índices de linearidade para dominância hierárquica (h , k e t_{tri}). Para isso fez-se uso do método “scanning sample” para qualificar e quantificar as interações agonísticas de *Pachycondyla striata* e posteriormente as interações foram inseridas em uma matriz $N \times N$ com a finalidade de gerar rede. Os resultados indicam que tal espécie apresenta dominância hierárquica linear que, provavelmente, é usada para regular a divisão reprodutiva de trabalho nas suas colônias. Também observou-se 16 atos comportamentais agonísticos sendo que os mais utilizados por *P. striata* foram: Imobilizar, Puxar, Morder, Antenar e Box com Antenas.

Palavras-chave: *Pachycondyla*, divisão de trabalho, dominância hierárquica, conflitos, interações agonística

Introdução

As formigas são insetos verdadeiramente sociais que estão presentes em todas as partes habitáveis do planeta (WILSON 1971, 1975; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; 2009). A subfamília Ponerinae retém muitas características não derivadas, o que a torna um grupo de organismos basais (PEETERS, 1997; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005).

Nas colônias de Ponerinae, todas as fêmeas estão aptas a acasalar e produzir ovos férteis, mas somente uma ou poucas operárias se reproduzem (PEETERS, 1997); assim, a casta rainha pode estar ausente e, neste caso, a reprodução é realizada pelas operárias, denominadas *gamergates* (PEETERS; CREWE 1984; PEETERS, 1987). Neste contexto, o *status* dominante é obtido através de interações agonísticas entre as companheiras de ninho; as fêmeas dominantes têm ovários ativos enquanto as subordinadas apresentam ovários reduzidos e/ou inativos (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER; WILSON, 2009). Algumas espécies podem exibir diferença no número de ovariolos entre as castas (HÖLLDOBLER; TAYLOR, 1983; PEETERS, 1993).

A dominância hierárquica é caracterizada como dominação física de um indivíduo sobre os outros componentes do grupo, podendo iniciar com comportamentos hostís que se desenvolvem em lutas (HÖLLDOBLER; WILSON, 2009). É também um padrão comum em sistemas sociais (DAWKINS, 1976), é através deste sistema hierárquico que indivíduos dominantes têm prioridade no acesso à alimentação, acasalamento, reprodução e outro benefícios, que, por fim, promovem a sobrevivência e a aptidão reprodutiva (WILSON, 1975).

Uma rede é representada por um grafo e funciona como coleções de interações hierárquicas, mesmo que duas hierarquias compartilhem os mesmos subordinados, cada uma tem um conjunto exclusivo deles, por isso quase não há sobreposição

(DAWKINS, 1976). De acordo com Kossinets e Watts (2006) o emprego da rede social tem atraído grande interesse nos últimos anos, devido a sua provável relevância em diferentes processos sociais, tais como processamento de informação (DODDS et al., 2003), difusão de influências sociais (VALENTE, 1995), competição e coesão social (WEY; BLUMSTEIN, 2010) e a análise de dominância hierárquica (SHIZUKA; McDONALD, 2012).

A dominância hierárquica é um processo dinâmico e uma abordagem de rede complexa oferece uma ótima oportunidade para explorar as mudanças na estrutura social através do tempo, além de sumarizar as relações e qualificar aspectos do contexto social (KOSSINETTS; WATTS, 2006; KENNY et al., 2006).

As primeiras análises de dominância hierárquica com formigas foram realizadas por Cole (1981), Frank e Scovell (1983), Bourke (1988) e Peeters e Higashi (1989). Estudos com o gênero *Pachycondyla* são apresentados para as espécies *P. apicalis* (OLIVEIRA e HÖLLDOBLER, 1990; HEINZE; SMITH, 1990), *P. obscuricornis* (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1991), *P. sublaevis* (ITO; HIGASHI, 1991; HIGASHI et al., 1994) e *P. tridentata* (SOMMER et al., 1994). Neste contexto, interações agonísticas foram referidas para operárias de *P. striata* e possivelmente estão associadas à divisão de trabalho reprodutivo (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2011). Entretanto, estudos mais refinados são necessários, a fim de melhor compreender o padrão social da espécie.

Materiais e métodos

Protocolo de observações

As coletas dos ninhos de *P. striata* foram realizadas no município de Rio Claro, SP. Foram coletados quatro ninhos no *campus* da UNESP (22° 32' 40" S/ 47° 32' 44" W), conforme metodologia utilizada por Silva-Melo e Giannotti (2010) (Tab. 1).

Tabela 0.1. Conteúdo dos ninhos de *Pachycondyla striata*.

Ninho	Larvas	Pupas	Operárias	Aladas	Gines	Data
Ninho2			20	6		13/04/2006
A6		22	84	4		23/01/2012
A20	20	6	122			27/01/2012
UNESP A	91	6	144	5	1	06/03/2013

As colônias foram transportadas para o laboratório e acomodadas em bandejas plásticas (10 cm de largura, 15 cm de comprimento e 12 cm de altura).

Em cada bandeja foi adicionado um ninho de gesso contendo três câmaras de tamanhos diferentes, interligadas por túneis de 1 cm de largura e 3 cm de profundidade, coberto com vidro para evitar possíveis perturbações e também papel celofane vermelho para evitar a passagem de luz, como é comum em estudos com formigas em condições de laboratório. As formigas foram alimentadas com larvas de *Tenebrio molitor*, água e uma mistura cozida de mel e maçã.

A fim de instigar as interações agonísticas, as colônias de *P. striata* foram fragmentadas (CUVILLIER-HOT et al., 2002; LOMMELEN et al., 2006), e acondicionadas em bandejas menores (08 cm de largura, 18 cm de comprimento e 9 cm de altura). Nestas, os indivíduos foram filmados e posteriormente seus comportamentos foram anotados de acordo com o método “scanning sample” proposto por ALTMANN (1974).

As formigas foram marcadas na porção dorsal (cabeça, tórax, pecíolo e gáster) com caneta *spray outliner silver Sakura* 1.0 mm (Tab. 2). Tal procedimento facilitou a distinção entre os membros da colônia e permitiu a descrição dos comportamentos individuais.

Tabela 0.2. Marcação individual adotada neste trabalho. Relação das cores com as partes do corpo das formigas.

Tinta		Partes do corpo	
Cor	Número Correspondente	Parte do corpo	Abreviação
Branca	01	Cabeça	C
Prata	02	Tórax	T
Amarela	03	Pecíolo	P
Azul	04	Gáster	G
Verde	05		
Vermelha	06		
Dourada	07		
Rosa	08		

Determinação da dominância hierárquica

A fim de qualificar a categoria hierárquica de *P. striata* utilizou-se o teste de linearidade de Appleby (1983) para um grupo de tamanho N. Foi construída uma matriz de relações na qual o indivíduo da linha (i) é dominante sobre o indivíduo da coluna e foi indicado por 1, o indivíduo da coluna dominante sobre o da linha foi indicado por 0 e as relações desconhecidas foram indicadas por ½. Para cada indivíduo (i = 1 a N) obteve-se a soma da linha total (Si) (o número de subordinados que o indivíduo i tem).

O cálculo do número de tríades circulares (**d**) foi feito pela seguinte fórmula:

$$d = \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} - 1/2 \sum (Si)^2 \dots\dots\dots(01)$$

Para valores de **N** até **10**, probabilidades de valores integrais de **d** foram fornecidas pela tabela I de Appleby (1983). Conforme o aumento de **N**, a distribuição de **d** se aproxima do **x²**. A tabela do **x²** foi consultada para graus de significância. Calcula-se:

$$df = \frac{N(N-1)(N-1)}{(N-4)^2} \dots\dots\dots(02)$$

Equação 2

$$x^2 = \frac{8}{N-4} \left[\frac{N(N-1)(2N-1)}{24} - d + 1/2 \right] + df \dots\dots\dots(03)$$

O grau de linearidade da hierarquia (**K** pode ter valores variando de: **0** - que indica ausência de linearidade, a **1** - que indica uma hierarquia linear) foi atingido pelas seguintes equações:

Para valores ímpares de N,

$$K = 1 - \frac{24d}{(N^3 - N)} \dots\dots\dots(04)$$

Para valores pares de N,

$$K = 1 - \frac{24d}{(N^3 - 4N)} \dots\dots\dots(05)$$

Segundo Appleby (1983), o teste acima exposto deve ser aplicado com no mínimo seis indivíduos, por não ser estatisticamente significativo em grupos menores.

Análise de Dominância Hierárquica na perspectiva da rede social

As interações agonísticas entre dois indivíduos foram anotadas em uma matriz binária **N x N**. O indivíduo da linha (**i**) é dominante sobre o indivíduo da coluna e foi indicado por **1**, as interações não existentes ou não conhecidas foram indicadas por **0**.

A equação (1) foi utilizada para encontrar o número possível de tríades circulares, **d**. Este tipo de análise é usual em estudo de dominância hierárquica e foi proposto por Kendall e Babington-Smith (1940), revisado por Appleby (1983) e de Vries (1995), e sugerido por Shizuka e McDonald (2012) para pesquisas de dominância hierárquica em comum com os conceitos de *network*.

O número máximo de tríades circulares possíveis entre N indivíduos é dado por:

1- valores ímpares de N,

$$d_{\max} = \frac{1}{24} (N^3 - N) \dots\dots\dots(06)$$

2- valores pares de N,

$$d_{\max} = \frac{1}{24} (N^3 - 4N) \dots\dots\dots(07)$$

O índice de frequência de tríades circulares é dado por:

$$K = 1 - \frac{d}{d_{\max}} \dots\dots\dots(08)$$

K = 1 indica a inexistência de tríades circulares, mas se **K = 0**, indica a existência de um alto número de tríades circulares.

A dependência da obtenção de **N** par ou ímpar torna a medida problemática para a comparação de linearidade entre grupos de diferentes tamanhos (SHIZUKA; McDONALD, 2012). No entanto, pode-se calcular o índice **h** de Landau (1951), que se refere à variação de dominância entre os indivíduos; então, a variância máxima ocorre quando a hierarquia é completamente linear (SHIZUKA E McDONALD, 2012).

Pôde-se calcular o índice de hierarquia **h**, através da equação:

$$\mathbf{h} = \frac{12}{N^3 - N} - \sum_{i=1}^N S_i \left[\frac{N-1}{2} \right]^2 \dots\dots\dots(09)$$

A randomização é comumente usada para o dominante (1) contra o subordinado (0), essas atribuições são aleatórias aos membros de cada diádica nula. Um valor do índice de Landau **h** é calculado para uma matriz de dominância completa, também o índice **h** foi indicado como **h'** que é o valor médio de **h** estimado a partir de 10.000 matrizes aleatórias (SHIZUKA; McDONALD, 2012).

Cálculo do índice de transitividade das tríades (t_{tri})

O método para medir transitividade das tríades - **t_{tri}**, baseia-se na enumeração direta dos tipos de tríades, sem necessitar de preenchimentos aleatórios de *diádicas* (SHIZUKA; McDONALD, 2012). As análises de *diádicas* na matriz de relações dominantes são equivalentes a uma matriz de adjacência para estudo de rede social (WASSERMAN; FAUST, 1994).

No diagrama de uma rede, uma relação dominante-subordinada é representada por uma aresta dirigida a partir do vértice dominante ao vértice subordinado (SHIZUKA E McDONALD, 2012).

A proporção de tríades transitivas relativas a todos os tipos de tríades (**Pt**) é dada pela equação:

$$\mathbf{Pt} = \frac{N_{\text{transitivo}}}{(N_{\text{transitivo}} + N_{\text{cíclico}})} \dots\dots\dots(10)$$

Quando $Pt = 0.75$ então 75% das tríades são transitivas, se $Pt = 1$ logo todas tríades são transitivas. $N_{transitivo}$ é o número de tríades transitivas, e $N_{cíclico}$ é o número de tríades cíclicas (SHIZUKA E McDONALD, 2012). A transitividade das tríades é dada por:

$$t_{tri} = 4 (Pt - 0.75) \dots\dots\dots(11)$$

A análise de transitividade de tríade - t_{tri} poderá ser negativa se ocorrer um número maior que o esperado de tríades circulares (SHIZUKA; McDONALD, 2012).

Linearidade e transitividade das tríades

O procedimento para randomizar a matriz de interação foi defendido por de Vries (1995), é um predominante teste estatístico de linearidade significativa. No primeiro passo, foi atribuída uma relação aleatória dominante para todas as *diádicas* nulas e em seguida, calculou-se uma linearidade inicial h_0 (SHIZUKA; McDONALD, 2012).

No segundo passo, todas as relações diádicas dominante-subordinada são aleatórias. A linearidade da matriz é randomizada (h_r), os valores de h_0 e h_r são comparados entre si (SHIZUKA; McDONALD, 2012).

Os passos um e dois são repetidos 10.000 vezes, o valor de P é a proporção de aleatoriedade para que $h_0 \geq h_r$ (SHIZUKA; McDONALD, 2012).

Avaliou-se o significado da transitividade métrica, usando uma lógica semelhante à utilizado por de Vries (1995), mas o processo é conduzido sem atribuir diádicas nulas (WASSERMAN; FAUST, 1994; FAUST, 2010).

Foi gerado 1000 grafos aleatórios para simular uma estrutura dominante para grupos hipotéticos de mesmo número de indivíduos e de igual número de relações

dominantes observadas, mas com probabilidade uniforme para cada indivíduo dominar qualquer outro indivíduo (SHIZUKA; MCDONALD 2012).

A fim de comparar a transitividade de tríades nestes gráficos aleatórios (T_{random}) para o valor empírico, t_{tri} , então o valor de P é a proporção de vezes em que $T_{random} \geq t_{tri}$ empírico.

Comparando transitividade e linearidade em redes aleatórias

Para avaliar os efeitos do tamanho da rede em medidas de linearidade e transitividade, foram simulados torneios aleatórios (network compostas de *diádicas* assimétricas) de tamanhos variados, com 1000 repetições para cada tamanho de rede. Então para replicar torneios aleatórios de um determinado tamanho, mediu-se os intervalos médios de confiança de h e P_t . Note-se que em torneios, não há *diádicas* nulas, de modo $h' = h$, e da mesma forma, como em torneios, $P_t = 1$ representa uma hierarquia plenamente linear, pois todas as duplas têm uma relação dominante-subordinado, e todas as relações de dominância são transitivas. Para determinar a gama de valores possíveis de P_t , é também calculado o valor mínimo possível de P_t em cada conjunto de simulações (SHIZUKA; McDONALD, 2012). Então:

$$P_{tmin} = 1 - \frac{d_{max}}{N_{transitivo} + N_{Ciclico}} \dots\dots\dots(12)$$

Em que d_{max} é o número máximo de tríades circulares, tal como definido pelas equação (6 e 7). Este cálculo só se aplica a torneios (KENDALL; BABINGTON-SMITH, 1940), pois não existem algoritmo para calcular o número mínimo de transitividade de tríades em redes esparsas SHIZUKA; McDONALD, 2012).

As análises de redes sociais para a espécie de *P. striata* foram realizadas com auxílio do programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012), com pacotes *statnet* (HANDCOCK et al., 2003) e *igraph* (CSARDI; NEPUSZ, 2006) integrados e posteriormente as redes foram tratadas e clusterizadas no Cytoscape (SHANNON et al., 2003) com o plugin clusterMaker integrado (MORRIS et al., 2011).

Com a finalidade de facilitar a visualização das interações, as matrizes ponderadas com as interações dominantes foram desenhadas em um mapa de calor com dendrogramas na lateral superior e na lateral esquerda (WARNES et al., 2014).

Resultados

Após a coleta do ninho 2 as formigas não apresentaram comportamentos agonísticos. Tais comportamentos foram identificados aproximadamente, seis meses depois da coleta (28/10/2006), quando havia cinco indivíduos na colônia. Foram realizadas quatro horas de observação (Tab.3).

A tabela 3 é uma matriz ponderada das interações agonísticas realizadas por *P. striata*, em que as relações dominantes podem ser lidas nas colunas e as subordinadas nas linhas.

Figura 3. Interações agonísticas entre operárias e rainhas de *Pachycondyla striata* no ninho 2. Gines (R) e operária (O).

		Subordinadas							
		X	O3	R3	Rp	R9	R1	Total de atos realizados	Oviposição
Dominantes	O3	X	8	24	4	2	38	X	
	R3	9	X	4	3	1	17	X	
	Rp	11	-	X	3	3	17	-	
	R9	14	-	-	X	-	14	-	
	R1	2	1	-	-	X	3	-	
Total recebido		36	9	28	10	6	Total: 89		

A operária O3 e a gine R3 apresentaram ovários desenvolvidos e realizaram postura de ovos. Estes não se desenvolveram em larvas ou adultos, portanto não foi possível observar se ambas estavam fecundadas. Tais indivíduos com ovários desenvolvidos entraram em conflito, a operária conquistou a posição dominante no *rank*, então, esse feito pode evidenciar a importância reprodutiva da casta operária para a espécie.

A operária O3 se tornou dominante, realizando mais atos agressivos que as outras gines. Ela também esteve mais conectada com Rp e R9 em relação a R3 e R1 (Fig. 1 A e B).

O3 realizou quase o mesmo número de atos que recebeu e R1 apresentou o menor número de atos dominantes realizados (Tab. 3, Fig. 1 A e B). Seguido de O3 a gines Rp obteve um elevado número de atos subordinados (Fig. 1 A e B). O número de interações no ninho 2 variou de 0 a 24. No mapa de calor pode-se observar as relações associativas entre dominantes e subordinados (linhas e colunas), a cor vermelha indica o maior número de interações entre O3 → Rp.

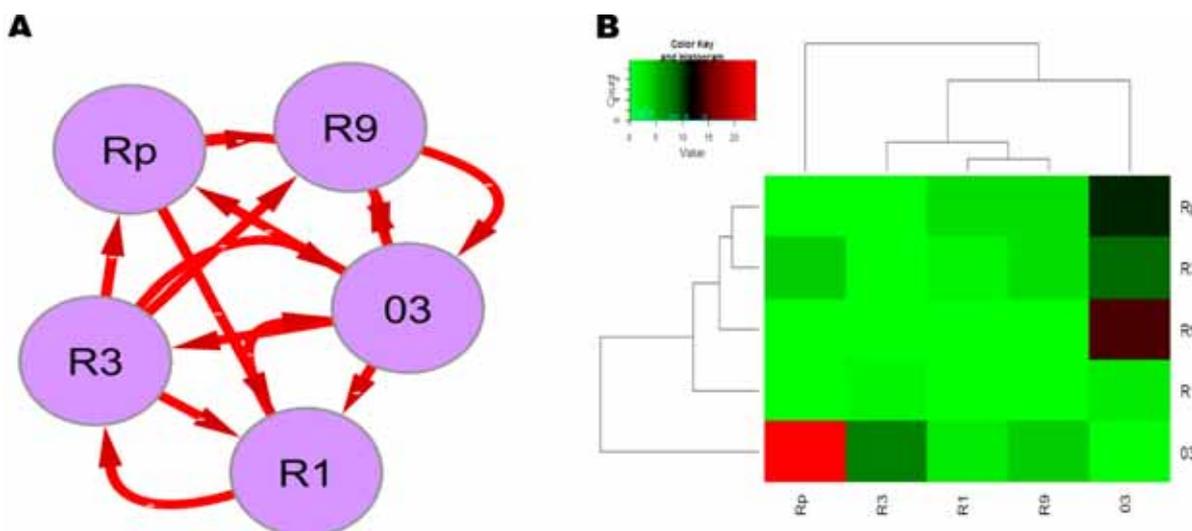


Figura 1. Representações das interações dominantes de *Pachycondyla striata*. A - Rede de interações agonísticas com coeficiente de cluster = 0,717, os vértices correspondem aos indivíduos do ninho 2 e as arestas são as interações, B - Mapa de calor da matriz ponderada das relações dominantes.

De acordo com o método proposto por Appleby (1983), registrou-se 89 interações agonísticas para o ninho 2, com 5 indivíduos. Os resultados indicam hierarquia não linear ($d = 3,75$, $df = 60$, $K = 0,25$, $p = 0,908$). A frequência para as tríades circulares é de 0,25%, este resultado indica um número maior de tríades transitivas, no entanto para hierarquia linear não é significativa.

Este resultado está de acordo com a proposição de Appleby (1983) quando indica que em matrizes contendo menos que seis indivíduos, as análises de dominância podem apresentar resultados estatisticamente insignificantes.

Segundo de Vries (1995), as análises para o ninho 2 ($h = 1$, $h' = 0$, 3000, $p = 0,7098$), apresentam dados relativos à simulação para as interações agonísticas com índice de linearidade, propondo linearidade perfeita, no entanto a rede real não exibe semelhança com a aleatória, reforçando os resultados anteriores que se apresentaram , não significativos para uma dominância linear.

As análises de transitividades de triângulos (SHIZUKA; McDONALD, 2012), indicam que o grupo apresenta 7 tríades ($Pt = 0,75$, $t_{.tri} = 0$, $p = 0,869$) e destas 75%

são transitivas. Porém, a rede real não se assemelhou à rede aleatória, indicando que o ninho 2 não apresenta uma hierarquia linear. Quando se compara Pt e K tem-se as proporções de tríades transitivas (75%) e tríades circulares (25%) totalizando 100% das tríades. Então é possível que a dominância hierárquica no ninho 2, apresenta-se não linear tendendo a linear.

O ninho A6 foi avaliado durante 15 horas (Fig. 2 e 3), sendo portador de um número maior de indivíduos (99 vértices). A operária G1 é dominante realizando 116 atos agonísticos. A operária C4T4G4 foi o indivíduo com maior número de interações recebidas (875). O número de interações no ninho A6 variou de 0 a 76. No mapa de calor observa-se as relações associativas entre dominantes e subordinados, a cor vermelha indica maior número de interações entre G1 → C4T4P4G4. A6 apresenta um total de 1.509 interações agonística, com 39.669 tríades circulares, e índice de linearidade baixo ($d = 39.669$, $df = 104.2763$, $K = 0,0187$, $p = 0,9988$), indicando hierarquia não linear (Figs. 2 e 3).

A simulação da rede para o ninho A6 ($h = 2,5554$, $h' = 0,0465$, $p = 0,0075$) apresentou índice de linearidade indicando que a rede real e a aleatória são similares e estatisticamente significante para dominância linear. As análises de transitividades de triângulos indicam que o grupo apresenta 93% de tríades transitivas ($Pt = 0,93$, $t_{.tri} = 0,7297$, $p = 0,001.$), e estatisticamente significante para uma dominância hierárquica linear.

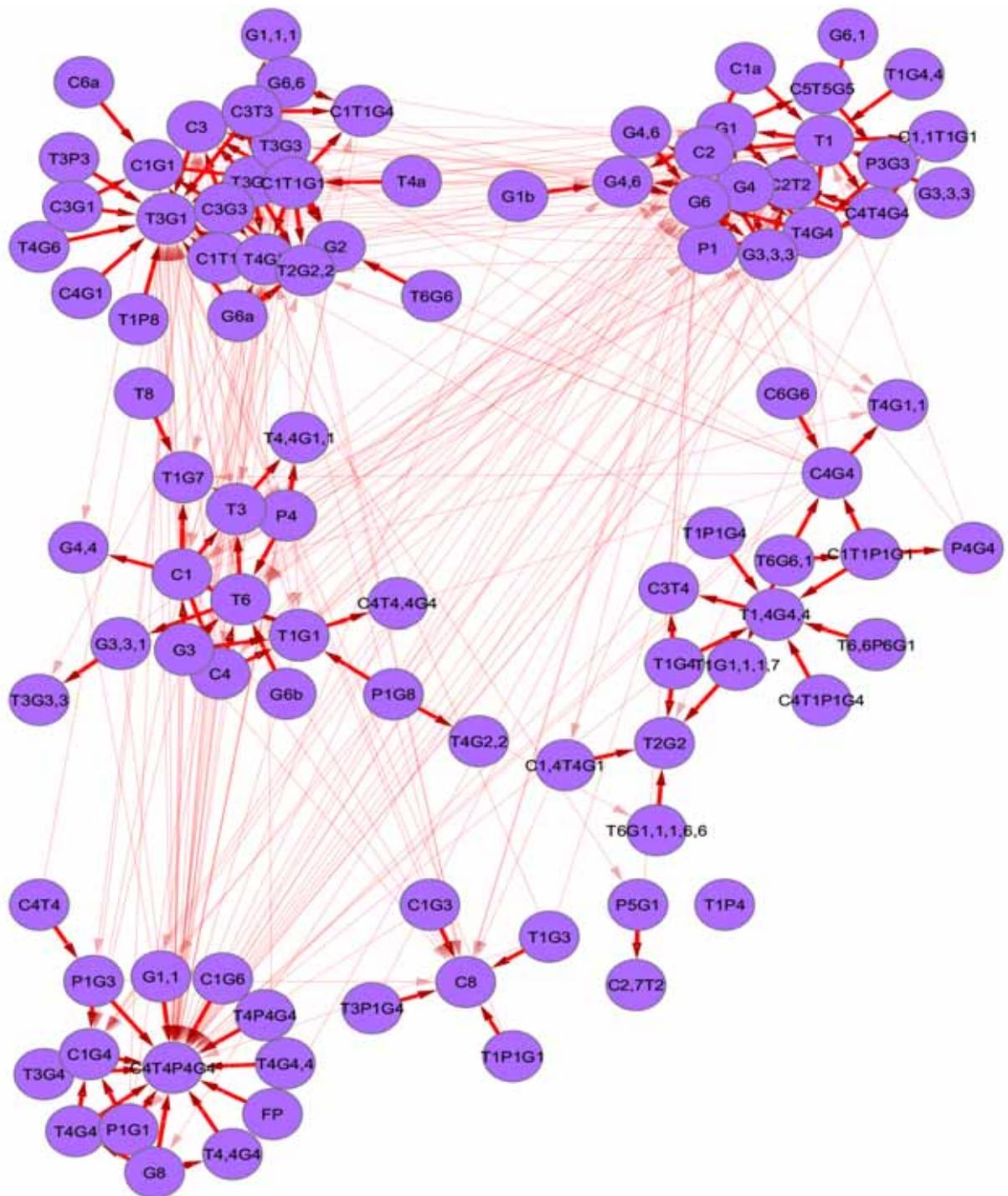


Figura 2. Rede de interações agonísticas de *Pachycondyla striata*. Coeficiente de cluster = 0,140. Os vértices correspondem aos indivíduos do Ninho A6 e as arestas são as interações.

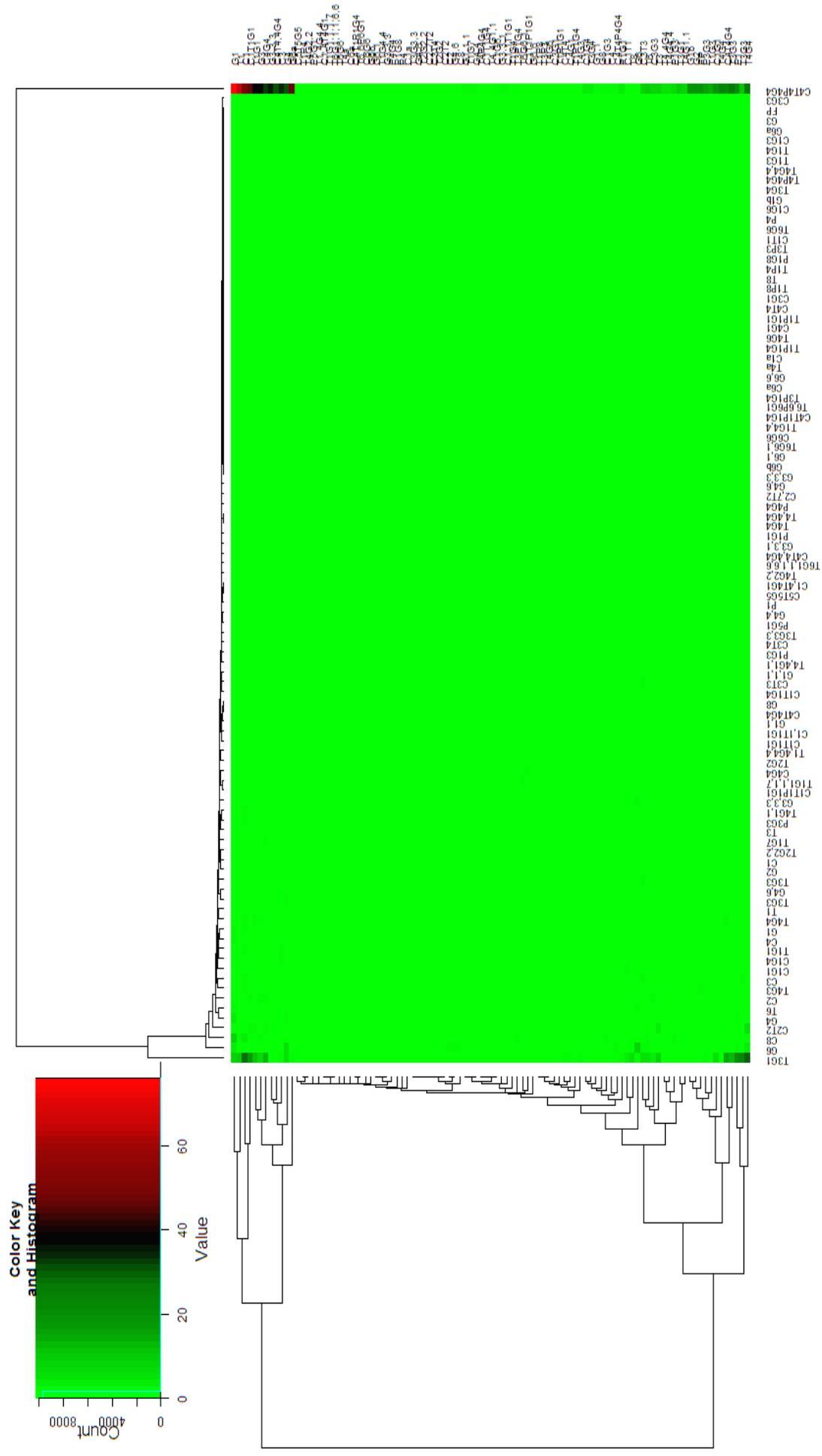


Figura 3. Mapa de calor da matriz ponderada das relações agonísticas realizadas por *Pachycondyla striata* no ninho A6 . As interações dominantes podem ser observadas nas linhas e subordinadas nas "colunas".

No ninho A20, 69 indivíduos foram observados, com um total de 20 horas de observação. Eles realizaram 2.851 interações agonísticas (Figs. 4, 5). A operária C3T3P3G3 foi o indivíduo dominante executando um total de 340 interações, a operária T5G5 recebeu o total de 1.136 interações agonísticas. O número de interações neste ninho variou de 0 a 200. O mapa de calor exibe as relações associativas entre dominantes e subordinados, a cor vermelha indica o maior número de interações entre T41P1G1 → T5G5 (Fig. 4 e 5).

Ao aplicar o teste de Appleby (1983) obteve-se o índice de linearidade baixo ($d = 13311,25$, $df = 74,4056$, $K = 0,0273$ e $p = 0,9921$), que estatisticamente não suporta uma hierarquia linear. Entretanto, quando utilizados testes de Vries (1995) o ninho A6 apresenta ($h = 2,3967$ e $h' = 0,0657$, $p = 0,0270$). Tal resultado suporta uma dominância linear para os dados.

No ninho em questão a proporção de transitividade é significativa ($Pt = 0,9620$, $t_{.tri} = 0,8481$, $p = 0,001$) então a rede real é semelhante a proporção de redes randomizadas, assim quase todas as tríades são transitivas levando-nos a aceitar uma dominância linear (Figs. 4 e 5).

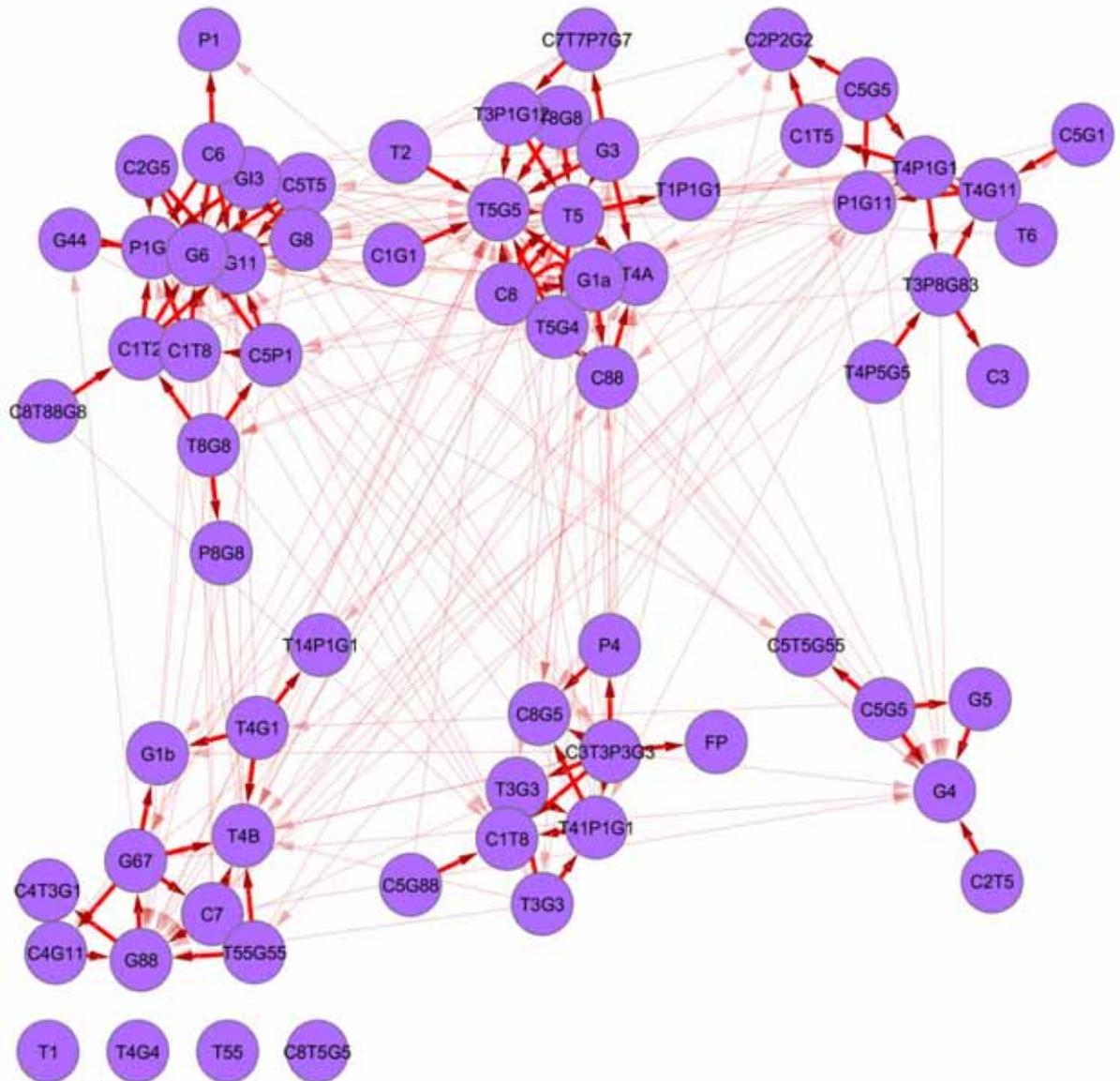


Figura 4. Rede de interações agonísticas de *Pachycondyla striata*. Coeficiente de cluster = 0,105. Os vértices correspondem aos indivíduos do ninho A20 e as arestas são as interações.

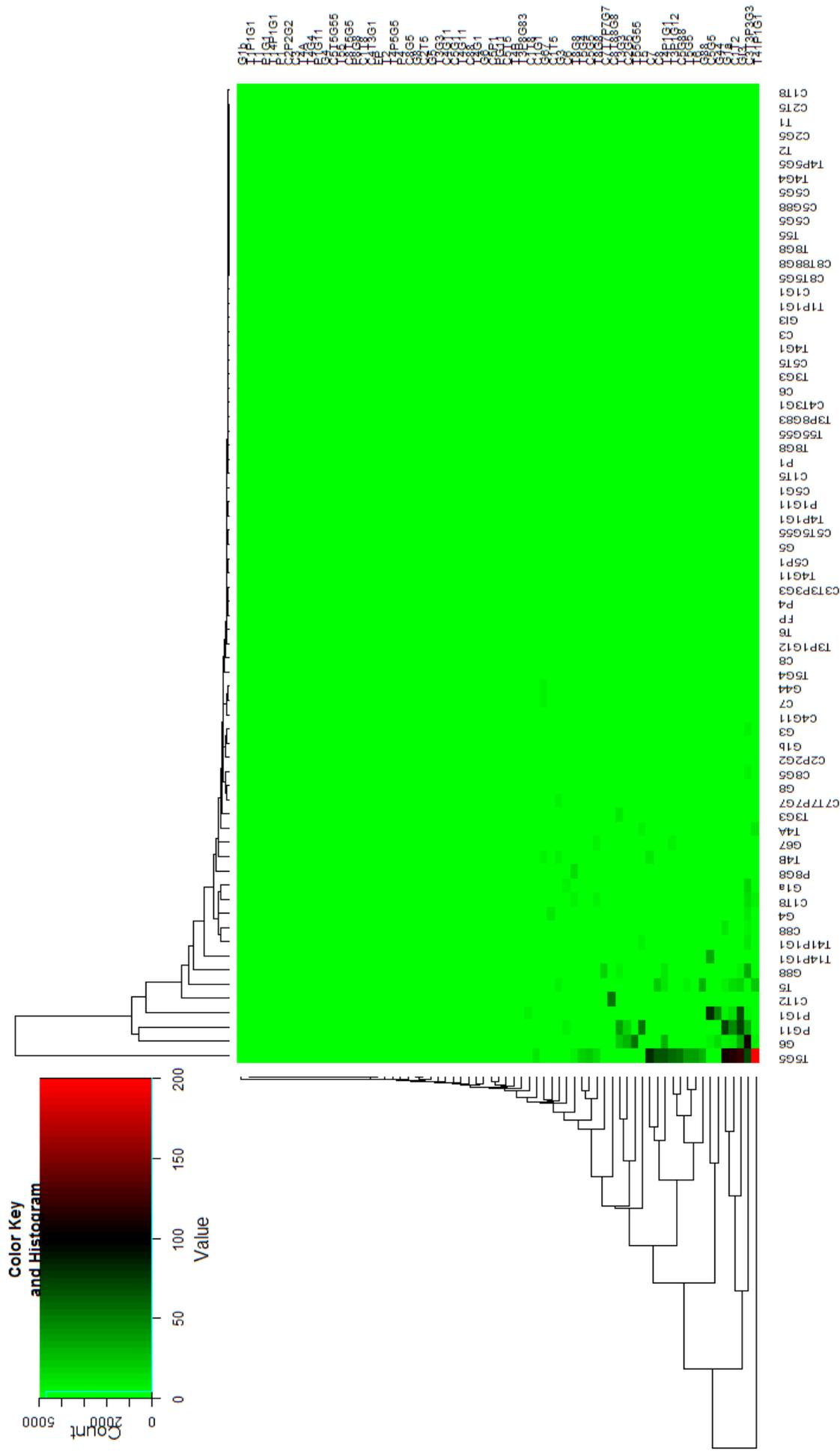


Figura 5. Mapa de calor da matriz ponderada das relações agonísticas realizadas por *Pachycondyla striata* no ninho A20. As interações dominantes podem ser observadas nas linhas e subordinadas nas "colunas".

No ninho Unesp 3, os 82 indivíduos realizaram 1.626 interações agonísticas em 12 horas de observação. A operária T5 executou 200 atos comportamentais sendo a dominante, T3P4 recebeu 1.228 interações agonísticas. O número de interações no ninho variou de 0 a 171. O mapa de calor registra as relações associativas entre dominantes e subordinados, a cor vermelha indica o maior número de interações entre T5 → T3P4 (Fig. 6 e 7).

Conforme o teste de Appleby (1983), encontramos ($d = 22051.5$, $df = 87,33728$, $K = 0,0395$, $p = 0,2386$), um número elevado de tríades circulares com grau de linearidade baixo, inferindo dominância não linear (Figs. 6 e 7). Entretanto o índice de linearidade de Landau é maior que um ($h = 2,6523$ e $h' = 0,0742$, $p = 0$), assim esta rede tem um elevado número de tríades transitivas e a rede real é similar a rede aleatória.

As análises de transitividades de triângulos indicam que o grupo apresenta 100% de tríades transitivas ($P_t = 1$, $t.tri = 1$, $p = 0,092$), conseqüentemente a dominância neste caso tem ampla tendência a ser linear, mesmo que p não seja satisfatório (Figs. 6 e 7).

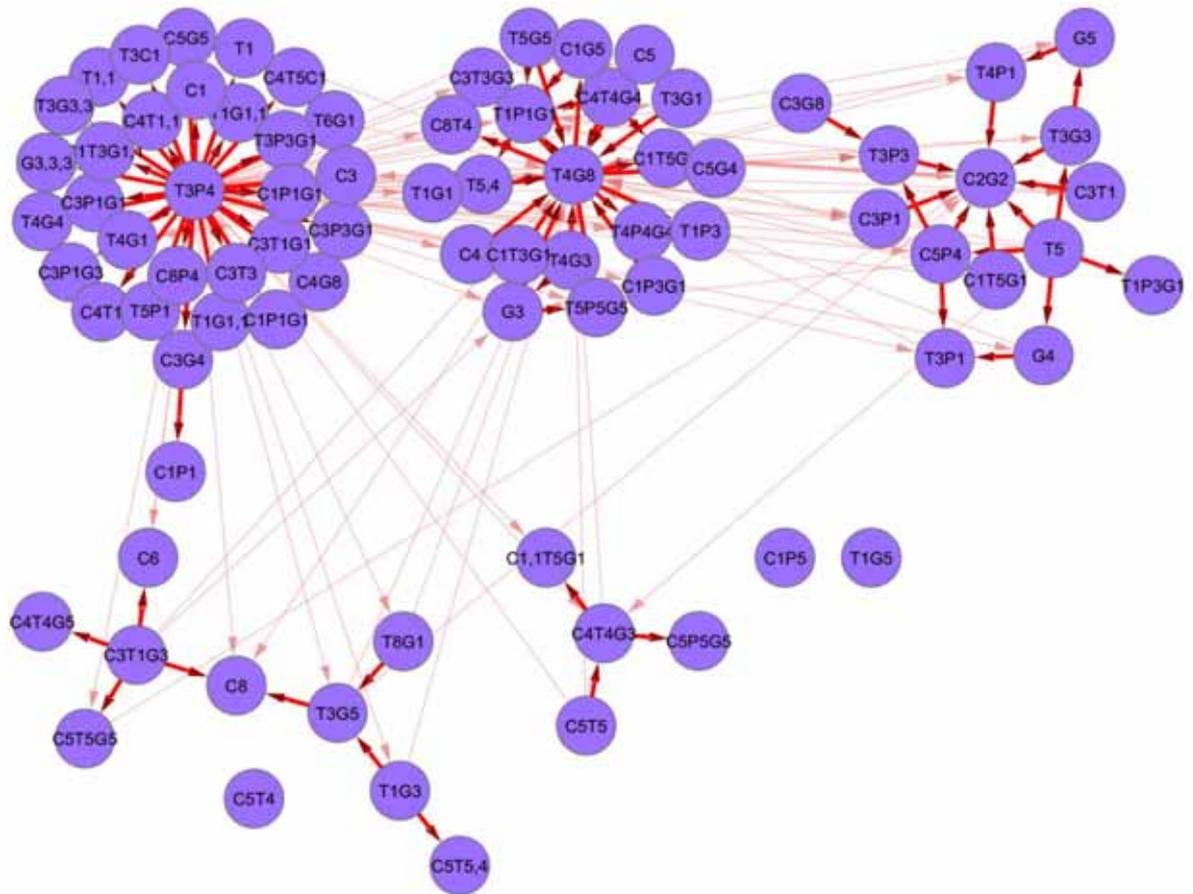


Figura 6. Rede de interações agonísticas de *Pachycondyla striata*. Coeficiente de cluster = 0,0455. Os vértices correspondem aos indivíduos do ninho unesp3 e as arestas são as interações.

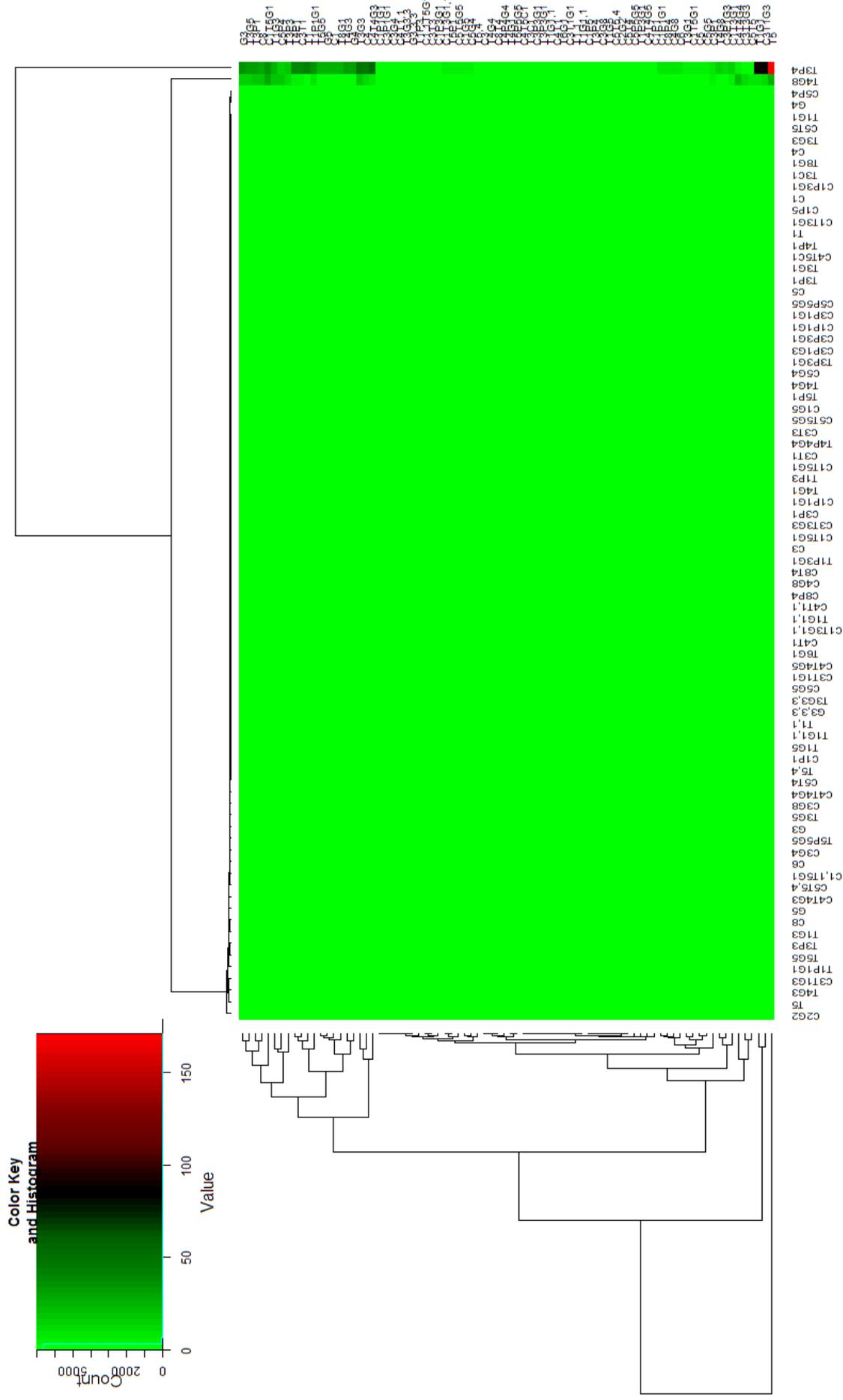


Figura 7. Mapa de calor da matriz ponderada das relações agonísticas realizadas por *Pachycondyla striata* no ninho Unesp3 . As interações dominantes podem ser observadas nas linhas e subordinadas nas "colunas".

Quando comparamos os dados das quatro redes, observamos que as arestas aumentam a medida que a quantidade de vértices são inseridos nas redes, pois têm um acréscimo nas interações, e, por isso, as amostras são significativamente distintas ($X^2 = 12,3696$, $df = 3$, $p = 0,0062$) (Fig. 8). Todavia, essa comparação pode ser relativa à medida que os vértices promovem interações com outros, ou não as promove.



Figura 8. Média do número de vértices e arestas das quatro redes de *Pachycondyla striata*.

A medida que se adicionam os vértices, o índice de linearidade h também acresce (Wilcoxon *rank*: $W = 16$, $p = 0,0285$), inferindo dominância linear perfeita nas redes de *P. striata* (Fig. 9).

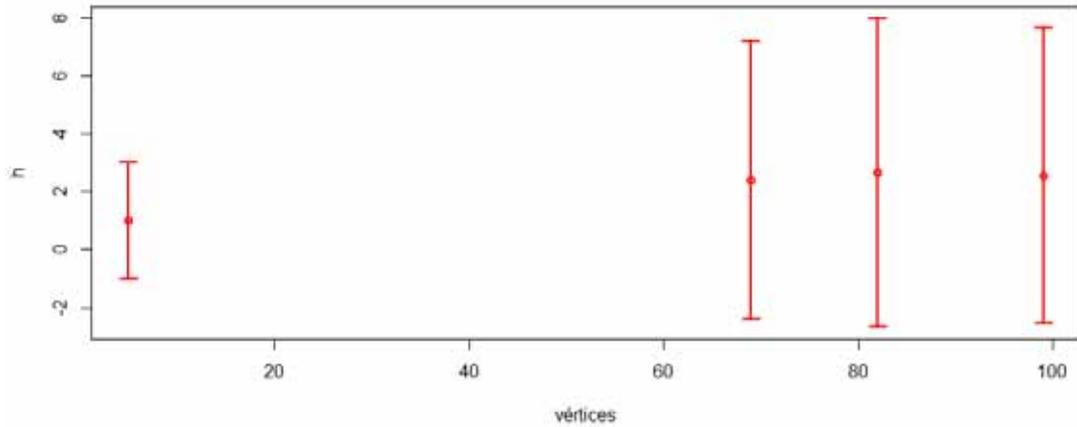


Figura 9. Porcentagem de h com o número de vértices das redes de *Pachycondyla striata*.

A proporção de tríades transitivas (Pt) teve 75% como menor índice de tríades transitivas, inferindo que a maior porcentagem nas redes são de tríades transitivas ($W = 0,5$, $p = 0,0420$, Fig. 10). Assim nas redes com número alto destas tríades há uma hierarquia plenamente linear.

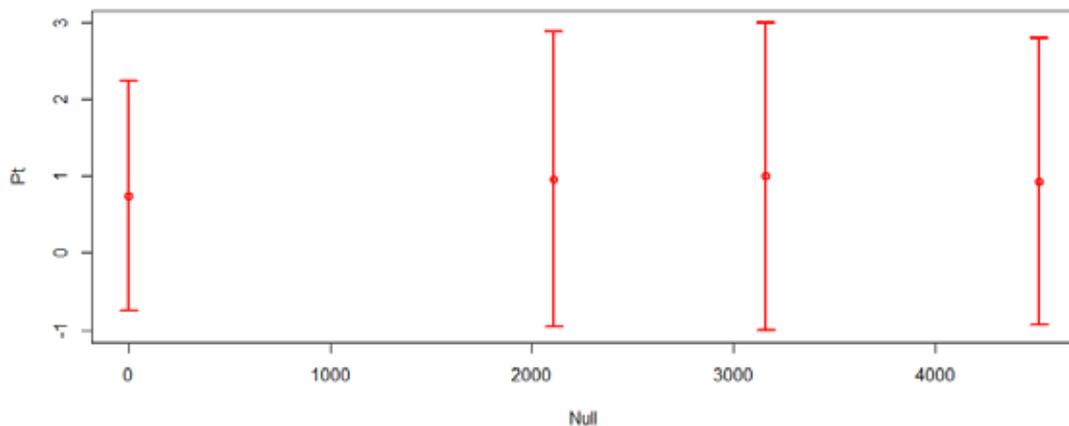


Figura 10. Relação percentual entre índice de transitividade (Pt) e díadicas nulas ($Null$).

A proporção de Pt aumenta a medida que eleva-se o número de vértices ($W = 0,5$, $p = 0,04207$, Fig. 11).

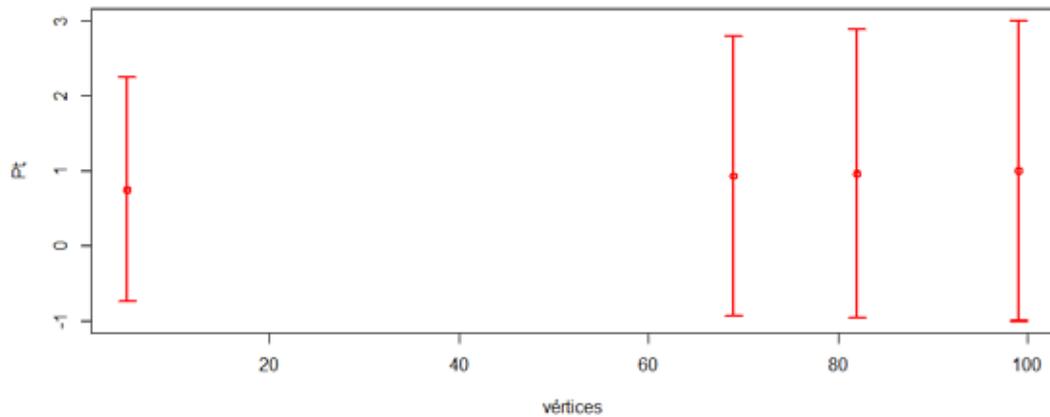


Figura 11. Relação percentual entre índice de transitividade (Pt) e vértices de quatro redes.

A redução dos triângulos transitivos está associada a percentagem de díades nulas (regressão linear: $F=37,5$, $R^2 = 0,924$, $p = 0,02565$, Fig. 12).

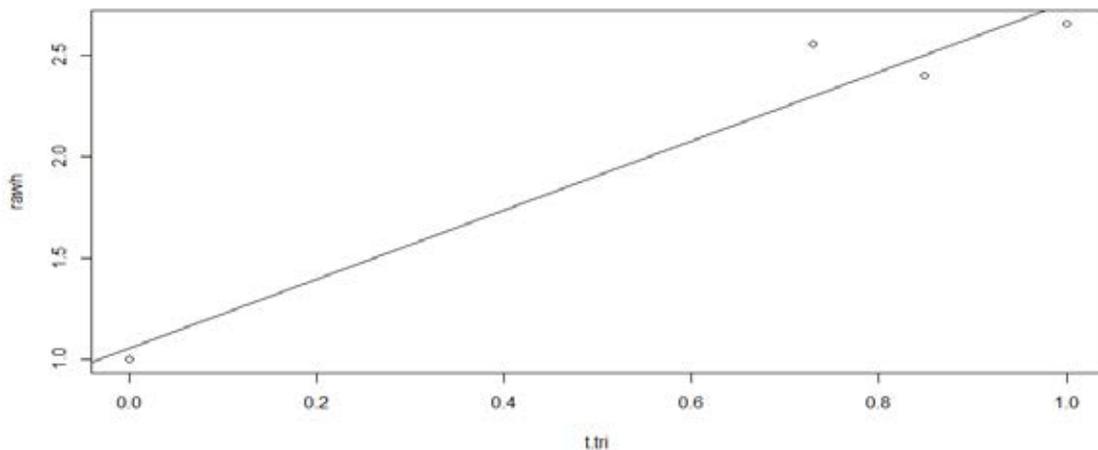


Figura 12. Relação entre transitividade das rede aleatória (rawh) e as redes originais.

Quando são comparados os índices de linearidade das quatro redes elaboradas com as interações agonísticos de *P. striata*, nota-se que a média de k ($\bar{X} = 0,03343941 \pm DP = 0,1110672$) e h_{mod} ($\bar{X} = 0,06998893 \pm DP = 0,1194672$) aproxima-se de 0, e h ($\bar{X} = 2,476141 \pm DP = 0,7746368$) em relação a estes têm um valor elevado aproximando-se de três, por fim t_{tri} ($\bar{X} = 0,7889486 \pm DP = 0,4436609$) em relação aos demais apresenta média próxima de um (Fig. 13).

O conjunto de índices de linearidade das quatro redes tem $\bar{X} = 0,7502927$ e desvio-padrão = 0,9564577 e também apresenta normalidade significativa ($W = 0,7535$, $p = 0,0007$), e quando comparado ($t = 3,1378$, $df = 15$, $p = 0,0067$), são estatisticamente significantes, desta forma é possível afirmar que o tipo de dominância no contexto social de *P. striata* é uma hierarquia linear (Fig. 13).

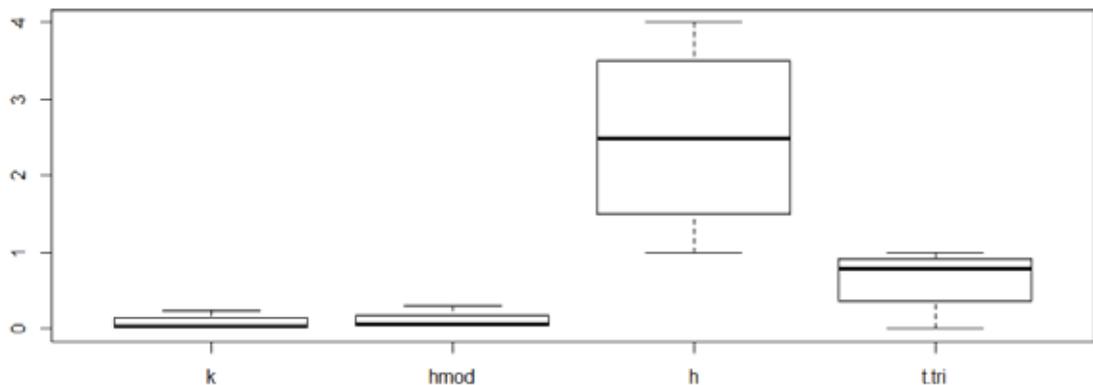


Figura 13. Comparação dos índices de dominância das quatro redes de *Pachycondyla striata*. k , h_{mod} , h , t_{tri} são índices de linearidade, veja mais informações no texto.

Além dos resultados já mencionado na determinação da dominância hierárquica linear, são listados dezesseis atos comportamentais de interações agonísticas nas relações sociais de *P. striata* para todos os ninhos exceto o ninho 2:

1. Boxe com antenas(BA): Uma operária dominante bate rapidamente as antenas em uma subordinada, que geralmente assumia a postura de pupa.
2. Antenar (A): Uma operária tocava vagarosamente suas antenas em outra, que não assumia a postura de pupa ou intermediária, e desta forma a antenação podia ser mútua.

3. Mandibular (morder) (M): As operárias podiam prender partes do corpo (cabeça, tórax, gáster, pernas e antenas) de uma outra com as mandíbulas;
4. Puxar (P): A operária dominante prende com as mandíbulas as pernas ou antenas da subordinada e a puxa;
5. Ameaçar com mandíbula (Am); As operárias dominantes abriam as mandíbulas e antenas e ficavam em posição de ataque;
6. Imobilizar (I): As formigas dominantes (2-5) prendem as suas mandíbulas nos apêndices da subordinada, e então puxam cada uma para um lado, a formiga alvo pode ser mutilada;
7. Ferroar (Fe): A agressora usava o ferrão na subordinada após muitas interações agonísticas;
8. Bloquear (B): A dominante bloqueava a subordinada;
9. Fazer-se de Morta (FM): Esse comportamento de fazer-se de morta, também é conhecido como tanatose e foi utilizado quando a subordinada não conseguia se livrar dos ataques agonísticos;
10. Limpeza (Lim): O comportamento de limpeza era utilizado pela dominante antes dos atos agonísticos ou após longa execução destes, a dominante limpava partes do corpo da subordinada;
11. Salto-Ataque (SA): A dominante impulsionava o corpo na direção desta até ficar com metade do seu corpo acima da metade dorsal do corpo da subordinada.
12. Fugir (F): A subordinada tentava fugir dos ataques agonísticos das formigas dominantes;

13. Tandem Runing (TR): A operária tocava o gáster de outra a sua frente com as antenas, esse comportamento é utilizado para recrutar indivíduos para forragear, mas esse comportamento foi observado antecedendo algumas vezes os comportamentos I e BA;
14. Tandem Runing 360° (TR360°): Este comportamento iniciava-se com TR e então as formigas ficavam girando em círculo;
15. Perseguir (Pr): A dominante perseguia a subordinada;
16. Transportar de Subordinada (TS): A dominante transportava a subordinada quando esta não era capaz de escapar ou quando já estava morta.

Concomitante à identificação e descrição dos atos comportamentais, os mesmos foram quantificados para cada ninho com exceção do ninho 2 (Fig. 14). Os atos agonísticos mais realizados no ninho A6 foram Imobilização (I) com 27,74%, mandibular (M) com 23,23%, e box com antenas (BA) 13,87%, No ninho A20 foram puxar (P) com 37,48%, antenação (A) com 19,81%, e Imobilizar (I) 13,03%, e no ninho Unesp 3 foram Imobilizar (I) com 43,89, Mandibular (M) com 17,92 % e Fugir (F) com 11,17% (Fig. 14).

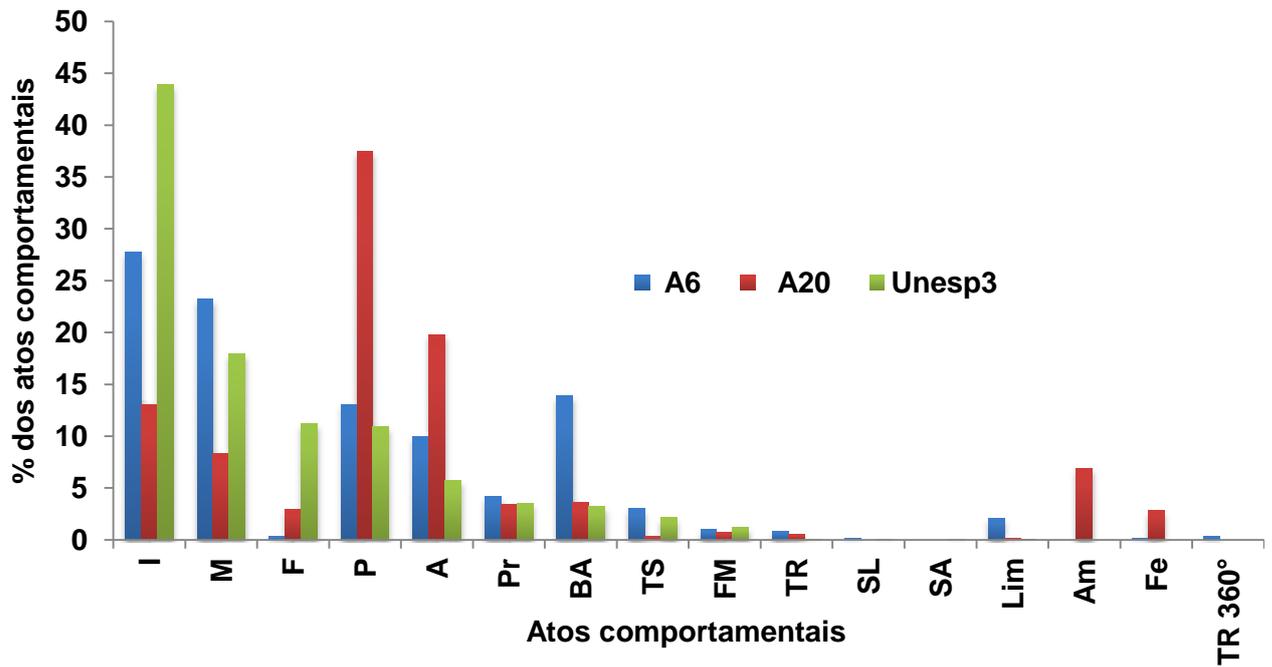


Figura 14. Porcentagem dos atos agonísticos de *Pachycondyla striata* em três colônias.

De modo geral os atos agonísticos mais utilizados por *P. striata* foram: Imobilizar 84,66 % (I), Puxar 61,49 % (P), Morder 49,44 % (M), Antenar 35,54 % (A) e Box com Antenas 20,65 (BA) (Fig. 15).

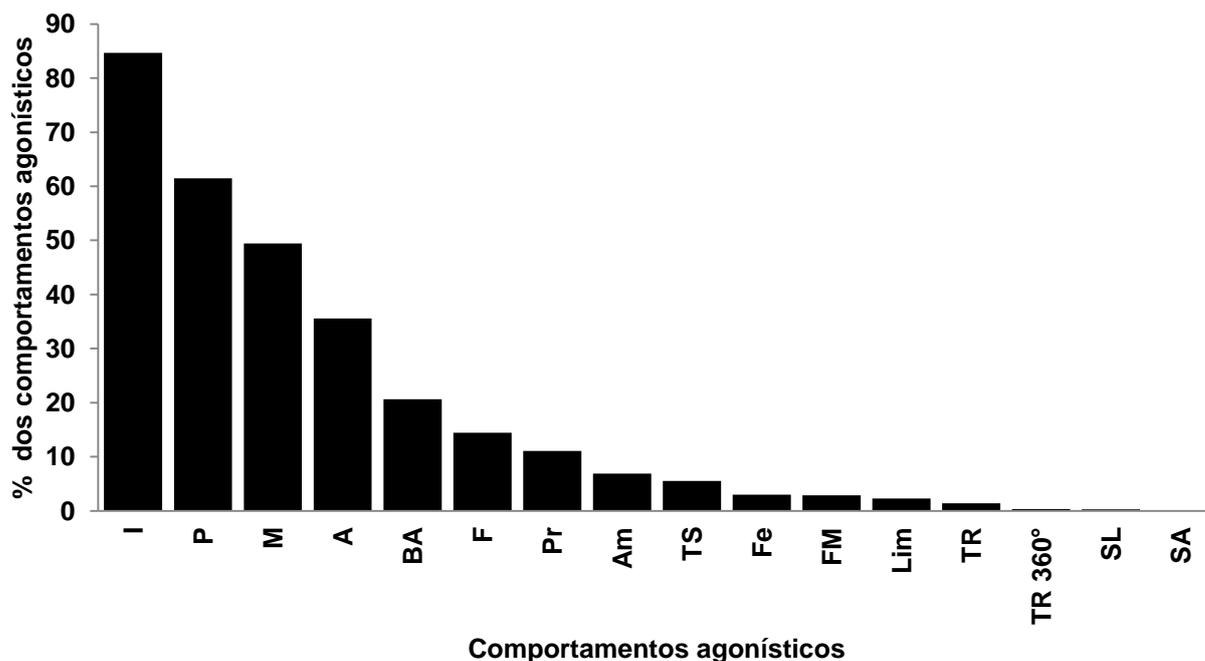


Figura 15. Atos agonísticos realizados nas três colônias de *P. striata*.

Discussão

A análise utilizando redes sociais está sendo amplamente usada com objetivo de otimizar a compreensão referente à estrutura social dos animais (PINTER-WOLLMAN et al., 2013), e em muitos casos os insetos sociais são objetos de estudos eficientes do ponto de vista das redes sociais (CHARBONNEAU ET AL. 2013). Diante deste fato, para a descrição do padrão da hierarquia exercido na sociedade de *P. striata*, foram calculados os índices h de Landau, o K de Kendall de acordo com Appleby (1983), de Vries (1995) e t_{tri} proposto por Shizuka e McDonald (2012) utilizando conceitos de redes, assim o índice t_{tri} é a frequência relativa de escala de tríades transitivas de todas as interações que formam um triângulo em uma rede com interações agonísticas (SHIZUKA E McDONALD, 2012).

Todos os resultados obtidos neste estudo, segundo proposta por Appleby (1983), não apresentaram significância, no entanto, é significativa para dominância

linear de acordo com método de Vries (1995) e Shizuka e McDonald, 2012). Em um estudo de Vries (1995) relata que o método proposto por Appleby (1983) pode apresentar índice de linearidade baixo e valores de p muito alto. Neste contexto a proposição de Vries (1995) e Shizuka e McDonald, (2012) é sem dúvida uma ferramenta excelente para os etólogos que se ocupam no estudo de relações sociais conflitantes.

O padrão de dominância em *P. striata* é complexo, e suas interações agonísticas podem iniciar logo após a coleta dos indivíduos no campo, ou pode ser induzida pela fragmentação da colônia ou de um grupo de operárias. Quando iniciada, as interações podem durar de uma a duas semanas em laboratório. É possível que a dominante alfa realize uma marcação química na subordinada e as outras subordinadas de *rank* mais elevado atacam esta subordinada de *rank* inferior.

As interações agonísticas nesta espécie podem ser entendidas como um mecanismo de divisão reprodutiva de trabalho, em que os indivíduos são selecionados para dominar outros e, eventualmente a subordinada inferior seja obrigada a sair da colônia-mãe e por fim fundar outra. No laboratório, a maioria das vezes, as perdedoras foram mutiladas, algumas ficaram vivas no ninho e outros foram mortas. Na natureza, este indivíduo provavelmente formaria uma nova colônia ou uma pequena fração de um ninho polidômico, ou também um ninho monodômico poderia tornar-se polidômico através desta estratégia.

No ninho 2 havia só uma operária e esta detinha a posição mais elevada no *rank* em relação às gínes, já em *P. tritentata* a operária e a rainha podem estar aptas a gerar descendentes e competem pela reprodução (SOMMER et al., 1994), não é sabido se isso ocorre em *P. striata*.

A quantidade de interações agonísticas realizadas nas colônias de formigas podem modificar a morfologia da rede, devido a quantidade de vértices, arestas, e a diversidade de relações possíveis entre estes.

As interações agonísticas entre companheiras de ninho em *P. striata* ocorreram frequentemente, do mesmo modo que em *P. obscuricornis* (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1991), tais comportamentos foram reportados para *P. striata* primeiramente por Rodrigues et al. (2011) e Silva-Melo e Giannotti (2012).

Interações agonísticas foram referidas no gênero *Pachycondyla* para *P. obscuricornis* (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990, 1991), *P. sublaevis* (ITO e HIGASHI, 1991), *P. tridentata* (SOMMER; HÖLLDOBLER, 1992), *Pachycondyla sp.* (ITO, 1993).

Pachycondyla striata realizou dezesseis comportamentos agonísticos nas suas interações hierárquicas. Os comportamentos BA e P realizados por *P. striata* são iguais os observados para *P. tridentata* (SOMMER; HÖLLDOBLER, 1992), e o comportamento M registrado para *P. striata* é semelhante ao realizado por *P. obscuricornis* (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1991).

Os comportamentos box com antenas, mandibular, imobilizar e bloquear foram também registrados para *Dinoponera quadriceps* (MONNIN; PEETERS1999). O comportamento bloquear foi observado também em *Dinoponera quadriceps* (MONNIN; PEETERS1999) e *Dinoponera lucida* (PEIXOTO et al., 2008).

Tandem Runnung foi reportado também em, *P. obscuricornis* (TRANIELLO; HÖLLDOBLER, 1984), *P. tesserinoda* (JESSEN; MASCHWITZ, 1986), *Temnothorax albipennis* (FRANK; RICHARDSON, 2006), *P. chinensis* (GUÉNARD; SILVERMAN, 2011), esse comportamento pode ser considerado basal entre esses de recrutamento (HÖLLDOBLER; TRANIELLO, 1980), pode ser ensinado às formigas menos experientes por uma com maior experiência, a líder pode continuar executando o

Tandem Runnung até que a aprendiz pare de tocar a líder no gáster com suas antenas (FRANKS; RICHARDSON, 2006).

Tandem Runnung 360° pode fazer parte de um ritual que ocorre entre dois indivíduos antes destes iniciarem a busca de algum item alimentar no exterior do ninho, ou como observado, antes de iniciar um ato comportamental que demande muito gasto energético.

As interações em *P. striata* são utilizadas com muita frequência como observado também em *Pachycondyla. sp* (ITO, 1993), *P. sublaevis* (ITO e HIGASHI, 1991). As *gamergates* da espécie *P. sublaevis* se mantém no topo da hierarquia utilizando frequentemente interações físicas e não somente químicas e visuais (ITO e HIGASHI, 1991).

Moosa e Ud-Dean (2011) sugerem que subordinados respondem melhor a fuga e por isso conseguem fazer mais migrações que os dominantes. Nesta perspectiva as interações agonísticas em *P. striata* é uma estratégia para fragmentar e/ou fundar uma ou parte de uma colônia ou ninho satélite.

No entanto as interações sociais são dependentes de vários fatores, e, conseqüentemente, a dominância hierárquica pode ser um benefício, atuando em conjunto com muitos outros da vida social; as interações agonísticas podem funcionar como uma força seletiva positiva (MOOSA; UD-DEAN, 2011). Desta forma outros estudos são importantes para melhor compreender os padrões sociais, ecológicos e evolutivos que garantem a existência desta espécie.

Referências Bibliográficas

ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**. v. 49, p. 227 - 267. 1974.

- APPLEBY, M. C. The probability of linearity in hierarchies. Animal Behaviour, v. 31, p. 6 - 68. 1983.
- BOURKE, A. F. G. Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-making ant *Harpagoxenus sublaevis*. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 23, p. 323-333. 1988.
- BUSCHINGER, A.; ALLOWAY, T. M. Caste polymorphism in the slave-making ant, *Harpagoxenus canadensis* M. R. Smith (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux v. 25, p. 339–350, 1978.
- COLE, B. J. Dominance Hierarchies in *Leptothorax* Ants, Science,: 212:449, 83-84. 1981. doi:1.1126/science.212.449.83.
- Csardi, G.; Nepusz T. The igraph software package for complex network research, InterJournal, Complex Systems 1695. 2006. <http://igraph.org>
- CHARBONNEAU, D. BLONDER, B.; DORNHAUS, A. Social insects: a model system for network dynamics, In: Temporal Networks, Eds. HOLME, P.; SARAMÄKI, J. Springer Berlin Heidelberg, 1 - 356, 2013.
- CUVILLIER-HOT,V.; GADAGKAR,R.; PEETERS, C.; COBB, G. Regulation of reproduction in a queenless ant: aggression, pheromones and reduction in conflict. Proceedings of the Royal Society, v. 22, p. 1295-1300, 2002, doi:10.1098/rspb.2002.1991 1471-2954
- DAWKINS, R. Hierarchical organization: a candidate principle for ethology. In: Growing Points in Ethology (Eds. P. Bateson e R. Hinde), pp. 7e54. Cambridge: Cambridge University Press, 1976.
- de VRIES, H. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. Animal Behaviour, v. 50, p.1375–1389. 1995.
- DODDS, P. S.; WATTS, D. J.; SABEL, C. F. Information exchange and the robustness of organizational networks, PNAS, v. 100, p.12516–12521. 2003.
- FAUST, K. A puzzle concerning triads in social networks: graph constraints and the triad census. Social Networks, v.32, p.221–233, 2010.
- FRANKS N. R.; SCOVELL, E. Dominance and reproductive success among slave-making worker ants. Nature, v. 34: p. 724-725, 1983.
- FRANKS, N. R.; RICHARDSON, T. Teaching in tandem-running ants. Nature, v. 439, p.153, 2006.

GOODENOUGH, J.; MCGUIRE, B.; JAKOB, E. Perspectives on animal behavior, 3rd edition. John Wiley; Sons, Inc. 2010, 528p.

GUÉNARD, B.; SILVERMAN, J. Tandem carrying, a new foraging strategy in ants: description, function, and adaptive significance relative to other described foraging strategies. Naturwissenschaften, 2011. doi:10.1007/s00114-011-0814-z

HANDCOCK, M. S.; HUNTER, D. R.; BUTTS, C. T.; GOODREAU, S. M.; MORRIS, M. Software tools for the statistical modeling of network data. Version 3.-1. Project home page at <http://statnet.org>, URL <http://CRAN.R-project.org/package=statnet>, 2003.

HEINZE, J.; SMITH, T. A. Dominance and fertility in a functionally monogynous ant. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 27, p. 1-10, 1990.

HIGASHI, S.; ITO, F.; SUGIURA, N.; OHKAWARA, K. Worker's age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless ponerine ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera: Formicidae). Animal Behaviour v. 47, p. 179-184. 1994.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The superorganism: the beauty, elegance and strangeness of insect societies. New York: Ed. W. W. Norton e Company, 2009. 522 p.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The ants. Cambridge: Ed. Belknap Press, 1990. 733 p.

HÖLLDOBLER, B.; TAYLOR, R. W. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecopsis opaciceps* Clark. Insectes Sociaux, v. 30, p. 384-4001. 1983.

KENDALL, M.; BABINGTON-SMITH, B. On the method of paired comparisons. Biometrika, 31, 324e345. 1940.

KENNY, D. A.; KASHY, D. A.; COOK, W. L. Dyadic data analysis. New York: The Guilford Press, 2006. 458.

KOSSINETIS, G.; WATTS, D. J. Empirical analysis of an evolving social network. Science, v. 311, p. 88-90, 2006.

ITO, F.; HIGASHI, S. A linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant *Pachycondyla sublaevis*. Naturwissenschaften, v. 78, p. 8-82, 1991.

ITO, F. Functional Monogyny and Dominance Hierarchy in the Queenless Ponerine Ant *Pachycondyla* (= *Bothroponera*) sp. in West Java, Indonesia (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Ethology, v. 95, p. 126–140, 1993.

JESSEN, K.; MASCHWITZ, U. Orientation and recruitment behavior in the ponerine ant *Pachycondyla tesserinoda* (Emery): laying of individual-specific trails during tandem running. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 19, n. 3, pp 151-155, 1986. DOI: 10.1007/BF00300854

LOMMELEN, E.; JOHNSON, C. A.; DRIJFHOUT, F. P.; BILLEN, J. Cuticular hydrocarbons provide reliable cues of fertility in the ant *Gnamptogenys striatula*. Journal of Chemical Ecology, v. 32, n. 9, p. 2023–2034, 2006.

MEDEIROS, F. N. S.; LOPES, L. E.; MOUTINHO, P. R. S.; OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Ethology, v. 91, n. 2, p. 134-146. 1992.

Morris, J. H.; Apeltsin, L.; Newman, A. M.; Baumbach, J.; Wittkop, T.; Su, G.; Bader, G. D.; Ferrin, T. E. ClusterMaker: a multi-algorithm clustering plugin for Cytoscape. BMC Bioinformatics, v. 12, n. 436, p. 1 - 14, 2011. doi:10.1186/1471-2105-12-436

MOOSA, M. M.; UD-DEAN, S. M. M. The Role of Dominance Hierarchy in the Evolution of Social Species. Journal for the Theory of Social Behaviour, v. 41:2, p. 0021-8308, 2011.

OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 27, p. 385 – 393, 1990.

OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). Psyche 98:215-226, 1991.

PEETERS, C. Morfologically 'primitive' ants: comparative review of social characters, and the importance of queen worker dimorphism. In: The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids (Ed. by J. Choe & B. Crespi), pp 372-391. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.

PEETERS, C. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens, pp. 234- 261. In: Keller L.; Edit. Queen number and sociality in insects. Oxford: Oxford University Press, 1993.

PEETERS, C.; R. CREWE. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. Naturwissenschaften, v. 71 p.50–51.1984.

PEETERS C. The reproductive division of labour in the queenless ponerine ant *Rhytidoponera* sp. 12. Insectes Sociaux v. 34, p.75-86. 1987.

PEETERS C. HIGASHI S. Reproductive dominance controlled by mutilation in the queenless ant *Diacamma australe*. Naturwissenschaften, v. 76, p.177 - 18, 1989.

PEIXOTO, A. V.; CAMPIOLO S.; LEMES ,T. N.; DELABIE, J. H. C.; HORA R. R. Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). Rev. Bras. entomol. v. 52, n. 1, p.88-94. 2008

R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN3-951-7-, URL <http://www.R-project.org/>.

RODRIGUES, M. S.; VILELA, E. F; AZEVEDO, D. O.; HORA, R. R. Multiple queens in founding colonies of the neotropical ant *Pachycondyla striata* smith (Formicidae: Ponerinae). Neotropical Entomology, 2011, vol.40, n.3, pp. 293-299.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). Insectes Sociaux; v 57, p. 17-22, 2010.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Division of Labor in *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), Psyche, v 2012, p. 1 - 7 .2012.<http://dx.doi.org/10.1155/2012/153862>

SHANNON P, MARKIEL A, OZIER O, BALIGA NS, WANG JT, RAMAGE D, AMIN N, SCHWIKOWSKI B, IDEKER T. Cytoscape: a software environment for integrated models of biomolecular interaction networks. Genome Research, 13,n. 11, p. 2498-504. 2003.

SHIZUKA, D.; McDONALD, D. B. A social network perspective on measurements of dominance hierarchies. Animal Behaviour, v. 83, Issue 4, p. 925–934. 2012.

SOMMER, K.; HÖLLDOBLER, B.; JESSEN, K. The unusual social organization of the ant *Pachycondyla tridentata* (Formicidae, Ponerinae), Journal of Ethology, v.12, p. 175 – 185, 1994. Doi: 1.17/BF23562

TRANIELLO, J. F. A.; HÖLLDOBLER, B. Chemical communication during tandem running in *Pachycondyla obscuricornis* (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) Journal of Chemical Ecology, v. 10, n. 5, pp 783-794 ,1984.

VALENTE, T. W. Network models of the diffusion of innovations. Hampton Press, Cresskill, NJ, 1995. 171p.

WARNES, G. R.; BOLKER, BEN. LUMLEY T. gplots: Various R programming tools for plotting data. R package version 2.6.0. 2014.

WASSERMAN, S.; FAUST, K. Social network analysis: methods and applications. Cambridge. Cambridge University Press. 1994. 825p.

WEY, T. W.; BLUMSTEIN, D. T. Social cohesion in yellow-bellied marmots is established through age and kin structuring. Animal Behaviour, v. 79, p. 1343–1352, 2010.

WILSON E. O. The insect societies. Belknap, Cambridge, MA . Ed. Belknap press.1971.

WILSON, E. O. Sociobiology the new synthesis. Cambridge, MA: Ed. Belknap press. 1975. 697p.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of ants: a phylogenetic and ecological explanation. PNAS.; v.12, p.7411-7414, 2005.

Capítulo II

Perfil de hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata*



**Perfil de hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858
(Formicidae: Ponerinae)**

Resumo

Os hidrocarbonetos cuticulares são extensas moléculas compostas por carbono e hidrogênio, têm demonstrado eficiência na proteção dos insetos contra microorganismos e no reconhecimento dos indivíduos de uma colônia, também na determinação de castas, sexo e odor químico das espécies, bem como na identificação do *status* social e reprodutivo. Com finalidade de descrever o perfil químico de *P. striata*, utilizamos o método de CG-EM. Após o uso desta técnica relata-se que a espécie em questão apresenta cadeias de hidrocarbonetos com C₁₉ a C₃₁. Uma mistura complexa de HCs com perfil químico singular para a espécie, sendo possível a identificação quimiotaxonômica, distinção das populações e dos espécimes.

Palavras-chave: *Pachycondyla*, CG-EM, hidrocarboneto cuticular, Ponerinae, formigas

Introdução

Os organismos que vivem em sociedade são capazes de reconhecer outros indivíduos do seu grupo ou fora dele, logo o reconhecimento de um indivíduo pelo outro pode ser através da aprendizagem ou predominantemente por sinais químicos (WYATT, 2003). Nos insetos sociais todo princípio de comunicação tem base química (HÖLLDOBLER e WILSON, 2009) e, nesta perspectiva, as formigas podem distinguir compostos químicos específicos de hidrocarbonetos cuticulares (HCs) (OZAKI et al., 2012; WILGENBURG, et al., 2014).

Os HCs são grandes moléculas com hidrogenio e oxigenio, ..., eles formam a camada lipídica que que contem naepicutícula de um inseto em conjunto com outros compostos, como ésteres, álcoois e ácidos graxos (LOCKEY, 1988). Os HCs têm funções específicas secundarias de acordo com a espécie, e no que tange a espécie e o espécime, apresentam particularidades de acordo com a colônia, sexo, e casta (SINGER, 1998; BLOMQUIST, 2010). Assim, a identificação dos HCsé utilizada para determinar a espécie e caracteriza a assinatura química do organismo. Tal recurso é empregado desde 1979 na quimiotaxonomia de insetos. Entretanto, esta ferramenta se mantém restrita a alguns táxons de Formicidae (BAGNÈRES; WICKER-THOMAS, 2010).

Atualmente, é sabido que cada espécie tem sua assinatura química, mesmo que ocorram variações de intensidade ou ausência de compostos de um espécime para outro, assim o indivíduo têm picos de HCs característicos do grupo (BAGNÈRES; BLOMQUIST, 2010)

Portanto, além da determinação da espécie, nas formigas, a interpretação dos HCs podem fornecer informações relevantes sobre a alocação de tarefas, o tipo de tarefa realizada (GREENE; GORDON, 2003), identificação de fertilidade na rainha, o *status* fértil e/ou de

dominância que pode afetar a organização da colônia (LIEBIG, 2010; OZAKI et al., 2012). Adicionalmente, deve se levar em consideração que a comunicação é uma ferramenta chave para as formigas que vivem em colônias polidômicas (inúmeros ninho por colônia), pois estas podem limitar-se a colônias que vivem em arquiteturas simples ou complexas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Então a polidomia pode ser definida como dois ou mais ninhos separados espacialmente, onde a casta reprodutiva pode viver no ninho principal e os ninhos periféricos podem conter os imaturos e operárias (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; TOFOLO et al., 2014).

Comforme Rosengren e Pamilo (1983), a polidomia pode reduzir o risco de extinção da colônia, pois se uma das partes periféricas sofrer algum dano, restarão outras para conferir a perpetuação da espécie. Deste modo a polidomia é uma estratégia evolutiva benéfica a espécie.

Colônias polidômicas têm perfil com HCs semelhantes, e estes, independente da distância têm traços químicos que condiz com o perfil cuticular da rainha (TOFOLO et al., 2014)

O gênero *Pachycondyla* abriga 244 espécies e 62 subespécies (BOLTON, 2013), embora apresente um grande número de representantes, apenas duas espécies foram estudadas tendo quimiotaxonomia como ferramenta, são elas: *P. villosa* que ao contrário do que se pensava é na verdade um complexo de três espécies, em que cada uma tem padrões singulares de HCs (LUCAS et al., 2002), e *P. verenae* que exibe distinção química entre as morfoespécies e entre colônias de populações geográficas distintas (EVISON et al., 2012).

De acordo com Mackay e Mackay (2010) *P. striata* Smith, 1858 está inserida em dois grupos: a) o complexo *crassinoda* - portador de espécimes distintos e facilmente reconhecidos: *P. crassinoda*, *P. juscoatra*, *P. harpax*, *P. impressa*, *P. inca*, *P. lattkei*, *P. lenis*, *P. procidua*, *P. purpurascens* e *P. striata*, b) complexo *foetida*

portador de espécimes similares e de difícil distinção: *P. impressa*, *P. inca*, *P. purpurascens* e *P. striata*). A fim de evidenciar a singularidade química da espécie *P. striata* o presente estudo caracterizou os perfis de hidrocarbonetos cuticulares de operárias e aladas esta.

Materiais e métodos

Quatro colônias de *P. striata* foram usadas na análise química, são procedentes do *campus* da UNESP, localizada no bairro Bela vista (22° 32' 40" S/ 47° 32' 44" W), e à margens do Rio Corumbataí, nas proximidades da Estrada Municipal do Sobradão, ambos localizados no município de Rio Claro SP (Tab.1).

Tabela 0.1. Composição dos ninhos completos e parciais de *Pachycondyla striata*.

Local de coleta	Ninho	Amostra	Larvas	Pupas	Operárias	Aladas	Data	
UNESP -RC	A20	A6	-	22	84	4	23/01/2012	
		A7	-	-	37	-	23/01/2012	
		M			29		23/01/2012	
		A20	20	6	122	-	27/01/2012	
		G1			10		15/02/2012	
	UnespC	NinhoT	G2			10		15/02/2012
			UNE	1	54	226	2	06/04/2013
			T1			2		18/03/2014
			T2			9		18/03/2014
			T3		1	13	4	18/03/2014
	Rio Corumbataí	Corumbataí	CORUM		7	54	13	10/02/2013

Análises químicas

As análises químicas foram feitas na USP - Laboratório de Comportamento e Ecologia de Insetos Sociais sob orientação do Prof. Dr. Fabio Nascimento.

Os espécimes foram anestesiados individualmente em *via/s* de 4 ml no freezer por 20 minutos. Posteriormente iniciou-se a extração dos compostos por meio de banho em solvente apolar (hexano): cada espécime foi banhado nestes *via/s* em 2

ml de hexano por 2 minutos, após este período as formigas foram removidas e acondicionadas em tubos de 2 ml contendo álcool 70%.

Após a retirada dos indivíduos dos *vials* de 4 ml, espera-se o solvente evaporar e, para cada amostra, o extrato foi ressuspenso em 200 µl de hexano. Um µl desta substância foi injetado em um aparelho de cromatografia gasosa, acoplado a um espectrômetro de massas (CG-EM) com fase combinada. A separação foi realizada em uma coluna DB-5MS com 30 m, com hélio como gás carreador a 1,0 ml/min. A temperatura inicial do forno foi de 150°C elevando-se 3°C/min até alcançar 300°C. A temperatura de injeção foi de 250 C°. As análises foram executadas no modo *splitless*. Os espectros de massa foram obtidos por ionização de 70 eV.

Os dados obtidos foram analisados no programa GC-MS *solutions* para Windows (Shimadzu Corporation) e os compostos químicos foram identificados com base em seus espectros de massa por comparação com dados da biblioteca NIST 08 MS Library e AMDIS 2.65 e com uma solução padrão de diferentes hidrocarbonetos.

Os hidrocarbonetos insaturados tiveram a posição da dupla ligação determinada com a realização da reação da mistura com dimetildissulfeto (DMDS) no *pool* das amostras de perfis de *P. striata* (CARLSON et al., 1989).

Análise estatística

Ao final das análises no CG-EM foram marcados os picos nos cromatogramas, apenas as amostras que exibiram de 25 a 29 picos fizeram parte das análises estatísticas. Este parâmetro foi adotado para não tendenciar os resultados. Também alguns cromatogramas não apresentaram todos os picos, em face da diferença de perfis de HCs entre os espécimes (BAGNÈRES; BLOMQUIST, 2010; GRILLET et al., 2012).

Em seguida foi gerada uma matriz m x n com a porcentagem da área de cada pico. A partir da matriz foi calculado a variância e aplicado os testes não - paramétricos: Kruskal-Wallis e Friedman.

A análise de componentes principais - PCA foi usada para comparar os picos essenciais das amostras. Adicionalmente, com o intuito de observar a similaridade dos indivíduos foi utilizada a análise de escalonamento multidimensional não métrico - MDS, análise canônica de coordenadas principais - CAP, análise de similaridade - ANOSIN que calcula o *rank* de similaridade de 0 para 1, *cluster* e também a Análise Permutacional Multivariada da Variância- PERMANOVA. Essas análises foram realizadas com auxílio do programa PRIMER-E (CLARKE; GORLEY, 2006).

Resultados

Após a análise do espectro de massa através de CG-ES, verificou-se que os HCS de *P. striata* variam de C₁₉ a C₃₁, e podem ser: alcenos, alcanos lineares e alcanos ramificados (Fig. 1, Tab. 2).

As operárias e aladas não apresentam diferenças significativas do seu HCS ($X^2 = 29,3966$, gl = 28, p = 0,392), elas são organismos quimicamente relacionados (r = 0,872, p < 0,0001). Entretanto, as aladas apresentam maior quantidade de alcanos ramificados: 13-,11-, 7-MeC₂₅, 13-,11-Me₂₇, 15-,13-,11-Me₃₁ e alcenos: Z-C₁₉, Z-9-C₂₇, Z-9-C₂₉, Z-9-C₃₁, e as operárias maior concentração de alcanos n-C₂₃, n-C₂₆ e n-C₂₇ (Fig. 2).

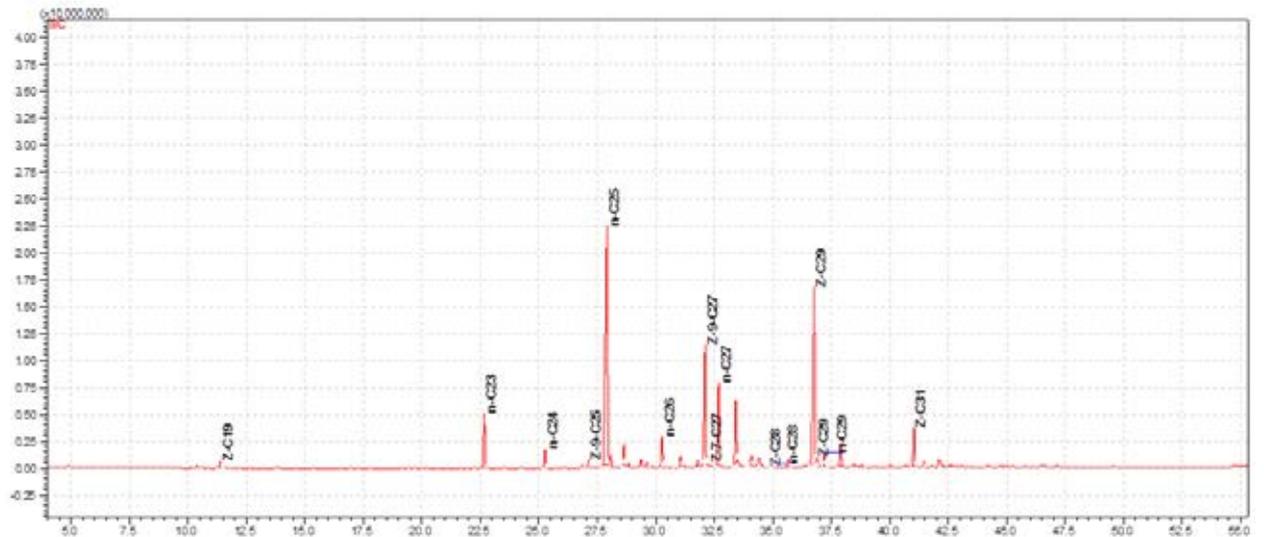


Figura 1. Cromatograma com os picos dos hidrocarbonetos cuticulares de operária de *Pachycondyla striata*.

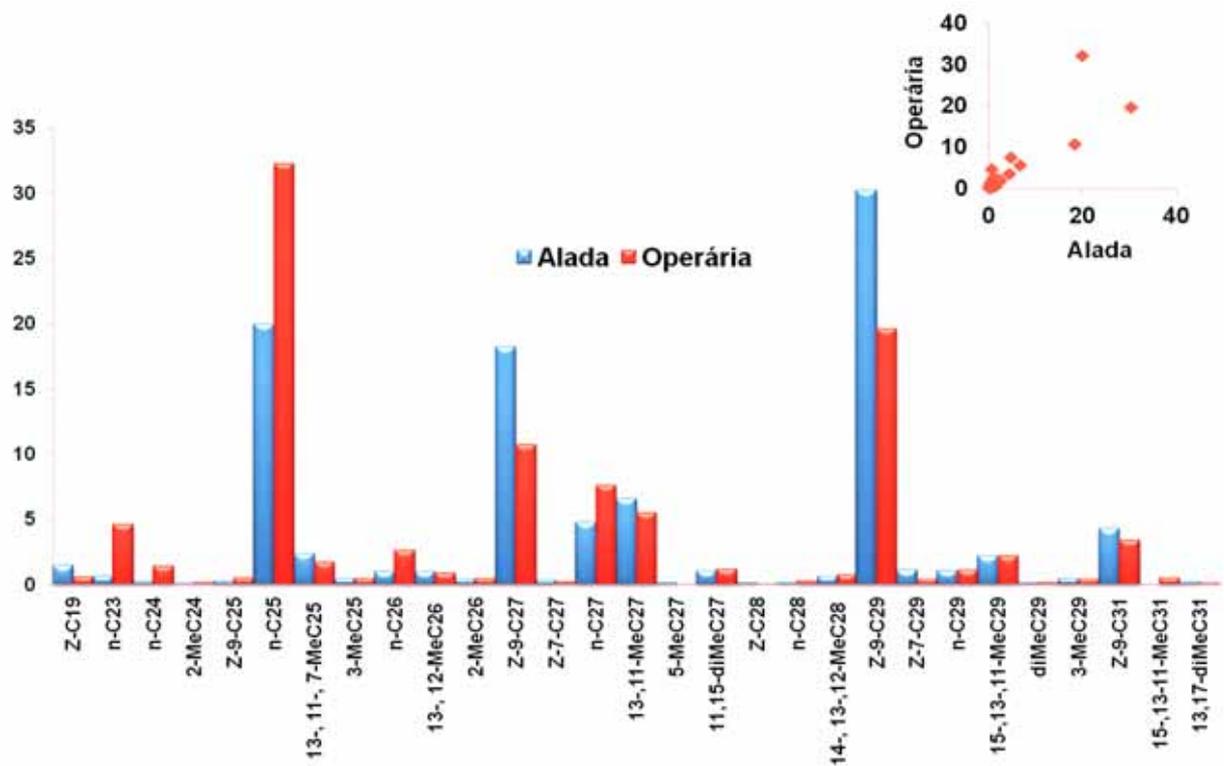


Figura 2. Hidrocarbonetos cuticularres em castas de *Pachycondyla striata*. Alada e operária têm correlação positiva $r = 0,872$, $p < 0,0001$

Tabela 0.2. Hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata*. Alada e operária tem correlação positiva $r = 0,872$, $p < 0,0001$.

Número	HCs	Alada	Operária	Íons de diagnóstico
		Área (%)	Área (%)	
1	Z-C19	1,50	0,56	
2	n-C23	0,67	4,58	
3	n-C24	0,30	1,42	
4	2-MeC24	0,09	0,19	-309
5	Z-9-C25	0,28	0,50	
6	n-C25	19,95	32,25	
7	11-MeC25	2,40	1,72	(168/9, 224/5, 351)
	13-Me C25			(196 Sim, 351)
	7 -Me C25			(112/113)
8	3-MeC25	0,47	0,46	(337, 364)
9	n-C26	1,01	2,61	
10	13-MeC26	1,00	0,91	(196/7, 210,11, 365)
	12-MeC26			(182/3, 224/5, 365)
11	2-MeC26	0,39	0,47	(337/8, 365)
12	Z-9-C27	18,20	10,74	
13	Z-7-C27	0,37	0,20	
14	n-C27	4,76	7,59	(196/7, 224,5, 379)
15	13-,11-MeC27	6,58	5,50	(168/9, 252/3, 379)
16	5-MeC27	0,18	0,01	(84/5)
17	11,15-diMeC27	1,05	1,16	(168/9, 196/7, 238/9, 266/7, 393)
18	Z-C28	0,14	0,07	
19	n-C28	0,16	0,29	
20	12-MeC28	0,65	0,76	(182/3, 252/3)
	13-MeC28			(196/7, 238/9)
	14-MeC28			(210/11 , 224/5)
21	Z-9-C29	30,24	19,59	
22	Z-7-C29	1,15	0,41	
23	n-C29	1,09	1,11	
	15-MeC29			(224/5 Sim, 407)
24	13-MeC29	2,22	2,22	(196/7, 252/3, 407)
	11-MeC29			(168/9, 281/2, 407)
25	diMeC29	0,16	0,19	
26	3-MeC29	0,45	0,42	(393, 407)
27	Z-9-C31	4,29	3,42	
	15MeC31	0,04	0,52	(224/5, 252/3)
28	13-MeC31			(196/7, 280/1)
	11-MeC31			(168/9, 308/9 ,)
29	13,17-diMeC31	0,21	0,13	(196/7, 224/5, 266/7, 295)

A comparação entre a variância das amostras (A20, G1, G2, Une, T e CORUM) têm resultados significativos para a distinção entes os grupos (Kruskal-Wallis, $H = 174,031$, $gl\ 9$, $p < 0,0001$), (Friedman, $Q = 184,824$, $gl\ 9$, $p < 0,0001$).

A análise de componentes principais indica que *P. striata* tem um perfil de HCs com as mesmas qualidades distintivas fundamentais para a espécie, este não mostra variações significativas, assim é possível distinguir a espécie ainda que alguns espécimes compartilhem seu perfil químico com outros membros da espécie (Fig: 18).

A soma dos componentes principais PC1 e PC2 descrevem 58,4% de todos eles gerados na análise de PCA, também quando esses componentes são comparados pelos métodos Kruskal-Wallis ($H = 267,050$, $gl = 195$, $p > 0,00046$), e Friedman ($Q = 260,273$, $gl = 195$, $p > 0,00123$) indicam singularidade química dos organismos de acordo com o grupo que eles pertencem. Na análise de PCA nota-se que os compostos com maior variação são: n-C25, 14-,13-,12,n-C27, Z-9-C31 e n-C27(Fig. 3 A e B).

A análise de escalonamento multidimensional não métrico - MDS reforça os resultados obtidos com a PCA, inferindo que a espécie *P. striata* tem populações distintas com traços semelhantes de HCs (Fig. 3 B e C).

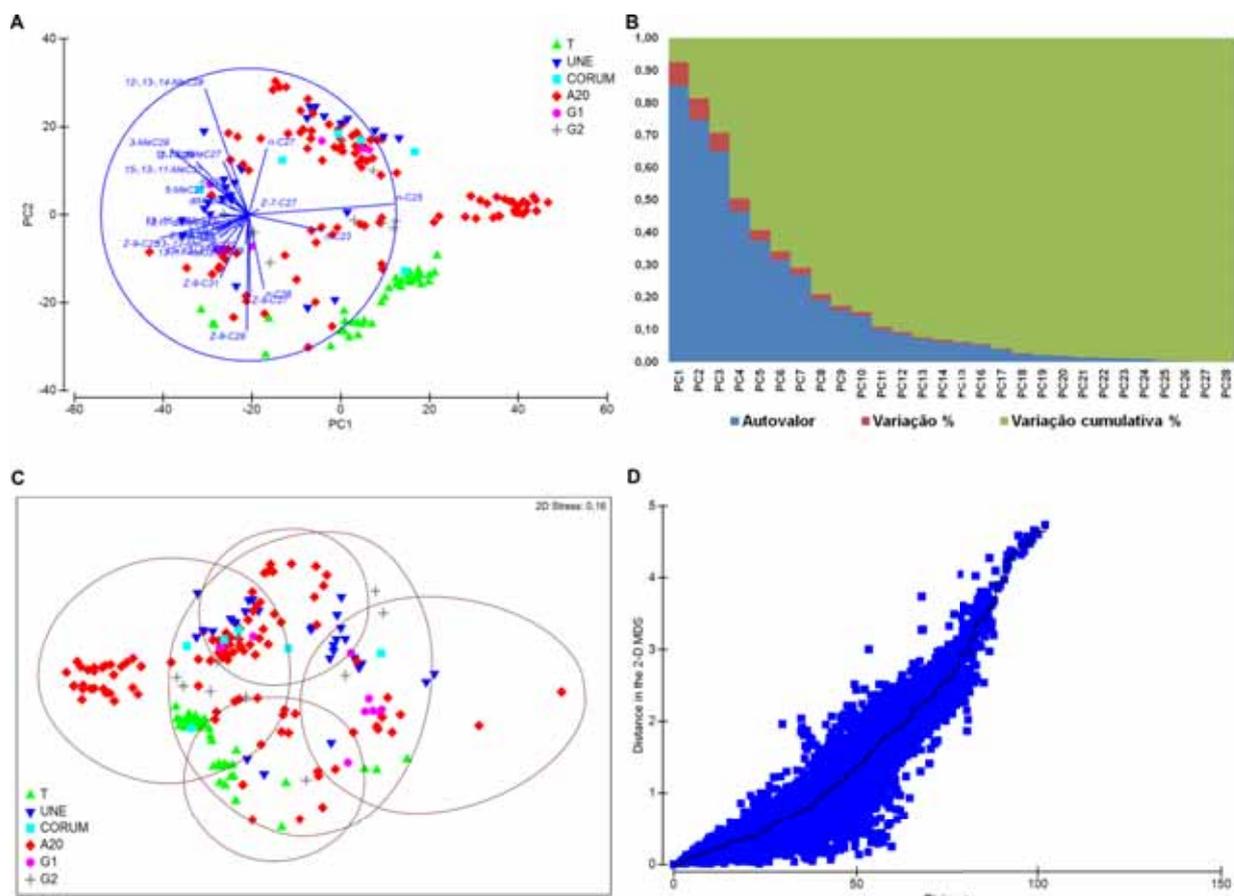


Figura 3. A- Análises de componentes principais de hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata*, B- variâncias da PCA, C-. escalonamento multidimensional não-métrico - MDS com *stress* mínimo de 0,16, D- Distância do escalonamento multidimensional não-métrico.

A CAP mantém a proximidade dos grupos indicando que os HCs são similares nestes e que aparentemente não existe distância entre eles (Fig.4 A). Entretanto a análise ANOSIN com $R = 0,147$ e $p < 0,01\%$ indica que os grupos têm grau de similaridade baixo. Assim, os HCs são singulares entre os grupos da espécie mesmo que existam semelhança no perfil químico de alguns indivíduos.

Após a aplicação da análise de *cluster*, as amostras foram separadas com características específicas semelhante em 9 grupos principais (distância euclidiana de 50). Porém em cada grupo há ramificações que geram subgrupos que se sobrepõem, também referido pela análises de PCA, MDS e CAP (Fig. 4 e 5).

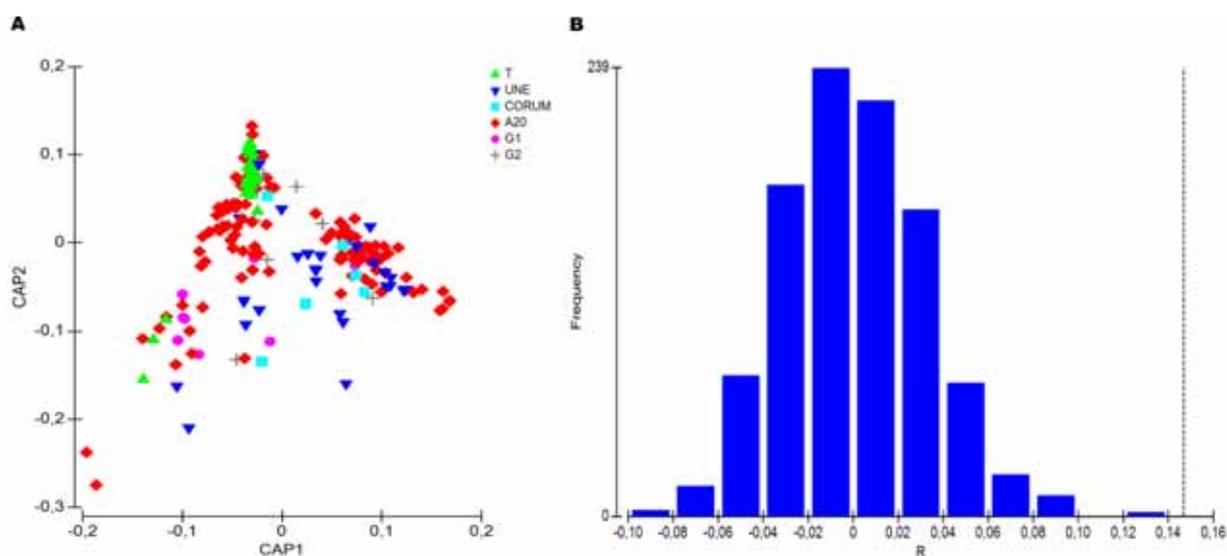


Figura 4. A- análise canônica de coordenadas principais e B- ANOSIM com $R = 0,147$ e $p < 0,01\%$ dos hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata*.

A análise de PERMANOVA mostra distinção significativa entre os grupos ($p < 0,001$), também a PERMANOVA com teste pair-wise compara os grupos e apresenta dissimilaridade significativa para os mesmos, com exceção dos grupos CORUM, A20 e CORUM, G2 que não são estatisticamente significantes, desta forma CORUM apresenta maior variação química quando comparado aos outros (Tab. 3 e 4). Assim pode-se inferir que *P. striata* tem traços comuns de HCs em colônias próximas e estes diferem a medida que a distância entre estas aumentam.

Tabela 0.3. Resultado da análise de PERMANOVA para os grupos de *Pachycondyla striata*., SS - soma do quadrado, MS- media dos quadrados , P- índice de Significância, MS- Permutação por Monte Carlo.

Source	gl	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	perms	P(MC)
Al	5	1,13E+05	22623	15,643	0,001	997	0,001
Res	190	2,75E+05	1446,2				
Total	195	3,88E+05					

Tabela 0.4. Análise de PERMANOVA com o teste de pair-wise para os grupos de *Pachycondyla striata*. perm- PERMANOVA. perms- permutação, P- Significância, MS- Permutação por Monte Carlo, den-gl- Densidade do grau de liberdade.

Grupos	t	P(perm)	perms	P(MC)	Den.gl
T, UNE	8,7486	0,001	999	0,001	65
T, CORUM	6,196	0,001	998	0,001	43
T, A20	6,1264	0,001	998	0,001	139
T, G1	7,1724	0,001	999	0,001	47
T, G2	5,5333	0,001	998	0,001	48
UNE, CORUM	2,0645	0,014	999	0,015	32
UNE, A20	4,0654	0,001	999	0,001	128
UNE, G1	2,728	0,001	999	0,001	36
UNE, G2	2,9932	0,001	999	0,001	37
CORUM, A20	1,1912	0,195	999	0,193	106
CORUM, G1	2,0361	0,020	927	0,029	14
CORUM, G2	1,5169	0,041	940	0,088	15
A20, G1	2,3534	0,001	999	0,001	110
A20, G2	2,1034	0,002	998	0,001	111
G1, G2	2,1193	0,004	995	0,007	19

Quando compara-se individualmente alguns grupos pelo método de MDS com *cluster* sobreposta, observa-se que:

a) As aladas dos grupos UNE e T são diferentes no seu perfil de HCs. Enquanto T forma um conjunto coeso, UNE é subdividido em três pequenos grupos. Essa dispersão pode indicar diferenças de idade ou também distinção de tarefas dos componentes (Fig. 6 A e B).

b) Observa-se que o conjunto A20 constitui um ninho único. (Fig. 7 A).

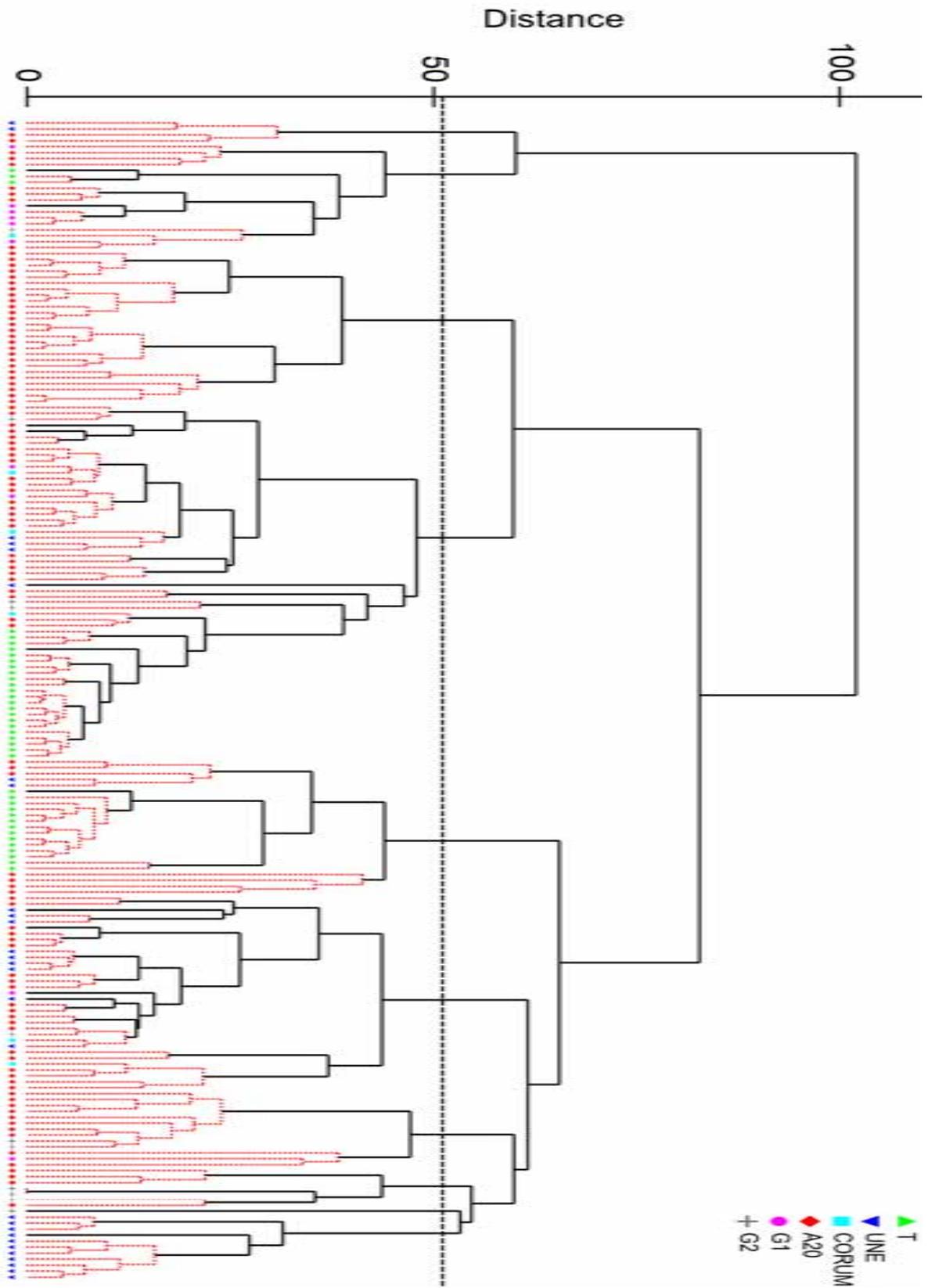


Figura 5. Dendrograma hierárquico das amostras de hidrocarbonetos cuticulares de *Pachycondyla striata*, com distância euclidiana e teste de Simprof.

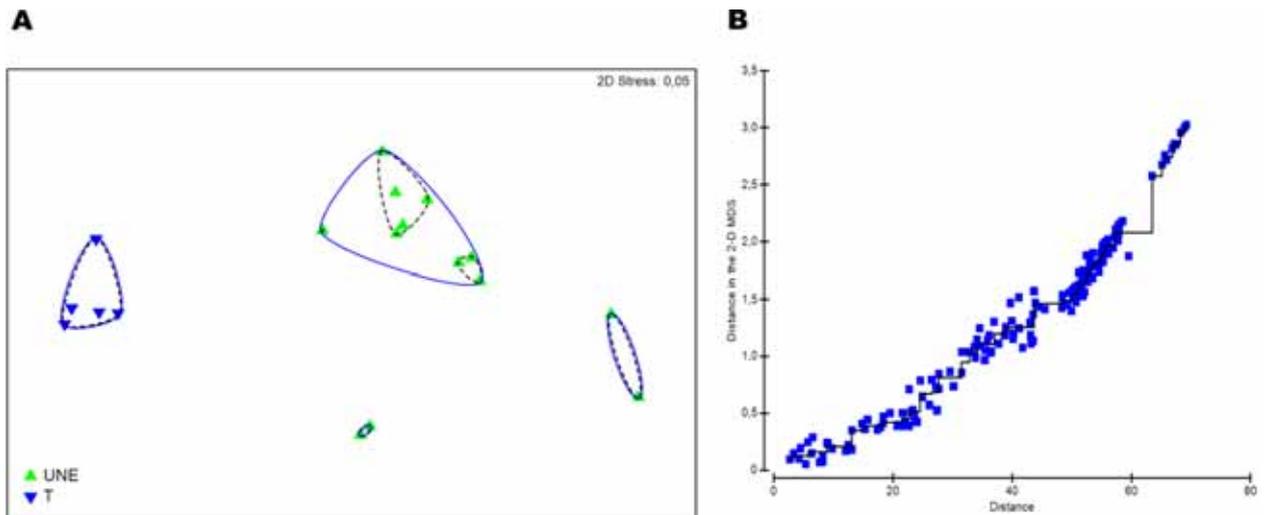


Figura 6. A- Análise de MDS das Aladas dos grupos UNE e T, B- Relação da distância de MDS com a distância euclidiana dos HCs de *Pachycondyla striata*.

c) O ninho T também é um conjunto de ninhos periféricos que constitui uma colônia polidômica, pois este foi coletado com distância mínima de 40 cm com no máximo de 400 cm, observa-se neste alta similaridade entre seus componentes (Fig. 22 B).

d) Os indivíduos das amostras G1 e G2 foram coletadas a uma distância de 200 cm. Conforme os resultados, os indivíduos de ambos os ninhos mostram alta similaridade, seus componentes tem traços químicos em comum, inferindo se tratar também de fragmentos de um ninho polidômico (Fig. 22 C).

e) Quando comparados G1 e T apresentam dois grupos distintos embora a análise de *cluster* sobreposta infere similaridade de alguns indivíduos (Fig. 22 D), o mesmo pode ser observado nas comparações entre T e G2 (Fig. 7 E) e também para A20 e T (Fig. 7 F).

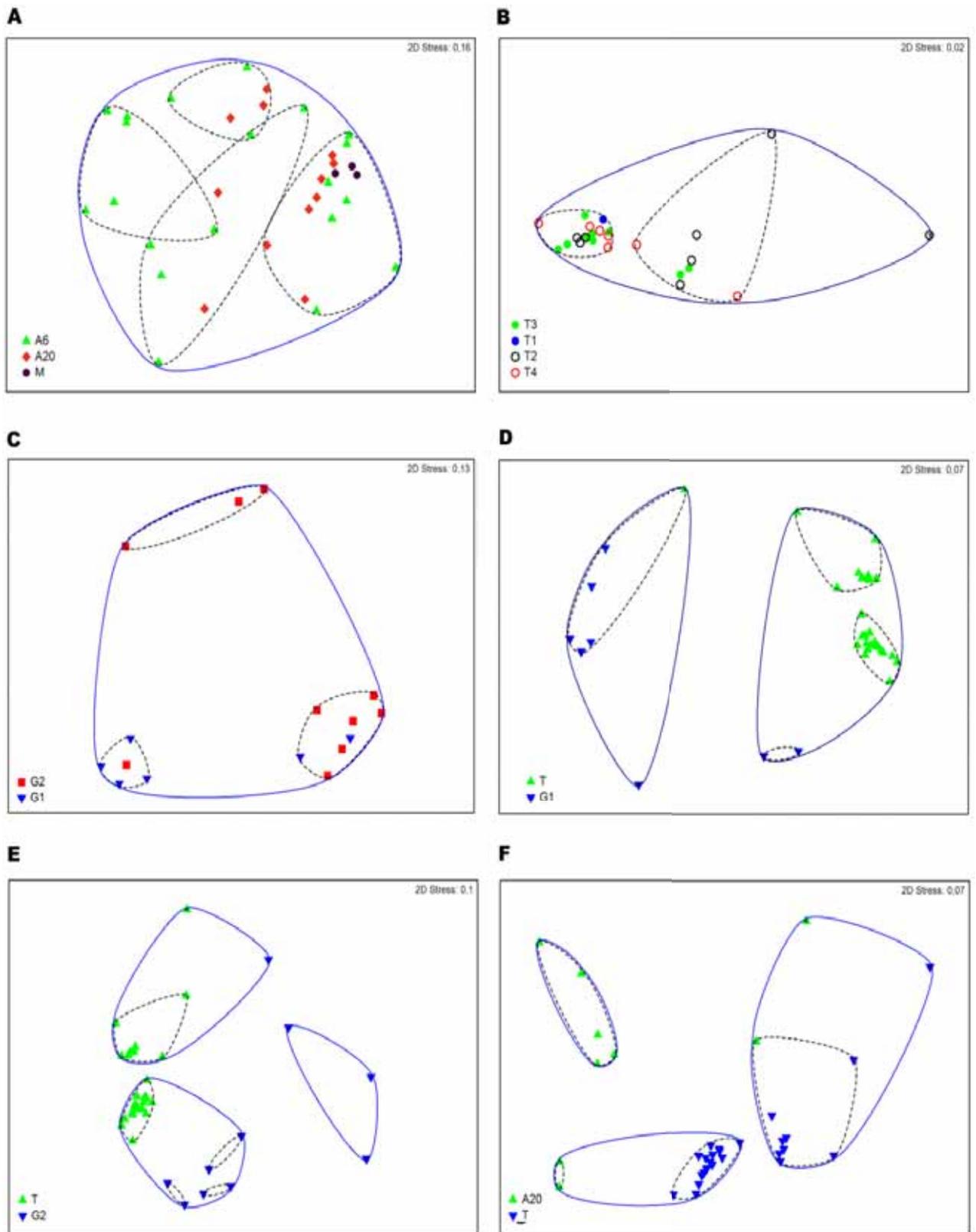


Figura 7. Análise de MDS para: A- ninho A20, B- Ninho T, C- Comparação dos pontos G1 e G2, D- comparação entre T e G1, comparação entre T e G2, F- comparação entre A20 e T.

Discussão

P. striata apresenta uma mistura complexa de HCs no seu perfil químico. Este é singular para sua espécie, sendo possível a identificação quimiotaxonômica desta, e distinção do grupo e dos membros deste de acordo com as características químicas, mesmo que alguns representantes de grupos distintos possam ter traços de HCs correspondente.

Essa análise confirma que *P. striata* elabora ninhos polidômicos, pois esses pontos foram coletados com distância mínima de 40 cm para no máximo de 200cm.

quais principais hidrocarbonetos?

Conforme a exposição dos dados obtidos através de análises estatísticas, pode-se inferir que *P. striata* tem traços únicos de HCs. Tais traços podem sofrer pequenas variações conforme assinatura de cada espécime e/ou colônia, mas os compostos principais são similares para a espécie.

Segundo Blomquist (2010) os alcanos cuticulares podem ter cadeias de comprimento $C_{21} - C_{33}$, pois cadeias com comprimento menor que C_{20} são usadas pelos insetos como feromônios, entretanto neste estudo constatou-se que *P. striata* apresenta cadeia de HCs com $C_{19} - C_{31}$ e Yusuf et al. (2010) relatam que *P. analis* tem cadeias com $C_9 - C_{31}$.

Outros alcanos são identificados nas glândulas de *P. striata*. Nas glândulas mandibulares desta espécie existe uma mistura complexa de pirazinas que inclui uma pequena quantidade de alcanos (MORGAN et al. 1999). Na glândula de Dufour existem compostos voláteis como: alcanos $C_{15} - C_{19}$, alcanos ramificados, alcenos e também cinco tipos de terpenos lineares com C_{25} (MORGAN et al. 2013).

Enquanto que *P. striata* apresenta cadeias de HCs como aludido anteriormente, *P. villosa* tem C₂₆ - C₄₇ (LUCAS et al. 2004), *P. analis* tem C₉ – C₃₁ (YUSUF et al., 2010), *P.cf. inversa* tem C₂₅ – C₂₉ (HEINZE, 2002), *P. inversa* tem C₂₅ – C₂₉ (DREIER; D'ETTORRE, 2008), *P. verenae* tem C₂₁ – C₃₁ (EVISON et al., 2012), *Gnamptogenys striatula* tem C₂₈ – C₃₇ (LOMMELEN et al., 2006), *Odontomachus brunneus* tem C₂₃ - C₃₅ (SMITH et al., 2012), *Myrmecia gulosa* tem C₂₃ – C₂₉ (DIETEMANN et al., 2003).

Desta maneira, tais compostos são específicos em quantidade e concentração de acordo com a espécie e com o espécime, assim cada organismo tem sua assinatura química. É possível também, como referido no parágrafo anterior, que cada espécie tenha HCs com comprimento de cadeia singular.

Pachycondyla striata tem uma grande porcentagem de hidrocarbonetos insaturados. Lucas et al. (2004) e Blomquist (2010) relatam que estes compostos são comumente usados em comunicação. Os insetos sociais, particularmente, utilizam HCs de cadeia longa no reconhecimento de companheiras de ninho (LUCAS et al. 2004). A variedade das estruturas com variações de comprimentos na cadeia, número e posições de ramificação e/ou ligações duplas, permitem múltiplos processos de informação nas interações (LUCAS et al. 2004).

(Z)-9-nonacosano (z-9-C29) é um composto usado por operárias e aladas de *P. striata*, mas em *Odontomachus brunneus* esta substância é mais comum em indivíduos reprodutores, desta forma formigas aptas a reproduzir são facilmente reconhecidas pelas companheiras de ninho (SMITH et al., 2012)

A espécie *P. striata* apresenta variações no seu perfil químico de acordo com a localidade em que seus ninhos são fundados, mesmo com indivíduos compartilhando algumas semelhanças. Este fato também foi registrado para *P. verenae*

(EVISON et al., 2012), e também para *P. villosa* (LUCAS et al. 2004) pois esta não mostrou diferenças estatisticamente significantes para alguns compostos, estes inferiram uma assinatura única para todas as colônias independentemente da localidade, mas no entanto é evidente a assinatura química de cada colônia. Também vale salientar que *P. villosa* tem um perfil de HCs único para cada uma de suas subespécies (LUCAS et al. 2002).

As aladas e operárias de *P. striata* compartilham os mesmos compostos, ainda que com concentração diferentes, mas em *Diacamma ceylonense* (CUVILLIER-HOT, 2001) as castas apresentam compostos específicos.

P. striata apresenta compostos peculiares, com traços singulares para cada representante, é possível a diferenciação entre espécimes de uma mesma colônia e de colônias vizinhas, também a distinção entre espécies. A espécie *P. striata* possui ninhos polidômicos, e provavelmente os HCs podem ter uma importância fundamental na organização e no reconhecimento dos indivíduos que partilham o mesmo ninho ou partes deste, a presença ou ausência somados a quantidade e intensidade de alguns compostos nos organismos tem relação com a identidade química individual de cada espécime. *Ectatomma opaciventre* tem ninhos polidômicos e a assinatura química de uma rainha encontrada tinha relação com as operárias coletadas nos ninhos satélites (TOFOLO et al, 2014).

As colônias de *P. striata* podem não conter rainha ou ser monogínicas ou poligínicas e também essas colônias podem ser polidômicas (MEDEIROS; OLIVEIRA, 2009; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010; RODRIGUES et al 2011), e exibem diferenças mínimas de HCs entre o ninho principal e os periféricos.

Os membros de um ninho polidômico com certeza requerem maior habilidade para reconhecer outro indivíduo da mesma porção do ninho ou de suas

partes adjacentes, e talvez por isso a assinatura química de um espécime de *P. striata* seja ao mesmo tempo similar aos companheiro de mesma porção e também dissimilar aos de porção distinta, mas com características químicas que são próprias da espécie.

Referências Bibliográficas

BAGNÈRES A-G.; BLOMQUIST, G. J. Site of synthesis, mechanism of transport and selective deposition of hydrocarbons. in: G. J. BLOMQUIST; A. G. BAGNÈRES (eds.). Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology Cambridge University Press. 2010, p. 75-99.

BAGNÈRES A-G.; WICKER-THOMAS, G. Chemical taxonomy with hydrocarbons. in: Blomquist, G. J.; Bagnères, A. G. (eds.). Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology Cambridge University Press. 2010, p. 121-162.

BOLTON, B. Genus: *Pachycondyla*. AntWeb. Available from: <http://www.antweb.org//description.do?name=pachycondyla&ranque=genus&project=mauritusants>. Acessado dia 2 de agosto de 2013.

BLOMQUIST, G. J. Structure and analysis of insect hydrocarbons. in: G. J. Blomquist and A. G. Bagnères (eds.). Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry; Chemical Ecology Cambridge University Press. 2010, p. 19 - 34.

BUSCHINGER, A.; ALLOWAY, T. M. Caste polymorphism in the slave-making ant, *Harpagoxenus canadensis* M. R. Smith (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux, v. 25, p. 339 – 350, 1978.

CARLSON, D. A.; ROAN, C. S.; YOST, R. A.; HECTOR, J. Dimethyl disulfite derivatives of long chain alkenes, alkadienes, and alkatrienes for gas chromatography/mass spectrometry. Analytical Chemistry, 61, 1564-1571. 1989.

CLARKE K. R, GORLEY, R. N. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 2006.

CUVILLIER-HOT, V.; COBB, M.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. Journal of Insect Physiology, v. 47, p. 485 – 493, 2001.

DIETEMANN, V.; PEETERS, C.; LIEBIG, J.; THIVET, V.; HÖLLDOBLER, B. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. PNAS, vol. 100 no. 18, p. 10341–10346, 2003.

DREIER, S.; D'ETTORRE, P. Social context predicts recognition systems in ant queens. Journal of Evolutionary Biology. 22, 644 – 649, 2009.

FERREIRA-CALIMAN, M. J.; NASCIMENTO, F. S.; TURATTI I. C.; MATEUS, S.; LOPES, N. P.; ZUCCHI, R. The cuticular hydrocarbons profiles in the stingless bee *Melipona marginata* reflect task-related differences. Journal of Insect Physiology, v. 56, p. 800-804, 2010.

GRILLET, M.; EVERAERTS, C.; HOUOT, B.; RITCHIE, M. G.; COBB M.; FERVEUR, J-F. Incipient speciation in *Drosophila melanogaster* involves chemical signals. Scientific Reports, v. 2: 224, p. 1 – 11. 2012.

GREENE, M. J.; D. M. GORDON. Cuticular hydrocarbons inform task decisions. Nature, v. 423, p. 32, 2003..

LIEBIG, J. Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies, in: Blomquist, G. J.; Bagnères, A. G. (eds.). Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology, Cambridge University Press. 2010, p. 254 - 281.

LOCKEY, K. H. Lipids of the insect cuticle-origin, composition and function. Comparative Biochemistry and Physiology B: Biochemistry and Molecular Biology, v. 89, p. 595–645. 1988.

LOMMELEN, E.; JOHNSON, C. A.; DRIJFHOUT, F. P.; BILLEN, J.; WENSELEERS, T.; GOBIN, B. Cuticular Hydrocarbons Provide Reliable Cues of Fertility in the Ant *Gnamptogenys striatula*. Journal of Chemical Ecology, v. 32, n. 9, p. 2023–2034, 2006.

LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J.H.C.; PHO, D.B.; A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). Biological Journal of the Linnean Society, v. 75, p. 249–259. 2002.

LUCAS, C.; PHO, D. B.; FRESNEAU, D.; JALLON, M. J. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*, Journal of Insect Physiology. v. 50 p. 595–607, 2004.

MACKAY, W.; E. MACKAY. The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellen Press, xii + 642 pp. 2010.

MEDEIROS, F. N. S.; LOPES, L. E.; MOUTINHO, P. R. S.; OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Ethology, v. 91, n. 2, p. 134-146. 1992.

MEDEIROS, F. N. S.; OLIVEIRA, P. S. Season-dependent foraging patterns: case study of a Neotropical forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata*, Ponerinae), p.81-95. In Jarau S & Hrnir M (orgs) Food exploitation by social insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches. Boca Raton, United States, CRC press, p. 360, 2009.

MORGAN, E. D.; JUNGNIKEL, H.; KEEGANS, S. J.; NASCIMENTO, R. R.; KEEGANS, S.; J.; BILLEN, J.; GOBIN, B.; ITO, F. Comparative Study of Mandibular Gland Secretions of Workers of Ponerine Ants. Journal of Chemical Ecology, v. 25, n. 6, p. 1395–1409, 1999.

MORGAN, E. D.; JUNGNIKEL, H.; KEEGANS, S. J.; DO NASCIMENTO, R. R.; BILLEN, J.; GOBIN, B.; ITO, F. Comparative Survey of Abdominal Gland Secretions of the Ant Subfamily Ponerinae. Journal of Chemical Ecology, v. 29, n. 1, p. 95 - 114, 2003.

OZAKI, M.; KIDOKORO-KOBAYASHI, M.; HIRAGUCHI, T. Cuticular hydrocarbon sensillum for nestmate recognition in ants. In: BARTH, F. G.; JOSEPH, A.; HUMPHREY, C.; SRINIVASAN, M, V. Frontiers in Sensing: From Biology to Engineering, 2012. pp 145 - 157.

RODRIGUES, M. S.; VILELA, E. F.; AZEVEDO, D. O.; HORA, R. R. Multiple queens in founding colonies of the neotropical ant *Pachycondyla striata* smith (Formicidae: Ponerinae). Neotropical entomology. [online]. 2011, vol.40, n.3, pp. 293-299. ISSN 1519-566X.

ROSENGREN, R.; PAMILO, P. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building Formica ants. Acta Entomologica Fennica, 42: 65 – 77, 1983.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). Insectes Sociaux., v 57, p. 17-22, 2010.

SINGER, T. L. Roles of Hydrocarbons in the Recognition Systems of Insects. Amer. Zool.; 38:394 - 405.1998.

SMITH, A. A.; MILLAR, J. G.; HANKS, L. M.; SUAREZ, A. V. Experimental evidence that workers recognize reproductives through cuticular hydrocarbons in the ant *Odontomachus brunneus*. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 66, p. 9, p. 1267-1276, 2012, DOI: 10.1007/s00265-012-1380-x

SMITH, F. Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum . Part vi Formicidae. London: British Museum, p. 216. 1858.

TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S. The look of royalty: visual and odour signals of reproductive status in a paper wasp. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, v. 275, p. 2555–2561, 2008.

TOFOLO, V. C.; GIANNOTTI, E.; NEVES, E. F.; ANDRADE, L. H. C.; LIMA, S. M.; SÚAREZ, Y. R.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Polydomy in the ant *Ectatomma opaciventre*. Journal of Insect Science, 14: 212014.: <http://www.insectscience.org/14.21>

YUSUF, A. A.; PIRK, C. W. W.; CREWE, R. M.; NJAGI, P. G. N.; GORDON, I.; TORTO, B. Nestmate Recognition and the Role of Cuticular Hydrocarbons in the African Termite Raiding Ant *Pachycondyla analis*. Journal of Chemical Ecology, Volume 36, Issue 4, p 441-448. 2010.

van WILGENBURG, E.; FELDEN A.; CHOE, D-H.; SULC, R.; LUO, L.; SHEA, K. J.; ELGAR, M. A.; TSUTSUI, N. D. Learning and discrimination of cuticular hydrocarbons in a social insect. *Biology Letters*, v. 8, n. 1, p. 17 - 20, 2012. Doi:10.1098/rsbl.2011.0643

WYATT, T. D. Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge University Press, Cambridge. 2003, 391p.

Conclusão Geral

As interações agonísticas que conduzem á dominância hierárquica nas colônias de *Pachycondyla striata* são complexas. Assim a dominância nesta espécie é entendida como um mecanismo de divisão reprodutiva de trabalho, em que os indivíduos dominam outros em uma dominância hierárquica linear.

Neste caso as subordinadas são expulsas da colônia-mãe, e então podem fundar uma nova colônia ou uma pequena fração de um ninho polidômico. Ao analisar os perfis de hidrocarbonetos cuticulares de *P. striata* observamos que esta espécie funda ninhos polidômicos, pois representantes de ninhos próximos têm as mesmas características químicas.

P. striata apresenta uma mistura complexa de HCs, com cadeias que podem variar de C₁₉ - C₃₁, um perfil químico cuticular singular para sua espécie, sendo possível a sua identificação quimiotaxonômica, além da distinção do grupo e dos membros deste, de acordo com suas características químicas.