

MORENO DE SOUZA RODRIGUES

**OCORRÊNCIA DE POLIGINIA, AGRESSIVIDADE E SECREÇÃO
QUÍMICA LIBERADA PELO GÁSTER EM *Pachycondyla striata* SMITH
(FORMICIDAE: PONERINAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2009

MORENO SOUZA RODRIGUES

**OCORRÊNCIA DE POLIGINIA, AGRESSIVIDADE E SECREÇÃO
QUÍMICA LIBERADA PELO GÁSTER EM *Pachycondyla striata* SMITH
(FORMICIDAE: PONERINAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 26 de fevereiro de 2009.

Prof^ª. Carla Rodrigues Ribas

Prof^ª. Silvia das Graças Pompolo

Prof. José Eduardo Serrão
(Co-orientador)

Dr. Danival José de Souza

Prof. Evaldo Ferreira Vilela
(Orientador)

A meu pai pelo apoio durante esta minha jornada,
a minha mãe por sempre acreditar que eu conseguiria,
A toda a minha família,
em especial a minha tia Bi, por toda a sua ajuda,
a Riviane por sua extrema dedicação em ajudar-me
e por fim a Elisangela, meu maior prazer.

Nosso maior medo não é não sermos inadequados. Nosso maior medo é o de sermos fortes além da medida. É a nossa luz, não a nossa escuridão, que nos assusta. Nós nos perguntamos quem sou eu para ser brilhante, belo, talentoso e notável? Na verdade, quem você não é para ser assim? Sentir-se pequeno de nada serve ao mundo. Não há nada dignificante no ato de se diminuir para que os outros não se sintam mal à sua volta. Nascemos para brilhar como as crianças. E não está apenas em alguns, está em todos nós. E, ao deixarmos a nossa própria luz brilhar, damos permissão inconsciente às outras pessoas para fazer o mesmo. Ao nos livrarmos do nosso próprio medo, a nossa presença liberta naturalmente os outros para livrarem-se de seus medos...

Nelson Mandela, 1994

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal pela oportunidade a mim oferecida.

Ao professor Evaldo, pela orientação, pela confiança depositada em mim, e por toda a sua ajuda no decorrer desta jornada. À Dra. Riviane Rodrigues da Hora, pelos puxões de orelha, pela ajuda e por me ensinar sobre os insetos sociais. Ao professor José Eduardo Serrão pelos ensinamentos de morfologia.

Ao professor José Henrique Schoereder, por toda a sua ajuda com as análises estatísticas e pelos seus ensinamentos de como fazer pesquisa.

Aos membros da banca, Dr. Danival José de Souza, professoras Silvia das Graças Pompolo e Carla Ribas, por aceitarem participar desta importante fase do trabalho.

Ao Sr Manoel, Ayhama Araújo, pela constante ajuda durante as coletas.

Ao amigo “Mucura” pelas conversas noite a fora sobre estatísticas. Aos amigos do laboratório de Ecologia de Comunidades “Fefo” e Lucas pelas noites de futebol.

Ao pessoal do laboratório Daniel, Andreza, Christiane, Sylvana, Alejandro e Hanny pelas horas de descontração. Aos amigos da Biologia Animal André, Neucir e Roberto, e ao Dhiego por me fornecer as primeiras colônias de *Pachycondyla striata* e ter se tornado um grande amigo.

A Elisangela por me mostrar que todos somos capazes de mudar, por ter me suportado quando até eu mesmo não era capaz e por ter me dado em Viçosa um lugar para chamar de lar.

A minha família que sempre me incentivou e ajudou a estar aqui. Aos meus irmãos por mesmo longe ainda me ajudarem de um jeito ou de outro. A minha mãe pela fé depositada em mim e ao meu pai por toda a determinação em me manter aqui.

A Deus por no decorrer desta jornada ter me dado a força necessária para lutar por um sonho.

ÍNDICE

	Página
RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 Estratégias de reprodução em formigas.....	1
1.2 A subfamília Ponerinae.....	3
2 POLYGYNY IN FOUNDATIONS OF NEOTROPICAL ANT <i>Pachycondyla striata</i> SMITH (FORMICIDAE: PONERINAE)	10
Abstract.....	11
2.1 Introduction.....	12
2.2 Materials and Methods.....	14
2.2.1 Collection and maintenance of colonies in th laboratory.....	14
2.2.2 Behavioral observations.....	15
2.2.3 Dissections.....	15
2.2.4 Agressiveness tests.....	16
2.3 Results.....	17
2.3.1 Colony demography.....	17
2.4.2 Behavioral analysis.....	18
2.4.3 Agressiveness tests.....	20
2.5 Discussion.....	21
3 DEFESA QUÍMICA NA FORMIGA NEOTROPICAL <i>Pachycondyla striata</i> SMITH (FORMICIDAE: PONERINAE)	28
Resumo.....	29
3.1 Introdução.....	30
3.2 Materiais e Métodos.....	32
3.2.1 Coleta e manutenção das colônias.....	32
3.2.2 Mecanismos de defesa em <i>Pachycondyla striata</i>	33
3.3 Resultados.....	34
3.4 Discussão.....	36
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	41
5 CONCLUSÃO	43

RESUMO

RODRIGUES, Moreno de Souza, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2009.
Ocorrência de poliginia, agressividade e secreção química liberada pelo gáster em *Pachycondyla striata*, Smith (Formicidae: Ponerinae). Orientador: Evaldo Ferreira Vilela. Co-orientadores: Riviane Rodrigues Hora e José Eduardo Serrão.

No município de Viçosa, MG, populações da espécie de formiga *Pachycondyla striata* aparentam ser poligínicas na fase de fundação das colônias, apesar de estudos na literatura com colônias maduras da espécie indicar a monoginia. O número de rainhas de uma colônia influencia aspectos como ciclo de vida e a estrutura genética da população. Variações em relação a esta característica ocorrem em grande escala e de forma bastante diversificada. Outro aspecto que sofre variação é a forma de defesa utilizada pelas formigas. A espécie *P. striata* parece utilizar uma variação no que diz respeito aos mecanismos típicos de defesa da colônia; a espécie libera, pelo gáster, uma substância em forma de espuma. Os objetivos deste trabalho foram estudar o comportamento reprodutivo e o mecanismo de defesa mediado por secreção química em *P. striata*. Para a realização dos estudos foram coletadas 14 colônias de *P. striata* no município de Viçosa, MG. Nessas colônias foram estudados os comportamentos de operárias, rainhas e aladas. Os mecanismos de ataque utilizados frente a uma presa, larvas de *Tenebrio molitor*, e os mecanismos de defesa frente a um competidor/predador, operárias de *Pachycondyla marginata* e operárias de *P. striata* homocolônias e heterocolônias foram investigados. Os resultados obtidos mostram que na fase de fundação as colônias de *P. striata* podem conter várias rainhas fecundadas e férteis, o que caracteriza um estado de poliginia. Ainda *P. striata* pode apresentar colônias polidômicas, uma vez que foi observado um baixo nível de agressividade entre pares de operárias de diferentes colônias separadas por distância inferior a 1m. Não foi observada diferença significativa entre o número de vezes que operárias de *P. striata* exibiam comportamentos agressivos, como mordida e ferroadada (defesa mecânica), frente aos grupos testados, embora os comportamentos agressivos fossem mais

freqüentes nos testes realizados com operárias heterocolônias de *P. striata* e operárias de *P. marginata*. Contra os grupos considerados como competidores/predadores, além dos mecanismos clássicos de defesa, as operárias de *P. striata* utilizaram igualmente uma secreção liberada pelo gáster na forma de espuma.

ABSTRACT

RODRIGUES, Moreno de Souza, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2009.
Occurs of polygyny, aggressiveness and chemical secretion released by gaster in *Pachycondyla striata*, Smith (Formicidae: Ponerinae). Adviser: Evaldo Ferreira Vilela. Co-advisers: Riviane Rodrigues Hora and José Eduardo Serrão.

Populations of the ant *Pachycondyla striata* from Viçosa appear to be polygynous, during colony foundation, despite the fact that studies in the literature indicate a state of monogyny for mature colonies of the species. The number of queens in an ant colony influences on aspects such as life cycle and genetic structure of the population. Variation on this feature occurs and may be quite diverse. Another variation occurs in the defense strategies used by ants. The species *P. striata* seems to use as a defense mechanism typical of the colony a substance in form of foam released from the gaster. The aim of this work was to study the reproductive behavior of *P. striata* and the defense mechanism mediated by chemical secretions in order to increase the knowledge on the behavioral strategies of basal groups of Formicidae. Fourteen colonies of *P. striata* were collected in Viçosa, MG and the results of this study showed that polygyny occurs in *P. striata*, so the colonies may contain several fertilized queens and fertile, at least during the founding of the colony. Although *P. striata* colonies can be polydomous, as it was observed at a low level of aggression when pairs of workers from different colonies were separated by less than 1m. The defense mechanisms used by *P. striata* towards a prey, larvae of *Tenebrio molitor*, and a competitor/predator, like *Pachycondyla marginata* or *P. striata* workers, as nest mates or non-partners, were also investigated. There was no significant difference between the number of times that workers of *P. striata* exhibited aggressive behaviors such as bite and sting (mechanical protection), towards the tested groups, although aggressive behaviors were common between *P. striata*

and *P. marginata*. Against groups regarded as competitors/predators, in addition to the classic defense mechanisms, workers of *P. striata* also used a secretion released as foam.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Estratégias de reprodução em formigas

A eussocialidade é considerada o grau mais complexo na escala da vida social, envolvendo a existência de sobreposição de gerações, cuidado cooperativo com a prole e a presença de uma casta responsável pela reprodução - rainha - e outra não reprodutiva ou parcialmente reprodutiva - operária - que se dedica às demais atividades do ninho, como forrageamento, limpeza, defesa e cuidado com os imaturos; os machos parecem não desempenhar um papel importante na regulação da vida colonial (Wilson, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990). Nas últimas décadas, estudos ligados à regulação social nos insetos têm sido amplamente abordados, sendo estes estudos baseados principalmente nas abelhas, vespas e formigas (Hölldobler & Wilson, 1990; D'Etorre *et al.* 2005; Hora *et al.* 2005).

As formigas, reunidas em uma única família - Formicidae - pertencente à ordem Hymenoptera são, atualmente, cerca de 12.500 espécies, distribuídas em 20 subfamílias (Bolton, 2006).

Na maioria das espécies as operárias são fisiologicamente incapazes de produzirem ovos diplóides (que originarão fêmeas), devido à ausência de espermateca funcional. Além disto, por causa da presença da rainha ou do seu sinal (*queen signal* ou *fertility signal*), elas são igualmente inibidas de produzir ovos não-fertilizados (que poderiam originar machos) (Hölldobler & Wilson, 1990). Entretanto, ocorrem casos onde mesmo na presença da rainha há operárias dominantes que produzem ovos não-fertilizados (Oliveira & Hölldobler, 1990). Há ainda operárias que mesmo sem espermateca conseguem produzir outras operárias, fenômeno este que recebe o nome de partenogênese telítoca, o qual ocorre em algumas espécies raras, como *Cataglyphis cursor* (e.g. Lenoir & Cagniant 1986), *Platythyrea punctata* (e.g. Schilder *et al.* 1999) e *Wasmannia auropunctata* (Foucaud *et al.* 2006)

A rainha é responsável pela reprodução e conseqüentemente pela fundação da colônia. O modo típico de fundação ocorre quando uma rainha é fecundada por um macho e funda a colônia de forma solitária (haplometrose), formando assim uma colônia monogínica. No entanto, duas ou mais rainhas recém fecundadas podem se unir durante a fase de fundação da colônia (pleometrose) caracterizando uma fundação poligínica (Hölldobler & Wilson, 1977; Hölldobler & Wilson, 1990).

A união de duas ou mais rainhas durante a fase de fundação da colônia reduziria os riscos que normalmente caracterizam esta fase, uma vez que a rainha fundadora, antes da emergência das operárias, utiliza o tecido corporal para nutrir as larvas. Além disto, em algumas espécies as jovens rainhas saem periodicamente do ninho para forragear, o que reduz a expectativa de vida destas, devido ao desgaste físico e pressões externas (Keller, 1995; Kolmer & Heize 2000).

Em algumas colônias que apresentam fundação poligínica, como por exemplo, *Odontomachus chelifer*, as rainhas formam uma hierarquia mediada por interações comportamentais agressivas, onde a rainha melhor posicionada na ordem da hierarquia reproduz mais quando comparada às outras rainhas (Medeiros *et al.* 1992). Em outras espécies, por exemplo, apenas a rainha melhor posicionada no *ranking* é responsável pela produção dos ovos, como é o caso de *Leptothorax gredleri* (Heinze & Lipski, 1990; Heinze & Smith, 1990). Já em algumas outras espécies, como é o caso de *Camponotus ligniperdus*, *C. herculeanus*, *Iridomyrmex purpureus* e *Lasius flavus*, as rainhas se tornam intolerantes às outras rainhas e estabelecem territórios individuais dentro do ninho (oligoginia) (Hölldobler & Carlin 1985; Boomsma *et al.* 1993; Gadau *et al.* 1998). Por fim em outros casos, como o da espécie *Ectatomma tuberculatum*, a poligínia é verdadeiramente funcional uma vez que todas as rainhas são férteis e não formam hierarquia de dominância mediada por interações agressivas ou químicas (Hora *et al.* 2005).

O aumento no número de rainhas em uma colônia, pode ainda causar um decréscimo no grau de parentesco dos indivíduos, o que diluiria o benefício do *fitness* das operárias, uma vez que as operárias iriam ser mais aparentadas com suas filhas do que com suas irmãs (Keller, 1995; Kolmer *et al.* 2002; Kellner *et al.* 2007). Assim, tanto rainhas quanto operárias deveriam “preferir” uma estrutura colonial monogínica, ou seja, não permitir a presença de outras rainhas em uma mesma colônia (Vander Mer *et al.* 1992). Entretanto, a poliginia é muito comum nos insetos sociais, e nas formigas é considerada a estrutura colonial predominante (Hölldobler & Wilson, 1977, 1990; Keller 1995; Gadau *et al.* 1998). Isto pode ocorrer devido: (i) a probabilidade de uma colônia perder sua rainha, (ii) a baixa estimativa de vida da rainha quando comparada à expectativa de vida da colônia e (iii) ao baixo sucesso de formação de colônias novas por rainhas jovens quando fundam de forma solitária (Pamilo & Rosengren 1984; Keller & Reeve 1984; Nonacs 1988).

De fato, diversas teorias têm sido propostas para explicar a aparente predominância deste tipo de estrutura, as quais se baseiam predominantemente no custo que uma fundação solitária pode implicar para a rainha e no aparente sucesso de sobrevivência de colônias poligínicas (Bourke & Heinze 1994). Em colônias poligínicas as rainhas apresentam traços evolutivos diferenciados, quando comparados aos de rainhas de colônias monogínicas, sendo estes: (i) ausência do vôo nupcial ou vôo nupcial limitado, (ii) rainhas menores ou microginas, (iii) ninhos polidômicos ou policálicos e (v) crescimento da colônia por brotamento (Bourke & Franks, 1995). Considerando os fatores acima citados, a poliginia constitui um tema importante da evolução da eussocialidade e da estruturação da vida em grupo.

1.2 A subfamília Ponerinae

A subfamília Ponerinae representa um dos grupos de maior interesse no que se refere aos estudos de biologia evolutiva, uma vez que as espécies que a compõe preservam

características semelhantes às hipotéticas vespas ancestrais (Wilson, 1971; Monnin & Peeters, 1997; Monnin & Peeters, 1999). Algumas destas características são consideradas como “primitivas”, o que qualifica esta subfamília como a forma mais basal de expressão da eussocialidade (Wilson & Hölldobler, 2005).

Dentro desta subfamília está inserido o gênero *Pachycondyla* Smith, 1858 (Mackay & Mackay, 2006). Este gênero é de distribuição pantropical apresentando mais de 200 espécies descritas. Na região neotropical, o gênero *Pachycondyla* é o que apresenta a segunda maior diversidade de espécies dentro das Ponerinae (Bolton 1995; Lattke 2003). Suas espécies estão distribuídas principalmente em florestas tropicais e nidificam embaixo de madeira, galhos podres e/ou na vegetação. As espécies deste gênero são predadoras, possuindo hábito de forrageamento solitário ou em pequenos grupos e alimentam-se basicamente de pequenos artrópodes, embora ocorram espécies que têm uma dieta restrita a um tipo de alimento, como é o caso da espécie especializada em cupins, *P. marginata* (Leal & Oliveira 1995). Suas colônias são de tamanho pequeno a médio, como as de *P. striata* que apresenta cerca de 200 indivíduos (Leal & Oliveira, 1995; Wild 2002; Latke 2003; Mackay & Mackay, 2006; Delabie *et al.* 2008).

A cooperação de duas ou mais rainhas durante a fase de fundação da colônia já foi descrita para espécies deste gênero, como é o caso de *P. villosa* e *P. inversa* (Heinze *et al.* 2001; Kolmer *et al.* 2002; D’Ettorre *et al.* 2005). Em *P. inversa* há formação de uma hierarquia mediada por interações comportamentais agressivas e a rainha pior posicionada na hierarquia se encarrega do forrageamento, enquanto que a rainha melhor posicionada na hierarquia pode vir a destruir os ovos produzidos pelas outras rainhas. Ainda nesta espécie, mesmo após a emergência das primeiras operárias, as rainhas permanecem na colônia, não sendo expulsas por outras rainhas ou operárias, caracterizando o estado de poliginia primária (D’Ettorre *et al.* 2005).

Um trabalho realizado por Medeiros e colaboradores em 1995 relata que a espécie *P. striata* apresenta uma ou nenhuma rainha em colônias maduras. Entretanto, colônias coletadas dessa espécie no município de Viçosa, no período de Janeiro a Dezembro de 2009, indicaram a presença de mais de uma rainha por colônia (observação pessoal).

O comportamento reprodutivo, a capacidade de distinguir castas e outros tipos de interações comportamentais são mediados em sua grande parte por sinais químicos (Dahbi *et al.* 1996; Howard & Blomquist 1982; Hefetz 2007). Neste caso as substâncias químicas liberadas por um indivíduo fazem com que outros membros do mesmo grupo respondam a este estímulo com um comportamento específico (Hölldobler & Wilson, 1990). Este tipo de comunicação é mediado por feromônios que são produzidos por glândulas exócrinas. Para os insetos sociais, são descritas 105 glândulas exócrinas, sendo que algumas delas com função específica como a produção de enzimas digestivas. Entretanto, a grande maioria é responsável pela produção de secreções que regulam a vida em grupo, como por exemplo, os hidrocarbonetos cuticulares (HCCs) (Shorey, 1973; Billen & Morgan, 1998; Billen, 2006).

De uma forma geral nos insetos os HCCs têm como função primária manter o equilíbrio hídrico evitando assim a dessecação (Howard & Blomquist 2005; Hefetz 2007). Em insetos solitários, dentre outras funções, poderiam agir como atrativo sexual (Singer 1998). Entretanto de acordo com várias pesquisas realizadas nos últimos 30 anos, no grupo dos insetos sociais, estes compostos funcionariam como sinais químicos que atuariam no reconhecimento e discriminação entre companheiros do ninho e intrusos desencadeando comportamentos agressivos frente a estes últimos (Dahbi *et al.* 1996; Hefetz 2007; Foitzik *et al.* 2007).

Formigas do gênero *Pachycondyla* são consideradas como altamente agressivas perante indivíduos da mesma espécie, bem como perante indivíduos de outras espécies de formiga (Wild, 2002). No entanto, observações comportamentais preliminares mostraram que

operárias de *P. striata*, espécie relativamente comum nessa região, não apresentam sinal de agressividade contra indivíduos de colônias vizinhas, embora sejam altamente agressivas contra indivíduos de outras espécies de formigas.

Frente a inimigos e/ou competidores, a espécie *P. striata* exibe um comportamento peculiar quando perturbada, o qual é caracterizado pela liberação pelo gáster de uma substância em forma de espuma (observação pessoal). Este tipo de comportamento foi anteriormente descrito para *P. bispinosa* e *P. rufipes* (Bigham, 1903 citado por Maschwitz *et al.* 1981) e, em 1981, para *P. tridentata* e *P. insularis* (Maschwitz *et al.* 1981). Segundo esses autores, esta substância é produzida pela glândula de veneno e provavelmente tem a função de defesa. Desse modo, a liberação desta espuma permitiria uma defesa mais eficiente da colônia contra pequenos artrópodes, mas sua produção seria ineficiente contra adversários de maior tamanho sendo neste caso o uso do ferrão a forma de defesa mais eficaz (Maschwitz *et al.* 1981). Este tipo de comportamento é uma variação aos comportamentos usuais no que diz respeito à defesa química da colônia.

Neste contexto, os objetivos deste trabalho foram: (i) verificar se colônias da espécie *P. striata* com mais de uma rainha são poligínicas, (ii) verificar o nível de agressividade entre operárias de *P. striata*, homocolônias e heterocolônias separadas por diferentes distâncias e (iii) qual o mecanismo de defesa utilizado por operárias de *P. striata* frente a uma presa e a um competidor/predador.

Referências Bibliográficas

- Bigham, C.T. 1903. The fauna of British India, including Ceylon and Bruma. Hymenoptera II: Ants and cuckoo wasps. Taylor and Francis, London. *In: Foam *Pachycondyla*. A new defense mechanism in ants.* U, Jessen K, Maschwitz E, 1981.
- Billen, J. & D. Morgan. 1998. Pheromone communication in social insects: Sources and Secretions. *In: Ants, Wasps, Bees and Termites.* Vander Meer R.K., M.D. Breed, K.E. Espelie, M.L. Winston. WestviewPress.
- Billen, J. 2006. Signal variety and communication in social insects. *Proc. Neth. Entomol. Soc. Meet.* 17.
- Bolton, B. 1995. A new general catalogue of the ants of the World. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts 540p.
- Bolton, B., G. Alpert, P.S. Ward & P. Naskrecki. 2006. Catalogue of Ants of the World: 1758-2005. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Boomsma, J.J., P.J. Wright & A.H. Brouwer. 1993. Social structure in the ant *Lasius favius*: multi-queen nests or multi-nest mounds? *Ecol Entomol.* 18:74-83.
- Bourke, A. & N. Franks. 1995. Social evolution in ants Monographs in Behavior and Ecology, Princeton University Press, 529p.
- Bourke, A.F.G. & J. Heinze. 1994. The ecology of communal breeding: the case of multiple-queen lepto thoracine ants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 345:359-372.
- D'Ettoire, P., K. Kellner, J.H.C. Delabie & J. Heinze. 2005. Number of queens in founding associations of the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. *Insectes Soc.* 52: 327-332.
- Dahbi, A., X. Cerdá, A. Hefetz & A. Lenoir. 1996. Social closure, aggressive behavior, and cuticular hydrocarbon profiles in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.* 22: 2173-2186.
- Delabie, J.H.C., C.S.F. Mariano, L.F. Mendes, S.G. Pompolo & D. Fresneau. 2008. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na região neotropical: o caso do complexo *apicalis*. *In: Vilela EF, Santos IA, Schoereder JH, Serrão JE, Campos LA & Neto JL (Eds.). Insetos Sociais: Da Biologia à Aplicação.* Editora UFV 442p.
- Foitzik, S., H. Sturm, K. Pusch, P. D'etorre & J. Heinze. 2007. Nestmate recognition and intraspecific chemical and genetic variation in *Temnothorax* ants. *Anim. Behav.* 73: 999-1007.
- Foucaud J., J. H. Jourdan, J. Le Breton, A. Loiseau, D. Konghouleux & A. Estroup. 2006. Rare sexual reproduction events in the clonal reproduction system of introduced populations of the little fire ant. *Evolution* 60: 1646: 1657.
- Gadau, J., P.J. Gertsch, J. Heinze, P. Pamilo & B. Hölldobler. 1998. Oligogyny by unrelated queens in the carpenter ant, *Camponotus ligniperdus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44: 23-33.
- Hefetz, A. 2007. The evolution of the hydrocarbon pheromone parsimony in ants (Hymenoptera: Formicidae) – interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. A review. *Myrmecological News* 10: 59-68.

- Heinze, J, B. Trunzer, B. Hölldobler & J.H.C. Delabie. 2001. Reproductive skew and queen relatedness in an ant with primary polygyny. *Insectes Soc.* 48: 149–153.
- Heinze, J. & N. Lipski. 1990. Fighting and usurpation in colonies of the palaeartic ant *Leptothorax gredleri*. *Naturwissenschaften* 77: 493-495.
- Heinze, J. & T.A. Smith. 1990. Dominance and fertility in a functional monogynous ant. *Behavior Ecology Sociobiology* 27: 1-10.
- Hölldobler, B. & N.F. Carlin. 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18:45-58.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1977. The number of queen- An important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The ants: The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Hora, R.R., E.F. Vilela, R. Fénéron, A. Pezon, D. Fresneau & J.H.C. Delabie. 2005. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). *Insectes Soc.* 52: 194–200.
- Howard, R.W. & G.J. Blomquist. 1982. Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. *Ann. Rev. Entomol.* 24:149-172.
- Howard, R.W. & G.J. Blomquist. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Ann. Rev. Entomol.* 50:371-93.
- Keller, L. & H.K. Reeve. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. *Trends Ecol. Evol.* 9:98-102.
- Keller, L. 1995. Social life: the paradox of multiple-queen colonies. *Trends Ecol. Evol.* 10:355-360.
- Kelner, K.A., J. Trindl, J. Heinze, P. D’Ettorre, 2007. Polygyny and polyandry in small ant societies. *Mol. Ecol.* 16:2363-2369.
- Kolmer, K. & J. Heinze. 2000. Rank orders and division of labour among unrelated co-founding ant queens. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1729–1734.
- Kolmer, K. B. Hölldobler, & J. Heinze. 2002. Colony and population structure in *Pachycondyla cf. inversa*, a ponerine ant with primary polygyny. *Ethol. Ecol. Evol.* 14: 157–164.
- Latke, J.E. 2003. Subfamilia Ponerinae. *In: Introducción a las hormigas de la región Neotropical.* Fernandez F (Ed), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 261-276.
- Leal, I.R. & P.S. Oliveira. 1995. Behavioral ecology of the Neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla (=Termitopone) marginata*: Colony founding, group raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 373-383.
- Lenoir, A. & H. Cagniant. 1986. Role of worker thelytoky in colonies of the ant *Cataglyphis cursor*. *Entomol. Gener.* 11: 153-157.

- Mackay, W.P. & E.E. Mackay. 2006. A new species of the ant genus *Pachycondyla* F. SMITH, 1858 from Ecuador (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten* 8: 49-51.
- Maschwitz U, K. Jessen & E. Maschwitz. 1981. Foam *Pachycondyla*. A new defense mechanism in ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 79-81.
- Medeiros, F.N.S., L.E. Lopes, P.R.S. Moutinho, P.S. Oliveira & B. Hölldobler. 1992. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology* 91: 134-146.
- Monnin, T. & C. Peeters. 1997. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften* 84: 499-502.
- Monnin, T. & C. Peeters. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 323-332.
- Nonacs, P. 1988. Queen number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation. *Evolution* 42:566-580.
- Oliveira, P.S. & B. Hölldobler. 1990. Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 297-312.
- Pamilo, P. & R. Rosengren. 1984. Evolution of nesting strategies of ants: genetic evidence from different population types of *Formica* ants. *Biol. J. Linn. Soc.* 21:332-348.
- Schilder, K. J. Heinze & B. Hölldobler. 1999. Colony structure and reproduction in the thelytokous parthenogenetic ant *Platythyrea punctata* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae). *Insect Soc.* 46: 150-158.
- Shorey, H.H. 1973. Behavioral responses to insect pheromones. *Annu. Rev. of Entomol.* 18: 349-380.
- Singer, T.L. 1998. Roles of Hydrocarbons in the Recognition Systems of Insects. *Am. Zool.* 38:3 94-405.
- Vander Meer, R.K., L. Morel. & C.S. Lofgren. 1992. A comparison of queen oviposition rates from monogyne and polygyne fire ant, *Solenopsis invicta*, colonies. *Physiol. Entomol.* 17:384-390.
- Wild, A. 2002. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae) in Paraguay. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag.* 14:1-18.
- Wilson, E.O. & B. Hölldobler. 2005. Eusociality: Origin and consequences. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 38:13367-13371.
- Wilson, E.O. 1971. The insect societies. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 548 pp.

**2. Polygyny in Foundations of the Neotropical Ant *Pachycondyla striata* Smith
(Formicidae: Ponerinae)**

¹ Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Animal Av. Ph Rolfs S/N, CEP 36570-000.

² Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral Av. Ph Rolfs S/N, CEP 36570-000.

Corresponding author:

Moreno S. Rodrigues

rodriguesmsb@gmail.com

Phone Number 55 (31) 38994021

Abstract - The typical mode of colony foundation in social insects occurs when a queen is inseminated by a male and establishes a new colony in a solitary way, although we can find large interspecific and intraspecific variations in queen number in a single colony. This study aimed to verify if colonies of *Pachycondyla striata* Smith with more than one queen are polygynous and to evaluate the level of aggressiveness among workers. For this study, we collected 14 colonies of *P. striata*. The behaviors of individuals from five colonies, maintained in laboratory, were studied by the method of scan sampling. In order to evaluate aggressiveness, dyadic encounters among heterocolonial and homocolonial workers were performed. The results showed that founding colonies of *P. striata* can have two or more mated queens, which characterizes a polygyny state. The aggressiveness in this species increased with distance. Nearby colonies (less than 1m) showed a low level of aggressiveness, suggesting the presence of polydomy. As mature colonies are always monogynous, the polygyny in this species could be characterized as unstable.

Keywords: Cooperative breeding, Polydomy, Aggressiveness, Ponerinae

2.1 Introduction

The cooperation among individuals of the same social group or of the same family exists in several species, which in some cases implicates in the abdication of their own reproduction to devote themselves to the care of the offspring of other individuals from the group. This system can involve a relationship of dominance and subordination (Walters et al. 1992; Hatchwell and Komdeur 2000; Koko et al. 2000; Griffin and West 2002). This type of phenomenon occurs in various groups of the animal kingdom as in the red-cockaded woodpeckers (*Picoides borealis*, Walters et al. 1988), naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*, Jarvis 1981), being well-defined in many invertebrates, as for example, in the social insect group (Wilson 1971).

Ants, termites and some groups of bees and wasps have reached the highest degree of life in groups, the eusociality. This involves the cooperative care of the offspring, the overlap of generations and the evolution of a reproductive caste (queen) and other non-reproductive or partially reproductive (workers), which give up their own reproduction to perform activities such as foraging, nest defense, cleaning, and brood care (Wilson 1971; Hölldobler and Wilson 1997; 1990; Bourke and Franks 1995).

In these groups, the monogyny is the typical mode of foundation and occurs when a queen inseminated by a male establishes a new colony in a solitarily way (haplometrosis). However, especially in the group of ants, there are many variations among species and even within the same species as regard to the number of queens in the colony (Hölldobler and Wilson 1977, 1990; Wilson and Hölldobler 2005; D'Ettorre et al. 2005).

The presence of multiple mated-fertile queens in a colony characterizes the state of polygyny which may be primary, when the founding queens remain in the colony even when it is already established and well developed (e.g. *Atta Texana*, Mintzer and Vinson 1985), or secondary when there is adoption of queens by established colonies (e.g. *Gnamptogenys*

striatula, Giraud et al. 2000). Some species have polygynous and monogynous colonies in the same population, such as *Formica sanguinea*, (Seppä et. al 1995) and *Ectatomma tuberculatum*, (Hora et al. 2005).

In the genus of the ant *Pachycondyla* (Ponerinae), the reproductive structure presents a wide range of variations, and in this genus aggressiveness seems to be an important factor in establishing the organization and the reproductive division of tasks (Heinze et al. 1996; Trunzer et al. 1998; D'Ettorre et al. 2005). Some of these variations are peculiar, as the one of the species *P. sublaevis*, in which the disappearance of the queen caste occurs, and the dominant worker, called gamergate, is responsible for the reproduction (Higashi et al. 1994). In *P. tridentata* Smith the presence of the queen and gamergate in the same colony was reported. In this species the hierarchy is well defined: the gamergate is responsible for the reproduction, dominating even their own queen (Sommer and Hölldobler 1992).

Mature colonies of *P. goeldii* Forel are exclusively monogynous. In this species we can also find polydomous colonies, and in this case, the colony is distributed in several nests that are physically separated, maintaining their communication through the exchange of workers (Denis et al. 2006), what could justify the existence of colonies without queen. Tough in *P. obscuricorni* Emery the presence of two or more queens is considered to be common (Pezon et al. 2005).

In Viçosa, Minas Gerais State, Brazil, some colonies of *P. striata* contain several queens in a single colony what would suggest polygyny (personal observation), even though this species is considered as being strictly monogynous in other Brazilian populations (Medeiros and Oliveira 2008). Moreover, although this genus is considered as being highly aggressive against coespecifics, preliminary observations show that workers of *P. striata* show no sign of aggressiveness against individuals from neighboring colonies. Thus, this

work aimed to verify if colonies of *P. striata* with more than one queen are polygynous and if aggressiveness is influenced by the distance among the colonies.

2.2 Materials and Methods

2.2.1 Collection and maintenance of colonies in the laboratory

Colonies of *P. striata* were collected from January 2008 to December 2008 in two fragments of semideciduous seasonal forest in Viçosa, state of Minas Gerais, southeastern Brazil: *Mata da Biologia* (20 ° 48'45 .8 "S 42 ° 51'00 .8" W) and *Estação de Pesquisa, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso* (20 ° 45'S and 42 55'W). To compare the structure of colonies with more than one queen to those with a unique queen or to an orphaned colony (that is without inseminated queen) we used the ANOVA followed by contrast analysis, in the free statistical software R (R Development Core Team). All tests were performed at a significance level of 5%.

After being collected the colonies were taken to the Laboratory of Pheromones and Behavior of the Federal University Viçosa (UFV), for analysis of the colony structure (number of dealate queens, winged queens, males, workers, larvae and pupae). Colonies were kept in artificial plaster nests (25cm x 20cm) connected to a foraging arena (10cm x 5cm). These nests were reared in the laboratory in a controlled environment room ($T = 25 \text{ } ^\circ \text{ C} \pm 5^\circ \text{ C}$; RH = 75% - 80%; light/dark cycle 12h:12h). Larvae of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) and honey were daily offered, in the foraging area.

2.2.2 Behavioral observations

In colonies with more than one queen, all individuals were marked with numbered labels glued to their thorax following the protocol of Fresneau and Charpin (1977). The behavior of dealate queens, winged queens (when present) and workers was analyzed.

Colonies were observed for a mean period of 12 hours through the method of scan sampling (e.g. Hora et al. 2005), with intervals of 10 min between scans.

2.2.3 Dissections

After the behavioral observations, all individuals were dissected in saline solution with the aid of a microscope Zeiss model 2000C in the Laboratory of Cellular Biology of the Federal University of Viçosa. We estimated the reproductive condition of individuals by the presence of yolky oocytes, presence/absence of yellow bodies and mating status (i.e. filled or empty spermatheca).

2.2.4 Aggressiveness tests

To check the level of intraspecific aggressiveness in *P. striata*, dyadic encounters among heterocolonial and homocolonial workers were performed. The workers were confronted by a time of 5 minutes, in Petri dishes of diameter 2.5 cm (Fénéron et al. 1999). Ten colonies were used in this experiment and, in order to minimize the effect of manipulation, the tests were repeated five times in each colony using different workers, totaling 56 tests. For the control group we used five pairs of homocolonial workers, which were workers from the same colony (four colonies; 20 tests in total).

The behaviors observed were organized in ranking, according to the level of aggressiveness: level 0 indicating no aggressiveness, 1 opening mandibles, 2 antennal boxing, 3 bite and 4 stinging (one worker bite and stings the others), following the standard protocol (e.g. Giraud et al., 2002; Tsutsui et al. 2003; Zinck et al. 2008).

Data were analyzed through free statistical software R (R Development Core Team), using the model LMER (Linear mixed model) to remove the effect of pseudo-repetition. In

the case of count data, we used the Poisson distribution. All tests were performed at a significance level of 5%.

2.3 Results

2.3.1 Colony structure

A total of 14 colonies of *P. striata* were collected in the soil (n = 8) or in dead wood (n = 6) and they contained on average 36.7 ± 27.51 workers. Four colonies contained a single queen (monogynous), five contained two or more queens (polygynous), and in five colonies, no queen was found. In the polygynous colonies the queen number varied from two (colony code P8) to 10 (colony code P2). A unique male was found in one colony and the presence of immature (larvae and pupae) was observed in 50% of the collected colonies (Table 1).

Table 1 Structure of colonies of *Pachycondyla striata* collected in the region of Viçosa, MG.

Colony	Queens	Winged queens	Males	Workers	Pupae	Larvae
P1	7	0	0	21	0	0
P2	10	0	0	31	0	18
P3	3	0	0	7	0	23
P4	0	4	0	42	0	0
P5	1	2	0	37	5	0
P6	0	32	1	74	0	0
P7	0	0	0	44	0	0
P8	2	2	0	10	0	0
P9	0	0	0	11	0	2
P10	1	0	0	77	4	21
P11	7	0	0	18	3	7
P12	1	5	0	80	17	10
P13	1	0	0	18	0	0
P14	0	0	0	62	0	0

The average number of workers in monogynous and orphaned colonies (44.0 ± 24.80) was significantly higher than in polygynous colonies (ANOVA, $F_{1,13} = 9.43$; $p = 0.009$) (Figure 1). There was no significant difference in the number of immature (larvae and pupae) found (Mann-Whitney, $p = 0.66$).

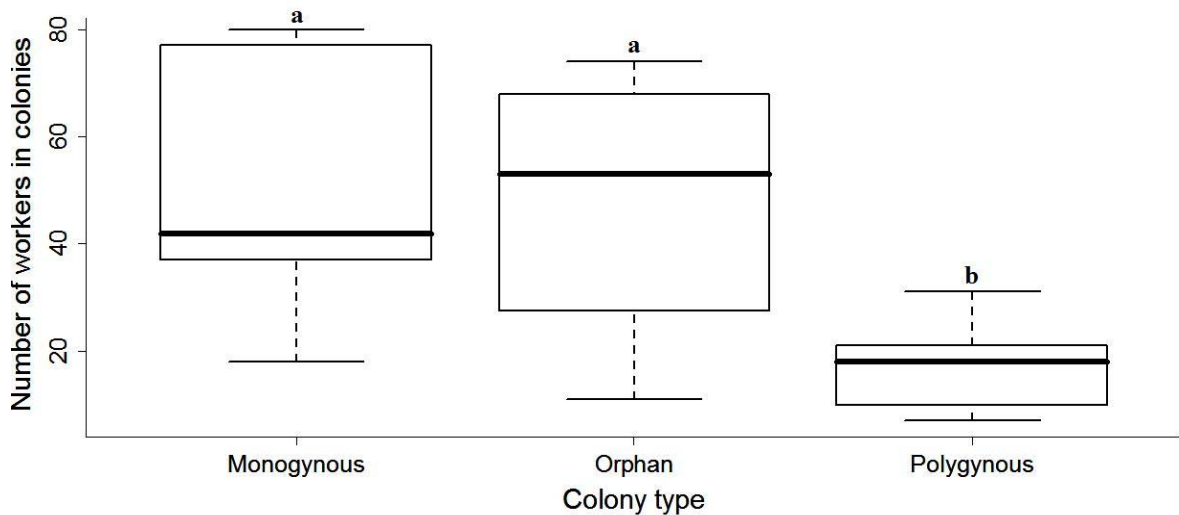


Figure 1 Mean of workers in colonies of *Pachycondyla striata* collected in Viçosa - MG. Bars with different letters are significantly different (ANOVA; $F_{1,13} = 9.43$; $p = 0.09$).

2.3.2 Behavioral analysis

A total of 11 behaviors are observed in the studied colonies: immobility, walking, self-grooming, activity in foraging area, brood care, food manipulating, allogrooming, feeding, agonistic behavior, oviposition, and oophagy (Table 2).

In the P8 and P11 colonies the most common behavior exhibited by the queens was brood care, while in the other colonies (P1, P2 and P3) the queens remained immobile most part of the time.

Most of the activities in the foraging area were conducted by workers. In three colonies some queens visited the foraging area (queen code 40 colony P1; queens 45 and 49 colony P2; queens 16, 37 and 60 colony P3), although with a relatively low frequency (0.34% in 1468 scans, 1.43% in 1529 scans, 2.2% in 500 scans, respectively).

Table 2 Behavior acts of queens (Q), winged queens (WQ) and workers (W) in polygynous colonies of *Pachycondyla striata*

Colony	P1		P2		P3		P8			P11	
	Q	W	Q	W	Q	W	Q	WQ	W	Q	W
Individuals	7	21	10	31	3	7	2	2	10	5	18
Scan total	1468		1529		500		1314			2747	
% Behavior											
Immobility	19.81	23.02	14.85	23.54	24.80	12.80	7.61	8.52	16.89	8.05	30.54
Walking	6.13	14.03	3.99	21.19	5.00	16.00	1.75	3.27	14.84	2.00	16.31
Self-grooming	1.09	6.13	0.85	6.28	0.40	7.40	0.38	1.53	6.85	0.95	10.52
Activity in foraging area	0.34	15.12	1.44	13.47	2.20	20.20	-	-	4.11	-	4.70
Brood care	5.66	2.05	4.12	2.75	2.20	4.00	8.75	4.41	8.90	10.2	7.28
Food manipulation	0.41	5.25	0.39	4.38	0.40	2.60	0.08	1.22	2.13	0.15	3.39
Allogrooming	0.14	0.34	0.20	2.09	0.60	0.80	0.08	0.53	5.02	0.36	1.27
Feeding	0.14	0.34	-	0.39	-	0.20	-	0.23	0.46	0.80	2.83
Agonistic behavior	-	-	-	0.07	-	0.40	0.53	0.08	0.76	0.25	0.11
Oviposition	-	-	-	-	-	-	0.08	-	0.23	0.11	0.07
Oophagy	-	-	-	-	-	-	0.30	-	0.46	0.07	0.04

In the P8 colony, queens exhibited agonistic behaviors such as antennal boxing or biting (4 observations in 20h) and only against workers. The aggression toward queens were observed in the P11 colony, and it occurred when the queens (codes 32, 34 and 37) exhibited the egg-laying behavior, and then they were attacked by other queens (3 observations, 20h) or workers (n = 2).

Oophagy, i.e. the destruction of eggs, by queens was observed in one colony (P11; n = 7), but the origin of these eggs could not be determined; these eggs were very similar to those laid by queens, thus they are not probably trophic eggs. However, eggs produced by queens 33 and 39 were not destroyed (n = 3). Egg-laying by workers (n=3) could be observed in two colonies (worker 3, colony 11; worker 53, colony P8) but these eggs were always consumed by the queen.

Winged queens (n=2; colony P8) presented a behavioral profile similar to dealate queens (Table 2), but they performed less self-grooming behavior.

2.4 Discussion

Previous studies conducted with *P. striata* populations in Campinas, São Paulo State, Brazil, showed that the colonies of this species are monogynous or queenless (Medeiros and Oliveira, 2008). However the present study showed that colonies of *P. striata* from another population from Brazil may contain more than one mated queen per colony. Even if only seven of the 29 inseminated queens had developed oocytes, all of them showed yellow bodies in the ovarioles which indicates previous oviposition. According to D'Ettorre et al. (2005), the absence of developed oocytes associated to the presence of yellow bodies in ovarioles may indicate interruption in egg production. In addition, colonies with two or more queens had relatively few workers (<35) and in some cases a high number of immature, suggesting young colonies (P1, P2 and P11) or represented colonies in the foundation phase (P3, P8). Thus the species of *P. striata* can be considerate, at least in the foundation phase, as being polygynous.

The cooperation among queens in a founding colony phase has been described in other species of the genus as in *P. marginata* (Leal and Oliveira 1995), *P. inversa* Smith (Kolmer and Heinze 2000), and *P. villosa* (Heinze et al. 2001). Founding queens of *P. inversa* form a social hierarchy system, mediated by aggressive interactions, and the queen which is worst placed in the hierarchy is responsible for foraging, while the other queens are egg layers (Kolmer and Heinze 2000). Moreover, the queen that is best placed in hierarchy can eat the eggs produced by the other queens (Kolmer and Heinze 2000; D'Ettorre et al. 2005). This mode of colony foundation reduces the risks to which the queens are exposed, since that before the emergency of the first workers, the queen feeds the larvae with its own body tissue and/or leaves periodically to forage (D'Ettorre et al. 2005), reducing the life expectancy due to physical use or to external pressures (Keller, 1995). Moreover, polygynous colonies developed faster (produce more brood) than colonies formed by a single queen (Hora et al. 2005).

The aggression and formation of hierarchy among queens in polygynous colonies is also common in other species of ants, as for example, *Odontomachus chelifer*. In this species the dominant queen reproduces more when compared to nestmate ones (Medeiros et al. 1992). Moreover, in *Leptothorax gredler* only the queen best placed in the social hierarchy system is responsible for the egg production (Heinze and Lipski 1990; Heinze and Smith 1990). In *P. striata* colonies studied here a low frequency of agonistic behaviors was observed, which were more common in the P11 colony and only at the time of queen oviposition. Moreover, in the colonies P1, P2 and P3 the queens observed in the foraging area were inseminated, and this might reflect a hierarchy system among queens that would be more subtle in comparison to other species.

Oviposition by workers was observed a few times in the studied colonies, but all eggs were destroyed by nestmate workers or by the queens, and they may not represent trophic eggs (eggs for food).

In social insects, egg destructions may be associated with competition for reproduction. In the eusocial bee *Apis mellifera* the oviposition by workers is common, but only 0.01% of the males produced by a colony are originated from eggs of workers. These eggs are often destroyed by other workers, a behavior known as worker policing (Visscher 1996). In *P. obscuricornis* the destruction of unfertilized eggs by the queen and/or workers is relatively common, that is probably due to the high intracolony conflicts. In this species, about 70% of eggs produced in the colony end up being destroyed (Oliveira and Hölldobler 1991).

Our results showed a relatively low level of aggressiveness among workers from nearby colonies, and aggressiveness increased significantly with the distance among the colonies. Low hostility showed by neighbor workers from queenless and queenright colonies may indicate the presence of polydomy in *P. striata*. Medeiros and Oliveira (2009) suggested

a polydomous structure of this species because the colonies presented from two to eight nest entrances and when the nests were excavated, five and six interconnected chambers could be found. The polydomy is common in polygynous species (e.g. *Pachycondyla luteola*, Verhaagh 1994; *Hypoponera opaciceps* and *Hypoponera opacior*, Foitzik et al. 2002; *E. tuberculatum*: Zinck et al. 2008). In these species, the queen nuptial flight is absent or reduced, and the growth of the colony may occur by budding (Vander Meer et al. 1992; Gadau et al. 1998). This system has already been reported for the monogynous species *P. apicalis* (Fresneau 1994) and *P. goeldii* (Denis et al. 2006). In *P. striata*, the polydomy may occur both in monogynous and in polygynous colonies. Colonies that have polydomous nests have a greater foraging area, which leads to an increase in the number of sources of resources that can be exploited (Hölldobler and Lumsden 1980; Denis et al. 2006; Zinck et al. 2008). Another advantage of this type of structure is the greater efficiency in escaping from possible predators and / or competitors, since the individuals from the colony are able to escape to another satellite when the nest is attacked (Denis et al. 2006).

In conclusion, this study shows that *P. striata* may present monogynous and polygynous colonies in the same population. In this case the species studied can be considered as being facultatively polygynous. However, the interruption of the queen oviposition may suggest that the polygyny could be unstable. The presence of polygyny associated to polydomy may confer benefits on the growth and dispersion of colonies in the studied environments. This association could also provide a greater use of the resources in the environment and it is a key factor in ensuring the success of species in places where there is high inter-and intraspecific competition. Future studies related to genetics of this group can be a useful tool, since it would show the frequency of alleles of the queens in the colony, and the degree of relatedness among heterocolonial workers, and thus it could explain the presence of polygynous and polydomous colonies in *P. striata*.

Acknowledgments

This paper was greatly improved by comment and contributions in the earlier version from C. Ribas and S. Pompolo. We would like thanks to J.E. Serrão for helping with the dissections and J. H. Schoereder for his support in the statistical analysis. We also thanks Mr. M. J. Ferreira, A. Araújo, E. Silva and A. Alcirley for the constant assistance during the collections; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) for financial support to this study.

References

- Bourke AFG, Franks NR (1995) Social evolution in the ants. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- D'Éttorre P, Kellner K, Delabie JHC, Heinze J (2005) Number of queens in founding associations of the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. *Insectes Soc* 52: 327-332.
- Denis D, Orivel J, Hora RR, Chaméron S, Fresneau D (2006) First Record of Polydomy in a Monogynous ponerine ant *Pachycondyla goeldii*. *J Insect Behav* 19: 279-291.
- Fénéron R, Nowbahari E, Dutrou F (1999) Reconnaissance intercoloniale et niveau d'agression chez la fourmi ponérine, *Ectatomma tuberculum*. *Insectes Soc* 12: 33-36.
- Foitzik S, Heinze J, Oberstadt B, Vander Meer RK, Morel L, Lofgren CS (1992). A comparison of queen oviposition rates from monogyne and polygyne fire ant, *Solenopsis invicta*, colonies. *Physiol Entomol* 17:384-390.
- Foitzik S, Heinze J, Oberstadt B, Herbers JM (2002). Mate guarding and alternative reproductive tactics in the ant *Hypoponera opacior*. *Anim Behav* 63: 597-604.
- Fresneau D, Charpin A (1977) Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. *Ann Soc Entomol Fr.* 13: 1-5.
- Fresneau D (1994) Biologie et comportement social d'une fourmi Ponerine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*). Université Paris XIII, Villetaneuse, pp. 331.
- Gadau J, Gertsch PJ, Heinze J, Pamilo P, Hölldobler P (1998) Oligogyny by unrelated queens in the carpenter ant, *Camponotus ligniperdus*. *Behav Ecol Sociobiol* 44: 23-33.
- Giraud T, Pedersen JS, Keller L (2002) Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 6075-6079.
- Giraud T, Blatrix R, Poteaux C, Solignac M, Jaisson P (2000) Population structure and mating biology of the polygynous ponerine ant *Gnamptogenys striatula* in Brazil. *Mol Ecol* 9:1835-1841.
- Griffin AS, West SA (2002) Kin selection fact and fiction. *Trends Ecol Evol* 17: 15-21.
- Hatchwell BJ, Komdeur J (2000) Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Anim Behav* 59: 1079-1086.
- Heinze J, Lipski N (1990) Fighting and usurpation in colonies of the palaeartic ant *Leptothorax gredleri*. *Naturwissenschaften* 77: 493-495.
- Heinze J, Trunzer B, Hölldobler B, Delabie JHC (2001) Reproductive skew and queen relatedness in an ant with primary polygyny. *Insectes Soc* 48: 149-153
- Heinze J, Keller L (2000) Alternative reproductive strategies: a queen perspective in ants. *Trends Ecol Evol* 15: 508-512.
- Heinze J, Smith TA (1990) Dominance and fertility in a functional monogynous ant. *Behav Ecol Sociobiol* 27: 1-10.
- Higashi S, Ito F, Sigiura N, Ohkawara K (1994) Worker's age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless ponerine ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera: Formicidae). *Anim Behav* 47: 179-184.

- Hölldobler B, Lumsden C (1998) Territorial strategies in ants. *Science* 210: 732-739.
- Hölldobler B, Wilson EO (1977) The number of queen- An important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*: The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Hora RR, Vilela EF, Féneron R, Pezon A, Fresneau D, Delabie JHC (2005) Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). *Insectes Soc* 52: 194–200.
- Jarvis JUM (1981) Eusociality in the mammal cooperative breeding in Naked Mole Rat colonies. *Science* 212: 571-573.
- Keller L (1995) Social life: the paradox of multiple-queen colonies. *Trends Ecol Evol* 10: 355-360.
- Kokko H, Johnstone RA Cutton-brock TH (2000) The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 268: 187-196.
- Kolmer K, Heinze J (2000) Rank orders and division of labour among unrelated co-founding ant queens. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267: 1729–1734.
- Leal IR, Oliveira PS (1995) Behavioral ecology of the Neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (=Termitopone) *marginata*: Colony founding, group raiding and migratory patterns. *Behav Ecol Sociobiol* 37: 373-383.
- Medeiros FNS, Oliveira PS (2009) Season-Dependent Foraging Patterns: Case Study of a Neotropical Forest-Dwelling Ant (*Pachycondyla striata*; Ponerinae). In: Jarau, S. and M. Hrcir. (Org.). *Food Exploitation by Social Insects: Ecological, Behavioral, and Theoretical Approaches* p 81-95.
- Medeiros FNS, Lopes LE, Moutinho PRS, Oliveira OS, Hölldobler B (1992) Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology* 91: 134-146.
- Mintzerer A, Vinson SB (1985) Cooperative colony foundation by females of the leafcutting ant *Atta texana* in the laboratory. *J NY Entomol Soc* 93: 1047-1051.
- Oliveira OS, Hölldobler B (1991) Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 98: 215-225.
- Pezon A, Denis D, Cerdan P, Valenzuela J Fresneau D (2005) Queen movement during colony emigration in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla obscuricornis*. *Naturwissenschaften* 92: 35-39.
- R Development Core Team (2006). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org>.
- Seppä P, Sundström L Punttila P (1995) Facultative polygyny and habitat succession in boreal ants. *Biol J Linn Soc* 56: 533-551.

- Sommer K, Hölldobler B (1992) Coexistence and dominance among queens and mated workers in the ant *Pachycondyla tridentata*. *Naturwissenschaften* 79: 470-472.
- Trunzer B, Heinze J, Hölldobler B (1998) Cooperative colony founding and experimental primary polygyny in the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. *Insectes Soc* 45: 267-276.
- Tsutsui ND, Suarez AV, Grosberg RK (2003) Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 1078-1083.
- Vander Meer RK, Morel L, Lofgren CS (1992) A comparison of queen oviposition rates from monogyne and polygyne fire ant, *Solenopsis invicta*, colonies. *Physiol Entomol* 17:384-390.
- Verhaagh M (1994) *Pachycondyla luteola* (Hymenoptera, Formicidae), an inhabitant of Cecropia trees in Peru. *Andrias* 13: 215-224.
- Visscher PK (1996) Reproductive conflict in honey bees a stalemate of worker egg-laying and policing. *Behav Ecol Sociobiol* 39: 237-244.
- Walters JR, Doerr PD, Carter III JH (1992) Delayed dispersal and reproduction as a life-history tactic in cooperative breeders: Fitness calculations from Red-cockaded woodpeckers. *Am Nat* 139: 623-643.
- Walters JR, Doerr PD, Carter III JH (1988) The cooperative breeding system of the red-cockaded woodpecker. *Ethology* 78: 275-305.
- Wilson EO (1971) *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Wilson EO, Hölldobler B (2005) The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 7411-7414.
- Zinck L, Hora RR, Chaline N, Jaisson P (2008) Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. *Entomol Exp Appl* 126: 211-216.

3. Comportamento de Defesa da Formiga Neotropical

***Pachycondyla striata*, Smith (Formicidae: Ponerinae)**

Resumo - Quando engajadas em interações agonísticas as formigas podem utilizar uma grande variedade de mecanismos de defesa, sendo as principais: a defesa estritamente mecânica, a combinação de defesa mecânica e química e a defesa estritamente química. Observações preliminares revelaram que operárias e rainhas de *Pachycondyla striata* (Formicidae: Ponerinae) podem liberar substâncias químicas quando manipuladas em laboratório. Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi verificar os mecanismos de defesa utilizados por *P. striata* frente a possíveis predadores e/ou competidores e o mecanismo de caça utilizado frente a uma possível presa. Para isso foram utilizadas operárias de *Pachycondyla marginata* e operárias heterocoloniais de *P. striata* como possíveis competidores/predadores e larvas de *Tenebrio molitor* como possível presa, como controle foram utilizadas operárias homocoloniais de *P. striata*. Esses indivíduos foram contaminados ou não com a secreção liberada pelo gáster de operárias de *P. striata* e em seguida imobilizados e expostos em diferentes colônias de *P. striata*. Foi observado se as operárias da colônia onde foram realizados os testes utilizavam como forma de defesa mecanismos mecânicos (mordida ou ferroadas) ou químicos (secreção). Não houve diferença significativa entre o número de vezes que operárias de *P. striata* exibiam comportamentos agressivos, como mordida e ferroadas, frente aos grupos testados. Contra os grupos considerados como competidores/predadores, além dos mecanismos clássicos de defesa, as operárias de *P. striata* utilizavam uma secreção em forma de espuma liberada pelo gáster. A liberação de espuma foi significativamente mais utilizada contra operárias de *P. striata* heterocoloniais do que contra operárias de *P. striata* homocoloniais, *P. marginata* ou larvas *T. molitor*. Existe um alto nível de agressividade entre operárias heterocoloniais de *P. striata*, assim o mecanismo de defesa química parece ser utilizado somente quando operárias de *P. striata* estão sob forte ameaça, sendo a liberação de espuma pelo gáster uma interessante variação no que diz respeito à forma de defesa desta espécie.

3.1 Introdução

O sinal químico que desencadeia o reconhecimento no grupo dos insetos sociais é um fator crucial na manutenção da integridade da colônia e, conseqüentemente, na manutenção e evolução da própria eussocialidade. As substâncias químicas liberadas por um indivíduo fazem com que outros membros do mesmo grupo respondam a este estímulo com um comportamento específico (Shorey, 1973; Hölldobler & Wilson, 1990; Billen & Morgan, 1998; Billen, 2006). Nas formigas, acredita-se que o principal sinal que desencadeia o mecanismo de reconhecimento e discriminação entre companheiras do ninho e intrusas seja os hidrocarbonetos cuticulares (HCCs) (Nowbahari *et al.* 1990; Dahbi *et al.* 1996; Hefetz 2007; Foitzik *et al.* 2007). Assim, quando formigas de colônias diferentes se encontram ocorre o comportamento de desvio ou o desencadeamento de interações agonísticas (Henderson *et al.* 1990; Lucas *et al.* 2004, Zinck *et al.* 2008).

Quando engajadas em interações agonísticas, as formigas podem utilizar uma grande variedade de mecanismos de defesa (Hölldobler & Wilson, 1990), sendo os mecanismos utilizados muitas vezes resultado da pressão de seleção exercida pela busca de sítios de nidificação e alimento (Carol & Janzen 1973). Basicamente as formigas podem utilizar mecanismos de defesa estritamente mecânicos (e.g. mandíbulas modificadas utilizadas por *Odontomachus ruginodis* Smith; Carlin & Gladstein 1989), combinação de defesa mecânica e química (e.g. o ferrão *Myrmecinae*; Hölldobler & Wilson 1990) e defesa estritamente química (e.g. *Crematogaster brevispinosa rochai* Forel, Leclercq *et al.* 2000).

O mecanismo de defesa química é utilizado por um grande número de espécies dentro do grupo dos insetos (Roth & Eisner 1962; Eisner & Meinwald 1966; Eisner *et al.* 1971; 2000; 2001). Em *Metrius contractus* Eschscholtz (Coleoptera: Carabidae), quando a espécie está sendo atacada por um inimigo, ocorre a liberação de uma substância química na forma de espuma que permanece aderida a seu próprio corpo e tem a função de repelir o predador.

Estas espécies possuem um conjunto de glândulas especializadas na defesa e a secreção liberada é constituída basicamente de quinonas e hidrocarbonetos (Eisner *et al.* 2001).

No grupo das formigas podem ser encontradas espécies que mantêm o ferrão para injetar o veneno em suas presas, competidores e/ou predadores, como por exemplo, *Solenopsis invicta* Buren (Haight 2006). Entretanto, na grande maioria das espécies de formigas sofreram a perda evolutiva da estrutura utilizada como forma de defesa mecânica (ferrão). Nestes casos os compostos químicos produzidos por glândulas, como a glândula de veneno, são utilizados como a forma de defesa predominante (Maschwitz *et al.* 1981; Morgan *et al.* 2003; Heredia *et al.* 2005). Em espécies do gênero *Camponotus* (Formicinae), a liberação dos compostos defensivos ocorre através da mandíbula, sendo que estes compostos são constituídos predominantemente por terpenóides sendo produzidos nas glândulas mandibulares (Hölldobler & Wilson 1990; Jones *et al.* 2004).

As espécies do gênero *Crematogaster* (Myrmicinae) utilizam um ferrão adaptado morfológicamente (extremidade espatulada) para aplicar compostos químicos em possíveis competidores e/ou predadores. Estas substâncias são compostas por uma grande diversidade de substâncias químicas secretadas pelas glândulas de Dufour e de veneno (Laurent *et al.* 2003; Marlier *et al.* 2004; Heredia *et al.* 2005; Quinet *et al.* 2005). Bioensaios realizados com a espécie *Crematogaster scutellaris* Olivier, indicaram que seu veneno apresenta uma eficiente propriedade repelente contra outras formigas e que a longo prazo pode matar (Marlier *et al.* 2004; Heredia *et al.* 2005).

As secreções químicas utilizadas pelas formigas como forma de defesa vêm sendo amplamente estudadas (Leclercq *et al.* 2000; Morgan *et al.* 2003; Marlier *et al.* 2004; Heredia *et al.* 2005), embora o conhecimento acerca de suas atividades biológicas seja escasso (Marlier *et al.* 2004).

As formigas do gênero *Pachycondyla* Emery, mantêm as características morfológicas e comportamentais semelhantes aos Hymenoptera basais, como por exemplo, o uso do ferrão para injetar o veneno na hora de captura da presa ou na defesa contra possíveis predadores. Em algumas destas espécies ocorre uma interessante variação no que diz respeito aos mecanismos clássicos de defesa, caracterizada pela liberação de uma substância química pelo gáster (Maschwitz *et al.* 1979, 1981). Observações preliminares revelaram que operárias e rainhas de *Pachycondyla striata* Smith, espécie relativamente comum em Florestas Estacionais Semidecíduas da região de Viçosa, Minas Gerais, podem liberar substâncias químicas quando manipuladas em laboratório.

Neste contexto o presente trabalho objetivou estudar o comportamento defensivo de *P. striata*, frente a larvas de *T. molitor*, operárias de *P. marginata* e operárias homocoloniais e heterocoloniais de *P. striata*.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Coleta e manutenção das colônias

Foram coletadas quatro colônias de *P. striata*, contendo em média $73,2 \pm 7,88$ operárias, em dois fragmentos de Estacional Semidecidual: Mata da Biologia (20°48'45.8"S 42°51'00.8"W) e Estação de Pesquisas, Treinamento e Educação Ambiental Mata do Paraíso (20°45'S e 42°55'W), no município de Viçosa – MG. Após a coleta as colônias foram transferidas para bandejas de 30 cm x 25 cm no laboratório de Feromônios e Comportamento da Universidade Federal de Viçosa, onde os bioensaios foram realizados.

Os ninhos foram mantidos em uma sala de criação com fotoperíodo 12:12, temperatura ambiente $25\text{ °C} \pm 5\text{ °C}$ e umidade relativa do ar 75% – 80%. Diariamente eram oferecidos na área de forrageamento larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) e mel.

3.2.2 Mecanismo de defesa em *Pachycondyla striata*

Visando estabelecer a reação das operárias *P. striata* face à secreção e em quais situações esta é liberada foram realizados três tratamentos, os quais incluíram: larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), operárias da espécie filogeneticamente próxima *Pachycondyla marginata* Roger e operárias heterocolônias e homocoloniais de *P. striata*. Tais indivíduos eram expostos com a secreção, isto é, foram contaminados com a secreção antes das observações ou eram expostos sem a secreção (limpos). Os indivíduos foram imobilizados seguindo protocolo de Fresneau & Charpin (1977) deixados no centro das colônias de *P. striata* por um período de 5 minutos. Durante este período foi verificado se a operária da colônia testada utilizava mecanismos de defesa mecânica (mordida ou ferroadada) ou se utilizavam secreções químicas como forma de defesa.

O primeiro tratamento visou testar se operárias de *P. striata* liberam a secreção quando estão face a uma presa (*T. molitor*) e a um competidor/predador (*P. marginata* e *P. striata* heterocoloniais). Os indivíduos destes três grupos foram expostos sem a secreção (limpos) (10 repetições para cada tratamento; quatro colônias testadas; n = 120). O segundo tratamento consistiu em confrontar larvas de *T. molitor*, operárias de *P. marginata* e operárias homocoloniais de *P. striata* contaminados com a secreção de operárias pertencentes a mesma colônia onde os bioensaios foram realizados (10 repetições para cada tratamento; quatro colônias testadas; n = 120). No terceiro bioensaio, os indivíduos eram contaminados com a secreção de operárias de diferentes colônias daquelas as quais eles eram expostos (n = 120).

Para a obtenção a contaminação das operárias de *P. marginata*, *P. striata* ou as larvas de *T. molitor* foram imobilizadas seguindo protocolo de Fresneau & Charpin (1977), posteriormente uma formiga era retirada de sua colônia e estimulada a liberar a espuma de modo que a cabeça dos organismos contaminados ficasse coberta com a espuma.

Os dados foram analisados no software estatístico livre R (R Development Core Team), foi realizado o teste ANOVA, seguido de análise de contraste quando necessário utilizando o modelo LMER (Linear mixed model) para retirar o efeito da pseudorepetição. Por se tratarem de dados de proporção, utilizou-se distribuição Binomial. Todas as análises foram realizadas em nível de significância de 5%.

3.3 Resultados

De uma maneira geral, as operárias de *P. striata* exibiram comportamentos agressivos como mordida e ferroadas contra os indivíduos expostos contaminados ou limpos no centro da colônia. Em 58 dos 360 testes realizados, a tentativa de ferroadar o inimigo era seguida da liberação pelo gáster de uma substância em forma de espuma. No bioensaio utilizando larvas de *T. molitor*, operárias de *P. marginata* e operárias heterocolônias de *P. striata* não contaminadas, a liberação da espuma foi mais utilizada contra operárias heterocolônias de *P. striata* do que contra operárias de *P. marginata* (Anova; $X^2 = 4.30$; $p=0.03$; Figura 1), não sendo observada liberação da espuma contra larvas de *T. molitor*.

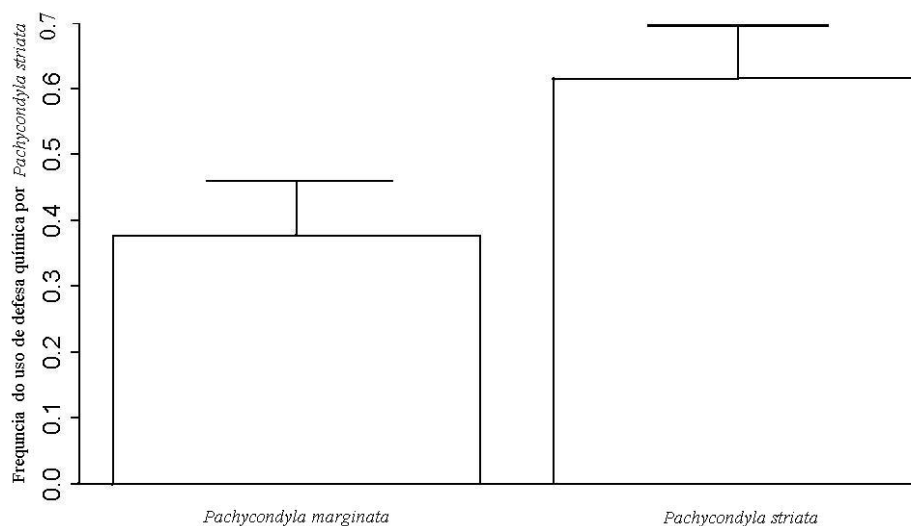


Figura 1 Frequência do uso de defesa química por operárias de *Pachycondyla striata* em bioensaios realizados com operárias de *Pachycondyla marginata* e operárias heterocolônias de *Pachycondyla striata*.

As operárias de *P. striata* nunca liberaram a espuma nos bioensaios realizados apenas contra larvas de *T. molitor*, mas reagem com comportamentos agressivos como ferroada e mordida (69/120). A frequência desses comportamentos não apresentou diferença significativa entre os tratamentos T1 (larvas limpas), T2 (larvas contaminadas com a espuma de origem da colônia) e T3 (larvas contaminadas com a espuma de origem de outra colônia) (Anova; $X^2 = 0.44$; $p=0.79$; Figura 2).

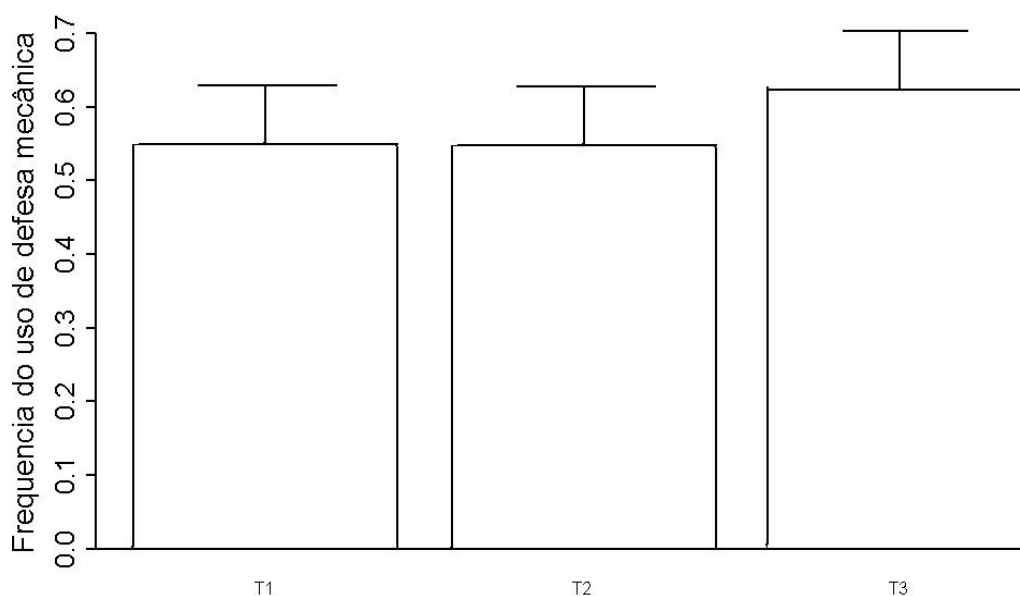


Figura 2 Frequência do uso de mecanismos de defesa mecânica por operárias de *Pachycondyla striata* em três diferentes ensaios com larvas de *Tenebrio molitor*. T1 representa larvas limpas, T2 larvas contaminadas com espuma de operárias da mesma colônia onde a larva foi exposta e T3 larvas contaminadas com a espuma de operárias de diferentes colônias.

Fato semelhante ocorreu nos testes realizados com operárias de *P. marginata*, ou seja, não houve diferença significativa no uso dos mecanismos de defesa mecânica (mordida ou ferroada) entre os tratamentos (Anova; $X^2 = 1.09$; $p=0.57$). A liberação da secreção em forma de espuma foi observada em 21 dos 40 bioensaios realizados com o tratamento Pm2 (operárias de *P. marginata* tratadas com a espuma de origem de outra colônia) e com menos frequência (9/40), nos bioensaios realizados com o tratamento Pm3 (operárias de *P.*

marginata tratadas com a espuma de origem da colônia), entretanto esta diferença não foi significativa (ANOVA, $X^2= 1.85$ $p= 0.39$; Figura 3).

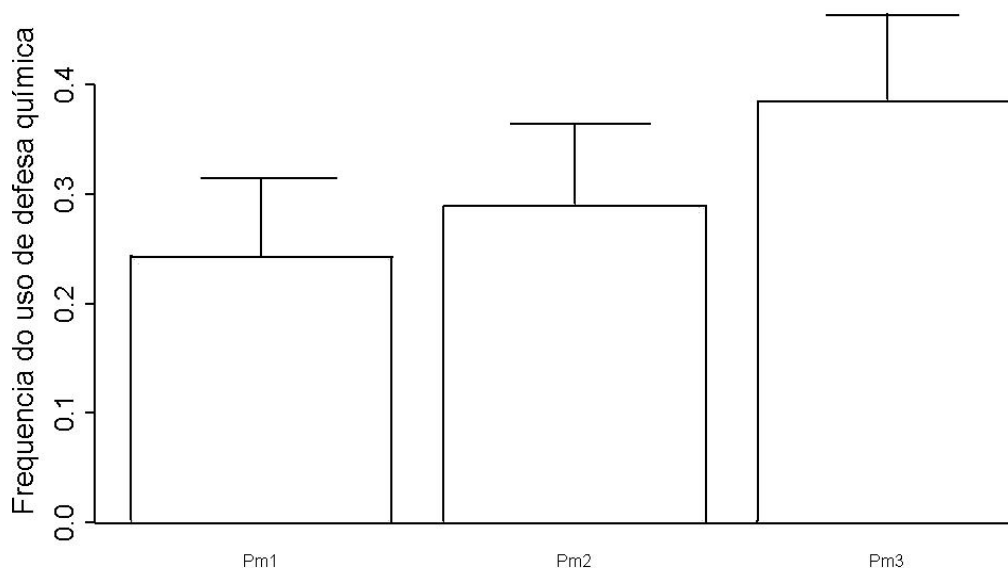


Figura 3 Frequência no uso do mecanismo de defesa químico por operárias de *Pachycondyla striata* em três diferentes grupos de operárias de *Pachycondyla marginata*. Pm1 representa operárias limpas, Pm2 operárias contaminadas com espuma de operárias da mesma colônia onde elas foram expostas e Pm3 operárias contaminadas com a espuma de operárias de diferentes colônias

Quando operárias de *P. striata* eram retiradas de sua própria colônia e contaminadas com a espuma de operárias homocoloniais, nunca foi observado a utilização de nenhum dos mecanismos de defesa, seja ele mecânico ou químico. Entretanto, quando as operárias de *P. striata* foram contaminadas com a espuma de operárias heterocoloniais a frequência de comportamentos agressivos foi de 24 dos 40 testes, não sendo nestes dois tratamentos observado a liberação da espuma.

3.4 Discussão

Operárias de *P. striata* exibem uma variação peculiar no que diz respeito aos mecanismos de defesa encontrados no grupo das formigas. Este consiste no encurvamento do gáster e na liberação de uma substância espumosa sobre as partes do corpo do indivíduo

adversário. A substância parece ser liberada quando estas formigas são perturbadas ou quando estão engajadas em interações comportamentais agressivas. A espuma pode estar associada aos mecanismos de defesa mecânica (mordida e ferroadada).

Este fenômeno é semelhante ao observado em outros artrópodes, como em *Romalea microptera* Beavois (Orthoptera: Romaleidae) no qual ocorre a liberação da espuma pelos espiráculos encontrados no tórax desta espécie. Neste caso, a espuma é utilizada principalmente contra espécies de formigas, principais inimigas desta espécie (Eisner *et al.* 1971). Mecanismo semelhante ocorre em *Utetheisa bella* (Lepidoptera: Arctiidae) que utiliza uma espuma liberada pela glândula cervical (Eisner & Meinwald 1966).

Em formigas, a liberação de espuma pelo gáster já foi descrita para *Pachycondyla bispinosa* Smith e *Pachycondyla rufipes* Jerdon (Bigham, 1903 citado por Maschwitz *et al.* 1981). Em 1981 o mesmo mecanismo foi descrito em outras duas espécies asiáticas, *Pachycondyla tridentata* Smith e *Pachycondyla insularis* Emery (Maschwitz *et al.* 1981). Nessas espécies, a substância química seria produzida pela glândula veneno e em contato com o oxigênio encontrado na atmosfera ou outro gás produzido por reações químicas rápidas seria convertida em espuma (Eisner *et al.* 1977; Maschwitz *et al.* 1981). Esta espuma seria utilizada contra pequenos artrópodes que se movem rapidamente, uma vez que contra estes indivíduos o ferrão teria baixa eficiência. Para Maschwitz *et al.* (1981) a principal diferença encontrada em espécies de *Pachycondyla* que são capazes de liberar a espuma é a presença da glândula de Dufour atrofiada ou a sua completa ausência.

Todas as operárias de *P. striata* estudadas no presente trabalho continham a glândula de Dufour, não havendo qualquer sinal de que ela seria atrofiada. Além disso, Morgan *et al.* (2003) identificaram que a glândula de Dufour, em operárias de *P. striata*, é responsável pela produção de hidrocarbonetos cuticulares, sendo o heptadecano a substância mais abundante nesta glândula.

A maior frequência de liberação da espuma ocorreu contra operárias de *P. striata* não companheiras do ninho. Dessa forma, é possível que a espuma represente um mecanismo de defesa utilizado somente quando há interações onde exista uma forte ameaça. O mesmo ocorre com a espécie *C. scutellaris*, onde o uso de defesa química é comum, entretanto a frequência com que ela é utilizada é influenciada pela agressividade de sua adversária, sendo este mecanismo utilizado com maior frequência contra espécies com alto nível de agressividade (Marlier et al 2004). Outro fato que contribui com essa hipótese, é o fato de que em nenhum dos testes realizados contra larvas de *T. molitor*, presa potencial de *P. striata*, foi verificado o uso da espuma. Neste caso a presa em potencial não apresentava um mecanismo de defesa eficiente, assim as operárias de *P. striata* utilizavam apenas a mandíbula e o ferrão para sua “captura”, semelhante ao comportamento exibido pelos Hymenoptera sociais basais.

Estudos preliminares realizados para tentar identificar a composição da espuma não apresentaram resultados satisfatórios, o que pode ter sido causado devido à pouca quantidade de substância utilizada na preparação da amostra. Estudos futuros envolvendo a determinação da natureza química desta secreção, a glândula responsável pela sua produção assim como seu efeito em outras espécies de formigas que ocorrem em simpatria com *P. striata* são necessários para esclarecer as funções e valor adaptativo desta forma de defesa.

Agradecimentos

Agradecemos ao professor José Henrique Schoeder pelas ajudas nas análises estatísticas, aos professores Eraldo Lima e José Roberto Trigo pelo auxílio na parte química. Ao Sr. Manuel José Ferreira, Ayhama Araújo e Elisangela Silva pela constante ajuda nas coletas. E as agências FAPEMIG e CNPq pelo suporte financeiro.

Referências

- Bigham, C.T. 1903. The fauna of British India, including Ceylon and Bruma. Hymenoptera II: Ants and cuckoo wasps. Taylor and Francis, London. In: Foam *Pachycondyla*. A new defense mechanism in ants. U, Jessen K, Maschwitz E, 1981.
- Billen, J. & D. Morgan. 1998. Pheromone communication in social insects: Sources and Secretions. In: Ants, Wasps, Bees and Termites. Vander Meer R.K., M.D. Breed, K.E. Espelie, M.L. Winston. WestviewPress.
- Billen, J. 2006. Signal variety and communication in social insects. Proc. Neth. Entomol. Soc. Meet. 17.
- Carlin, N.F. & D.S. Gladstein, 1989. The “bouncer” defense of *Odontomachus ruginodis* and others odontomachine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Psyche* 96: 1-19.
- Carol, C.R. & D.H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231–257.
- Dahbi, A., X. Cerdá, A. Hefetz & A. Lenoir. 1996. Social closure, aggressive behavior, and cuticular hydrocarbon profiles in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Chem. Ecol.* 22: 2173-2186.
- Eisner, T. & J. Meinwald. 1966. Defensive secretion of arthropods. *Science* 153: 1341-1350.
- Eisner, T., J. Yack & D.J. Aneshansley. 2001. Acoustic concomitants of the defensive discharges of a primitive bombardier beetle (*Metrius contractus*). *Chemoecol.* 11: 221–223.
- Eisner, T., J.A. Daniel, M. Eisner, A. B. Attygalle, D.W. Alsop & J. Meinwald. 2000. Spray mechanism of the most primitive bombardier beetle (*Metrius contractus*). *J. Exp. Biol.* 203: 1265-1275.
- Eisner, T., L.B. Hendry, D.B. Peakall & J. Meinwald. 1971. 2,5 Dichlorophenol (from Ingested Herbicide?) in Defensive Secretion of Grasshopper. *Science* 172: 277-278.
- Eisner, T., T.H. Jones, , D.J. Aneshansley, W.R. Tschinkel, R.E. Silberglied, & J. Meinwald. 1977. Chemistry of defensive secretions of bombardier beetles (Brachinini, Metriini, Ozaenini, Paussini). *J. Insect Physiol.* 23: 1383–1386.
- Foitzik, S., H. Sturm, K. Pusch K, P. D’ettore & J. Heinze. 2007. Nestmate recognition and intraspecific chemical and genetic variation in *Temnothorax* ants. *Anim. Beh.* 73: 999-1007.
- Haight K.L. 2006. Defensiveness of the fire ant, *Solenopsis invicta*, is increased during colony rafting. *Insectes Soc.* 53: 32-36.
- Hefetz, A. 2007. The evolution of the hydrocarbon pheromone parsimony in ants (Hymenoptera: Formicidae) – interplay of colony odor uniformity and odor idiosyncrasy. A review. *Myrmecological News* 10: 59-68.
- Henderson, G., J.F. Andersen & J.K. Phillips. 1990. Intenest aggression and identification of possible nestmate discrimination pheromones in polygynous ant *Formica montana*. *J. Chem. Ecol.* 16: 2217-2228.
- Heredia, A., J.C. Biseau & Y. Quinet. 2005. Toxicity of the venom in three neotropical *Crematogaster* ants (Formicidae: Myrmicinae). *Chemoecol.* 15: 235-242.

- Hölldobler, B. & E.O. Wilson. 1990. The ants: The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Jones, T.H., D.A. Clark, A.A. Edwards, D.W. Davidson, T.F. Spande & R.R. Snelling. 2004. The Chemistry of Exploding Ants, *Camponotus* spp. (*Cylindricus* COMPLEX). *J. Chem. Ecol.* 30: 1479-1492.
- Laurent, P., A. Hamdani., J.C. Braekman, D. Dalozé, L.A. Isabell, J.C. Biseau & J.M. Pasteels. 2003. New 1-alk(en)yl- 1,2,5-trihydroxycyclohexanes from Dufour gland of the African ant *Crematogaster nigriceps*. *Tetrahedron* 44: 1383-1386.
- Leclercq, S., J.C. Braekman, D. Dalozé, J.C. Biseau, J.M. Pasteels, Y. Quinet, M. Luhmer & A. Sundin. 2000. Furanocembrenoid diterpenes as defensive compounds in the Dufour's gland of the ant *Crematogaster brevispinosa rachai*. *Tetrahedron* 56: 2037-2042.
- Lucas, C., D.B. Pho, D. Fresneau & J.M. Jallon. 2004. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. *J. of Insect Physiol.* 50: 595–607.
- Marlier, J.F., Y. Quinet & J.C. Biseau. 2004. Defensive behaviour and biological activities of the abdominal secretion in the ant *Crematogaster scutellaris* (Hymenoptera: Myrmicinae). *Behav. Process.* 67: 427-440.
- Maschwitz. U., K. Jessen & E. Maschwitz. 1981. Foam *Pachycondyla*. A new defense mechanism in ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 79-81.
- Maschwitz. U., M. Hahn & P. Schönege. 1979. Paralyzes of prey in the ponerine ants. *Naturwissenschaften* 66: 213-214.
- Mercier, J.L. & A. Djean. 1996. Ritualized behavior during competition for food between two Formicinae. *Insectes Soc.* 43: 17-29.
- Morgan, E.D., H. Jungnickel, S. J. Keegans, R. R. do Nascimento, J. Billen², B. Gobin & F. Ito. 2003. Comparative Survey of Abdominal Gland Secretions of the Ant Subfamily Ponerinae. *J. Chem. Ecol.* 29: 95-114.
- Nowbahari. E., A. Lenoir, J.L. Clement, C. Lange, A.G. Bagnères & C. Joulie. 1990. Individual. geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae): their use in nest and subspecies recognition. *Biochem. Syst. Ecol.* 18: 63-73.
- Quinet, Y., N. Tekule & J.C. Biseau. 2005. Behavioral interactions between *Crematogaster brevispinosa rochai* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect. Beh.* 18: 1-17.
- R Development Core Team (2006). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org>.
- Roth, L.M. & T. Eisner. 1962. Chemical defense of arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 7: 107–1336.
- Shorey, H.H. 1973. Behavioral responses to insect pheromones. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 349-380.

Zinck, L., R.R. Hora & C.P. Jaisson. 2008. Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. *Entomol. Exp. Appl.* 126: 211–216.

4. Considerações finais

No grupo dos insetos sociais, em especial no grupo das formigas, existe uma grande variação interespecífica e até mesmo intraespecífica no que se refere ao número de rainhas presentes na colônia. Estudos relacionados com a estrutura reprodutiva e a organização social são amplamente difundidos neste grupo devido a ao grande sucesso ecológico que apresentam

Os dados obtidos ao decorrer deste estudo mostram que a espécie *Pachycondyla striata* (Ponerinae), pode apresentar em uma mesma população colônias com múltiplas rainhas fecundadas (poligínicas), órfãs (ausência de rainhas) e monogínicas (presença de apenas uma rainha). Neste aspecto a espécie estudada pode ser considerada poligínica facultativa. Nas colônias poligínicas estudadas foi observado a presença de corpo amarelo nos ovariolos o que indica oviposição prévia por parte das rainhas, o que indica que a poliginia nesta espécie é instável.

Outro aspecto no que diz respeito à organização social destas colônias é a presença de colônias polidômicas, ou seja, a colônia está distribuída em diversos ninhos separados fisicamente, mas conectados. Na ausência de conexão a comunicação se faz através da troca de operárias. A presença de colônias polidômicas segundo a literatura, favorece a colônia ao que diz respeito à exploração de recursos e a resposta a perturbações ambientais, como por exemplo, a competição inter- e intraespecífica.

No grupo das formigas a competição exerce uma importante pressão de seleção, influenciando tanto nos aspectos comportamentais, quanto na morfologia dos grupos (e.g. mecanismos de defesa). Neste aspecto a espécie estudada apresenta uma elegante variação no que diz respeito aos mecanismos de defesa encontrados no grupo das formigas, que consiste na liberação pelo gáster de uma substância em forma de espuma.

O presente trabalho adiciona mais informações ao que diz respeito a estrutura reprodutiva e ao mecanismo de defesa nas Ponerinae. Muitas questões podem ser formuladas

a partir dos dados obtidos, como por exemplo: (i) em colônias poligínicas existe um número “ótimo” de rainhas encarregadas pela reprodução, amenizando a variação genética intracolônias? (ii) ocorre poliandria (rainha fecundada por vários machos) em *P. striata*? (iii) o grau de parentesco intracolônial interfere no nível de agressividade? (iv) a espuma apresenta efeito tóxico em outras espécies? (v) qual a glândula responsável pela sua produção?

Novos estudos envolvendo as questões aqui encontradas permitiria uma melhor compreensão dos fatores ecológicos e evolutivos que podem influenciar na organização da colônia e em outros aspectos do comportamento social.

5. Conclusões:

Nosso estudo mostra que colônias de *Pachycondyla striata* podem ser monogínicas (apresentam uma rainha por colônia) e poligínicas (apresentam duas ou mais rainhas fecundadas por colônia) em uma mesma população. Nesse caso a espécie estudada pode ser considerada como poligínica facultativa. A presença de corpo amarelo nos ovaríolos indica oviposição prévia e a interrupção nesse comportamento indica que a poliginia em *P. striata* é instável.

Existe um baixo nível de agressividade entre colônias vizinhas (< 1m) de *P. striata*, e nessa espécie a agressividade aumenta significativamente com a distância, o que pode indicar a presença de ninhos polidômicos. A presença de polidomoia associada a poliginia pode conferir benefícios quanto ao crescimento e dispersão das colônias no ambiente estudado, ainda essa associação pode fornecer um aumento na capacidade de exploração de recursos nas áreas estudadas.

Quando engajadas em interações comportamentais agonísticas (caça, predação ou competição) as formigas da espécie utilizam-se tanto de mecanismos de defesa mecânicos quanto químicos. Nesse caso o mecanismo de defesa químico é uma importante variação no que diz respeito aos mecanismos de defesa convencionais existentes na formiga