

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

O que torna *Camponotus atriceps* permanente e estável em ambientes urbanos? Estudo de caso biológico populacional

Breno Henrique Felisberto
Magister Scientiae

VIÇOSA - MINAS GERAIS
2024

BRENO HENRIQUE FELISBERTO

O que torna *Camponotus atriceps* permanente e estável em ambientes urbanos? Estudo de caso biológico populacional

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

Orientador: Sérgio Pontes Ribeiro

Coorientadores: Rodrigo dos S. M.
Feitosa

Maria F. B. de Almeida

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2024**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

F315o
2024 Felisberto, Breno Henrique, 1995-
O que torna *Camponotus atriceps* permanente e estável em
ambientes urbanos?: estudo de caso biológico-populacional /
Breno Henrique Felisberto. – Viçosa, MG, 2024.
1 dissertação eletrônica (71 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Sérgio Pontes Ribeiro.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Geral, 2024.
Referências bibliográficas: f. 58-71.
DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2026.101>
Modo de acesso: World Wide Web.

1. *Camponotus atriceps*. 2. Formigas - Populações.
I. Ribeiro, Sérgio Pontes. II. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Biologia Geral. Programa de Pós-Graduação
em Ecologia. III. Título.

CDD 22. ed. 595.796

BRENO HENRIQUE FELISBERTO

O que torna *Camponotus atriceps* permanente e estável em ambientes urbanos? Estudo de caso biológico populacional

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

APROVADA: 28 de agosto de 2024.

Assentimento:

Breno Henrique Felisberto
Autor

Sérvio Pontes Ribeiro
Orientador

Essa dissertação foi assinada digitalmente pelo autor em 02/04/2026 às 11:55:49 e pelo orientador em 23/05/2026 às 16:19:56. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **VEPC.YYWX.E879** e clique no botão 'Validar documento'.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha mãe e à minha família, por todo o apoio durante minha jornada.

À Glorinha e à Maria Fernanda, pela paciência, atenção e ensinamentos desde a iniciação científica.

Ao Felipe, Mari e à Isa, pela amizade e ajuda ao longo de toda a trajetória.

À Laís, pelo apoio e companheirismo.

Ao Rafa Marques e ao Mateusão, pela parceria e pelos bons trabalhos.

A todos os estudantes de graduação que colaboraram com o projeto e com os cuidados das colônias: Rafael, Bernardo, Catarina, Wilian, Mateuzim, Eliel, Ben Hur e Maria.

Ao amigo Pedro Ignacio, pela ajuda com interpretações orgânicas.

Ao Ricardo, por todo o apoio e incentivo na finalização do trabalho.

Ao Alcides, pela primeira rainha.

Pela orientação, inspiração e ensinamentos, agradeço ao Sérgio e ao Rodrigo Feitosa.

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

“Temos que aprender a conviver com as formigas”
Edward Wilson

RESUMO

FELISBERTO, Breno Henrique, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2024. O que torna *Camponotus atriceps* permanente e estável em ambientes urbanos? Estudo de caso biológico populacional. Orientador: Sérgio Pontes Ribeiro. Coorientadores: Rodrigo dos Santos Machado Feitosa e Maria Fernanda Brito de Almeida.

As formigas destacam-se pela capacidade de ocupar diversos ambientes terrestres, evidenciando um sucesso ecológico notável. A eussocialidade favorece a distribuição e abundância das colônias, que podem variar de poucos a milhares de integrantes. Essa característica permite também que modifiquem seus habitats e se adaptem a instabilidades ambientais. A princípio, as florestas oferecem habitats essenciais ao ciclo de vida das formigas, com temperaturas e recursos adequados. Contudo, a urbanização tem impactado esses ambientes, forçando algumas espécies a se adaptarem a áreas modificadas, onde aquelas com potencial invasor podem proliferar. Entre essas, o gênero *Camponotus* destaca-se pela ocorrência nas proximidades de residências em áreas urbanas. A espécie *Camponotus atriceps* ilustra essa adaptabilidade ao ocupar não apenas árvores, mas também o interior de casas, onde nidifica em locais quentes e secos, como eletrodomésticos. A persistência de *C. atriceps* em ambientes urbanos é facilitada por características como polidomia e poliginia, permitindo que as colônias se reestruturem após a destruição de ninhos. No entanto, sua presença em áreas urbanas levanta preocupações quanto a impactos econômicos e sanitários. Assim, o objetivo deste trabalho é descrever a estruturação populacional e a dinâmica de colônias de *C. atriceps* em laboratório, sob condições semelhantes às de ambientes residenciais, bem como apresentar tabelas de vida que descrevem a formação dos ninhos. Os resultados indicaram confirmação parcial da hipótese térmica, com influência da temperatura sobre o deslocamento e a reorganização espacial das colônias. Observou-se associação entre ciclo de vida, manejo de resíduos, imunidade social e polidomia, compondo um conjunto de características que favorecem o sucesso de *C. atriceps* em ambientes urbanos. As colônias mantidas em laboratório apresentaram desenvolvimento contínuo e formação de múltiplos núcleos. Esses resultados ajudam a explicar a resiliência da espécie frente a tratamentos destinados à mitigação de sua presença em áreas urbanas.

Palavras-chave: *Camponotus atriceps*; eussocialidade; dinâmica populacional; adaptação ambiental; estratégias de ocupação ; controle de pragas ; tabelas de vida

ABSTRACT

FELISBERTO, Breno Henrique, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, August, 2024. What makes *Camponotus atriceps* permanent and stable in urban environments? Population biological case study. Adviser: Sérgio Pontes Ribeiro. Co-advisers: Rodrigo dos Santos Machado Feitosa and Maria Fernanda Brito de Almeida.

Ants stand out for their ability to occupy a wide range of terrestrial environments, demonstrating remarkable ecological success. Eusociality favors the distribution and abundance of colonies, which may range from a few to thousands of individuals. This characteristic also allows ants to modify their habitats and adapt to environmental instability. Forests initially provide essential habitats for the ant life cycle, with suitable temperatures and resources. However, urbanization has impacted these environments, forcing some species to adapt to modified areas, where those with invasive potential may proliferate. Among these, the genus *Camponotus* stands out for its occurrence near residences in urban areas. The species *Camponotus atriceps* illustrates this adaptability by occupying not only trees but also the interior of houses, where it nests in warm and dry sites, such as inside household appliances. The persistence of *C. atriceps* in urban environments is facilitated by characteristics such as polydomy and polygyny, allowing colonies to restructure after nest destruction. However, its presence in urban areas raises concerns regarding economic and sanitary impacts. Thus, the objective of this study is to describe the population structure and colony dynamics of *C. atriceps* under laboratory conditions similar to residential environments, as well as to present life tables describing nest formation. Results indicated partial confirmation of the thermal hypothesis, with temperature influencing colony displacement and spatial reorganization. An association was observed among life cycle, waste management, social immunity, and polydomy, forming a set of characteristics that favor the success of *C. atriceps* in urban environments. Colonies maintained in the laboratory exhibited continuous development and formation of multiple nuclei. These results help explain the species resilience to treatments aimed at mitigating its presence in urban areas.

Keywords: *Camponotus atriceps*; eusociality; population dynamics ; environmental adaptation ; occupation strategies; pest control; life tables

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	4
2. MÉTODOS	7
2.1. Objeto de estudo: <i>Camponotus atriceps</i>	7
2.2. Local de estudo	8
2.3. Colônias estudadas	10
2.4. Manutenção das colônias de <i>C. atriceps</i> em laboratório: observação e descrição do Ciclo de vida	11
2.5. Manejo do lixo: organização espacial e estrutural do ninho, assepsia e manipulação de recursos internos	11
2.6. Comportamento polidômico e avaliação da sobrevivência das colônias com e sem rainhas por tabelas de vida	12
2.7. Análise do comportamento da colônia diante de variações térmicas nas extremidades do ninho	14
3. RESULTADOS	16
3.1. Ciclo de vida de <i>Camponotus atriceps</i> (colônia 1)	16
Fonte: Autor	18
3.1.2 Fase ergonômica	18
3.2. Manejo do lixo: organização espacial e estrutural do ninho, assepsia e manipulação de recursos internos	23
3.2.1. Composição das lixeiras	29
3.3. Comportamento polidômico e avaliação da sobrevivência das colônias com e sem rainhas por tabelas de vida:	31
3.3.1. Sobrevivência de colônias com e sem rainhas:	33
3.4. Análise do comportamento da colônia diante de variações térmicas no interior do ninho	38
3.4.1. Experimento de resposta da colônia a indução de calor no ninho.	39
4. DISCUSSÃO	43
4.1. Ciclo de vida de <i>Camponotus atriceps</i> (colônia 1)	43
4.1.1. Fundação e estabelecimento em laboratório	43
4.1.2. Fase ergonômica	43
4.1.3. Maturidade e reprodução	44
4.1.4. Informações complementares ao ciclo de vida	45
4.2. Manejo do lixo: organização espacial e estrutural do ninho, assepsia e manipulação de recursos internos	46
4.2.1. Composição das lixeiras	47
4.3. Comportamento polidômico e avaliação da sobrevivência das colônias com e sem rainhas por tabelas de vida:	48
4.4. Experimento de resposta da colônia a indução de calor no ninho	49
4.5. Outros aspectos	51
5. CONCLUSÃO	52
6. REFERÊNCIAS	54

1. INTRODUÇÃO

Poucos grupos de organismos apresentam sucesso comparável ao das formigas na ocupação de ambientes terrestres. Esses insetos são capazes de se estabelecer e permanecer em uma ampla variedade de nichos, ocorrendo em todos os continentes (HUTCHINSON, 1957; HOLLDOBLER E WILSON 1994). Esse sucesso está associado à capacidade de adquirir e distribuir recursos, modificar o habitat ocupado e regenerar seus ninhos e colônias diante de instabilidades no ambiente (MCGLYNN, 2012; MIDDLETON & LATTY, 2016; RONQUE *et al.*, 2018).

Entre as características que sustentam esse potencial, se destaca a eussocialidade (HOLLDOBLER e WILSON, 1990) - presente nas 16 subfamílias e em mais de 14 mil espécies reconhecidas (ANTWIKI, 2024). A eussocialidade é caracterizada pela presença de indivíduos reprodutivos e não reprodutivos, divisão de trabalho e cooperação no cuidado da prole, além da sobreposição de gerações em uma mesma colônia (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Esses atributos estão associados à elevada eficiência funcional das colônias e à ampla distribuição e abundância das formigas (SCHULTHEISS *et al.*, 2022). Além disso, as colônias podem ser constituídas por algumas a milhares de indivíduos, formando mega populações (HELANTERÄ *et al.*, 2009), o que favorece estratégias como o deslocamento e a fragmentação de ninhos (MCGLYNN, 2012). Elas também são capazes de construir e manter seus ninhos em pequenos espaços ou se dispersarem por diversos locais e estratos de vegetação ou construções, ocupando distâncias que podem chegar a milhares de quilômetros (GIRAUD *et al.*, 2002, RIBAS & SCHOEREDER, 2002; CAMPOS *et al.*, 2006; FORTI *et al.*, 2007; RIBEIRO *et al.*; 2013; NEVES *et al.*, 2021). Esse comportamento de dispersão e colonização de novos ambientes facilita o controle dos recursos e domínio do território, garantindo melhor desenvolvimento das colônias (MCGLYNN, 2012; HOLLDOBLER & WILSON, 1990).

Apesar da elevada plasticidade ecológica associada à ocupação de diversos espaços, a ocorrência e estratificação das formigas podem ser limitadas pela tolerância térmica preferencial de cada espécie (JONES & OLDROYD, 2006). Desse modo, a escolha de locais de ocupação e nidificação pode ser determinada por adaptações que permitem regular e otimizar a temperatura necessária ao ciclo de vida (ROCES & NÚÑEZ, 1989; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; SANKOVITZ & PURCELL, 2021). Nesse sentido, o nicho térmico constitui importante determinante da distribuição espacial e temporal das

formigas (HUTCHINSON, 1957), influenciando diretamente seu comportamento e estilo de vida (ROCES & NÚÑEZ, 1989; HOLLDOBLER & WILSON, 1990).

Ambientes florestais oferecem grande diversidade de habitats possíveis em função do nicho térmico. Esse nicho pode variar desde o solo (com temperaturas mais estáveis) até o dossel (sujeito a variações associadas à incidência solar) (NEVES *et al.*, 2021). A conectividade estrutural entre copas, galhos e lianas amplia a área disponível para forrageamento e nidificação, favorecendo espécies arborícolas (PERTTUNEN *et al.*, 1996; DEJEAN *et al.* 2007; WILDTRUTH & PERFECTO, 2023; RIBAS & SCHOEREDER, 2002; RIBEIRO *et al.*; 2013). Logo, árvores podem ser consideradas unidades chave para grupos especializados de formigas, que às ocupam e se mantêm, deslocando as colônias em resposta a variações térmicas diárias (MURDOCK & TSCHINKEL, 2015).

Esses habitats vêm sendo progressivamente transformados por ações antrópicas, sendo a conversão de biomas em cidades uma das principais modificações, especialmente evidente na Mata Atlântica (TABARELLI *et al.*, 2005; PIMENTA, 2024). As transformações dos habitats florestais são crônicas e graduais, marcadas pela supressão repetida da vegetação de forma desigual e em intervalos irregulares em um mesmo local, impondo às espécies a necessidade de explorar novos ambientes. Desse modo, espécies generalistas e tolerantes a perturbações tendem a persistir e se expandir (ANGILLETTA *et al.*, 2007; MCGLYNN, 2012; MIDDLETON & LATTY, 2016). Nesse contexto, a transformação dos ambientes naturais, associada à presença de árvores em praças, parques e áreas residenciais, cria locais de manutenção e prevalência de diversas espécies de formigas, caracterizando assim ambientes de transição entre habitats naturais e domésticos (NIEMELÄ, 1999; ZORZENON *et al.*, 2011(a,b); LUTINSKI *et al.*, 2013).

Em ambientes urbanos, algumas espécies de *Formicidae* estão associadas a prejuízos econômicos e sanitários, o que torna seu estudo relevante (BUENO *et al.*, 2017). No Brasil, cerca de 1% das espécies são consideradas pragas, sendo aproximadamente 50 adaptadas ao ambiente urbano (BUENO *et al.*, 2017). Assim sendo é impraticável conceber ambientes antrópicos sem a presença de formigas. Essa permanência está intimamente relacionada à vegetação, incluindo plantas ornamentais e urbanas, que desempenham papel central no bem-estar humano (NIEMELÄ, 1999). Diante disso, as formigas ocupam posição de destaque em estudos de biodiversidade e ecologia, sendo frequentemente incluídas em bases de dados globais sobre espécies invasoras ou causadoras de impactos ambientais (Global Invasive Species Database - GISD; Invasive Species Specialist Group - ISSG).

Nesse contexto, um dos gêneros de formigas adaptadas aos dosséis e capazes de constituir grandes ninhos e colônias numerosas é *Camponotus* Mayr, 1861. Amplamente conhecido como “formigas carpinteiras”, o gênero inclui espécies com forte afinidade por ambientes arborícolas e estruturas de madeira, onde constroem ninhos em árvores, arbustos, troncos caídos, montes de palha, objetos e móveis de madeira (ZORZENON et al., 2011a,b; BUENO et al., 2017; RONQUE et al., 2018; OLIVEIRA & CAMPOS-FARINHA, 2005). Trata-se do gênero mais diverso de Formicinae, com cerca de 1.100 espécies e distribuição mundial (ANTWIKI, 2024; ANTWEB, 2024; ANTMAPS, 2024; WARD et al., 2016). Espécies de *Camponotus* são reconhecidas por apresentar afinidade por locais relativamente mais aquecidos (WEIDENMÜLLER et al., 2009; ANGILLETTA et al., 2007; ZORZENON et al., 2011a,b; BUENO et al., 2017). Além disso, diversas espécies de *Camponotus* estão associadas a prejuízos econômicos e domésticos, como danos a estruturas e eletrodomésticos, sendo frequentemente percebidas em ambientes humanos. Entre essas espécies destacam-se *Camponotus sericeiventris* (Guérin-Méneville, 1838), *Camponotus crassus* Mayr, 1862, *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775), *Camponotus renggeri* Emery, 1894 e *Camponotus atriceps* (Smith, F., 1858) (ZORZENON et al., 2011a,b).

Considerando que espécies do gênero constituem colônias numerosas, a elevada densidade populacional e o acúmulo de resíduos aumentam o risco de disseminação de patógenos, tornando mecanismos de imunidade social fundamentais para a manutenção das colônias (GRAYSTOCK & HUGHES, 2011; TRANTER & HUGHES, 2015; BRÜTSCH et al., 2017). Entretanto, *Camponotus* perdeu evolutivamente a capacidade de uso da glândula metapleurar - responsável pela produção de substâncias antimicrobianas na maioria das espécies de formigas - deixando lacunas no conhecimento relacionadas a imunidade social do gênero (VEAL et al., 1992; VEAL et al., 1992; GRAYSTOCK & HUGHES, 2011; TRANTER & HUGHES, 2015; BRÜTSCH et al., 2017; BITAR et al., 2021). A ausência dessa glândula sugere a existência de estratégias compensatórias, como o uso do ácido fórmico e a organização espacial do lixo, ainda pouco exploradas na literatura (VEAL et al., 1992; GRAYSTOCK & HUGHES, 2011; TRANTER & HUGHES, 2015; BITAR et al., 2021). Outra questão então relevante para a compreensão do sucesso de *Camponotus* em ambientes urbanos relaciona-se à sua capacidade de produzir e utilizar ácido fórmico em diferentes contextos, incluindo comportamentos de limpeza do ninho.

Assim, considerando as lacunas em áreas do conhecimento como ecologia, biologia e comportamento de *Camponotus* (ANTWIKI, 2024), torna-se necessária uma maior

compreensão de suas características, mecanismos e estratégias adaptativas de sobrevivência que possibilitam a ocupação e permanência em ambientes urbanos. Devido ao potencial invasivo do grupo e à sua associação com problemas econômicos e sanitários, esse conhecimento é fundamental para subsidiar ações de mitigação e manejo.

Diante das informações apresentadas, o objetivo geral deste trabalho é descrever a estrutura populacional e a dinâmica de colônia de *Camponotus atriceps* em condições controladas em laboratório. Assim tivemos três objetivos específicos: i) descrever o ciclo de vida para uma colônia de *C. atriceps*; ii) caracterizar os cuidados com o lixo, a organização espacial e estrutural do ninho, bem como os comportamentos de assepsia e manejo de recursos internos; iii) descrever o comportamento polidômico e o desenvolvimento das colônias de *C. atriceps* na presença e na ausência de rainha. Adicionalmente, analisa-se o comportamento da colônia frente a variações térmicas no interior do ninho por meio de experimento com indução de calor. Hipotetiza-se que a colônia se desloque preferencialmente para câmaras mais quentes, em busca de temperaturas favoráveis ao seu desenvolvimento. Os resultados deste estudo podem subsidiar o aprimoramento de técnicas de manutenção de colônias em laboratório, além de contribuir para pesquisas sobre ecologia térmica, comportamento social e estratégias adaptativas de formigas em ambientes urbanos.

2. MÉTODOS

2.1. Objeto de estudo: *Camponotus atriceps*

Neste trabalho, a espécie *Camponotus atriceps*, nativa da região Neotropical, foi selecionada como objeto de estudo, com ocorrência registrada do Uruguai ao sul dos Estados Unidos. Esta espécie já foi reportada como invasora em três países da Europa (Países Baixos, Itália e Reino Unido) e em dois estados não-contíguos dos Estados Unidos (Havai e Mississippi), havendo ainda possibilidade de ocorrência em outros sete estados (ANTMAPS, 2024). *Camponotus atriceps* é caracterizada como espécie predominantemente noturna (LÓPEZ-RIQUELME *et al.*, 2006), generalista e frequentemente associadas a árvores em ambientes naturais e urbanos (CAMPOS *et al.*, 2006; DUTRA; WETTERER, 2008; ZORZENON *et al.*, 2011 (a,b)). A espécie ocorre comumente em dosséis florestais, estrato que recebe maior incidência de radiação solar e apresenta temperaturas relativamente mais elevadas em florestas tropicais (CAMPOS *et al.*, 2006; NEVES *et al.*, 2021).

Diante das perturbações e da conversão de ambientes naturais em áreas urbanas, colônias de formigas precisam ser capazes de realocar ninhos e se reorganizar espacialmente (MCGLYNN, 2012; MIDDLETON & LATTY, 2016), passando a ocorrer em regiões peridomiciliares e transitando de jardins para o interior de residências. Uma característica marcante de *C. atriceps* em ambientes urbanos é sua persistência (ZORZENON *et al.*, 2011 (a,b)), evidenciada pela reincidência e permanência das colônias mesmo após sucessivas tentativas de remoção (NIEMELÄ, 1999). Parte dessa persistência pode ser explicada pelas características poligínicas e polidômicas da espécie (BUENO *et al.*, 2017; RONQUE *et al.*, 2018), bem como a capacidade de gíneses se reproduzirem de maneira autônoma, possibilitando a fundação de novas colônias após cópula intranidal com machos aparentados, sem necessidade de voo nupcial (HEINZE *et al.*, 2002; SCHREMPF & HEINZE, 2007). Para atender aos objetivos propostos, duas colônias de *C. atriceps* foram mantidas e acompanhadas em laboratório: uma iniciada em janeiro de 2017 e outra em novembro de 2021, ambas monitoradas até 2024.

2.2. Local de estudo

O estudo foi conduzido no Laboratório de Ecologia do Adoecimento e Florestas (LEAF), da Universidade Federal de Ouro Preto (UFOP), MG, Brasil, o qual dispõe de biotério para criação e realização de experimentos. O laboratório é dividido em dois ambientes independentes e paralelos, com dimensões de 1,60 m × 1,95 m e 1,60 m × 1,65 m (Figura 1).

Nesse ambiente, as colônias de *C. atriceps* foram mantidas sob condições controladas de temperatura (25 °C) e umidade relativa (45%), monitoradas continuamente com termo-higrômetro automatizado. A temperatura foi controlada por meio de aquecedor a óleo (Britânia, 2000 W).

Figura 1 - Interior das duas salas do biotério com os ninhos artificiais com câmaras conectadas entre si sobre a bancada. No lado direito também é possível observar um aquecedor utilizado para manter a temperatura das salas.



Fonte: Autor

Considerando a capacidade de deslocamento de ninhos apresentada pelas formigas, foram construídos recipientes com tampas de acrílico, capazes de manter as colônias contidas. Cada recipiente correspondeu a uma câmara de ninho artificial. As câmaras foram revestidas com papel celofane vermelho e papel cartão preto, a fim de reduzir a incidência de luz e proporcionar condições mais adequadas para a espécie, que apresenta hábitos predominantemente noturnos.

Os ninhos artificiais foram construídos em recipientes transparentes, com fundo coberto por gesso ortodôntico tipo III, com conexões para fornecimento de alimento e para acoplamento de novas câmaras, quando necessário (Figura 2). O modelo de ninho artificial foi desenvolvido durante os primeiros meses de ambientação das colônias e posteriormente aperfeiçoado, até se mostrar adequado ao desenvolvimento de *C. atriceps*, podendo também ser aplicado à criação de outras espécies generalistas.

Figura 2 - Ninhos artificiais desenvolvidos para as colônias de formigas, com tampas plásticas (redondas) e de vidro (quadradas) que facilitaram a observação do interior.



Fonte: Autor

2.3. Colônias estudadas

Colônia 1: Desenvolvida a partir de uma rainha de *C. atriceps*, coletada em janeiro de 2017 em Belo Horizonte, MG, em ambiente doméstico próximo a um fragmento de mata. Entre 2017 a 2022, a rainha foi mantida em diferentes ninhos improvisados no laboratório, até a confecção de ninhos artificiais adequados. Durante esse período, produziu operárias, pupas e ovos (eventos que serão descritos nos resultados deste trabalho), os quais foram também transferidos para o ninho artificial em janeiro de 2022. Desde então, a colônia passou a ser mantida sob condições controladas.

Colônia 2: Foi coletada no município de Mariana, MG, em outubro de 2021. No momento da coleta, era composta por rainhas aladas, operárias maiores e menores, imaturos (ovos, larvas e pupas) e machos. Em função de sua estrutura populacional, foi classificada como colônia madura, com idade estimada mínima de dois anos, conforme critérios descritos por Hölldobler e Wilson (1990). Após aproximadamente dois meses de adaptação em recipientes plásticos na residência onde foi coletada, a colônia foi transferida para os ninhos artificiais do LEAF/UFOP, em janeiro de 2022, passando então a ser mantida sob condições controladas.

2.4. Manutenção das colônias de *C. atriceps* em laboratório: observação e descrição do Ciclo de vida

Após a transferência das colônias 1 e 2 para os ninhos artificiais em laboratório, estas passaram a receber recursos alimentares duas vezes por semana. O recurso alimentar fornecido consistiu em uma mistura de proteínas e carboidratos. A fração protéica foi composta por larvas picadas de *Zophobas morio* (Coleoptera), enquanto os carboidratos foram disponibilizados por meio de solução de mel diluída em água a 50%. Além do fornecimento de alimento, o desenvolvimento dos indivíduos e das colônias foi acompanhado regularmente, de modo a assegurar a saúde das colônias e verificar seu desenvolvimento.

Para o estudo da história de vida de *C. atriceps* em condições de laboratório, adotou-se o método *ad libitum* (DEL-CLARO; 2004) durante todo o período de desenvolvimento da colônia. Este método consiste na livre observação e registro de variáveis relevantes passíveis de verificação mais aprofundada. Por meio desse método, foram registrados eventos ocorridos desde o estabelecimento da colônia 1 e da colônia 2 até o período de manutenção sob condições controladas (2022–2024). Assim, observou-se as colônias livremente, geralmente durante o fornecimento de alimento (duas vezes por semana) e ocasionalmente ao longo do dia. As sessões de observação duraram, em média, de 45 minutos a 2 horas. Foi utilizada câmera (EOS Rebel T100 18-55mm f/3.5-5.6 IS II BR, Canon, T100 EF-S 18-) para registrar fotos e filmagens, construindo um banco de imagens que auxiliou nas descrições dos comportamentos observados. As imagens também foram empregadas para padronizar as observações sobre a distribuição interna de indivíduos e imaturos nos ninhos.

2.5. Manejo do lixo: organização espacial e estrutural do ninho, assepsia e manipulação de recursos internos

Para investigar comportamentos e estratégias relacionados à limpeza e à manutenção da saúde da colônia, foram monitoradas as lixeiras e o espaço interno das câmaras dos ninhos artificiais. A análise baseou-se em observação direta dos ninhos, complementada por vídeos e imagens registrados ao longo do experimento. Buscou-se identificar a ocorrência de comportamentos e a presença de compostos produzidos pelas formigas potencialmente associados à mitigação de patógenos. Adicionalmente, foram observados os comportamentos de manipulação de matéria orgânica no interior dos ninhos, visando caracterizar os processos de limpeza e organização interna.

A composição das lixeiras foi avaliada por meio de análise de espectrofotometria no infravermelho, utilizando amostra do lixo depositado pelas formigas.

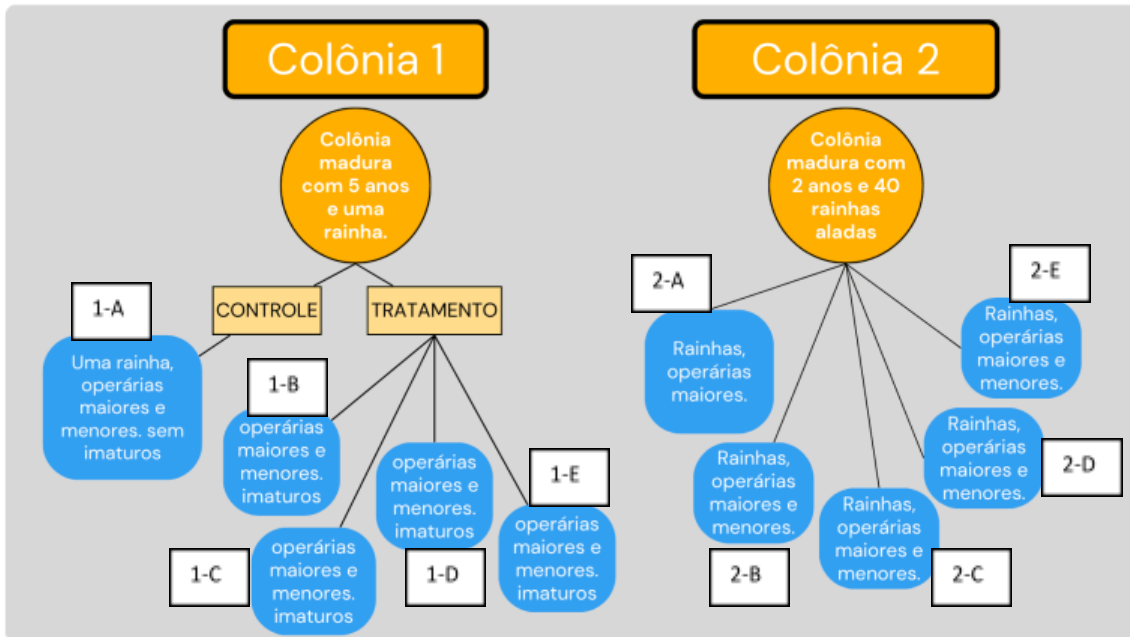
2.6. Comportamento polidômico e avaliação da sobrevivência das colônias com e sem rainhas por tabelas de vida

Para investigar a ocorrência de comportamento polidômico e o desenvolvimento de colônias de *C. atriceps* na presença e na ausência de rainha, em condições de laboratório, foram realizados experimentos de fragmentação das colônias. Esse procedimento teve como objetivo simular situações comuns em ambientes urbanos que podem ocasionar a destruição de ninhos e a separação de indivíduos. A fragmentação das colônias ocorreu em abril de 2022 (colônia 1) e em janeiro de 2022 (colônia 2), quando ambas já se encontravam em estágio considerado maduro.

O procedimento consistiu na subdivisão das colônias 1 e 2 em dez colônias experimentais (cinco fragmentos por colônia), conforme descrito a seguir:

- **Colônia 1:** foi dividida em um grupo controle (1-A), composto por uma rainha dominante — que substituiu a rainha fundadora — e quatro grupos (1-B a 1-E), formados por operárias de diferentes tamanhos e diferentes quantidades de imaturos (ovos, larvas e pupas), sem presença de rainhas (Figura 3).
- **Colônia 2:** foi subdividida em cinco grupos experimentais, todos contendo operárias de diferentes categorias morfológicas (menores à maiores) e rainhas em diferentes quantidades, organizados da seguinte forma: 2-A (três rainhas); 2-B (quatro rainhas); 2-C (duas rainhas); 2-D (três rainhas); 2-E (trinta rainhas) (Figura 3).

Figura 3 - Desenho amostral do experimento de fragmentação de colônia.



Fonte: Autor

Para obtenção dos dados, adotou-se o método de quantificação e descrição da estrutura populacional completa (adultos, imaturos e reprodutivos) de todos os fragmentos das colônias 1 e 2. O procedimento foi aplicado ao longo do tempo, conforme metodologia proposta por Tschinkel (2011) e Murdock & Tschinkel (2015), possibilitando a elaboração de tabelas de vida. O experimento teve duração de 12 meses (janeiro de 2022 a janeiro de 2023). Durante esse período, foram registrados semanalmente os números de indivíduos em todas as fases de desenvolvimento. As categorias consideradas incluíram reprodutivos, operárias maiores e menores, ovos, larvas de 1º a 4º instares e pupas. As quantificações foram realizadas manualmente, com auxílio de contador manual. O monitoramento comportamental e do desenvolvimento das colônias após a fragmentação seguiu a mesma frequência.

Durante o experimento, todas as colônias foram mantidas sob as mesmas condições e receberam os mesmos recursos. A alimentação foi oferecida uma vez por semana e consistia em 4 ml de água, 4 ml de solução de mel e água (50%) e 0,68 gramas de tenébrio picado.

Para avaliar o efeito do tempo (tempo_dias) e do grupo (grupo) sobre a abundância das formigas, foram ajustados modelos lineares generalizados mistos (GLMM) com distribuição de Poisson com correção binomial negativa, devido à presença de superdispersão dos dados. Apresentou-se os resultados dessas análises em gráficos de regressão linear tendo o tamanho da colônia (representando abundância) como variável resposta e o tempo (em dias)

como variável explicativa contínua, aplicados para cada grupo (fragmentos das colônias 1 e 2, com e sem rainhas).

Todas as análises e gráficos produzidos nesta etapa foram confeccionados utilizando o software livre R (R Core Team, 2023). Além disso, com os dados de contagem de formigas, produziu-se tabelas de vida e gráficos correspondentes para cada fragmento de colônia no Microsoft Excel.

2.7. Análise do comportamento da colônia diante de variações térmicas nas extremidades do ninho

Para verificar se ocorreu o deslocamento da colônia em função do calor, realizou-se experimentos de manipulação térmica em um ninho artificial. O experimento foi conduzido em 2019 com a colônia 1 de *Camponotus atriceps* (já madura), composta por 1.274 operárias, 348 operárias maiores, 23 rainhas e três machos. O procedimento consistiu na criação de um gradiente térmico, aplicando calor na extremidade de um ninho artificial avaliando-se o deslocamento da colônia e sua dinâmica populacional ao longo do tempo e da variação da temperatura.

Inicialmente, o ninho foi transferido para um recipiente contendo quatro câmaras conectadas entre si (Figura 1), onde se realizou a experimentação. Antes do início do experimento, a colônia passou por um período de aclimatação de 20 dias, mantida sob condições naturais: temperatura entre 26 °C e 28,5 °C, fotoperíodo de 12/12 h e umidade relativa do ar entre 48% e 55%. Durante esse período, as formigas foram alimentadas duas vezes por semana com 1,3 g de larvas picadas de *Zophobas morio* e 4 mL de solução aquosa de mel a 50%.

Após essa fase, a colônia foi mantida nos mesmos recipientes, agora dispostos linearmente em duas salas diferentes, mantendo as quatro câmaras conectadas (Figura 1). Iniciou-se então uma nova etapa de aclimatação térmica, mantendo a colônia a 20 °C por 24 horas, para promover adaptação a um padrão térmico pré experimento. Passadas 24 horas, instalamos uma fonte de calor (aquecedor a óleo Britânia 2000W) próxima à câmara 1. Na extremidade oposta (câmara 4), posicionamos blocos de gelo para criar uma zona de resfriamento. As câmaras 2 e 3, situadas entre as extremidades, representaram zonas intermediárias de temperatura, cujas temperaturas não foram mensuradas diretamente.

O monitoramento térmico foi realizado pela instalação de termômetros eletrônicos com sensores de temperatura baseados em Arduino nas câmaras 1 e 4 (SILVA et al., 2018). A

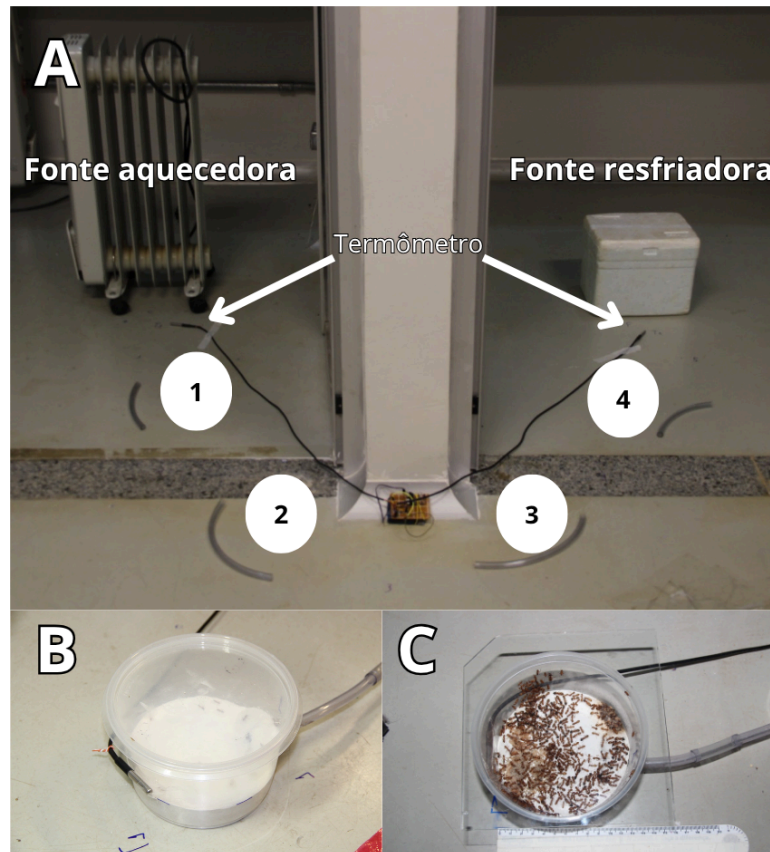
partir de 20°C, a temperatura foi ajustada gradualmente: a cada duas horas, a câmara 1 foi aquecida cerca de 2°C e a câmara 4 resfriada cerca de 2°C. Essa variação progressiva continuou até atingir 42°C na câmara 1 (temperatura máxima) e 0°C na câmara 4 (temperatura mínima). O experimento teve duração aproximada de 14 horas.

Durante esse período, a posição de operárias, rainhas e imaturos foi registrada por meio de fotografias obtidas a cada duas horas. Além da movimentação da colônia como um todo, analisamos separadamente o comportamento das rainhas e gines. As imagens foram subdivididas em quadrantes para a contagem dos indivíduos, utilizando um contador manual numérico analógico de quatro dígitos.

Para avaliar os efeitos da variação da temperatura sobre o comportamento das formigas, foram conduzidas análises estatísticas separadas para dois contextos: aquecimento e resfriamento. Em ambos, aplicamos uma regressão logística com ajuste quasibinomial, utilizando como variável dependente a proporção de formigas que se deslocaram em direção à câmara aquecida. Essa abordagem permitiu estimar a probabilidade de deslocamento da colônia em função da variação da temperatura.

Os resultados foram representados em gráficos de regressão linear, tendo a probabilidade de deslocamento da colônia em direção a fonte de calor como variável resposta e a variação da temperatura por tempo (°C/h) como variável preditora. As análises e as representações também foram realizadas para cada casta de formigas: Operárias maiores, Operárias menores, Rainhas e para o conjunto total de indivíduos. Em seguida, utilizando a mesma modelagem, comparamos os dois experimentos (aquecimento × resfriamento) para verificar em quais condições ocorre maior efeito da temperatura sobre o descolamento da colônia. As análises e os gráficos foram realizados no software livre R (R Core Team, 2023), utilizando os pacotes dplyr, broom, ggplot2 e patchwork para modelagem e visualização dos resultados.

Figura 4 - Estrutura utilizada no experimento com indução de calor: **A)** Fontes aquecedora (à esquerda) e refrigeradora (à direita), com câmaras interligadas por tubos plásticos (onde as formigas transitavam), dispostas nas posições 1, 2, 3 e 4. O termômetro do sistema Arduino teve seus eletrodos conectados às câmaras 1 e 2 (setas brancas); **B)** Câmara vazia com o eletrodo do termômetro acoplado e; **C)** Câmara ocupada pelas formigas.



Fonte: Autor

3. RESULTADOS

3.1. Ciclo de vida de *Camponotus atriceps* (colônia 1)

Com base em observações sistemáticas, registros fotográficos e vídeos, o ciclo de vida da colônia 1 em laboratório foi descrito e caracterizado em forma de etograma (Tabela 1).

Tabela 1: Etograma elencando comportamentos importantes que foram observados ao longo das manutenções das colônias.

Etograma geral de <i>Camponotus atriceps</i> – Ciclo de vida em laboratório				
Nº	Comportamento observado	Categoria Comportamental	Fase do ciclo de vida	Observação / Contexto
1	Formação de lixeira	Limpeza / Manejo de resíduos	Fundação e todo o ciclo	Incluindo asas da rainha, restos de casulos e alimentos
2	Trofalaxia entre operárias e com a rainha	Comunicação / Cuidado social	Fase ergonômica e maturidade	Desde primeiros dias pós-fundação até maturidade
3	Toques de antenas e patas	Comunicação / Reconhecimento social	Fase ergonômica e maturidade	Principalmente ao redor da rainha e durante cuidado com imaturos
4	Forrageio	Exploração / Busca de recursos	A partir do 3º dia após chegada ao laboratório	Intensificado ao longo do crescimento da colônia
5	Defesa da entrada do ninho	Defesa territorial	A partir do 6º dia em laboratório	Operárias maiores passam a exercer essa função
6	Cuidado com imaturos (transporte, empilhamento)	Cuidado parental / Termorregulação	Durante todo o ciclo	Incluindo transporte pós-oviposição e reorganização térmica
7	Assistência à rainha na postura de ovos	Cuidado parental / Cooperação	Fase ergonômica e maturidade	Coleta de ovos diretamente do gaster da rainha
8	Auxílio no nascimento de operárias (remoção de casulos)	Cuidado parental	Durante todo o ciclo	Incluindo remoção de teneais recém-eclodidas
9	Transporte de cascas de casulo para a lixeira	Limpeza / Manejo de resíduos	Pós-nascimento de novas operárias	Registro de aumento do volume de casulos nas lixeiras
10	Crescimento e diferenciação de operárias	Crescimento populacional / Polimorfismo	Ao longo do desenvolvimento	Aumento no tamanho médio das operárias maiores e menores
11	Produção de alados (machos e rainhas)	Reprodução / Maturidade	A partir do 14º ao 19º mês	Emergência de machos, gines e novos indivíduos alados
12	Formação de círculos de operárias ao redor da rainha	Cuidado social / Proteção da rainha	Fase de maturidade	Observadas durante interações tróficas
13	Distribuição espacial diferenciada (imaturos, rainha e lixo)	Organização espacial interna	Todo o ciclo	Separação clara entre área de criação e lixeira

Fonte: Autor

A colônia 1 originou-se de rainha coletada em 2017 e apresentava sete operárias (comprimento médio de 6,8 mm), cinco larvas, três pupas e nove ovos. O recipiente utilizado nas primeiras semanas já apresentava formação de lixeira, onde estavam as asas removidas da rainha. Essa composição permitiu estimar a idade da colônia (compatível com aproximadamente dois meses de desenvolvimento no momento de chegada ao laboratório). A rainha, os ovos, as larvas e as pupas encontravam-se agrupados em um dos lados do recipiente, enquanto a lixeira, contendo detritos e restos, localizava-se no lado oposto (Figura 5).

Figura 5: Primeira rainha de *C. atriceps*, alojada em laboratório. Colônia estabelecida em pote de vidro onde se observa separação na posição dos imaturos com relação a detritos que configuram lixeira.



Fonte: Autor

3.1.2 Fase ergonômica

As primeiras operárias da colônia apresentaram baixa variação de tamanho (6,7–6,9 mm) e permaneciam predominantemente próximas à rainha, realizando trofalaxia e interações por contato antenal e de patas. Essas operárias dedicavam-se ao cuidado dos primeiros imaturos e à remoção de resíduos no interior do ninho. Três dias após a chegada ao laboratório, registrou-se pela primeira vez o comportamento de forrageio e, após seis dias, o comportamento de defesa da entrada do ninho por uma operária.

Após dois meses, operárias maiores (7,2 mm) foram observadas fora do ninho, exercendo forrageio ou proteção da entrada da colônia. Nesse período, a segunda geração da colônia já havia emergido. A proporção de operárias menores manteve-se superior à de operárias maiores, padrão constante ao longo de todo o ciclo de vida da colônia.

Com o avanço da fase ergonômica, observou-se intensificação da limpeza do ambiente interno dos ninhos artificiais, acompanhando o aumento no número de operárias.

Paralelamente, verificou-se aumento progressivo no tamanho médio corporal das operárias maiores. No sexto mês de vida, operárias maiores apresentavam comprimento médio de 8,42 mm, enquanto operárias menores apresentavam média de 6,9 mm.

Após nove meses, a colônia totalizava 460 operárias, representando aumento superior a 6.000% em relação ao início do desenvolvimento em laboratório. Nesse período, registrou-se novo aumento no tamanho médio das operárias maiores (9,42 mm) e das menores (7,2 mm).

Após um ano de vida, a colônia havia produzido mais de 200 operárias maiores e aproximadamente 1.000 operárias menores. No momento da contagem, permaneciam vivas cerca de 170 operárias maiores e 800 operárias menores.

O tratamento direcionado à rainha foi contínuo, caracterizado pela formação de um círculo de operárias ao seu redor (registro em vídeo). Esse comportamento foi registrado pela primeira vez quando a colônia apresentava dez meses de idade (Figura 6).

Figura 6: Rainha (ao centro) sendo assistida pelas operárias ao seu redor dispostas em círculo.



Fonte: Autor

Operárias em situação de atendimento, realizavam trofalaxia com a rainha e interações por contato antenal e de patas. Também foi registrada assistência à rainha durante a postura de ovos. Os ovos recém-postos eram coletados diretamente do gaster da rainha e depositados em pilhas próximas aos demais imaturos no interior do ninho.

Imaturos estiveram presentes ao longo de todas as fases de desenvolvimento da colônia, desde as primeiras semanas até a maturidade. Pupas também estiveram presentes durante todo o momento, e eram armazenadas em diferentes quantidades. O nascimento de novas operárias, registrado em vídeo, foi caracterizado pela remoção da casca pupal por operárias em atividade, nascidas em gerações anteriores. Na observação, o processo envolveu diferentes tarefas: a casca pupal foi cortada e removida cuidadosamente por duas operárias, após, uma terceira operária transportou a casca até a lixeira, enquanto outras duas auxiliaram a teneral a sair do casulo. O indivíduo recém-emergido apresentava movimentos lentos e descoordenados em comparação às demais operárias, e seu deslocamento era acompanhado por quatro a cinco operárias, que realizavam toques antenais e mandibulares, caracterizando comportamento de suporte. Gradualmente, a teneral adquiriu maior coordenação motora, até atingir padrão de movimentação semelhante ao das demais operárias.

A coloração inicial era mais clara e esbranquiçada, contrastando com o padrão amarelo e preto das operárias adultas. Em poucas horas, o corpo adquiriu o tom típico da colônia: operárias menores com coloração amarela e gaster apresentando faixas de amarelo a amarelo-escuro e preto, e operárias maiores com cabeça preta e listras do gaster bem definidas, alternando tons de amarelo e preto. Essa rápida mudança de coloração dificultava o acompanhamento de indivíduos recém-emergidos, que se misturavam às demais operárias (Figura 7).

Nas lixeiras das colônias, além de indivíduos mortos, também eram depositados restos de alimento e algodão proveniente dos eppendorfs utilizados no fornecimento de recursos úmidos.

Figura 7 - Abaixo, operárias menores de *Camponotus atriceps* realizando trofalaxia. À direita, operárias maiores (com a cabeça preta) e menores realizando toques de patas e antenas.



Fonte: Autor

A capacidade de armazenar pupas, associada à reposição contínua de indivíduos pelas operárias responsáveis pelo cuidado dos imaturos, permitiu à colônia responder de forma eficiente a perturbações no ninho, por meio da rápida reposição de operárias. Esse processo era evidenciado pelo aumento no volume de cascas de casulos nas lixeiras. Padrão semelhante foi registrado após a ampliação do espaço disponível no ninho artificial. Na ausência da rainha no ninho, também foram observados restos de casulos nas lixeiras, indicando que as larvas continuaram a se desenvolver e a eclodir mesmo distantes da rainha.

3.1.3. Maturidade e reprodução

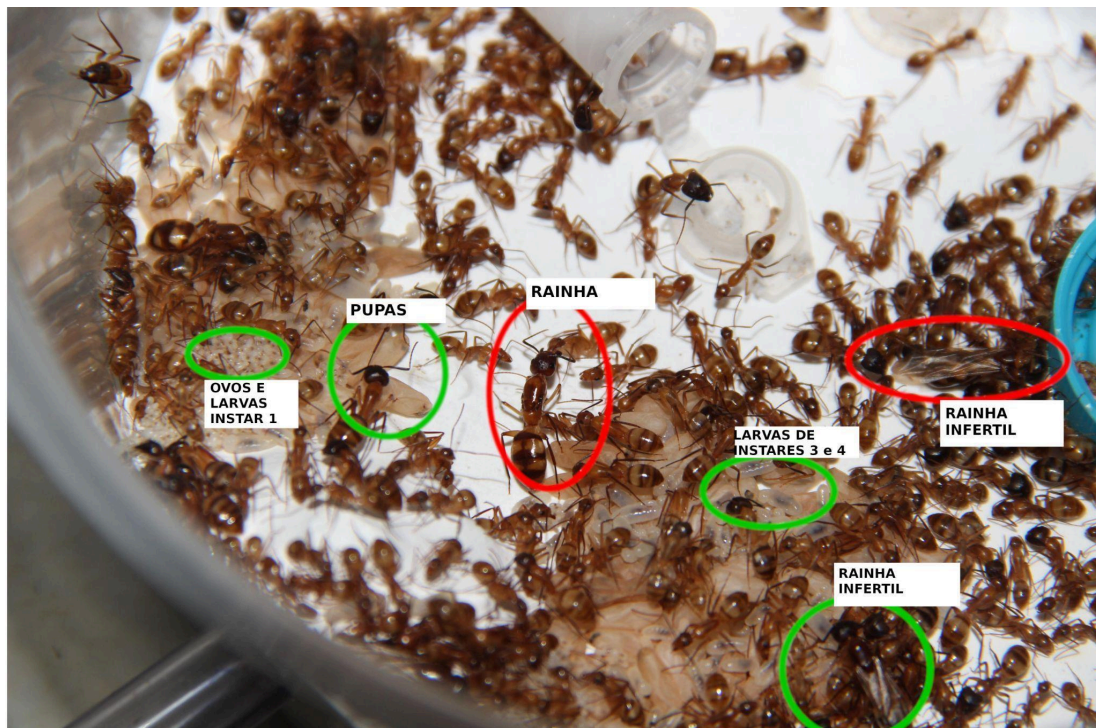
Aos 17 meses de idade, a colônia atingiu o início da fase de maturidade, evidenciado pelo início do desenvolvimento de indivíduos alados. Nesse momento, a colônia era composta por 1.349 operárias menores e 187 operárias maiores.

Aos 18 meses, em 12 de maio de 2018, foram observadas seis pupas com aproximadamente 12 mm de comprimento, além de larvas de tamanho semelhante. Cinco dias depois, registrou-se o surgimento dos dois primeiros machos. Assim como as operárias, os machos apresentaram coloração pálida logo após a eclosão, adquirindo em poucas horas o padrão de coloração típico da colônia. Esses machos apresentaram comprimento médio de 8,37 mm e 8,71 mm.

Aos 19 meses, observou-se que pupas maiores, com cerca de 12 mm, originaram as primeiras rainhas (gines) da colônia, caracterizando a primeira geração reprodutiva. Durante essa avaliação, foram registradas quatro gines desenvolvidas e o surgimento de uma quinta no momento da observação. O nascimento das gines ocorreu com auxílio de operárias, de forma semelhante ao observado para os demais indivíduos. Assim como operárias e machos, as gines recém-emergidas apresentavam coloração pálida. No mesmo dia, surgiram outros dois machos, totalizando quatro indivíduos dessa casta.

O surgimento de indivíduos reprodutivos, como machos e gines, marca a maturidade da colônia e indica o início do processo de fundação de novos ninhos (Figura 8). Com 23 meses de desenvolvimento, a colônia apresentava 732 operárias menores, 197 operárias maiores e 27 rainhas jovens prontas para o voo nupcial e subsequente fundação de novas colônias (Figura 8). Os machos foram observados pela última vez nesse período, indicando permanência aproximada de seis meses na colônia.

Figura 8: Rainha (ao centro) realizando trofalaxia com uma de suas operárias menores. Ao lado direito rainhas jovens inférteis com asas. No lado esquerdo, larvas de primeiro e segundo instares e ovos. Ao lado direito, larvas de terceiro e quarto instares. Abaixo de todas as operárias e larvas, pilhas de pupas.



Fonte: Autor

Figura 9 - A) Macho (azul) da colônia em meio a imaturos e operárias; B) Rainha (vermelho) com suas operárias maiores, menores e jovens rainhas inférteis.



Fonte: Autor

3.1.4. Informações complementares ao ciclo de vida

Em julho de 2019, aos 32 meses de idade, a colônia atingiu o ápice populacional, com 2.318 operárias, o maior contingente registrado desde o início do desenvolvimento. Estimou-se que a rainha fundadora produziu mais de 10.000 operárias ao longo do ciclo de vida da colônia, incluindo aquelas perdidas por causas naturais ou associadas à dinâmica de manutenção do ninho. Esse dado evidencia a elevada capacidade de postura da rainha e a eficiência das operárias em sustentar o crescimento populacional até a maturidade da colônia.

3.2. Manejo do lixo: organização espacial e estrutural do ninho, assepsia e manipulação de recursos internos

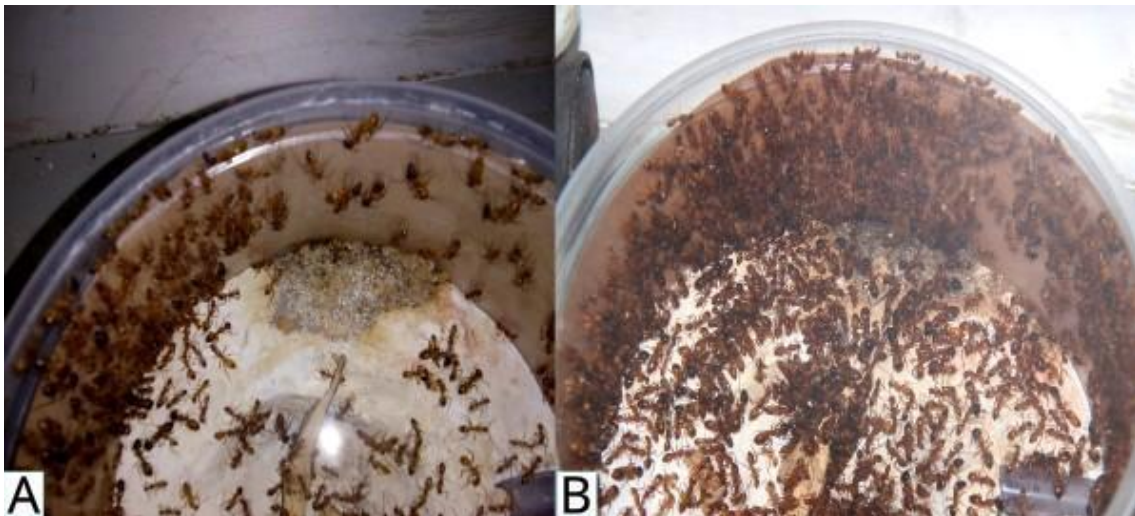
A colônia manteve manejo contínuo dos resíduos produzidos desde o início do desenvolvimento. Em um espaço confinado de 5 cm de diâmetro, a rainha e os imaturos permaneciam em um dos lados, enquanto os resíduos eram depositados no lado oposto (Figura 5). Inicialmente, observou-se padrão de alocação de resíduos misturados (asas da rainha fundadora, restos de alimento, cascas pupais e excreções fisiológicas), sempre mantidos afastados dos imaturos.

Esse padrão de organização foi mantido ao longo de todo o desenvolvimento da colônia, apresentando flexibilidade quanto à posição das lixeiras nas câmaras do ninho artificial e quanto à assepsia do espaço interno. A assepsia foi evidenciada pela ação das operárias ao esguichar ácido fórmico sobre as superfícies das câmaras.

Observações mais detalhadas desse comportamento foram realizadas quando a colônia possuía seis meses de idade e 53 operárias. Nesse período, registrou-se contaminação fúngica na superfície de uma das câmaras, a qual foi controlada pelas próprias formigas. Durante esse evento, observou-se, entre os resíduos, a presença de uma substância resinosa, que se manteve constante nas lixeiras nos meses subsequentes de desenvolvimento.

Também foi observado que as lixeiras eram trocadas de posição ao longo do tempo, possivelmente como forma de otimizar o uso do espaço no interior do ninho.

Figura 10 - A) Câmara sendo usada pelas operárias para deposição de lixo. B) Câmara sendo usada para ocupação pelas próprias operárias.



Fonte: Autor

Quando a colônia alcançou nove meses de idade, com cerca de 450 operárias, as lixeiras estavam distribuídas em duas câmaras, de forma relativamente desorganizada. Essas lixeiras eram compostas por operárias mortas espalhadas pela câmara, além de detritos, restos fisiológicos e resíduos alimentares, depositados e compactados em outra porção separada.

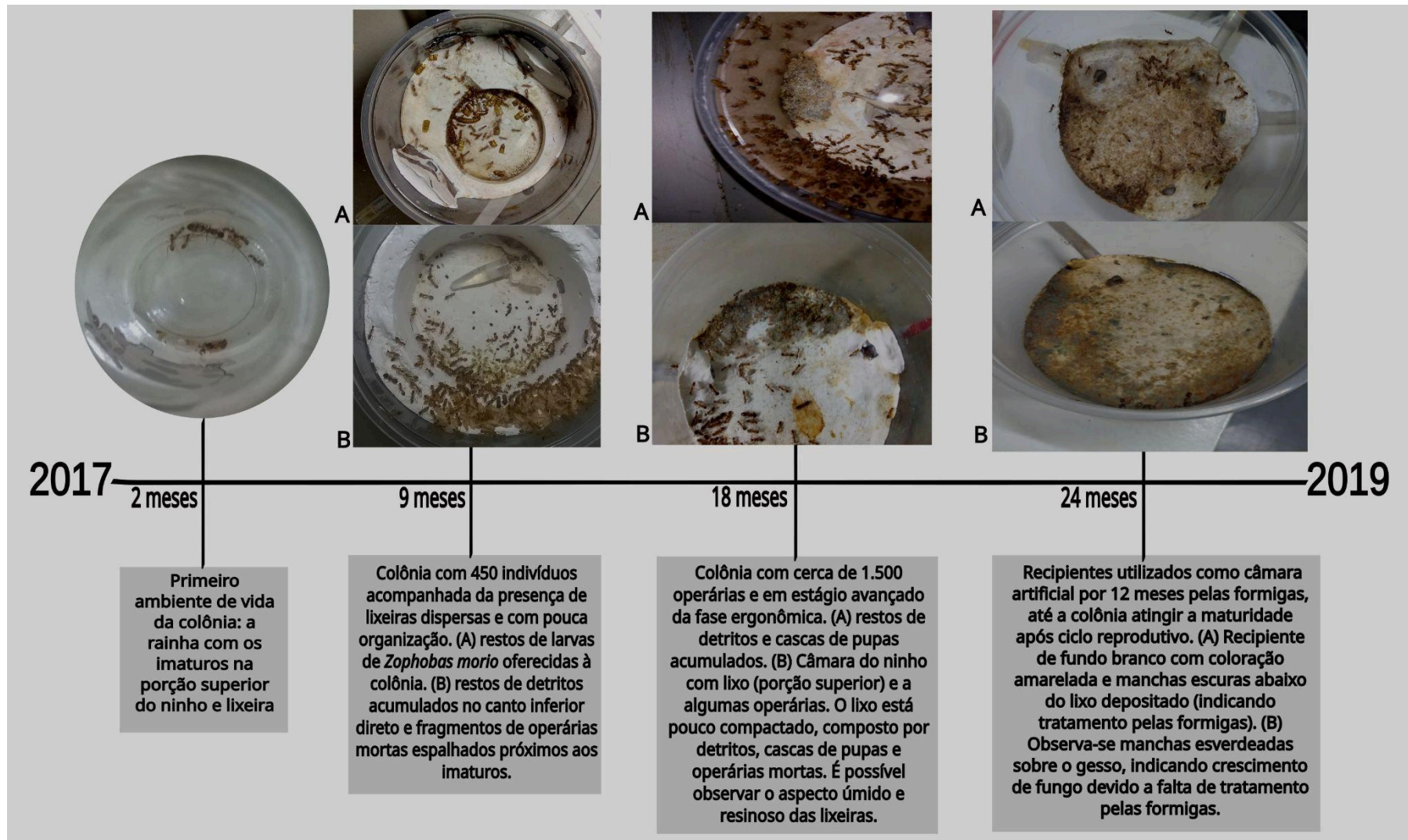
Aos dois anos de idade, com aproximadamente 1.500 operárias e após a conclusão de um ciclo de vida da colônia, a disposição e a organização das lixeiras apresentavam diferenças significativas. Nesse estágio, a colônia passou a utilizar maior número de espaços do ninho

para descarte de resíduos, e a separação do lixo tornou-se mais sistemática. Foram observadas lixeiras distintas: uma destinada a detritos secos e restos de indivíduos, e outra contendo resíduos compactados, organizados em camadas evidenciando separação por nível de umidade.

Nessas lixeiras estratificadas, a superfície permanecia mais seca, enquanto as camadas inferiores eram úmidas e apresentavam substância de aspecto resinoso. O manejo e a organização das lixeiras pelas operárias resultaram em manchas nas câmaras do ninho artificial, evidenciadas nas imagens registradas entre nove e 24 meses, que mostram a progressiva cobertura do fundo branco de gesso por essas manchas (Figura 11 – 24 meses).

Após o amadurecimento da colônia, observaram-se lixeiras mais compactas, com aspecto resinoso seco, possivelmente associado à aplicação de ácido fórmico. Em recipientes de fundo branco utilizados por longos períodos, verificou-se coloração amarelada e manchas mais escuras nas áreas de deposição de lixo (Figura 11 – 24 meses – A). Recipientes utilizados pelas formigas e posteriormente isolados, sob as mesmas condições ambientais e sem receber tratamento, apresentaram crescimento fúngico, evidenciado por manchas acinzentadas (Figura 11 – 24 meses – A).

Figura 11 - Representação do uso do espaço interno das câmaras e distribuição das lixeiras de acordo com a idade da colônia.



Fonte: Dados do trabalho

Na câmara destinada ao cuidado de ovos e imaturos (berçário), registrou-se resposta comportamental ao surgimento acidental de fungos, evidenciando comportamento de assepsia e limpeza do ninho. As operárias evitaram utilizar o espaço próximo ao fungo durante seu desenvolvimento e propagação, inclusive para deposição de resíduos.

O fungo surgiu no sexto mês de vida da colônia, 13 dias após a inserção da câmara berçário. Nesse período, iniciou-se o depósito de lixo atrás do Eppendorf utilizado para fornecimento de água. Vinte dias após a inserção da câmara, observou-se início do crescimento fúngico na área de fornecimento de água, identificado pelo escurecimento do gesso. Cinquenta dias depois, quando a colônia completava sete meses, o crescimento fúngico era claramente visível. Nesse momento, os imaturos foram deslocados para o lado oposto da câmara, afastando-se da área contaminada.

Pela quantidade de água observada no Eppendorf no momento da renovação, constatou-se que as operárias haviam deixado de utilizar a água fornecida nesta câmara. Com 75 dias, ovos, larvas e demais imaturos foram transferidos para outra câmara, enquanto a mancha fúngica ocupava cerca de metade do espaço.

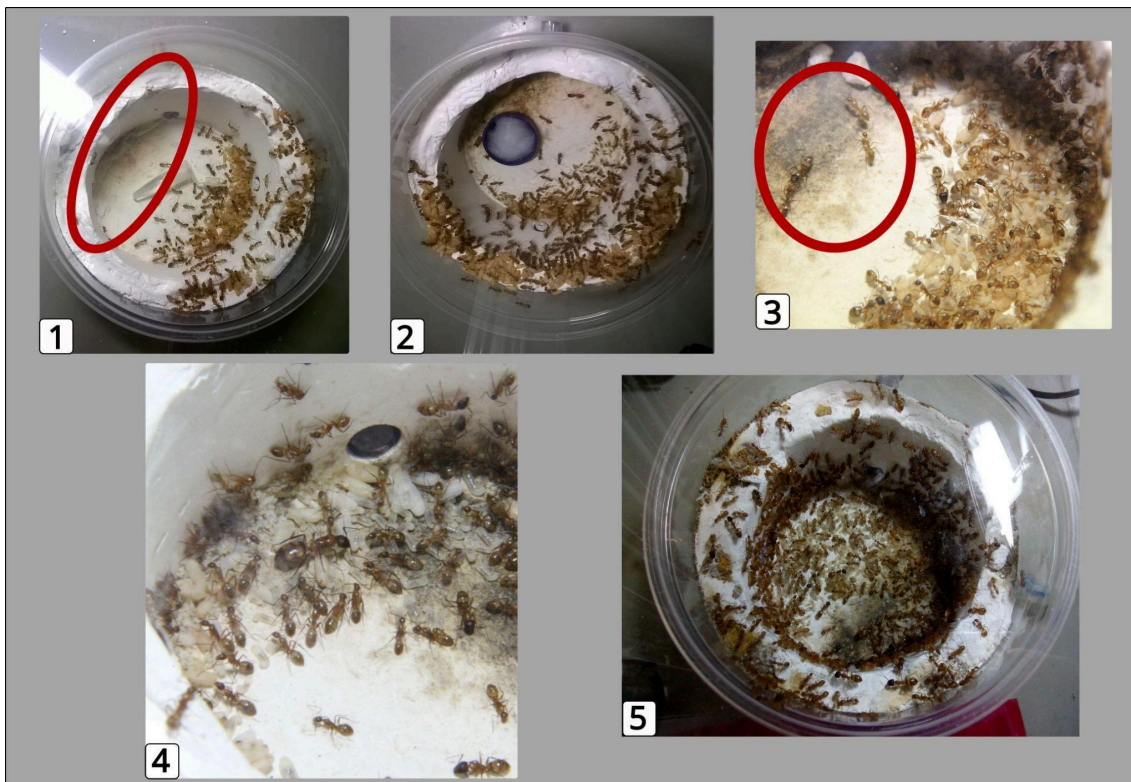
Observou-se, então, o surgimento de pequenas manchas amareladas entre e ao redor da mancha fúngica. A partir desse momento, operárias que permaneceram na câmara contaminada foram observadas caminhando sobre a mancha e, ocasionalmente, mordendo o gesso. Além disso, exibiram comportamento de inclinação do gáster sobre a área contaminada.

Aos 120 dias de vida da colônia, a mancha fúngica havia estagnado, com o seu crescimento interrompido. O comportamento das operárias nas câmaras berçário e nas conexões entre elas também se modificou, alternando entre prestar assistência às larvas e caminhar inquietamente sobre a mancha. A rainha também apresentou comportamento atípico, transitando entre diferentes locais do ninho.

Com 125 dias após o início da contaminação (11 meses de idade), o número de operárias na câmara aumentou para cerca de 50 indivíduos, e 17 larvas encontravam-se distribuídas, porém fora da área contaminada. Dez dias depois, com 135 dias de contaminação, foram contabilizadas aproximadamente 500 formigas na câmara. Com 150 dias (13 meses de idade), havia cerca de 550 operárias distribuídas por todo o espaço, ocupando

integralmente a câmara. Os imaturos encontravam-se no fundo da câmara, sobre a área anteriormente afetada pelo fungo. Assim, registrou-se o retorno espontâneo da colônia à câmara berçário, com realocação dos imaturos para o espaço previamente contaminado. Após esse evento, observou-se que o fundo de gesso das câmaras onde geralmente eram fornecidos recursos úmidos, sendo as mais suscetíveis à contaminação e nas quais também se registrava a deposição de substância resinosa amarelada, não apresentava sinais de contaminação (Figura 12).

Figura 12 – Progressão temporal do crescimento fúngico e da reorganização espacial da colônia. 1) Colônia com 8 meses: fungo em desenvolvimento inicial na porção superior esquerda da câmara. 2) Colônia com 9 meses: aumento significativo da mancha fúngica. 3) Colônia com 10 meses: fungo ocupando quase metade da câmara, aproximando-se da região onde os imaturos eram depositados, com manchas amareladas associadas. 4) Colônia com 11 meses: crescimento fúngico estagnado e indivíduos utilizando todo o espaço da câmara, independentemente da área previamente contaminada. 5) Colônia com 13 meses: elevada densidade de operárias distribuídas por todo o espaço, incluindo a região anteriormente ocupada pelo fungo.

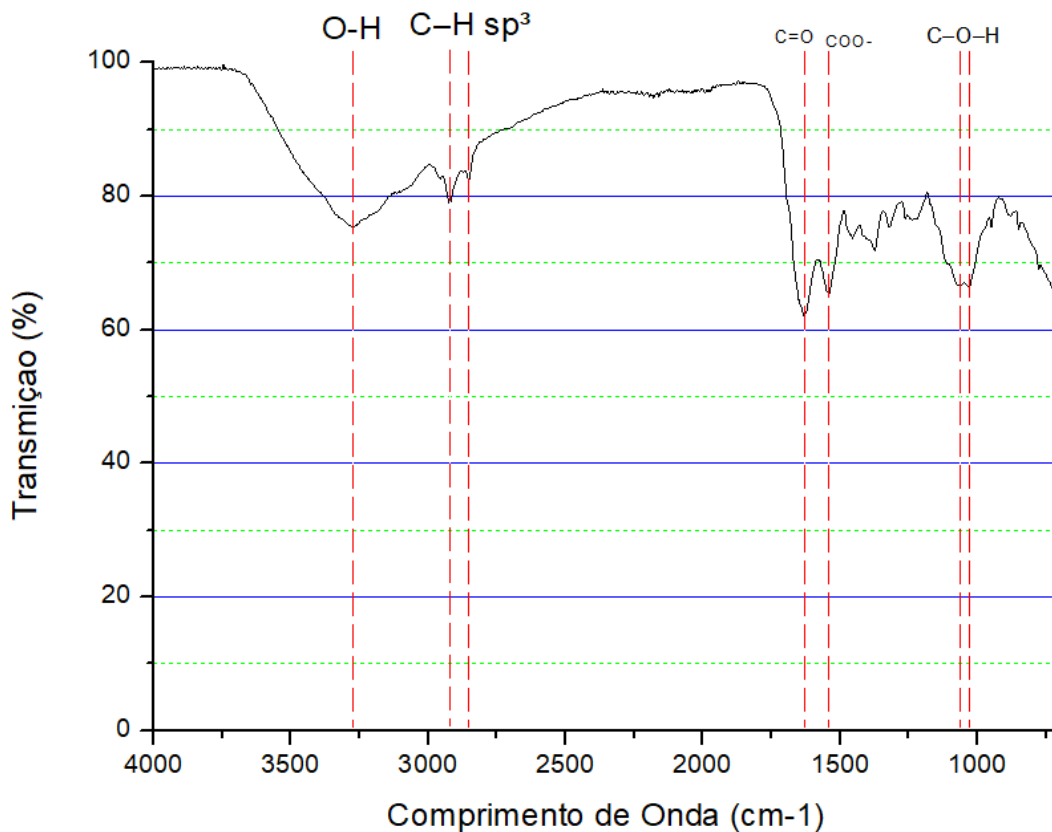


Fonte: Autor

3.2.1. Composição das lixeiras

Foi utilizada espectrofotometria no infravermelho para identificar os principais picos de absorção e associá-los a possíveis grupos funcionais presentes nos detritos produzidos pela colônia (Gráfico 1). A análise foi realizada a partir de amostra pura do lixo da colônia, representada em gráfico no qual o eixo X corresponde ao número de onda (cm^{-1}) e o eixo Y à porcentagem de transmitância (%T).

Gráfico 1: Análise de espectrofotometria do infravermelho, indicando as substâncias mais relevantes presentes na amostra.



Fonte: Análise realizada no Laboratório de Espectroscopia na Região do Infravermelho, Universidade Federal de Ouro Preto (UFOP)

Tabela 2: Atribuições de prováveis substâncias detectadas na amostra.

Nº	Posição aproximada (cm ⁻¹)	Atribuição provável	Observação
1	~3300 (larga)	Estiramento O–H (ácidos carboxílicos, álcoois)	Largura da banda compatível com O–H fortemente ligado por pontes de hidrogênio, como em ácidos carboxílicos.
2	~2950 e ~2850	Estiramento C–H sp ³	Característico de cadeias alifáticas.
3	~1715–1720	Estiramento C=O (ácido carboxílico)	Compatível com ácido fórmico e outros ácidos carboxílicos.
4	~1580–1560	Estiramento assimétrico COO ⁻ (carboxilato)	Sugere possível presença de sais de formiato.
5	~1360–1350	Estiramento simétrico COO ⁻ (carboxilato)	Se confirmado em par com a banda de 1560 cm ⁻¹ , reforça a hipótese de formiato.
6	~1050–1000	Estiramento C–O (ácidos, álcoois, ésteres)	Compatível com grupo carboxílico e/ou polissacarídeos presentes no material.

Fonte: Análise realizada no Laboratório de Espectroscopia na Região do Infravermelho, Universidade Federal de Ouro Preto (UFOP)

O espectro de infravermelho da amostra de resíduos da colônia indicou as principais bandas observadas:

- 3271 cm⁻¹ – banda atribuída ao estiramento O-H, associada à presença de álcoois ou ácidos carboxílicos.
- 2950–2850 cm⁻¹ – banda correspondente ao estiramento C–H sp³, comumente encontrada em alcanos, podendo representar a presença de outros compostos além do ácido fórmico.
- 1628 cm⁻¹ – pico indicativo de carbonila (C=O), o que, em conjunto com a banda de 3271 cm⁻¹, reforça a presença de ácidos carboxílicos.
- 1538 cm⁻¹ – banda associada ao grupo carboxilato (COO⁻), sugerindo a presença de sais de ácido fórmico.
- 1080–1020 cm⁻¹ – banda representante da flexão C-O-H ou ao estiramento secundário C-O, ambos reforçando a presença de ácido carboxílica na amostra.

As análises espectroscópicas revelaram sinais característicos de ácidos carboxílicos, como destaque para as bandas de O–H (3271 cm⁻¹), C=O (1628 cm⁻¹) e o COO⁻ (1538 cm⁻¹). As bandas entre 1080–1020 cm⁻¹ confirmam a presença de grupos funcionais típicos de ácido fórmico, sugerindo que esse composto, ou seus sais, está entre os principais constituintes químicos da colônia.

3.3. Comportamento polidômico e avaliação da sobrevivência das colônias com e sem rainhas por tabelas de vida:

Camponotus atriceps, sob condições de 26 °C e umidade de 50%, apresentou resiliência após a fragmentação dos ninhos em novos ambientes controlados, bem como capacidade de fundação de colônia isoladamente ou em conjunto, além de competição entre as irmãs. A Tabela 3 apresenta síntese comparativa dos comportamentos gerais observados entre os tratamentos.

Tabela 3: Síntese dos comportamentos observados nas duas colônias de *Camponotus atriceps* após o processo de fragmentação. Em ambas as colônias, foram registradas respostas comportamentais distintas entre as sub-colônias derivadas de um mesmo grupo original.

Comportamento/ Descrições	Colônia									
	C. atriceps 1					C. atriceps 2				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
Rainhas mortas por aparente conflito parental	entre irmãs após evento reprodutivo	NA	NA	NA	NA					X
Resposta a condições variáveis (regeneração)	X									
Limpeza do ninho e formação de lixeiras	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Regeneração da colônia sem rainha	NA									
Apresentou ovos fertilizados	X									
Parceria momentânea com irmãs	NA					X	X	X	X	X
Manutenção dos genes sem presença de rainhas	X					X	X	X	X	X
Operárias maiores pondo ovos (não fertilizados)		X	X	X	X					

*NA= não se aplica / X= ocorrência / espaço em branco = não observado

Fonte: Dados do trabalho

O desenvolvimento das colônias foi registrado em tabela de vida e representado por séries temporais. Por meio das séries foi possível acompanhar o desempenho das colônias e das rainhas individualmente. Todas as formigas mortas foram contadas, mas não foram consideradas nas análises.

Tabela 4 - Contagens de toda estrutura populacional da colônia feita para *C. atriceps* 1, considerando todos os indivíduos presentes nos estágios de desenvolvimento Também estão indicadas as condições experimentais e recursos em que a colônia foi submetida. Cada linha da tabela corresponde a um dia de coleta e registro dos dados. Abreviações: Op (-): operárias menores; Op (+): operárias maiores; Rai: rainhas; Mch: machos;

Data	Ovos (Nº)	Larvas 1º instar (Nº)	Larvas 2º instar (Nº)	Larvas 3º instar (Nº)	Larvas 4º instar (Nº)	Pupas (Nº)	Op (-) Vivas (Nº)	Op (-) Mortas (Nº)	Op (+) Vivas (Nº)	Op (+) Mortas (Nº)	Rai Vivas (Nº)	Rai Mortas (Nº)	Mch Vivas (Nº)	Mch Mortas (Nº)	Água (ml)	Carboidrato(ml)	Proteína(g)	Umidade %	Cº
23/04/22	0	0	0	0	0	5	75	0	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	51	24,5
29/04/22	77	0	0	0	0	3	74	3	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	45	25,5
07/05/22	232	0	0	0	0	0	72	2	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	59	26,2
13/05/22	253	51	5	0	0	0	71	1	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	54	26
20/05/22	212	85	28	18	0	0	63	8	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	50	21,3
26/05/22	221	81	29	23	4	0	62	6	8	1	1	0	0	0	4	4	0,685	53	23,7
04/06/22	165	111	29	26	15	7	55	1	8	0	1	0	0	0	4	4	0,685	58	25,8
10/06/22	132	133	50	19	13	20	56	3	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	62	25
17/06/22	97	141	45	18	11	32	54	3	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	49	25,1
24/06/22	92	129	44	14	17	42	52	2	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	51	24,5
01/07/22	84	122	46	19	15	44	53	3	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	50	25,8
08/07/22	111	106	37	21	14	38	59	1	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	51	24,1
15/07/22	146	95	56	29	16	32	69	5	9	0	1	0	0	0	4	4	0,685	51	27,9
22/07/22	151	73	85	34	15	27	73	3	8	1	1	0	0	0	4	4	0,685	49	25,8
29/07/22	131	71	109	21	11	15	84	2	8	0	1	0	0	0	4	4	0,685	52	27,1
05/08/22	125	83	93	56	19	12	81	1	8	0	1	0	0	0	4	4	0,685	50	25,8
12/08/22	93	80	87	60	31	15	91	1	8	0	1	0	0	0	4	4	0,685	49	24,5
19/08/22	134	79	82	46	24	21	83	10	7	1	1	0	0	0	4	4	0,685	53	25,6
26/08/22	130	75	88	40	22	37	87	0	7	0	1	0	0	0	4	4	0,685	52	26
02/09/22	125	70	96	33	23	50	84	4	7	0	1	0	0	0	4	4	0,685	44	25,3
09/09/22	80	82	97	27	20	55	88	4	7	0	1	0	0	0	4	4	0,685	45	26,9
16/09/22	97	72	83	34	21	52	93	5	7	0	1	0	0	0	4	4	0,685	51	26
23/09/22	101	60	70	49	23	51	111	6	7	0	1	0	0	0	4	4	0,685	52	25,6
30/09/22	126	73	73	53	21	42	126	3	7	0	1	0	0	0	4	4	0,685	48	26

Fonte: Dados do trabalho

3.3.1. Sobrevivência de colônias com e sem rainhas:

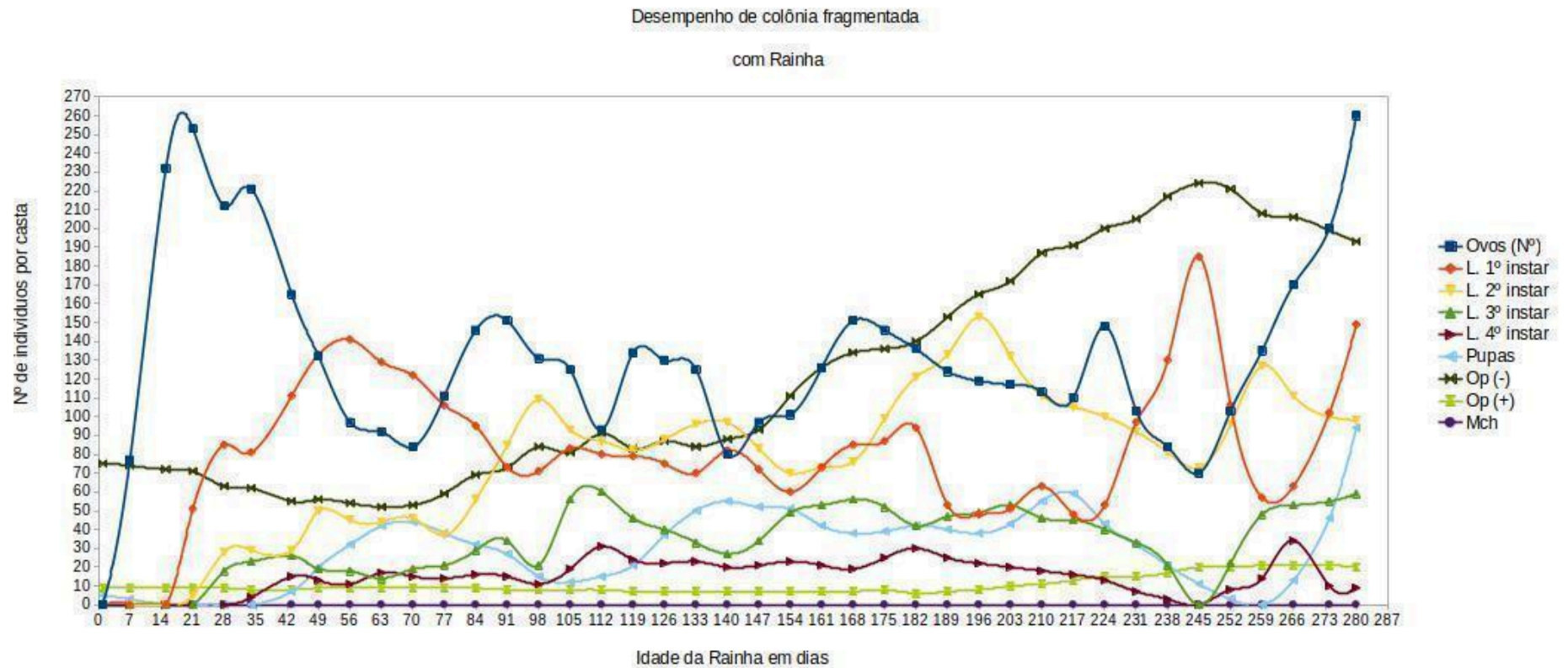
O fragmento de colônia 1-A, mantido como controle experimental e contendo a rainha dominante desde antes da fragmentação, apresentou capacidade de regeneração após a fragmentação. Ao longo de dez meses de acompanhamento, registrou-se crescimento contínuo da colônia, com a rainha produzindo até 200 ovos em período de 15 dias.

Durante o monitoramento, observou-se ajuste na taxa de postura em função do número de operárias menores presentes: períodos com maior número de operárias apresentaram maior produção de ovos. Esse padrão indica regulação reprodutiva associada à força de trabalho disponível. Além disso, foram observadas interações de interdependência entre indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento, essenciais para a manutenção e estabilidade populacional da colônia.

No fragmento 1-A, a rainha do novo ninho foi fecundada internamente na própria colônia, realizou a remoção das próprias asas e substituiu a rainha fundadora após provável conflito entre irmãs. A distinção entre a rainha fundadora e suas filhas foi possível pela presença de cicatriz parcial do corte das asas e pelo padrão de coloração do gáster. As rainhas filhas permaneceram no ninho artificial, e nenhum macho externo foi introduzido durante o experimento.

Observou-se variação nas quantidades de ovos, pupas e larvas, concomitante ao aumento no número de operárias maiores e menores ao longo da vida da colônia (Gráfico 2). Esse padrão indica aumento populacional da colônia, típico das fases iniciais subsequentes ao estabelecimento do ninho. De modo geral, registrou-se aumento significativo na quantidade total de indivíduos desse ninho, conforme apresentado na Tabela 4 e representado no Gráfico 2.

Gráfico 2 - Série temporal da colônia 1-A, mostrando a variação no número de indivíduos por estágios de desenvolvimento: ovos, larvas de 1º, 2º, 3º e 4º instares, pupas, operárias maiores A rainha responsável pela postura encontrava-se no laboratório há três anos, sendo considerada uma colônia jovem. Abreviações: (L.: larvas; operárias maiores: Op(+) e menores (Op(-), machos (mch).



Fonte: Dados do trabalho

O fragmento 1-B foi inicialmente privado da rainha original. A colônia recebeu uma rainha introduzida de outra população (localizada a mais de 100 km), que foi aceita pelas operárias. Essa rainha permaneceu viva por mais de 100 dias; contudo, por não estar fecundada, não produziu descendentes férteis. Ao longo do período de observação, a população reduziu-se gradualmente, restando ao final uma operária maior e nove menores, sem produção de machos.

O fragmento 1-C iniciou sem rainha e com número insuficiente de operárias maiores para início da postura. A colônia começou com 25 operárias maiores e 140 menores. Observou-se aumento populacional inicial, associado à emergência de pupas remanescentes, seguido de declínio contínuo ao longo do experimento. Ao final de 280 dias, restavam seis operárias maiores e quatro menores, sem produção de machos.

Os fragmentos 1-D e 1-E iniciaram sem rainha, mas continham operárias maiores capazes de postura de ovos inférteis. Após o término dos imaturos, registrou-se pulso reprodutivo de aproximadamente 1.200 ovos, dos quais se desenvolveram larvas e pupas que originaram 151 machos. Ao final do período de observação, apenas duas operárias maiores permaneciam vivas.

Os fragmentos 2-A, 2-B, 2-C e 2-D iniciaram com três rainhas jovens e aladas não fecundadas. Registraram-se ciclos repetidos de postura, limitados a no máximo dez ovos e sem desenvolvimento até o estágio larval. O corte das asas ocorreu em diferentes momentos, entre 150 e 260 dias. Ao final de 390 dias, as rainhas permaneciam vivas, porém não houve produção de larvas ou machos.

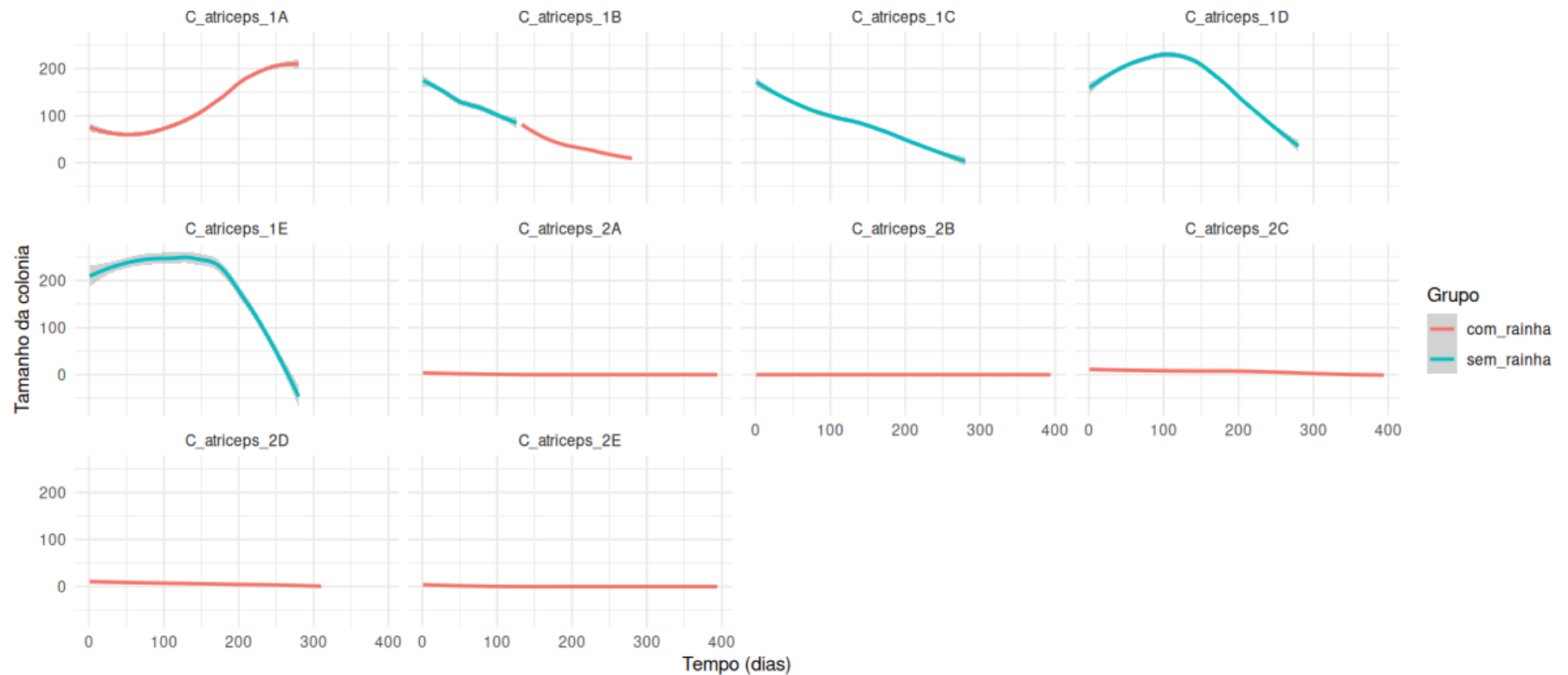
O fragmento 2-E iniciou com 30 rainhas jovens e aladas. Ao longo do tempo, parte dessas rainhas realizou a remoção das asas, seguida de postura de ovos. Foram registrados dois períodos de produção de machos, aos 239 dias e após 350 dias. Ovos produzidos fora desses períodos não se desenvolveram. Operárias maiores e menores morreram antes do término do experimento, restando ao final cinco rainhas aladas e uma sem asas.

De modo geral, colônias sem rainha e com número insuficiente de operárias maiores, como em 1-C, colapsaram rapidamente, sem reprodução. Em contraste, colônias sem rainha, mas com operárias maiores funcionais, como em 1-E, produziram machos a partir de ovos inférteis. Colônias com rainhas jovens não fecundadas (2-A a 2-E) apresentaram posturas repetidas e, ocasionalmente, produção de machos, porém não regeneraram a estrutura

populacional. A introdução de rainha alóctone (1-B) não garantiu a persistência da colônia, indicando que a presença isolada de rainha não assegura a continuidade da colônia em condições artificiais.

Os modelos estatísticos comparativos que avaliaram a relação entre o crescimento da população ao longo do tempo revelaram diferenças significativas, indicando que o efeito do tempo (em dias) sobre a abundância de operárias depende da presença da rainha no ninho. O modelo que incluiu a interação entre o tempo (tempo_dias) e os grupos (com e sem rainhas) apresentou melhor ajuste aos dados (AIC = 4848.4) em comparação ao modelo sem interação (AIC = 4882.6; LRT = 36.20; $p = 1.78 \times 10^{-9}$), evidenciando que a interação é altamente significativa. Nas colônias sem rainha, observou-se uma redução significativa na abundância de operárias ao longo do tempo, com declínio mais acentuado em comparação às colônias com rainha (Gráfico 3). Por outro lado, nas colônias com rainha, o tempo não exerceu efeito significativo, e a abundância de operárias permaneceu relativamente estável durante o período observado (Gráfico 3). Esses resultados indicam que o efeito do tempo sobre a abundância de operárias é dependente do grupo, ou seja, condicionado à presença da rainha na colônia.

Gráfico 3: Variação do tamanho das colônias de *Camponotus atriceps* ao longo do tempo (em dias), de acordo com a presença ou ausência da rainha. Cada painel representa uma colônia monitorada individualmente. As linhas indicam a tendência temporal do número de operárias observadas em colônias com rainha (vermelho) e sem rainha (azul). Observa-se que, nas colônias com rainha, o tamanho populacional permanece estável ou declina ligeiramente, enquanto nas colônias sem rainha há maior variação negativa no tamanho populacional, com declínios acentuados ao longo do ciclo experimental.



Fonte: Dados do trabalho

3.4. Análise do comportamento da colônia diante de variações térmicas no interior do ninho

Durante o acompanhamento da colônia, registrou-se ocasionalmente comportamento de deslocamento do ninho associado à variação de temperatura, incidência de calor e isolamento térmico dos microambientes ocupados. Parte dessas observações ocorreram durante eventos de deslocamentos dos ninhos artificiais para outros ambientes no interior do laboratório. Esses deslocamentos ocorreram da seguinte forma:

- No sexto mês de idade, após deslocamento da colônia para o interior de um rodapé de alumínio, o aquecedor responsável pela manutenção da temperatura foi desligado. No dia seguinte, registrou-se queda na atividade, com apenas quatro operárias visíveis. Dois dias depois, o aquecedor foi religado e reposicionado a 10 cm da parede externa do ninho teste, composto por duas câmaras. No dia subsequente, a temperatura da superfície foi registrada em 26 °C, com aumento na presença de operárias, totalizando 20 indivíduos. Observou-se maior concentração de ovos, larvas e pupas na lateral mais aquecida do ninho, bem como transporte de imaturos para essa região. Não foi registrada movimentação em direção oposta à fonte de calor, exceto pelas operárias que iam em busca dos imaturos.
- No décimo primeiro mês de idade, foi identificado um núcleo satélite da colônia no interior de uma luminária plástica, localizada a cerca de 30 cm do ninho principal. O local apresentava ausência de luz e temperatura interna aproximada de 28 °C. O material plástico da estrutura fornecia isolamento térmico, possivelmente mantendo o ambiente aquecido de forma contínua. Ainda nesse mês, foram identificados outros núcleos satélites da colônia: um no interior de estrutura de papelão seco e termicamente isolado e outro no forro do laboratório, a 3,20 m de altura. Ambos eram utilizados como locais de ocupação permanentes por operárias e imaturos. Todos esses locais apresentaram proteção contra luz e aparente estabilidade térmica.
- No décimo terceiro mês de idade, durante o sexto evento de deslocamento, a maioria dos indivíduos da colônia deixou o ninho artificial. Foram identificados mais de dez núcleos satélites ocupados, com presença de operárias e imaturos, localizados em pontos elevados e protegidos. Um desses núcleos foi registrado a 2,5 m de altura, entre estruturas de concreto, com características de isolamento térmico.

Após cada evento de deslocamento, todos os indivíduos da colônia foram recuperados e reintroduzidos no ninho artificial. A ocorrência de deslocamentos do ninho principal e a colonização de novos ambientes, aparentemente com maior isolamento térmico e aquecimento, levaram à reformulação da estrutura do ninho artificial, visando melhor controle das condições de luz e temperatura. Além disso, essas observações motivaram a elaboração de experimento para avaliar a relação entre o deslocamento de ninho e a variação de temperatura.

3.4.1. Experimento de resposta da colônia a indução de calor no ninho.

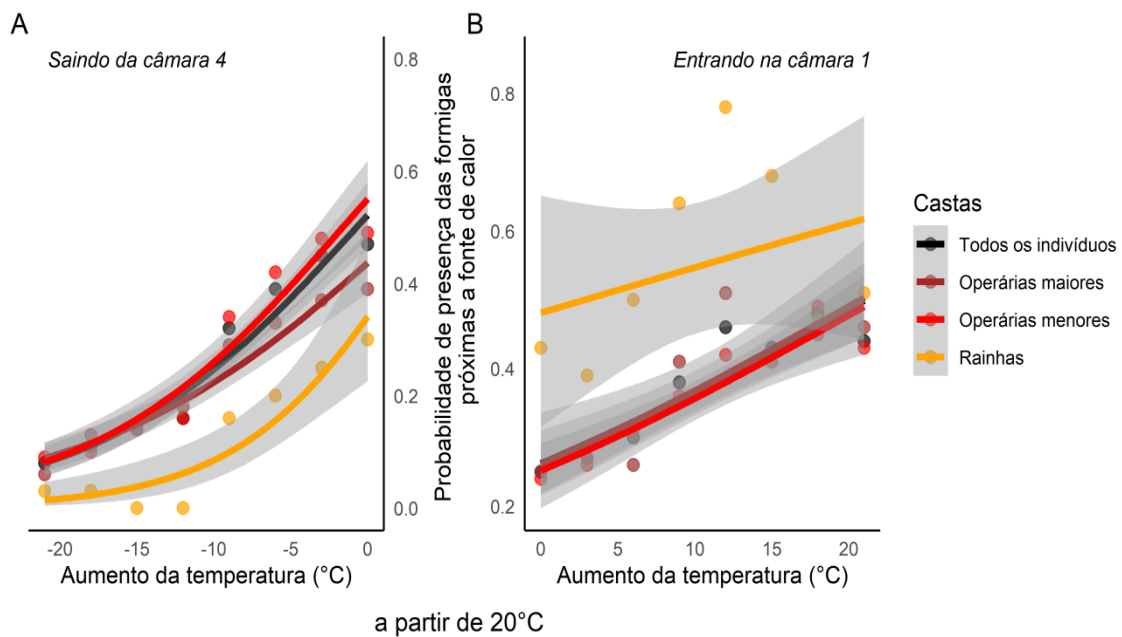
O experimento de indução de calor em ninho artificial de *Camponotus atriceps* demonstrou preferência da colônia por microambientes mais quentes, evidenciada pelo maior deslocamento em direção à câmara aquecida (câmara 1). Esse padrão foi registrado para operárias maiores, menores e rainhas, incluindo transporte de ovos e imaturos.

No experimento de aquecimento, observou-se maior probabilidade de deslocamento da colônia em direção à fonte de calor na câmara 1 (Gráfico 3B). Ao avaliar as castas separadamente, apenas as rainhas não apresentaram variação estatisticamente significativa ($t = 0,92$; $p = 0,39$), possivelmente em função da alta variabilidade dos dados. Ao considerar todos os indivíduos do ninho, registrou-se aumento na probabilidade de deslocamento de todo o ninho para a câmara 1 de aproximadamente 1,13% para cada aumento de 1 °C ($t = 5,28$; $p < 0,01$). Assim, entre 20 °C e 40 °C, a chance estimada de migração completa da colônia atingiu aproximadamente 45%. Para as operárias maiores, a probabilidade de deslocamento para a câmara 1 foi de 1,16% por °C ($t = 3,54$; $p = 0,01$), enquanto para as operárias menores foi de 1,14% por °C ($t = 6,36$; $p < 0,01$). Para as rainhas, o modelo polinomial de segunda ordem indicou relação não linear entre proporção e temperatura, resultando em ausência de relação estatisticamente significativa. Esse padrão ocorreu devido a aumento momentâneo na proporção de rainhas na câmara 1 em determinado ponto do experimento, quando a temperatura se encontrava próxima de 32 °C, seguido de decréscimo. A inclusão de termo quadrático foi marginalmente significativa ($t = -2,35$; $p = 0,06$), sugerindo resposta térmica mais complexa e não monotônica.

No experimento de resfriamento, os efeitos foram ainda mais pronunciados. Houve aumento significativo na probabilidade de indivíduos saírem da câmara 4 (câmara resfriada) (Gráfico 3A) em todas as castas, evidenciando alta sensibilidade térmica sob condições de queda de temperatura. A probabilidade de deslocamento da colônia em fuga da zona fria foi de ~2,5% por decréscimo de grau Celsius ($t = 10,1$ e $p < 0,01$). As operárias maiores e

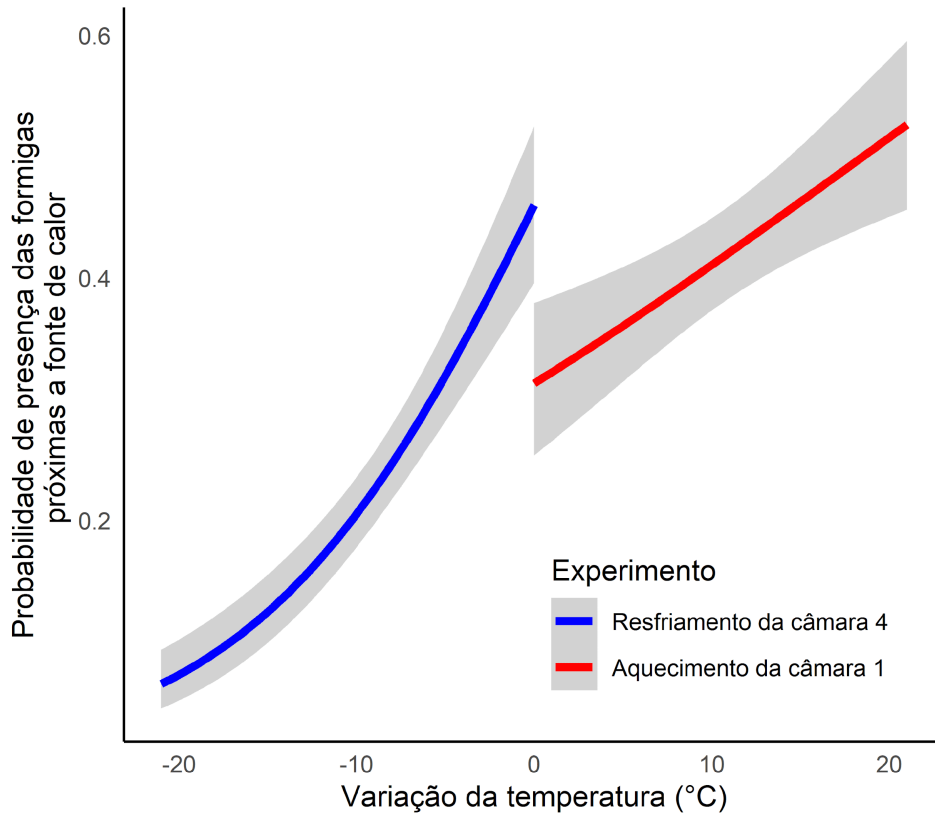
menores apresentaram probabilidade muito similar (entre 2 e 2,5%). As rainhas apresentaram as maiores probabilidades, com cerca de 18% de chance de deslocamento para cada redução de 2°C ($t = 4,48$ e $p < 0,01$). Abaixo de 20°C, a probabilidade de migração da colônia em direção às zonas mais quentes é de 50%. A comparação entre os dois experimentos revelou que o efeito da temperatura foi significativamente maior no resfriamento do que no aquecimento (interação: $t = -4,195$; $p < 0,001$) (Gráfico 3). O coeficiente negativo de interação indica que a inclinação da resposta térmica foi cerca de 7 % menor no experimento de aquecimento, reforçando que a colônia reage mais fortemente à queda de temperatura do que ao aumento.

Gráfico 3 – Efeito da variação de temperatura na probabilidade de presença de indivíduos de *Camponotus atriceps* na fonte de calor. (A) Probabilidade de saída da câmara 4 em função da redução da temperatura (°C) a partir de 20 °C. (B) Probabilidade de entrada na câmara 1 em função do aumento da temperatura (°C) a partir de 20 °C. As linhas representam os ajustes dos modelos para cada casta — todos os indivíduos (preto), operárias maiores (marrom), operárias menores (vermelho) e rainhas (amarelo) — e as faixas sombreadas indicam o desvio padrão do ajuste.



Fonte: Dados do trabalho

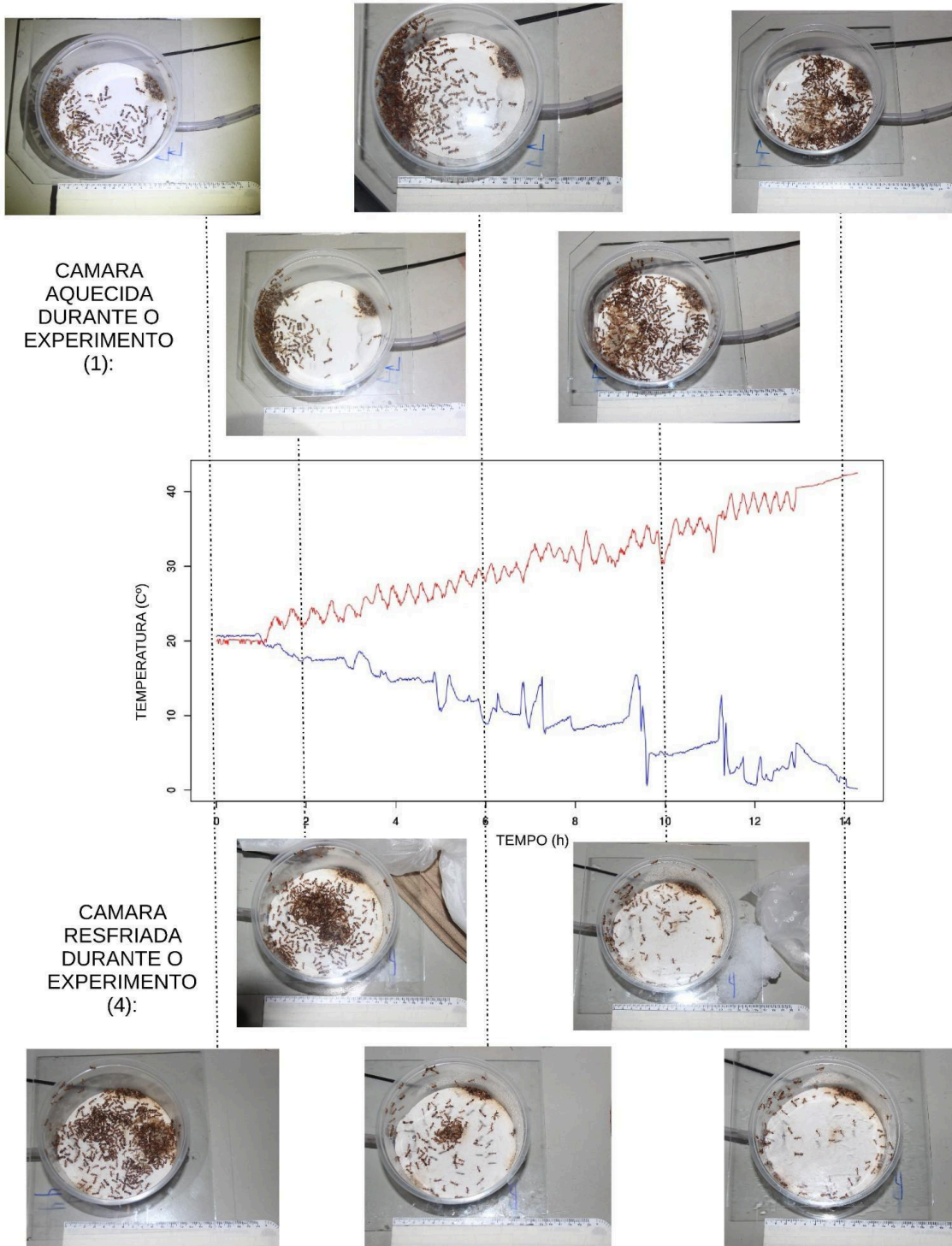
Gráfico 4 - Relação entre a variação da proporção de formigas próximas à fonte de calor em função da variação da temperatura, comparando os experimentos de resfriamento (linha azul) e aquecimento (linha vermelha). As faixas sombreadas indicam os desvios padrão.



Fonte: Dados do trabalho

Ao final do experimento, a colônia manteve-se próxima à fonte de calor, deslocando-se progressivamente em direção à câmara aquecida. Nas horas finais, parte dos indivíduos afastou-se da região mais quente, acompanhando o aumento contínuo da temperatura. Esse padrão indica faixa preferencial em torno de 30 °C, especialmente para alocação de imaturos, conforme ilustrado no Infográfico 1.

Infográfico 1 – Presença de indivíduos de *Camponotus atriceps* nas câmaras 1 (superior) e 4 (inferior) sob variação térmica. O gráfico apresenta a temperatura da câmara 1 (linha vermelha) e da câmara 4 (linha azul). O aumento térmico na câmara 1 foi acompanhado por maior concentração de indivíduos, enquanto o resfriamento da câmara 4 resultou em seu abandono progressivo.



Fonte: Dados do trabalho

4. DISCUSSÃO

4.1. Ciclo de vida de *Camponotus atriceps* (colônia 1)

4.1.1. Fundação e estabelecimento em laboratório

A fundação claustral em *Camponotus atriceps* esteve associada à forte agregação espacial entre rainha, operárias e imaturos, indicando organização inicial centrada na proteção e no cuidado da prole. A manutenção dessa agregação sugere um padrão cooperativo típico das fases iniciais de estabelecimento de colônias, no qual as operárias concentram atividades de cuidado e defesa no entorno da rainha.

Espécies do gênero *Camponotus* apresentam capacidade de manter ninhos satélites (MCGLYNN, 2012), os quais, no presente estudo, receberam quantidades reduzidas de imaturos em comparação ao ninho principal. Após o corte das asas no ninho de origem, rainhas jovens podem deslocar-se caminhando e ocupar espaços próximos, especialmente em situações nas quais o confinamento impede a realização do voo nupcial (HEINZE et al., 2002). A ocupação de satélites previamente estabelecidos por irmãs pode resultar na formação de colônias adjacentes ao ninho materno.

Esse conjunto de estratégias favorece a expansão espacial e populacional da espécie e contribui para explicar a elevada capacidade de persistência e colonização de *C. atriceps* em ambientes domésticos e urbanos.

4.1.2. Fase ergonômica

Após o estabelecimento da colônia, a atividade reprodutiva das rainhas direciona-se predominantemente ao aumento do contingente de operárias e à manutenção da estrutura social, garantindo a persistência da colônia e a organização da divisão de tarefas. As operárias assumem funções centrais relacionadas ao cuidado da prole, defesa e manutenção do ninho, padrão amplamente descrito para espécies monogínicas de Formicidae (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Com o avanço da fase ergonômica e o aumento da abundância populacional, observa-se incremento no tamanho médio das operárias, evidenciando o polimorfismo característico do gênero *Camponotus*. Essa variação morfológica está associada à otimização da divisão de trabalho e ao aumento da eficiência funcional dentro do ninho, conforme proposto por Tschinkel (2011), e contribui para a estabilidade organizacional ao longo do ciclo da colônia.

A presença de pupas armazenadas reflete elevada capacidade de reposição de operárias, assegurando a continuidade das funções essenciais. Esse estoque de pupas confere à colônia maior resiliência frente a perturbações, incluindo eventos associados à mortalidade elevada e à necessidade de reorganização espacial ou expansão territorial (MCGLYNN, 2012; MIDDLETON & LATTY, 2016). Considerando que as operárias são responsáveis pela manutenção estrutural do ninho, obtenção de recursos e atividades de limpeza (MERSCH et al., 2013), a reposição eficiente desses indivíduos constitui um mecanismo central de persistência de *Camponotus atriceps* em ambientes instáveis.

4.1.3. Maturidade e reprodução

No gênero *Camponotus*, a produção de indivíduos alados está geralmente associada à maturidade da colônia e ocorre sazonalmente, com maior frequência no início da primavera no Hemisfério Sul. No presente estudo, a ausência de evento reprodutivo no primeiro ano de manutenção sugere que a colônia ainda não havia atingido limiar populacional ou estrutural suficiente para investimento em reprodutivos. Após 23 meses, entretanto, a produção de 27 rainhas indicou consolidação demográfica e energética compatível com a transição para a fase de maturidade.

O fato de o desenvolvimento de reprodutivas ter ocorrido em um satélite do ninho artificial, em um período no qual a rainha-mãe encontrava-se fora da câmara principal, sugere que fatores espaciais podem estar associados aos mecanismos de regulação de castas em *C. atriceps*. Em colônias polidômicas, tanto a distância física entre a rainha e determinados satélites quanto a expansão da colônia para múltiplas câmaras podem reduzir o grau de controle centralizado sobre a diferenciação larval (HÖLLDOBLER & WILSON, 1977; KELLER, 1991; BERNASCONI & STRASSMANN, 1999; HEINZE & KELLER, 2000). Considerando que as larvas dependem integralmente da alimentação fornecida pelas operárias, variações locais na oferta e no regime alimentar podem modular indiretamente a produção de castas reprodutivas, sem que seja possível, a partir dos dados obtidos, atribuir esse padrão a um único fator isolado. Nesse contexto, a organização espacial interna da colônia — incluindo a distância entre núcleos funcionais — emerge como um componente relevante na dinâmica reprodutiva..

A fecundação intra-nidal de rainhas jovens sob condições de confinamento, seguida de conflitos letais e redução progressiva do número de rainhas, evidencia forte competição

intraespecífica pela dominância reprodutiva (BOULAY et al., 2007; BERNASCONI & STRASSMANN, 1999). Esse padrão culminou na manutenção de uma única rainha funcional, cuja fertilização foi confirmada pela produção contínua de operárias. O fim da produção de machos ao longo do tempo sugere estabilização reprodutiva e possível reequilíbrio em investimento diferencial da colônia.

Em conjunto, os resultados indicam que a maturidade de *C. atriceps* não se restringe ao aumento populacional, mas envolve também reorganização espacial interna e reestruturação hierárquica, evidenciada pela produção de reprodutivas em satélites e pela subsequente consolidação de uma única rainha funcional.

4.1.4. Informações complementares ao ciclo de vida

O crescimento populacional observado até julho de 2019, quando a colônia ultrapassou 2.300 operárias, reforça o papel da rainha fundadora na consolidação inicial do ninho. Estudos clássicos indicam que, após a fundação independente, a rainha investe prioritariamente na produção de operárias, as quais passam progressivamente a assumir funções de forrageamento, cuidado da prole e defesa, permitindo que a rainha concentre seus esforços na postura de ovos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; TSCHINKEL, 2013). Esse padrão foi corroborado neste estudo, no qual se observou a participação direta das operárias no suporte à oviposição e nascimento das próximas gerações.

A produção estimada de mais de 10 mil operárias ao longo do ciclo de vida da colônia é compatível com registros para outras espécies de *Camponotus*, nas quais a longevidade e a elevada fecundidade da rainha são determinantes para a persistência e o sucesso populacional (PEETERS & MOLET, 2009). O acompanhamento sistemático por meio de registros fotográficos e em vídeo aumentou a confiabilidade das estimativas populacionais e possibilitou a identificação de comportamentos individuais, como cuidado com a prole e interações de dominância, bem como padrões coletivos, incluindo organização espacial e manejo de resíduos (DEL-CLARO, 2004).

Em conjunto, essas observações evidenciam a complexidade organizacional de colônias maduras, sustentadas por comunicação química e cooperação entre operárias (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 2009), e contribuem para a compreensão da transição entre a fase de estabelecimento da colônia, caracterizada por rápido aumento no número de operárias, e a fase de maturidade, caracterizada por estabilidade populacional,

organização espacial definida e pela diferenciação precoce de larvas de castas reprodutivas, que antecede o surgimento efetivo de indivíduos alados.

4.2. Manejo do lixo: organização espacial e estrutural do ninho, assepsia e manipulação de recursos internos

Os padrões observados em *Camponotus atriceps* indicam manutenção ativa da organização interna e da saúde da colônia. Desde as fases iniciais de desenvolvimento, verificou-se segregação espacial entre imaturos e resíduos, a qual se tornou progressivamente mais elaborada com o crescimento populacional e com a ampliação do espaço disponível para a colônia. Esse processo foi acompanhado pela diferenciação dos tipos de detritos e pelo aparecimento de material de aspecto resinoso nas lixeiras, inclusive naquelas compostas predominantemente por resíduos secos.

Com o amadurecimento da colônia, tornaram-se evidentes comportamentos especializados de manejo de resíduos, característicos de espécies que mantêm, organizam e tratam o lixo no interior do ninho, em contraste com outras Formicinae que realizam a remoção do lixo para fora das câmaras de nidificação (CZACZKES ET AL., 2015). Esses comportamentos são compatíveis com a presença de um sistema de imunidade social, sustentado por práticas regulares de assepsia e profilaxia entre operárias intermediadas pela glândula metapleurar (CREMER et al., 2007). Embora a produção de compostos antimicrobianos seja frequentemente mediada pela glândula metapleurar em formigas (VEAL et al., 1992; GRAYSTOCK & HUGHES, 2011), espécies de *Camponotus* apresentam perda funcional da abertura dessa glândula, o que implica a adoção de estratégias alternativas de controle de patógenos (TRANTER & HUGHES, 2015; BRUTSCH et al., 2017; BITAR et al., 2021). Os padrões observados em *C. atriceps* — lixeiras estruturadas, presença recorrente de material resinoso e manutenção ativa da higiene interna — são compatíveis com mecanismos compensatórios de defesa sanitária, reforçando o papel do comportamento coletivo como principal barreira contra patógenos. A resposta coordenada frente a episódios de contaminação fúngica reforça essa interpretação, evidenciando a capacidade de *C. atriceps* em mitigar riscos infecciosos e preservar a integridade funcional do ninho e da colônia, mesmo na ausência de utilização funcional de secreções da glândula metapleurar.

O manejo interno de resíduos manteve-se consistente ao longo de todo o desenvolvimento das colônias. Embora a manutenção de detritos em proximidade a

populações densas possa, teoricamente, elevar o risco de transmissão de patógenos (SCHMID-HEMPEL, 1998; GIEHR ET AL., 2019), não foi observado aumento aparente de mortalidade associado a esse padrão, sugerindo que os mecanismos alternativos de *C. atriceps* são eficientes no tratamento e controle microbiano, possivelmente associados ao uso de ácido fórmico.

Esse resultado contraria a expectativa de que o acúmulo interno de resíduos representa, necessariamente, um risco sanitário, e indica que o manejo ativo do lixo constitui um componente central da manutenção da higiene e da prevenção de doenças. Conforme proposto por Czaczkes et al. (2015), o cuidado com resíduos envolve ações específicas de limpeza e desinfecção, integrando o conjunto de estratégias que compõem a imunidade social em formigas (CREMER et al., 2007).

Além de seu papel sanitário, as lixeiras também podem funcionar como registros indiretos da história de vida das colônias, permitindo inferir eventos demográficos e mudanças na dinâmica populacional ao longo do tempo. O padrão de organização e a complexidade das lixeiras variaram de acordo com a maturidade da colônia, indicando que o aumento do número de indivíduos e o maior porte corporal das operárias ampliam a capacidade de manipulação e estratificação dos resíduos.

Assim, em *Camponotus atriceps*, o uso de ácido fórmico, associado à organização espacial do lixo e à assepsia do ninho, pode constituir um componente central da imunidade social, contribuindo para a manutenção da colônia em ambientes confinados e estruturalmente limitados. As observações deste estudo corroboram essa perspectiva, indicando que o tratamento interno dos resíduos não apenas é compatível com a sobrevivência da colônia, como também configura uma estratégia adaptativa eficiente em ambientes confinados e em contextos de dispersão e expansão limitadas, como em ambientes antrópicos.

4.2.1. Composição das lixeiras

A análise por espectrofotometria no infravermelho revelou a presença de compostos compatíveis com ácidos carboxílicos — banda C=O em torno de 1700 cm^{-1} e banda O–H larga —, indicando a ocorrência de ácido fórmico ou de seus sais (formiatos) nos resíduos analisados. Conhecido por seu papel defensivo em *Camponotus* e uso na captura de presas (BACCARO et al., 2015), o ácido fórmico pode também desempenhar função antisséptica, o que é compatível com o aspecto amarelado e resinoso observado nas lixeiras. A presença

recorrente dessa substância nas áreas de acúmulo de detritos sugere aplicação deliberada pelas operárias, promovendo a esterilização do lixo e a assepsia das câmaras internas (BRÜTSCH *et al.*, 2017; BOYKO *et al.*, 2018; SHOWLER *et al.*, 2020). Esse padrão contrasta com expectativas derivadas de modelos dependentes de densidade, segundo os quais a alta agregação populacional e a ausência da glândula metapleurar aumentariam o risco de infecção e mortalidade coletiva (SCHMID-HEMPEL, 1998). Entretanto, *C. atriceps* manteve estabilidade populacional e baixa incidência de patógenos mesmo sob confinamento e alta densidade, indicando um mecanismo compensatório químico-comportamental, no qual o ácido fórmico desempenha função antimicrobiana análoga à da glândula metapleurar em outros formicídeos. Assim, *Camponotus atriceps* pode representar um modelo alternativo de imunidade social, em que o manejo criterioso dos resíduos e o uso de secreções químicas garantem a assepsia do ninho e a resiliência ecológica da colônia (CREMER *et al.*, 2007; GIEHR *et al.*, 2019).

4.3. Comportamento polidômico e avaliação da sobrevivência das colônias com e sem rainhas por tabelas de vida:

Os padrões observados indicam que a polidomia em *Camponotus atriceps* está diretamente associada à persistência populacional, funcionando como um mecanismo de amortecimento demográfico frente a perturbações, como já descrito para insetos sociais que apresentam deslocamento e subdivisão frequente de ninhos (MCGLYNN, 2012; MIDDLETON & LATTY, 2016). A manutenção de múltiplos núcleos espacialmente conectados, associada à presença de rainha em ao menos parte da rede de ninhos, permite que a colônia continue funcional mesmo após eventos de fragmentação, cenário comum em ambientes urbanos (NIEMELÄ, 1999).

A estabilidade das colônias com rainha, contrastando com o declínio contínuo das colônias órfãs, reforça que a viabilidade de longo prazo depende da manutenção de um centro reprodutivo ativo, conforme proposto para diferentes espécies de formigas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; KELLER, 1991). Contudo, a capacidade de operárias maiores produzirem machos em fragmentos sem rainha indica a ocorrência de reprodução por partenogênese arrenótoca, fenômeno conhecido em formigas e associado a contextos de perda de rainha (WALIN *et al.*, 1998; HEINZE & KELLER, 2000). Embora insuficiente para sustentar populações estáveis, esse mecanismo pode ampliar oportunidades de recombinação genética e

dispersão, contribuindo para a resiliência evolutiva da espécie em cenários de instabilidade (TSUTSUI & SUAREZ, 2003; HELANTERÄ et al., 2009).

A rápida recuperação da colônia 1-A após a fragmentação indica elevada plasticidade demográfica, com ajuste da postura de ovos à disponibilidade de força de trabalho, padrão consistente com modelos de regulação sociométrica em formigas (TSCHINKEL, 2011; TSCHINKEL, 2017). Essa associação entre fecundidade e abundância de operárias contribui para evitar tanto colapsos populacionais quanto a superprodução de imaturos em condições de limitação populacional e espacial.

A presença contínua de grande número de pupas ao longo do experimento sugere a existência de um “estoque demográfico”, que funciona como reserva estratégica de indivíduos, permitindo resposta rápida a perdas de operárias, como observado em estudos de história de vida de formigas (MURDOCK & TSCHINKEL, 2015).

Em conjunto, os resultados indicam que a combinação entre polidomia, alta capacidade de reposição de operárias e dependência de um núcleo reprodutivo funcional constitui um conjunto integrado de atributos que favorece a persistência e a expansão de *Camponotus atriceps* em ambientes urbanos (BUENO et al., 2017; MCGLYNN, 2012; MIDDLETON & LATTY, 2016). Assim, o sucesso dessa espécie decorre da interação entre organização espacial flexível, dinâmica populacional regulada e estratégias reprodutivas que aumentam a tolerância a perturbações.

4.4. Experimento de resposta da colônia a indução de calor no ninho

As colônias de *Camponotus atriceps* responderam consistentemente ao aumento da temperatura por meio do deslocamento para regiões mais aquecidas do ninho, corroborando a hipótese de que o gradiente térmico constitui um fator determinante na organização espacial da colônia. Esse padrão está de acordo com HÖLLDOBLER & WILSON (1990) que descrevem as formigas como organismos termófilos, com preferência por microambientes aquecidos para a realização das atividades do ninho e desenvolvimento dos imaturos. Segundo JONES & OLDROYD (2006), tal resposta representa um mecanismo passivo de termorregulação, no qual a colônia ajusta sua distribuição espacial conforme o gradiente térmico disponível.

O deslocamento inicial dos imaturos, seguido pelas rainhas e, posteriormente, pelas operárias, indica priorização das castas mais sensíveis à temperatura e reforça a existência de coordenação coletiva na reorganização espacial do ninho. Esse padrão sugere que a seleção de microhabitats térmicos adequados está fortemente associada à maximização do sucesso no desenvolvimento da prole, como demonstrado para outras espécies do gênero (ROCES & NÚÑEZ, 1989; ROCES & NÚÑEZ, 1995; WEIDENMÜLLER et al., 2009).

Quando a temperatura da câmara aquecida ultrapassou aproximadamente 35 °C, observou-se recuo parcial da colônia, indicando evitação de calor extremo. Esse comportamento sugere que *C. atriceps* apresenta uma faixa térmica preferencial intermediária, próxima a 30–33 °C, compatível com condições ideais para o desenvolvimento dos imaturos. Assim, os resultados indicam não apenas atração por calor, mas seleção ativa de uma janela térmica favorável, em vez de tolerância indiscriminada a altas temperaturas.

Comparativamente, enquanto diversas espécies de *Camponotus* apresentam tolerância térmica mais restrita e dependem de microclimas relativamente estáveis (RIBAS & SCHOEREDER, 2002; DEJEAN et al., 2007; LOURENÇO et al., 2015; RONQUE et al., 2018), *C. atriceps* distingue-se pela elevada plasticidade comportamental frente a variações térmicas. Essa característica amplia a capacidade da espécie de explorar ambientes expostos à alta incidência solar, como dosséis florestais, e também microambientes aquecidos em áreas urbanas.

Além disso, a afinidade por ambientes quentes pode estar associada ao papel de *C. atriceps* na formação de mosaicos territoriais, padrão típico de formigas dominantes em dosséis (RIBAS & SCHOEREDER, 2002; DEJEAN et al., 2007). Estudos prévios indicam que esses mosaicos são mais frequentes em estratos superiores da vegetação e em ambientes com maior disponibilidade térmica, como monoculturas e áreas abertas (RIBEIRO et al., 2013; LOURENÇO et al., 2015). Nesse contexto, o histórico de arborização urbana, associado à presença de superfícies que acumulam calor, pode favorecer a expansão de *C. atriceps* para ambientes antropizados (OLIVEIRA & CAMPOS-FARINHA, 2005; ZORZENON et al., 2011a,b; BUENO et al., 2017).

Assim, mais do que um efeito isolado do aquecimento urbano, os resultados sugerem que a persistência de *C. atriceps* em cidades está relacionada à existência de estruturas térmica e fisicamente semelhantes aos dosséis florestais, caracterizadas por gradientes

térmicos, áreas abrigadas e disponibilidade contínua de substratos arbóreos. A combinação entre plasticidade térmica e organização espacial flexível do ninho emerge, portanto, como um componente central do sucesso ecológico da espécie em ambientes naturais e urbanos.

4.5. Outros aspectos

Os resultados indicam que *Camponotus atriceps* apresenta um conjunto integrado de estratégias comportamentais e organizacionais ao longo do ciclo de vida que sustenta sua elevada capacidade de persistência em ambientes naturais e urbanos. A fundação pode envolver pleometrose, aumentando a probabilidade de estabelecimento, mas evolui para monoginia secundária após a consolidação da colônia, com eliminação competitiva das demais rainhas (BERNASCONI & STRASSMANN, 1999), padrão compatível com espécies nas quais as rainhas não se toleram por longos períodos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; KELLER, 1991).

Com o crescimento populacional, o aumento da densidade e a limitação espacial favorecem conflitos intraespecíficos (TSCHINKEL, 2017) e tornam necessária a reorganização estrutural, sendo a polidomia uma solução funcional que reduz a pressão local por espaço e possibilita a expansão da colônia (MCGLYNN, 2012). Esse processo favorece a formação de redes de ninhos interconectados e grandes populações funcionalmente integradas, padrão associado à ocorrência de mosaicos territoriais em dosséis florestais (RIBAS & SCHOEREDER, 2002; DEJEAN ET AL., 2007; RIBEIRO ET AL., 2013). Esse arranjo é coerente com os resultados de sobrevivência, manejo interno de resíduos e resposta térmica, indicando que a colônia opera como um sistema flexível, capaz de redistribuir indivíduos, imaturos e recursos conforme variações ambientais.

A combinação entre alta capacidade reprodutiva, manejo eficiente do lixo, mecanismos de imunidade social e deslocamento orientado por gradientes térmicos ajuda a explicar o sucesso e a permanência de *C. atriceps* em ambientes antropizados, que frequentemente apresentam microclimas quentes e estruturas compartimentadas semelhantes às exploradas em dosséis florestais.

Do ponto de vista metodológico, o acompanhamento prolongado de colônias em laboratório permitiu acessar aspectos do ciclo de vida, da organização social e da dinâmica populacional ainda pouco documentados para formigas neotropicais, evidenciando a

relevância de estudos de longo prazo em condições controladas e de experimentos aplicados capazes de responder questões inviáveis em estudos de campo.

5. CONCLUSÃO

A descrição da história natural e do ciclo de vida constitui a base da ecologia de populações, pois auxilia na compreensão das características biológicas e comportamentais das espécies estudadas.

Este estudo, conduzido em condições laboratoriais, descreveu aspectos centrais do ciclo de vida e da organização social de *Camponotus atriceps*, com ênfase em: (i) dinâmica populacional ao longo do desenvolvimento, (ii) padrões de deslocamento e distribuição espacial em ninho artificial sob gradiente térmico e (iii) manejo de resíduos no interior do ninho. Os resultados indicam que o sucesso de *C. atriceps* em ambientes urbanos está intimamente relacionado à sua elevada plasticidade ecológica e comportamental, à capacidade de perpetuação e reorganização dos ninhos, à eficiência no manejo de resíduos e neutralização de patógenos e à adaptação a condições térmicas semelhantes às dos dosséis florestais — frequentemente reproduzidas em ambientes antrópicos.

Os resultados confirmam parcialmente a hipótese de que o deslocamento das colônias está associado à busca por zonas térmicas mais adequadas, uma vez que a espécie demonstrou preferência por faixas de temperatura compatíveis com o desenvolvimento da prole, ao mesmo tempo em que evitou extremos térmicos. Esse conjunto de atributos ajuda a explicar sua presença recorrente em locais aquecidos e isolados, como residências, equipamentos elétricos e instalações industriais. Assim, compreender as características biológicas e comportamentais dessa espécie em condições laboratoriais mostrou-se fundamental, pois permite observar, de forma controlada, processos que refletem seu desempenho em ambientes aos quais apresenta afinidade ecológica. Do ponto de vista aplicado, esse conhecimento subsidia o desenvolvimento de estratégias de manejo e controle mais eficientes, sobretudo nas fases iniciais de invasão, quando as colônias ainda não atingiram maturidade reprodutiva.

Foi possível acompanhar e registrar o ciclo de vida completo de uma colônia de *Camponotus atriceps* em laboratório — um feito difícil de se alcançar em pesquisas com formigas. Esses dados reforçam a importância de modelos populacionais que integrem biologia básica, fragmentação e deslocamento de ninhos e maturação das colônias. Além disso, o registro sistemático por meio de fotos e vídeos ao longo do experimento resultou em

um extenso banco de imagens, permitindo documentar comportamentos individuais e coletivos e complementar as análises de crescimento populacional, bem como o desenvolvimento de aplicação baseada em inteligência artificial.

Com base nos experimentos de variação térmica, foi desenvolvida uma câmara experimental capaz de manipular o microclima de forma controlada e induzir o deslocamento de colônias, possibilitando sua captura por meio da alteração direcionada das condições de micro-habitat. Esse dispositivo amplia as possibilidades de experimentação em laboratório e em campo, permitindo testar hipóteses relacionadas à ecologia térmica, organização espacial e comportamento coletivo. Em conjunto, os resultados deste trabalho abrem perspectivas para investigações futuras integrando ecologia populacional, comportamento e tecnologias experimentais, aprofundando a compreensão dos mecanismos que sustentam o sucesso ecológico de *Camponotus atriceps*, bem como de outras espécies do subgrupo *Mirmotryx*.

6. REFERÊNCIAS

ANTWEB. 2024 Version 8.81. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 2 February 2024.

ANTWIKI, 2024; Disponível em: <http://www.antwiki.org/wiki/Australia> (acessado em 18 Janeiro 2024)

BACCARO, F.B., Feitosa, R.M., Fernández, F., Fernandes, I.O., Izzo, T.J., Souza, J.L.P., Solar, R.R.C., 2015. Guia para os gêneros de formigas do Brasil. INPA, (Manaus, Brasil).

BERNASCONI, Giorgina; STRASSMANN, Joan E.. Cooperation among unrelated individuals: the ant foundress case. *Trends In Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 14, n. 12, p. 477-482, dez. 1999. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01722-x](http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01722-x).

BITAR, M. R.; Pinto, V. D.; Moreira, L. M.; Ribeiro, S. P; Gram-negative bacteria associated with a dominant arboreal ant species outcompete phyllosphere-associated bacteria species in a tropical canopy. *Oecologia*, [S.L.], v. 195, n. 4, p. 959-970, 25 fev. 2021. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-021-04878-y>.

BOULAY, Raphaël; CERDÁ, Xim; SIMON, Tovit; ROLDAN, María; HEFETZ, Abraham. Intraspecific competition in the ant *Camponotus cruentatus*: should we expect the 'dear enemy' effect?. *Animal Behaviour*, [S.L.], v. 74, n. 4, p. 985-993, out. 2007. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.02.013>.

BOYKO, O. O.; GAVRILINA, O. G.; GAVRILIN, P. N.; GUGOSYAN, Y. A.; BRYGADYRENKO, V. V.. Influence of formic acid on the vitality of *Strongyloides papillosum*. *Regulatory Mechanisms In Biosystems*, [S.L.], v. 9, n. 3, p. 435-439, 27 set. 2018. Oles Honchar Dnipropetrovsk National University. <http://dx.doi.org/10.15421/021865>.

BRÜTSCH, Timothée; JAFFUEL, Geoffrey; VALLAT, Armelle; TURLINGS, Ted C. J.; CHAPUISAT, Michel. Wood ants produce a potent antimicrobial agent by applying formic acid on tree-collected resin. *Ecology And Evolution*, [S.L.], v. 7, n. 7, p. 2249-2254, 6 mar. 2017. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.2834>.

BUENO, O.C.; Campos, A.E.; Morini, M.S. 2017. *Formigas em Ambientes Urbanos no Brasil*. Bauru, Canal 6 editora. 690p.

CAMPOS, R. I., Vasconcelos, H. L., Ribeiro, S. P., Neves, F. S. and Soares, J. P. 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. # *Ecology* 29: 442 #450.

CARDOSO, Danon Clemes; CRISTIANO, Maykon Passos; TAVARES, Mara Garcia; SCHUBART, Christoph D.; HEINZE, Jürgen. Phylogeography of the sand dune ant *Mycetophylax simplex* along the Brazilian Atlantic Forest coast: remarkably low mtDNA diversity and shallow population structure. *Bmc Evolutionary Biology*, [S.L.], v. 15, n. 1, p. 1-13, 10 jun. 2015. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1186/s12862-015-0383-4>.

CARPENTER, F. M. "The Geological History And Evolution Of Insects." *American Scientist*, vol. 41, no. 2, 1953, pp. 256–70. JSTOR, <http://www.jstor.org/stable/27826488>. Accessed 21 Dec. 2023.

COOPE, G. R.. Several million years of stability among insect species because of, or in spite of, Ice Age climatic instability? *Philosophical Transactions Of The Royal Society Of London. Series B: Biological Sciences*, [S.L.], v. 359, n. 1442, p. 209-214, 29 fev. 2004. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2003.1393>.

CREMER, Sylvania; ARMITAGE, Sophie A.O.; SCHMID-HEMPEL, Paul. Social Immunity. *Current Biology*, [S.L.], v. 17, n. 16, p. 693-702, ago. 2007. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.008>.

CROZIER, Ross H. et al. A masterpiece of evolution: oecophylla weaver ants (hymenoptera: formicidae). *Myrmecological News*, Vienna, v. 5, n. 13, p. 57-71, 2010.

CZACZKES, Tomer J. et al. Nest Etiquette—Where Ants Go When Nature Calls. *Plos One*, [S.L.], v. 10, n. 2, p. 1-8, 18 fev. 2015. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0118376>.

DARWIN, Charles. A origem das espécies: por meio da seleção natural ou a preservação de raças favorecidas na luta pela vida. São Paulo: Edipro, 2018. 480 p. (Originalmente publicado em 1859). (DARWIN, 1859/2018)

DEJEAN A., Compin, A., Delabie, J.H C., Azémar, F., Corbara, B. & Leponce, M. (2019) Biotic and abiotic determinants of the formation of ant mosaics in primary Neotropical rainforests. *Ecological Entomology*, 44 (4), 560–570. <https://doi.org/10.1111/een.12735>

DEJEAN, Alain; CORBARA, Bruno; ORIVEL, Jerome; LEPONCE, Maurice. Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. *Functional Ecosystems and Communities*, (2007); 1, 105–120.

DEL TORO, Israel & Ribbons, Relena & Pelini, Shannon. (2012). The little things that run the world revisited: A review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*. 17. 133-146.

DEL-CLARO, Kleber. *Comportamento Animal: - uma introdução à ecologia comportamental*. Livraria e editora Conceito, Jundiaí - SP. 2004. 134 p.

DUTRA, D. & J.K. Wetterer. 2007. Ants in myrmecophytic orchids of Trinidad (Hymenoptera Formicidae). *Sociobiology* 51: 249-254

FORTI, Luiz C.; CAMARGO, Roberto S.; FUJIHARA, Ricardo T.; LOPES, Juliane F. S.. The nest architecture of the ant, *Pheidole oxyops* Forel, 1908 (Hymenoptera: formicidae). *Insect Science*, [S.L.], v. 14, n. 5, p. 437-442, out. 2007. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7917.2007.00171.x>.

GIEHR, Julia; CZACZKES, Tomer J.; HEINZE, Jürgen. Sanitary behavior in queenright and queenless ant colonies. *Behavioural Processes*, [S.L.], v. 164, p. 86-90, jul. 2019. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2019.04.017>.

GIRAUD, Tatiana; PEDERSEN, Jes S.; KELLER, Laurent. Evolution of supercolonies: the argentine ants of southern europe. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, [S.L.], v. 99, n. 9, p. 6075-6079, 16 abr. 2002. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.092694199>.

GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE (2024). Downloaded from http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php on 01-02-2024.

GRAYSTOCK, Peter; HUGHES, William O. H.. Disease resistance in a weaver ant, *Polyrhachis dives*, and the role of antibiotic-producing glands. *Behavioral Ecology And Sociobiology*, [S.L.], v. 65, n. 12, p. 2319-2327, 24 ago. 2011. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-011-1242-y>.

HEINZE, J.; COVER, S. P.; HÖLLDOBLER, B.. Neither Worker, Nor Queen: an ant caste specialized in the production of unfertilized eggs. *Psyche: A Journal of Entomology*, [S.L.], v. 102, n. 3-4, p. 173-185, 1995. Hindawi Limited. <http://dx.doi.org/10.1155/1995/65249>.

HEINZE, J.; SCHREMPF, A.; SEIFERT, B.; TINAUT, A.. Queen morphology and dispersal tactics in the ant, *Cardiocondyla batesii*. *Insectes Sociaux*, [S.L.], v. 49, n. 2, p. 129-132, 1 maio 2002. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00040-002-8291-1>.

HEINZE, Jürgen. Life-history evolution in ants: the case of *cardiocondyla*. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, [S.L.], v. 284, n. 1850, p. 20161406, 15 mar. 2017. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1406>.

HEINZE, Jürgen; KELLER, Laurent. Alternative reproductive strategies: a queen perspective in ants. *Trends In Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 15, n. 12, p. 508-512, dez. 2000. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)01995-9](http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347(00)01995-9).

HELANTERÄ, Heikki; STRASSMANN, Joan E.; CARRILLO, Juli; QUELLER, David C.. Unicolonial ants: where do they come from, what are they and where are they going?. *Trends In Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 24, n. 6, p. 341-349, jun. 2009. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.013>.

HERMS, Daniel A.; MCCULLOUGH, Deborah G.. Emerald Ash Borer Invasion of North America: history, biology, ecology, impacts, and management. *Annual Review Of Entomology*, [S.L.], v. 59, n. 1, p. 13-30, 7 jan. 2014. Annual Reviews. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ento-011613-162051>.

HOLLDOBLER, Bert; WILSON, Edward O.. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*, [S.L.], v. 64, n. 1, p. 8-15, jan. 1977. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00439886>.

HOLLDOBLER B. and Wilson, E. O. - *The Ants*. - Belknap Press (1990)

HOLLDOBLER B, Edward O. Wilson - (1994) *Journey to the Ants: a story of scientific exploration*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

HOLLDOBLER, Bert; WILSON, Edward O. *The Superorganism: the beauty elegance and strangeness of insect societies*. New York: Ww Norton, 2009. 522 p.

HUTCHINSON, GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.

JANICKI, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B. Economo, E.P. (2016) Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics* 32: 185-193.

JONES, Julia C.; OLDROYD, Benjamin P. Nest Thermoregulation in Social Insects. *Advances In Insect Physiology*, [S.L.], p. 153-191, 2006. Elsevier. [http://dx.doi.org/10.1016/s0065-2806\(06\)33003-2](http://dx.doi.org/10.1016/s0065-2806(06)33003-2).

KELLER, Laurent. Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in ants (Hymenoptera Formicidae). *Ethology Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 3, n. 4, p. 307-316, out. 1991. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/08927014.1991.9525359>.

KIPYATKOV, V. E.. Annual cycles of development in ants: diversity, evolution, regulation. *Proceedings Of The Colloquia On Social Insects, São Petersburgo*, v. 2, n. 1, p. 25-48, jun. 1993.

KREBS, Charles J.. One hundred years of population ecology: successes, failures and the road ahead. *Integrative Zoology*, [S.L.], v. 10, n. 3, p. 233-240, maio 2015. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1749-4877.12130>.

KRISTENSEN, NP. Phylogeny of insect orders. *Annual Review of Entomology* 1981; 26:135–57;

LACH, Lori; PARR, Catherine L.; ABBOTT, Kirsti L.. *Ant Ecology*. New York: Oxford University Press, 2009. 429 p.

LANGE, Denise; CALIXTO, Eduardo Soares; ROSA, Bianca Bonami; SALES, Tiago Amaral; DEL-CLARO, Kleber. Natural history and ecology of foraging of the *Camponotus crassus* Mayr, 1862 (Hymenoptera: formicidae). *Journal of Natural History*, [S.L.], v. 53, n. 27-28, p. 1737-1749, 26 jul. 2019. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2019.1660430>.

LEONHARDT, Sara Diana et al. Ecology and Evolution of Communication in Social Insects. *Cell*, [S.L.], v. 164, n. 6, p. 1277-1287, mar. 2016. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2016.01.035>.

LINDSTRÖM, Jan; RANTA, Esa; KOKKO, Hanna; LUNDBERG, Per; KAITALA, Veijo. From arctic lemmings to adaptive dynamics: charles elton's legacy in population ecology. *Biological Reviews Of The Cambridge Philosophical Society*, [S.L.], v. 76, n. 1, p. 129-158, fev. 2001. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1017/s1464793100005637>.

LÓPEZ-RIQUELME G, Fanjul Moles M. The ant *Camponotus atriceps* shows electroretinogram circadian rhythms. *Biol Rhythm Res.* 2006;37(2):111–5.

LOURENÇO, Giselle M.; CAMPOS, Renata B. F.; RIBEIRO, Sérgio P. Spatial distribution of insect guilds in a tropical montane rainforest: effects of canopy structure and numerically dominant ants. *Arthropod-Plant Interactions*, [S.L.], v. 9, n. 2, p. 163-174, 15 fev. 2015. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11829-015-9359-y>.

LUCIMEIRE S. Ramos-Lacau , Paulo Sávio D. Silva , Sébastien Lacau , Jacques H. C. Delabie & Odair C. Bueno (2012) Nesting architecture and population structure of the fungus-growing ant *Cyphomyrmex transversus* (Formicidae: Myrmicinae: Attini) in the Brazilian coastal zone of Ilhéus, Bahia, *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 48:3-4, 439-445, DOI: 10.1080/00379271.2012.10697789

LUTINSKI, J., Cladis, J.L., Carin, G., Maria, A.B., and Flavio, R.M.G. 2017. Richness and Structure of Ant Assemblies (Hymenoptera: Formicidae) in Atlantic Forest in Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências.* 89(4): 2719-2729.

LUTINSKI, Junior Antonio; LOPES, Benedito Cortês; MORAIS, Ana Beatriz Barros de. Diversidade de formigas urbanas (Hymenoptera: formicidae) de dez cidades do sul do brasil. *Biota Neotropica*, [S.L.], v. 13, n. 3, p. 332-342, set. 2013. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/s1676-06032013000300033>.

MASUKO, Keiichi et al. Polygyny and Monoandry in the Ant *Formica japonica* (Hymenoptera: formicidae). *Zoological Science*, [S.L.], v. 15, n. 3, p. 409-414, jun. 1998. Zoological Society of Japan. <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.15.409>.

MAY, Robert M.. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, [S.L.], v. 261, n. 5560, p. 459-467, 10 jun. 1976. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/261459a0>.

MCGLYNN T. P. 2012. The ecology of nest movement in social insects. – *Annu. Rev. Entomol.* 57: 291– 308.

MERSCH, Danielle P.; CRESPI, Alessandro; KELLER, Laurent. Tracking Individuals Shows Spatial Fidelity Is a Key Regulator of Ant Social Organization. *Science*, [S.L.], v. 340, n. 6136, p. 1090-1093, 31 maio 2013. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.1234316>.

MIDDLETON, Eliza J. T.; LATTY, Tanya. Resilience in social insect infrastructure systems. *Journal Of The Royal Society Interface*, [S.L.], v. 13, n. 116, p. 20151022, mar. 2016. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2015.1022>.

MORE: Mecanismo online para referências, versão 2.0. Florianópolis: UFSC Rexlab, 2013. Disponível em: <http://www.more.ufsc.br/>.

MURDOCK, T. C.; TSCHINKEL, W. R.. The life history and seasonal cycle of the ant, *Pheidole morrisi* Forel, as revealed by wax casting. *Insectes Sociaux*, [S.L.], v. 62, n. 3, p. 265-280, 21 abr. 2015. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00040-015-0403-9>.

NEVES, Frederico S.; ANTONIAZZI, Reuber; CAMAROTA, Flávio; PACELHE, Fábio T.; POWELL, Scott. Spatiotemporal dynamics of the ant community in a dry forest differ by vertical strata but not by successional stage. *Biotropica*, [S.L.], v. 53, n. 2, p. 372-383, 8 fev. 2021. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/btp.12918>.

NIEMELÄ, Jari. Ecology and urban planning. *Biodiversity And Conservation*, [S.L.], v. 8, n. 1, p. 119-131, 1999. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1023/a:1008817325994>.

NOON, Barry R.; MCKELVEY, Kevin S.. MANAGEMENT OF THE SPOTTED OWL: a case history in conservation biology. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, [S.L.], v. 27, n. 1, p. 135-162, nov. 1996. Annual Reviews. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.135>.

OLIVEIRA, M.F. de; CAMPOS-FARINHA, A.e. de C.. FORMIGAS URBANAS DO MUNICÍPIO DE MARINGÁ, PR, E SUAS IMPLICAÇÕES. Arquivos do Instituto Biológico, [S.L.], v. 72, n. 1, p. 33-39, mar. 2005. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/1808-1657v72p0332005>.

PEETERS, Christian; MOLET, Mathieu. Colonial Reproduction and Life Histories. In book: Ant Ecology - Chapter: 9, [S.L.], p. 159-176, 18 nov. 2009. Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199544639.003.0009>.

PEETERS, Christian; LIN, Chung-Chi; QUINET, Yves; SEGUNDO, Glauco Martins; BILLEN, Johan. Evolution of a soldier caste specialized to lay unfertilized eggs in the ant genus *Crematogaster* (subgenus *Orthocrema*). *Arthropod Structure & Development*, [S.L.], v. 42, n. 3, p. 257-264, Maio, 2013. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.asd.2013.02.003>.

PERTTUNEN, J; SIEVANEN, R.; NIKINMAA, E.; SALMINEN, H.; SAARENMAA, H.; VAKEVA, J.. LIGNUM: a tree model based on simple structural units. *Annals Of Botany*, [S.L.], v. 77, n. 1, p. 87-98, jan. 1996. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1006/anbo.1996.0011>.

PIMENTA, Paula. Agência Senado. Bioma mais devastado, Mata Atlântica luta para manter biodiversidade. BRASIL. 2024. Edição: Tatiana Beltrão; Infografia: Bruno Bazílio e Diego Jimenez; Pesquisa e edição de fotos: Ana Volpe; Imagem de capa: Imagem produzida com auxílio de inteligência artificial (Adobe Firefly) Finalização: Aguinaldo de Abreu. Disponível em: <https://www12.senado.leg.br/noticias/infomaterias/2024/01/bioma-mais-devastado-mata-atlantica-luta-para-manter-biodiversidade>. Acesso em: 19 abr. 2024.

PINCEBOURDE, Sylvain; SINOQUET, Herve; COMBES, Didier; CASAS, Jerome. Regional climate modulates the canopy mosaic of favourable and risky microclimates for insects. *Journal Of Animal Ecology*, [S.L.], v. 76, n. 3, p. 424-438, 10 abr. 2007. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01231.x>.

R CORE TEAM. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <https://www.r-project.org/>.

RANDO, J.S.S; MATSUMOTO, L.s.; SILVA, G.V.; QUIRINO, A.F.A.; HADDAD, R.e.. Caracterização Da Mirmecofauna Em Estabelecimentos Ligados À Área Da Saúde No Município De Bandeirantes, PR. Arquivos do Instituto Biológico, [S.L.], v. 76, n. 4, p. 665-671, dez. 2009. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/1808-1657v76p6652009>.

RETALLACK, Gregory J.. Ordovician Life on Land and Early Paleozoic Global Change. The Paleontological Society Papers, [S.L.], v. 6, p. 21-46, nov. 2000. Cambridge University Press (CUP). <http://dx.doi.org/10.1017/s1089332600000693>.

RIBAS, Carla R.; SCHOEREDER, José H.. Are all ant mosaics caused by competition? Oecologia, [S.L.], v. 131, n. 4, p. 606-611, maio 2002. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-002-0912-x>.

RIBEIRO, Servio P.; Espirito Santo, Nadia B.; Delabie, Jacques H.C. and Majer, Jonathan D. 2013. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: A comparison of upper and lower canopy. Mycological News. 18: pp. 113-120.

ROBERT RICKLEFS, Rick Relyea - A Economia da Natureza-Guanabara Koogan (2016)

ROCES, Flavio; NÚÑEZ, Josué A.. Brood translocation and circadian variation of temperature preference in the ant *Camponotus mus*. Oecologia, [S.L.], v. 81, n. 1, p. 33-37, 1989. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00377006>.

ROCES, Flavio; NÚÑEZ, Josué A.. Thermal sensitivity during brood care in workers of two *Camponotus* ant species: circadian variation and its ecological correlates. Journal Of Insect Physiology, [S.L.], v. 41, n. 8, p. 659-669, ago. 1995. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/0022-1910\(95\)00019-q](http://dx.doi.org/10.1016/0022-1910(95)00019-q).

RONQUE, Mariane U.V., Vincent Fourcassié & Paulo S. Oliveira (2018) Ecology and field biology of two dominant *Camponotus* ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Brazilian savannah, *Journal of Natural History*, 52:3-4, 237-252, DOI: 10.1080/00222933.2017.1420833

ROSUMEK, F. B. 2017. Natural History of Ants: What We (do not) Know about Trophic and Temporal Niches of Neotropical Species. 64:244-255. doi: 10.13102/sociobiology.v64i3.1623

RUSSELL, J.A., Sanders, J.G. & Moreau, C.S. ; Hotspots for symbiosis: function, evolution, and specificity of anti-microbe associations from trunk to tips of the ant phylogeny (Hymenoptera: Formicidae); *Myrmecological News*; Vol 24; 2017, Pags.43-69;(10.25849/myrmecol.news_024:043-www.myrmecologicalnews.org)

SANKOVITZ, M., PURCELL, J. Ant nest architecture is shaped by local adaptation and plastic response to temperature. *Sci Rep* 11, 23053 (2021). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02491-w>

SCHMID-HEMPEL, P. *Parasites in social insects*. (1998) Princeton University Press, New Jersey.

SCHREMPF, A.; HEINZE, J.. Back to one: consequences of derived monogyny in an ant with polygynous ancestors. *Journal Of Evolutionary Biology*, [S.L.], v. 20, n. 2, p. 792-799, mar. 2007. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01235.x>.

SCHULTHEISS, Patrick; NOOTEN, Sabine S.; WANG, Runxi; WONG, Mark K. L.; BRASSARD, François; GUÉNARD, Benoit. The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, [S.L.], v. 119, n. 40, p. 1-9, 19 set. 2022. Semanal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.2201550119>.

SHOWLER, Allan T; DORSEY, Bailee N; CAESAR, Ryan M. Effects of Formic Acid on *Amblyomma americanum* (Ixodida: ixodidae) larvae and nymphs. *Journal Of Medical Entomology*, [S.L.], v. 57, n. 4, p. 1184-1192, 26 fev. 2020. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/jme/tjaa037>.

SILVA, Mateus; DELABRIDA, Saul; RIBEIRO, Servio; OLIVEIRA, Ricardo. Toward the Design of a Novel Wearable System for Field Research in Ecology. 2018 VIII Brazilian Symposium On Computing Systems Engineering (Sbesc), Brasil, v. 8, n. 2018, p. 160-165, nov. 2018. *Anual. IEEE*. <http://dx.doi.org/10.1109/sbesc.2018.00031>.

SILVA, Mateus; FELISBERTO, Breno; BATISTA, Mateus; BIANCHI, Andrea; RIBEIRO, Servio; OLIVEIRA, Ricardo. An Automatic Ant Counting and Distribution Estimation System Using Convolutional Neural Networks. *Proceedings Of The 25Th International Conference On Enterprise Information Systems*, [S.L.], p. 547-554, out. 2023. *Anual. SCITEPRESS - Science and Technology Publications*. <http://dx.doi.org/10.5220/0011968900003467>.

SIMÕES, M R; GIANNOTTI, E; TOFOLO, V C; A PIZANO, M; FIRMINO, E L B; ANTONIALLI-JUNIOR, W F; ANDRADE, L H C; LIMA, S M. Morphological and Chemical Characterization of the Invasive Ants in Hives of *Apis mellifera scutellata* Lepeletier (Hymenoptera: apidae). *Neotropical Entomology*, [S.L.], v. 45, n. 1, p. 72-79, 12 nov. 2015. *Springer Science and Business Media LLC*. <http://dx.doi.org/10.1007/s13744-015-0344-z>.

SNIR, Orli; ALWASEEM, Hanan; HEISSEL, Søren; SHARMA, Anurag; VALDÉS-RODRÍGUEZ, Stephany; CARROLL, Thomas S.; JIANG, Caroline S.; RAZZAUTI, Jacopo; KRONAUER, Daniel J. C.. The pupal moulting fluid has evolved social functions in ants. *Nature*, [S.L.], v. 612, n. 7940, p. 488-494, 30 nov. 2022. *Springer Science and Business Media LLC*. <http://dx.doi.org/10.1038/s41586-022-05480-9>.

TABARELLI M.; PINTO LP.; SILVA JMC.; HIROTA M.; BEDÊ L.; 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade 1*: 132–138.

TRANTER, C.; HUGHES, W. O. H.. Acid, silk and grooming: alternative strategies in social immunity in ants?. *Behavioral Ecology And Sociobiology*, [S.L.], v. 69, n. 10, p. 1687-1699, 29 jul. 2015. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-015-1980-3>.

TSCHINKEL, W. R. (2013) 2013. *The Fire Ants*. [Edition unavailable]. Belknap Press. <https://www.perlego.com/book/2095034/the-fire-ants-pdf>

TSCHINKEL, W. R.. Lifespan, age, size-specific mortality and dispersion of colonies of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Insectes Sociaux*, [S.L.], v. 64, n. 2, p. 285-296, 15 fev. 2017. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00040-017-0544-0>.

TSCHINKEL, Walter R.. Back to basics: sociometry and sociogenesis of ant societies (hymenoptera: formicidae). *Myrmecological News*, Vienna, v. 14, n. 49-54, p. 1-6, jan. 2011.

TSUTSUI, Neil D., and Andrew V. Suarez. "The Colony Structure and Population Biology of Invasive Ants." *Conservation Biology*, vol. 17, no. 1, [Wiley, Society for Conservation Biology], 2003, pp. 48–58, <http://www.jstor.org/stable/3095272>.

VEAL, D.A.; TRIMBLE, Jane E.; BEATTIE, A.J.. Antimicrobial properties of secretions from the metapleural glands of *Myrmecia gulosa* (the Australian bull ant). *Journal Of Applied Bacteriology*, [S.L.], v. 72, n. 3, p. 188-194, mar. 1992. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2672.1992.tb01822.x>.

WALIN, Laura; SUNDSTRÖM, Liselotte; SEPPÄ, Perttu; ROSENGREN, Rainer. Worker reproduction in ants — a genetic analysis. *Heredity*, [S.L.], v. 81, n. 6, p. 604-612, dez. 1998. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2540.1998.00434.x>.

WARD, Philip S. et al. A revised phylogenetic classification of the ant subfamily Formicinae (Hymenoptera: formicidae), with resurrection of the genera colobopsis and dinomyrmex. *Zootaxa*, [S.L.], v. 4072, n. 3, p. 343, 2 fev. 2016. Magnolia Press. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4072.3.4>.

WEIDENMÜLLER, Anja; MAYR, Christina; KLEINEIDAM, Christoph Johannes; ROCES, Flavio. Preimaginal and Adult Experience Modulates the Thermal Response Behavior of Ants. *Current Biology*, [S.L.], v. 19, n. 22, p. 1897-1902, dez. 2009. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.059>.

WILDTRUTH, Fern; PERFECTO, Ivette. Effects of canopy connectivity on the arboreal ant community in coffee shade trees. *Biotropica*, [S.L.], v. 55, n. 6, p. 1106-1113, 12 set. 2023. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/btp.13255>.

WILSON, E. O. (1971). *The Insect Societies*. Harvard University Press.

ZIENTZ E, Feldhaar H, Stoll S, e Gross R. (2005) Insights into the microbial world associated with ants. *Arch Microbiol*, 184: 199–206

ZORZENON, Francisco José; CAMPOS, Ana Eugênia C.; JUSTI JUNIOR, João; POTENZA, Marcos Roberto. Principais pragas da arborização urbana II: formigas carpinteiras. Instituto Biológico do Estado de São Paulo. 2011. SÃO PAULO. Disponível em:

<http://www.biologico.sp.gov.br/publicacoes/comunicados-documentos-tecnicos/comunicados-tecnicos/principais-pragas-da-arborizacao-urbana-ii-formigas-carpinteiras>. Acesso em: 07 nov. 2022.

ZORZENON, Francisco José; CAMPOS, Ana Eugênia C.; JUSTI JUNIOR, João; POTENZA, Marcos Roberto. SURVEY AND MANAGEMENT OF CARPENTER ANTS ON URBAN TREES IN THE CITY OF SÃO PAULO, BRAZIL. *Proceedings Of The Seventh International Conference On Urban Pests: Instituto biológico, São Paulo*, v. 7, n. 1, p. 73-76, out. 2011.