

## Divisão do trabalho e flexibilidade comportamental entre operárias de *Odontomachus bauri* Emery, 1881 (Formicidae, Ponerinae)

Josiane F. P. Arantes<sup>1</sup>, Pedro A. P. Rodrigues<sup>2</sup>, Ivelize C. Tannure-Nascimento<sup>1</sup>  
& Fábio S. Nascimento<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP

<sup>2</sup> Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970, Campinas, SP

<sup>3</sup> Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, Sergipe, 49100-000, Brazil. E-mail: fabio.nascimento@pesquisador.cnpq.br

**Abstract.** Division of labor and behavioral flexibility within *Odontomachus bauri* workers Emery, 1881 (Formicidae, Ponerinae). Ants are considered highly advanced concerning the division of labor. However, as other social insects, ants also vary in their degrees of social complexity. Intermediate taxa, such as the subfamily Ponerinae, are important to provide information on the absence of functional groups in the colonies. The aims of this study were to describe the behavioral repertoire of a queenless colony of *Odontomachus bauri* under laboratory conditions, and to analyze the division of labor using the cluster analysis. Workers of *O. bauri* showed a high behavioral flexibility, therefore, supporting the hypothesis of functional worker high totipotency and low formation of specialized teams.

**Key words:** Polyethism, behavior, division of labor, orphanage, *Odontomachus*.

**Resumo:** Formigas são consideradas altamente avançadas quanto à divisão do trabalho entre as operárias. Porém, assim como outros insetos sociais, também variam em relação ao grau de complexidade social. Táxons intermediários como, por exemplo, a subfamília Ponerinae, são importantes para se obter informações sobre a possível ausência de grupos funcionais nas colônias. Os objetivos deste trabalho foram descrever os comportamentos das operárias de *Odontomachus bauri* em cativeiro e analisar a formação de grupos de operárias especializadas em determinadas tarefas por meio de uma análise agrupamento. As operárias de *O. bauri* apresentaram uma grande flexibilidade comportamental demonstrando assim que sociedades simples apresentam uma alta totipotência funcional dos indivíduos e baixa formação de grupos de trabalhos especializados.

**Palavras-chave:** Polietismo, comportamento, divisão de trabalho, orfandade, *Odontomachus*.

### INTRODUÇÃO

Os insetos sociais são caracterizados pela divisão reprodutiva do trabalho, isto é, no plano geral a produção de ovos é reservada à rainha da colônia, enquanto as tarefas de construção do ninho, cuidado da prole, coleta de alimento e defesa são funções específicas de operárias total ou parcialmente estéreis (WILSON, 1971; OSTER & WILSON, 1978). Outra característica básica responsável pelo sucesso ecológico dos insetos sociais (cupins, formigas, abelhas e vespas) é a divisão de trabalho entre diferentes formas de indivíduos (GRONENBERG, 1996).

Colônias de formigas podem ser caracterizadas por uma sociedade familiar monogínica ou poligínica, que após fundar suas colônias, começam a produzir ovos, onde originarão as operárias e, posteriormente, futuras rainhas e machos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BOURKE & FRANKS, 1995). A estrutura genética entre os indivíduos da colônia também tem sido mostrada como um componente importante na especialização de tarefas em formigas (FRASER *et al.*, 2000; HUGHES *et al.*, 2003; SCHWANDER *et al.*, 2005). Em algumas espécies, operárias também podem realizar a postura dos ovos (PAMILO *et al.*, 1985), porém por não serem inseminadas, destes ovos são

produzidos apenas machos. Contudo, esse fato só ocorre caso a rainha morra deixando a colônia órfã.

As formigas são consideradas altamente avançadas quanto ao grau de eussocialidade, por outro lado, apresentam menor complexidade individual em relação à especialização de tarefas (BOURKE, 1999). As colônias das espécies pertencentes à subfamília Ponerinae são consideradas pequenas e a complexidade na organização do trabalho baixa. Desta forma, nestas sociedades as operárias apresentariam uma flexibilidade maior (totipotência funcional) do que operárias de espécies mais complexas (JAFFE & HEBLING-BERALDO, 1990; ANDERSON & MCSHEA, 2001). Considerando as premissas citadas, os objetivos deste trabalho são (i) descrever os comportamentos típicos de operárias de *Odontomachus bauri* sob condições de orfandade; (ii) testar a hipótese da ausência de formação de grupos especializados nesta espécie como sugerido por JAFFE & HEBLING-BERALDO (1993).

## MATERIAL E MÉTODOS

### Colônia e indivíduos

Uma colônia órfã composta por 81 indivíduos de *Odontomachus bauri* foi coletada em outubro de 2005 no Campus da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP. Todos os indivíduos foram transferidos para uma caixa (35cm x 45cm) construída em gesso e composta por quatro câmaras interligadas e conectadas à uma área de forrageamento (25cm x 30cm) por um tubo plástico (2,0 cm diâmetro). Uma placa de petri (12 cm diâmetro) com solo foi colocada dentro de uma das câmaras para permitir as tarefas de transporte de terra. A colônia foi mantida em ambiente com fotoperíodo em ciclo de 12h:12h ciclo de claro e escuro e umidade entre 60 e 70%.

Os indivíduos adultos foram marcados com pontos de tinta colorida (Magic©) no tórax o que permitiu a identificação de cada formiga na colônia. As observações foram iniciadas assim que foi observada a adaptação das formigas às condições de laboratório (início do forrageamento e cuidado com a prole) e finalizadas em 13 de dezembro de

2005, totalizando 100 horas de observações. Cada amostragem ("scanning") foi feita em período de duas horas e todos os comportamentos das formigas marcadas foram registrados. Solução açucarada e larvas de *Tenebrio molitor* L., 1758 (Coleoptera, Tenebrionidae) foram oferecidas diariamente na arena de forrageamento. As amostras de *O. bauri* foram depositadas no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

### Introdução experimental de rainhas

Durante o período de estudo foram introduzidas cinco rainhas encontradas e coletadas nas proximidades da área do Campus da Universidade de São Paulo. Este experimento permitiu a observação do comportamento das operárias em relação a uma rainha estranha à colônia. No entanto nenhuma das rainhas experimentalmente introduzidas foi aceita na colônia.

### Perfis comportamentais

O registro dos comportamentos foi feito pelo método de amostragem esporádica ("sporadic sampling method"), no qual cada ato comportamental é registrado aleatoriamente e, posteriormente, combinado com o método estatístico de FAGEN & GOLDMAN (1977). A escolha dos comportamentos, *a priori*, resultou apenas no registro de atos sociais, ou seja, aqueles que contribuíram para estabelecer os grupos de trabalho. Este método permitiu por afinidade entre os atos, a agregação dos atos comportamentais em conjuntos-tarefa ("task-sets") que proporcionou a análise da variabilidade interindividual na colônia (WILSON, 1980; SEELEY, 1982; JEANNE *et al.*, 1988).

A análise de agrupamento ("cluster analysis") foi empregada para se determinar a fidelidade relativa das formigas a determinados comportamentos (formação de perfis). Nesta análise, também chamada de classificação numérica, a medida de afinidade dos grupos é calculada a partir das Distâncias Euclidianas e a regra de ligação adotada para a formação dos grupos pelo 'Método de Ward'. Essa é uma técnica de agrupamento, também conhecida como método da variância mínima, que

gera uma matriz simétrica a partir de uma matriz original construída utilizando um índice escolhido (similaridade ou dissimilaridade). Isso é necessário para que todos os valores da matriz original sejam comparadas. O método de Ward reúne um grupo de indivíduos a outro se essa reunião é proporcionada pelo menor aumento de variância intragrupo. A variância intragrupo é calculada para todas as possibilidades possíveis e escolhe-se a de menor variância. O procedimento é aplicado ao longo de toda a análise.

O passo seguinte é identificar os comportamentos e outros parâmetros que darão sentido biológico aos grupos formados pela classificação numérica. Os dados da análise de agrupamento são confrontados com os perfis individuais e conjuntos-tarefas obtidos nos catálogos comportamentais, proporcionando a identificação dos perfis de cada grupo formado.

#### Análise dos componentes principais

As frequências de atividades das operárias também foram verificadas pela análise de componentes principais (PCA) utilizando o método de fatores

hierárquicos para a ordenação dos subconjuntos. Esse método identifica e agrupa os itens para, posteriormente, fazer a rotação dos eixos gerados. Deste modo, a correlação entre os fatores é computada e a matriz de correlação dos fatores oblíquos analisados e processada em um conjunto de fatores ortogonais que divide os itens (comportamentos) em grupos com variância uniforme.

## RESULTADOS

As observações da colônia de *O. bauri* resultaram em um catálogo de 400 atos comportamentais divididos em 22 categorias de comportamento (Tab. 1). O repertório comportamental obtido durante as 100 horas de observação está dentro de um intervalo de confiança de 95% ( $22 \pm 06$  categorias). A regressão logarítmica produzida pela função "frequência de atos comportamentais/atos", forneceu uma correlação de 89%, ou seja, o aumento do número de observações não aumentaria significativamente o número de categorias do catálogo comportamental.

**Tabela 1.** Lista dos comportamentos realizados por operárias de *Odontomachus bauri* durante o período de observações.

Comportamento	Acrônimo	Descrição
Auto limpeza	AL1	Indivíduo limpa-se com primeiro par de pernas
Limpeza em grupo	LG	Indivíduos limpam um único indivíduo ou limpam vários
Limpeza da rainha	LR	Operária limpa rainha introduzida
Limpeza de ovos, larvas e pupas	LOP	Operárias lambem ovos, larvas e pupas
Interações agressivas	IA	Indivíduo(s) imobiliza(m) outra operária
Antenação	ANT	Indivíduo aproxima-se de outro e o tateia lentamente com as antenas
Antenação com rainha	ANR	Operária toca a rainha com as antenas
Antenação de ovos, larvas e pupas	AOP	Toques com as antenas em várias regiões dos ovos, larvas e pupas
Patrulhar	PAT	Operária fica imóvel e com as antenas voltadas para cima
Atacar rainha	ATR	Operárias ferream e/ou mutilam rainha recém-introduzida
Jogar rainha no lixo	JRL	Rainha é imobilizada e jogada na câmara de lixo
Jogar macho no lixo	JML	A operária segura o macho com as mandíbulas pelo tórax ou cabeça e o carrega para a câmara de lixo
Carregar ovo, larva e pupa	COP	Operária transporta um único ou aglomerados de ovos, larva ou pupas para outra câmara
Carregar terra	CT	Operárias carregam terra entre as mandíbulas para fora ou para cima do ninho
Carregar operária	CO1	O indivíduo transportava uma operária de uma câmara e levava para outra
Carregar rainha	CR	Após a introdução de uma rainha, a operária segura pela mandíbula e a transporta para outra câmara
Forragear	ALI	Operárias procuram por alimento: solução açucarada e larva de tenébrio
Coletar alimento protéico	ALT	Forrageadora leva pedaços de presa para outras o ninho

Os resultados da análise de cluster revelaram a formação de três grupos funcionais (Fig. 1). A partir da análise dos perfis comportamentais dos indivíduos, os grupos foram associados de acordo com os conjuntos-tarefa e classificados como: indivíduos encarregados em cuidar da prole, operárias que desempenham várias funções dentro da colônia ou generalistas, e forrageadoras, indivíduos que ao longo das observações capturaram alimento protéico (larvas de tenébrio) ou coletaram solução açucarada. As operárias de *O. bauri*, como esperado, apresentaram uma grande flexibilidade comportamental, ou seja, exerceram várias funções relacionadas às necessidades da colônia. Dentre os 81 indivíduos observados, 18 (22.2%) percorreram a área de forrageamento no mínimo uma vez. Além disso, 31 indivíduos (38.3%) foram observados realizando alguma atividade relacionada ao cuidado com a prole.

A análise dos componentes principais (PCA) em relação às frequências de atos comportamentais corroborou com a análise de agrupamento (Fig. 2). Os comportamentos envolvidos com cuidado da prole foram significativamente mais relacionados entre si (partilhamento) do que com outros grupos comportamentais (Tab. 1). Exceção para a procura por alimento (ALI) que da mesma forma foi desempenhada por indivíduos mais fixos nesta atividade. Contudo, os fatores 1 e 2 da análise dos componentes principais representados pelas categorias comportamentais (COP, LOP, ALI e AL1) explicaram apenas 4% da variação total das atividades.

## DISCUSSÃO

A divisão do trabalho associada ao aumento da eficiência é fundamental para a evolução biológica da complexidade e diversidade dos grupos sociais (BOURKE & FRANKS, 1995). Nos insetos sociais, os vários táxons em geral são divididos em dois grupos: especializados (sociedades complexas) e generalistas (sociedades simples). Formigas da subfamília Ponerinae são reconhecidas por apresentar um baixo a médio grau de complexidade social (BRANDÃO, 1983).

Neste trabalho não foram consideradas a influência da idade sobre a atividade dos indivíduos

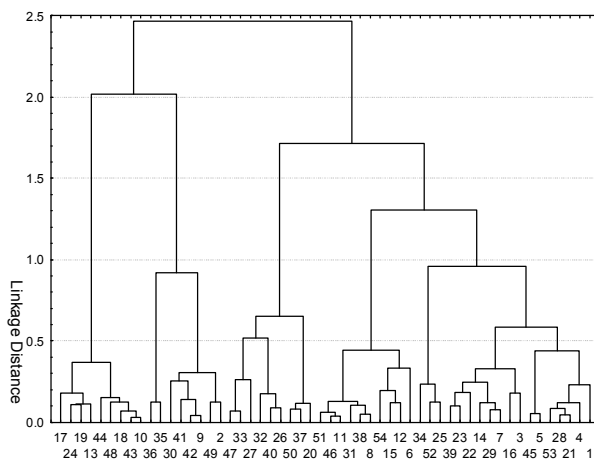


Figura 1. Dendrograma formado a partir da análise do repertório comportamental da colônia de *Odontomachus bauri*. Linha pontilhada mostra subgrupos funcionais de trabalho.

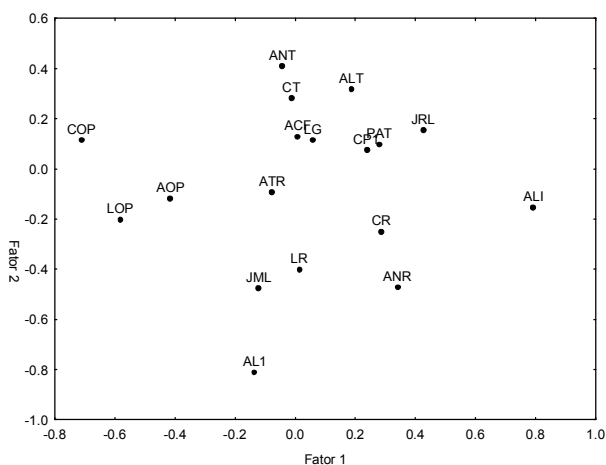


Figura 2. Análise dos componentes principais (PCA) resultantes da análise de agrupamento dos dados comportamentais. O fator 1 formou grupos relacionados com cuidado com a prole: limpeza ovos, larvas e pupas com 58%, carregar ovos, pupas e larvas com 71% e alimentação 79%. O Fator 2 formou grupos relacionados às funções generalistas e auto-limpeza com 80%.

(polietismo etário) nem o tamanho da colônia na variação da divisão do trabalho (WILSON, 1985). Tais fatores são importantes para o entendimento da ecologia colonial dos insetos, porém não são fundamentais para se determinar o repertório e a estrutura dos grupos de trabalho (BESHERS & FEWELL, 2001). Os resultados obtidos neste estudo sugerem que a formação de grupos etários (operárias jovens e velhas) provavelmente seria observada dentro dos

dois principais grupos: operárias que cuidam da prole e operárias forrageadoras. Porém, a flexibilidade comportamental apresentada por *O. bauri*, como verificado através das análises, sugere que tais grupos etários seriam incorporados em grupos maiores com operárias de várias idades desempenhando todas as funções na colônia.

O etograma obtido a partir de uma colônia órfã *O. bauri* mostra que o número total de categorias comportamentais observadas (18) foi menor do que aqueles obtidos em estudos de maior duração (*Odontomachus affinis* Guérin 1844: 23 categorias; BRANDÃO, 1983) ou em outras espécies (*Leptothorax curvispinosus* Mayr, 1866: 26 categorias; WILSON, 1975).

Os resultados apresentados no presente estudo suportam a hipótese que sociedades simples como as formigas da tribo Ponerinae, em geral, apresentam uma alta flexibilidade comportamental, caracterizada pela totipotência funcional dos indivíduos e ausência ou baixa formação de grupos de trabalhos especializados.

#### AGRADECIMENTOS

Os autores deste estudo agradecem ao Sidnei Mateus pela colaboração durante a coleta da colônia para o estudo e a Profa. Dra. Elena Diehl pelas valiosas sugestões ao manuscrito. Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp, proc. 02/12540-5).

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, C. & MCSHEA, D. 2001. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. **Biology Review** 76: 211-237.
- BESHES, S.N. & FEWELL, J.H. 2001. Models of division of labor in social insects. **Annual Review of Entomology** 46: 413-40.
- BOURKE, A.F.G. & FRANKS, N.R. 1995. **Social evolution in ants**. Princeton University Press. New Jersey 529pp.
- BOURKE, A.F.G. 1999. Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects. **Journal of Evolutionary Biology** 12: 245-257.
- BRANDÃO, C.R.F. 1983. Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* guérin (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux** 30: 193-203.
- FAGEN, R.M. & GOLDMAN, R.N. 1977. Behavioral catalogue analysis methods. **Animal Behavior** 25:261-274.
- FRASER V.S., KAUFMANN B., OLDROYD B.P., CROZIER R.H. 2000. Genetic influence on caste in the ant *Camponotus consobrinus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 47:188-194.
- GRONENBERG, W. 1996. Neuroethology of Ants. **Naturwissenschaften** 83: 15-27.
- JAFFE, K. & HEBLING-BERALDO, M. J. 1990. Respirometry and the evolution of order: negentropy criteria applied to the evolution of ants. In: **Proceedings of the 11<sup>th</sup> Conference of the International Union for the Study of Social Insects** (Bangalore, India) (ed. G. K. VEREESH, B. MALLIK, C. A. VIRAKTAMATH), p.538. Oxford and IPH Publishing Co., New Delhi.
- JAFFE, K. & HEBLING-BERALDO, M.J. 1993. Oxygen consumption and the evolution of order: negentropy criteria applied to the evolution of ants. **Experientia** 49, 587-592.
- JEANNE, R.L.; DOWNING, H.A. & POST, D.C. 1988. Age polyethism and individual variation in *Polybia occidentalis*, an advanced eusocial wasp. In: JEANNE, R.L. ed.: **Interindividual behavioral variability in social insects**. Westview Press, Boulder, CO, 323-357.
- OSTER, G.F. & WILSON, E.O. 1978. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton University Press, Princeton, NJ. 352p.
- PAMILO, P.; CROZIER, R.H. & FRAZER, J. 1985. Inter-nest interactions, nest autonomy, and reproductive specialization in an Australian arid-zone ant, *Rhytidoponera* sp. 12. **Psyche** 92: 217-236.
- SEELEY, T.D. 1982. Adaptive significance of age polyethism schedule in honeybee colonies. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 11: 287-293.
- SCHWANDER, T.; ROSSET, H. & CHAPUISAT, M. 2005. Division of labour and worker size polymorphism in ant colonies: the impact of social and genetic factors. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 59: 215-221.
- WILSON, E. O. 1971. **The Insect Societies**. Cambridge, MA, Harvard University Press, 548p.
- WILSON, E. O. 1975. *Leptothorax duloticus* and the beginnings of slavery in ants. **Evolution** 29: 108-119.
- WILSON, E. O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera Formicidae: *Atta*). I. The overall pattern in *Atta sexdens*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 7: 143-156.
- WILSON, E.O. 1985. The sociogenesis of insect colonies. **Science** 228: 1489-1495.

Recebido: 07/08/2007  
Revisado: 01/11/2007  
Aceito: 29/04/2008

