

Polietismo etário e repertório
comportamental de *Ectatomma opaciventre*
Roger, 1861 (Formicidae, Ponerinae)^{1,2}

Thiago Barros Miguel¹ & Kleber Del-Claro^{1,2}

AGE POLYETHISM AND BEHAVIORAL REPERTOIRE OF
ECTATOMMA OPACIVENTRE ROGER, 1861 (FORMICIDAE,
PONERINAE)

ABSTRACT: The behavioral repertoire of *Ectatomma opaciventre* Roger, 1861 and the occurrence of age polyethism in this Ponerinae ant was investigated. The study was conducted under laboratorial conditions (Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações – LECI – Universidade Federal de Uberlândia), where one colony (80 individuals: one queen and 79 workers) was maintained. Observations were performed through sessions of 30 minutes (“ad libitum” sense), in a total of 10 hours of qualification and 20 hours of quantification of behavioral acts. We registered forty-eight different behavioral acts that were classified in eight groups of activities. Parental care, defense, environment exploitation, foraging and grooming were the most important groups, respectively. We also recorded evidence of age polyethism, with young workers performing significantly more brood care and allogrooming than other ones. Immobility and behavior of reproductive castes are pointed out as important acts to be evaluated in behavioral repertoires of hymenopterans.

Key words: ants, Ponerinae, *Ectatomma*, age polyethism, ethogram, behavior.

INTRODUÇÃO

Etogramas, ou repertórios comportamentais são ferramentas básicas para uma melhor compreensão da biologia, ecologia e comportamento de um animal em condições de

Fonte de financiamento: UFU/CEMIG¹, CNPq² e FAPEMIG²

¹ Bacharelado em Ciências Biológicas, IC – Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, caixa postal 593, 38400-902, Uberlândia, MG, Brasil. thiagobmiguel@hotmail.com

² Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações - Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais – Instituto de Biologia – Universidade Federal de Uberlândia, caixa postal 593, 38400-902, Uberlândia, MG, Brasil. delclaro@ufu.br

cativeiro ou em vida livre (ALCOCK, 1997; DEL-CLARO, 2004). Esta ferramenta etológica é muito utilizada no caso de insetos sociais, especialmente formigas (BRANDÃO, 1978; WILSON & FAGEN, 1974; DEL-CLARO *et al.* 2002), fornecendo informações para uma compreensão aprofundada do comportamento social e com resultados satisfatórios para muitas espécies (WILSON, 1976; BRANDÃO 1978; TRANIELLO & JAYASURIYA 1985). Repertórios comportamentais também podem fornecer dados específicos relacionados com a divisão de trabalho e casta na colônia, sendo úteis para a determinação da ocorrência de polietismo etério (WILSON, 1980, 1984; HÖLDOBLER & WILSON, 1990; PRATT, 1994).

Polietismo etério é bastante difundido em insetos sociais, particularmente em formigas, podendo ser entendido como uma variação ou mudança nas atividades exercidas pelos membros de uma colônia ao longo de seu desenvolvimento, envelhecimento, dependendo de sua ontogenia (WILSON, 1971; CALABI, 1989). Vários autores sugerem que existam diferentes graus de organização em polietismo etério e que essa variação possa indicar o nível de organização social nos insetos (HÖLDOBLER & WILSON, 1990; JAISON *et al.*, 1992). Isto se relaciona com o aumento dos riscos de mortalidade em atividades externas, como o ato de forrageamento e o aumento da expectativa das operárias jovens quando estão engajadas em tarefas internas relacionadas com a colônia (WAKANO *et al.*, 1998).

Formigas estão entre os taxa animais de maior sucesso ecológico (HÖDOBLER & WILSON, 1990), sendo também uma das linhagens de insetos eusociais com maior derivação (WILSON, 1971), consideradas o único grupo exclusivamente eusocial (sociais verdadeiros) dentro de Hymenoptera (MICHENER, 1969; BRANDÃO, 1983; GULLAN & CRANSTON, 1994). São organismos cosmopolitas e estritamente terrestres, diversificando-se por vários habitats, alcançando cerca de 10.000 espécies, estimando-se que esse número possa chegar a 20.000 (HÖDOBLER & WILSON, 1990; BOLTON, 1994). Devido a sua abundância, diversidade de hábitos alimentares, estabilidade populacional e eficiência de forrageamento, formigas exercem efeitos importantes na maioria dos ecossistemas terrestres onde são encontradas (WILSON, 1971; HÖDOBLER & WILSON, 1990). A razão desse

sucesso se deve, muito possivelmente, ao aparecimento no cretáceo médio, de uma casta operária sem asas, capaz de se aproveitar de fontes alimentares que provavelmente eram inexploradas (WILSON, 1971; 1975). Além deste caráter evolutivo e social, as formigas são importantes do ponto de vista ecológico, principalmente no que se refere à estruturação de comunidades, especialmente em ambientes tropicais (DEL-CLARO *et al.*, 2002). A maioria das formigas é carnívora, mas também podem se alimentar de diversas outras fontes alimentares como: carniça, frutos em decomposição, de excreções e secreções animais e vegetais, de pólen, néctar e também de fungos (CARROL & JANZEN, 1973).

A sub-família Ponerinae é considerada um dos grupos mais primitivos tanto comportamental quanto morfológicamente (WHEELER, 1910; WILSON, 1971; HÖLDOBLER & WILSON 1990), sendo muito antiga dentro da família Formicidae, tendo sua origem provavelmente no período Cretáceo (BRANDÃO, 1990; HÖLDOBLER & WILSON, 1990). Os Ponerinae ocorrem principalmente nos estratos hipógeo e epígeo, tanto para nidificação como para forrageamento (FERNANDEZ, 1991). Possuem ninhos simples, pouco polimorfismo entre a casta das operárias e a rainha e sua comunicação química é incipiente (WILSON, 1971). O gênero *Ectatomma* é recente na sub-família, composto por 12 espécies que são representadas por formigas moderadamente grandes, endêmicas em regiões neotropicais (BROWN, 1958; KUGLER & BROWN, 1982). As formigas deste gênero são consideradas predadoras generalistas de uma variedade de pequenos artrópodes e anelídeos, eventualmente podendo coletar néctar extrafloral e exudatos de homópteros (FERNÁNDEZ, 1991; DEL-CLARO & OLIVEIRA, 1998; OLIVEIRA & PIE, 1998; PIE 2004). Por serem um modelo de fácil manutenção em cativeiro e por já existirem dados na literatura que permitem comparações, o presente estudo visou contribuir para um melhor conhecimento do comportamento de *Ectatomma*. Este objetivo foi perseguido através da elaboração de um repertório comportamental para a espécie *E. opaciventre* Roger, 1861 e sua comparação a outros já existentes (ex. PIE, 2002), fornecendo dados para a corroboração ou não da existência de uma divisão de trabalho baseado na idade entre as operárias da colônia (polietismo etário).

MATERIAL E MÉTODOS

Para a descrição do repertório comportamental, uma colônia de *E. opaciventre* (80 indivíduos: uma rainha e 79 operárias) foi coletada na Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental – EPDA – Galheiros (19° 15' S – 47° 06' W), reserva natural de cerrado (sentido restrito, veja Eiten, 1972), situada no município de Perdizes MG – região Sudeste do Brasil, no mês de Abril de 2003.

A colônia foi encontrada nas margens da estrada que corta a reserva e depois foi transportada para o Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI) do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia, colocada em duas bandejas de plástico de 29 x 10 x 45cm, que se comunicavam por meio de uma mangueira de PVC. No interior de uma bandeja foram colocados dez tubos de ensaios de 18cm de comprimento e 1cm de diâmetro, simulando dessa maneira as câmaras existentes em uma colônia. Cada frasco tinha água no terço final e um chumaço de algodão através do qual as formigas tinham acesso à água. A bandeja onde foram colocados os indivíduos que pertenciam à colônia, juntamente com os tubos de ensaio, foi denominada “arena de nidificação”, e a outra bandeja, onde eram oferecidos os itens alimentares, foi denominada “arena de forrageamento”. Cada bandeja foi coberta por uma placa de vidro revestida com papel celofane vermelho para diminuir o estresse causado pela luminosidade do ambiente. As formigas foram alimentadas com a dieta padrão proposta por BHATKAR & WHITCOMB (1970) e também com ninfas e cupins adultos (*Armithermes* sp.). Antes do início de cada sessão de observação, os alimentos eram oferecidos às formigas, e o papel celofane removido.

Foram feitas 10 horas iniciais de observações qualitativas com amostragem de todas as ocorrências (*ad libitum*, ALTMANN, 1974) para a descrição das principais categorias comportamentais e 20 horas de observações quantitativas, utilizando o método de varredura (*scanning sample*, ALTMANN, 1974) para a quantificação dos atos. Durante um período de cinco minutos anotaram-se todos os comportamentos de cada indivíduo da colônia. Após um intervalo de um minuto, repetia-se a observação, totalizando 60 sessões de 30 minutos de observações cada. As operárias também foram individualiza-

das através de marcação com tinta especial para aeromodelismo secagem rápida (® Revell), a fim de detectar variações no comportamento, dependentes da faixa etária (polietismo etário). As operárias jovens são reconhecidas pela característica de possuírem uma coloração pálida em relação às operárias mais velhas existentes na colônia.

Os resultados obtidos para cada grupo foram comparados através do teste do Chi-quadrado, com correção de Yates.

O valor de cobertura da amostra ("sample coverage") foi estimado de acordo com FANGEN & GOLDMAN (1977) e LEHNER (1996). Foi calculado por meio da expressão: $\theta = 1 - (N_i / i)$, no qual " N_i " é o número de comportamentos observados apenas uma vez, e " i " é o número total de atos comportamentais. Quanto mais θ se aproxima de 1,0 melhor é a cobertura da amostra, mais abrange os comportamentos da espécie estudada, então, a probabilidade de que o próximo ato comportamental amostrado seja um novo comportamento é relativamente baixa. O estudo é considerado completo quando θ varia entre 0,90 e 0,99.

RESULTADOS

Houve diferenças qualitativas e quantitativas nos repertórios de operárias e rainha (Tab. 1). No total, foram observados 5.611 comportamentos, distribuídos em 8 categorias e 48 atos comportamentais distintos (Tab. 1). Operárias apresentaram um repertório comportamental mais diversificado, com 47 atos comportamentais (5.569 registrados), enquanto que, a rainha, apresentou um repertório com apenas 12 atos comportamentais (42 registrados). O valor de cobertura da amostra (θ) foi de 0,90.

As categorias de comportamentos mais freqüentes em *E. opaciventre* foram: cuidado parental, defesa, exploração e forrageamento, e limpeza. Cuidado parental foi a categoria mais freqüente observada entre as operárias e a rainha. Outras atividades como defesa, exploração e forrageamento, e limpeza foram as mais freqüentes em operárias.

Tabela 1. Repertório Comportamental de *Ectatomma opaciventre* Roger 1861, em condições de cativeiro ($n = 1$ colônia, 30 horas de observações quantitativas).

Categorias comportamentais	Operarias	Rainha	Total
Atos comportamentais			
Alimentação	0,0948	0,1190	0,0949
01 - Alimentando de dieta	0,0162	-	0,0160
02 - Alimentando de cupim	0,0761	0,0714	0,0761
03 - Sugando água do algodão	0,0025	0,0476 *	0,0028
Comunicação	0,0535	0,0952	0,0537
04 - Antenando operaria	0,0488	0,0952*	0,0491
05 - Antenando rainha	0,0047	-	0,0046
Cuidado parental	0,1566	0,4761 *	0,1579
06 - Antenando ovo	0,0016	-	0,0016
07 - Antenando larva	0,0162	0,0714 *	0,0165
08 - Antenando pupa	0,0092	-	0,0090
09 - Sobre ovos	0,0129	-	0,0128
10 - Sobre larvas	0,0524	0,2381 *	0,0538
11 - Sobre pupas	0,0025	-	0,0024
12 - Manipulando ovos	0,0016	0,0952 *	0,0023
13 - Manipulando larvas	0,0259	0,0238	0,0258
14 - Alimentando larvas	0,0065	-	0,0124
15 - Limpando (Allogrooming) larva	0,0002	-	0,0085
16 - Manipulando pupas	0,0124	0,0238 *	0,0064
17 - Manipulando adulto recém - eclodido	-	-	-
18 - Carregando ovos	0,0005	-	0,0005
19 - Carregando larvas	0,0043	-	0,0042
20 - Carregando pupas	0,0004	-	0,0003
21 - Carregando operarias	0,0002	-	0,0001
22 - Pegando ovo recém - colocado	0,0005	-	0,0005
23 - Auxiliando eclosão	-	-	-
24 - Parada segurando ovo	0,0005	-	0,0005
25 - Parada segurando larva	0,0002	-	0,0001
26 - Parada segurando pupa	0,0086	-	0,0001
27 - Oviposição	-	0,0238	0,0001
Defesa	0,1023	-	0,1016
28 - Parada na entrada do ninho	0,0996	-	0,0990
29 - Atacando(mandíbula + ferrão)	0,0027	-	0,0026
Exploração e Forrageamento	0,1923	-	0,1906
30 - Antenando cupim	0,0023	-	0,0023
31 - Carregando cupim	0,0135	-	0,0133
32 - Carregando cupim para entrada do ninho	0,0138	-	0,0137
33 - Antenando substrato	0,0014	-	0,0014
34 - Andando na arena de forrageamento	0,0388	-	0,0384
35 - Andando na arena de nidificação	0,1225	-	0,1215
Limpeza	0,2373	0,0714 *	0,2320
36 - Autolimpeza de antena	0,0215	-	0,0213
37 - Autolimpeza 1º par de pernas	0,0280	-	0,0278
38 - Autolimpeza antena + 1º par de pernas	0,0553	0,0476	0,0552

39 - Autolimpeza 2º par de pernas	0,0081	-	0,0080
40 - Autolimpeza 3º par de pernas	0,0081	-	0,0080
41 - Autolimpeza do anus	0,0122	-	0,0085
42 - Limpando (Allogrooming) operaria	0,0989	0,0238	0,0983
43 - Limpando (Allogrooming) rainha	0,0034	-	0,0033
44 - Carregando operaria morta	0,0002	-	0,0001
45 - Manipulando operaria morta	-	-	-
46 - Carregando lixo	0,0011	-	0,0010
47 - Manipulando lixo	0,0005	-	0,0005
Repouso	0,0560	-	0,0555
48 - Parada na arena de nidificação	0,0382	-	0,0379
49 - Parada na arena de forrageamento	0,0178	-	0,0176
Outros	0,1068	0,2831	0,1077
50 - Manipulando algodão	0,0307	-	0,0304
51 - Parada sob o algodão úmido	0,0761	0,2381 *	0,0773
TOTAL	1,0000	1,0000	1,0000

Os asteriscos (*) indicam diferença significativa entre as castas (teste do Chi-quadrado, $p < 0.05$, com correção de Yates).

O repertório de operárias foi dividido entre operárias que saíam do ninho (indivíduos mais velhos) e operárias que não saíam do ninho (indivíduos mais jovens). Operárias mais jovens, exibem um maior cuidado à prole e menos disposição em defesa e exploração do ambiente. Por outro lado, as operárias mais velhas, exibiram maior atividade de defesa e exploração. A comparação entre os dados dessas duas categorias de operárias (Fig. 1 e Tab. 2), evidenciam a ocorrência de polietismo etário em *E. opaciventre*.

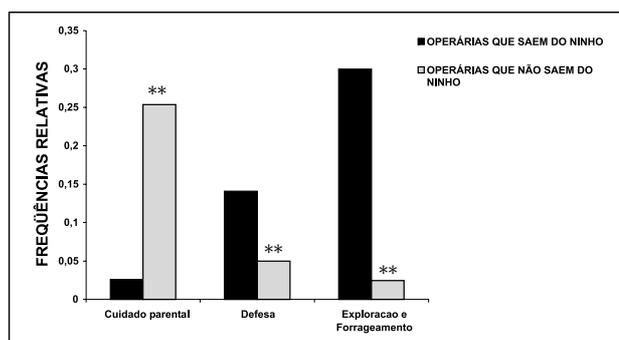


Figura 1. Frequência relativa das principais categorias comportamentais demonstrando a ocorrência de polietismo etário, entre as operárias de *Ectatomma opaciventre*. Os asteriscos (**) sobre as barras indicam que os dados de cada tipo de comportamento diferem significativamente entre os grupos de formigas (Teste do Chi-quadrado, aplicada correção de Yates, $P < 0,01$).

Tabela 2. Repertório comportamental de operárias de *Ectatomma opaciventre* Roger 1861, em condições de cativeiro ($n = 1$ colônia, 30 horas de observações quantitativas). Comparação entre comportamentos exibidos por operárias que saíam (mais velhas) e que não saíam (mais jovens) do ninho.

Categorias comportamentais	Operaria que sai do ninho	Operaria que não saí do ninho	Total
Atos comportamentais			
Alimentação	0,0787	0,0662	0,0697
01 – Alimentando de dieta	0,0341	0,0008	0,0194
02 – Alimentando de cupim	0,0373	0,0556	0,0453
03 – Sugando água do algodão	0,0013	0,0098	0,0050
Comunicação	0,0521	0,0376	0,0457
04 – Antenando operaria	0,0521	0,0376	0,0457
05 – Antenando rainha	-	-	-
		0,2537 **	0,1263
Cuidado parental	0,0261	0,0065	0,0032
06 – Antenando ovo	0,0006	0,0139	0,0061
07 – Antenando larva	-	0,0025	0,0014
08 – Antenando pupa	0,0006	0,0352	0,0162
09 - Sobre ovos	0,0013	0,1023	0,0504
10 - Sobre larvas	0,0096	0,0106	0,0050
11 - Sobre pupas	0,0006	0,0016	0,0007
12 - Manipulando ovos	-	0,0172	0,0129
13 - Manipulando larvas	0,0096	0,0008	0,0007
14 - Manipulando pupas	0,0006	-	-
15 - Manipulando adulto recém – eclodido	-	0,0155	0,0075
16 - Alimentando larvas	0,0013	0,0376	0,0173
17 – Limpando (Allogrooming) larva	0,0013	0,0025	0,0010
18 – Carregando ovos	-	0,0025	0,0010
19 – Carregando larvas	-	-	-
20 – Carregando pupas	-	-	0,0003
21 – Carregando operarias	0,0006	0,0025	0,0010
22 - Pegando ovo recém – colocado	-	-	-
23 – Auxiliando eclosão	-	0,0025	0,0010
24 - Parada segurando ovo	-	-	-
25 - Parada segurando larva	-	-	-
26 - Parada segurando pupa	-	-	-
27 – Oviposição	-	-	-
Defesa	0,1408	0,0499 **	0,1008
28 – Parada na entrada do ninho	0,1395	0,0499	0,1001
29 – Atacando(mandíbula + ferrão)	0,0013	-	0,0007
Exploração e Forrageamento	0,2998	0,0245 **	0,1782
30 – Antenando cupim	0,0084	-	0,0047
31 – Carregando cupim	0,0161	0,0016	0,0093
32 – Carregando cupim para entrada do ninho	0,0109	-	0,0061
33 – Antenando substrato	0,0039	0,0016	0,0030
34 - Andando na arena de forrageamento	0,0759	0,0008	0,0428
35 - Andando na arena de nidificação	0,1846	0,0205	0,1123

Limpeza	0,2483	0,3585	0,2960
36 – Autolimpeza de antena	0,0373	0,0205	0,0298
37 – Autolimpeza 1º par de pernas	0,0373	0,0303	0,0342
38 – Autolimpeza antena + 1º par de pernas	0,0650	0,0614	0,0633
39 – Autolimpeza 2º par de pernas	0,0103	0,0123	0,0111
40 – Autolimpeza 3º par de pernas	0,0058	0,0057	0,0057
41 – Autolimpeza do anus	0,0174	0,0237	0,0201
42 – Limpando (Allogrooming) operaria	0,0727	0,1997	0,1285
43 – Limpando (Allogrooming) rainha	-	0,0025	0,0010
44 – Carregando operaria morta	0,0006	-	0,0003
45 – Manipulando operaria morta	-	-	-
46 – Carregando lixo	0,0006	0,0016	0,0010
47 – Manipulando lixo	0,0013	0,0008	0,0010
Repouso	0,0843	0,01031	0,0529
48 – Parada na arena de nidificação	0,0399	0,0123	0,0277
49 – Parada na arena de forrageamento	0,0444	0,0008	0,0252
Outros	0,0759	0,1972	0,1292
50 - Manipulando algodão	0,0347	0,027	0,0313
51 - Parada sob o algodão úmido	0,0412	0,1702	0,0979
TOTAL	1,0000	1,0000	1,0000

Os asteriscos (**) indicam diferença significativa nas categorias comportamentais entre as castas (teste do Chi-quadrado, $p < 0.01$, com correção de Yates).

DISCUSSÃO

Etogramas têm estabelecido relatos quantitativos comportamentais das espécies, e internamente podem permitir comparações com grupos identificáveis dentro das colônias tais como castas físicas (BRANDÃO, 1978; CALABI *et al.*, 1983; HERBES, 1983; SANTOS, 2002) ou grupos etários (WILSON, 1976; CALABI *et al.*, 1983; PIE, 2002). As formigas possuem repertórios comportamentais que variam de espécie para espécie, mas em geral elas apresentam entre 30 e 40 atos comportamentais descritos (BRANDÃO, 1978; SANTOS, 2002). O presente estudo mostra que o repertório comportamental das operárias e da rainha foi mais diverso do que o previamente estabelecido para o grupo. Estudando o repertório comportamental da mesma espécie no estado de São Paulo, PIE (2002) registrou apenas 28 atos comportamentais, o qual é comparável ao de outros poneríneos já estudados, como *Odontomachus affinis* com 26 atos comportamentais (BRANDÃO, 1983) e *Ponera pennsylvannica* com 33 atos comportamentais (PRATT *et al.*, 1994). O valor de cobertura da amostra (\hat{e}) foi de 0,90, dessa

Thiago
Barros
Miguel,
Kleber
Del-Claro

Rev. bras.
Zoociências
Juiz de Fora
V. 7 Nº 2
Dez/2005
p. 297-310

maneira o repertório comportamental aqui proposto para *E. opaciventre* pode ser considerado virtualmente completo para a estimativa de cobertura amostral proposta por FANGEN & GOLDMAN (1977) e LEHNER (1996).

Espécies polimórficas em geral variam mais no tamanho do repertório comportamental, como *Formica perpilosa* (BRANDÃO, 1978), *Pheidole hortensis* (CALABI *et al.*, 1983) e *Camponotus sericeiventris* (BUSHER *et al.*, 1985). A maior diversidade de atos comportamentais observada no presente estudo para *E. opaciventre*, maior inclusive do que a observada por PIE (2002) para a mesma espécie, não pode ser atribuída ao polimorfismo. O fato de se ter incorporado ao etograma comportamentos relacionados à imobilidade e um maior detalhamento nas atividades de limpeza, cuidado parental e especialmente uma observação mais cuidadosa da rainha, parecem ter sido os maiores responsáveis pela diferença. Na maioria dos repertórios comportamentais, imobilidade é ignorada e assim sendo caracterizada como ausência de comportamento. Entretanto, um animal pode estar exibindo algum tipo de comportamento, imperceptível à percepção humana, mesmo quando imóvel, aparentemente em repouso ou em latência (DEL-CLARO, 2004). As atividades das formas reprodutivas são muitas vezes também ignoradas, compondo-se repertórios apenas de operárias. PIE (2002) propõe no seu trabalho, um repertório no qual retira os comportamentos relacionados aos machos e também à imobilidade dentro da colônia, além de apresentar os atos de forma mais geral, ou seja, sem detalhamento das diferenças de cada ato. Diferenças sutis em comportamentos podem resultar em funções distintas, que influem diretamente no valor adaptativo das espécies (ALCOCK, 1997).

A imobilidade em formigas parece seguir um padrão geral, no qual uma grande parte da colônia permanece neste estado, provavelmente para contenção de gastos energéticos (SANTOS, 2002). Esse fato por si só, justifica uma análise mais cuidadosa da imobilidade ou “repouso” e da sua consideração como uma categoria, já que sua frequência é geralmente alta (SANTOS, 2002; DEL-CLARO *et al.*, 2002). A inclusão dessa nova categoria pode dessa forma alterar as frequências das demais categorias comportamentais quando se comparam repertórios.

As categorias de limpeza, alimentação, comunicação e cuidado parental são categorias freqüentes em etogramas de formigas (BRANDÃO, 1983) e também em outros animais, por exemplo, em opiliões (ELPINO-CAMPOS *et al.*, 2001). Alimentação e limpeza foram as mais freqüentes em *Zacryptocerus varians* (WILSON, 1976), exploração e defesa e comunicação para *Cephalotes pusillus* (DEL-CLARO *et al.*, 2002) e repouso, exploração, limpeza e cuidado parental foram as categorias mais freqüentes para *Camponotus formiciformes* (SANTOS, 2002). A maioria das categorias observadas com maior freqüência para *E. opaciventre* coincidem com as citadas em outras espécies.

O canibalismo de operárias recém – eclodidas por rainha de *E. opaciventre* ocorreu quando não houve o fornecimento de alimento para a colônia. O canibalismo, embora ainda não tão bem compreendido, é observado em algumas espécies (WILSON, 1976; PAIVA & BRANDÃO, 1989; BOURKE, 1991) e pode estar relacionado, por exemplo, com dominância ou estresse na colônia (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), e também pela falta de alimento para a colônia.

Em formigas, a divisão de trabalho entre os membros de uma colônia pode ser baseada na idade da operária (o polietismo etário) ou por diferenças anatômicas (o polietismo de castas) (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Em geral quando a divisão de trabalho é baseada na idade, operárias jovens ficam encarregadas do cuidado à prole, além de outras atividades no interior do ninho, enquanto as operárias mais velhas deixam o ninho para as atividades de manutenção, defesa da colônia e forrageamento (AGBOGBA, 1994; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). *E. opaciventre* apresenta um padrão de polietismo etário típico de insetos sociais, no qual somente as operárias mais velhas saem para forragear e patrulhar os arredores do ninho, deixando a tarefa de cuidado à prole sendo executada pelas operárias mais jovens, o que já havia sido descrito previamente para outras espécies do gênero como *E. tuberculatum* (FÉNÉRON *et al.*, 1996). O polietismo etário parece ser uma estratégia através da qual formigas garantem um retorno à colônia, do investimento parental feito na produção e manutenção de cada operária.

O repertório comportamental apresentado detalha a distribuição de tarefas em uma colônia de *E. opaciventre*, evidenciando que seu comportamento social mostra um mosaico muito interessante de características primitivas e derivadas e, mesmo que restrito, também caracteriza a existência de um polietismo etéreo entre as castas de operárias. Ressalta também a importância de uma análise mais cuidadosa e detalhada dos comportamentos das distintas castas, assim como uma melhor investigação sobre as funções da imobilidade.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Ana Paula Korndörfer, Everton Tizo-Pedroso e Marcela Yamamoto pela leitura e revisão do manuscrito original. À CEMIG, por permitir acesso a EPDA-Galheiro. A Jimi Naoki Nakajima, coordenador do projeto "Galheiro" pelo apoio logístico. Kleber Del-Claro agradece apoio financeiro do CNPq (PQ e projetos).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGBOGBA, C. 1994. Absence temporal polyethism in the ponerinae ant *Pachycondyla caffaria* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae): early especialization of the foragers. **Behavioural Processes**, **32**: 47- 52.
- ALCOCK, J. 1997. **Animal Behavior, an evolutionary approach** (3rd. ed.). Sunderland, England Sinauer Associates
- ALTMAN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, **49**: 227-267.
- BHATKAR, A. & W. H. WHITCOMB. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. **Fla. Entomology**, **53**: 217-232
- BOLTON, B. 1994. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press, Cambridge.
- BOURKE, A. F. G. 1991. Queen behaviour, reproduction and egg cannibalism in multiple-queen colonies of the ant *Leptothorax acervorum*. **Anim. Behaviour**, **42**: 295-310.
- BRANDÃO, C. R. F. 1978. Division for labor within the worker caste of *Formica perpilosa* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche** **85**(2-3): 229-237.
- BRANDÃO, C. R. F. 1983. Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* Guerin (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Soc. Insects**, **30**: 193-203.
- BRANDÃO, C. R. F. 1990. Phylogenetic, biogeographic, and evolutionary inferences from the description of an early cretaceous south american myrmeciinae. 11th International Congress IUSI. India.
- BROWN, W. R. Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the formicidae. II Tribe Ectatomminae (Hymenoptera). **Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.** **118**: 175-362.
- BUSHER, C. E.; P. CALABI. & J. F. A. TRANIELLO. 1985. Polymorphism and division of labor in the Neotropical ant *Camponotus sericeiventris* Guerin

- (Hymenoptera: Formicidae). **Ann. Entomol. Soc. Amer.** **78**: 221-228.
- CALABI, P. 1989. Behavioral flexibility in Hymenoptera: Are examination of the concept of caste. In: Trager, E. J (Ed.), **Advances in Myrmecology**, Brill Press, Leiden, pp. 237-258.
- CALABI, P.; J. F. A. TRANIELLO, & M. H. WERNER. 1983. Age polyetism: its occurrence in the ant *Pheidole hornitensis* and some general considerations. **Psyche**. **85**: 395-421.
- DEL-CLARO, K. & P. S. OLIVEIRA. 1999. Ant-Homoptera interactions in a neotropical savanna: The honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosium* (Araliaceae). **Biotropica**. **31**: 135-144.
- DEL-CLARO, K. 2004. **Comportamento animal - uma introdução à ecologia comportamental**. Livraria e Editora Conceito, 132p.
- DEL-CLARO, K.; J. C. SANTOS. & A. S. J. DURÃES. 2002. Etograma da formiga arboreícola *Cephalotes pusillus* (Klug, 1824) (Formicidae: Myrmicinae). **Revista de Etologia** **4**(1): 31-40.
- EITEN, G. 1972. Cerrado vegetation of Brazil. **Botanical Review**, **38**: 201-341.
- ELPINO-CAMPOS, A.; W. PÉREIRA.; K. DEL-CLARO. & G. MACHADO. 2001. Behavioural repertoire and notes on natural history of the Neotropical harvestman *Discocytrus oliverioi* (Opiliones: Gonyleptidae). **Bulletin of the British Arachnological Society**. **12**: 144-150.
- FANGEN, R. M. & R. N. GOLDMAN. 1977. Behavioural catalogue analysis methods. **Anim. Behaviour**. **25**: 261-274.
- FÉNÉRON, R.; J. L. DURAND. & P. JAISON. 1996. Relation between behaviour and physiological maturation in ponerinae ant. **Behaviour**, **133**: 791-806.
- FERNÁNDEZ, F. 1991. Las hormigas cazadoras de genero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae) en Colombia. **Caldasia**, **16**: 551-564.
- GULLAN, P. J. & P. S. CRANSTON. 1994. **The Insects: An outline of entomology**. London: Chapman & Hall.
- HERBERS, J. M. 1983. Social organization in *Leptothorax* ants: within and between-species patterns. **Psyche** **90**: 261-274.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1990. **The ants**. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. 732 pp.
- JAISON, P.; D. R. FRESNEAU. & A. LEONIR. 1992. Social organization in some primitive Australian ants. I. *Nothomyrmecia macrops* (Clack). **Ins. Sociaux**. **39**: 425-438
- KUGLER, C. & W. R. JR. BROWN. 1982. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. Search Agric. N. Y. **State Agric. Exp. Snt.** Ithaca. **24**: 1-7.
- LEHNER, P. N. 1996. **Handbook of ethological methods**. 2nd ed. Cambridge University Press. 627pp.
- MICHENER, C. D. 1969. Comparative social behavior of bees. **Annual Review of Entomology**, **14**: 299-342.
- OLIVEIRA, P. S. & M. S. PIE. 1998. Interactions between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. **An. Soc. Entomol. Brasil**. **27**: 161-176
- PAIVA, R. V. S. & C. R. F. BRANDÃO. 1989. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* (Forel, 1908) (Hymenoptera: Formicidae). **Rev. Brasil. Biol.** **49**(3): 783- 792.
- PIE, M. R. 2002. Behavioral repertoire, age polyetism and adult transport in *Ectatomma opaciventre* (Formicidae: Ponerinae). **Journal of Insect Behavior**, **15**(1): 25-35.

- PIE, M. R. 2004. Foraging ecology and behaviour of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savanna. **Journal of Natural History**, **38**: 717-729.
- PRATT, S. C. 1994. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). **Ins. Soc.** **41**: 255-262
- PRATT, S. C.; N. F. CARLIN. & P. CALABI. 1994. Division of labor in *Ponera pennsylvannica* (Formicidae: Ponerinae). **Ins. Sociaux.** **41**: 43-61.
- SANTOS, J. C. 2002. **Ecologia e comportamento de formigas tecelãs (Camponotus) do cerrado Brasileiro**. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia, MG 67p.
- TRANIELLO, J. F. A. & A. K. JAYASURIYA. 1985. The biology of the primitive ant *Aneuretus simoni* (Eney) (Formicidae: Aneuretinae). II. The social ethogram and division of labor. **Ins. Sociaux.** **32**(4): 375-388
- WAKANO, J. N.; K. NAKATA. & N. YAMAMURA. 1998. Dynamic model of optimal age polyethism in social insects under stable and fluctuating environments. **J. theor. Biol.** **193**: 153-165.
- WHEELER, W. M. 1910. **Ants: their structure, development and behavior**. Columbia University Press, New York.
- WILSON, E. O. & R. M. FANGEN. 1974. On the estimation of total behavior repertoires in ants. J. N. Y. **Ent. Soc.** **82**: 106-112.
- WILSON, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- WILSON, E. O. 1976. A social ethogram of the Neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). **Anim. Behaviour.** **24**: 354-363.
- WILSON, E. O. 1980. Castes and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae - Atta). **Behav. Ecol. Sociobiology.** **7**: 143-156.
- WILSON, E. O. 1984. The relation between castes ratio and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). **Behav. Ecol. Sociobiology.** **16**: 89- 98.

Recebido: 07/06/05
Aceito: 20/10/05