



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA



POLIDOMIA E A DIVISÃO DE TRABALHO NA POPULAÇÃO DE *Azteca chartifex spiriti* FOREL, 1912 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, DOLICHODERINAE)

VINÍCIUS LIMA DE MIRANDA

ILHÉUS-BA
2019

VINÍCIUS LIMA DE MIRANDA

POLIDOMIA E A DIVISÃO DE TRABALHO NA POPULAÇÃO DE *Azteca chartifex spiriti* FOREL, 1912 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, DOLICHODERINAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de mestre em Zoologia.

Área de concentração: Zoologia Aplicada
Orientadora: Dr^a Cléa dos Santos F. Mariano

ILHÉUS-BA
2019

VINÍCIUS LIMA DE MIRANDA

POLIDOMIA E A DIVISÃO DE TRABALHO NA POPULAÇÃO DE *Azteca chartifex spiriti* FOREL, 1912 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE, DOLICHODERINAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de mestre em Zoologia.

Área de concentração: Zoologia Aplicada
Orientadora: Dr^a Cléa dos Santos F. Mariano

Ilhéus, ____ de fevereiro de 2019.

Prof^a. Dr^a. Cléa dos Santos Ferreira Mariano
UESC/DCB
(Orientadora)

Prof. Dr. Jacques Hubert Charles Delabie
CEPLAC/CEPEC

Prof. Dr. Ana Gabriela Delgado Bieber
UESB/DCEN

Prof. Dr. Alexandre Arnhold
UFSB/CFCAf

AGRADECIMENTOS

Agradeço a CAPES pela concessão da bolsa. A UESC e ao programa de Pós-graduação em Zoologia pela oportunidade de fazer o mestrado. Ao Laboratório de Zoologia de Invertebrados por oferecer suporte e estrutura para a realização da pesquisa e a todo o corpo docente deste programa.

Agradeço a minha magnífica e calma orientadora Dr^a Cléa Mariano, por ter me aturado durante esses dois anos e por sempre me ajudar mostrando os caminhos certos a serem seguidos e confiando em mim. Ao seu esposo Dr. Jacques Delabie, pelo apoio e suporte junto ao Laboratório de Mirmecologia da CEPLAC, minha segunda casa de trabalho.

A todos os meus amigos de laboratórios e de turma do mestrado. Aos meus companheiros de campo Jéssica Padre e Laís Bomfim, obrigado pela maior parte do tempo estarem rentes comigo.

A minha orientadora da graduação Dr^a Maria Regiane Araújo Soares, que apesar da distância nunca deixou de me apoiar, incentivar e dar conselhos, sou muito grato.

A minha família em geral (pais, irmãos, sobrinhos, primos, afilhados, padrinhos) que mesmo distantes e preocupados, sempre acreditaram em mim e torcem para meu sucesso.

Aos meus amigos da graduação que também nunca sairão do meu coração, sou grato por todas as conversas e alegrias vividas juntos. A todos os docentes da UFPI que foram essenciais na minha formação.

Por fim, a todos aqueles que contribuíram para o que sou hoje. Meu muito obrigado.

RESUMO

Azteca chartifex spiriti, assim como outras espécies deste gênero, apresenta um sistema de nidificação em que a estrutura da colônia é dividida em vários ninhos secundários. Esse sistema é conhecido como “polidomia”. O presente estudo teve como objetivo caracterizar esse sistema de nidificação, observando os efeitos que a polidomia traz para as colônias de *A. chartifex spiriti* e como se apresenta a divisão de trabalho pelas operárias dentro da colônia a partir do polimorfismo existente nas mesmas. Na primeira parte deste estudo foram avaliadas a estrutura dos ninhos e a distribuição da população nos ninhos. Com isso foi possível entender como se estrutura a polidomia em *A. chartifex spiriti*, identificando o ninho principal e os satélites, verificando a relação existente entre o comprimento e largura dos ninhos satélites em função do ninho principal e avaliar se os indivíduos dos diversos ninhos satélites variam morfologicamente em função da distância até o ninho principal. Os resultados apontaram uma relação negativa entre o comprimento e largura dos ninhos e as distâncias para o ninho principal. Além disso, existe um investimento em operárias *major* no ninho principal, nos satélites próximos e também nos satélites periféricos onde são criados os hemípteros adultos. Categorias comportamentais foram definidas para verificar a divisão de trabalho dentro das colônias, mostrando que os grupos polimórficos não seguem um padrão de distribuição para algumas das atividades que foram desempenhadas pelas operárias. Operárias *major* realizam a defesa da colônia, porém podem também executar outras atividades. Dessa forma, considerando a estrutura e a divisão do trabalho de *A. chartifex spiriti*, este estudo é uma contribuição ao conhecimento da organização das colônias de insetos sociais.

Palavras chave: Nidificação, morfometria, formigas arborícolas, estrutura social da colônia, insetos sociais.

ABSTRACT

Azteca chartifex spiriti, as well as other species of this genus, presents a nesting system in which the colony structure is divided into several secondary nests. This system is known as "polydomy". The objective of this study was to characterize this system, observing the effects that polydomy brings to *A. chartifex spiriti* colonies and how the division of labor by the workers within the colony is shown from the polymorphism existing in them. In the first part of this study the nests structure and the distribution of the populations in the nests were evaluated. It was possible to elaborate an illustration of the *A. chartifex spiriti* polidomic structure, to identify the main nest and the satellites, to verify the relation between the length and width of the satellite nests as a function of the main nest, and to evaluate if the individuals of the various satellite nests vary morphologically as a function of the distance to the main nest. The results showed a negative relation between the length and width of the nests and the distances to the main nest. In addition, there is an investment in major workers in the main nest, in the near satellites and also in the peripheral satellites where the adult hemiptera are created. Behavioral categories were used to verify the division of labor within the colonies, showing that the polymorphic groups did not follow a distribution pattern for some of the activities that were performed by the workers. Major workers perform the colony defense, but may also be specialized to perform other activities. Thus, considering the structure and division of the work of *A. chartifex spiriti*, this study is a contribution to the knowledge of the social insects colonies organization.

Key words: Nidification, morfometry, arboreal ants, social structure of the colony, social insects.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Fig. 1. Fotografia aérea da área de estudo onde foram avaliadas as colônias de <i>A. chartifex spiriti</i> em Ilhéus, Bahia, Brasil.....	25
Fig. 2. Árvore com colônia polidômica de <i>A. chartifex spiriti</i> na CEPLAC, Ilhéus-BA. Fonte: arquivo pessoal.	29
Fig. 3. Representação de uma colônia de <i>A. chartifex spiriti</i> . (NP) ninho principal. (S1- 6) ninhos satélites. As linhas tracejadas representam as distâncias percorridas dos ninhos satélites para o ninho principal. O volume da colônia também foi estimado a $v = 24.932,63 \text{ cm}^3$	30
Fig. 4. Relação do tamanho dos ninhos satélites ($A = \log$ da largura; $B = \log$ do comprimento) e a distância até o ninho principal (NP) de <i>Azteca chartifex spiriti</i>	33
Fig. 5. Relação entre a largura da cabeça e o comprimento de Weber das operárias de <i>A. chartifex spiriti</i>	
Fig. 6. Frequência relativa de operárias de <i>Azteca chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. C1-C7 correspondem às colônias avaliadas.....	37
Fig. 7. Relação entre a razão das classes de tamanho da largura da cabeça (mm) e a distância para o ninho principal (m) em <i>A. chartifex spiriti</i> . Linhas pontilhadas representam o intervalo de confiança.	38
Fig. 8. Relação entre a presença de hemípteros adultos e as distâncias para o ninho principal. Os valores significam 0 – ausência; 1 – presença. Os hemípteros adultos ocorrem apenas nos ninhos satélites mais periféricos.	39
Fig. 9. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 1. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites.	47
Fig. 10. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 2. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites..	47

Fig. 11. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 3. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites..	48
Fig. 12. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 4. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites.	48
Fig. 13. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 5. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites.	49
Fig. 14. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 6. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites.	49
Fig. 15. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 7. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites.	50

Capítulo 2

Figura 1. Fotografia aérea da área de estudo onde foram avaliadas as colônias de <i>A. chartifex spiriti</i> em Ilhéus, Bahia, Brasil.	66
Figura 2. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> observadas realizando o trabalho de defesa após uma perturbação ocasionada nos ninhos. A – Defesa no ninho principal, B – defesa no ninho intermediário e C – defesa no ninho periférico.	70
Figura 3. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de <i>Azteca chartifex</i> e o local onde o comportamento de defesa foi observado em três colônias estudadas: colônia 1 (A); colônia 2 (B) e colônia 3 (C). NP: no ninho principal; INT: distância intermediária; PER: distância periférica.....	72
Figura 4. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> observadas realizando o trabalho de forrageamento com isca alimentar atrativa oferecido (sardinha) e predação com a oferta de cupins adultos. A – Alimento processado e B – predação.....	73

Figura 5. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> observadas realizando o trabalho de cuidado e criação de hemípteros sugadores de seiva da família Coccidae. A – Hemípteros adultos e B – prole de hemípteros.	74
Figura 6. Frequência de operárias de <i>A. chartifex spiriti</i> observadas realizando o trabalho de reconstrução do ninho, após dano experimental causado.....	75

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Medidas obtidas das colônias de *A. chartifex spiriti*. ST = ninho satélite; NP = ninho principal.....32

Tabela 2. Medidas morfométricas obtidas dos indivíduos (n = 50) de diferentes populações de *A. chartifex spiriti*. ST = ninho satélite; NP = ninho principal. Os valores representam o valor médio e o desvio padrão.34

Tabela 3. Medidas utilizadas no cálculo do volume da colônia 5, que foi modelo para representação da estrutura e organização espacial de *A. chartifex spiriti*.....51

Tabela 4. Comparação de modelos lineares e não-lineares avaliando a relação entre a razão entre as classes de tamanhos de *A. chartifex spiriti* e a distância para o ninho principal. O critério para escolha do modelo foi o menor valor de Akaike IC.....51

Capítulo 2

Tabela 1: Valores médios e desvio padrão das medidas da largura da cabeça por categorias comportamentais observadas.....70

Tabela 2: Porcentagem e tamanho dos indivíduos que foram observados executando os comportamentos nas três colônias avaliadas.....77

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	12
1.1. Aspectos da biologia do gênero <i>Azteca</i>	12
1.2. Polidomia e polimorfismo no gênero <i>Azteca</i>	13
1.3. Comportamento no gênero <i>Azteca</i>	15
2. OBJETIVOS	16
2.1. Objetivo geral	16
2.2. Objetivos específicos.....	16
3. REFERÊNCIAS	17
Estrutura espacial e organização de colônias de <i>Azteca chartifex spiriti</i> Forel, 1912 (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae).....	21
Resumo.....	21
Introdução	22
Material e métodos.....	24
Área de estudo.....	24
Coleta de dados.....	25
Análise dos dados.....	26
Resultados.....	28
Discussão	39
Conclusões	43
Referências.....	45
Relação entre polimorfismo e divisão de trabalho em colônias de <i>Azteca chartifex spiriti</i> Forel, 1912 (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae)	63
Resumo.....	63
Introdução	64
Material e métodos.....	66
Área de estudo.....	66
Descrição dos experimentos.....	66
Análise dos dados.....	68
Resultados.....	68
Discussão	78
Conclusões	80
Referências.....	81
4. CONCLUSÃO GERAL	92

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Aspectos da biologia do gênero *Azteca*

As formigas do gênero *Azteca* Forel, 1878 (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae) são endêmicas da Região Neotropical e estão frequentemente associadas a plantas e a outros insetos (AYALA et al., 1996). Todas as espécies são arborícolas e qualquer que seja a árvore onde estejam instaladas elas dominam a copa, e, em função de sua agressividade contribuem a reduzir o número de outras espécies de insetos na árvore (AYALA et al., 1996).

As espécies do gênero apresentam hábitos alimentares generalizados, utilizando diversos recursos disponíveis na natureza e atuando como ótimas predadoras. Algumas espécies estão associadas a determinadas estruturas presentes nas plantas como os “Corpúsculos de Müller” (JOLIVET, 1986), pequenos bastões ricos em glicogênio, produzidos pela base do pecíolo das folhas e que são consumidos por essas formigas (CARVAJAL & GONZÁLVEZ-VILLARREAL, 2005). Também são associadas a hemípteros da subordem Sternorrhyncha (superfamília Coccoidea) que produzem uma substância rica em açúcar chamada “honeydew”, é coletado pelas operárias e utilizado também como alimento por essas formigas (DELABIE et al., 1991; JOHNSON et al., 2001; DELABIE, 2001).

Em espécies de plantas do gênero *Cecropia* a presença de *Azteca* reduz o número de insetos fitófagos como, por exemplo, as formigas cortadeiras (JUTSUM et al., 1981) ou coleópteros herbívoros (SCHUPP, 1986), o que permite um melhor e mais rápido desenvolvimento da planta. Além disso, a presença de tais formigas pode limitar o crescimento e a invasão de plantas trepadeiras (SCHUPP, 1986; HÖLLDOBLER & WILSON 1990; CARNEIRO et al., 2018).

Algumas espécies de *Azteca* são responsáveis pela formação dos conhecidos “jardins de formigas”, como ocorre com *A. paraensis bondari* Borgmeier, 1937 que desenvolve relações mutualísticas com plantas epífitas como *Codonanthe uleana* (Gesneriaceae) (BONDAR, 1939; DELABIE, 1990), ou *A. trailii* Emery, 1893 com *Codonanthe* spp. (DAVIDSON et al., 1988). Nessas relações, as formigas buscam a semente em frutos maduros da planta, geralmente vermelhos e com odor atrativo (DAVIDSON et al., 1988), e a carregam para dentro do formigueiro onde consomem apenas o elaiossoma, tecido rico em lipídios e aminoácidos, e que cobre parte ou a totalidade da semente (BEATTIE, 1985). A semente é,

então, depositada na parede do ninho onde germina e dá origem a um “jardim de formigas”, quando o formigueiro fica totalmente coberto pelas epífitas. As plantas são capazes de sobreviver quando o formigueiro morre e as formigas são quase sempre o único dispersor dessas plantas. As formigas favorecem a nutrição o crescimento das plantas em seu “jardim” ao trazer substâncias nitrogenadas, como por exemplo, fezes e detritos de insetos (DAVIDSON et al., 1988), assim como matéria orgânica retirada da planta hospedeira.

As espécies *A. chartifex* Emery, 1896, *A. schimperi* Emery 1893 e *A. barbifex* Forel, 1996 constroem um volumoso ninho de barro e detritos vegetais (cartonado) bastante parecidos com os de algumas espécies de cupins (BONDAR, 1939; FARIAS et al., 2018). Essas espécies constroem também estruturas do mesmo material para proteger sua criação de insetos trofobiontes. Galhos, frutos ou folhas com o pecíolo ou parte apical coberto pelo mesmo material (dos ninhos de *A. chartifex* e *A. shimperi*) são frequentemente encontrados, e embaixo dessas estruturas pode ocorrer dezenas de cochinilhas e membracídeos (BONDAR, 1939). Em razão dessa criação de hemípteros, às vezes, essas formigas são consideradas pragas de determinados cultivos e seu controle passa a ser recomendado pelos agrônomos (BONDAR, 1939; DELABIE, 1990; FARIAS et al., 2018).

Várias espécies de marimbondos (Vespidae) que se associam com formigas constroem seus ninhos próximos de formigueiros de *Azteca*, como *Polybia angulata* Saussure, 1854 e *Polistes versicolor* Olivier, 1791, perto de *A. chartifex spiriti*, (BONDAR, 1939), *Polistes rejecta* Fabricius, 1798 e *Synoeca chalybea* Saussure, 1852, perto de *Azteca* spp. (HERRE et al., 1986), e *Metapolybia aztecoides* Richards, 1978 perto de *Azteca* sp. (WEST-EBERHARD, 1989). Este hábito das vespas em agregar seus ninhos entre si (SOUZA et al., 2013; VIRGÍNIO et al., 2015) ou com ninhos de outros grupos de insetos é uma estratégia de proteção contra predadores como aves, morcegos, primatas (DE SOUZA et al., 2013) ou formigas de correição (HERRE et al., 1986; WEST-EBERHARD, 1989). Por sua vez, as formigas recebem em contrapartida das vespas proteção contra mamíferos mirmecófagos (HERRE et al., 1986) como o tamanduá-mirim, por exemplo. Para impedir a invasão de seus ninhos por *Azteca*, *Metapolybia aztecoides* detecta e retira o feromônio de pista depositado pelas formigas a seu redor (WEST-EBERHARD, 1989).

1.2.Polidomia e polimorfismo no gênero *Azteca*

Os ninhos de *A. chartifex spiriti* são subdivididos e distribuídos em uma ou mais árvores, um fenômeno conhecido como polidomia (DEBOUT et al., 2007; DELABIE et al.,

1991). A colônia é representada por um ninho principal onde se localiza a rainha, presumidamente monogínica (com uma única rainha), operárias *major* e *minor* e uma parte dos imaturos e diversos ninhos secundários ou ninhos satélites (que comunicam entre si), nos quais se deve encontrar (em espaços distintos) o recurso alimentar necessário para o ninho e indivíduos pertencentes a diferentes castas. Isso possibilita uma maior densidade populacional, maior proteção da fêmea fértil (rainha) e uma compartimentalização não somente física, mas também das castas, ou seja, da população das colônias (SOUZA, 2012). Dentre as demais espécies do gênero *Azteca* polidômicas estão *A. alfari* Emery, 1893, *A. coeruleipennis* Emery, 1893, *A. paraensis bondari* Borgmeier, 1937, *A. lanuginosa* Emery, 1893, *A. ovaticeps* Forel, 1904, *A. trailii* Emery, 1893, *A. trigona* Emery, 1893 e *A. barbifex* Forel, 1904 (DEBOUT et al., 2007; FARIAS et al., 2018). Além de espécies de outros gêneros de formigas, como *Dolichoderus* Lund. 1831, *Camponotus* Mayr, 1861 e *Formica* Linnaeus, 1758, espécies de cupins também adotam esse sistema de nidificação como por exemplo *Nasutitermes* spp. e *Heterotermes aureus* (Snyder, 1920). Neste caso existe ao menos uma rainha em cada ninho satélite, ou seja, as colônias são poligínicas (VASCONCELLOS, DEBOUT, et al., 2007; 1999; SOUZA, 2012).

Dois termos são utilizados para se referir a colônias que apresentam duas ou mais estruturas físicas de ninhos: policalia e polidomia. A distinção entre esses dois termos ainda é confusa. O termo policalia foi empregado pela primeira vez por Forel (1878) ao descrever o gênero *Azteca*. Ele o definiu como o arranjo de uma colônia de formigas em vários ninhos, cada qual contendo uma parte da população mais ou menos independente, necessariamente constituída por prole, operárias e uma ou mais fêmeas reprodutivas (FOREL, 1878). Já o termo polidomia é muito utilizado por Debout et al. (2007), que fazem uma revisão sobre a polidomia em formigas e apresentam algumas diferenças entre os termos existentes. Dessa forma, o termo polidomia também pode ser definido como um arranjo de uma colônia de formigas em pelo menos dois ninhos separados como estruturas físicas, incluindo dentro dessa definição fenômenos biológicos como por exemplo, as estruturas de ninhos satélites que conferem vários benefícios adaptativos à colônia, principalmente defesa e forrageamento (DEBOUT et al., 2007).

As espécies do gênero *Azteca* são polimórficas e apresentam um padrão de bimodalidade quando são relacionadas algumas de suas variáveis morfológicas específicas (WHEELER, 1986). Quando existe um crescimento desproporcional em duas variáveis morfológicas distintas isso pode ser mostrado em uma linha de regressão alométrica, onde à medida que uma variável aumenta, a outra pode aumentar exponencialmente (por exemplo em

formigas do gênero *Atta*), apresentando assim uma relação positiva (WILSON, 1953; OSTER & WILSON, 1978; DINIZ-FILHO et al., 1994). Por outro lado, *A. chartifex spiriti* apresenta um nítido polimorfismo, mas não apresenta crescimento alométrico entre suas variáveis morfológicas, já que os tamanhos de suas partes morfológicas crescem proporcionalmente quando são relacionadas (WHEELER, 1986, 1991; DINIZ-FILHO et al., 1994).

1.3.Comportamento no gênero *Azteca*

Algumas espécies do gênero *Azteca* apresentam comportamento predatório particular, como por exemplo *A. lanuginosa* Emery, 1893. As operárias dessa espécie se posicionam ao longo da margem de folhas de árvores e esperam outros insetos pousarem na superfície desta para atacarem. As operárias são capazes de apreenderem insetos como besouros, borboletas, abelhas, sendo que a maioria deles são muito maiores do que as formigas (MORAIS, 1994). Insetos voadores e saltadores representam uma fonte potencial de alimento para formigas predatórias arborícolas. Essas formigas tendem a completar suas dietas com substâncias produzidas por hemípteros ou com alimentos especiais fornecidos pelas plantas hospedeiras (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; MORAIS, 1994). Outra estratégia recentemente descrita é observada em *A. brevis* Forel, 1899, cujas operárias constroem galerias com pequenos orifícios e se escondem nestas, mantendo suas mandíbulas abertas e posicionadas para capturar presas que venham a pousar sobre essas galerias (SCHMIDT & DEJEAN, 2018)

Além das estratégias de forrageamento acima descritas, as formigas do gênero *Azteca* apresentam comportamento extremamente agressivo para defesa de seu território. Adams (1994) realizou um estudo que examinou a defesa de território por *A. trigona* Emery, 1893 e *A. velox* Forel, 1899 mostrando que as trilhas de comunicação entre os ninhos das colônias polidômicas atuam também como um mecanismo estratégico de defesa, ou seja, o patrulhamento das formigas entre seus ninhos satélites é aproveitado para segurança da colônia, como em caso de invasões por outras espécies de insetos (ADAMS, 1994).

Estratégias comportamentais de defesa e forrageamento podem ser semelhantes nos insetos sociais em geral, ou ao menos apresentarem o mesmo princípio. Em cupins do gênero *Nasutitermes* o comportamento de defesa está relacionado a atividades de forrageamento, e seu comportamento agonístico é iniciado quando soldados e operários exploram os mesmos locais à procura de recursos alimentares (SOUZA, 2012).

No presente estudo, serão apresentados dois capítulos que irão tratar de diferentes aspectos da biologia de *A. chartifex spiriti*, nos quais se pretende responder às seguintes

questões: Capítulo 1 - Como se apresenta a estrutura espacial e a organização das colônias? Capítulo 2 - Como se dá a divisão do trabalho entre as operárias em função de seu polimorfismo? No primeiro capítulo são apresentados resultados relacionados às seguintes hipóteses: (1) no ninho central ou ninho principal são encontrados indivíduos das diferentes castas (operárias incluindo operárias *major* e *minor*, imaturos e rainha) e nos ninhos satélites são encontrados operárias *minor* e *major*; (2) existe variação na razão entre operárias *major* e *minor* do ninho principal enquanto nos ninhos satélites essa variação não existe. No segundo capítulo, são apresentados resultados da divisão de trabalho pelas operárias nas populações de *A. chartifex spiriti* e como isso afeta os aspectos comportamentais da espécie, a hipótese é que os comportamentos de defesa são executados, em sua maioria, por operárias *major*, e os demais comportamentos são executados por ambos os grupos polimórficos. Dessa forma, os resultados obtidos com este estudo irão contribuir ao conhecimento da biologia do gênero *Azteca* assim como das estratégias de nidificação em insetos sociais.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

O objetivo desse estudo é caracterizar a polidomia nas colônias de *Azteca chartifex spiriti* para determinar a compartimentalização da população em ninhos satélites em relação ao ninho central e verificar a distribuição dos grupos polimórficos de operárias e a divisão do trabalho entre esses, observando como isso afeta o comportamento dessas formigas.

2.2. Objetivos específicos

- Ilustrar o padrão estrutural de uma colônia de *Azteca chartifex spiriti*;
- Caracterizar a estrutura espacial e a organização de colônias de *A. chartifex spiriti*;
- Verificar os efeitos das distâncias dos ninhos satélites em relação ao ninho principal sobre o tamanho dos indivíduos das colônias;
- Observar se há relação entre o tamanho dos ninhos satélites e a distância para o ninho principal;
- Avaliar se existe relação entre a localização hemípteros adultos nas árvores e a distância para o ninho principal;
- Avaliar se existe um padrão de divisão de trabalhos entre as operárias baseado no polimorfismo da espécie.

3. REFERÊNCIAS

- ADAMS, E. S. (1994). Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia*, 97(2), 202–208.
- AYALA, F. J., WETTERER, J. K., LONGINO, J. T. & HARTL, D. L. (1996). Molecular phylogeny of *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 5(2), 423–428.
- BEATTIE, A.J. (1985). *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. University Press, Cambridge, 182 pp.
- BONDAR, G. (1939). Insetos daninhos e parasitas do cacau na Bahia, *Instituto do Cacau da Bahia*, Boletim Técnico nº 5, Salvador, 112 pp.
- CARNEIRO, M. A. F., GAGLIOTI, A. L., CARVALHO, K. S., NASCIMENTO, I. C. & ZINA, J. (2018). The habitat affects the ecological interactions between *Azteca* Forel (Hymenoptera: Formicidae) and *Cecropia* Loefl. (Urticaceae Juss.). *Sociobiology* 65:177–184.
- CARVAJAL, S. & GONZÁLEZ-VILLARREAL, L. M. (2005). *La familia Cecropiaceae en el estado de Jalisco, Mexico*, Universidad de Guadalajara (p. 22).
- DAVIDSON, D., LONGINO, J.T. & SNELLING, R.R. (1988). Pruning of host plant neighbours by ants: an experimental approach. *Ecology*, 69(3): 801-808.
- DAVIDSON, D., SNELLING, R.R. & LONGINO, J.T. (1989). Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica*, 21(1): 29-37.
- DEBOUT, G., SCHATZ, B., ELIAS, M. & MCKEY, D. (2007). Polydomy in ants: What we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(2), 319–348.
- DELABIE, J. H. C. (1990). The Ant Problems of Cocoa Farms in Brazil, p. 555–569. In Meer, V.R.K., Jaffe, K. & Cedeño, A. (eds.), *Applied Myrmecology: A world perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA, 741p.
- DELABIE, J. H. C., BENTON, F. P. & MEDEIROS, M. A. (1991). La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil : optimisation de l’occupation de l’espace ou stratégie défensive ?. *Actes des Colloques Insectes Sociaux*. 7: 173-178.
- DELABIE J. H. C. (2001). Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology*. 30:501-16.
- DINIZ-FILHO, J. A. F., VON ZUBEN, C. J., FOWLER, H. G., SCHLINDWEIN, M. N. & BUENO, O. C. (1994). Multivariate morphometrics and allometry in a polymorphic ant. *Insectes Sociaux*. 41, 153-163.

- FARIAS, P. R. S., HARADA, A. Y., FILGUEIRAS, C. C., LIMA, B. G., M. SALES, T., SILVA, A. G. & SOUZA, B. H. S. (2018). Mapping *Azteca barbifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) dispersal in georeferenced orange (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck) orchard in the Eastern Amazon, Brazil. *Insectes Sociaux* 65:345–350.
- FOREL, A. (1878). Études myrmécologiques em 1878 (première partie) avec l'anatomie du gésier des fourmis. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 15:337-392.
- HERRE, E. A., WINDSOR, D. M. & FOSTER, R. B. (1986). Nesting associations of wasps and ants on lowland Peruvian ant-plants. *Psyche*, 93 (3/4): 321-330.
- HÖLLDOBLER, B., & WILSON E.O. (1990): The Ants. Springer, Berlin, 732 pp.
- JOHNSON, C., AGOSTI, D., DELABIE, J. H., DUMPERT, K., WILLIAMS, D. J., TSCHIRNHAUS, V. M. & MASCHWITZ, U. (2001). Acropyga and Azteca Ants (Hymenoptera: Formicidae) with Scale Insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 Million Years of Intimate Symbiosis. *American Museum Novitates*, 3335(3335), 1–18.
- JOLIVET, P. (1986). *Les Fourmis et les Plantes : un exemple de coévolution*. Société Nouvelle de Editions Boubée, Paris, 254pp.
- JUTSUM, A., CHERRETT, J. & FISHER, M. (1981). Interactions between the fauna of citrus trees in Trinidad and the ants *Atta cephalotes* and *Azteca* sp. *Journal of Applied Ecology*, 18(1), 187–195.
- MORAIS, H. C. Coordinated group ambush: Anew predatory behavior in *Azteca* ants (Dolichoderinae). *Insectes Sociaux*. 41, 339-342.
- OSTER, G.F. & WILSON, E.O. (1978). *Caste and ecology in social insects*. Princeton University Press, Princeton.
- QUEIROZ, J. M., ALMEIDA, F. S. & PAULO, M. (2006). Conservação da biodiversidade e o papel das formigas (Hymenoptera: Formicidae) em agroecossistemas. *Floresta e Ambiente*, 13, 37–45.
- SCHMIDT, M. & DEJEAN, A. (2018). A dolichoderine ant that constructs traps to ambush prey collectively: convergent evolution with a myrmicine genus. *Biological Journal of the Linnean Society*. 124, 41-46.
- SCHUPP, E. W. (1986). International Association for Ecology *Azteca* Protection of *Cecropia*: Ant Occupation Benefits Juvenile Trees *Oecologia Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees, *Oecologia*, 70(3), 379–385.
- SOUZA, J. H. (2012). Comportamento de exploração e tolerância intraespecífica em *Nasutitermes corniger* (Motschulsky, 1855) (Isoptera: Termitidae). Tese de doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense. Campos dos Goytacazes-RJ, 104p.
- SOUZA, M. M., PIRES, E. P. & PREZOTO, F. (2013). Nidification of *Polybia rejecta*

- (Hymenoptera: Vespidae) associated to *Azteca chartifex* (Hymenoptera: Formicidae) in a fragment of Atlantic Forest, in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 13(3), 390–392.
- VASCONCELLOS, A. (1999). Estrutura e dinâmica de ninhos policólicos de uma espécie de *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) em Mata Atlântica e no meio urbano de João Pessoa. Paraíba Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Paraíba - UFPB. João Pessoa-PB, 84p.
- VIRGÍNIO, F., MACIEL, T. T. & BARBOSA, B. C. (2015). Nidificação de *Polybia rejecta* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae) associada à *Azteca chartifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) em ecótono de bioma caatinga/mata atlântica no estado do Rio Grande do Norte. *EntomoBrasilis*. 8(3), 242-245.
- WHEELER, D. E. (1986). Polymorphism and division of labor in *Azteca chartifex laticeps* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 59(3), 542-548.
- WHEELER, D. E. (1991). The developmental basis of worker caste polymorphism in ants. *The American Naturalist*. 138, 1218-1238.
- WEST-EBERHARD, M. J. (1989). Scent-trail diversion, a novel defense against ants by tropical social wasps. *Biotropica*. 21(3), 280–281.
- WILSON, E. O. (1953). The Origin and Evolution of Polymorphism in Ants. *The Quarterly Review of Biology*, 28(2), 136–156.

CAPÍTULO 1

Será submetido ao periódico:
Behavioral Ecology and Sociobiology
(A1 – Área de Biodiversidade)
Versão impressa ISSN: 0340-5443
Versão online ISSN: 1432-0762
(Normas em anexo)

Estrutura espacial e organização de colônias de *Azteca chartifex spiriti*

Forel, 1912 (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae)

Vinícius L. de Miranda¹, Jacques H. C. Delabie⁴, Elmo B. A. Koch², Laís S. Bomfim³,
Jéssica F. Padre¹, Cléa S. F. Mariano^{*4}

¹Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Ciências Biológicas,
Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil;

²Programa de Pós-graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia,
Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia, Brasil;

³Curso de graduação em Ciências Biológicas, Departamento de Ciências Biológicas,
Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil;

⁴Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus,
Bahia, Brasil.

* Autor correspondente

E-mail: camponotu@hotmail.com

Tel: (55) (73)36805453

Resumo

Azteca chartifex spiriti é uma subespécie de formigas arborícolas que apresenta uma estratégia de nidificação conhecida como polidomia. Este estudo teve como objetivo caracterizar a estrutura espacial e a organização das colônias de *A. chartifex spiriti*, bem como os efeitos que a polidomia traz sobre as operárias. Aqui consideramos medidas das distâncias dos ninhos satélites para o principal, medidas de comprimento e largura do ninho e as medidas de variáveis morfológicas (morfometria) das formigas que foram amostradas nos diferentes compartimentos dos ninhos. Esquematizamos a estrutura espacial e organização de uma colônia de *A. chartifex spiriti*. O comprimento e largura dos ninhos satélites foram relacionados com a distância destes até o ninho principal, além da relação entre as medidas das variáveis morfológicas mostrando que estas estão relacionadas positivamente. A razão entre as classes de tamanho da largura da cabeça

das formigas também foi relacionada com as distâncias até o ninho principal, mostrando que operárias *major* são mais frequentes no ninho principal. Este estudo irá contribuir para a compreensão da estrutura das populações em colônias polidômicas de insetos sociais.

Palavras chave: Polidomia, operárias *major*, ninho satélite, largura da cabeça, populações.

Introdução

As formigas do gênero *Azteca* (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae) são endêmicas da Região Neotropical e representam um grupo de formigas arborícolas adaptadas a diferentes habitats. Estas espécies podem ser predadoras, onívoras e se alimentarem de substâncias açucaradas (Johnson et al. 2001; Adams 1994; Farias et al. 2018). Essas formigas são dominantes nas árvores em que nidificam, e em consequência disso, o número de espécies de outros insetos é diminuído, devido ao seu comportamento agressivo (Ayala et al. 1996).

As espécies de *Azteca* exibem vários hábitos de nidificação (Longino 2007). Muitas constroem ninhos com estruturas de cartão com várias câmaras dentro ou fora de troncos de árvores (Forel 1904; Cuezco 2003) e apresentam associações mirmecófitas com essas plantas, por exemplo, com as do gênero *Cecropia*, cuja estrutura oferece abrigo e alimento para as formigas que, em troca, oferecem proteção para a planta contra herbivoria (Hölldobler e Wilson 1990). Além de interações simbióticas com as plantas, as formigas do gênero *Azteca* desenvolveram também relações tróficas complexas com muitas espécies de Hemiptera da superfamília Coccoidea (Johnson et al. 2001; Davidson et al. 2003) sendo frequentemente encontradas cuidando de outras cochonilhas (Pseudococcidae) (Delabie 1991; Longino 2007).

Azteca chartifex spiriti, assim como outras espécies do gênero, apresenta um sistema de nidificação em que a colônia é composta por um ninho principal e outros ninhos satélites, uma estrutura chamada de “Polidomia” (Debout et al. 2007). Essa estratégia, associada à grande agressividade da espécie, reflete e possibilita a dominância de território por essas formigas, uma vez que suas colônias podem se estender por dezenas de metros e ocupar diversas árvores (Majer et al. 1994).

A morfometria é bastante utilizada para avaliar como o tamanho e a forma dos indivíduos variam dentro e entre espécies de formigas ou outros grupos biológicos, como por exemplo, no estudo morfométrico de espécies de formiga-de-fogo do gênero *Solenopsis*, que é um grupo de formigas visivelmente polimórfico (Tschinkel 2013). Como as diferenças de formas dentro das espécies podem estar frequentemente relacionadas com as diferenças de tamanho, estudos dessa natureza podem determinar quais mecanismos estão envolvidos na evolução das diferentes formas e até que ponto estas opções estão vinculadas a alterações de tamanho. Ou seja, é possível responder o quão variáveis são as regras de crescimento alométrico dentro do gênero (Tschinkel 2013). Wheeler (1986) utilizou a morfometria em estudos de divisão de trabalho e polimorfismo nas castas operárias das espécies *A. chartifex laticeps* Forel, 1899 e *A. trigona* Emery, 1893 e verificou que o crescimento entre as variáveis morfológicas era proporcional, mostrando bimodalidade nos valores medidos, separando dois grupos polimórficos, tais como *Oecophylla smaragdina* (Fabricius, 1775) estudada por Wilson (1953). Já em *Atta texana* (Buckley, 1860), o crescimento alométrico é nítido, e pode ser observada uma maior variação no tamanho das formigas (Wilson 1953; Oster e Wilson 1978; Diniz-Filho et al. 1994).

Estudos sobre a biologia do gênero *Azteca* são escassos, e pouco se sabe sobre os benefícios que a polidomia traz para a população, uma vez que essa estratégia

significa um alto investimento para a sua construção e manutenção deste sistema (Debout et al. 2007). A maioria das contribuições realizadas atualmente para o conhecimento sobre os aspectos biológicos do gênero *Azteca* estão relacionadas com estudos de interações entre *Azteca* e *Cecropia* (Dejean et al. 2008; Oliveira et al. 2015; Carneiro et al. 2018). Assim, o objetivo deste estudo foi caracterizar a estratégia de nidificação e verificar os efeitos da polidomia sobre as populações de *A. chartifex spiriti* a partir da utilização de variáveis morfológicas (comprimento e largura da cabeça e comprimento de Weber) com base no estudo de polimorfismo apresentado em Wilson (1953).

Material e métodos

Área de estudo:

O trabalho foi conduzido nas áreas experimentais da Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC) (14°45'19"S 39°13'53"W), e no campus da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) (14°47'52"S 39°10'20"W), ambas localizadas no município de Ilhéus, Bahia, Brasil (Fig. 1).



Fig. 1. Fotografia aérea da área de estudo onde foram avaliadas as colônias de *A. chartifex spiriti* em Ilhéus, Bahia, Brasil. Fonte: Google Earth.

Coleta de dados:

Durante os meses de novembro e dezembro de 2017, foram localizadas árvores com ninhos polidômicos de *A. chartifex spiriti* (Fig 2) e, em seguida, realizou-se uma análise visual para encontrar o ninho principal e os ninhos satélites da colônia. Nesse estudo, o ninho principal foi definido como o de maior tamanho e estrutura física dentre os ninhos encontrados em um mesmo local de nidificação. Uma vez identificadas todas as estruturas que compõem a colônia (ninho principal e ninhos satélites), o comprimento, largura e as distâncias dessas estruturas em relação ao ninho principal foram medidas com o uso de uma fita métrica. Seis ninhos satélites com diferentes distâncias até o ninho principal foram medidos para cada colônia. Foi escolhida uma das colônias amostradas para a elaboração de uma representação gráfica (Fig3). O critério

foi aquela colônia com ninhos satélites mais facilmente observáveis. Foi considerada uma distância mínima de 150 m de uma colônia para outra, de forma a garantir que a mesma colônia fosse amostrada duas vezes. As espécies de árvores onde estavam presentes os ninhos de *A. chartifex spiriti* foram identificadas em campo com auxílio de um taxonomista do Herbário da UESC.

No período de dezembro de 2017 a abril de 2018, com o auxílio de uma escada, bandejas, sacos plásticos e coletores adaptados de garrafa pet de 1,5 litros, foram coletadas amostras da população de sete colônias. De cada colônia retirou-se um total de 350 indivíduos, sendo 50 do ninho principal e 50 de cada um dos seis ninhos satélites que foram amostrados aleatoriamente, podendo ou não estarem espalhados por outras plantas. As formigas foram montadas em alfinetes entomológicos e, posteriormente, foram realizadas medidas morfométricas com auxílio do estereomicroscópio Olympus® BX50 e o software Image Pro Discovery. As variáveis morfológicas consideradas foram: a largura da cabeça (LC), o comprimento da cabeça (CC) (cápsula cefálica) e comprimento de Weber (CW) (a maior medida rígida no corpo de uma formiga). Tais medidas foram obtidas para verificar o polimorfismo em operárias em diferentes ninhos polidômicos dentro das colônias de *A. chartifex spiriti*. Os indivíduos retirados dos ninhos também foram utilizados para definir como está organizada a estrutura da população de cada colônia.

Análise dos dados:

Após as medições, foi verificado se existem correlações entre as distintas medidas morfológicas dos indivíduos com a distância entre os ninhos satélites e principal. Inicialmente se observou a relação entre o comprimento e largura dos ninhos satélites e a distância para o ninho principal. Para obtenção destes dados foi usada a

transformação de Log na base 10+0,5. O volume estimado para a colônia da representação esquemática foi calculado utilizando a fórmula matemática (Stewart 2005):

$$v = \frac{\pi * raio^2 * altura}{3}$$

Em seguida observou-se a relação entre o tamanho da cabeça das operárias e o comprimento de Weber, para avaliar se estas duas variáveis poderiam separar grupos polimórficos, considerando os indivíduos de toda colônia (350). Foram avaliadas as relações entre as classes de tamanho considerando a variável medida (largura da cabeça, uma parte morfológica confiável que não sofre tantos danos no processo de amostragem e montagem) por colônia de *A. chartifex spiriti*.

Para avaliar se existe relação entre a presença dos hemípteros adultos com a distância até o ninho principal foi realizado um Modelo Linear Generalizado – GLM, considerando uma distribuição binomial, onde a presença/ausência dos hemípteros foi a variável resposta, e a distância para o ninho principal foi a variável preditora.

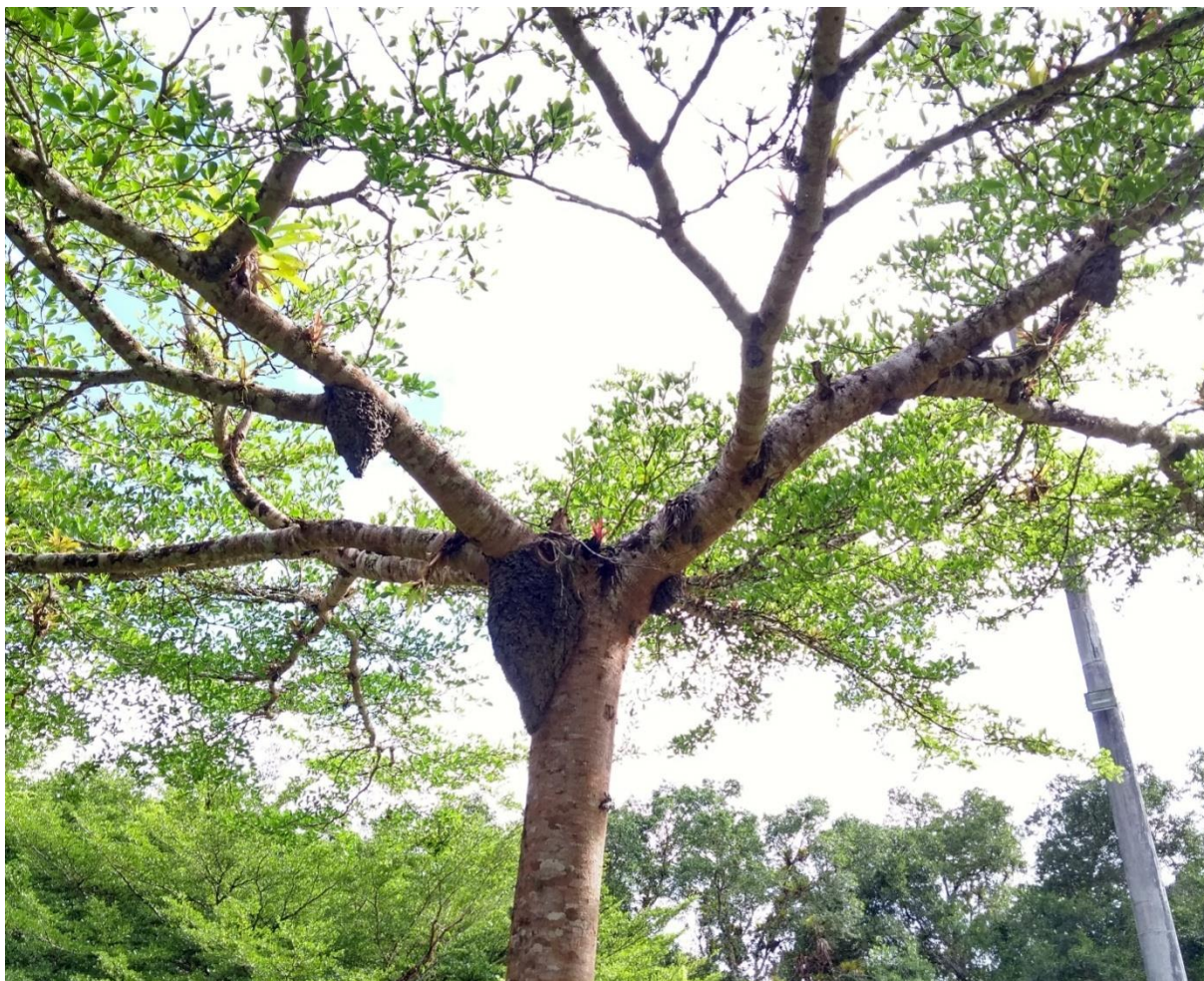
Por fim, foi verificado, ao nível de toda a colônia, e também separadamente para cada ninho (ninho principal e satélite), qual é o padrão de distribuição dos indivíduos quanto ao tamanho de largura da cabeça. Para avaliar se esse padrão de formação de classes de tamanho varia com a distância dos ninhos satélites até o ninho principal, foi medido o valor correspondente a cada classe (calculando a área correspondente a cada pico) formada. Foi determinada a razão entre as classes/picos de tamanho de largura de cabeça formados. Como nem todos os ninhos apresentaram um padrão bimodal foi acrescido uma unidade “+1” para o cálculo correspondente à área de cada classe de tamanho. Através de uma seleção de modelos foi verificado qual o melhor modelo (avaliando o modelo linear e diferentes modelos não lineares) que se adequa à tal relação entre a razão das classes de tamanho e a distância de cada ninho satélite até o

ninho principal. Os modelos de distribuição avaliados foram o exponencial, Gaussiano, linear, logístico, quadrático, Gompertz e o de von Bertalanffy. Para a escolha do melhor modelo foi utilizado o critério de Akaike (AIC). As análises foram realizadas utilizando o software R v. 3.5.0 (R Development Core Team 2018).

Resultados

Caracterização das colônias de *Azteca chartifex spiriti*

As colônias de *Azteca chartifex spiriti* são todas arborícolas (Fig. 3), podendo apresentar ninhos de uma mesma colônia espalhados por apenas uma ou várias árvores (Fig. 2). As colônias estudadas ocorreram em árvores de *Tabebuia umbellata* (Sond.) Sandwith (Bignoniaceae), *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Theobroma cacao* L. (Malvaceae), *Bombacopsis glabra* (Pasq.) (Malvaceae), *Protium heptaphyllum* (Aubl.) (Burseraceae), *Lecythis pisonis* Camb. (Lecythidaceae), *Sapindus saponaria* L. (Sapindaceae), *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae), *Machaerium nyctitans* (Vell.) Benth. (Fabaceae), *Terminalia* sp. L. (Combretaceae) e *Licania tomentosa* (Benth) (Chrysobalanaceae). O ninho principal é representado por uma unidade maior, onde estão presentes os imaturos, presumidamente a rainha (pelo fato de não estar presente nas amostras coletadas) e as operárias. Os ninhos satélites são representados por unidades menores que estão sempre em comunicação com o ninho principal (Fig. 3), nos quais predominam operárias e ocasionalmente parte da prole. Nos ninhos satélites mais periféricos foram encontrados hemípteros sugadores da família Coccidae.



190

191 **Fig. 2.** Árvore com colônia polidômica de *A. chartifex spiriti* na CEPLAC, Ilhéus-BA.

192 Fonte: arquivo pessoal.

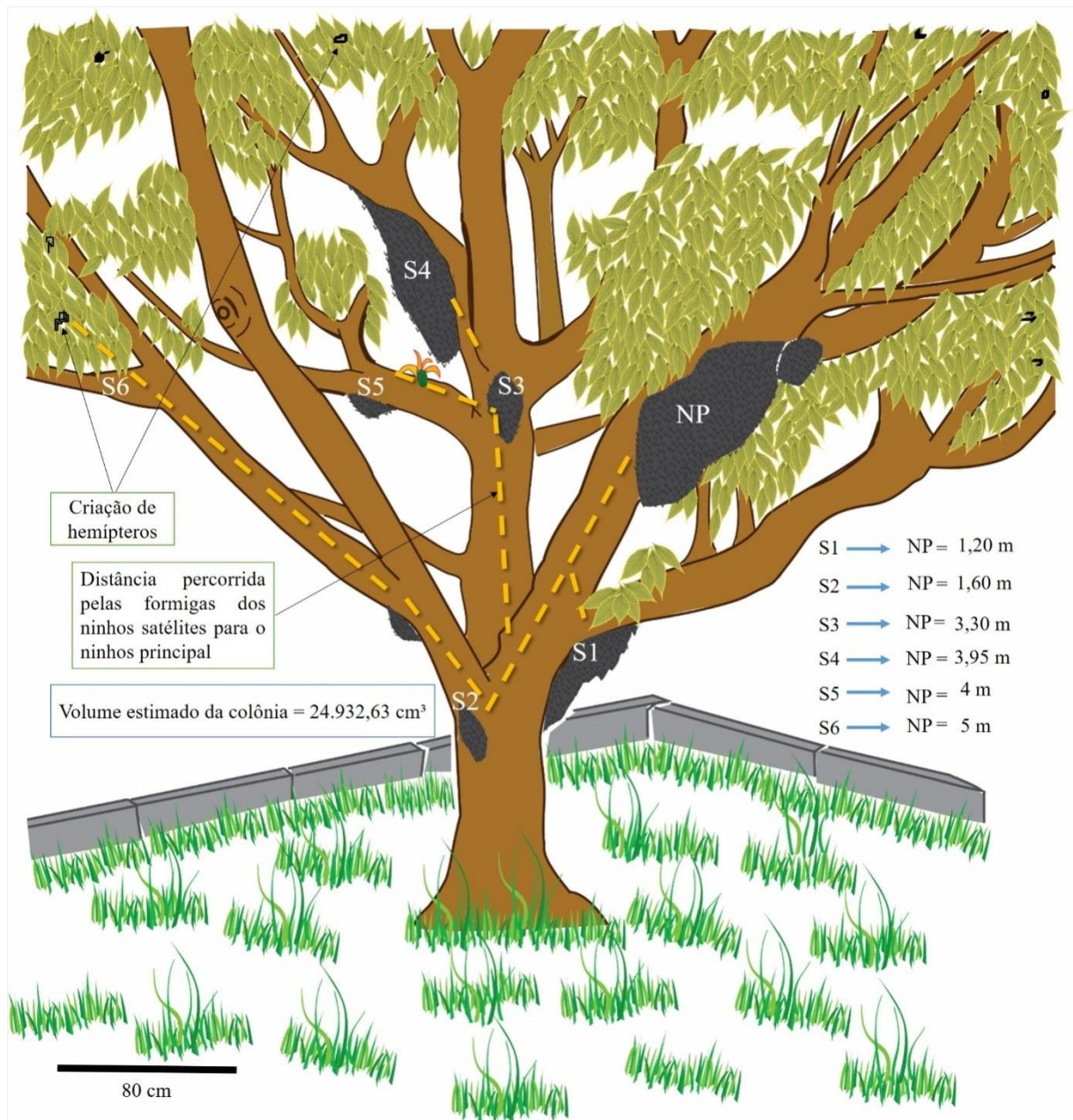


Fig. 3. Representação de uma colônia de *A. chartifex spiriti*. (NP) ninho principal. (S1-6) ninhos satélites. As linhas tracejadas representam as distâncias percorridas dos ninhos satélites para o ninho principal. O volume da colônia também foi estimado a $v = 24.932,63 \text{ cm}^3$.

O tamanho do ninho principal variou de 70 cm de comprimento e 35 cm de largura até 170 cm de comprimento e 60 cm de largura (Tabela 1). O tamanho médio dos ninhos satélites e desvio padrão de *A. chartifex spiriti* foi de $18,64 \pm 23,04$ cm de comprimento e $11,02 \pm 8,21$ cm de largura. O ninho satélite de maior tamanho

apresentou 120 cm de comprimento e 40 cm de largura. Por sua vez, o de menor tamanho apresentou 2cm de comprimento e 1 cm de largura. Os ninhos satélites foram localizados distantes de 0,2 até 11 m do ninho principal (Tabela 1). A distância média dos ninhos satélites para o principal foi de $3,5 \pm 2,9$ m.

Tabela 1. Medidas obtidas das colônias de *A. chartifex spiriti*. ST = ninho satélite; NP = ninho principal.

Colônia	Ninho	Comprimento (cm)	Largura (cm)	Distância até o NP (m)
Colônia 1	NP	70	35	0
	ST 1	25	13	0,2
	ST 2	17	11	2,3
	ST 3	8	10	2,35
	ST 4	5	10	3,45
	ST 5	5	9	6,2
	ST 6	2	3	7
Colônia 2	NP	145	50	0
	ST 1	15	25	0,5
	ST 2	20	12	2
	ST 3	25	15	7,7
	ST 4	13	18	10
	ST 5	10	8	10,7
	ST 6	2	1	11
Colônia 3	NP	170	60	0
	ST 1	120	40	1,45
	ST 2	20	10	3,6
	ST 3	10	5	5
	ST 4	20	10	4,7
	ST 5	13	8	7
	ST 6	2	2	8
Colônia 4	NP	100	40	0
	ST 1	25	8	1,8
	ST 2	9	5	2,3
	ST 3	5	5	2,73
	ST 4	10	6	3,4
	ST 5	9	7	3
	ST 6	2	1	3,5
Colônia 5	NP	120	70	0
	ST 1	20	14	1,66
	ST 2	18	9	1,1
	ST 3	25	15	1,95
	ST 4	95	30	3,1
	ST 5	9	12	3,15
	ST 6	2	3	6
Colônia 6	NP	70	40	0

	ST 1	18	15	0,3
	ST 2	38	20	0,6
	ST 3	9	8	1,25
	ST 4	16	13	1,5
	ST 5	20	15	2
	ST 6	2	2	5,6
Colônia 7	NP	100	50	0
	ST 1	15	10	0,6
	ST 2	12	8	0,9
	ST 3	14	7	1
	ST 4	60	30	1,25
	ST 5	17	7	1,5
	ST 6	1	3	6

210

211 Foi encontrada uma correlação negativa moderada entre a largura dos ninhos e
212 a distância para o ninho principal ($n = 40$; $r = 0,465$; $p = 0,0022$; Fig. 4A). Da mesma
213 forma, também foi encontrada uma correlação negativa moderada entre os
214 comprimentos dos ninhos e a distância até o ninho principal ($n = 40$; $r = 0,491$; $p =$
215 $0,0011$; Fig. 4B).

216

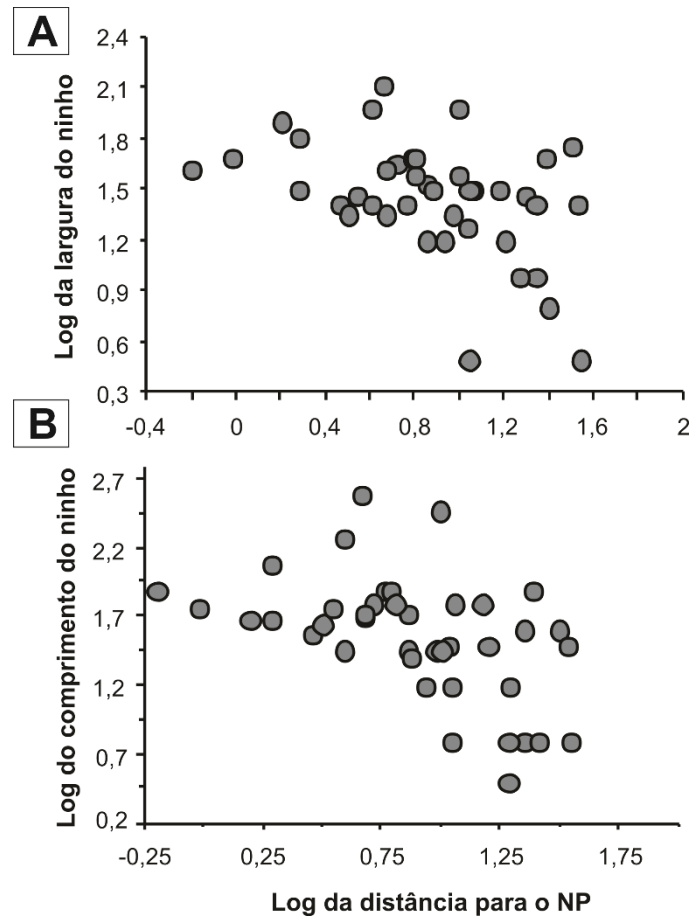


Fig. 4. Relação do tamanho dos ninhos satélites (A = log da largura; B = log do comprimento) e a distância até o ninho principal (NP) de *Azteca chartifex spiriti*.

Relação entre as variáveis morfométricas em *A. chartifex spiriti*

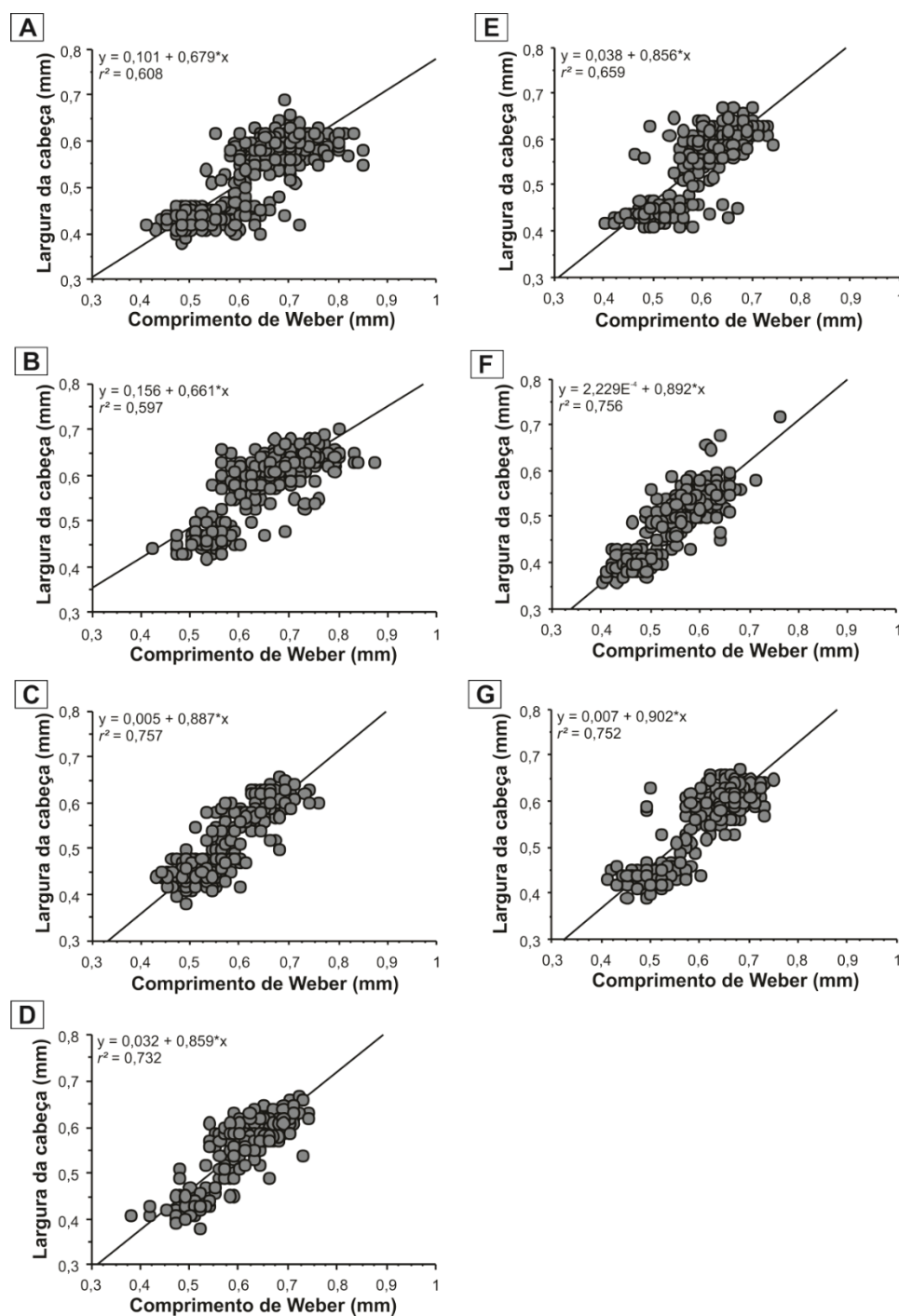
O comprimento médio da cabeça dos indivíduos de *A. chartifex spiriti* nos ninhos principais variou de $0,465 \pm 0,06$ mm a $0,539 \pm 0,04$ mm; a largura média da cabeça variou de $0,491 \pm 0,05$ mm a $0,613 \pm 0,05$ mm; enquanto que o comprimento de Weber variou de $0,551 \pm 0,06$ mm a $0,71 \pm 0,04$ mm (Tabela 2). Nos ninhos satélites, os maiores valores médios para comprimento da cabeça, largura da cabeça e comprimento de Weber foram, respectivamente, $0,548 \pm 0,03$ mm; $0,63 \pm 0,03$ mm e $0,703 \pm 0,06$ mm. Enquanto os menores valores para essas mesmas medidas foram, respectivamente $0,437 \pm 0,04$ mm; $0,451 \pm 0,06$ mm e $0,475 \pm 0,03$ mm (Tabela 2).

231 **Tabela 2.** Medidas morfométricas obtidas dos indivíduos (n = 50) de diferentes populações de *A. chartifex spiriti*. ST = ninho satélite; NP
 232 = ninho principal. Os valores representam o valor médio e o desvio padrão.

Colônia	Ninho	Comprimento da cabeça (mm)	Largura da cabeça (mm)	Comprimento de Weber (mm)
Colônia 1	NP	0,465±0,06	0,522±0,08	0,6028±0,09
	ST 1	0,4954±0,05	0,5564±0,07	0,6488±0,08
	ST 2	0,4886±0,05	0,5388±0,07	0,6728±0,09
	ST 3	0,4448±0,06	0,4844±0,08	0,5654±0,08
	ST 4	0,4492±0,05	0,4832±0,07	0,573±0,06
	ST 5	0,4718±0,06	0,5172±0,07	0,6478±0,09
	ST 6	0,5006±0,06	0,53±0,08	0,6026±0,08
Média geral		0,4736±0,06	0,5188±0,08	0,6161±0,09
Colônia 2	NP	0,5398±0,04	0,6136±0,05	0,7102±0,04
	ST 1	0,5362±0,02	0,6248±0,03	0,7038±0,06
	ST 2	0,5294±0,03	0,6084±0,05	0,6996±0,07
	ST 3	0,5202±0,03	0,5978±0,05	0,6526±0,05
	ST 4	0,5414±0,02	0,63±0,03	0,6682±0,05
	ST 5	0,5052±0,05	0,581±0,06	0,6264±0,07
	ST 6	0,4688±0,05	0,4964±0,07	0,5638±0,07
Média geral		0,5201±0,04	0,5931±0,07	0,6606±0,08
Colônia 3	NP	0,5076±0,05	0,563±0,07	0,6142±0,08
	ST 1	0,495±0,05	0,5484±0,07	0,5964±0,08
	ST 2	0,4486±0,04	0,4694±0,05	0,5384±0,05
	ST 3	0,4638±0,04	0,4836±0,06	0,551±0,06
	ST 4	0,4806±0,05	0,5154±0,07	0,57±0,06
	ST 5	0,4864±0,05	0,5148±0,07	0,5802±0,06
	ST 6	0,5048±0,05	0,5596±0,06	0,6254±0,06
Média geral		0,4838±0,05	0,522±0,07	0,5822±0,07
Colônia 4	NP	0,5296±0,04	0,5994±0,05	0,6494±0,04
	ST 1	0,5292±0,03	0,5878±0,05	0,661±0,05

	ST 2	0,5048±0,05	0,5514±0,07	0,6054±0,08
	ST 3	0,5142±0,04	0,569±0,06	0,6094±0,06
	ST 4	0,496±0,05	0,5448±0,06	0,6066±0,07
	ST 5	0,518±0,03	0,5784±0,04	0,605±0,05
	ST 6	0,4646±0,06	0,502±0,08	0,5816±0,08
Média geral		0,508±0,05	0,5618±0,07	0,6169±0,07
Colônia 5	NP	0,5182±0,04	0,579±0,06	0,6382±0,06
	ST 1	0,5066±0,04	0,5768±0,06	0,6164±0,05
	ST 2	0,4632±0,05	0,5136±0,08	0,5576±0,08
	ST 3	0,5102±0,03	0,5742±0,05	0,614±0,05
	ST 4	0,52±0,05	0,5798±0,06	0,6084±0,06
	ST 5	0,4864±0,06	0,5352±0,08	0,572±0,08
	ST 6	0,4532±0,05	0,4776±0,06	0,5604±0,07
Média geral		0,4939±0,05	0,548±0,07	0,5952±0,07
Colônia 6	NP	0,4718±0,04	0,4916±0,05	0,5514±0,06
	ST 1	0,4966±0,02	0,5286±0,03	0,5902±0,04
	ST 2	0,442±0,05	0,464±0,06	0,5218±0,06
	ST 3	0,444±0,07	0,4804±0,09	0,5364±0,07
	ST 4	0,4846±0,05	0,5226±0,06	0,57±0,07
	ST 5	0,4588±0,05	0,4856±0,06	0,545±0,06
	ST 6	0,4006±0,03	0,4084±0,03	0,4754±0,03
Média geral		0,4569±0,06	0,483±0,07	0,7055±0,07
Colônia 7	NP	0,5224±0,05	0,5588±0,06	0,6044±0,05
	ST 1	0,5406±0,04	0,5834±0,06	0,6384±0,06
	ST 2	0,5274±0,05	0,567±0,07	0,6032±0,07
	ST 3	0,548±0,03	0,5878±0,05	0,6264±0,06
	ST 4	0,538±0,04	0,5944±0,05	0,6582±0,05
	ST 5	0,5264±0,05	0,5708±0,06	0,6286±0,06
	ST 6	0,4378±0,04	0,4514±0,06	0,527±0,06
Média geral		0,52±0,06	0,559±0,07	0,6123±0,07

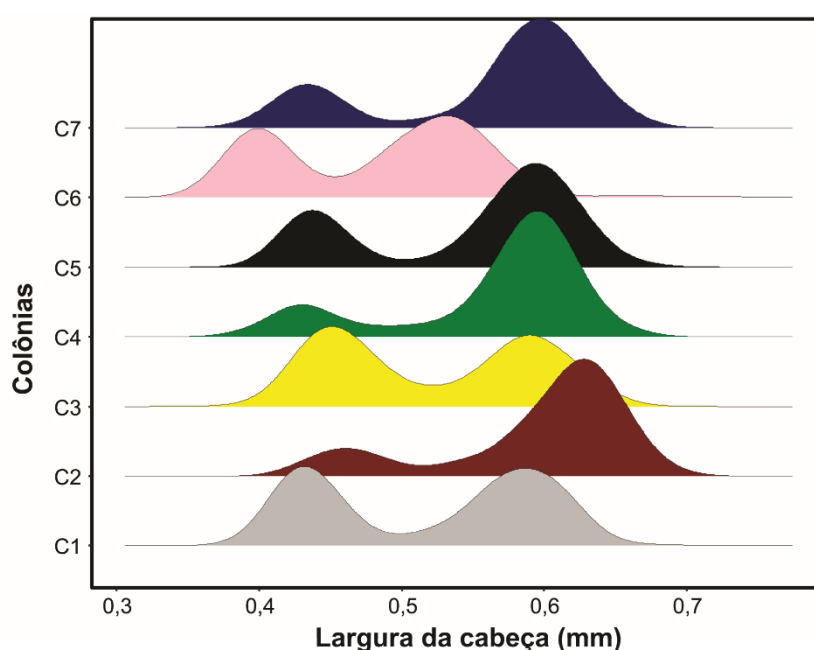
233 As variáveis morfológicas largura da cabeça e comprimento de Weber foram
 234 fortemente relacionadas nas colônias C, D, F e G, e moderadamente relacionadas nas
 235 colônias A, B e E (Fig. 5). A morfometria distingue os grupos polimórficos dentro da
 236 casta operária.



237
 238 **Fig. 5.** Relação entre a largura da cabeça e o comprimento de Weber das operárias de *A.*
 239 *chartifex spiriti*.

240

241 Quando se avalia, ao nível de toda a colônia, a distribuição dos indivíduos de *A.*
 242 *chartifex spiriti* quanto à variável morfométrica largura da cabeça, observa-se a
 243 formação de dois picos de tamanho das operárias, representando assim um padrão
 244 bimodal para as colônias C1, C3, C5, C6 e C7. Entretanto, para as colônias C2 e C4,
 245 observa-se somente um pico de tamanho das operárias, apresentando um padrão
 246 praticamente unimodal (Fig. 6). A colônia C2 foi aquela com os ninhos satélites mais
 247 distantes do principal. E a colônia C4 foi aquela com ninhos satélites mais próximos do
 248 ninho principal.



249

250 **Fig. 6.** Frequência relativa de operárias de *Azteca chartifex spiriti* em função das classes
 251 de tamanho da largura da cabeça. C1-C7 correspondem às colônias avaliadas.

252

253 De acordo com a seleção de modelos realizada (Tabela 2 do apêndice) o
 254 modelo de distribuição que melhor adequou a relação entre a razão das classes de
 255 tamanho de largura de cabeça e a distância dos ninhos satélites até o ninho principal de
 256 *A. chartifex spiriti* foi aquele de distribuição seguindo a função quadrática, representado
 257 por $[y = 0,0258x^2 - 1,5455x + 7,2775]$. Este modelo representa um padrão onde se tem

uma maior diferenciação entre as duas classes de tamanhos (representado pelos maiores valores de razão) nos ninhos principais e nos ninhos satélites próximos dos principais, e essa relação vai diminuindo com a distância até determinado ponto (Fig. 7).

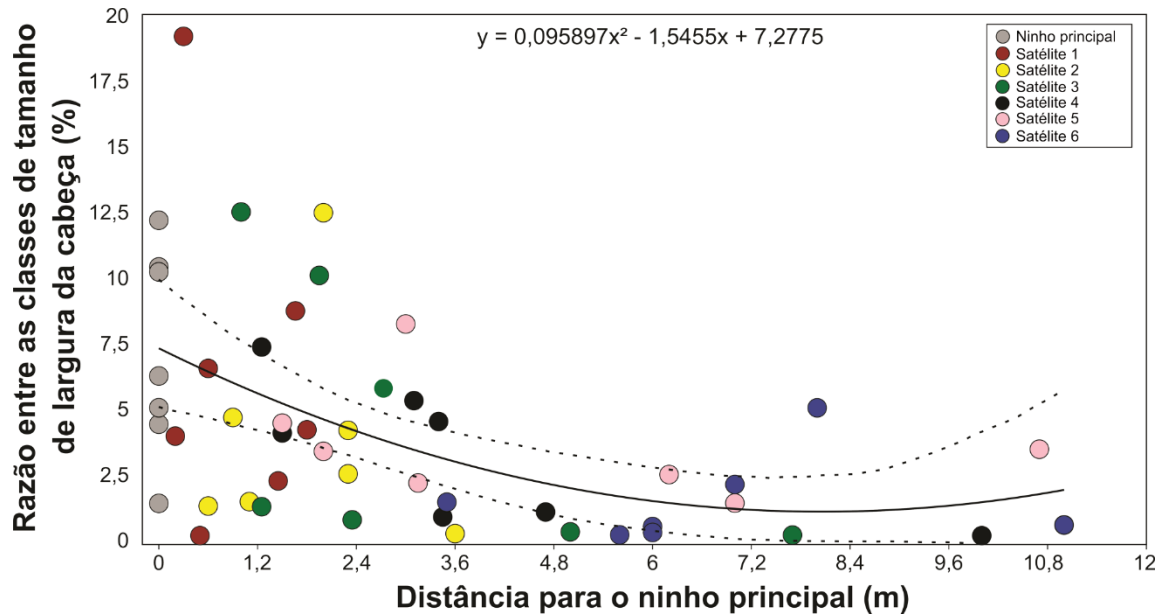


Fig. 7. Relação entre a razão das classes de tamanho da largura da cabeça (mm) e a distância para o ninho principal (m) em *A. chartifex spiriti*. Linhas pontilhadas representam o intervalo de confiança.

Relação de ocorrência dos hemípteros adultos x distância:

Hemípteros adultos só foram registrados nos ninhos satélites distantes do ninho principal (ninhos periféricos = satélites 6). Foi encontrada uma relação significativa entre a presença dos hemípteros e a distância até o ninho principal ($G = 11,195$; $p = 0,00082$; Fig. 8).

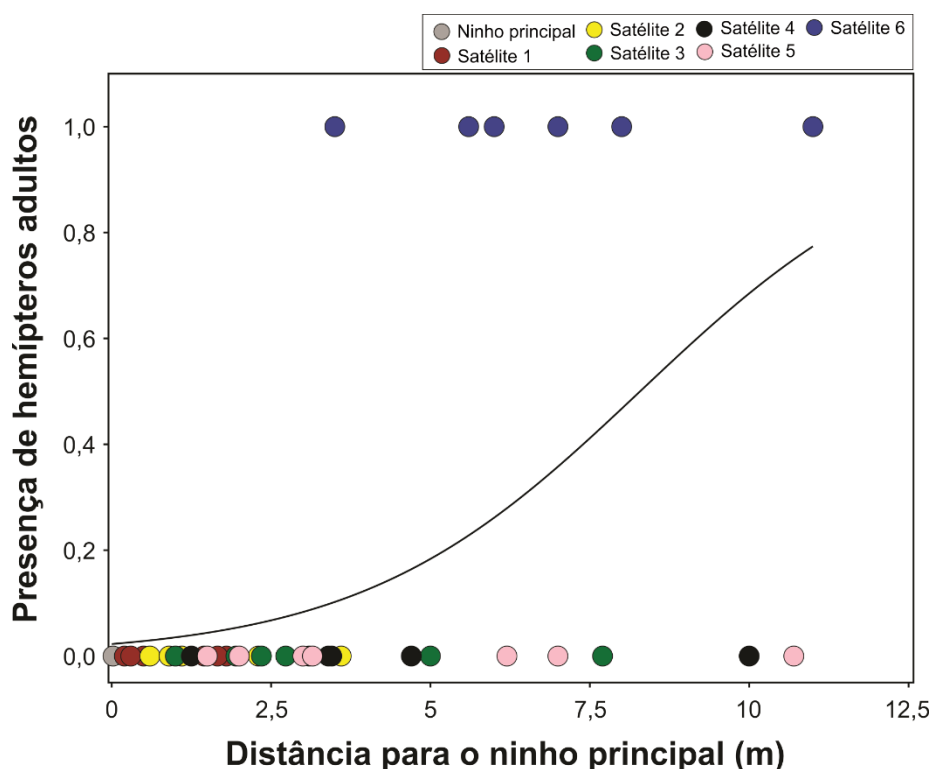


Fig. 8. Relação entre a presença de hemípteros adultos e as distâncias para o ninho principal. Os valores significam 0 – ausência; 1 – presença. Os hemípteros adultos ocorrem apenas nos ninhos satélites mais periféricos.

Discussão

Azteca chartifex spiriti apresenta um sistema de nidificação complexo. Nas árvores em que seus ninhos estão presentes, populações animais de outras espécies não conseguem se estabelecer (exceto aquelas com as quais fazem associações, como vespas e hemípteros) (Majer et al. 1994; Johnson et al. 2001; Souza et al. 2013; Virgínio et al. 2015) devido à sua agressividade (Adams 1994).

A polidomia pode conferir várias vantagens ecológicas, porém sem informações filogenéticas é impossível determinar quais delas poderiam ser vantagens seletivas que inicialmente favoreceram esse sistema de nidificação (Debout et al. 2007). As observações realizadas em campo condizem com as afirmações de Rosengren e Pamilo (1983), quem explicam que a polidomia pode reduzir o risco de extinção da

colônia devido à predação e/ou destruição estocástica de locais de nidificação, já que neste caso, se poligínica, o arranjo da nidificação de *A. chartifex spiriti* pode favorecer sua população nestes aspectos.

A polidomia também pode estar relacionada como uma estratégia para melhorar a eficiência na captura de recursos. Ao adquirir uma estrutura polidômica, uma colônia aumenta sua aptidão à captação de alimentos ou locais de nidificação, pelo aumento da área e eficiência de forrageamento. Dessa forma, ao permitir que a colônia forrageie sobre uma área maior, a polidomia também permite a diversificação de recursos alimentares gerando maior estabilidade no suprimento de alimentos da colônia (Debout et al. 2007). Isso é nítido em *A. chartifex spiriti*, uma vez que sua população está amplamente distribuída, existindo um fluxo contínuo de comunicação entre os ninhos satélites e principal e a exploração e construção de novos ninhos satélites, ampliando a área territorial da colônia, que permite um maior sucesso na exploração de recursos. Outra vantagem para esse sistema de nidificação é que os custos de forrageamento e exposição a inimigos naturais são diminuídos e, além disso, o particionamento do território contribui a reduzir a perda de presas para outros competidores (Traniello e Levings 1986). Também pode reduzir os custos de transportes de presas de pontos de capturas que se encontram distantes para um único ninho central no interior do território da colônia (McLver 1991). No interior dos ninhos principais e de alguns ninhos satélites de *A. chartifex spiriti* foram encontrados restos de exoesqueletos de insetos das ordens Coleoptera e Orthoptera, mostrando que estas presas são capturadas e levadas a um ponto específico das colônias.

A relação negativa encontrada entre os comprimentos e larguras do ninho e a distância até o ninho principal (Fig. 4) sugere que, quanto mais periféricos ou mais distantes são os ninhos satélites do ninho principal, menor será o tamanho dos ninhos

satélites. Isso pode ser um fator ecológico que está relacionado com a expansão da colônia, ou seja, os ninhos centrais ou ninhos principais são os primeiros a serem construídos no início da fundação da colônia e, por isso, o investimento nessa estrutura física de ninho é maior já que é onde permanecem instalados a rainha e a prole. À medida que a população de *A. chartifex spiriti* cresce, novos ninhos satélites são construídos, podendo isso ser uma estratégia para conquista e dominância de território. Isso também pode estar relacionado com estratégia de defesa: ninhos menos expostos, no caso dos ninhos principais que são o centro da colônia, podem ser maiores porque são mais facilmente defensáveis, devido ao tamanho da população em número de indivíduos.

A identificação correta dos limites das colônias é considerada um pré-requisito essencial para estudos do comportamento e evolução dos insetos sociais (Debout et al. 2007), e em *A. chartifex spiriti* estes limites ainda não podem ser definidos com certeza em alguns casos. Por exemplo, é difícil determinar os limites de duas colônias polidômicas de formigas que se encontram próximas uma da outra. Para evitar esse problema, consideramos apenas colônias que estavam significativamente isoladas ou bem distantes uma da outra (mínimo 150 m), para impedir que duas colônias fossem amostradas e tratadas por engano como sendo apenas uma única.

Contribuições para o estudo da polidomia em formigas são escassos, e o estudo mais completo sobre este tema é a revisão de Debout et al. (2007) sobre a polidomia em formigas apresentando definições e problemáticas sobre alguns termos, como por exemplo a “policalia” e a “polidomia”, aspectos ecológicos associados a polidomia, polidomia como um fator de termorregulação, dentre outras discussões. Outra contribuição, para o conhecimento da biologia do gênero *Azteca*, foi um estudo prévio sobre as estruturas de nidificações de *A. chartifex spiriti* Forel, 1912 e *A. paraensis*

341 *bondari* Borgmeier, 1937, conduzido por Delabie et al. (1991), apresentando resultados
342 sobre a presença de prole nos dois ninhos maiores das colônias estudadas e a presença
343 de hemípteros nos ninhos de menores tamanhos. Além disso, também foram
344 relacionados o peso dos ninhos com o tamanho das operárias, verificando que as
345 operárias *minor* ocorriam em sua menor parte nos ninhos de menores pesos (Delabie et
346 al. 1991).

347 Neste estudo, a relação da frequência de operárias em função das classes de
348 tamanho da largura da cabeça (Fig. 6) corroboram Wheeler (1986), que verificou o
349 polimorfismo em populações de *A. chartifex laticeps* e *A. trigona* mostrando a
350 bimodalidade ao relacionar as medidas variáveis morfológicas, largura da cabeça e
351 comprimento do corpo, porém, utilizando apenas informações dos indivíduos presentes
352 no ninho principal da colônia. Neste presente trabalho, consideramos uma amostragem
353 que representa a colônia por inteiro, ou seja, além do ninho principal incluimos também
354 ninhos satélites (Anexo 1).

355 A morfometria é uma ótima ferramenta para determinar grupos de subcastas
356 em formigas além de contribuir como uma ferramenta adicional em taxonomia
357 integrativa, e sendo possível a separação dos grupos polimórficos nas sete colônias
358 estudadas utilizando essa técnica. Wilson (1953) e Oster e Wilson (1978) apresentaram
359 um modelo em que são utilizadas variáveis morfológicas para estudar o polimorfismo
360 em formigas, possibilitando a determinação de subcastas nestes indivíduos e observando
361 que as medidas apresentavam um padrão alométrico, onde uma variável morfológica
362 não era proporcional à outra. *A. chartifex spiriti* não apresenta crescimento alométrico,
363 como apresentado na Fig. 5, ou seja, as variáveis morfológicas são proporcionais
364 quando relacionadas. Isso permitiu afirmar que existem apenas duas subcastas de
365 operárias em *A. chartifex spiriti*: operárias *major* e *minor*.

As razões das classes de tamanho da largura da cabeça relacionadas com a distância para o ninho principal mostraram que existe uma grande variação nas classes de tamanho das formigas que estão no ninho principal ou próximo a este. Isso significa que apesar da colônia como um todo ser fragmentada em vários ninhos, existe uma maior variedade de operárias *major* e *minor* dentro e nas proximidades do ninho central, onde estão instaladas a rainha e a prole.

Conclusões

Com este estudo, conseguimos compreender como se apresenta o arranjo de uma colônia de *A. chartifex spiriti* considerando sua estrutura espacial e organização de seus ninhos polidômicos. Alguns componentes dos ninhos de *A. chartifex spiriti* podem ser padrões para todas as colônias dessa espécie, como por exemplo, o ninho principal ser sempre o de maior tamanho em relação aos demais, onde há um investimento equilibrado de operárias *major* e *minor*, e a criação de hemípteros, que ocorre sempre nos ninhos satélites mais periféricos da colônia. Com a correlação das medidas de comprimento e largura dos ninhos satélites e a distância até o ninho principal, foi possível observar que estes tendem a serem menores à medida que a distância até o ninho principal aumenta. Também é possível notar uma bimodalidade nas classes de tamanho da largura da cabeça de *A. chartifex spiriti*, mostrando como o polimorfismo se apresenta na casta de operárias, e dividindo-as em dois grupos polimórficos, operárias *major* e *minor*. As relações das razões das classes de tamanho com as distâncias para o ninho principal confirmam o maior investimento em formigas maiores no ninho principal e em suas proximidades, e também nos ninhos que fazem a proteção dos hemípteros.

391 **Agradecimentos**

392 À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado, ao programa de Pós-graduação
393 em Zoologia (PPGZOO) da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), ao
394 Laboratório de Zoologia de Invertebrado da UESC e ao Laboratório de Mirmecologia
395 do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC/CEPLAC) pela logística que permitiu a
396 condução do estudo.

397

398 **Referências**

- 399 Adams ES (1990) Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of
400 asymmetries in colony size. *Anim Behav* 39:321–328
- 401 Ayala FJ, Wetterer JK, Longino JT, Hartl DL (1996) Molecular phylogeny of *Azteca*
402 ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Mol*
403 *Phylogenet and Evol* 5:423–428
- 404 Carneiro, MAF, Gaglioti, AL, Carvalho KS, Nascimento IC, Zina J (2018) The habitat
405 affects the ecological interactions between *Azteca* Forel (Hymenoptera:
406 Formicidae) and *Cecropia* Loefl. (Urticaceae Juss.). *Sociobiology* 65:177–184
- 407 Cuezso F (2003) Subfamilia Dolichoderinae. In: Fernández F (ed) Introducción a las
408 hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos
409 Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá pp 291–297
- 410 Davidson DW, Mckey D (1993) The evolutionary ecology of symbiotic and ant–plant
411 relationships. *J Hymenopt Res* 2:13–83
- 412 Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of
413 ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969–972
- 414 Delabie JHC, Benton FP, Medeiros MA (1991) La polydomie chez les Formicidae
415 arboricoles dans les cacaoyeres du Bresil : optimisation de l’occupation de l’espace
416 ou stratégie défensive ?. *Actes Coll Insect Soc* 7:173-178
- 417 Debout G, Schatz B, Elias M, McKey D (2007) Polydomy in ants: what we know, what
418 we think we know, and what remains to be done. *Biol J Linnean Soc* 90:319–348
- 419 Dejean, A., Grangier, J., Leroy, C., Orivel, J., & Gibernau, M (2008) Nest site selection
420 and induced response in a dominant arboreal ant species. *Naturwissenschaften*
421 95:885–889
- 422 Diniz-filho, JAF, Von Zuben CJ, Fowler HG, Schlindwein MN, Bi OC (1994)
423 Multivariate morphometrics and allometry in a polymorphic ant. *Insect Soc* 41:153-
424 163
- 425 Farias PRS, Harada AY, Filgueiras CC, Lima BGM. Sales T, Silva AG, Souza BHS.
426 (2018). Mapping *Azteca barbifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae) dispersal in
427 georeferenced orange (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck) orchard in the Eastern Amazon,
428 Brazil. *Insect Soc* 65:345–350
- 429 Forel A (1904) Miscellanea myrmécologique. *Rev Suisse Zool* 12:1–52
- 430 Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. Springer, Berlin, 732 pp
- 431 Johnson C, Agosti D, Delabie JHC, Dumpert K, Williams DJ, Tschirnhaus MV,
432 Maschwitz U (2001) *Acropyga* and *Azteca* Ants (Hymenoptera: Formicidae) with
433 Scale Insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 Million Years of Intimate
434 Symbiosis. *Am. Mus. Novit* 3335:1–18

435 Longino JT (2007) A taxonomic review of the genus *Azteca* (Hymenoptera:
436 Formicidae) in Costa Rica and a global revision of the aurita group. *Zootaxa*. 1491-
437 1-63

438 Majer JD, Delabie JHC, Smith MRB (1994) Arboreal Ant Community Patterns in
439 Brazilian Cocoa Farms. *Biotropica*. 26:73-83

440 McIver JD (1991) Dispersed central place foraging in Australian meat ants. *Insect Soc*
441 38:129–137

442 Oliveira GV, Corrêa MM, Góes IMA, Machado AFP, De Sá-Neto RJ, Delabie, JHC
443 (2015) Interactions between *Cecropia* (Urticaceae) and ants (Hymenoptera:
444 Formicidae) along a longitudinal east-west transect in the Brazilian Northeast. *Ann.*
445 *Soc. Entomol Fr* 51:153–160

446 Oster GF, Wilson EO (1978) Caste and ecology in social insects. Princeton University
447 Press, Princeton

448 Pamilo P, Rosengren R (1983) Sex ratio strategies in *Formica* ants. *Oikos* 40:24-25
449

450 R Development Core Team 2018 R: A language and environment for statistical
451 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível
452 em: <http://www.Rproject.org/>
453

454 Souza MM, Pires EP, Prezoto F (2013) Nidification of *Polybia rejecta* (Hymenoptera:
455 Vespidae) associated to *Azteca chartifex* (Hymenoptera: Formicidae) in a fragment
456 of Atlantic Forest, in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Biota neotrop*
457 13:390–392

458 Stewart J. (2005) Cálculo. Pioneira, São Paulo

459 Traniello JFA, Levings SC (1986) Intra-and intercolony patterns of nest dispersion in
460 the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecol*
461 69:413–419

462 Tschinkel WR (2013) The morphometry of *Solenopsis* fire ants. *PLoS ONE* 8:1–22

463 Virgínio F, Maciel TT, Barbosa BC (2015) Nidificação de *Polybia rejecta* (Fabricius)
464 (Hymenoptera: Vespidae) associada à *Azteca chartifex* Forel (Hymenoptera:
465 Formicidae) em ecótono de bioma Caatinga/Mata Atlântica no Estado do Rio
466 Grande do Norte. *EntomoBrasilis* 8:242-245

467 Wheeler DE (1986) Polymorphism and division of labor in *Azteca chartifex laticeps*
468 (Hymenoptera: Formicidae). *J Kans Entomol Soc* 59:542-548.

469 Wilson EO (1953) The Origin and Evolution of Polymorphism in Ants. *Q. Rev. Biol*
470 28:136–156
471

APÊNDICE 1

Colônia 1:

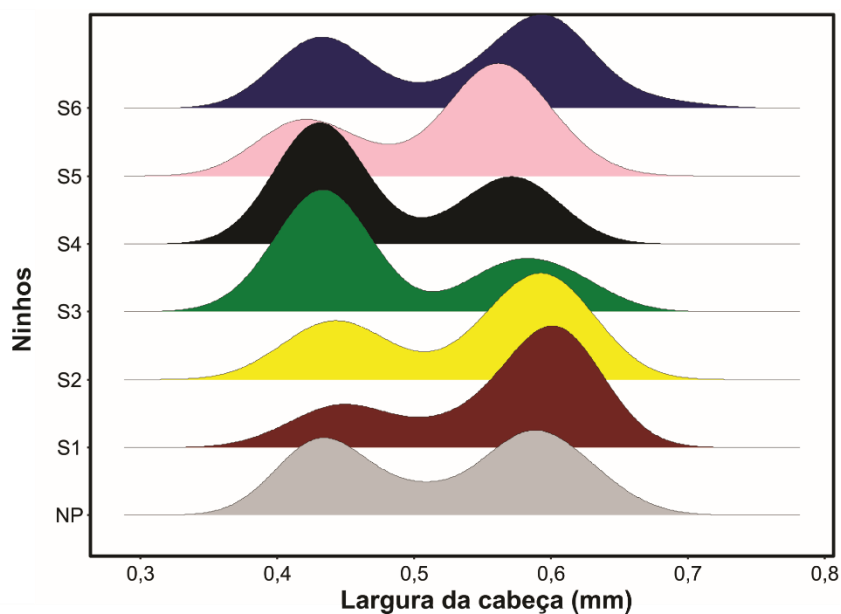


Fig. 9. Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 1. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites.

Colônia 2:

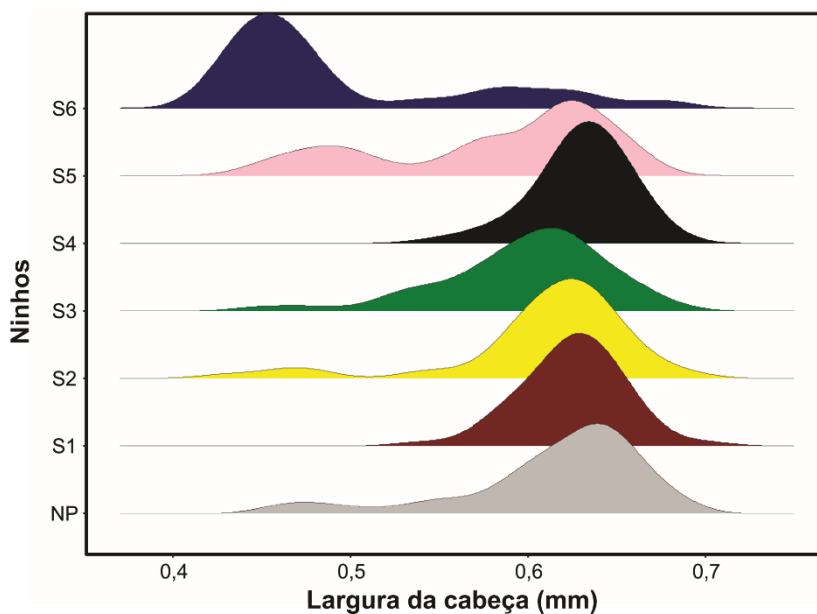
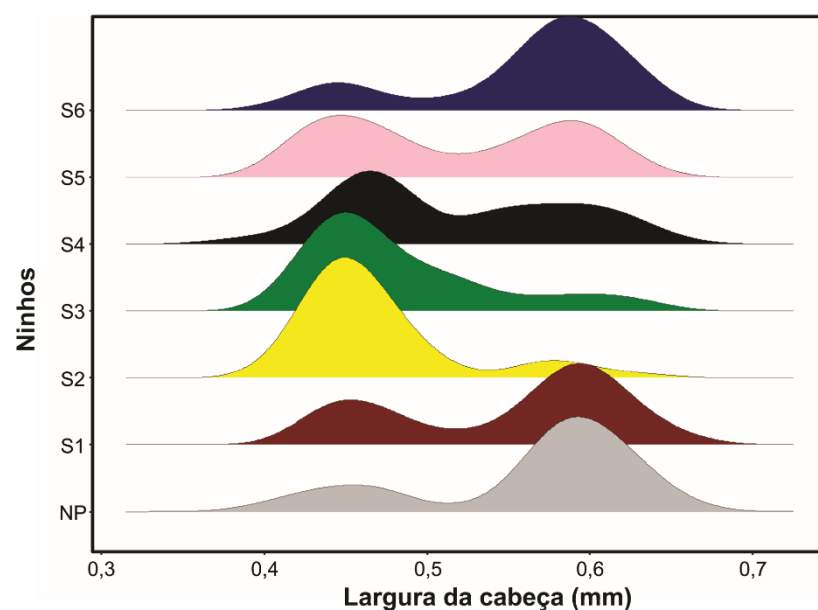


Fig. 10. Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* em função das classes de tamanho da largura da cabeça. Colônia 2. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6 aos ninhos satélites.

484

485 Colônia 3:

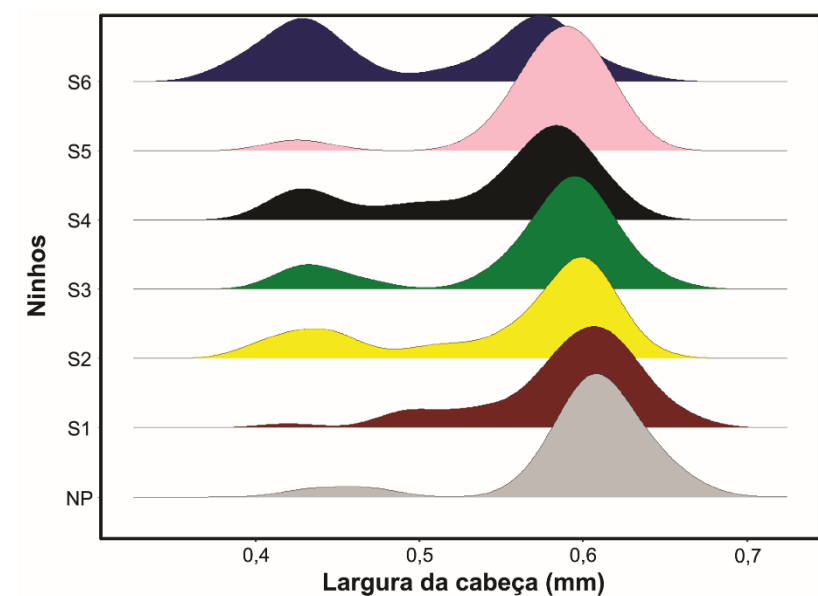


486

487 **Fig. 11.** Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* em função das classes de
488 tamanho da largura da cabeça. Colônia 3. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6
489 aos ninhos satélites.

490

491 Colônia 4:

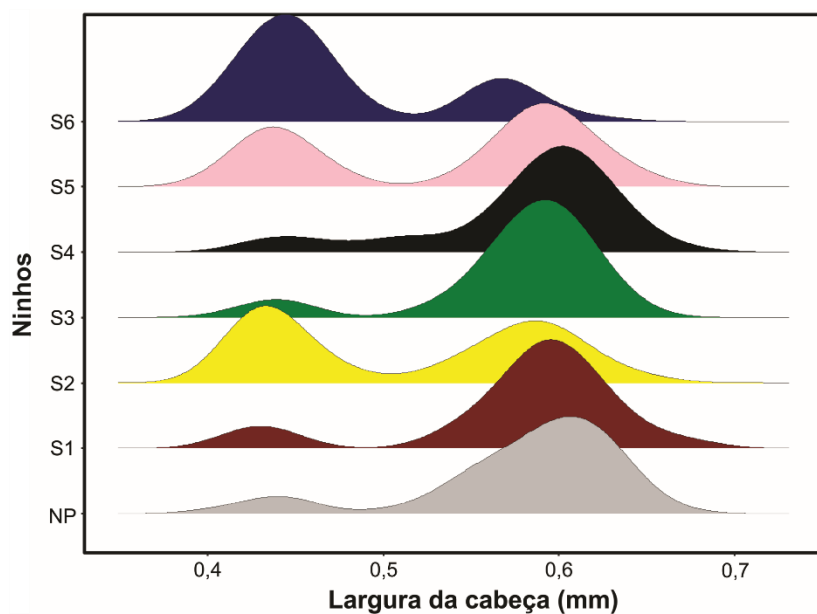


492

493 **Fig. 12.** Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* em função das classes de
494 tamanho da largura da cabeça. Colônia 4. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6
495 aos ninhos satélites.

496

497 Colônia 5:

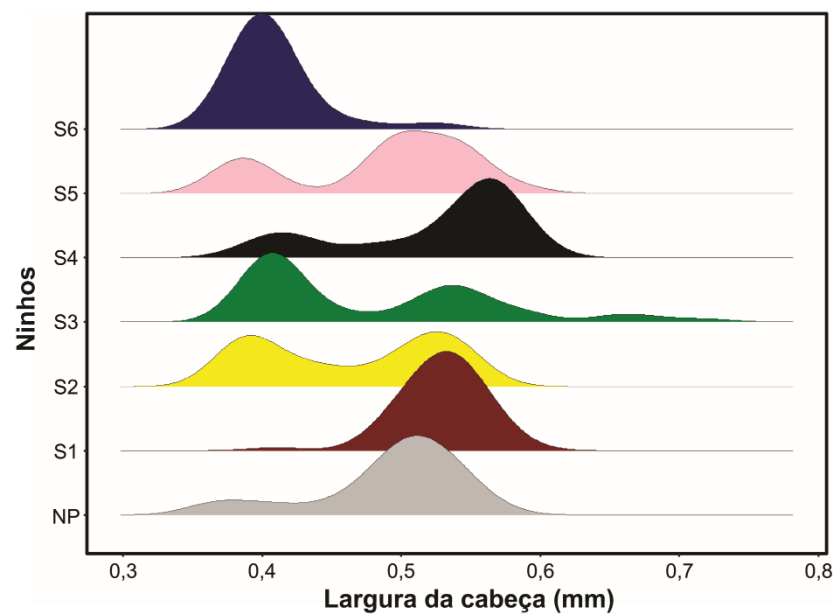


498

499 **Fig. 13.** Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* em função das classes de
500 tamanho da largura da cabeça. Colônia 5. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6
501 aos ninhos satélites.

502

503 Colônia 6:

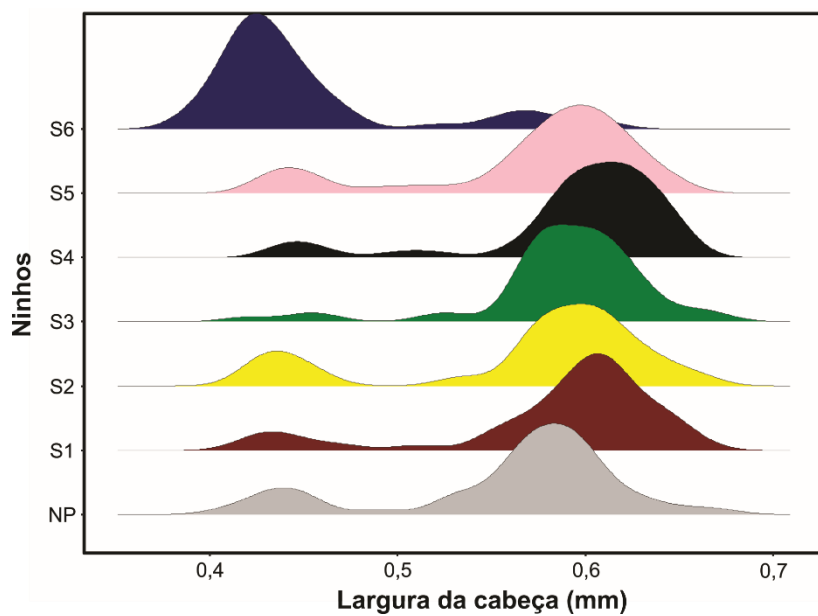


504

505 **Fig. 14.** Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* em função das classes de
506 tamanho da largura da cabeça. Colônia 6. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6
507 aos ninhos satélites.

508

509 Colônia 7:



510 **Fig. 15.** Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* em função das classes de
511 tamanho da largura da cabeça. Colônia 7. NP corresponde ao ninho principal e S1-S6
512 aos ninhos satélites.

513

Tabela 3. Medidas utilizadas no cálculo do volume da colônia 5, que foi modelo para representação da estrutura e organização espacial de *A. chartifex spiriti*.

Colônia 5	Ninho	Diâmetro da base do galho (cm)	Altura (cm)	Volume (cm ³)
	NP	112	120	14067,2
	S1	15	20	314
	S2	9	18	169,56
	S3	13	25	340,16
	S4	100	95	9943,33
	S5	10	9	94,2
	S6	2	2	4,18
Total				24932,63

517

518

Tabela 4. Comparação de modelos lineares e não-lineares avaliando a relação entre a razão entre as classes de tamanhos de *A. chartifex spiriti* e a distância para o ninho principal. O critério para escolha do modelo foi o menor valor de Akaike IC.

FUNCTION MODEL	DESCRIÇÃO	AKAIKE IC	EQUAÇÃO
Linear	Com inclinação, interceptar	666,03	$y = -0,644x + 6,2483$
Quadrático	Polinômio de 2ª ordem	628,67	$y = 0,0258x^2 - 1,5455x + 7,2775$
Exponencial	Aumentar ou decair	633,37	$y = 6,8109 \cdot \exp(-0,27881x) + 0,5569$
Von Bertalanffy	Modelo de crescimento	668,37	$y = 2265,5 \cdot (1 - 0,9972 \cdot \exp(-0,00028432x))$
Logístico	Sigmoidal	633,98	$y = 30,035 / (1 + 3,1523 \cdot \exp(+0,28253x))$
Gompertz	Modelo de crescimento	634,43	$y = 8831,1 \cdot \exp(-7,1069 \cdot \exp(0,031252x))$
Gaussiano	Distribuição normal	634,24	$y = 1669,5 \cdot \exp(-(x + 47,781)^2 / (2 \cdot 209,9))$

522

523

524

525

526

527

528

529

ANEXO 1

**NORMAS DE FORMATAÇÃO DA BEHAVIORAL ECOLOGY AND
SOCIOBIOLOGY**

INSTRUÇÕES AOS AUTORES

Title Page

The title page should include:

• The name(s) of the author(s)

• A concise and informative title

• The affiliation(s) and address(es) of the author(s)

• The e-mail address, and telephone number(s) of the corresponding author

• If available, the 16-digit ORCID of the author(s)

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

Please note (Abstract):

The Abstract should be no longer than 250 words.

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

• Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.

• Use italics for emphasis.

• Use the automatic page numbering function to number the pages.

• Do not use field functions.

• Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.

• Use the table function, not spreadsheets, to make tables.

- 557• Use the equation editor or MathType for equations.
- 558• Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word
559 versions).

560 **Headings**

561 Please use no more than three levels of displayed headings.

562 **Abbreviations**

563 Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

564 **Footnotes**

565 Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of
566 a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference
567 citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They
568 should also not contain any figures or tables.

569 Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by
570 superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical
571 data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

572 Always use footnotes instead of endnotes.

573 **Acknowledgments**

574 Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section
575 on the title page. The names of funding organizations should be written in full.

576 **Please note:**

577• Please do not forget to add consecutive line-numbering throughout manuscript (not just
578 page-by-page).

579• All elements of the manuscript must be double spaced.

580• Provide full genus names when referring to a species for the first time in the main text
581 (excl. Abstract). For subsequent uses, abbreviate genera to their initial letters.

582 If authors refer to themselves, for example, in referencing unpublished data, they should
583 do so by their initials (e.g. TCMB).

584• For publications in Behavioral Ecology and Sociobiology footnotes are only allowed in
585 Tables

Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).

This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).

This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995a, b; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999, 2000).

Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work. Order multi-author publications of the same first author alphabetically with respect to second, third, etc. author. Publications of exactly the same author(s) must be ordered chronologically.

Journal article

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. <https://doi.org/10.1007/s00421-008-0955-8>

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 341:325–329

Article by DOI

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. <https://doi.org/10.1007/s001090000086>

Book

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London

Book chapter

615 Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) The rise of modern
616 genomics, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257

617• Online document

618 Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb.
619 <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

620• Dissertation

621 Trent JW (1975) Experimental acute renal failure. Dissertation, University of California

622 Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of
623 Title Word Abbreviations, see

624• ISSN LTWA

625 If you are unsure, please use the full journal title.

626 For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the
627 formatting of in-text citations and reference list.

628• EndNote style (zip, 2 kB)

629 **EndNote support**

630 If you encounter problems using the EndNote style file please get in touch with
631 Thomson Reuters' technical support at rs.support@thomsonreuters.com

632 **Please note:**

633• For publications in Behavioral Ecology and Sociobiology multiple citations must be put
634 into chronological order.

635• Please list all authors of a publication. When there are more than 10 authors, give only
636 the names of the first three authors followed (without comma) by "et al" (without
637 period).

638• DOI numbers are not given in Behavioral Ecology and Sociobiology, except for
639 accepted manuscripts. In the latter case write the abbreviated name of journal followed
640 by "(published online, doi:.....)".

641• Behavioral Ecology and Sociobiology does not give journal issue numbers.

642• If a journal short title is not given at the issn-list, we recommend that you try one of the
643 below links:

644• Web of knowledge

645• ISI Journal Title Abbreviations

646 **TABLES**

647• All tables are to be numbered using Arabic numerals.

648• Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.

649• For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the
650 table.

651• Identify any previously published material by giving the original source in the form of a
652 reference at the end of the table caption.

653• Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for
654 significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

655• No punctuation is to be included after the table number, nor is any punctuation to be
656 placed at the end of the caption.

657 **ARTWORK AND ILLUSTRATIONS GUIDELINES**

658 **Electronic Figure Submission**

659• Supply all figures electronically.

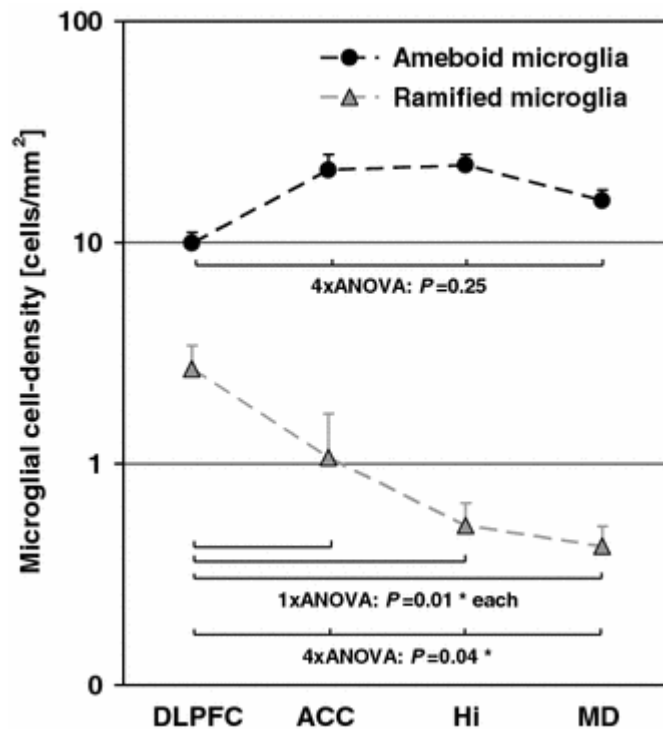
660• Indicate what graphics program was used to create the artwork.

661• For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format.
662 MSOffice files are also acceptable.

663• Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

664• Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

665 **Line Art**



666

667• Definition: Black and white graphic with no shading.

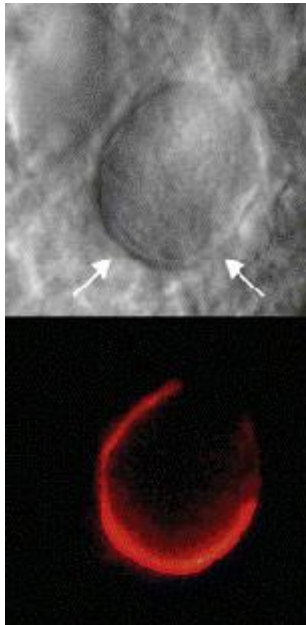
668• Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the
 669 figures are legible at final size.

670• All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.

671• Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum
 672 resolution of 1200 dpi.

673• Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

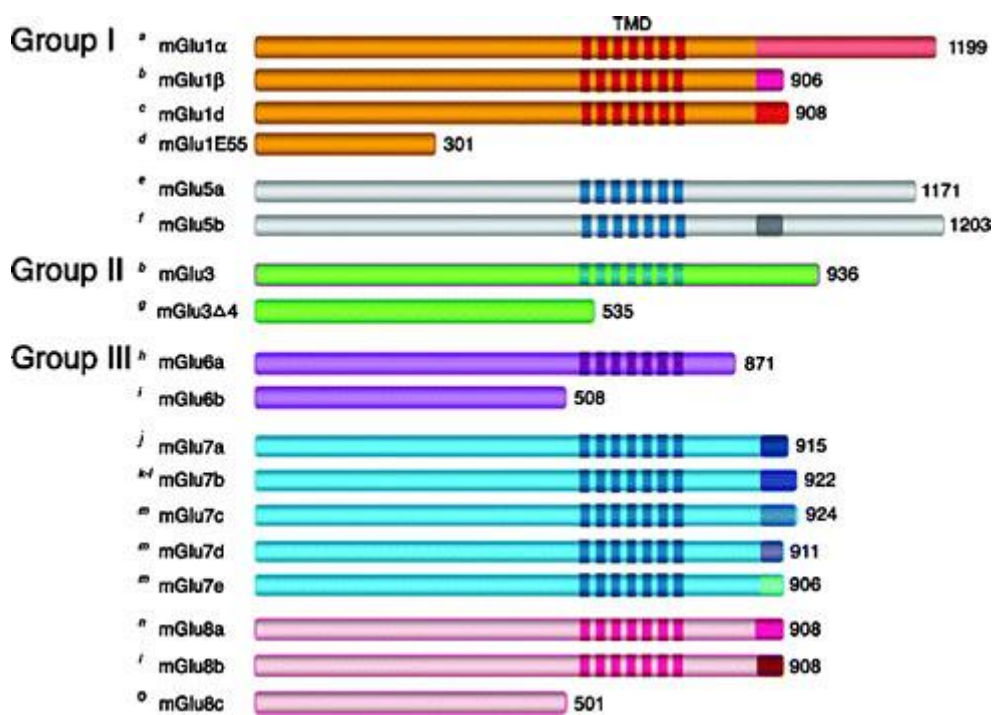
674 **Halftone Art**



675

- 676• Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.
- 677• If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within
- 678 the figures themselves.
- 679• Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

680 Combination Art



681

- 682• Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line
- 683 drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.

684• Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

685 **Color Art**

686• Color art is free of charge for online publication.

687• If black and white will be shown in the print version, make sure that the main
688 information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another
689 when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic
690 copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

691• If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.

692• Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

693 **Figure Lettering**

694• To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).

695• Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3
696 mm (8–12 pt).

697• Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type
698 on an axis and 20-pt type for the axis label.

699• Avoid effects such as shading, outline letters, etc.

700• Do not include titles or captions within your illustrations.

701 **Figure Numbering**

702• All figures are to be numbered using Arabic numerals.

703• Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.

704• Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).

705• If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the
706 consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures,

707 "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material)
708 should, however, be numbered separately.

709 **Figure Captions**

710• Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts.

711 Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.

712• Figure captions begin with the term Fig. in bold type, followed by the figure number,
713 also in bold type.

714• No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at
715 the end of the caption.

716• Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles,
717 etc., as coordinate points in graphs.

718• Identify previously published material by giving the original source in the form of a
719 reference citation at the end of the figure caption.

720 **Figure Placement and Size**

721• Figures should be submitted separately from the text, if possible.

722• When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

723• For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and
724 not higher than 234 mm.

725• For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and
726 not higher than 198 mm.

727 **Permissions**

728 If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain
729 permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be
730 aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will
731 not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In
732 such cases, material from other sources should be used.

733 **Accessibility**

734 In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your
735 figures, please make sure that

736• All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech
737 software or a text-to-Braille hardware)

738• Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information
739 (colorblind users would then be able to distinguish the visual elements)

740• Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

741 **Please note:**

742 No punctuation is to be included after the table number, nor is any punctuation to be
743 placed at the end of the caption.

CAPÍTULO 2

Será submetido ao periódico:

Annales de la Société Entomologique de France

(B2 – Área de Biodiversidade)

Versão impressa ISSN: 0037-9271

Versão online ISSN: 2168-6351

(Normas em anexo)

Relação entre polimorfismo e divisão de trabalho em colônias de *Azteca chartifex spiriti*

Forel, 1912 (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderinae)

Vinícius L. de Miranda¹, Jacques H. C. Delabie⁴, Elmo B. A. Koch², Laís S. Bomfim³, Jéssica F. Padre¹, Cléa S. F. Mariano^{*4}

¹Programa de Pós-graduação em Zoologia, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil;

²Programa de Pós-graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia, Brasil;

³Curso de graduação em Ciências Biológicas, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil;

⁴Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.

* Autor correspondente

E-mail: camponotu@hotmail.com

Tel: (55) (73)36805453

Resumo

Azteca chartifex spiriti é uma espécie Neotropical que apresenta um polimorfismo visível na casta operária. O objetivo deste estudo foi analisar a divisão de trabalho entre indivíduos da casta operária desta espécie a partir do polimorfismo. Dessa forma, foram selecionados comportamentos desenvolvidos pelas operárias, e experimentos foram conduzidos para verificar quais grupos polimórficos desempenhavam determinadas atividades. Escolhemos também avaliar a defesa em diferentes pontos dentro das colônias polidômicas de *A. chartifex spiriti*. As formigas que foram observadas efetuando comportamentos previamente definidos foram amostradas e nessas foram realizadas séries de medidas para definir a qual grupo morfológico de operárias elas pertenciam. Após verificar as frequências das operárias em função das classes de tamanho da largura da cabeça, notou-se que não era seguido um padrão de distribuição de tamanhos para alguns comportamentos. Somente o comportamento de defesa apresentou um padrão de distribuição para todas as colônias estudadas, no qual 87%

das operárias amostradas foram observadas realizando este comportamento, sendo este conhecimento da história natural de grande importância para se compreender o funcionamento das colônias de *A. chartifex spiriti* e outros insetos sociais.

Palavras chave: Comportamento, ninhos periféricos, estrutura polidômica, grupos polimórficos, defesa.

Introdução

Azteca (Hymenoptera: Formicidae) é um gênero endêmico de formigas Neotropicais pertencente à subfamília Dolichoderinae. Todas as espécies deste gênero são arborícolas e dominantes nos locais onde estão estabelecidas. Algumas são as associadas a plantas do gênero *Cecropia*, (Carneiro et al. 2018) que servem de local de nidificação para algumas espécies, e em consequência disso, as formigas fornecem proteção para planta contra potenciais herbívoros (Adams 1994; Ayala et al. 1996; Johnson et al. 2001).

Além das relações com plantas, as formigas do gênero *Azteca* podem ser encontradas associadas a vespas, como por exemplo *A. chartifex* e vespas da espécie *Polybia rejecta* (Souza et al. 2013; Virgínio et al. 2015). Essa associação traz benefícios para ambas as espécies, já que as formigas trazem proteção contra predadores naturais das vespas, e estas retribuem da mesma forma (Herre et al. 1986). Outra associação ocorre entre *Azteca* e hemípteros sugadores de seiva da subordem Sternorrhyncha e superfamília Coccoidea, onde os hemípteros liberam uma substância açucarada, chamada *honeydew*, que é capturada pelas formigas e utilizada como alimento, não se restringindo apenas à esse produto, já que essas formigas também são ótimas predadoras e apresentam hábitos alimentares generalizados (Delabie 1991; Johnson et al. 2001; Davidson et al. 2003; Longino 2007).

O gênero *Azteca* é constituído de operárias polimórficas (Wheeler, 1986, 1991), sendo esta casta dividida em subcastas de “operárias *major*” e “operárias *minor*”. Contribuições de Wilson (1953) propuseram estudos sobre o polimorfismo, tendo como modelo *Camponotus castaneus* (Latreille, 1802), *Atta texana* (Buckley, 1860) e *Oecophylla smaragdina* (Fabricius, 1775). Os autores puderam mostrar que é possível estudar o polimorfismo a partir do relacionamento entre variáveis morfológicas, onde a utilização de medidas morfométricas sugerem o crescimento alométrico dos indivíduos em uma distribuição unimodal, ou a separação de grupos polimórficos em uma distribuição bimodal (Oster e Wilson, 1978).

A casta operária das formigas pode ser especializada em exercer diversas tarefas em uma colônia. Essa especialização das operárias em desempenhar diferentes atividades é conhecida como divisão do trabalho. Variações morfológicas e de idade entre operárias, bem como suas interações sociais podem definir a divisão do trabalho, contribuindo em grande parte para o sucesso ecológico dos insetos sociais (Ravary et al. 2007).

Azteca chartifex spiriti apresenta uma estrutura de nidificação polidômica, ou seja, a colônia está distribuída em dois ou mais ninhos (Delabie et al. 1991; Debout et al. 2007). A estrutura da colônia está representada por um ninho de maior tamanho, chamado de ninho principal ou ninho central, e ninhos menores, chamados de ninhos satélites (Delabie et al. 1991). Wheeler (1986) buscou definir a divisão do trabalho em grupos polimórficos das castas de operárias da subespécie *A. chartifex laticeps*, utilizando a observação de atividades ou comportamentos executados pelas operárias, a amostragem e medidas morfométricas destas e comparando as frequências de tamanhos das estruturas medidas em função do trabalho desempenhado (Wheeler, 1986; 1991).

No presente estudo, propomos verificar em campo como se apresenta a divisão do trabalho da casta operária de *A. chartifex spiriti* e relacionar as funções exercidas pelas operárias com os grupos polimórficos.

Material e métodos

Área de estudo:

O estudo foi conduzido em campo nas áreas experimentais da Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (CEPLAC) ($14^{\circ}45'19''\text{S}$ $39^{\circ}13'53''\text{O}$), e na Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) ($14^{\circ}47'52''\text{S}$ $39^{\circ}10'20''\text{O}$), localizadas no município de Ilhéus, Bahia, Brasil.

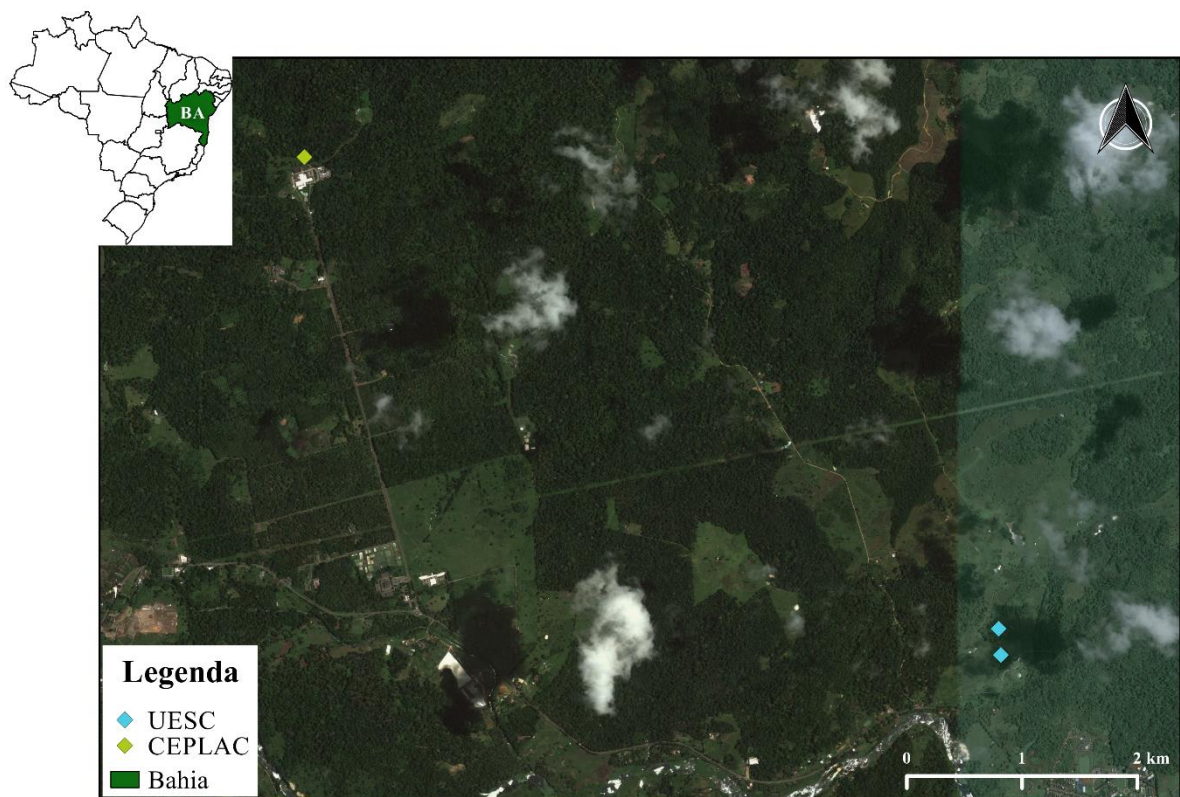


Figura. 1. Fotografia aérea da área de estudo onde foram avaliadas as colônias de *A. chartifex spiriti* em Ilhéus, Bahia, Brasil. Fonte: Google Earth.

Descrição dos experimentos:

Em junho de 2018, utilizando três colônias de *A. chartifex spiriti*, foram realizados experimentos no intuito de observar categorias comportamentais que permitissem determinar a divisão de trabalho nas operárias de *A. chartifex spiriti*. As quatro categorias de comportamentos consideradas foram defesa, forrageamento, cultivo de hemípteros e reconstrução de ninho.

Para observar o comportamento de defesa foram definidos três pontos de amostragem dentro da estrutura da colônia: (1) o ninho principal onde estão instaladas a rainha, a prole e as operárias, (2) ninhos satélites próximos ao ninho principal (defesa intermediária) onde é criada a prole dos hemípteros sugadores de seiva e (3) ninhos satélites periféricos distantes distribuídos no território da colônia e onde hemípteros adultos são abrigados. Foram ocasionadas perturbações, nas quais era inserida a extremidade de um facão na estrutura física dos ninhos nos pontos específicos que foram determinados. Depois da perturbação para cada ponto amostrado foram sorteados aleatoriamente 50 indivíduos que apresentavam comportamento de defesa.

O comportamento de forrageamento foi observado em dois momentos: (1) na oferta de uma isca atrativa (sardinha em óleo) e (2) em atividade de predação em trilhas de comunicação. A sardinha foi disposta por 5 minutos nas árvores onde estavam presentes as colônias de *A. chartifex spiriti*, e 50 forrageadores desse recurso foram coletados. Nas trilhas de forrageamento, localizadas a aproximadamente 2 m do ninho principal/satélite, foram dispostos operários de *Nasutitermes* sp (Termitidae) para provocar o comportamento de predação. Cinquenta operárias que exibiram o comportamento esperado foram coletadas.

Para verificar quais operárias eram responsáveis pela criação de hemípteros (tanto adultos quanto prole), foram observados e coletados 50 indivíduos presentes em ninhos satélites onde se verificou a presença de hemípteros.

Finalmente, danos foram causados na estrutura física dos ninhos principais, com o auxílio de um facão, pela retirada de uma porção do ninho e após os indivíduos se acalmarem, depois de 15 minutos, amostrou-se 50 daqueles que estavam atuando na reconstrução do ninho.

Todos os indivíduos coletados foram montados em alfinetes entomológicos para realização de medidas morfométricas com o auxílio do estereomicroscópio Olympus® BX50 e o software Image Pro Discovery. A única variável morfológica considerada foi apenas a largura da cápsula cefálica, já que esta é uma estrutura que menos se danifica durante o processo de amostragem.

Análise dos dados

Para cada categoria comportamental observada foi verificado ao nível de toda a colônia [e também separadamente para cada ninho (principal e satélites)], qual é o padrão de distribuição dos indivíduos quanto ao tamanho de largura da cabeça.

A eventual diferença no tamanho de *A. chartifex spiriti* realizando o comportamento de defesa de acordo com o distanciamento do ninho principal até os mais periféricos foi testada através da análise não paramétrica de Kruskal Wallis. Nesta análise a largura da cabeça foi a variável resposta e o local onde o comportamento foi observado (no ninho principal, distância intermediária e distância periférica) foi a variável preditora. Essa análise foi realizada considerando todas as três colônias juntas e para cada colônia em separado.

Resultados

Para as medidas morfométricas, os valores médios e desvio padrão da largura da cabeça estão indicados abaixo (Tabela 1):

147 **Tabela 1:** Valores médios e desvio padrão das medidas da largura da cabeça por categorias
 148 comportamentais observadas.

Classe de comportamento	Tipo	Colônia	Média ± Desvio padrão (mm)
Defesa	Defesa do NP	C1	0,5876±0,06
		C2	0,5628±0,07
		C3	0,5768±0,03
	Defesa intermediária	C1	0,5892±0,07
		C2	0,5862±0,04
		C3	0,5686±0,05
	Defesa periférica	C1	0,5822±0,07
		C2	0,5678±0,06
		C3	0,5308±0,08
Forrageamento	Isca	C1	0,5312±0,08
		C2	0,5678±0,05
		C3	0,5484±0,07
	Predação	C1	0,5112±0,08
		C2	0,4872±0,08
		C3	0,5162±0,08
Criação de hemípteros	Adultos	C1	0,5300±0,08
		C2	0,4964±0,07
		C3	0,4776±0,06
	Prole	C1	0,5352±0,08
		C2	0,4694±0,05
		C3	0,5798±0,06
Reconstrução	Reconstrução	C1	0,5938±0,06

C2	0,4866±0,08
C3	0,5908±0,04

Para o comportamento de defesa, a maior parte das operárias que realizaram essa função eram operárias *major* (Figura 2).

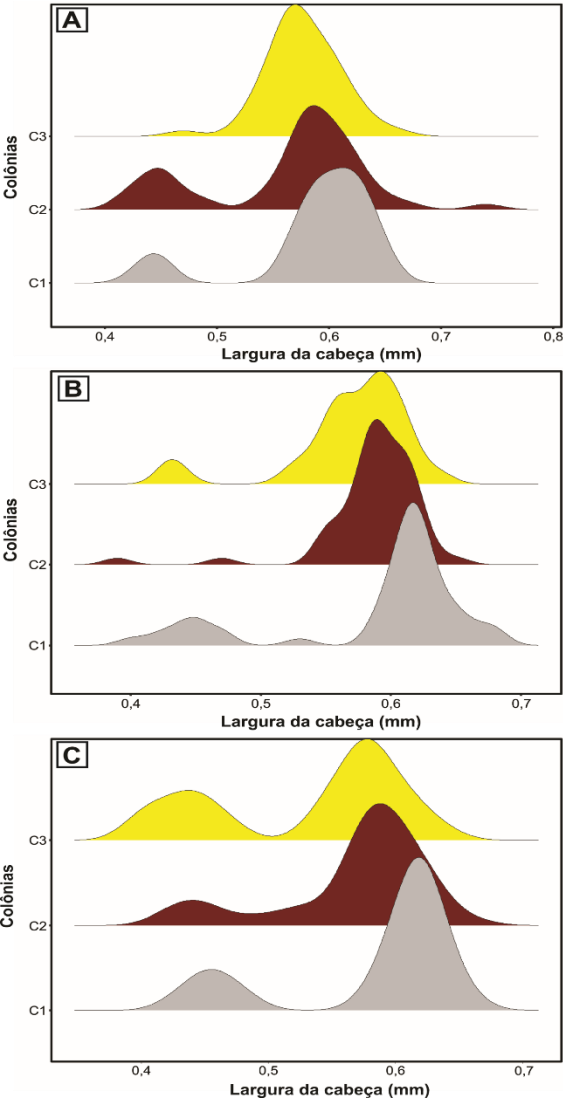


Figura 2. Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* observadas realizando o trabalho de defesa após uma perturbação ocasionada nos ninhos. A – Defesa no ninho principal, B – defesa no ninho intermediário e C – defesa no ninho periférico.

Não houve diferença no tamanho médio da largura da cápsula cefálica das operárias que exibiram o comportamento de defesa em relação às diferentes distâncias onde o comportamento foi observado, quando se considera todos os indivíduos das três colônias estudadas ($H_{0,05} = 4,176$; $n = 450$; $p = 0,124$). Quando se considera cada colônia em separado, também não há diferença no tamanho das operárias de *A. chartifex spiriti* com o local de observação na colônia 1 ($H_{0,05} = 1,756$; $n = 150$; $p = 0,415$; Figura 6) e 2 ($H_{0,05} = 3,041$; $n = 150$; $p = 0,218$; Figura 6). Entretanto, foi encontrada diferença no tamanho das operárias realizando o comportamento de defesa de acordo com o local de observação para a colônia 3 ($H_{0,05} = 7,385$; $n = 150$; $p = 0,024$; Figura 6), na qual o tamanho das formigas responsáveis pela defesa na periferia foi menor do que aquelas que estavam realizando o mesmo comportamento no ninho principal e em distâncias intermediárias (Figura 6).

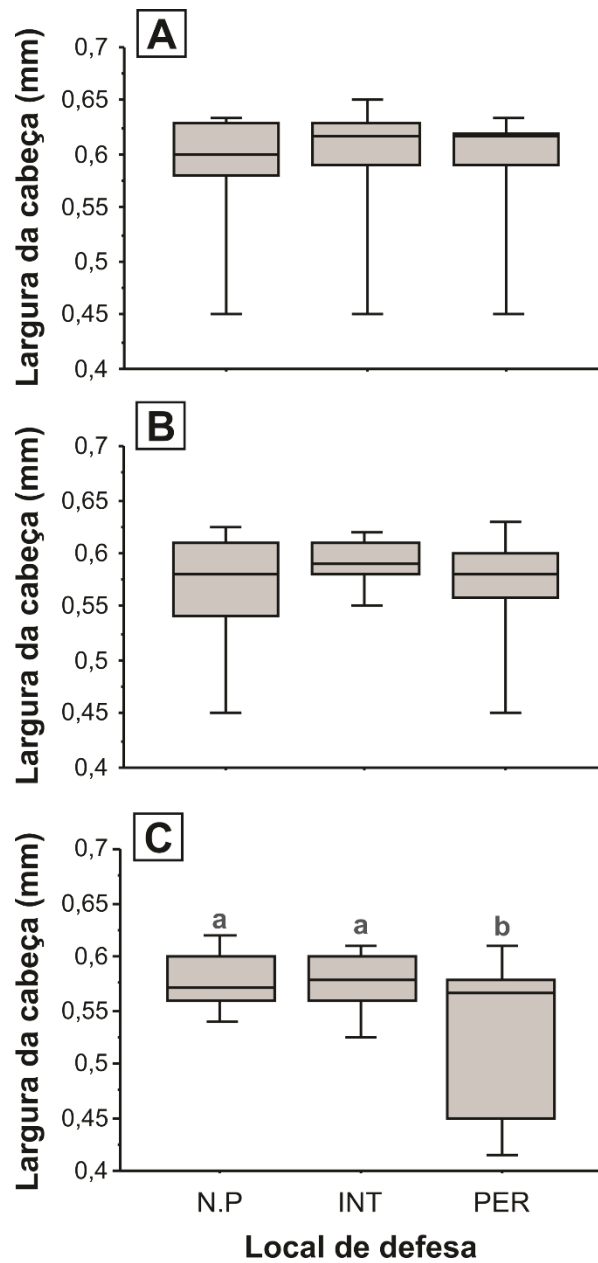
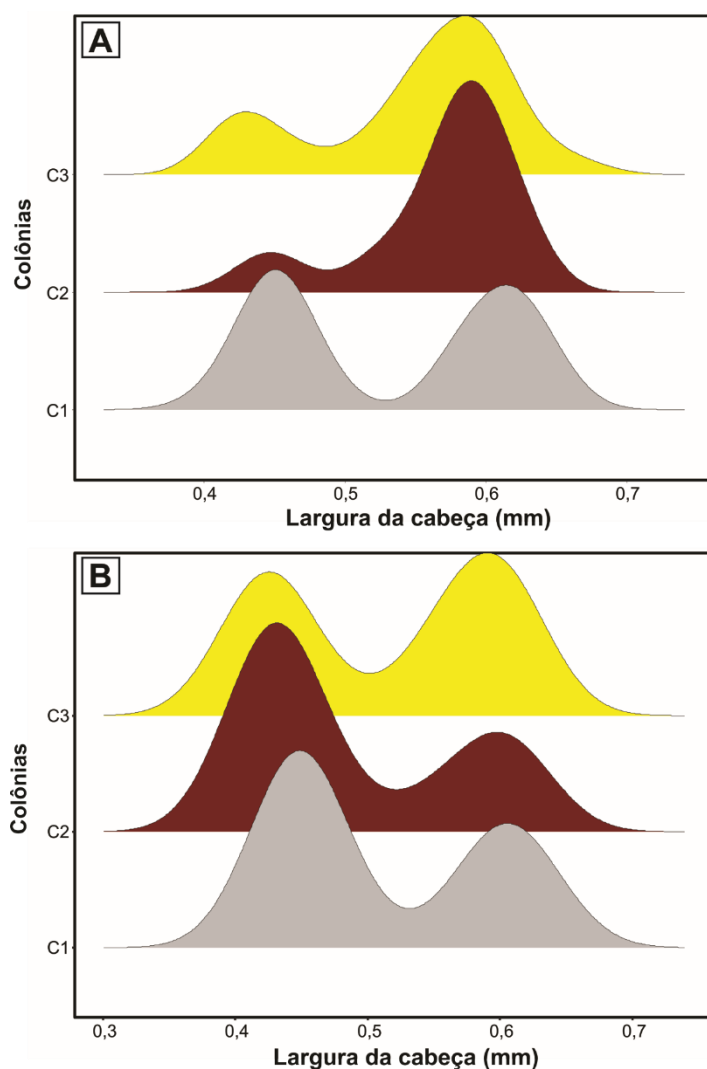


Figura 3. Relação entre o tamanho médio da largura da cabeça de *Azteca chartifex* e o local onde o comportamento de defesa foi observado em três colônias estudadas: colônia 1 (A); colônia 2 (B) e colônia 3 (C). NP: no ninho principal; INT: distância intermediária; PER: distância periférica.

178

179 Quanto ao forrageamento nas iscas (Figura 4A), a distribuição dos grupos
 180 polimórficos na colônia C1 foi equilibrada. Já nas colônias C2 e C3 esse comportamento foi
 181 realizado com mais frequência por operárias *major*. No comportamento de predação, a
 182 distribuição de operárias atuando nessa função estava mais bem equilibrada, com a presença
 183 de operárias *major* e *minor* (Figura 4B).

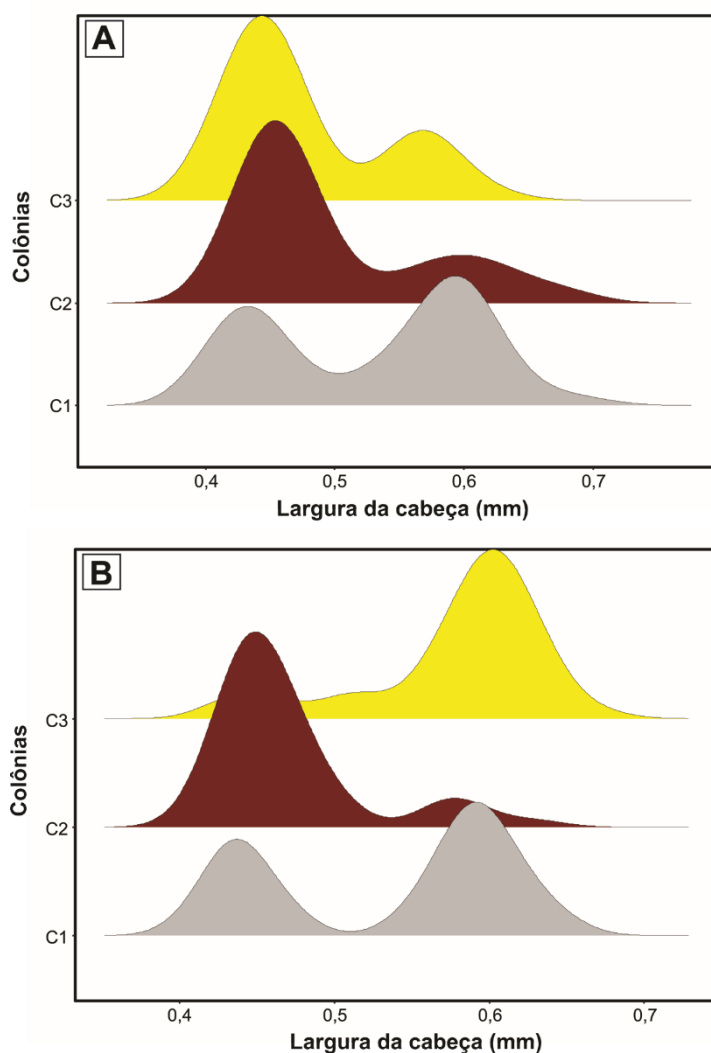


184

185 **Figura 4.** Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* observadas realizando o trabalho de
 186 forrageamento com isca alimentar atrativa oferecida (sardinha) e predação de cupins adultos
 187 apresentados às operárias. A – Alimento processado e B – predação.

188

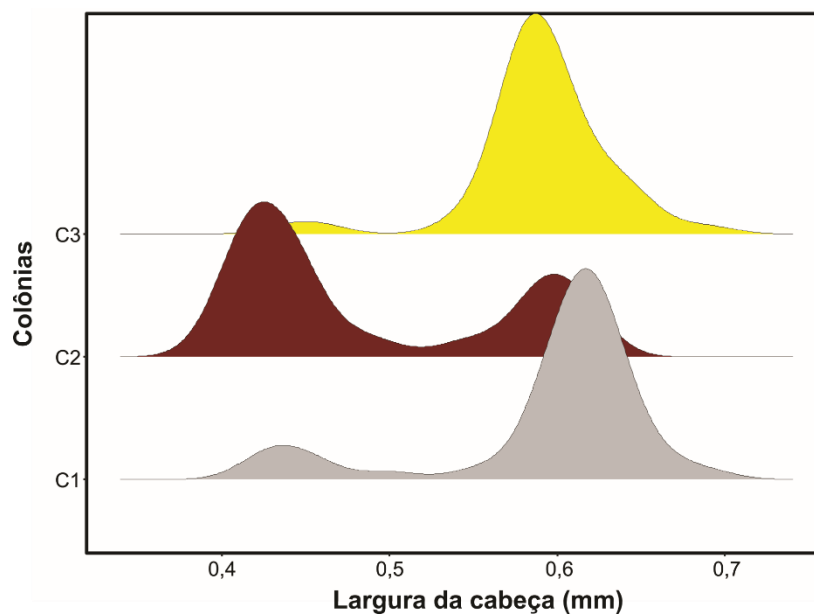
189 A maior parte das operárias que cuidava dos hemípteros adultos eram operárias
 190 *minor* nas colônias C2 e C3, sendo a distribuição dos grupos polimórficos mais similares na
 191 colônia C1 (Figura 5A). O cuidado com a prole dos hemípteros (Figura 5B) não seguiu um
 192 padrão nas três colônias avaliadas, já que na colônia C1 ocorreram os dois grupos
 193 polimórficos com proporção similar, na colônia C2 ocorreram operárias *minor* em sua
 194 maioria, e na colônia C3 operárias *major*.



195
 196 **Figura 5.** Frequência de operárias de *A. chartifex spiriti* observadas realizando o trabalho de
 197 cuidado e criação de hemípteros sugadores de seiva da família Coccidae. A – Hemípteros
 198 adultos e B – prole de hemípteros.

199

200 Para o comportamento de reconstrução, foi observado que a maior parte das
201 operárias que desempenhava esta função eram operárias *major* nas colônias C1 e C3 e
202 operárias *minor* na colônia C2 (Figura 6).



203
204 **Figura6.** Frequência de operárias de *A. chartifex spirit* iobservadas realizando o trabalho de
205 reconstrução do ninho, após dano experimental causado.

206
207 A porcentagem e tamanho das operárias que desempenhavam os comportamentos
208 são apresentados na Tabela 2.

209 **Tabela 2:** Porcentagem e tamanho dos indivíduos que foram observados executando os comportamentos nas três colônias de *Azteca chartifex*
 210 *spiriti* avaliadas.

Colônia	Comportamento	Tipo	Operárias <i>major</i>	Tamanho (mm)	Operárias <i>minor</i>	Tamanho (mm)
C1	Defesa	NP	88%	0,56 a 0,65	12%	0,43 a 0,45
		Intermediária	80%	0,59 a 0,68	20%	0,4 a 0,53
		Periférica	78%	0,58 a 0,66	22%	0,43 a 0,48
	Forrageamento	Alimento processado	50%	0,57 a 0,65	50%	0,41 a 0,49
		Predação	38%	0,58 a 0,64	62%	0,41 a 0,55
	Criação de hemípteros	Adultos	60%	0,53 a 0,69	40%	0,41 a 0,5
		Prole	62%	0,55 a 0,64	38%	0,41 a 0,47
	Reconstrução	Reconstrução	82%	0,57 a 0,69	18%	0,42 a 0,55
C2	Defesa	NP	76%	0,54 a 0,74	24%	0,42 a 0,49
		Intermediária	96%	0,52 a 0,64	4%	0,39 a 0,47
		Periférica	86%	0,5 a 0,66	14%	0,42 a 0,48
	Forrageamento	Alimento processado	88%	0,51 a 0,63	12%	0,43 a 0,46

C3		Predação	34%	0,54 a 0,62	66%	0,4 a 0,49
	Criação de hemípteros	Adultos	28%	0,54 a 0,68	72%	0,42 a 0,5
		Prole	12%	0,57 a 0,63	88%	0,41 a 0,51
	Reconstrução	Reconstrução	35%	0,57 a 0,69	70%	0,44 a 0,55
	Defesa	NP	96%	0,53 a 0,66	4%	0,47 a 0,52
		Intermediária	92%	0,52 a 0,64	8%	0,43 a 0,44
		Periférica	34%	0,54 a 0,64	66%	0,4 a 0,47
	Forrageamento	Alimento processado	76%	0,52 a 0,67	24%	0,42 a 0,5
		Predação	56%	0,53 a 0,62	44%	0,40 a 0,52
	Criação de hemípteros	Adultos	16%	0,56 a 0,62	74%	0,41 a 0,5
		Prole	100% (0,43 a 0,67) Distribuição unimodal			
	Reconstrução	Reconstrução	92%	0,57 a 0,69	8%	0,44 a 0,55

Discussão

Neste estudo, as colônias de *A. chartifex spiriti* não apresentaram um padrão na distribuição dos grupos polimórficos de operárias que desempenham determinadas atividades para quase todos os comportamentos observados. Os resultados que apresentam uma clara divisão do trabalho ligado ao polimorfismo estavam relacionados à defesa da colônia, indicando que a maior parte dos indivíduos amostrados são operárias *major*. Num estudo de divisão do trabalho com *A. chartifex laticeps*, Wheeler (1986), mostrou mais de 80% das operárias *major* estavam defendendo o ninho após uma perturbação.

Além de comportamentos observados em *A. chartifex laticeps* por Wheeler (1986), aqui foram adicionadas duas novas atividades: reconstrução do ninho e criação de hemípteros. Essas atividades são importantes para compreensão do funcionamento das colônias de *A. chartifex spiriti*, pois assim será possível entender as relações ecológicas e comportamentais existentes entre formigas, plantas e hemípteros, além de suas estratégias de defesa do território da colônia como um todo, podendo isso ser definido a partir dos trabalhos executados pelos grupos polimórficos estudados.

A diferença existente nos grupos polimórficos que foram observados atuando na reconstrução do ninho (para todas as colônias estudadas) pode estar relacionada às características de cada colônia, como por exemplo, tamanho e idade. Dependendo dessas características, pode haver mudanças na disponibilidade de operárias que venham a executar essa função.

O tamanho das operárias que cuidam da prole de hemípteros não segue um padrão rígido de distribuição, já que na colônia 1 (C1) (Figura 5) ambos os grupos polimórficos foram observados realizando este cuidado, e nas demais colônias os dois grupos são bem diferentes para cada colônia: na colônia 2 (C2) foram observados em sua maioria operárias

minor cuidando da prole de hemípteros e na colônia 3 (C3), apenas operárias *major* exibiram esse comportamento.

Os experimentos que verificaram o comportamento de defesa apresentam resultados similares àqueles observados por Wheeler (1986), que mostrou que cerca de 86% das operárias amostradas que atuaram na defesa do ninho eram operárias *major*. Aqui mostramos que para as três colônias estudadas, a média de operárias *major* atuando na defesa foi de 87%, tornando essas informações mais robustas e confiáveis.

Notou-se uma diferença significativa apenas na defesa periférica da colônia 3 (C) (Figura 3), onde foi observada uma maior variação nos tamanhos da cabeça das operárias. Isso pode ser justificado da seguinte forma: esta colônia apresentava uma extensão territorial maior em relação às outras colônias estudadas (cerca de 11 m²), e em consequência disso, uma maior população, podendo os grupos polimórficos estarem melhor distribuídos por toda a colônia.

Aspectos da divisão de trabalho em formigas em relação ao polimorfismo já vem sendo discutidos (Möglich e Hölldobler 1974; Seid e Traniello 2006). Wilson (1978) estudou a divisão de trabalho em duas espécies de formigas, *Solenopsis invicta* Buren, 1972 e *S. geminata* (Fabricius, 1804), utilizando um método de “indexação cruzada” que envolve a descrição total do repertório de comportamento de cada grupo polimórfico e plotagem das distribuições de frequências das classes de tamanho envolvidas em cada função. Esse autor verificou que as operárias médias *major* eram especializados na moagem de sementes, e que a tendência para a especialização nas classes de tamanho mais frequentes foi aparentemente menor em *S. invicta*, que não era tão especializada quanto *S. geminata* para se alimentar de sementes (Wilson, 1978). Além disso, constatou que as operárias *minor* de ambas as espécies se concentravam mais em cuidados de crias do que os grupos de indivíduos de tamanhos maiores (Wilson, 1978). No presente estudo, realizado inteiramente em campo, essa atividade

não foi avaliada, devido à dificuldade em acessar o interior dos ninhos de *A. chartifex spiriti*, onde está localizada a prole.

Conclusões

O presente estudo demonstrou que apesar da bimodalidade observada nos indivíduos de *A. chartifex spiriti*, os dois grupos polimórficos são especializados para executarem simultaneamente alguns dos comportamentos avaliados, não sendo assim um padrão para todas as colônias estudadas. Isso pode ser reflexo das características únicas de cada colônia como idade, tamanho e população. Aqui foram avaliados dois novos comportamentos: a criação de hemípteros sugadores, que pode ser executada por ambos os grupos polimórficos, e a reconstrução de partes danificadas do ninho que em sua maioria é realizada por operárias *major* (mas não em C2). Operárias *major* também estão especializadas em realizar a defesa do ninho, como foi mostrado no experimento, onde mais de 85% das operárias que executavam essas atividades pertenciam a este grupo. O estudo da divisão do trabalho em *A. chartifex spiriti* pode ser ampliado com a verificação dos grupos polimórficos que desempenham funções no interior do ninho principal, como o cuidado com a casta reprodutiva e a prole, porém esta perspectiva é dificultada, devido à agitação e agressividade desses indivíduos em campo.

Agradecimentos

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado, ao programa de Pós-graduação em Zoologia (PPGZOO) da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), ao Laboratório de Zoologia de Invertebrado da UESC e ao Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC/CEPLAC) pela logística que permitiu a condução do estudo.

Referências

- Adams, E. S. 1994. Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia*. 97: 202–208.
- Ayala FJ, Wetterer JK, Longino JT, Hartl DL. 1996. Molecular phylogeny of *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 5: 423–428.
- Carneiro MAF, Gaglioti AL, Carvalho KS, Nascimento IC, Zina J. 2018. The Habitat Affects the Ecological Interactions between *Azteca* Forel (Hymenoptera: Formicidae) and *Cecropia* Loefl. (Urticaceae Juss.). *Sociobiology*. 65: 177-184.
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*. 300: 969–972.
- Delabie JHC, Benton FP, Medeiros MA. 1991. La polydomie chez les Formicidae arboricoles dans les cacaoyeres du Bresil : optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive ?. *Actes Colloques Insectes Sociaux*. 7:173-178.
- Herre EA., Windsor, DM, Foster RB. 1986. Nesting associations of wasps and ants on lowland Peruvian ant-plants. *Psyche*. 93: 321-330.
- Johnson C, Agosti D, Delabie JHC, Dumpert K, Williams DJ, Tschirnhaus MV, Maschwitz U. 2001. *Acropyga* and *Azteca* Ants (Hymenoptera: Formicidae) with Scale Insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 Million Years of Intimate Symbiosis. *American Museum Novitates*. 3335: 1–18.
- Longino JT. 2007. A taxonomic review of the genus *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica and a global revision of the *aurita* group. *Zootaxa*. 1491-1-63.
- Möglich M, Hölldobler B. 1974. Social carrying behavior and division of labor during nest moving ants. *Psyche*. 8: 219-236.

311 Oster GF, Wilson EO. 1978. Caste and ecology in social insects. Princeton University
312 Press, Princeton.

313 Ravary F, Lecoutey E, Kaminski G, Châline N, Jaisson P. 2007. Individual experience alone
314 can generate lasting division of labor in ants. *Current biology*. 17: 1308-1312.

315 Seid MA, Traniello JFA. 2006. Age-related repertoire expansion and division of labor in
316 *Pheidole dentate* (Hymenoptera: Formicidae): a new perspective on temporal polyethism
317 and behavioral plasticity in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 631-644.

318 Souza MM, Pires EP, Prezoto F. 2013. Nidification of *Polybia rejecta* (Hymenoptera:
319 Vespidae) associated to *Azteca chartifex* (Hymenoptera: Formicidae) in a fragment of
320 Atlantic Forest, in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Biota neotrop*. 13:390–
321 392.

322 Virgínio F, Maciel TT, Barbosa BC. 2015. Nidificação de *Polybia rejecta* (Fabricius)
323 (Hymenoptera: Vespidae) associada à *Azteca chartifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae)
324 em ecótono de bioma Caatinga/Mata Atlântica no Estado do Rio Grande do Norte.
325 *EntomoBrasilis*. 8:242-245.

326 Wheeler DE. 1986. Polymorphism and division of labor in *Azteca chartifex laticeps*
327 (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 59: 542-548.

328 Wheeler DE. 1991. The developmental basis of worker caste polymorphism in ants. *The*
329 *American Naturalist*. 138: 1218-1238.

330 Wilson EO. 1953. The Origin and Evolution of Polymorphism in Ants. *The Quarterly Review*
331 *of Biology*. 28: 136–156.

332 Wilson EO. 1978. Division of labor in fire ants based on physical castes (Hymenoptera:
333 Formicidae: *Solenopsis*). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 51: 615-636.

ANEXO I

NORMAS DE FORMATAÇÃO DA ANNALES DE LA SOCIÉTÉ

ENTOMOLOGIQUE DE FRANCE

INSTRUÇÕES AOS AUTORES

Manuscript submission

Manuscript submission is online, via the journal's [ScholarOne Manuscripts site](#). The paper is submitted two referees for review.

All submissions will be assessed in terms of:

- i) originality of approach or insights;
- ii) validity of the work reported (e.g. robust methodology adequately explained);
- iii) quality, brevity and clarity of presentation;
- iv) significance, relevance and timeliness;
- v) adequacy of references;
- vi) appropriate messages/conclusions directed at the Société entomologique de France audience.

Manuscript preparation

Layout

Manuscripts should be divided into precise sections: Introduction, Material and methods, Results (or Observations), Discussion, Conclusion (optional), Acknowledgements, References. The author name and description date must be given for each taxon at its first mention as in the next examples: *Bombus terrestris* (L. 1758); *Hoplitis parvula* (Dufour & Perris 1840). Linnaeus must be abbreviated by “L.” In the manuscript, the male symbol must be replaced by \$ or \$\$ (plural), the female symbol must be replaced by £ or ££ (plural).

Names of genera, species and subspecies must be in italics. **The taxonomy must comply with the ICZN (International Code of Zoological Nomenclature).**

Dates should be given as in the following example: 13.IV.1957.

If necessary you will be prompted to register your paper with ZooBank at proof stage in order to validate electronic publication of your article. Individual new taxa need not be registered before publication; this can be done subsequently should you wish. After publication, you will need to amend your ZooBank record of your paper to reflect the date of publication.

The page format is USA4. The text, as well as references, tables and legends, should be double spaced with upper, lower and lateral margins of 2.5cm. All pages must be numbered. The text should be in Times (New Roman) 12pt, double spaced, left justified, without indentation.

1. General guidelines

• Language: papers are in English (UK) or in French (France).

• Please provide 4 to 6 keywords.

• For author provide name and affiliation (Department, University or organization equivalents if not at a university). The corresponding author will need to be clearly identified.

• The affiliations of all named co-authors should be the affiliation where the research was conducted. If any of the named co-authors moves affiliation during the peer review process, the new affiliation can be given as a footnote. Please note that no changes to affiliation can be made after the article is accepted. Please note that the email address of the corresponding

author will normally be displayed in the article PDF (depending on the journal style) and the online article.

Please clearly differentiate heading levels and use a maximum of four levels of subheading within an article. The minimum permissible font size in figures or tables would normally be 8 point.

Tables, figures and boxes should be mentioned in the text, and numbered 1, 2, 3 etc.

The Annales de la Société entomologique de France does not accept any footnote/endnote styles.

Equations can be included in the main text manuscript.

Any acknowledgements should appear after the conclusion section and before any endnotes or list of references.

2. Style guidelines

Description of the Journal's article style

Description of the Journal's reference style and Word templates are available for this journal. If you are not able to use the template via the links or if you have any other template queries, please contact us here.

Citations. Citations should be given as in the following examples: "As written by Paulian (1988)"; "(Regier & Schultz 1998, p. 331)"; "(Bartels 1983; Paulian 1988)"; "(Jamet et al. 1999)".

3. Tables

398• The tables should be provided on separate pages after the References, with the legend at the
399 top. The table format must fit the Annales “portait” justification (1 or 2 columns: 8 or 17.5 x
400 22.5 cm).

401 **4. Figures**

402 The illustrations with their legends must fit the Annales justification (one or two columns, 8
403 or 17.5 x 22.5 cm). The drawings are to be scanned at a resolution of at least 600 dpi (1200
404 dpi preferred), final size. High quality pictures are to be scanned with a minimal resolution of
405 600 dpi (1200 dpi preferred), final size. The figures organised in plates are presented after the
406 legends, one plate per printed page. The figures should be submitted in TIFF, AI or EPS
407 formats. JPEG files are usable only if their compression is very low. For an easier
408 transmission the figures should be compressed in ZIP, RAW or LZW format, not JPEG.

409• Line art drawing Minimal resolution 600 dpi (giving 1890 pixels for 8cm width or 3900
410 pixels for 16,5cm width), TIF format, greyscale, LZW compression. NEVER JPG. PCX or
411 BMP maybe possible.

412• Graphics (B&W or Colour) For complex graphics (cladogrammes, dendrogrammes, PCA,
413 annotated geographical maps etc), the preferred formats are: TIFF, PS, EPS, WMF.
414 Annotations to the graphics are ideally added with Adobe Illustrator (format AI, PS or EPS).
415 For simple graphics, one can also follow the same rules as for Line art drawing. For
416 COLOUR graphics, same rules as for complex graphics. Profiles RGB (Adobe profile) or
417 CMYK (Eurocoated profile). Most Microsoft Excel graphics are difficult to process. It is
418 important to verify that they are printable.

419• Important note

420 A 600dpi resolution with 8cm width, gives a total minimal width of 1890 pixels.

A 600dpi resolution with 16,5cm width, gives a total minimal width of 3900 pixels.

A 300dpi resolution with 8cm width, gives a total minimal width of 950 pixels.

A 300dpi resolution with 16,5cm width, gives a total minimal width of 1950 pixels.

5. Colour

There is a limited number of colour pages within the annual page allowance. Authors should restrict their use of colour to situations where it is necessary on scientific, and not merely cosmetic, grounds. The format for colour figures must be CMYK at a minimum 300 dpi resolution. Authors of accepted papers who propose publishing figures in colour in the print version should consult the journal's editor at submission stage to agree on an appropriate number of colour pages. If the colour page budget is exceeded, authors will be given the option to provide a special reduced rate financial contribution of €350 towards additional colour reproduction costs. Figures that appear in black-and-white in the print edition of the Journal will appear in colour in the online edition, assuming colour originals are supplied.

6. Reproduction of copyright material

If you wish to include any material in your manuscript in which you do not hold copyright, you must obtain written permission from the copyright owner, prior to submission. Such material may be in the form of text, data, table, illustration, photograph, line drawing, audio clip, video clip, film still, and screenshot, and any supplemental material you propose to include. This applies to direct (verbatim or facsimile) reproduction as well as “derivative reproduction” (where you have created a new figure or table which derives substantially from a copyrighted source). You must ensure appropriate acknowledgement is given to the permission granted to you for reuse by the copyright holder in each figure or table caption. You are solely responsible for any fees which the copyright holder may charge for reuse. The

reproduction of short extracts of text, excluding poetry and song lyrics, for the purposes of criticism may be possible without formal permission on the basis that the quotation is reproduced accurately and full attribution is given.

For further information and FAQs on the reproduction of copyright material, please consult our [Guide](#) .

7. Supplementary online material

Authors are welcome to submit animations, movie files, sound files or any additional information for online publication.

[Information about supplementary online material](#)

8. Mapping

It is highly recommended that authors provide the conventional geographical coordinates of localities. Use the DM format, e.g. “Brussels [50°50’N 4°21’E]”. Maps should include the geographical coordinates in the margins.

Data Sharing Policy

This journal applies the Taylor & Francis [Basic Data Sharing Policy](#). Authors are encouraged to share or make open the data supporting the results or analyses presented in their paper where this does not violate the protection of human subjects or other valid privacy or security concerns.

Authors are encouraged to deposit the dataset(s) in a recognized data repository that can mint a persistent digital identifier, preferably a digital object identifier (DOI) and recognizes a

long-term preservation plan. If you are uncertain about where to deposit your data, please see [this information](#) regarding repositories.

Authors are further encouraged to [cite any data sets referenced](#) in the article and provide a [Data Availability Statement](#).

At the point of submission, you will be asked if there is a data set associated with the paper. If you reply yes, you will be asked to provide the DOI, pre-registered DOI, hyperlink, or other persistent identifier associated with the data set(s). If you have selected to provide a pre-registered DOI, please be prepared to share the reviewer URL associated with your data deposit, upon request by reviewers.

Where one or multiple data sets are associated with a manuscript, these are not formally peer reviewed as a part of the journal submission process. It is the author's responsibility to ensure the soundness of data. Any errors in the data rest solely with the producers of the data set(s).

Data availability statement. If there is a data set associated with the paper, please provide information about where the data supporting the results or analyses presented in the paper can be found. Where applicable, this should include the hyperlink, DOI or other persistent identifier associated with the data set(s). [Templates](#) are also available to support authors.

Data deposition. If you choose to share or make the data underlying the study open, please deposit your data in a [recognized data repository](#) prior to or at the time of submission. You will be asked to provide the DOI, pre-reserved DOI, or other persistent identifier for the data set.

Editorial decision

488

489 We aim to obtain referees' reports within two or three months (but that is not always
490 possible). Neither you nor the referee will be told who the other is (unless, for example, you
491 unambiguously refer to your previous papers).

492 Click [here](#) for Information regarding anonymous peer review.

493 **Copyright and authors' rights**

494 To assure the integrity, dissemination, and protection against copyright infringement of
495 published articles, you will be asked to assign to *Société entomologique de France*, via a
496 Publishing Agreement, the copyright in your article. Your Article is defined as the final,
497 definitive, and citable Version of Record, and includes: (a) the accepted manuscript in its final
498 form, including the abstract, text, bibliography, and all accompanying tables, illustrations,
499 data; and (b) any supplemental material hosted by Taylor & Francis. Our Publishing
500 Agreement with you will constitute the entire agreement and the sole understanding between
501 the *Société entomologique de France* and you; no amendment, addendum, or other
502 communication will be taken into account when interpreting your and the *Société*
503 *entomologique de France* rights and obligations under this Agreement.

504 Copyright policy is explained in detail [here](#).

505 **Free article access**

506 As an author, you will receive free access to your article on Taylor & Francis Online. You
507 will be given access to the My authored works section of Taylor & Francis Online, which
508 shows you all your published articles. You can easily view, read, and download your
509 published articles from there. In addition, if someone has cited your article, you will be able to

see this information. We are committed to promoting and increasing the visibility of your article and have provided [guidance on how you can help](#).

Reprints and journal copies

Corresponding authors can receive a complimentary copy of the issue containing their article. Article reprints can be ordered when you receive your proofs. If you have any queries about reprints, please contact the Taylor & Francis Author Services team at reprints@tandf.co.uk. To order extra copies of the issue containing your article, please contact our Customer Services team at Adhoc@tandf.co.uk.

Open access

Taylor & Francis Open Select provides authors or their research sponsors and funders with the option of paying a publishing fee and thereby making an article permanently available for free online access – open access – immediately on publication to anyone, anywhere, at any time. This option is made available once an article has been accepted in peer review.

Full details of our Open Access programme: <http://journalauthors.tandf.co.uk/preparation/OpenAccess.asp>

Last updated 18-05-2018.

4. CONCLUSÃO GERAL

Considerando a escassez de trabalhos sobre os temas aqui abordados, este estudo amplia a base de informações sobre os aspectos da história natural de colônias polidômicas de insetos sociais. Os resultados apresentados mostraram que as colônias de *Azteca chartifex spiriti* poderiam ser estudadas como determinados modelos econômicos próprios às cidades, considerando áreas urbanas e rurais, onde na parte central das colônias existe um investimento na estrutura física do ninho e uma concentração do grupo polimórfico responsável pela defesa (operárias *major*), já que é neste ponto que estão presentes a rainha e a prole. Na parte intermediária das colônias existem ninhos satélites com estruturas físicas de tamanhos variados, que funcionam como residências para a classe trabalhadora (operárias), que podem atuar na criação da prole de hemípteros e na exploração de outros recursos, além de desempenharem a defesa também neste ponto das colônias. A parte periférica das colônias está relacionada com a criação dos hemípteros adultos, que produzem o *honeydew* coletado pelas formigas, funcionando assim como a área rural de uma cidade, onde acontece a produção primária.

As divisões do trabalho executado pelas operárias confirmaram os resultados esperados, mostrando nitidamente que apenas um único comportamento é padronizado para todas as colônias avaliadas, sendo este o comportamento de defesa, no qual as operárias *major* atuam. Os demais comportamentos podem estar sendo influenciados pelas características de cada colônia, como por exemplo, o arranjo da árvore, idade da colônia e tamanho populacional. Dessa forma, ambos os grupos polimórficos podem ser especializados para exercerem diferentes serviços na colônia.

Além destes resultados, e a partir do desenvolvimento deste estudo em campo, surgiram novas perguntas sobre a biologia de *A. chartifex spiriti*: Quais são os mecanismos de formação das colônias de *A. chartifex spiriti*? Quais são os limites territoriais das colônias de *A. chartifex spiriti*? Essas colônias são poligínicas ou monogínicas? Existe tolerância intraespecífica entre colônias de *A. chartifex spiriti*? Quais são os mecanismos de reconhecimento intra e interespecíficos em *A. chartifex spiriti*? Dessa forma, espera-se futuramente responder essas questões e contribuir ainda mais para o conhecimento da biologia de espécies polidômicas de insetos sociais.