

# Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae)

Amanda V. Peixoto<sup>1</sup>, Sofia Campiolo<sup>1</sup>, Tiago N. Lemes<sup>1</sup>, Jacques H. C. Delabie<sup>1,2</sup> & Riviane R. Hora<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC: Campus Soane Nazaré de Andrade, Rodovia Ilhéus-Itabuna, Km 16, 45662-000 Ilhéus-BA. avpeixoto@yahoo.com.br; campio@uesc.br

<sup>2</sup>Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisas do Cacau, 45600-000 Itabuna-BA. jacques.delabie@gmail.com rivianer@hotmail.com

---

**ABSTRACT.** Behavior and reproductive structure of the ant *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). The ant *Dinoponera lucida* (Ponerinae), endemic of the Atlantic rain forest (States of Bahia, Espírito Santo and Minas Gerais), is included in the list of Brazilian threatened species. We investigated aspects of its biology, particularly its behavior, to furnish arguments for a plan of management aiming the conservation of this species. Five colonies collected at Belmonte, Bahia, were studied through the *scan sampling* method. The division of labor between workers seems to depend on the individual age (age polyethism) and was organized in two groups: workers taking care of the offspring (nurses) and foragers. The spermatheca analysis pointed out the occurrence of a single “gamergate” (worker that have the ovaries developed and its spermatheca functional, able to mate and lay fertilized eggs) per colony (monogyny). Agonistic interactions included specialized behaviors, such as: gaster rubbing, antennal boxing, mandible bite and immobilization. These interactions were observed generally with a low frequency, but were more frequent in a colony with no gamergate. In colonies with a gamergate, this one does not participate in agonistic interactions. The understanding of reproduction mechanisms, as well as that of inter-individual relations, is extremely important for future management actions where any colony manipulation aiming at reinstallation or rehabilitation of a population needs this previous knowledge.

**KEYWORDS.** Division of labor; gamergate; reproduction.

**RESUMO.** Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). A formiga *Dinoponera lucida* (Ponerinae), espécie endêmica da Mata Atlântica (Bahia, Espírito Santo e Minas Gerais), está incluída na lista de espécies ameaçadas do Brasil. O presente estudo teve por objetivo conhecer aspectos da sua biologia, em particular do seu comportamento, visando subsidiar o plano de manejo permitindo a conservação da espécie. Foram estudadas cinco colônias coletadas no município de Belmonte, Bahia, através do método *scan sampling*. A divisão de trabalho entre as operárias parece depender da idade dos indivíduos (polietismo etário) e organiza-se em dois grupos principais: operárias que cuidam da prole e operárias forrageadoras. A análise da espermateca apontou a ocorrência de uma única “gamergate” (operária com os ovários desenvolvidos e a espermateca funcional, que acasala e põe ovos fertilizados) por colônia (monoginia). Interações agonísticas incluem comportamentos peculiares, tais como: encurvamento do gáster, boxe antenal, mordida de mandíbula e imobilização. Essas interações foram observadas no geral com uma frequência baixa, mas se mostraram mais comuns numa colônia sem gamergate. Em colônias com uma gamergate, esta não participa de nenhuma interação agonística. O entendimento dos mecanismos de reprodução, assim como das relações interindividuais, é extremamente importante para futuras ações de manejo onde qualquer tentativa de manipulação de colônias visando reinstalação ou reabilitação de uma população passa por esse tipo de conhecimento prévio.

**PALAVRAS-CHAVE.** Divisão de trabalho; gamergate; reprodução.

---

*Dinoponera lucida* Emery é uma formiga (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) endêmica da Mata Atlântica (Paiva & Brandão 1995), incluída na categoria vulnerável na lista de espécies ameaçadas do Brasil em maio de 2003 (Machado *et al.* 2005). É atualmente encontrada no sul do Estado da Bahia, no norte do Espírito Santo e em algumas raras localidades das margens leste de Minas Gerais (Campiolo & Delabie 2007). O processo de regressão geográfica de *D. lucida* está relacionado principalmente à destruição do seu habitat original (Coimbra-Filho & Câmara 1996; IBAMA 2005), com o isolamento das populações resultando na redução cada vez mais acentuada de suas áreas de ocorrência natural (Campiolo & Delabie 2007).

No gênero *Dinoponera*, assim como em outras formigas poneromorfas (*sensu* Bolton 2003) e algumas espécies da

subfamília Myrmicinae (Heinze *et al.* 1999; Hölldobler *et al.* 2002), a reprodução não é realizada por uma rainha, mas por meio de uma operária com ovários desenvolvidos e espermateca funcional, diferentemente do sistema de reprodução clássico dos Hymenoptera sociais. Essa operária, conhecida como “gamergate” (Peeters & Crewe 1984), é capaz de acasalar e pôr ovos férteis, produzindo, além dos machos (haplóides), outras operárias (diplóides). A gamergate desempenha na colônia a mesma função que uma rainha. Nesse tipo de sistema reprodutivo, todas as operárias possuem espermateca e ovários funcionais, sendo assim igualmente aptas a se tornarem reprodutoras (Peeters 1991). Apesar dessa capacidade, apenas uma operária por vez pode se tornar gamergate, caracterizando monoginia, o que gera conflitos pela reprodução. Um único

estudo relata a ocorrência simultânea de mais de uma gamergate (poliginia) por colônia em *D. quadriceps* (Araújo & Jaissou 1994), mas isso não parece ser a regra. A gamergate alcança a posição de fêmea reprodutora segundo uma ordem hierárquica (Monnin & Peeters 1999), a qual pode ser determinada tanto pelas interações agonísticas entre as operárias quanto pela idade do indivíduo (Peeters 1993). Existem ainda outras estratégias aliadas a essas interações, como em *D. quadriceps*, onde pode ocorrer canibalismo de ovos e a dominante destrói os ovos postos pelas subordinadas (Monnin & Peeters 1997). Numa outra espécie de Ponerinae do gênero *Diacamma*, a gamergate mutila os apêndices torácicos (*gemmae*) de todas as operárias logo após a emergência, inibindo qualquer aptidão para atrair machos (Kikuta & Tsuji 1999).

A divisão de trabalho dentro de uma colônia é, em geral, vinculada à casta operária (Wilson 1971). Nas espécies em que não há polimorfismo de operárias (Peeters 1993), as tarefas podem ser realizadas de acordo com a idade (polietismo etário) (Hölldobler & Wilson 1990). Nesse caso, as operárias mais jovens exercem tarefas dentro do ninho, enquanto as atividades consideradas como de maior risco (ex.: forrageamento, defesa do ninho) são exercidas por operárias mais velhas (Hölldobler & Wilson 1990).

Há poucos estudos publicados sobre *D. lucida* (Paiva & Brandão 1995; Mariano *et al.* 2004; Marques-Silva *et al.* 2006) e esse é o primeiro que teve por objetivos estudar seus aspectos comportamentais, incluindo a divisão de trabalho dentro da colônia, a determinação do número de reprodutoras e a verificação da ocorrência de hierarquia de dominância. Diversos estudos têm discutido a importância do entendimento do comportamento para a conservação de populações animais (Curio 1996; Sutherland 1998; Caro 1999). Além de fornecer informações comparativas com demais espécies do gênero para as quais isso foi estudado (em particular, a espécie da caatinga, *D. quadriceps*), nosso estudo visa fornecer subsídios para o plano de manejo de conservação da espécie, atualmente em processo de elaboração.

## MATERIALE MÉTODOS

### Comportamento de *D. lucida* em condições de laboratório.

Foram coletadas cinco colônias completas (A, B, C, D e E) na reserva de Mata Atlântica da Estação Gregório Bondar (EGREB/CEPLAC), Barrolândia, município de Belmonte, Bahia em 2005. Todas as colônias foram levadas ao laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC/CEPLAC), Ilhéus, Bahia e mantidas em condições naturais de luz e temperatura. As colônias foram transferidas para ninhos artificiais acoplados a uma área de forrageamento, confeccionados em recipientes plásticos preenchidos com gesso e tampados com vidro transparente, forrado com papel celofane vermelho, a fim de minimizar a interferência da luz apesar de permitir a observação direta. As operárias de cada colônia foram marcadas com etiquetas numeradas fixadas com cola neutra no tórax para facilitar sua identificação (Fresneau & Charpin 1977). Todas as operárias das cinco colônias foram

observadas utilizando-se o método *scan sampling*, amostragem de varredura (Hora *et al.* 2005), em que todos os indivíduos são observados individualmente em intervalos de tempo predeterminados de cinco minutos. O número de observações foi diferente de uma colônia a outra, em função do número de operárias. Qualquer comportamento exibido pelos indivíduos no momento da amostragem foi registrado. Foram observadas 47 operárias na colônia A, 21 na B, 24 na C, 28 na D e 52 operárias na colônia E. Com os dados obtidos, foram comparadas as frequências das atividades realizadas entre as colônias.

**Identificação da gamergate.** Todas as operárias das colônias estudadas foram congeladas imediatamente após a observação da sua morte natural ou no término das observações para posterior dissecação e análise do conteúdo da espermateca. O sistema reprodutor de todas as operárias foi dissecado sob estereomicroscópio. A espermateca foi analisada quanto à presença ou não de espermatozoides, confirmada depois por observação direta no microscópio óptico.

**Interações agonísticas.** Monnin & Peeters (1999), estudando a estrutura hierárquica das operárias numa colônia de *D. quadriceps*, espécie filogeneticamente próxima de *D. lucida*, definem o indivíduo dominante como operária alfa (gamergate ou alfa virgem), que é seguida pelas operárias beta, gama, delta, em função da hierarquia de dominância à qual estão subordinadas. Essa estrutura é baseada tanto na frequência com que as operárias realizaram interações agonísticas quanto no grau de desenvolvimento dos ovários. Os comportamentos agonísticos descritos pelos autores são (a) bloqueio: a operária alfa posiciona suas antenas nos lados da cabeça da operária beta, restringindo seus movimentos e a oportunidade de interagir com outros indivíduos, (b) encurvamento do gáster com aprisionamento da antena (*gaster rubbing*): a operária agressora encurva o gáster para frente, segurando a antena da oponente com sua mandíbula e a esfrega em seu gáster, (c) encurvamento do gáster: variação do comportamento anterior na qual a operária apenas encurva o gáster para frente em direção à oponente, (d) boxe antenal (*antennal boxing*): uma operária bate repetidamente na cabeça da subordinada com suas antenas (Delabie *et al.* 2000), (e) imobilização: uma ou mais formigas seguram as pernas, antenas ou mandíbula da operária subordinada e (f) mordida nas pernas: uma operária morde a perna da operária oponente. Assim, para *D. lucida*, as observações sobre a estrutura e os comportamentos que permitiram o posicionamento das operárias em uma hierarquia foram baseadas nos mesmos definidos para *D. quadriceps*: (Monnin & Peeters 1999) e foram classificados de acordo com a frequência em que foram realizados pelas operárias.

Neste estudo, o encurvamento do gáster diante de uma operária oponente foi utilizado como o principal comportamento que indica o posicionamento hierárquico em *D. lucida*, pois não foram observados os de bloqueio e o

encurvamento do gáster com aprisionamento da antena que, segundo Monnin & Peeters (1999), são, nessa ordem, os mais frequentemente realizados pelas operárias alfa e beta em *D. quadriceps*.

## RESULTADOS

**Descrição do comportamento de *D. lucida*.** As colônias foram acompanhadas desde o momento da transferência para o ninho artificial. Na área externa, todas as formigas faziam inicialmente marcha exploratória, e apenas algumas operárias procuravam ativamente por um local adequado de nidificação. Ao encontrar o interior do ninho artificial, a operária retornava à área de forrageamento onde recrutava outra formiga através de *tandem running* (Hölldobler & Wilson 1990; Fowler *et al.* 1991), até que todas as operárias encontrassem o ninho. As operárias transportavam em seguida machos, pupas, larvas e ovos.

Os resultados das observações mostram que as operárias ficam, a maior parte do tempo, imóveis dentro do ninho, representando em média 43,3% de todos os atos comportamentais registrados. As atividades realizadas pelas operárias incluem o cuidado com imaturos, atividades alimentares, interações sociais e marcha exploratória (Tab. 1). Os comportamentos agonísticos, detalhados adiante, constituem a categoria comportamental menos freqüente, exceto para a colônia A. Nesta, as freqüências de comportamentos agonísticos e de marcha exploratória excederam todas as outras categorias comportamentais, inclusive imobilidade.

Todas as colônias foram analisadas separadamente, mas apenas o perfil de uma delas (colônia D) está apresentado na Fig. 1. Esta revela a ocorrência de divisão de trabalho nas colônias, que pode ser subdividida em dois grupos principais: o das operárias que cuidam dos imaturos e o das operárias forrageadoras, representado pelas operárias com maior freqüência de marcha exploratória. Na colônia A, 13,8% das operárias cuidavam dos imaturos e 41,8% eram forrageadoras; na colônia B, esta proporção foi de 19,6% e 14%; na colônia C, 17,2% e 14,1%; na colônia D, 6,4% e 19,8%; e na colônia E, 7,6% e 14,8%, respectivamente. As categorias imobilidade, atividades alimentares e interações sociais foram comuns a todos os indivíduos das colônias estudadas.

Em relação ao cuidado com imaturos, foram verificados com freqüência os comportamentos de imobilidade junto a

larvas e pupas, *grooming* (limpeza), transporte e alimentação das larvas. Ocasionalmente foram observadas operárias ajudando as larvas na tecedura do pupário, quando transportavam partículas de gesso que depositavam próximo às larvas, assim como na ajuda à emergência. Na colônia B, operárias mais jovens, que tinham emergido durante as observações, exerciam atividades relacionadas ao cuidado com os imaturos enquanto que, na colônia E, as operárias mais jovens participaram de interações agonísticas. As atividades de forrageamento parecem ser realizadas por operárias mais velhas, uma vez que, nas colônias A e B (não verificado nas demais colônias), as forrageadoras sistematicamente morriam antes das operárias que exerciam atividades dentro do ninho.

**Identificação e comportamento da gamergate.** O conteúdo da espermateca foi analisado em todas as operárias das cinco colônias. Entretanto, em algumas operárias, a espermateca não foi visualizada devido ao seu pequeno tamanho e sua cor transparente quando vazia, ou ainda em função do estado de conservação do indivíduo. De fato, muitas operárias foram encontradas mortas na área de forrageamento e o mau estado de conservação dos tecidos dificultou a análise da espermateca. Nas operárias fecundadas, a espermateca é claramente distinguida em razão da sua coloração esbranquiçada. As gamergates foram identificadas em quatro das cinco colônias observadas (colônia A, n° 26; B, n° 19; C, n° 5 e E n° 7). Tais observações indicam que *D. lucida* é monogínica, pois apenas uma gamergate foi encontrada em cada colônia. Como a gamergate da colônia A morreu antes do início das observações, analisou-se o comportamento das gamergates das colônias B, C e E. As análises mostram que as gamergates ficavam a maior parte do tempo imóveis (Fig. 2), atingindo 75,3% de todos os atos comportamentais da gamergate 7 (col. E). O comportamento de cuidado aos imaturos foi freqüente entre as gamergates da colônia B e C (24,6% e 20,5%, respectivamente), seguido de interações sociais, marcha exploratória e atividades alimentares (Fig. 2). As gamergates não participaram de interações agonísticas. O perfil comportamental das gamergates assemelha-se ao de algumas operárias de suas respectivas colônias.

**Interações agonísticas.** As interações agonísticas foram observadas nas colônias A, C, D e E (nenhuma interação agonística foi observada na colônia B). Incluíam encurvamento do gáster, boxe antenal, mordida de mandíbula e imobilização

Tabela I. Categorias comportamentais exibidas pelas operárias de *Dinoponera lucida* em condições de laboratório (n=número de operárias).

Comportamentos (%)	Colônia A (n=47)	Colônia B (n=21)	Colônia C (n=28)	Colônia D (n=28)	Colônia E (n=52)	Média
Imobilidade	18,5	50,9	48,6	42,9	55,7	43,3
Marcha exploratória	41,8	14	14,1	19,8	14,8	20,9
Cuidado com imaturos	13,8	19,6	17,2	6,4	7,6	12,9
Atividades alimentares	0,5	8,6	11,7	16,6	8,6	9,2
Interações sociais	9,4	6,9	7,8	10,6	10	8,9
Interações agonísticas	16,0	0	0,6	3,7	3,3	4,7
Número total de <i>scans</i>	1154	6841	1752	2044	3802	

(Tab. 2). Na colônia A, 32 operárias (68,1% da colônia) participaram das interações agonísticas e é provável que isto esteja relacionado ao fato de ela ser órfã (sem gamergate). A maior parte das operárias participou do comportamento de imobilização (58,4%). Nas colônias C, D e E, a porcentagem de operárias que participaram de interações agonísticas foi de 16,6%, 50% e 40,4%, respectivamente.

O comportamento agonístico mais comumente observado em todas as colônias foi o boxe antenal (Tabela 2), tendo grande frequência nas colônias C, D e E. Na colônia C, esse foi o único comportamento agonístico observado e por isso ele foi utilizado para identificar a operária beta (operária nº12). Esta operária foi a que mais realizou este comportamento e nunca foi observada sendo agredida. Nas outras colônias, o boxe antenal foi realizado por muitas operárias da colônia.

O encurvamento do gáster foi verificado nas colônias A (operárias nº44, 21, 43 e 32) e E (operárias nº52 e 6). É provável que estas sejam as operárias melhor posicionadas na hierarquia nas respectivas colônias, devido a grande frequência com que realizaram o encurvamento de gáster. A operária nº52 da colônia E era a mais jovem e iniciou os comportamentos agonísticos no dia da emergência. A emergência de operárias durante as observações foi rara, e esta foi a única ocorrência de emergência em uma colônia em que foram verificadas interações agonísticas. O comportamento de encurvar o gáster nem sempre representa um ato agonístico. Nas colônias B, C e D, por exemplo, tal comportamento não mostrou ter sido direcionado a uma operária-alvo. Da mesma forma, a gamergate da colônia B aumentava a frequência de encurvamento do gáster, não direcionado a uma operária-alvo, no momento que precedia a sua oviposição.

Os comportamentos de imobilização e morder a mandíbula foram observados nas colônias A, D e E. No primeiro, em geral, uma operária é imobilizada por duas ou mais. Na colônia A, as operárias que mais realizaram o encurvamento do gáster e o boxe antenal foram as mais imobilizadas (44, 21 e 43) e foram provavelmente as de melhor posicionamento hierárquico. Nas colônias D e E essa relação não foi observada. O comportamento de morder a mandíbula parece ter por finalidade imobilizar uma oponente.

## DISCUSSÃO

Observações de forrageadoras morrendo todas antes das operárias cuidando da prole sugerem a existência de polietismo etário em *D. lucida*, o que é típico de insetos sociais (Wilson 1971), onde os indivíduos mais jovens realizam com maior frequência o comportamento de cuidado com os imaturos e os mais velhos se encarregam da manutenção do ninho e forrageamento. Pie (2002) e Corbara *et al.* (1991) verificaram a ocorrência de polietismo de idade em operárias de *Ectatomma opaciventre* (Roger), e *Ectatomma ruidum* (Roger) (Ectatomminae) e *Pachycondyla apicalis* (Latreille) (Ponerinae), respectivamente. Esse modelo de divisão de trabalho, no qual os grupos são diferenciados em indivíduos que forrageiam enquanto outros são ativos dentro do ninho,

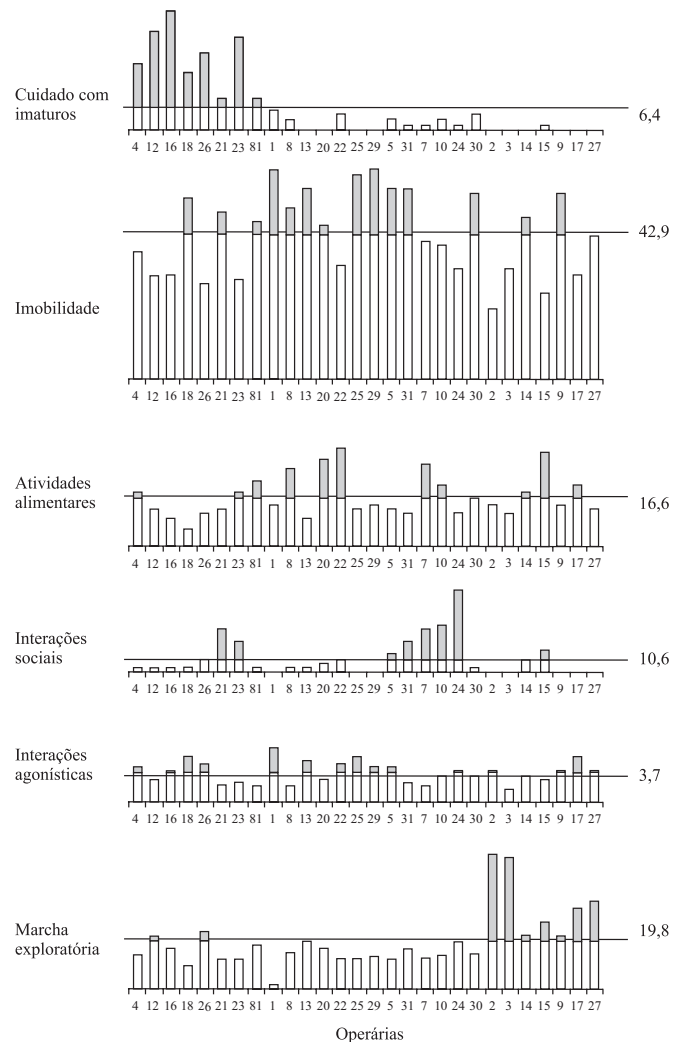


Fig. 1. Categorias comportamentais de uma colônia de *Dinoponera lucida* (colônia D). Histograma elaborado a partir de 2044 scans. Os comportamentos estão representados em linhas e os indivíduos em colunas sendo que o perfil de cada indivíduo deve ser observado verticalmente. As porcentagens ao lado das linhas tracejadas representam a frequência relativa com que cada atividade era praticada na colônia e as partes escuras das colunas indicam quais indivíduos excederam a média observada.

também foi verificado na Myrmicinae sem rainha *Eutetramorium mocquersyi* Emery (Heinze *et al.* 1999).

Os resultados desse estudo indicam que *D. lucida* é monogínica, apesar de não ter sido possível confirmar o conteúdo da espermateca de todas as operárias. Da mesma forma, *D. australis* Emery (Paiva & Brandão 1995) e *D. quadriceps* (Monnin & Peeters 1998) são descritas como monogínicas, embora Araújo & Jaisson (1994) tenham observado poliginia em duas colônias de *D. quadriceps* (dez gamergates em uma colônia e sete gamergates em outra, ambas com 102 operárias). Algumas espécies de formigas apresentam poliginia facultativa, isto é, colônias monogínicas e poligínicas numa mesma população como verificado, por exemplo, em *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) (Hora *et al.* 2005) e

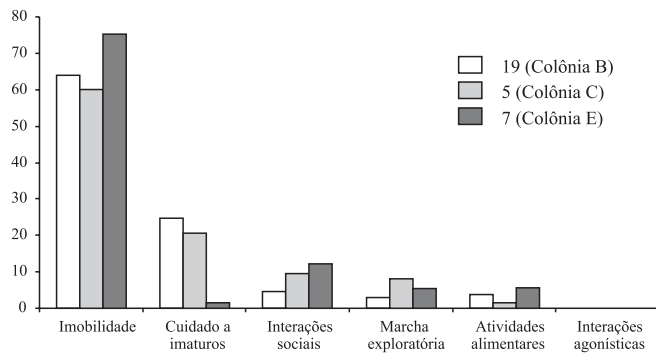


Fig. 2. Frequência relativa (%) dos comportamentos realizados pelas gamergates 19 (colônia B), 5 (colônia C) e 7 (colônia E) da formiga *Dinoponera lucida*, em condições de laboratório.

*Pachycondyla villosa* Fabricius (D'Ettoire *et al.* 2005). A existência de poliginia nestas espécies pode ser vantajosa em ecossistemas onde há competição por sítios de nidificação.

A estimativa da ocorrência de comportamentos agonísticos é um instrumento que tem sido usado para estabelecer a hierarquia de dominância de uma colônia (Monnin & Peeters 1999). A realização de alguns comportamentos particulares é típica de operárias dominantes. A partir dos comportamentos agonísticos descritos por Monnin & Peeters (1999) para *D. quadriceps*, constatou-se que o encurvamento do gáster foi o comportamento mais característico de operárias dominantes em *D. lucida*. Assim, quanto maior a frequência desse comportamento, mais elevada foi sua posição hierárquica. Segundo os mesmos autores, a operária mais imobilizada em uma colônia de *D. quadriceps* em distúrbio é a beta (operária em segunda posição na hierarquia). No entanto, pode ocorrer que a operária alfa também seja imobilizada. Os comportamentos de boxe antenal, morder a mandíbula e imobilização são comuns a muitas operárias nas colônias de *D. quadriceps* (Monnin & Peeters 1999). Esse fato é aqui confirmado para *D. lucida*.

Em quatro das cinco colônias estudadas de *D. lucida*, as interações agonísticas não foram frequentes e as operárias em geral, não cuidavam ou cuidavam pouco dos imaturos, contrariamente ao que ocorre em *D. quadriceps* onde as operárias dominantes são as que mais realizam essa tarefa, em especial, cuidar dos ovos (Monnin & Peeters 1999). As fêmeas virgens bem posicionadas na hierarquia têm pouca atividade, implicando no aumento do seu valor adaptativo se elas se tornarem a nova alfa, no caso de morte da alfa corrente (Monnin & Peeters 1999).

Agressão, competição e dominância entre operárias que podem se reproduzir ocorrem em várias espécies de formigas, tanto em espécies com rainhas onde operárias são capazes de ovipositar e produzir machos (e.g. *P. apicalis*: Oliveira & Hölldobler 1990), como nas espécies sem rainha (e.g. *D. quadriceps*: Monnin & Peeters 1999). Alguns comportamentos descritos para *D. quadriceps* não foram observados para *D. lucida*, como por exemplo, encurvamento do gáster com aprisionamento da antena e o comportamento de bloqueio, o

qual também não foi verificado em *D. australis* (Monnin *et al.* 2003). Nas colônias C e D, o encurvamento do gáster foi um comportamento freqüente, mas como não foi direcionado em nenhum caso a outras formigas, pode-se excluir a possibilidade de representar uma interação agonística. O comportamento agonístico mais observado em *D. lucida* foi o boxe antenal, realizado tanto por formigas hierarquicamente bem posicionadas, como por formigas mal posicionadas. A função da agressividade em operárias mal posicionadas na hierarquia não é claramente explicada, podendo ser uma consequência secundária das interações agonísticas realizadas pelas operárias no topo da hierarquia ou pode estar ligada à divisão de tarefas (Monnin & Peeters 1999). De fato, é difícil estabelecer o limiar entre conflitos por disputas pela reprodução ou para regular a divisão de trabalho (Monnin & Ratnieks 1999) e vários estudos têm constatado a existência de conflitos como uma forma de otimizar a eficiência da colônia (Hartmann & Heinze 2003; Liebig *et al.* 1999).

No presente estudo, a colônia que apresentou maior frequência de interações agonísticas foi a colônia órfã A. Em *D. quadriceps* (Monnin & Peeters 1998), *Diacamma australe* (Fabricius) e *Diacamma rugosum* (Le Guillou) (Peeters 1993), ocorrem interações agressivas em colônias sem gamergate, indicando disputas pela substituição desta. Apesar de atos agonísticos por parte das operárias jovens terem sido raramente observados em *D. lucida* (somente verificado na colônia E; operária 52), não se pode excluir a possibilidade de operárias mais jovens se mostrarem mais agressivas e tentarem ocupar rapidamente uma posição elevada na hierarquia, como observado em *D. quadriceps* (Monnin & Peeters 1999).

As gamergates nas colônias de *D. lucida* estudadas não participaram das interações agonísticas durante todo o período de observação, diferindo das observações de Monnin & Peeters (1999) para *D. quadriceps*. Nesta espécie, a gamergate é responsável por 94,1% dos bloqueios, 55,8% dos atos de encurvamento do gáster com aprisionamento da antena e a mesma porcentagem de encurvamento do gáster, e faz apenas 2,2% do total de observações de boxe antenal. Em *Odontomachus chelifer* (Latreille), o indivíduo no topo da hierarquia frequentemente exibe comportamento agressivo

Tabela II. Frequências relativas de comportamentos agonísticos observados em quatro colônias de *Dinoponera lucida*. Os comportamentos "imobilizar" e "fuga" são apenas consequência ou resposta das operárias-alvo.

Comportamento (%)	Colônia A	Colônia C	Colônia D	Colônia E
Antennal boxing	8,6	100	68,4	59,0
Imobilizar	58,4	-	17,1	14,7
Morder mandíbula	7,6	-	6,6	13,1
Sendo imobilizada	3,8	-	7,9	6,6
Encurvamento do gáster (face a oponente)	5,4	-	-	4,1
Fuga	16,2	-	-	-
Seguir operária	-	-	-	2,5
Total de observações	185	11	76	122

(Medeiros *et al.* 1992). O comportamento da gamergate em *D. lucida* é parecido com o da gamergate em *Rhytidoponera confusa* Ward (Ectatomminae), que não participou de interações agonísticas nas colônias estudadas por Ward (1983). Em *Diacamma* sp., há uma mudança de comportamento da gamergate, que só participa dos conflitos por hierarquia antes de começar a colocar ovos diplóides (fêmeas), diminuindo os conflitos dentro da colônia uma vez que as outras operárias deixam de pôr ovos (Cuvillier-Hot *et al.* 2002). Além disso, há sinais químicos de fertilidade nos hidrocarbonetos cuticulares das gamergates que inibem a postura de ovos pelas operárias (Cuvillier-Hot *et al.* 2002). Outra explicação para ausência de interações agonísticas por parte das gamergates em *Diacamma* é que a regulação da reprodução é irreversível e a gamergate só pode ser substituída após sua morte (Cuvillier-Hot *et al.* 2002). Interações agonísticas foram observadas entre rainhas na espécie poligínica *O. chelifera* (Medeiros *et al.* 1992). Em *P. apicalis*, interações agonísticas pela produção diferencial de ovos foram observadas entre operárias e nunca envolveram a rainha (Oliveira & Hölldobler 1990).

Em conclusão, é possível sustentar que a divisão de trabalho em *D. lucida* é realizada por grupos de acordo com a idade das operárias (polietismo etário). Apesar da existência de comportamentos agonísticos, a única gamergate não participa destes. Com base na análise das frequências de atos agonísticos, a hierarquia de dominância não foi claramente determinada nesta espécie como o foi em *D. quadriceps*. Nosso estudo, que se inscreve num projeto maior que visa entender aspectos do comportamento, ecologia, genética e biogeografia de *D. lucida*, visa subsidiar o plano de manejo de conservação da espécie, em processo de elaboração, onde quaisquer informações que permitam melhor entender os mecanismos de reprodução e as relações interindividuais entre colônias dentro de uma população são relevantes. Por exemplo, a confirmação de monoginia e o entendimento da estrutura hierárquica são informações extremamente importantes para eventuais futuras tentativas de manipulação de colônias visando reinstalação ou reabilitação de uma população em áreas onde a população original foi extinta ou gravemente prejudicada por processos antrópicos.

Agradecimentos. Ao financiamento PROBIO/MMA/BIRD (Projeto "Elaboração do Plano de Manejo de *Dinoponera lucida* Emery, a Formiga Gigante do Corredor Central da Mata Atlântica") (licença IBAMA nº118/2004), à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) e ao CNPq. A Eduardo Mariano Neto, José Crispim Soares do Carmo e José Raimundo dos Santos Maia pelo auxílio no campo e no laboratório, assim como ao Instituto Dríades e a CEPLAC pela logística.

## REFERÊNCIAS

- Araújo, C. Z. D. & P. Jaisson. 1994. Modes de fondation des colonies chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Actes des Colloques Insectes Sociaux** 9: 79–88.
- Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute** 71: 1–370.
- Campio, S. & J. C. H. Delabie. 2007. *Dinoponera lucida* Emery 1901. In: Fundação Biodiversitas (Org.). **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção** (no prelo).
- Caro, T. 1999. The behaviour-conservation interface. **Trends in Ecology and Evolution** 14: 366–369.
- Coimbra-Filho, A. F. & I. G. Câmara. 1996. **Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região nordeste do Brasil**. Rio de Janeiro, Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza, 86 p.
- Corbara, B.; D. Fresneau; J. P. Lachaud & Y. Leclerc. 1991. Évolution de la division du travail dans les jeunes sociétés de *Neoponera apicalis* et d'*Ectatomma ruidum* (Formicidae, Ponerinae). **Actes des Colloques Insectes Sociaux** 7: 189–194.
- Curio, E. 1996. Conservation needs ethology. **Trends in Ecology and Evolution** 11: 260–263.
- Cuvillier-Hot, V.; R. Gadagkar; C. Peeters & M. Cobb. 2002. Regulation of reproduction in a queenless ant: aggression, pheromones and reduction in conflict. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences** 269: 1295–1300.
- D'Ettorre, P.; K. Kellner; J. H. C. Delabie & J. Heinze. 2005. Number of queens in founding associations of the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. **Insectes Sociaux** 52: 327–332.
- Delabie, J. H. C.; D. Fresneau & A. Pezon. 2000. Notes on the ecology of *Thaumatomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in Southeast Bahia, Brasil. **Sociobiology** 36: 571–584.
- Fowler, H. G.; L. C. Forti; C. R. F. Brandão; J. H. C. Delabie & H. L. Vasconcelos. 1991. Ecologia Nutricional de Formigas, p. 131–223. In: A. R. Panizzi & J. R. P. Parra (eds.) **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo, Manole, 359 p.
- Fresneau, D. & A. Charpin. 1977. Une solution photographique au problème du marquage individuel des petits insectes. **Annales de la Société Entomologique de France** 13: 1–5.
- Hartmann, A. & J. Heinze. 2003. Lay eggs, live longer: division of labor and life span in a clonal ant species. **Evolution** 57: 2424–2429.
- Heinze, J.; B. Hölldobler & G. Alpert. 1999. Reproductive conflict and division of labor in *Eutetramorium mocquersyi*, a myrmicine ant without morphologically distinct female reproductives. **Ethology** 94: 690–606.
- Hölldobler, B.; J. Liebig & G. D. Alpert. 2002. Gamergates in the myrmicine genus *Metapone* (Hymenoptera: Formicidae). **Naturwissenschaften** 89: 305–307.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson. 1990. **The ants**. Cambridge, Harvard University Press, 732 p.
- Hora, R. R.; E. Vilela; R. Fénéron; A. Pezon; D. Fresneau & J. Delabie. 2005. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). **Insectes Sociaux** 52: 194–200.
- IBAMA, 2005. **Ecosistemas**. Disponível em: <http://www.ibama.gov.br/> Acesso em 08/10/2005.
- Kikuta, N. & K. Tsuji. 1999. Queen and worker policing in the monogynous and monoandrous ant, *Diacamma* sp. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 46: 180–189.
- Liebig, J.; C. Peeters & B. Hölldobler. 1999. Worker policing limits the number of reproductives in a ponerine ant. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences** 266: 1865–1870.
- Machado, A. B. M.; C. S. Martins & G. M. Drummond. 2005. **Lista da fauna brasileira ameaçada de extinção: incluindo as espécies quase ameaçadas e deficientes em dados**. Belo Horizonte, Fundação Biodiversitas, 160 p.
- Mariano, C. S. F.; J. H. C. Delabie; L. S. Ramos; S. Lacau & S. G. Pompolo. 2004. *Dinoponera lucida* Emery (Formicidae: Ponerinae): largest number of chromosomes known in Hymenoptera. **Naturwissenschaften** 91: 182–185.
- Marques-Silva, S.; C. P. Matiello-Guss; J. H. C. Delabie; C. S. F. Mariano; J. C. Zanuncio & J. E. Serrão. 2006. Sensilla and secretory glands in the antennae of a primitive ant: *Dinoponera lucida* (Formicidae: Ponerinae). **Microscopy Research and Techniques** 69: 885–890.

- Medeiros, F. N. S.; L. E. Lopes; P. R. R. Moutinho; P. S. Oliveira & B. Hölldobler. 1992. Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the Neotropical ant *Odontomachus chelifer* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Ethology** **91**: 134–146.
- Monnin T. & F. L. W. Ratnieks. 1999. Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? **Behavioral Ecology and Sociobiology** **46**: 413–422.
- Monnin, T.; F. L. W. Ratnieks & C. R. F. Brandão. 2003. Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **54**: 71–79.
- Monnin, T. & C. Peeters. 1998. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadricaps*. **Animal Behaviour** **55**: 299–306.
- Monnin, T. & C. Peeters. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. **Behavioral Ecology** **10**: 323–332.
- Monnin, T. & C. Peeters. 1997. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadricaps*. **Naturwissenschaften** **84**: 499–502.
- Oliveira, P. S. & B. Hölldobler. 1990. Dominance in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** **27**: 385–393.
- Paiva, R. V. S. & C. R. F. Brandão. 1995. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera* Roger Hymenoptera Formicidae. **Ethology Ecology and Evolution** **7**: 297–312.
- Peeters, C. & R. Crewe. 1984. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. **Naturwissenschaften** **71**: 50–51.
- Peeters, C. 1991. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. **Biological Journal of the Linnean Society** **44**: 141–152.
- Peeters, C. 1993. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens, p. 235–261. In: L. Keller (ed.), **Queen Number and Sociality in Insects**, Oxford, Oxford University Press, 439 p.
- Pie, M. R. 2002. Behavioral repertoire, age polyethism and adult transport in *Ectatomma opaciventre* (Formicidae: Ponerinae). **Journal of Insect Behavior** **15**: 25–35.
- Sutherland, W. J. 1998. The importance of behavioral studies in conservation biology. **Animal Behaviour** **56**: 801–809.
- Ward, P. S. 1983. Genetic relatedness and colony organization in a species complex of ponerine ants. I. Genotypic and phenotypic composition of colonies. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **12**: 285–299.
- Wilson, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge, Harvard University Press, 548 p.