

Relações entre tamanho de formigas (Hymenoptera: Formicidae) e recrutamento por busca de alimento

Bruno Spacek Godoy

1. Introdução

Nas florestas tropicais um dos grupos taxonômicos melhor representado, tanto em número de indivíduos como em riqueza de espécies, são as formigas (Hölldobler & Wilson 1990). A família é constituída por cerca de 11200 espécies com 16 subfamílias representadas na região Neotropical (Albuquerque com. pes.). Uma característica marcante do grupo é que todas as espécies são eussociais, ou seja, indivíduos aparentados formam colônias e dividem as atividades (Trivers 1985). A eussocialidade possibilita que as tarefas de manutenção das colônias sejam divididas entre os indivíduos, tais como a obtenção de recurso e reprodução.

De maneira geral, uma colônia de formigas necessita de dois tipos diferentes de alimentos: aqueles baseados em proteínas para alimento de larvas e rainhas, e alimentos com alto teor de carboidratos que servem para alimentar as operárias (Hölldobler & Wilson 1990). Quando uma formiga localiza uma fonte de alimento, a mesma pode exibir três comportamentos distintos: (a) recrutar outras operárias para dominação e transporte, (b) carregar o recurso sozinha, ou (c) ignorar o mesmo (Hölldobler & Wilson 1990). O recrutamento pode ocorrer de várias formas, tais como sinais químicos liberados pelas formigas, ou mesmo o transporte de outras operárias pela recrutadora ao local de recurso (Hölldobler & Wilson 1990). Dentre as espécies que recrutam, o comportamento também pode variar, com as

formigas seguindo continuamente em fila, muitas formigas andando em direção ao recurso sem seguir uma fila, ou poucas formigas sendo recrutadas por vez (Hölldobler & Wilson 1990).

Devido à limitação em dominar e carregar recursos, formigas pequenas teoricamente devem recrutar para garantir sua dominação após o encontro, evitando assim a perda para uma formiga maior. Adicionalmente, a velocidade de recrutamento de espécies menores deve ser maior que em formigas maiores, alterando assim o padrão de resposta ao descobrir recursos, de acordo com o tamanho da espécie. O recrutamento em formigas filogeneticamente distantes pode ter evoluído em função dessa necessidade através do processo de convergência evolutiva, não possuindo relação com a ancestralidade do grupo (Futuyma 1986). Assim, ao analisarmos grupos irmãos que possuem mesmas características devemos retirar o efeito do parentesco filogenético, como maneira de discernir se a característica em estudo é proveniente de processos ecológicos ou de ancestralidade (Diniz-Filho 2000).

O objetivo do trabalho é testar se o recrutamento por formigas frente a uma fonte de proteína é restrito a espécies de menor tamanho corpóreo e se existe relação entre o tamanho das operárias e a velocidade de recrutamento, e determinar se estas diferenças são provenientes de processos ecológicos ponderando o efeito histórico do grupo.

2. Material & métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no mês de agosto de 2005 na reserva do km 41 (2°24'S; 59°44'O), uma floresta contínua de terra firme, pertencente ao Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) na Amazônia central, a cerca de 80 km ao norte da cidade de Manaus, AM. A altitude varia de 50 e 150 m ao nível do mar, com precipitação entre 1900 e 2500 mm anuais e a estação seca no período de junho a outubro (Lovejoy & Bierregaard 1990).

2.2 Coleta de dados

Para o trabalho não foram selecionadas previamente quais espécies de formigas seriam amostradas. A princípio foram visitadas diferentes ambientes, a fim de descobrir espécies interessantes para esse estudo. Para diferenciar quais espécies recrutavam ou não, foram oferecidas iscas de proteína, compostas por pedaços de queijo, a operárias. Em seguida, foi observado o comportamento da mesma após a localização da isca, considerando que a formiga recrutava quando a mesma voltava para o ninho e de lá saíam outros indivíduos em direção à isca. Foram coletadas operárias de todas as espécies de formigas para posterior mensuração do comprimento total, com o número mínimo de cinco operárias medidas por espécie. Quando ocorria polimorfismo de tamanho, somente as operárias foram medidas, excluindo os soldados. No laboratório as formigas foram identificadas até gênero, quando possível até espécie, ou separadas em morfoespécies.

Para se determinar a velocidade de recrutamento de cada espécie foi colocado uma isca

de proteína composta de um pedaço de queijo de 10 mm² a uma distância fixa de 50 cm da colônia, e registrado o tempo de deslocamento da formiga operária da isca para o ninho. O posicionamento da isca em cada teste era dependente do hábito da formiga, sendo que para as espécies terrestres a isca foi colocada no chão e para as arborícolas, a isca foi colocada sobre a vegetação ou presa a árvores um alfinetes. Quando uma formiga deixava a isca em direção à colônia iniciava-se a contagem do tempo de recrutamento, que era encerrada após o indivíduo entrar no ninho e outras formigas saírem e se deslocarem em direção ao recurso. Esse procedimento foi repetido três vezes por ninho.

2.3 Análises de dados

Os valores médios dos tamanhos das espécies foram categorizados em grande e pequeno, dependendo se esses fossem maiores ou menores que a mediana. Essa categorização foi necessária, visto que o método empregado para analisar a dependência entre duas características (no caso tamanho e ocorrência de recrutamento) em uma filogenia é feita através da comparação entre duas variáveis categóricas.

Os dados de tamanho e a ocorrência de recrutamento das espécies de formigas foram otimizados como caracteres aditivos na árvore filogenética proposta por Astruc *et al.* (2004) para as subfamílias de Formicidae, porém não foi utilizado grupo externo para polarizar os caracteres. Gêneros ausentes na árvore filogenética foram incluídos, determinando assim a sua possível posição na árvore de acordo com Bolton (1995). Para testar se o tamanho das espécies está relacionado à ocorrência de recrutamento, as mudanças de estado destes caracteres foram mapeados na árvore e representados em uma tabela de contingência e

analisados com o teste exato de Fisher, conforme descrito por Burt (1989).

Para calcular a velocidade da formiga foi padronizado a distância que a mesma se locomoveu dividindo a distância percorrida pela formiga da isca até o ninho (50 cm) pelo tamanho médio da espécie. A proporção resultante foi dividida pelo tempo (em segundos) gasto para ela percorrer essa extensão, obtendo-se um valor de velocidade em formigas por segundo, que representa quantas vezes uma formiga consegue deslocar o comprimento de seu próprio corpo por unidade de tempo.

O valor de velocidade da formiga proporcional ao tamanho e tamanho das espécies foram analisados através de contrastes filogenéticos (Diniz-Filho 2000) baseado na mesma árvore

filogenética do grupo, utilizando a metodologia de Purvis & Garland (1993) para resolver politomias. Como os valores dos comprimentos não estavam disponíveis para todos os gêneros foi padronizado o valor de 1 para os taxa terminais e para os ramos ancestrais foi feito um cálculo de correção (Diniz-Filho 2000). Com essa metodologia conseguiu-se analisar a influência do tamanho da formiga sobre a velocidade com que cada espécie de formiga recrutava, através de uma regressão linear simples, sem o efeito da dependência filogenética ou limitações fisiológicas. A subfamília Myrmicinae foi a única a ser utilizada nesta análise, pois ela apresentou mais de um representante que recrutava e também variação nas velocidades de recrutamento.

3. Resultados

Foram observadas 17 espécies distribuídas em 13 gêneros e seis subfamílias, sendo a mais bem representada Myrmicinae com quatro gêneros e oito morfoespécies (Tabela 1). As subfamílias Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae apresentaram tanto morfoespécies que recrutam quanto espécie que não recrutam. Os valores mínimos e máximos para o tamanho corporal das espécies estudadas foram de 1,3 e 11 mm para *Solenopsis* sp. e *Dolichoderus* sp. respectivamente, sendo a mediana de 4,4 mm. Como *Camponotus* sp. teve o tamanho médio igual à mediana a espécie foi categorizada em pequena e grande, separadamente, para a análise dos dados, afim de testar o efeito dessa escolha.

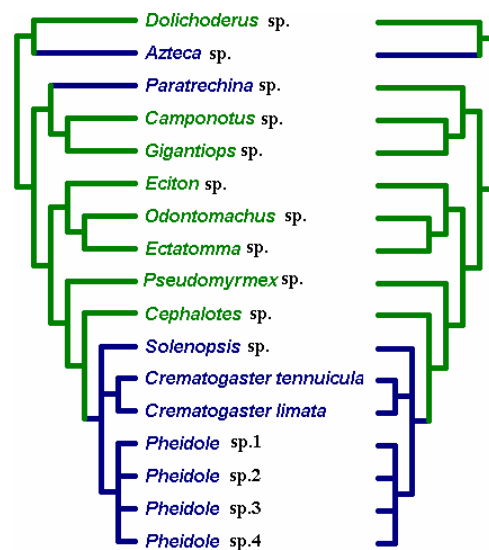


Figura 1. Filogenia de Formicidae proposta por Astruc (2004) mostrando a evolução dos caracteres estudados. Os ramos do lado esquerdo representam mudança no caráter recrutamento sendo a cor verde o não recrutamento e o azul recrutamento. O lado direito representa o caráter tamanho, com a cor verde grande e azul pequeno.

Tabela 1. Morfoespécies de formigas coletadas na reserva do Km 41 e suas características mensuradas.

Subfamília	Táxon	Velocidade recrutamento (formigas /segundo)	Tamanho médio (mm)/indivíduos mensurados	Tamanho categorizado
Pseudomyrmicinae	<i>Pseudomyrmex</i> sp.	Não recruta	5,3 / 6	Grande
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> sp.1	3,3	2,4 / 7	Pequeno
	<i>Pheidole</i> sp.2	2,0	3,0 / 8	Pequeno
	<i>Pheidole</i> sp.3	2,1	3,0 / 7	Pequeno
	<i>Pheidole</i> sp.4	3,5	2,7 / 8	Pequeno
	<i>Crematogaster limata</i>	5,5	2,7 / 10	Pequeno
	<i>Crematogaster tennuicula</i>	3,7	2,6 / 7	Pequeno
	<i>Solenopsis</i> sp.	5,3	1,3 / 9	Pequeno
	<i>Cephalotes</i> sp.	Não recruta	7,6 / 5	Grande
Ecitoninae	<i>Eciton</i> sp.	Não recruta	6,6 / 8	Grande
Ponerinae	<i>Ectatomma</i> sp.	Não recruta	8,9 / 5	Grande
	<i>Odontomachus</i> sp.	Não recruta	10,8 / 9	Grande
Formicinae	<i>Paratrechina</i> sp.	Recruta ^A	4,8 / 6	Grande
	<i>Gigantiops destructor</i>	Não recruta	9,8 / 5	Grande
	<i>Camponotus</i> sp.	Não recruta	4,4 / 6	^B
Dolichoderinae	<i>Azteca</i> sp.	1,3	2,6 / 9	Pequeno
	<i>Dolichoderus</i> sp.	Não recruta	11,0 / 5	Grande

^A Foi observado que a espécie recrutava, porém como o ninho se localizava no dossel não foi mensurado a velocidade. ^B A espécie *Camponotus* sp. foi analisada com os dois tamanhos.

A filogenia com os caracteres otimizados demonstrou que o caráter tamanho era primitivamente grande, ocorrendo duas mudanças independentes, uma no grupo que une as espécies de *Pheidole*, *Crematogaster* e *Solenopsis* e outra em *Azteca* sp.. Em relação à ocorrência do recrutamento, o caráter basal da filogenia é o não recrutamento, sendo que o recrutamento surgiu três vezes independentemente, no grupo basal que une todos os Myrmicinae menos *Cephalotes* sp., *Paratrechina* sp. e *Azteca* sp. (Figura 1). Foi observado uma relação entre as mudanças dos estados das características tamanho e recrutamento (teste exato de Fisher $p=0,005$ com *Camponotus* sp. categorizada como grande e $p=0,04$ quando categorizado como pequena), indicando que quando um caráter é modificado o outro acompanha a mudança.

A regressão entre os contrastes de velocidade de recrutamento e tamanho das espécies (Tabela 2) não foi significativa ($R^2=0,32$; $F= 3,48$, G.L.= 4 $p=0,91$; Figura 2).

Tabela 2. Contrastes para a velocidade de recrutamento e tamanho das espécies e morfoespécies de Myrmicinae coletadas na reserva do Km 41.

Contraste	Velocidade de recrutamento	Tamanho
<i>Pheidole</i> sp.1 + <i>Pheidole</i> sp.2	0,88	-0,38
<i>Pheidole</i> sp.1 e 2 + <i>Pheidole</i> sp.3	0,42	-0,27
<i>Pheidole</i> sp.1, 2 e 3 + <i>Pheidole</i> sp.4	-0,47	0,16
<i>Pheidole</i> + <i>Solenopsis</i>	-2,23	1,36
<i>Crematogaster limata</i> + <i>Crematogaster tenuicula</i>	1,26	0,04
<i>Pheidole</i> e <i>Solenopsis</i> + <i>Crematogaster</i>	-0,66	-0,65

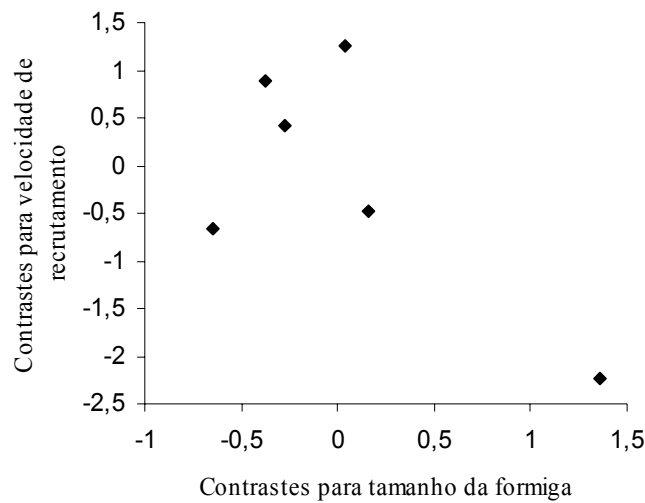


Figura 2. Relação entre os contrastes para os tamanhos e velocidade de recrutamento das espécies de Myrmicinae coletadas na reserva do Km41.

4. Discussão

O tamanho da formiga parece ser importante no comportamento de forrageio das formigas, pois espécies pequenas recrutam enquanto as grandes não. O padrão de procura por recursos dentro de cada categoria de tamanho pode explicar essa dicotomia de comportamento. Formigas grandes geralmente possuem áreas de forrageamento maiores (Davidson *et al.* 2003), tornando a prática de recrutamento muitas vezes inviável, pois o gasto energético e de tempo para a operária retornar e recrutar seria grande, influenciando negativamente o balanço energético. Por outro lado, a redução do tamanho dos indivíduos pode representar ganhos para a colônia, com o investimento em um maior número de formigas. Esse maior número de indivíduos possibilita uma ação de forrageamento mais intensa na área de busca por recurso, além de uma maior disponibilidade de formigas que possam atuar em conjunto, permitindo o comportamento de recrutamento. O recrutamento oferece vantagens

para as formigas pequenas, como superioridade numérica sobre os seus competidores, compensando seu tamanho menor, e a possibilidade de manuseio de recursos muito maiores que o tamanho corpóreo médio de sua espécie.

Apesar dessa tendência ao aparecimento de recrutamento em formigas menores, a velocidade de recrutamento não é influenciada pelo tamanho da espécie. Esse padrão pode ser explicado por diferenças nas necessidades de cada colônia no momento do experimento (Davidson *et al.* 2003), pois caso a colônia não estivesse precisando de proteínas, seu recrutamento poderia ser menos intenso. Assim, a velocidade de recrutamento deve ser melhor explicada pela necessidade de recursos alimentares.

5. Agradecimentos

Agradeço ao professor Adalberto pelas orientações e ensinamentos de filogenia, e ao Thiago pelas conversas sobre ecologia e identificação de formigas.

6. Referências bibliográficas

Astruc, C.; Julien, J.F.; Errard, C. & Lenoir, A. 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:880-893.

Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.

Burt, A. 1989. Comparative methods using phylogenetically independent contrast. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 6:33-54.

Davidson, D.W.; Cook, S.C.; Snelling, R.R. & Chua T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969-972.

Diniz-Filho, J.A.F. 2000. Métodos Filogenéticos Comparativos. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo.

Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. Springer Verlag, Berlin.

Lovejoy, T.E. & Bierregaard Jr., R.O. 1990. Central Amazonian forest and the minimum critical size of ecosystem project, pp.60-71. *In* Four Neotropical Rainforests, Gentry, A.H. (ed.). Yale University Press, New Haven, USA.

Purvis, A. & Garland, T.J. 1993. Polytomies in comparative analyses of continuous characters. *Systematic Biology* 42:569-575.

Trivers, R. 1985. *Social Evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing. Menlo Park, California.