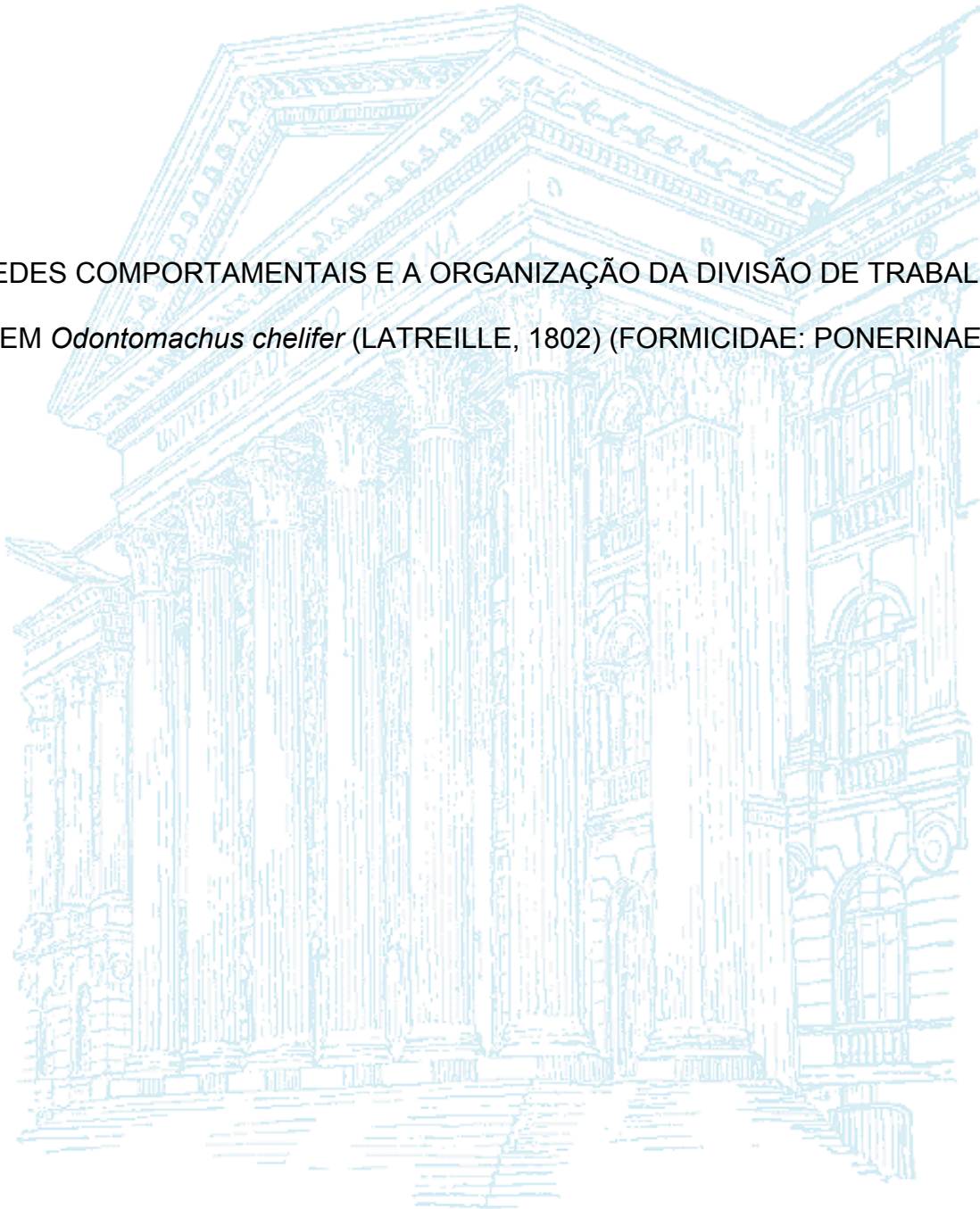


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FELIPE MARCEL NEVES

REDES COMPORTAMENTAIS E A ORGANIZAÇÃO DA DIVISÃO DE TRABALHO  
EM *Odontomachus chelifer* (LATREILLE, 1802) (FORMICIDAE: PONERINAE)



CURITIBA

2012

FELIPE MARCEL NEVES

REDES COMPORTAMENTAIS E A ORGANIZAÇÃO DA DIVISÃO DE TRABALHO  
EM *Odontomachus chelifer* (LATREILLE, 1802) (FORMICIDAE: PONERINAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia. Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

CURITIBA

2012



Ministério da Educação  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia



### ATA DE JULGAMENTO DA DISSERTAÇÃO DO MESTRANDO FELIPE MARCEL NEVES.

Às quatorze horas do dia treze de fevereiro de dois mil e doze, nas dependências do Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná; na presença da Comissão Examinadora composta pelos membros: Doutor Marcio Roberto Pie (Presidente e Orientador), Doutora Sabrina Borges Lino Araújo e Carlos Eduardo Conte, os três da Universidade Federal do Paraná; foi aberta pelo Senhor Presidente, a sessão de julgamento e defesa da dissertação "Redes comportamentais e a organização da divisão de trabalho em *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802) (Formicidae: Ponerinae)", requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas na área de concentração Zoologia, a que se submeteu o mestrando **Felipe Marcel Neves**. Após perguntas, esclarecimentos e orientações, a Banca Examinadora considerou a dissertação Aprovada, com a condição de que, a contar de sua aprovação, o mestrando terá um prazo máximo de sessenta dias para entregar, na secretaria do Programa, os exemplares do trabalho em que tenham sido incorporadas as sugestões e correções feitas pela banca examinadora, conforme Resolução número 65/09 – CEPE. Nada mais havendo a tratar, a sessão foi encerrada e, após lida e aprovada, a presente Ata vai assinada pelos membros da Banca Examinadora.

Curitiba, 13 de fevereiro de 2012.

Dr. Marcio Roberto Pie - UFPR  
Presidente e Orientador

Dra. Sabrina Borges Lino Araújo - UFPR

Dr. Carlos Eduardo Conte - UFPR

## AGRADECIMENTOS

Aos meus pais e meu irmão, por todo o apoio incondicional que tiveram por mim, por toda a amizade e todo o amor.

Aos meus poucos e verdadeiros amigos, por sempre acreditarem em mim, da mesma forma que acredito neles.

Aos meus mestres, da escola até o momento atual, da graduação devo agradecer especialmente a minha primeira orientadora e professora Marta L. Fischer e ao professor Haroldo O. P. Junior.

Ao excelente orientador e professor Marcio R. Pie, por seu profissionalismo, dedicação aos alunos, amizade e ao seu sempre bom humor.

A todos que entrei em contato na pós-graduação, aos colegas de laboratório, aos professores e as agências de fomento da Capes e do CNPq.

E finalmente para as minhas pequenas amazonas, as responsáveis por este estudo...as formigas



“The subject indeed is small, but not inglorious.  
The Ant, as the Prince of Wisdom is pleased to inform us, is exceeding wise...”

William Gould, *An Account of English Ants*, 1747.

## PREFÁCIO

As formigas possuem grande biodiversidade, sendo presentes em praticamente todos os lugares do planeta. O comportamento das formigas tem fascinado pesquisadores durante séculos, principalmente pela existência de diferentes níveis de complexidade social e comportamental, mas com a presença de auto-organização e sem algum tipo de controle central. O caráter interdisciplinar do estudo de sistemas complexos vem corroborando a afirmação de que formigas se organizam através de estímulos e interações locais diferentes, porém, a atuação e dinâmica de cada um dos indivíduos dentro das colônias para a execução de tarefas ainda é algo pouco compreendido. Uma visão holística dos padrões comportamentais de execução de tarefas com base no papel individual de cada operária é a pretensão deste trabalho.

"The division of labor...occasions, in every art, a proportionable increase in the productive powers of labor...It is the great multiplication of the productions of all the different arts, in consequence of the division of labor, which occasions, in a well-governed society, that universal opulence which extends itself to the lowest ranks of the people."

Adam Smith, *The Wealth Of Nations*, Book I, Chapter I, p. 22

## RESUMO

A divisão de trabalho é considerada um dos fatores responsáveis pelo sucesso evolutivo de insetos sociais, porém pouco se sabe sobre como redes comportamentais dentro da colônia afetam os padrões observados de organização social. O objetivo deste trabalho é analisar a organização da divisão de trabalho em *Odontomachus chelifer* através de repertórios comportamentais individuais e redes complexas. Três colônias com rainha (N=07, 30 e 60 operárias) foram acondicionadas em laboratório com condições ambientais controladas. Cada formiga foi marcada individualmente e observada pelo método de amostragem em varredura por 10 horas em cada 10 minutos (N=5917). Deste modo, foram levantados os atos comportamentais e através destes a posição espacial e da mandíbula de cada indivíduo, índices de divisão de trabalho (DOL) e redes de associações comportamentais (N=29484). Os resultados indicam que não existe especialização significativa entre as operárias, mas associações comportamentais provavelmente importantes na divisão de trabalho e a existência de padrões de aninhamento. As colônias de *Odontomachus chelifer* possuem divisão de trabalho generalista com algumas operárias potencialmente sendo indivíduos-chave.

**Palavras-Chave:** Auto-organização, Especialização, Aninhamento, DOL.

## ABSTRACT

The division of labor is considered one of the factors responsible for the evolutionary success of social insects, however, little is known about how behavioral networks within the colony affects the observed patterns of social organization. The purpose of this study is to analyze the organization of division of labor in *Odontomachus chelifer* through individual behavioral repertoires and complex networks. Three colonies with queens (N=07, 30 and 60 workers) were placed in the laboratory under controlled environmental conditions. Each ant was individually marked and observed by the scan sampling method in 10 hours for each 10 minutes (N=5917). Thus, behavioral acts were recorded and through it the spatial and mandible position for each individual, division of labor index (DOL) and behavioral associations (N=29484). The results indicate that there is no significant specialization between the workers, but behavioral associations probably important in the division of labor and the existence of nestedness patterns. The colonies of *Odontomachus chelifer* have a generalist division of labor with some workers potentially being key-individuals.

**Key-words:** Self-organization, Specialization, Nestedness, DOL.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Exemplos dos locais da escavação dos ninhos (a e b). Modelo de ninhos utilizados nos testes (c) e observação das operárias marcadas individualmente (d).....	16
Figura 2. $DOL_{operárias}$ e $DOL_{tarefas}$ para <i>Odontomachus chelifer</i> .....	27
Figura 3. Redes RTC de todas as associações comportamentais em cada colônia de <i>Odontomachus chelifer</i> .....	29
Figura 4. Grafo bipartido da Rede RIC da colônia A.....	30
Figura 5. Grafo bipartido da Rede RIC da colônia B.....	31
Figura 6. Grafo bipartido da Rede RIC da colônia C.....	32
Figura 7. Aninhamento pelo algoritmo WINE das redes RTC e RIC.....	34

**LISTA DE TABELAS**

Tabela I. Atos comportamentais (Movimentos, Comportamentos individuais e Tarefas) de <i>Odontomachus chelifer</i> durante 30h de observação.....	24
Tabela II. Índices de divisão de trabalho para <i>Odontomachus chelifer</i> .....	26
Tabela III. Valores e significância das métricas de aninhamento WINE e WNODF.. .....	33



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	11
<b>2 MÉTODOS</b> .....	14
2.1 Espécie estudada.....	14
2.2 Coletas e manutenção das colônias.....	15
2.3 Observações.....	16
2.4 Análise de dados.....	17
<b>3 RESULTADOS</b> .....	23
3.1 Repertório comportamental.....	23
3.2 Índices de divisão de trabalho.....	25
3.3 Interações e aninhamento das redes.....	27
<b>4 DISCUSSÃO</b> .....	35
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	39

## INTRODUÇÃO

A divisão de trabalho é uma propriedade fundamental dos sistemas sociais, sendo favorecida pela seleção natural do nível subcelular até as complexas sociedades supra-organísmicas (Maynard Smith e Szathmáry 1997). Em particular, o notável sucesso ecológico dos insetos sociais provavelmente foi influenciado pelas vantagens ergonômicas oriundas da divisão de trabalho, tais como a especialização individual e a execução paralela de tarefas (Wilson 1971, 1978, 1988; Oster e Wilson 1978; Robinson 1992; Traniello e Rosengaus 1997; Anderson e McShea 2001). A especialização pode contribuir para o sucesso da colônia através do desempenho mais estável e/ou eficiente de tarefas devido a adaptações comportamentais, morfológicas, aprendizagem e redução do tempo gasto na troca de execução de uma tarefa para outra (Wilson 1976; Oster e Wilson 1978; Gamboa e Stump 1996; Sendova-Franks e Franks 1999; Julian e Cahan 1999). Contudo, a extensão da divisão de trabalho varia consideravelmente entre as sociedades animais. Em especial, formigas além de serem três vezes mais diversas do que todos os insetos sociais combinados (Grimaldi e Agosti 2000), também demonstram diferenças interespecíficas consideráveis em sua organização social – das pequenas sociedades rudimentares como as de algumas espécies da subfamília Ponerinae até as sociedades gigantescas e complexas de formigas cortadeiras – fazendo com que as formigas sejam um sistema ideal para investigar a intersecção entre sociobiologia e sistemas complexos (Wilson 1971, 1985; Solé e Goodwin 2002; Gordon 2010).

Descobrir os princípios da organização da divisão de trabalho da colônia requer o conhecimento da contribuição individual de cada operária para a execução de tarefas da colônia (Beshers e Fewell 2001). Um padrão intrigante sobre isto é que em qualquer instante de tempo, uma larga fração da força operária não realiza

nenhum trabalho perceptível (Lindauer 1952; Sudd 1967; Herbers 1983; Cole 1986; Franks et al. 1990; Dornhaus 2008). Por outro lado, algumas operárias parecem contribuir mais para a colônia do que os outros membros, sendo chamadas de “elites” (Hölldobler e Wilson 1990). De maneira similar, Robinson e Traniello (1999) introduziram o conceito “indivíduos-chave” para descrever uma pequena porcentagem de operárias que são desproporcionalmente responsáveis pela organização e execução de tarefas, mesmo comparadas com outros membros de mesma idade ou casta física. Um terceiro conceito relatado é a formação de “cliques”, sendo definidos como “um grupo de operárias cujos membros reconhecem um ao outro como indivíduos para cumprir alguma tarefa” (Hölldobler e Wilson 1990). Cliques podem ser organizados tanto com ou sem divisão de trabalho dentro do grupo. (Anderson e Franks 2001). Embora muitos estudos tenham demonstrado variação considerável na especialização comportamental entre operárias em colônias de algumas espécies de formigas e vespas (e.g. Hurd et al. 2003; Dornhaus et al. 2008), pouco é conhecido sobre os fatores subjacentes à regulação e manutenção da especialização em insetos sociais.

Um importante passo para facilitar a quantificação do grau de divisão de trabalho em sociedades animais foi a introdução do índice DOL, proposto primariamente por Gorelick et al. (2004) e baseado no conceito da entropia de Shannon, presente na teoria da informação (Gorelick et al. 2004; Gorelick 2006; Gorelick e Bertram 2007). O índice DOL quantifica o nível em que os indivíduos restringem seu repertório para um subconjunto de tarefas, assim como a extensão em que as tarefas são preferencialmente realizadas por um subconjunto de indivíduos. O índice DOL tem sido extensivamente utilizado em estudos de insetos sociais (e.g. Jeanson et al. 2005; Jeanson e Fewell 2008; Jeanson et al. 2008; Dornhaus et al. 2009; Holbrook et al. 2009; Jandt et al. 2009; Holbrook et al. 2011).

Paralelamente, em adição à quantificação da especialização comportamental, interessantes *insights* podem ser obtidos pela expansão do estudo da divisão de trabalho através da aplicação de ferramentas de outras áreas de pesquisa em sistemas sociais, tais como a teoria de redes (Wey et al. 2008). Análises de redes se originaram da teoria matemática de grafos, e se expandiram vastamente dentro de uma variedade de outros campos de estudo. Em insetos sociais, embora o conceito de redes esteja sendo difundido por um longo do tempo, métodos formais de análise de redes estão sendo usados apenas recentemente para descrever a interação entre operárias (Bhadra et al. 2009; Naug 2008, 2009). Neste estudo, nós expandimos a aplicação das análises de redes para investigar relacionamentos entre as tarefas e as operárias que as executam. Por exemplo, uma propriedade conhecida como aninhamento é característica de redes demonstrando aumento gradual de interações entre subconjuntos, e esta tem sido usada para descrever as distribuições de espécies entre diferentes habitats, parasitas entre hospedeiros, e outras interações em redes ecológicas (Atmar e Patterson 1993; Whorten e Rohde 1996; Bascompte et al. 2003). No contexto da divisão de trabalho, o nível de aninhamento poderá revelar uma medida de interação entre redundância e especialização na alocação de tarefas.

O objetivo do presente estudo é investigar os padrões da divisão de trabalho em colônias da formiga *Odontomachus chelifer* através de repertórios comportamentais individuais em conjunto com análises de redes complexas. Em particular, nós descrevemos quantitativamente os repertórios individuais de colônias inteiras para responder as seguintes questões: (1) Como a especialização comportamental varia entre os indivíduos? (2) quais são as interações entre tarefas baseadas nas operárias que as executam?

## 2 MÉTODOS

### 2.1 Espécie estudada

A espécie escolhida para este estudo é *Odontomachus chelifer* (Latreille 1802). O gênero *Odontomachus* (Ponerinae) é caracterizado por formigas grandes ( $\approx 12-15$  mm em largura corporal), geralmente formando pequenas colônias (Latreille 1804). Alocação de tarefas intra-colônia pode ser influenciada pela interação de dominância baseada em hierarquia de indivíduos, como o observado em *Odontomachus brunneus* (Powell e Tschinkel 1999). Um dos traços característicos de *Odontomachus* é a presença da mandíbula articulada, que é liberada através do contato de longos fios que causam propulsão balística, gerando forças de até 400 vezes o próprio peso do corpo da formiga (Patek et al. 2006; Spagna et al. 2008). *Odontomachus chelifer* é encontrada do México até o nordeste da Argentina (Brown 1976), porém, ainda pouco é conhecido sobre a sua história natural. Existem registros do consumo de uma variedade de itens alimentares (Raimundo et al. 2009), incluindo líquidos açucarados (Núñez et al. 2011). Os ninhos de *O. chelifer* são frequentemente caracterizados por uma entrada geralmente localizada debaixo de pedras, seguidas de longos túneis (variando de 10cm até 1,20m) até a câmara mais próxima (observação pessoal; F. M. Neves e M. E. Borges). Recentemente, Hart e Tschinkel (2011) observaram que o ciclo de vida de *O. brunneus* é fortemente sazonal. Colônias produzem prole por seis meses (maio até outubro) seguidos de seis meses sem prole (novembro até abril). Caso *O. chelifer* possua ciclo de vida similar, os ninhos neste estudo foram observados durante o meio da fase com presença de prole (Junho e Julho).

## 2.2 Coletas e manutenção das colônias

Três colônias com rainhas monogênicas de *Odontomachus chelifer* (N=60, 30 e 7 indivíduos, das colônias A, B e C respectivamente) foram coletadas (Figuras 1<sup>a,b</sup>) em fragmentos florestais do Campus da Universidade Federal do Paraná (25° 26' 53.3" S; 49° 14' 3.3" W) e do Museu do Capão da Imbuia (25° 26' 10.7" S; 49° 13' 12.9" W), Curitiba, Paraná, Brasil, e transferidas para o laboratório, onde elas foram mantidas sobre condições ambientais estáveis (20°C, luz constante). As colônias A e B foram alocadas em recipientes de 30 x 19,5 cm, e a colônia C foi colocada em uma bandeja menor, 19,5 x 15 cm (Figura 1<sup>c</sup>). Cada bandeja tinha estrutura de gesso com duas câmaras interconectadas cobertas por uma cobertura de vidro transparente e uma única saída/entrada. As paredes do recipiente foram revestidas de Fluon® para prevenir fuga de formigas. Em todas as colônias, as formigas se auto-organizaram espacialmente, sendo que a câmara mais afastada da entrada continha a prole e a rainha, criando três zonas espaciais distintas: A zona de forrageio/patrolha (área fora do ninho), a zona não reprodutiva e a zona reprodutiva (Figura 1<sup>c</sup>). Estas zonas foram usadas para registrar a posição espacial das operárias.

Todas as colônias foram alimentadas três vezes por semana com pedaços de tenébrios e dieta artificial (Bathkar e Whitcomb 1970). Todas as operárias das três colônias foram marcadas individualmente com combinações de tintas a base de óleo (Testors®) (Figura 1<sup>d</sup>). As colônias foram permitidas a se ajustar as condições do laboratório por um mês antes do começo das observações.



a



b



c



d



Figura 1. Exemplos dos locais da escavação dos ninhos (a e b). Modelo de ninhos utilizados nos testes (c) e observação das operárias marcadas individualmente (d).

### 2.3 Observações

Cada indivíduo foi observado através de amostra de varredura em intervalos de 10 minutos por 10 horas (N=5917 registros). As observações foram realizadas através de uma câmera de vídeo digital (JVC GZ-HM320SUB) entre 13:00 e 18:00 horas (5 horas cada conjunto de observações), na presença de alimento, com intervalo de dois dias entre as observações de diferentes colônias. Os repertórios de comportamentos individuais foram analisados usando as seguintes categorias:

1. Atos comportamentais (tarefas, comportamentos individuais e movimentos): Alimentação (Al), antenando ou sendo antenado (At1-At2), auto-grooming (Ag), caminhar (C), carregando alimentos (Ca), carregando detritos (Cd), carregando a prole (Cp), cuidado com a prole (Cdp), forrageio/patrolha (F/p), imobilidade (Im), grooming (G), movimentos de apêndices durante o repouso do indivíduo (Mdr), recebendo grooming (Rg) e transporte de adultos (At).
2. Posição da mandíbula: Mandíbula aberta ou fechada.
3. Posição espacial: Zona de forrageio/patrolha (fora do ninho), zona reprodutiva e zona não reprodutiva.

Comportamentos adicionais raros foram observados, refletindo interações de dominância entre as operárias. Estes comportamentos não foram usados nas análises, mas descritos brevemente nos resultados.

#### 2.4 Análise de Dados

O nível de divisão de trabalho foi calculado utilizando o índice DOL (Gorelick et al. 2004; Gorelick e Betram 2007). Os dados registrados foram usados para estimar a probabilidade de cada comportamento, através de uma matriz de adjacência (normalizada) para cada colônia. Desse modo, foi computada a entropia marginal  $H$ , a informação mútua  $I$  (entropia mútua), a normalização DOL de cada colônia, e através desta última a estimação dos  $DOL_{\text{operárias}}$  e  $DOL_{\text{tarefas}}$  individuais  $DI$ , seguindo as seguintes equações:

$$H = - \sum_{i=1}^{n,m} p_i \cdot \ln(p_i)$$

$$I = \sum_{\substack{i=1 \\ j=1}}^{n,m} \ln \left( \frac{p_{ij}}{p_i \cdot p_j} \right)$$

$$D = I/H$$

$$DI = D/H \cdot H_{indiv}^{n,m}$$

Onde:  $p_i$  é a probabilidade do evento  $i$  e  $p_{ij}$  representa a junção da probabilidade dos eventos  $i$  e  $j$ , ambos se referindo a operárias  $n$  e tarefas  $m$  (para a matriz,  $n$  significa linhas e  $m$  colunas). Como probabilidades, cada valor individual de  $p_i$  e  $p_{ij}$  é maior do que ou igual a zero e  $\sum_i p_i = \sum_{i,j} p_{ij} = 1$ . A entropia marginal normalizada  $D$  (variando de 0,0 até 1,0) é de interesse particular, pelo fato que pode ser diretamente interpretada como medida de especialização (DOL). A entropia  $H$  é calculada com base nas tarefas  $n$  ou indivíduos  $m$ , e a entropia mútua  $I$  para ambos. O DOL individual se baseia nos valores totais de cada  $DOL_{operárias}$  e  $DOL_{tarefas}$  da colônia e foi criado neste estudo para observar a diferenciação de cada operária. Cada DOL individual é calculado pela fórmula  $DI$ , onde  $H_{indiv}$  se refere à entropia de cada operária ou tarefa. Consequentemente, cada  $DI$  é aditivo, sendo o total de  $DOL_{operárias}$  ou  $DOL_{tarefas}$  da colônia inteira.

Os comportamentos registrados considerados na análise do DOL das colônias foram sete tarefas observadas nos atos comportamentais: carregando a prole, cuidado com a prole, carregando alimentos dentro do ninho, carregando detritos, forrageio/patrolha, grooming e transporte de adultos. Apesar de que forrageio/patrolha esteja também classificado como uma categoria de zona espacial, também foi considerada uma tarefa e sua frequência analisada na composição do DOL, devido ao fato de ser uma atividade de risco, podendo ser interpretada como forrageamento ou escolta próximo ao ninho.

Dois tipos diferentes de redes foram consideradas durante as análises, a Rede de Transição Comportamental (RTC) e A Rede Individual Comportamental (RIC). A Rede de Transição Comportamental (RTC) conecta cada ato comportamental para o próximo realizado imediatamente após este. Assim, esta rede é considerada um di-grafo e particionada em dois sets diferentes de nodos (comportamento precedente e procedente). A Rede Individual Comportamental (RIC) é um grafo indireto bipartido e caracteriza o relacionamento entre cada indivíduo e seu repertório comportamental. Para ambos os casos, o número de vezes que cada ato comportamental é realizado foi levado em consideração, o que possibilitou a construção de redes com interações ponderadas.

Referente à topologia de redes foram utilizadas duas métricas de aninhamento que podem considerar a frequência relativa da ocorrência de associações comportamentais: WNODF (weighted nestedness measure based on overlap and decreasing fill, Almeida-Neto e Ulrich 2010) e WINE (weighted-interaction nestedness estimator, Galeano et al. 2009). Estas métricas foram utilizadas em duas situações, uma referente a todos os atos comportamentais dos indivíduos e outra considerando somente as interações entre tarefas, sendo estas as mesmas consideradas para a composição do DOL das colônias. Uma vez que o algoritmo WINE pode sofrer artefatos durante a avaliação de aninhamento, causando inflação de valores significativos em algumas situações (Almeida-Neto e Ulrich 2010), foram consideradas mais confiáveis as redes avaliadas como aninhadas através de pelo menos dois dos três modelos da métrica WNODF.

O WNODF é uma métrica que mede o nível de aninhamento em uma matriz, testando se uma determinada sequência de colunas (linhas) mostra diminuição dos totais marginais (i.e. incidência) e esta abordagem sequencial é quantificada de acordo com um critério ou gradiente. Através de uma matriz com  $n$  colunas e  $m$

linhas, sendo que  $F$  refere-se ao número de células com valores não-zero para qualquer coluna  $c_i$  ou linha  $r_i$ . Onde  $i$  indica a posição da linha ou coluna e  $c_1$  e  $r_1$  correspondem ao canto superior esquerdo da matriz. Assim, a matriz aninhada entre qualquer par de colunas  $c_i$  e  $c_j$  ( $j > i$ ) será maior do que zero somente se  $F(c_i) > F(c_j)$ . Para qualquer par de colunas em que  $F(c_i) \leq F(c_j)$ , o aninhamento emparelhado será zero. Então, o valor de aninhamento emparelhado para qualquer par de colunas  $c_i$  e  $c_j$  ( $j > i$ ) é calculado como a percentagem de células em  $c_j$  que têm os valores inferiores do que as células da mesma linha em  $c_i$ . Assim, o aninhamento médio foi calculado para todos os pares de colunas como:

$$\text{WNODFc} = 100 \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \frac{k_{ij}}{N_j}$$

Onde  $k_{ij}$  denota o número de células com valores mais baixos em  $c_j$  comparados com  $c_i$  e  $N_j$  mostra o número total de células não vazias em  $c_j$ . Da mesma forma, para qualquer par de linhas  $r_i$  e  $r_j$  ( $j > i$ ), pode existir um aninhamento emparelhado superior a zero somente se  $F(r_i) < F(r_j)$ . Similarmente, o aninhamento emparelhado entre qualquer par de colunas será zero se  $F(r_i) \leq F(r_j)$ . Seguindo o mesmo procedimento usado para colunas, o valor do aninhamento para qualquer par de linhas é calculado como a percentagem de células em  $r_j$  que tem valores mais baixos do que aquelas células em  $r_i$  localizadas na mesma posição das colunas. Equivalente a métrica NODF para matrizes de incidência (Almeida-Neto et al. 2008), a média do aninhamento emparelhado para  $n(n-1)/2$  pares de colunas, bem como para  $m(m-1)/2$  pares de linhas, a NODF ponderada, WNODF, pode ser calculada como:

$$\text{WNODF} = \frac{2(\text{WNODFc} + \text{WNODFr})}{m(m-1) + n(n-1)}$$

O significado de aninhamento é então comparado com um intervalo de confiança de 95% criado por 1000 repetições de três modelos nulos diferentes. O modelo nulo  $aa$

reamostra a matriz proporcionalmente para as abundâncias totais observadas de linhas e colunas até um número extenso de indivíduos da matriz ser alcançado. Em alguns poucos casos, este algoritmo gera matrizes com linhas vazias (comportamentos) ou colunas (indivíduos). O modelo nulo *rc* reamostra a matriz proporcionalmente para as abundâncias totais observadas de linhas e colunas até um número extenso de comportamentos da matriz ser alcançado. Em alguns poucos casos, este algoritmo gera matrizes com linhas vazias (comportamentos) ou colunas (indivíduos). O modelo nulo *ss* usa um procedimento semelhante, no entanto, a chance de reamostragem é proporcional à soma total dos pesos de ambas as linhas e colunas, em vez do número de associações comportamentais, como no modelo anterior. O modelo nulo *rc* assinala indivíduos para uma matriz com células proporcionais a linhas e colunas observadas dos totais de abundância, até o número de abundância total para cada linha e coluna ser alcançada (Almeida-Neto e Ulrich 2010). A métrica WNODF foi calculada pelo programa NODF (Almeida-Neto e Ulrich 2010).

A métrica conhecida como WINE (Galeano et al. 2009) é baseada no cálculo de uma distância Manhattan ponderada de cada uma das células da matriz, contendo uma ligação para a célula correspondente à interseção das linhas e as colunas com os totais marginais mais baixos (número de *links*). Este conceito se assemelha com o usado por Corso et al. (2008), embora as distâncias são medidas até o canto oposto da matriz condensada. O cálculo também começa com uma matriz com  $m$  linhas e  $n$  colunas contendo o número de eventos de cada associação comportamental. A matriz é condensada arrumando as linhas e colunas de cima para baixo e da esquerda para a direita, respectivamente, em ordem crescente de acordo com seus totais marginais. O aninhamento está relacionado com a proximidade das ligações existentes entre si na matriz condensada, de modo que a



matriz mais aninhada é aquela que, após a condensação, mostra um mistura mínima de células preenchidas (ligações) com células vazias (sem ligações). A importância do modelo é testado em relação a um modelo nulo que mantém o preenchimento total original da matriz e os pesos originais das associações comportamentais. No entanto, a sua ordem é aleatória e, conseqüentemente, o número de associações para cada linha ou coluna. Os valores de WINE foram estimados utilizando o pacote BIPARTITE (Dormann et al. 2011) para R. Como na métrica WNODF, uma matriz é significativamente aninhada se o seu valor medido estiver acima de um intervalo de confiança de 95% gerado por 1000 repetições do modelo nulo.

### 3 RESULTADOS

Ao todo foram compilados os repertórios comportamentais de 97 operárias nas três colônias estudadas, para um total de 17751 registros comportamentais e 11733 associações comportamentais.

#### 3.1 Repertório comportamental

O repertório de 15 atos comportamentais registrados para *Odontomachus chelifer* é mostrado na tabela I, assim como a frequência relativa de cada ato comportamental observado. A maioria dos atos comportamentais observados são comuns a outros estudos similares em espécies de *Odontomachus* (Brandão 1983, Powell e Tschinkel 1999, Arantes et al. 2008), mas alguns comportamentos peculiares e raros (desconsiderados na análise final) estão descritos brevemente abaixo:

**Grooming agressivo:** A provável formiga dominante realiza limpeza na subordinada, com antenação rápida e contínua em direção a cabeça e ao tórax, mantendo uma postura corporal elevada. Este comportamento foi parcialmente semelhante com o descrito para *O. brunneus* (Powell e Tschinkel 1999).

**Contato agressivo:** Operárias fazem brevemente antenação rápida ( $\approx 5s$ ), e pelo tórax são levadas dentro do ninho, a operária carregada é elevada pela outra através da mandíbula por alguns minutos ( $\approx 5min$ ). A formiga realizando o ato (possível dominante) várias vezes tenta morder a subordinada, mas nenhuma lesão ou mortes resultaram de tal comportamento quando observado.

Antenação rápida: Composta de interações em que duas operárias se encontram de frente uma para outra e colidem as antenas em alta velocidade ( $\approx 5s$ ). Antenação rápida também ocorreu no resto do corpo, em que uma operária rapidamente antena o tórax ou gáster de outra. Estas duas aproximações muitas vezes levaram a duelos antenais, à semelhança do ato descrito para *O. brunneus* (Powell e Tschinkel 1999).

Os atos comportamentais mais comuns foram a imobilidade e movimentos em repouso, seguidos de auto-grooming e o caminhar (Tabela I). Diferentemente das outras colônias, na colônia C, não houve a execução do grooming. Dentro de cada subdivisão de comportamento (movimentos, comportamentos individuais e tarefas) imobilidade, auto-grooming e alimentação, e cuidado com a prole foram os comportamentos mais comuns (Tabela I). Relativo às zonas espaciais, a segunda câmara, correspondente à zona reprodutiva, foi o espaço mais utilizado pelas formigas (75%), seguido da primeira câmara (21%) e à zona de forrageio/patrolha (1,4%), sendo o restante indefinido (3,6%). Em relação à posição da mandíbula, a mandíbula fechada (54%) em comparação com a mandíbula aberta (46%) foi mais utilizada.

Tabela I. Atos comportamentais (Movimentos, Comportamentos individuais e Tarefas) de *Odontomachus chelifer* durante 30h de observação<sup>a</sup>.

	Comportamento	Número e Frequência
Movimentos	Imobilidade	4159 (70,28)
	Movimentos de apêndices em repouso	565 (9,54)
	Caminhando	238 (4,02)

Tabela I. Atos comportamentais (Movimentos, Comportamentos individuais e Tarefas) de *Odontomachus chelifer* durante 30h de observação<sup>a</sup>.

	Comportamento	Número e Frequência
Comportamentos individuais	Auto-grooming	270 (4,56)
	Alimentação	199 (3,36)
	Antenação	14 (0,23)
	Sendo antenado	3 (0,05)
	Levando grooming	57 (0,96)
Tarefas	Cuidado com a prole	217 (3,67)
	Forrageio/patrolha	70 (1,18)
	Grooming	69 (1,16)
	Carregando prole	37 (0,62)
	Carregando detritos	12 (0,20)
	Carregando alimentos	5 (0,10)
	Transporte de adultos	2 (0,03)

<sup>a</sup>O número de vezes que cada comportamento foi observado, junto com o número de vezes que cada ato foi executado e sua respectiva frequência relativa (em parênteses).

### 3.2 Índices de divisão de trabalho

Ocorreram diferenças entre os DOLs das colônias (Tabela II), porém, os padrões individuais de especialização permaneceram em redundância (Figura 2).

Tabela II. Índices de divisão de trabalho para *Odontomachus chelifer*.

Colônias	Nº de tarefas	N	DOL <sub>operárias</sub>	DOL <sub>tarefas</sub>
<i>Odontomachus chelifer</i>				
Colônia A	7	59	0,26	0,70
Colônia B	6	29	0,53	0,82
Colônia C	5	6	0,34	0,51
Todas as colônias	7	94	0,37 (0,13) <sup>a</sup>	0,67 (0,15) <sup>a</sup>

<sup>a</sup>Os DOLs para todas as colônias são respectivos à média dos dados obtidos pela colônia A, B, e C, acompanhados pelo desvio padrão em parênteses.

O DOL<sub>operárias</sub> individual mostrou que 72,4% de todas as operárias tiveram algum tipo de especialização (Figura 2), no entanto, sem diferenças significativas entre elas (Todas as colônias -  $G_{(93)} = <0,0001$ ;  $P=1$ ). Também, dentro das colônias, não houve diferenças significativas entre as especializações dos indivíduos, com a frequência de operárias com especialização sendo 47,4% na Colônia A, 72,4% na Colônia B e 83,3% na Colônia C (Colônia A -  $G_{(58)} = P<0,0001$ ;  $P=1$ ; Colônia B -  $G_{(28)} = <0,0001$ ;  $P=1$ ; Colônia C -  $G_{(5)} = 0,19$ ;  $P=0,99$ ).

O DOL<sub>tarefas</sub> individual não demonstrou diferenças significativas entre as tarefas nas colônias (Figura 2), sendo cuidado com a prole (24,3%) a tarefa com maior especialização entre as operárias (todas as colônias -  $G_{(6)} = 0,43$ ;  $P=0,99$ ). Na colônia A e B o grooming (25% e 24,1%) e na colônia C carregamento de alimento (21,3%) foram as tarefas com a maior frequência (Colônia A -  $G_{(5)} = 0,22$ ;  $P=0,99$ . Colônia B -  $G_{(4)} = 0,31$ ;  $P=0,99$ ; Colônia C -  $G_{(3)} = 0,18$ ;  $P=0,98$ )

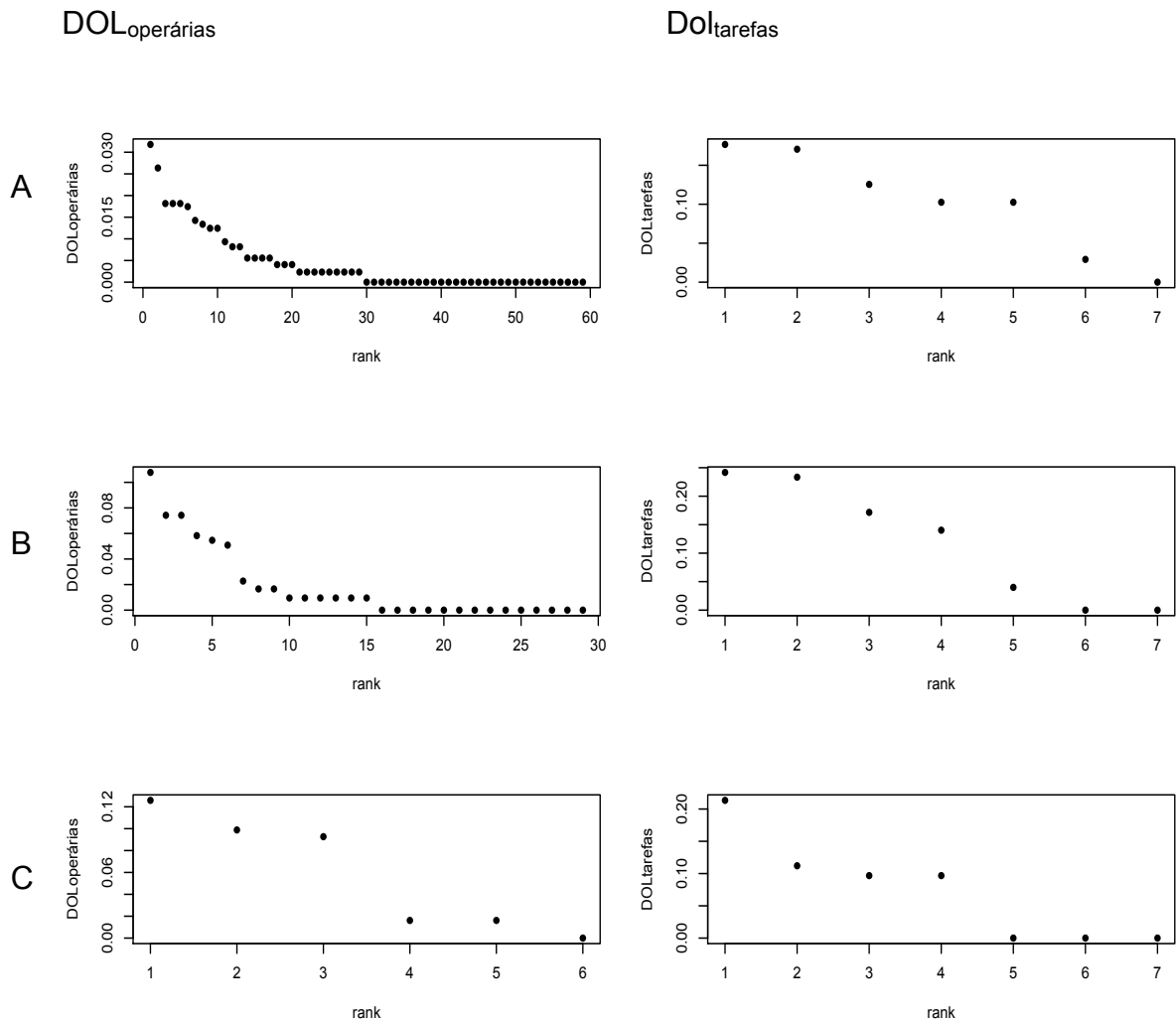


Figura 2.  $DOL_{operárias}$  e  $DOL_{tarefas}$  para *Odontomachus chelifer*. Cada linha representa respectivamente a colônia A, B e C em ordem de cima para baixo. O  $DOL_{operárias}$  se refere aos valores de DOL individuais de cada operária, e o  $DOL_{tarefas}$  se refere aos valores de DOL individuais de cada tarefa.

### 3.3 Interações e aninhamento das redes

Em geral, as Redes de Transição Comportamental (RTC) resultaram em 5816 interações e as Redes Individuais de Comportamento (RIC) resultaram em 5917 interações. As associações comportamentais mais frequentes e presentes em todas as colônias das redes RTC foram em média entre os atos de imobilidade e movimentação de apêndices durante o repouso do indivíduo (27,6%; Desvio Padrão - 13), imobilidade e caminhar (15,5%; Desvio Padrão - 3,9) e imobilidade e auto-



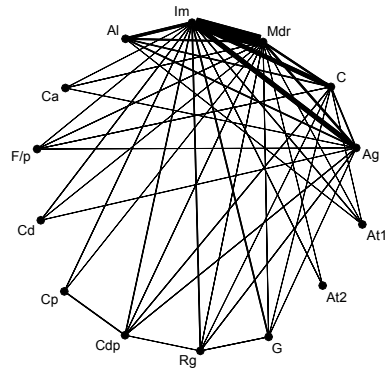
grooming (Im-Ag; 11,8%; Desvio Padrão - 5,7), porém não significativas se comparadas com as demais interações ( $G_{(1)}= 0,96$ ;  $P=0,32$ ) (Figura 3). Nas redes RIC, imobilidade foi a associação comportamental mais frequente (60,6%; Desvio Padrão - 21,3) entre os indivíduos e os comportamentos ( $G_{(1)}= 46$ ;  $P=0,04$ ) (Figura 4, 5 e 6).

As métricas de aninhamento mostraram resultados diferentes (Tabela III). A métrica WINE indicou que todas as redes RTC e RIC das colônias A, B e C foram significativamente aninhadas (Figura 7). A métrica WNODF não indicou aninhamento para todas as redes considerando atos comportamentais. As redes do RTC obtiveram na colônia A os três modelos corroborando de forma significativa para o padrão de aninhamento, na colônia B nenhum dos modelos nulos usados para comparação demonstrou significância e na colônia C apenas um dos modelos. Todas as redes RIC tiveram pelo menos 2 modelos comparativos demonstrando significância (Tabela III). Os mesmos resultados foram extraídos considerando somente as tarefas.

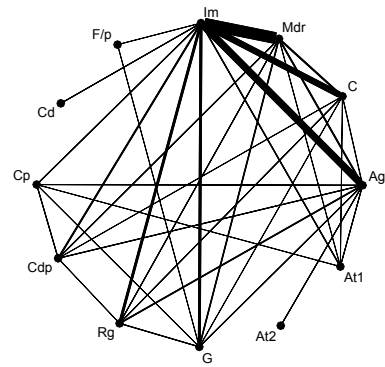
Figura 3 (Próxima página). Redes RTC de todas as associações comportamentais em cada colônia de *Odontomachus chelifer*. Redes de cada colônia em cada linha diferente (respectivamente em ordem decrescente, colônia A, B e C). Cada círculo representa um nodo e cada linha representa o peso da ligação, entre dois nodos, com a grossura da linha sendo proporcional ao peso calculado da frequência da interação entre estes.

## Redes RTC

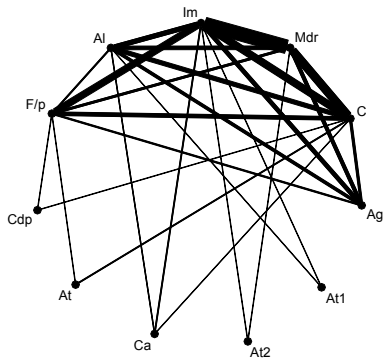
A



B



C



Colônia A

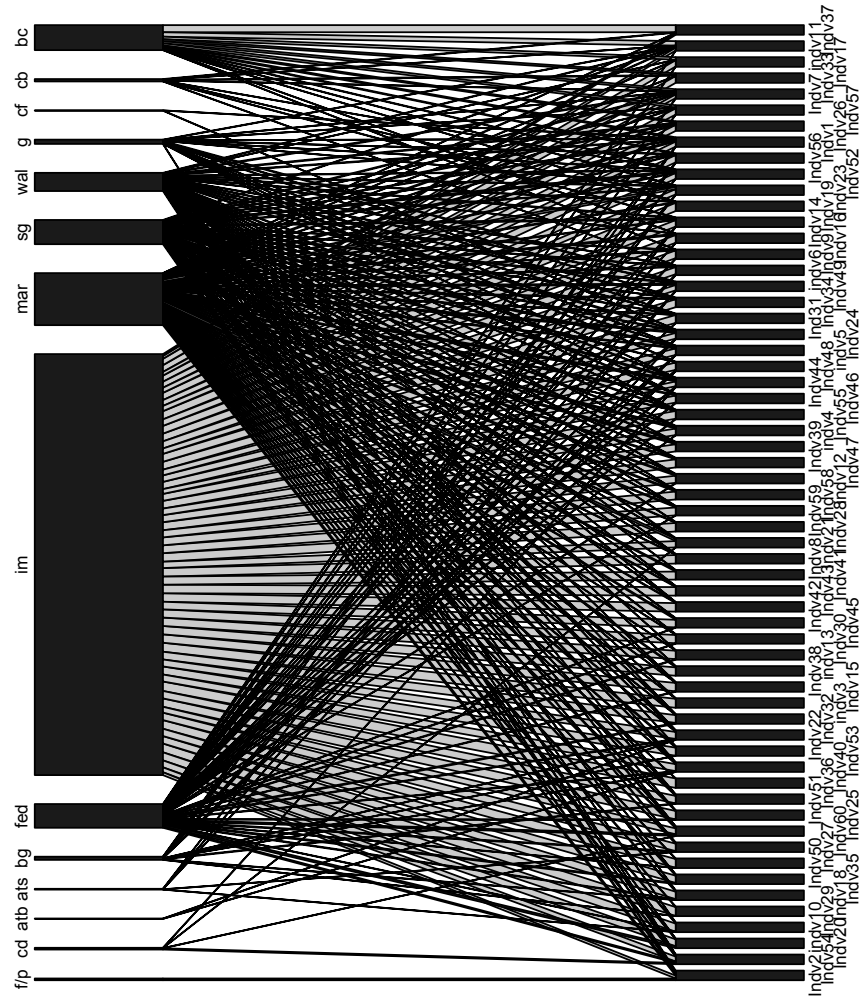


Figura 4. Grafo bipartido da Rede RIC da colônia A.

## Colônia B

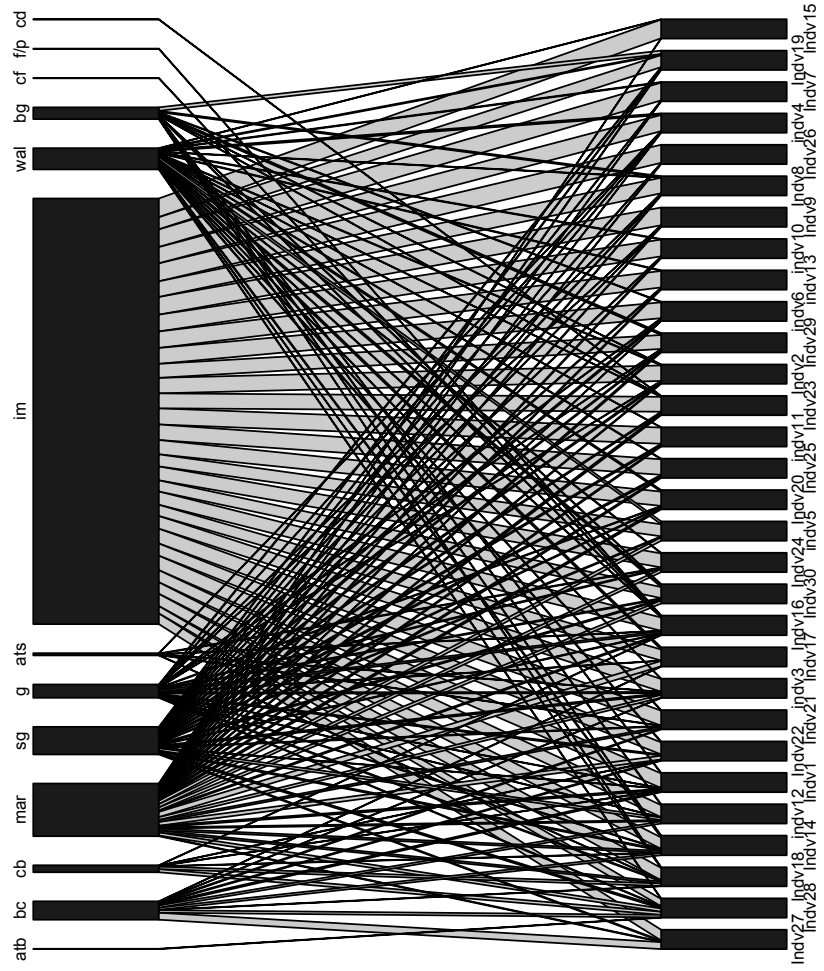


Figura 5. Grafo bipartido da Rede RIC da colônia B.

## Colônia C

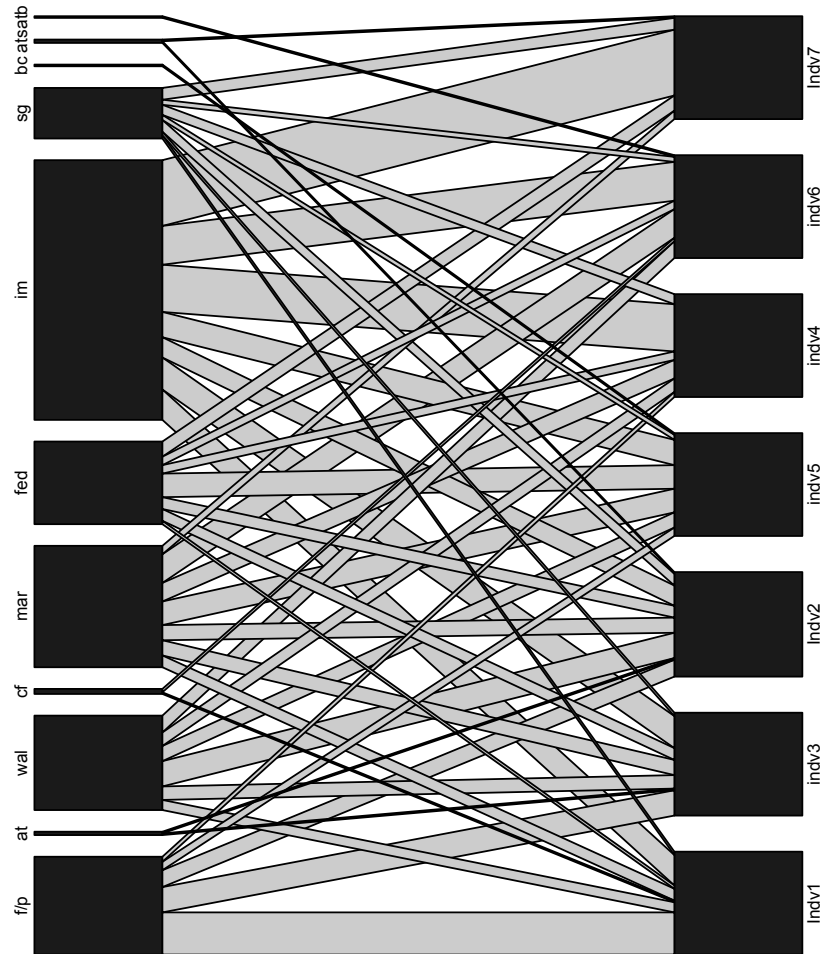


Figura 6. Grafo bipartido da Rede RIC da colônia C.

Tabela III. Valores e significância das métricas de aninhamento WINE e WNODF (para cada um dos modelos considerados).

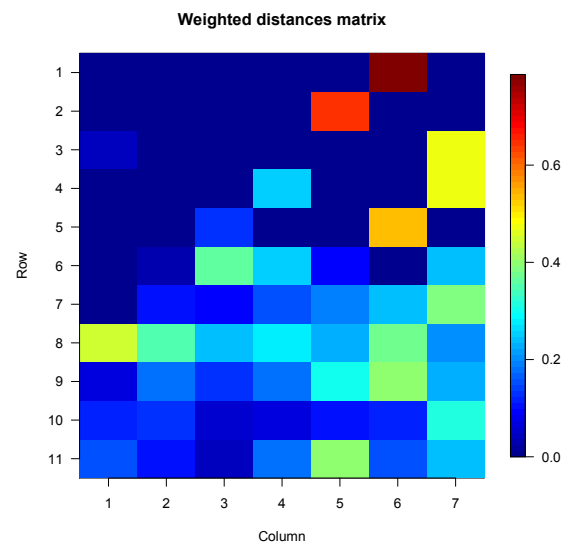
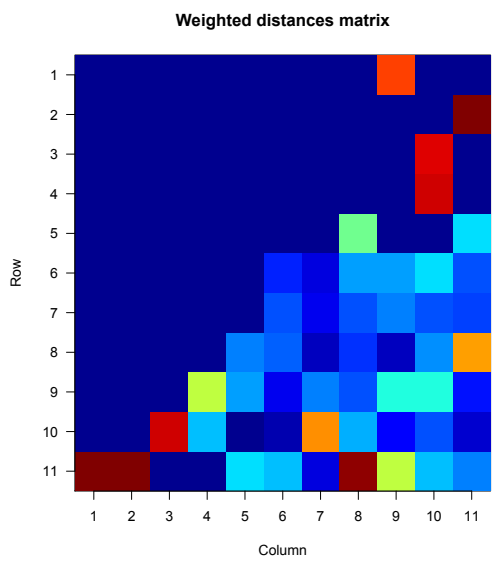
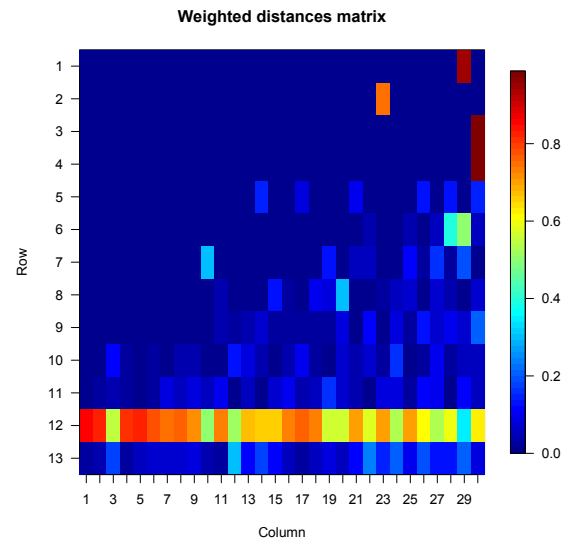
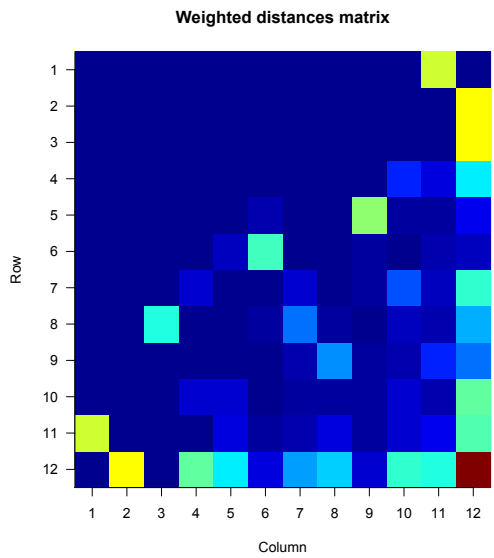
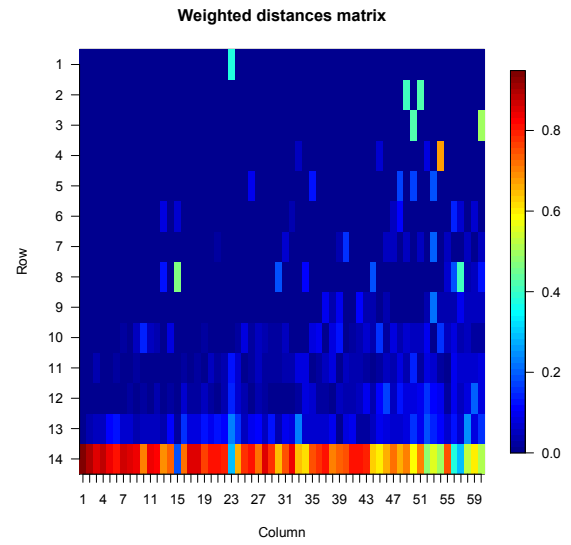
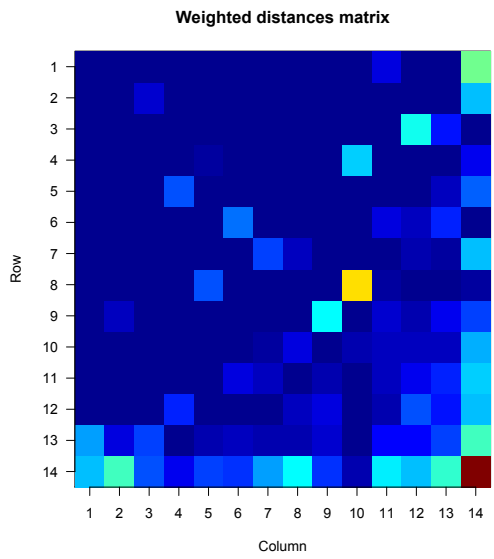
	Colônia A	Colônia A	Colônia B	Colônia B	Colônia C	Colônia C
	RTC	A RIC	RTC	RIC	RTC	RIC
WINE	0,5794369	0,828491	0,7016827	0,7377002	0,711989	0,2481285
z-score	5,883286	16,20227	5,523705	10,12683	6,369449	1,968326
P-valor	P<0,0001*	0*	P<0,0001*	0*	P<0,0001*	0,02*
WNODF	53,58	29,79	64,64	34,29	65,15	50,02
aa <sup>1</sup>						
z-score	4,12	0,95	7,64	2,02	8,44	131
P-valor	P<0,0001*	0,29	0,24	0,02*	0,07	0,05*
WNODF	53,58	29,79	64,64	34,29	65,15	50,02
rc <sup>2</sup>						
z-score	4,72	3,24	7,94	3,64	8,51	0,93
P-valor	0,0003*	0,0005*	0,39	0,0001*	0,17	0,17
WNODF	53,58	29,79	64,64	34,29	65,15	50,02
ss <sup>3</sup>						
z-score	8,03	2,03	9,22	2,92	9,22	0,30
P-valor	0,04*	0,02*	0,28	0,001*	0,28	P<0,0001*

O asterisco (\*) indica valores significativos e cada cor é correspondente a uma colônia diferente. O valor é considerado significativo se  $P \leq 0,05$ . Os modelos  $aa^1$ ,  $rc^2$  e  $ss^3$  estão descritos nos métodos.

Figura 7 (Próxima Página). Aninhamento pelo algoritmo WINE das redes RTC e RIC. Estes valores provêm uma medida de contribuição para cada interação (*link*) para o aninhamento total nas matrizes condensadas de cada colônia. Na gradação de cores, células vermelhas tem os pesos mais altos na rede e as células azuis possuem os pesos mais baixos. Colônias A, B e C em ordem de cima para baixo, coluna esquerda redes do tipo RTC e coluna direita redes do tipo RIC.

### RTC – WINE

### RIC – WINE



## 4 DISCUSSÃO

Os resultados indicam que em *Odontomachus chelifer*, apesar de um conjunto de operárias executarem as tarefas, não existem diferenças de especialização significativas, mesmo se compararmos os indivíduos de todas as colônias diretamente. Contudo, algumas pressuposições teóricas assumem que elites e indivíduos-chave são responsáveis pela maior eficácia na realização de tarefas (Hölldobler e Wilson 1990; Robson e Traniello 1999). O alto espectro de diferenças em organização social e complexidade morfológica das formigas prevê diferenças na execução de tarefas dentro e entre espécies (Oster e Wilson 1978; Anderson e McShea 2001). Os resultados deste estudo demonstram que o sucesso ecológico de *Odontomachus chelifer* não é devido a esta espécie utilizar grupos significativos de indivíduos com alto nível de especialização, se comparado com as outras operárias.

Evidências sugerem que especialização não é sinônimo de melhor desempenho individual em *Temnothorax albipennis* (Dornhaus et al. 2008). Na verdade é possível que uma divisão de trabalho parcial seja mais importante em sistemas sociais (D’Orazio e White 2007). Através de modelos, D’Orazio e White (2007) demonstraram que os erros cometidos por generalistas são poucos se comparados com o sucesso do grupo em geral. A existência de generalistas (e.g. operárias que realizam diversas tarefas, mas sem especialização) pode ser uma característica fundamental de muitos sistemas biológicos que possuem algum tipo de divisão de trabalho. No nível do grupo ou coletivo, pode ser vantajoso a existência de generalistas, mesmo ao custo da não existência de maior especialização. Outro exemplo se observa em sociedades humanas, nas quais densidades populacionais altas podem intensificar a competição e assim a estrutura



social, seguida pela alteração na divisão de trabalho (Bird e O'Connell 2006).

As formigas mais primitivas, em geral, como as *Odontomachus*, possuem *ranks* de rainhas e operárias (Bourke e Franks 1995; Monnin e Ratniecks 2001). Este comportamento social, provavelmente oriundo de uma relação de parentesco mais baixo, resulta em menor capacidade de interação apaziguadora entre formigas subordinadas e dominantes, por exemplo, através da ausência de trofalaxia (Powell e Tschinkel 1999). Isto faz com que ocorra maior conflito e conseqüentemente menor capacidade de colaboração, podendo resultar em poucas operárias que se tornam muito especializadas, sendo subjugadas pelas outras, um possível fenômeno relacionado a espécies de formigas com esta característica primitiva.

Os processos de suscetibilidade dos indivíduos a determinados comportamentos e como ocorre a determinação da realização de tarefas é um dos pilares do estudo da divisão de trabalho (Beshers e Fewell 2001). Uma das visões mais aceitas atualmente é que as interações entre os indivíduos são responsáveis pela alocação de tarefas (Gordon 2010). Powell e Tschinkel (1999) demonstraram que em *O. brunneus* a alocação de tarefas provavelmente se baseia em interações de dominância, através da antenação e grooming. Comportamento similar ocorre em diversos gêneros de formigas e parece ser especialmente comum em grupos primitivos (e.g. Cole 1981; Ito e Higashi 1991; Ito 1993; Peeters 1993; Heinze et al. 1994; Heinze e Hölldobler 1995; Heinze et al. 1997). Powell e Tschinkel (1999) observaram em *O. brunneus* que, dependendo das necessidades da colônia, poderia ocorrer realocação de operárias. Por exemplo, durante ausência de alimento, a taxa de interação e o nível de agressão em *O. brunneus* aumentou significativamente, o que alocou operárias para a zona de forrageio/patrolha. Estas interações de dominância também foram observadas neste trabalho, embora não tenham sido o nosso enfoque no momento.

A resiliência da inatividade dos indivíduos *per se* pode ser importante para a estabilidade da colônia, onde certos comportamentos não se baseiam em apenas algumas operárias, já que estas poderiam ser substituídas rapidamente pelas outras se caracterizando como operárias reservas (Hölldobler e Wilson 1990). Até onde existem informações, a aparentemente inatividade é um comportamento comum em diversas espécies de formigas (Lindauer 1952; Herbers 1983; Cole 1986; Schmid-Hempel 1990), e em *O. chelifer* imobilidade é o comportamento mais presente em todos os indivíduos analisados. As associações comportamentais indicam uma grande percentagem de interações entre a imobilidade e o auto-grooming. Isto é interessante porque é previsto que ocorra renovação de cutículas de hidrocarboneto durante o auto-grooming, e por isso a formiga se limparia para renovar e reforçar seu papel na colônia (Gordon 2010). Hölldobler e Wilson (1990) enfatizaram que comportamentos com um maior número de interações entre estes caracterizariam um papel dentro da colônia, independente de que os atos sejam muito diferentes. Devido a estas suposições, as interações entre os atos de imobilidade e auto-grooming em *O. chelifer* podem ser fatores importantes e interligados na organização das colônias.

As redes de associações entre indivíduos e comportamentos (redes do tipo RIC) se mostraram com maior chance de estarem com padrões reais de aninhamento, isto indica que alguns indivíduos realizam um subconjunto de comportamentos e tarefas de modo mais intenso. Este padrão pode estar relacionado a uma maior robustez e estabilidade na execução de tarefas por algumas operárias com comportamento diferenciado, como o que ocorre para sistemas ecológicos em diversas situações (Bastola et al. 2009). Através deste ponto de estabilidade oriundo de alguns indivíduos, as outras operárias poderiam ser capazes de se adaptar as flutuações de necessidades da colônia, utilizando-se de

plasticidade comportamental. Embora as operárias se concentrem na execução de alguns comportamentos, principalmente referentes à movimentação, auto-grooming e ao cuidado com a prole, novos comportamentos seriam capazes de serem executados caso ocorresse necessidade. Este tipo de fenômeno é previsto por alguns modelos em que as formigas respondem a estímulos variados para realizar determinados comportamentos (Wilson, 1985; Robinson, 1987<sup>a</sup>, 1987<sup>b</sup>, 1992; Robinson e Page, 1988; Calabi, 1988; Detrain et al. 1988; Detrain e Pasteels, 1991, 1992; Page e Robinson, 1991; Bonabeau et al. 1996).

As redes do tipo RTC não demonstraram padrão de aninhamento significativo, os comportamentos em geral provavelmente não possuem uma ordem de associação comportamental entre si, e nem quando são consideradas somente as tarefas, sendo concordante com um padrão generalista. O uso do aninhamento se mostrou uma interessante ferramenta na análise da divisão de trabalho, porque corrobora com as informações obtidas pelos índices DOL e aliada à execução de atos comportamentais, mostra os padrões de organização de comportamentos na colônia.

Em geral, os resultados corroboram para que se possa sugerir que movimentos, imobilidade e auto-grooming sejam fatores importantes para a realização das tarefas. Grande parte da colônia permanece em um padrão generalista, provavelmente com poucos indivíduos podendo atuar de uma forma mais intensa, e estes últimos caracterizando-se como indivíduos-chave.

## REFERÊNCIAS

- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr PR, Loyola RD, Ulrich W. 2008. **A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement.** *Oikos* 117:1227–1239.
- Almeida-Neto M, Ulrich W. 2011. **A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices.** *Environm Modell Softw* 26:173–178.
- Anderson C, Ratnieks FLW, Feener D Jr. 1999. **Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency.** *Am Nat* 154:521–535.
- Anderson C, Ratnieks FLW. 2000. **Task partitioning in insect societies: novel situations.** *Insect Soc* 47:198–199.
- Anderson C, Franks NR, 2001. **Teams in animal societies.** *Behav Ecol* 12:534–540.
- Anderson C, McShea DW. 2001. **Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies.** *Biol. Rev* 76:211–237.
- Arantes, JFP. Rodrigues PAP, Tannure-Nascimento IC, Nascimento FS. 2008. **Divisão do trabalho e flexibilidade comportamental entre operárias de *Odontomachus bauri* Emery, 1881 ( Formicidae, Ponerinae ).** *Revista Bras Zool* 10:20-27.
- Atmar W, Patterson BD. 1993. **The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat.** *Oecologia* 96:373–382.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. **The nested assembly of plant-animal mutualistic networks.** *Proc Natl Acad Sci* 100:9383–9387.

- Bastolla U, Fortuna M, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J. 2009. **The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity.** *Nature* 458: 1018–1020.
- Bhadra A, Jordan F, Sumana A, Deshpande SA, Gadagkar R. 2009. **A comparative social network analysis of wasp colonies and classrooms: linking network structure to functioning.** *Ecol Complex* 6:48–55.
- Bhatkar A, Whitcomb WH. 1970. **Artificial diet for rearing various species of ants.** *Fla. Entomol* 53: 229–323.
- Beshers SN, Fewell JH. 2001. **Models of division of labor in social insects.** *Annu Rev Entomol* 46:413–440.
- Bird DW, O'Connell JF. **Behavioral ecology and archaeology.** 2006. *J Archaeol Res* 14:143–188.
- Bonabeau EG, Theraulaz, Deneubourg JL. 1996. **Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect societies.** *Proc Roy Soc Lond B.* 263:1565–1569.
- Bourke AFG, Franks NR. **Social evolution in Ants.** 1995. Nova Jersey: Princeton University Press.
- Brandão CRF. 1983. **Sequential ethograms along colony development of *Odontomachus affinis* Guérin (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).** *Insect Soc* 30:193–203.
- Brown WL JR. 1976. **Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachini. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*.** *Stud. Entomol.* 19:67–

171.

Calabi P. 1988. **Behavioral flexibility in Hymenoptera: a re-examination of the concept of caste.** In *Advances in Myrmecology*, ed. JC Trager 237–58. Leiden: Brill.

Cole BJ. 1981. **Dominance hierarchies in *Leptothorax* ants.** *Science* 212:83–84.

Cole, B. 1986. **The social behavior of *Leptothorax allardycei* (Hymenoptera, Formicidae): time budgets and the evolution of worker reproduction.** *Behav Ecol Sociobiol* 18:165–173.

Collignon B, Detrain C. 2011. **Distributed leadership and adaptive decision making in the ant *Tetramorium caespitum*.** *Proc R Soc Lond B* 277:1267–1273.

Corso GA, De Araujo Almeida, AIL, De Almeida AM. 2008. **A new nestedness estimator in community networks.** *arXiv:0803.0007* 1:1 –16.

D’Orazio AE, Waite TA. 2007. **Incomplete division of labor: Error-prone multitaskers coexist with specialists.** *J Theoret Biol* 250:449–460.

Detrain C, Pasteels JM. 1991. **Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl) (Hymenoptera, Myrmicinae).** *J Insect Behav* 4:157–76.

Detrain C, Pasteels JM. 1992. **Caste polyethism and collective defense in the ant, *Pheidole pallidula*: the outcome of quantitative differences in recruitment.** *Behav Ecol Sociobiol.* 29:405–12.

Dornhaus A, Holley JA, Pook V, Worswick G, Franks N. 2008. **Why do not all workers work? Colony size and workload during emigrations in the ant *Temnothorax albipennis*.** *Behav Ecol Sociobiol.* 63:43–51.

Dornhaus A. 2008. **Specialization does not predict individual performance in an ant.** *PLoS Biol.* 6:e285.

Dornhaus A, Holley JA, Franks NR. 2009. **Larger colonies do not have more specialized workers in the ant.** *Behav. Eco.* 20:922–929.

Franks NR, Bryant S, Griffiths R, Hemerik L. 1990. **Synchronization of the behavior within the nests of the ant *Leptothorax acervorum* - I. Discovering the phenomenon and its relation to the level of starvation.** *Bull Math Biol* 52:597–612.

Galeano J, Pastor JM, Iriando JM. 2008. **Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices.** arXiv 0808.3397.1:1–4. [physics.bio-ph].

Gamboa GJ, Stump KA. 1996. **The timing of conflict and cooperation among cofoundresses of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae).** *Can J Zool* 74:70–74.

Gordon DM. 2010. **Ant encounters: interaction networks and colony behavior.** Princeton University Press, 167.

Gorelick R, Bertram SM, Killeen PR, Fewell JH. 2004. **Normalized mutual entropy in biology: quantifying division of labor.** *Am Nat* 164:677–682.

Gorelick R. 2006. **Combining richness and abundance into a single diversity index using matrix analogues of Shannon's and Simpson's indices.** *Ecography* 29: 525–530.

Gorelick R, Bertram SM. 2007. **Quantifying division of labor: borrowing tools from sociology, sociobiology, information theory, landscape ecology, and biogeography.** *Insect. Soc.* 54, 105–112.

Grimaldi D, Agosti D. 2000. **The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: comment.** *Can Entom* 132:691–693.

Hart L, Tschinkel W. 2011. **A seasonal natural history of the ant, *Odontomachus brunneus*.** *Insect. Soc.* 1-10. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s00040-011-0186-6>.

Herbers, JM. **Social organization in *Leptothorax longispinosus* Mayer 1983.** Anim Behav. 31:759–771.

Heinze J, Hölldobler B, Peeters C. 1994. **Conflict and cooperation in ant societies.** Naturwissenschaften. 81:489–497.

Heinze, J, Hölldobler, B. 1995. **Thelytokous parthenogenesis and dominance hierarchies in the ponerine ant, *Platythyrea punctata*.** Naturwissenschaften. 82:40–41.

Heinze J, Puchinger W, Hölldobler B. 1997. **Worker reproduction and social hierarchies in *Leptothorax* ants.** Anim Behav. 54: 849–864.

Herbers JM. 1983. **Social organization in *Leptothorax* ants: within and between species patterns.** Psyche. 90:361–386.

Holbrook CT, Clark RM, Jeanson R, Bertram SM, Kukuk PF, Fewell JH. 2009. **Emergence and consequences of division of labor in associations of normally solitary sweat bees.** Ethology. 115:301–310.

Holbrook CT, Barden PM, Fewell, JH. 2011. **Division of labor increases with colony size in the harvester ant *Pogonomyrmex californicus*.** Behav. Ecol. Sociobiol. 22:960–966.

Hölldobler B, Wilson, EO. 1990. **The ants.** Cambridge: Harvard University.

Hurd C, Nordheim E, Jeanne R. 2003. **Elite workers and the colony-level pattern of labor division in the yellowjacket wasp, *vespula germanica*.** Behaviour. 140:827–845.



Jandt JM, Huang E, Dornhaus A. 2009. **Weak specialization of workers inside a bumble bee (*Bombus impatiens*) nest.** Behav. Ecol. Sociobiol. 63:1829–1836.

Jeanson R, Kukuk PF, Fewell JH. 2005. **Emergence of division of labour in halictine bees: contributions of social interactions and behavioural variance.** Anim Behav. 70:1183–1193.

Jeanson R, Clark RM, Holbrook, CT, Bertram SM, Fewell JH, Kukuk PF. 2008. **Division of labour and socially induced changes in response thresholds in associations of solitary halictine bees.** Anim. Behav. 76:593–602.

Jeanson R, Fewell JH. 2008. **Influence of the social context on division of labor in ant foundress associations.** Behav. Ecol. 19:567–574.

Julian GE, Cahan S. 1999. **Undertaking specialization in the desert leaf-cutter ant *Acromyrmex versicolor*.** Anim. Behav. 58:437–440.

Latreille, P. A. 1804. **Tableau méthodique des insectes. Classe huitième. Insectes, Insecta.** Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle 24:129–200.

Lindauer M. 1952. **Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat.** Z. Vergl. Psychol. 36:299–345

Maynard Smith J, Szathmáry E. 1997. **The Major Transitions in Evolution.** New York: Oxford University Press.

Modlmeier AP, Foitzik S. 2011. **Productivity increases with variation in aggression among group members in *Temnothorax* ants.** Behavi. Ecol. 22:1026–1032.

Monnin T, Ratnieks FLW. 2001. **Policing in queenless ponerine ants.** Behav Ecol Sociobiol. 50:97–108.

Naug D. 2008. **Structure of the social network and its influence on transmission dynamics in a honeybee colony.** Behav Ecol Sociobiol 62:1719–1725.

Naug D. 2009. **Structure and resilience of the social network as a function of colony size in social insects.** Behav Ecol Sociobiol. 63:1023–1028.

Núñez JLÁ, Naya M, Calgano-Pissareli MP, Otero LD. 2011. **Behaviour of *Odontomachus chelifer* (Latreille) (Formicidae: Ponerinae) Feeding on Sugary Liquids.** J Insect Behav. 24:220–229.

Oster G, Wilson EO. 2009. **Caste and Ecology in the Social Insects.** Nova Jersey: Princeton University Press, 1978. Ann Entomol Soc Am. 102:1151–1157.

Page RE, Robinson GE. 1991. **The genetics of division of labor in honey bee colonies.** Adv. Insect Physiol. 23:118–163.

Patek, SN, Baio JE, Fisher BL, Suarez AV. 2006. **Multifunctionality and mechanical origins: ballistic jaw propulsion in trap-jaw ants.** Proceedings of the National Academy of Sciences 104:12787–12792.

Peeters C. 1993. **Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens.** In: *Queen Number and Sociality in Insects* (Ed. por L. Keller). 234–261. New York: Oxford University Press.

Powell S, Tschinkel WR. 1999. **Ritualized conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants.** Anim. Behav 58:965–972.

R Development Core Team. 2009. **R: A language and environment for statistical computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL <http://www.R-project.org>.

Raimundo RL, Freitas AV, Oliveira PS. 2009. **Seasonal Patterns in Activity**

**Rhythm and Foraging Ecology in the Neotropical Forest-Dwelling Ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae: Ponerinae).** Ann Entomol Soc Am. 102:1151–1157.

Ratnieks FLW, Anderson C. 1999. **Task partitioning in insect societies.** Insect. Soc 46:95–10.

Robinson GE. 1987<sup>a</sup>. **Modulation of alarm pheromone perception in the honey bee - evidence for division of labor based on hormonally regulated response thresholds.** J Comp Physiol A. 160:613–19.

Robinson GE. 1987<sup>b</sup>. **Regulation of honeybee age polyethism by juvenile hormone.** Behav. Ecol Sociobiol. 20:329–338.

Robinson GE. 1992. **Regulation of division of labor in insect societies.** Annu. Rev. Entomol. 37:637–665.

Robinson GE, Page RE. 1995. **Genotypic constraints on plasticity for corpse removal in honey bee colonies.** Anim Behav 49:867–876.

Robinson SK, Traniello JFA. 1999. **Key individuals and the organization of labor in ants**, em: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM. (Eds.), Information processing in social insects, Birkhäuser, Berlin, 239–259.

Schmid-Hempel P. 1990. **Reproductive competition and the evolution of work load in social insects.** Am Nat 135:501–526.

Sendova-Franks AB, Franks NR. 1999. **Self-Assembly, Self-organization and Division of Labour.** Phil Trans R Soc Lond B 354:1395–1405.

Sendova-Franks AB, Hayward RK, Wulf B, Klimek T, James R Planqué R, Britton NF, Franks NR. 2010. **Emergency networking: famine relief in ant colonies.** Anim Behav 79:473–485.

Solé RV, Goodwin B. 2001. **Signs of life: How complexity pervades biology.** New

York: Basic Books.

Spagna JC, Vakis AI, Schmidt CA, Patek SN, Tsutsui ND, Suarez AV. 2008. **Phylogeny, scaling, and the generation of extreme forces in trap-jaw ants.** *J Exp Biol* 211: 2358–2368.

Sudd JH 1967. **An Introduction to the Behaviour of Ants.** London: Arnold.

Traniello JFA, Rosengaus RB. 1997. **Ecology, evolution and division of labour in social ants.** *Anim Behav* 53:209–213.

Wey T, Blumstein DT, Shen W, Jordán F. 2008. **Social Networks analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of eusociality.** *Anim Behav* 75:333–344.

Wilson EO. 1971. **The insect societies.** Harvard University Press, Cambridge.

Wilson EO. 1976. **Behavioral discretization and the number of castes in an ant species.** *Behav Ecol Sociobiol* 1:141–154.

Wilson EO. 1978. **Division of labor in fire ants based on physical castes (Hymenoptera: Formicidae: Solenopsis).** *J. of Kans. Entomol Soc* 51:615–636.

Wilson EO. 1985. **The sociogenesis of insect colonies.** *Science* 228:1489–1495.

Wilson E. O. 1987. **Causes of ecological success: the case of ants.** *J of Anim Ecol* 56:1–9.

Wilson EO. 1988. **The current state of biological diversity.** In E.O. Wilson (ed). *Biodiversity.* Nacional Academy Press, Washington, DC. 521:3–18.

Worthen WB, Rohde K. 1996. **Nested subset analyses of colonization-dominated communities: Metazoan ectoparasites of marine fishes.** *Oikos* 75:471–478.