



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

SÉRGIO HELANO BARBOSA CAPISTRANO

**ANÁLISE DA PERSONALIDADE E FORMAÇÃO DE HIERARQUIA DE
DOMINÂNCIA EM GRUPOS DE FORRAGEADORAS NAS FORMIGAS *Dinoponera*
quadriceps (FORMICIDAE: PONERINAE)**

**FORTALEZA
2017**

SÉRGIO HELANO BARBOSA CAPISTRANO

**ANÁLISE DA PERSONALIDADE E FORMAÇÃO DE HIERARQUIA DE
DOMINÂNCIA EM GRUPOS DE FORRAGEADORAS NAS FORMIGAS *Dinoponera*
quadriceps (FORMICIDAE: PONERINAE)**

Monografia apresentada ao curso de Ciências Biológicas do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do Título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette.

FORTALEZA

2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

C242a Capistrano, Sérgio Helano Barbosa.
Análise da personalidade e formação de hierarquia de dominância em grupos de forrageadoras nas formigas *Dinoponera quadriceps* (Formicidae: Ponerinae) / Sérgio Helano Barbosa Capistrano. – 2017.
37 f. : il. color.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2017.

Orientação: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette.

1. Personalidade. 2. Forrageadoras. 3. Hierarquia de dominância. 4. Plasticidade comportamental. 5. Insetos sociais. I. Título.

CDD 570

SÉRGIO HELANO BARBOSA CAPISTRANO

ANÁLISE DA PERSONALIDADE E FORMAÇÃO DE HIERARQUIA DE DOMINÂNCIA
EM GRUPOS DE FORRAGEADORAS NAS FORMIGAS *Dinoponera quadriceps*
(FORMICIDAE: PONERINAE)

Monografia apresentada ao curso de Ciências Biológicas do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção de Título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette.

Aprovado em: 15 / 12 / 2017.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Paulo Cascon
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Christiana Mara de Assis Faria
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Al Demiurgo, Mónada y Ser Primordial de la vida
A mi abuela Geraldina, mis familiares y a todas
hormigas que hicieron parte deste estudio.

AGRADECIMENTOS

Agradezco a mi *household*, por todo apoyo que me dieron desde el comienzo hasta el fin de ese grado. Me devoté y me devoto todos los días para un día retribuir todo soporte que me dieron, a pesar de los pesares. Um agradecimento especial a minha avó Geraldina e meu irmão Régis, minha mãe Sílvia, meu tio Carlos e minha tia Carmelita ¡Gracias totales!

Inspira-me o deleite da mais Graciosa Flor, Élide Almeida, sua ternura, sua paciência, sua companhia, todos os ensinamentos – os gastronômicos, em especial. Agradeço pelos momentos que podemos compartilhar juntos. ¡¡TKM, Chiquilla!!

Agradeço ao mentor dessa pesquisa, Prof. Dr. Lorenzo Zanette, pela orientação, pelos aprendizados, pela paciência e confiança no meu potencial para que conseguíssemos gerar esse precioso fruto.

Agradeço a minha amiga Márcia Cristina pelas brincadeiras, pela companhia, nas coletas, no laboratório, pela assistência nas análises estatísticas e na escrita desse trabalho. Você foi formidável para o sucesso desse estudo.

Sou grato ao meu amigo Clóvis Firmino, o precursor desse estudo, por tudo que me ensinou, por *nuestras charlas*, pelo companheirismo e pela herança dessa bela pesquisa que tive o imenso prazer de finalizar. Que logo possamos elaborar e publicar esse artigo A2 pra cima.

Manifesto minha gratidão aos meus colegas de laboratório, Raquel Costa, sem você eu ainda estava terminando os testes das primeiras subcolônias. Sua assessoria foi essencial para o andamento satisfatório das observações e dos testes. 대단히 감사합니다.. À Maria Carolina Silva, a “passarinhóloga” com quem compartilho o sangue azul cruzeirense e intermediou, juntamente com seu cortês pai, Sr. Wilmar Luís da Silva a realização de um dos momentos mais feliz da minha vida. Avante Cruzeiro Cabuloso!

Gratifico-me com Jozineudo Pinheiro, Diego Sales, Thor Tavares, Dayana Oliveira e *el don* Edson José pelos cafés, pelas conversas descontraídas ao longo desses anos no laboratório.

Agradeço imensamente a companhia da turma do Besteiras :D, aqueles que estiveram desde os primeiros semestres compartilhando as mesmas dores, mas também multiplicando sorrisos, festinhas e boas recordações. Onde também fiz grandes amizades, como a agradabilíssima Nágila Feitosa, a diligente Aline Sombra, a cinéfila Ingrid Mota, a nossa psicóloga Jamile Meira, a nossa conselheira Stela Maris, João Pedro, Karolina Vieira e por aí segue...

Aos amigos que de alguma forma me ajudaram e/ou inspiraram na elaboração e construção da minha formação e às trilhas sonoras de Ricardo Arjona, Gustavo Cerati, Andres Calamaro...

Agradeço também a equipe da Fazenda Experimental Vale do Curu, pela hospedagem, pelas coletas e apoio, durante os trabalhos de campo. À Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico – FUNCAP, pela bolsa de Iniciação Científica, com a qual pude custear essa pesquisa.

Ao professor Dr. Paulo Cascon e a Dra. Christiana Faria por terem gentilmente aceitado o convite para participar da banca examinadora e desde já sou grato pelas críticas e sugestões.

Por fim, dedico esse trabalho às dezenas de formigas que participaram de todos esses experimentos, e em especial, as 72 forrageadoras que foram até o final dos experimentos.

"A natureza se compõe em leis, estruturas e padrões, às vezes tão sutis, que são difíceis de perceber e analisar, mas nos possibilita perceber a maravilhosa e misteriosa realidade na qual estamos imersos." (SÉRGIO HELANO)

RESUMO

A formação de hierarquia de dominância, por meio de interações comportamentais, é uma estratégia oportuna diante dos conflitos que concernem ao modo de vida em grupo. Dessa ordenação social, designa-se a divisão de indivíduos para o forrageamento ou para a reprodução, logo influenciando no sucesso reprodutivo da colônia. Mecanismos individuais de plasticidade comportamental são propícios para o ajuste dos padrões de conduta. Porém, a dinâmica de sucessão destes perfis individuais de personalidade regulando o desenvolvimento de dominantes dentro da colônia ainda é pouco clara. Neste estudo, avaliamos a relação de mudanças nas dimensões de personalidade de subordinados com a formação de hierarquias, em subgrupos de forrageadoras desprovidos de dominantes. Usamos como modelo as formigas *Dinoponera quadriceps*, já que nesta espécie não existe dimorfismos entre castas e todos têm potencial para acasalar e/ou forragear, sendo a divisão hierárquica da colônia definida por interações entre as formigas. No geral, as forrageadoras que compuseram as hierarquias de dominância apresentaram consistências na personalidade similares com aquelas que permaneceram subordinadas, embora, quantitativamente, as forrageadoras fossem mais agressivas, mais ousadas, mais ativas e ligeiramente melhores exploradoras do que os indivíduos dominantes. A consistência dos níveis de personalidade nos indivíduos subordinados está relacionada com a relevância desses traços para a execução das atividades externas ao ninho que lhes são designadas. Propomos que o fato das dominantes formadas serem oriundas de conjuntos de forrageadores, das colônias matriz, favoreceu a consistência encontrada em três das quatro dimensões de personalidade estudadas. Esse resultado sugere que variações nas condições ambientais e/ou sociais podem influenciar os padrões de interações para a estruturação das hierarquias de dominância, ainda que esses tipos de comportamento não sejam consistentes ao longo do tempo e em diferentes contextos ou situações.

Palavras-chave: Personalidade; Forrageadoras; Hierarquia de dominância; Plasticidade comportamental; Insetos Sociais.

ABSTRACT

The structuring of dominance hierarchy, established by behavioral interactions, is a suitable strategy in face of conflicts, which is a feature of life in groups. From this social organization the division of individuals is set to foraging or breeding castes, thus influencing the fitness of the colony. Individual mechanisms of behavioral plasticity are favorable to adjust the performance patterns. However, how the dynamic elaboration of personality profiles regulates the development of dominant individuals within the colony is still unclear. In this study, we assessed the relation between shifts in subordinate's personality dimensions and the structuring of dominance hierarchies, in dominant less sub colonies of foragers. We used the ants *Dinoponera quadricaps* as model, because this specie lacks queen-worker dimorphism and they are totipotent to mate and/or forage, being the hierarchical division of the colony defined by the interplay among the ants. Overall, the ants that constituted the dominance hierarchies presented consistencies with those that remained subordinate, although, quantitatively, the foragers were more aggressive, bolder, more active and slightly better explorer than the dominants. The consistence in subordinates' personality levels is linked with the relevance of these traits to perform their activities outside the nest. We proposed the fact of that become dominants emerge from sets of foragers, in the matrix colonies, might provide the consistence found in three quarter of measured personality dimensions assessed. This result suggests that variations in environmental and/or social conditions can influence the interplay patterns to structuring dominance hierarchies, even though these kinds of behavior are not consistent over time and correlated across different contexts and situations.

Keywords: Personality; Workers; Dominance hierarchy; Behavioral Plasticity; Social Insects.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Comportamentos de dominância apresentados pelas formigas <i>D. quadriceps</i>	13
Figura 2 – Ilustração do primeiro teste de agressividade.....	15
Figura 3 – Ilustração do segundo teste de agressividade.....	16
Figura 4 – Ilustração do primeiro teste de atividade.....	16
Figura 5 – Ilustração do segundo teste de atividade.....	17
Figura 6 – Ilustração do teste de exploração.....	17
Figura 7 – Ilustração do primeiro teste de ousadia.....	18
Figura 8 – Ilustração do segundo teste de ousadia.....	19

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Estimativas de repetibilidade das dimensões de personalidade para cada posição do <i>ranking</i> da colônia.....	20
---	----

LISTA DE GRÁFICOS

Gráfico 1 – <i>Boxplot</i> do teste de agressividade.....	21
Gráfico 2 – <i>Boxplot</i> do teste de atividade.....	22
Gráfico 3 – <i>Boxplot</i> do teste de exploração.....	22
Gráfico 4 – <i>Boxplot</i> do teste de ousadia.....	23

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	7
2	MATERIAIS E MÉTODOS	11
2.1	<i>Dinoponera quadriceps</i>	11
2.2	Coleta e Manutenção das Colônias.....	11
2.3	Identificação das Forrageadoras	12
2.4	Separação das Forrageadoras e Formação das Subcolônias	13
2.5	Testes de Personalidade	14
2.5.1	Testes de Agressividade	14
2.5.2	Testes de Atividade	16
2.5.3	Teste de Exploração	17
2.5.4	Testes de Ousadia	18
2.6	Análises estatísticas	19
3	RESULTADOS.....	20
3.1	Repetibilidade dos comportamentos.....	20
3.2	Relação entre as dimensões de personalidade e as posições do <i>ranking</i>	21
4	DISCUSSÃO.....	23
5	CONCLUSÃO.....	26
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27

1. INTRODUÇÃO

A formação de hierarquias de dominância em alguns grupos de insetos eussociais é uma resposta efetiva perante as pressões impostas pelo modo de vida em grupo. Essa estruturação social é fundamental para a otimização funcional de uma colônia, garantindo divisão laboral, cooperação no cuidado parental, redução de conflitos e sucesso reprodutivo do grupo, entre outros benefícios (WILSON, 1975). A compreensão da dinâmica de formação de uma hierarquia de dominância através de um modelo primitivamente eussocial, isto é, cujos indivíduos são morfologicamente semelhantes e todos são totipotentes para acasalar e/ou forragear, parece conveniente para elucidar como a divisão operacional das colônias é influenciada por diferenças nos padrões comportamentais individuais.

Os insetos representam a classe de animais mais diversa da Terra, desempenhando importantes funções ecológicas, desde que colonizaram o ambiente terrestre no Siluriano, e a partir daí desenvolveram uma notável amplitude de hábitos, traços físicos, fisiológicos, organizacionais e comportamentais. Dentro dessa classe, algumas ordens desenvolveram estratégias de organização de sociedades com complexa coordenação, favorecendo seus respectivos sucessos ecológicos em muitos biótopos (WILSON, 1990). É destacável essa complexidade no crescimento da produtividade nas colônias, divisão e especialização do trabalho entre os membros da colônia, a coordenação funcional entre os indivíduos e o aperfeiçoamento de mecanismos de comunicação favorecendo a harmonia das organizações grupais, nos insetos sociais (OSTER & WILSON, 1978; MORITZ & SOUTHWICK, 1992; HOLLOBLER, 1995 apud CROIZER & PAMILO, 2003).

Uma sociedade de insetos pode ser composta de dezenas, milhares ou milhões de indivíduos, estruturando de pequenos agrupamentos até supercolônias com ninhos interconectados (HOLLOBLER & WILSON, 1990). A maioria dessas sociedades é formada por unidades familiares, compondo-se, geralmente, pela progênie e irmãos de uma fêmea reprodutora (COSTA & FITZGERALD, 1996). Os insetos diversificaram suas formas de coletivização em um espectro de sociabilidade que varia de espécies solitárias a eussociais (WILSON, 1971 apud PRICE et al., 2011). Os insetos eussociais evoluíram um tipo extremo de comportamento altruísta e estes se sobressaem por apresentarem cuidado cooperativo com a prole, possuírem castas estéreis e sobreposição de gerações, de modo que há convivência entre mãe e descendentes jovens e adultos (KREBS & DAVIES, 1997).

A estruturação das sociedades, em insetos, foi favorecida pelas pressões evolutivas devido às muitas vantagens propiciadas. Por exemplo, todos os membros da colônia puderam

ter ganhos no seu *fitness* através da aptidão reprodutiva inclusiva de um indivíduo, com parentesco próximo, que tem a função de gerar proles, preservando os genes do grupo na população (HAMILTON, 1964 apud DAVIES, KREBS & WEST, 2012). Isso é mais favorecido pela condição haplodiploide encontrada nos himenópteros, já que as operárias podem obter maior *fitness* ajudando na criação dos irmãos do que produzindo a própria prole (DAVIES, KREBS & WEST, 2012; RICKLEFS & RELYEA, 2014). Ademais, essas espécies sociais puderam aumentar sua produtividade - no nível de colônia - e dividir suas tarefas entre muitos indivíduos, garantindo que elas fossem feitas com maior rapidez e com menor produtividade *per capita* - por indivíduo - (KARSAI & WENZEL, 1998), como por exemplo, no trabalho coletivo das atividades de forrageamento e na busca de outros recursos. Assim como, na montagem de fortes defesas dos seus ninhos, na atuação em contendidas com outros animais e para construir e/ou expandir suas colônias com agilidade (PRICE et al., 2011). Entretanto, viver em grupo também traz custos, a eussocialidade é energeticamente custosa para a população, pois é necessário investir em prole não reprodutiva, em trabalho para construção de ninhos, na autodefesa e na proteção contra predadores e/ou competidores, além dos investimentos na resolução de conflitos para manter a eficiência da colônia e policiar membros "egoístas" que possam embarçar os benefícios do sucesso reprodutivo direto do grupo (ANDERSON & RATNIEKS, 1999; BOURKE, 1999; KARSAI & WENZEL, 1998; MONNIN, RATNIEKS & BRANDÃO, 2003).

Nessas sociedades, é comum os indivíduos competirem entre si por acesso a recursos transitórios e por prioridade a outros benefícios. Em tais condições, é vantajoso o estabelecimento de uma linha hierárquica e a divisão operacional do grupo entre os membros da colônia, porque as contendidas subsequentes serão rapidamente resolvidas em favor dos indivíduos de mais alta classificação. As hierarquias de dominância são ordenadas por padrões de interações químicas e agonísticas - como lutas, intimidações e ameaças - entre dois indivíduos, nos quais aqueles a escalar ao posto de dominância podem se destacar devido a suas características físicas e/ou comportamentais (CHASE et al., 2002). Esses traços mostram a capacidade do dominante de vencer contendidas e a delimitação dessa divisão gera o alto *ranking*, isto é, um grupo de indivíduos com vantagens para a escolha de parceiros para acasalamento, reprodução e prioridade no acesso a recursos e a segurança (MONNIN, RATNIEKS & BRANDÃO, 2003). Por outro lado, os subordinados são designados para as atividades externas ao ninho, de maior risco. Suas atividades e seus perfis comportamentais estão associados a características e funcionalidades das castas de forrageadores e operários, os quais também chamamos de baixo *ranking*.

As diferenças consistentes no comportamento dos indivíduos parecem atuar como um importante mecanismo na formação da hierarquia de dominância e na designação da aptidão individual (CHASE et al., 2002; DINGEMANSE & REALÉ, 2005), variando as respostas individuais de acordo com os contextos ou situações, independentemente de sexo, tamanho, idade e até de população (WOLF & WEISSING, 2012). Este conjunto de características comportamentais pertinentes a um indivíduo, consistentes em diferentes contextos ou circunstâncias é definido como personalidade (SIH, BELL & JONHSON, 2004), e a personalidade é classificada em cinco dimensões: agressividade, ousadia, exploração, atividade e sociabilidade (REALÉ & DINGEMANSE, 2010). Já foi demonstrada, em sociedades de insetos, a presença de personalidades entre os indivíduos das colônias e a influencia desse conjunto de comportamentos nas características das colônias, como a divisão de trabalho (CHAPMAN et al., 2011; PAMMINGER et al., 2014), a produtividade (MOLDMEIER, LIEBMANN & FOITIZIK, 2011) e a defesa (SCHARF et al., 2012). Sugere-se, então que o comportamento e a possível maleabilidade de níveis da personalidade interfiram no estabelecimento da posição de cada indivíduo dentro da colônia, em particular, em espécies sociais com castas sem distinções morfológicas. No entanto, há pouco esclarecimento sobre a dinâmica, os meios de desenvolvimento e manutenção, individual ou coletiva, dessas variações nos padrões comportamentais. Além disso, é nebuloso como possíveis variações nas condições ambientais e/ou sociais podem influenciar na formação das hierarquias de dominância.

Pontos de vista baseados nos mecanismos ou na funcionalidade foram analisados para entender a ocorrência da plasticidade comportamental em animais, o primeiro tem como perspectiva avaliar como os fenótipos estão relacionados com a combinação de fatores genéticos e ambientais. Já a segunda abordagem visa entender como a interação entre fenótipos e seu ambiente afeta a aptidão reprodutiva (DINGEMANSE & REALÉ, 2005). A abordagem mecanicista tem sido aplicada com maior constância e tem mostrado que diferenças individuais em certas dimensões da personalidade animal (e.g., ousadia, agressividade e sociabilidade) são herdáveis e relativamente estáveis durante toda a vida de um indivíduo (BOISSY, 1995; KOOLHAAS et al., 1999; BOUCHARD & LOEHLIN, 2001). Ademais, a diferenciação morfológica e fisiológica de castas é influenciada por metilações no genoma e por genes com funções pleiotrópicas em espécies monomórficas e polimórficas (BONASIO et al., 2012; OKADA et al., 2017). Assim como, geralmente, as correlações fenotípicas entre as dimensões de personalidade (e.g. síndromes comportamentais) são originadas de interações genéticas (BAKKER, 1994; BULT & LYNCH, 2000; VAN OERS et

al., 2004; BELL, 2005 apud DINGEMANSE & REALÉ, 2005). Por outro lado, estudos com enfoque em variações dentro do grupo social mostram que a ontogenia e o desenvolvimento ovariano de operárias podem mudar da supressão mútua da reprodução para um estado de postura de ovos coletiva em colônias que tiveram a rainha removida, propiciando um aumento nos índices de conflitos e destruição de ovos com a persistência dessa condição (JAY, 1968; VELTHUIS, 1970; MILLER & RATNIEKS, 2001).

Devido ao fato de que em insetos sociais sem castas morfológicas, a dominância é determinada por meio de interações comportamentais, este estudo teve o objetivo de verificar se os traços de personalidade influenciam na designação da posição de um indivíduo na hierarquia de dominância, em colônias com caracterização social remodelada e isentas de dominantes. Para isso, estruturamos colônias experimentais compostas somente por indivíduos subordinados que ocupam baixas posições no *ranking*. A partir disso, podemos avaliar se mecanismos de plasticidade comportamental alteram a consistência dos comportamentos individuais, em especial, nas formigas que passarem a desempenhar interações de dominância no grupo. Utilizamos a espécie-modelo *Dinoponera quadriceps*, por esta apresentar ausência e perda evolutiva da casta de rainha e pelo fato de todas as operárias serem potencialmente reprodutivas e morfológicamente semelhantes (MONNIN & PETEERS, 1999).

Predizemos que as formigas do baixo *ranking* apresentem perfis comportamentais mais consistentes do que aquelas que passarem a estabelecer a hierarquia de dominância. As taxas de agressividade entre forrageadoras e dominantes devem diferir, visto que essa dimensão é uma característica importante para lidar com as adversidades que as forrageadoras devem enfrentar durante a captura de presas, na competição por áreas de forrageio e na defesa contra predadores. Ademais, indivíduos que passaram a ter altas posições na hierarquia das subcolônias devem apresentar padrões com menores índices de ousadia do que aqueles que permaneceram na condição de forrageadores. Quanto às dimensões de exploração e atividade, as formigas do baixo ranque devem apresentar valores mais elevados do que àquelas que se ajustaram à dominância, já que os indivíduos do baixo ranque tendem a realizar atividades, como forrageamento e manutenção do ninho, que requerem disposição, a prática e o aprimoramento da exploração.

2. MATERIAL & MÉTODOS

2.1 *Dinoponera quadriceps*

A espécie *Dinoponera quadriceps*, utilizada como modelo neste trabalho, é uma espécie de formiga eussocial da subfamília Ponerinae, que forma colônias com dezenas de indivíduos, habita ninhos subterrâneos de até dois metros de profundidade, possui hábitos carnívoros e as operárias forrageiam individualmente (KEMPF, 1971; MONNIN & PETEERS, 1999). *D. quadriceps* destaca-se pelo seu tamanho corporal grande, o qual varia de três a quatro centímetros de comprimento (KEMPF, 1971; PAIVA & BRANDÃO, 1995), por aspectos na sua constituição social, como a perda evolutiva da casta de rainha, que resulta nas colônias serem lideradas por uma operária acasalada (chamada *gamergate*) e por todas as operárias serem potencialmente reprodutivas, sem apresentar diferenças morfológicas (MONNIN & PETEERS, 1999). O desaparecimento secundário da casta de rainha propiciou que as operárias detivessem a habilidade para acasalar e reproduzir, aumentando o potencial por conflitos, seja para destituir a *gamergate*, seja para tornar-se uma reprodutora adicional (RATNIEKS, FOSTER & WHENSELEERS, 2006). *D. quadriceps* representa, portanto, um modelo adequado para estudar a dinâmica de formação das hierarquias de dominância, visto que todas as fêmeas são aptas para procriação e a reprodução é moderada pela posição que o indivíduo ocupa na hierarquia de dominância, dado que somente a fêmea do topo do ranque de dominância acasala e produz prole efetiva (MONNIN, RATNIEKS & BRANDÃO, 2003).

2.2 Coletas e Manutenção das Colônias

Para esse estudo usamos 9 colônias de *Dinoponera quadriceps*, oriundas da Fazenda Experimental Vale do Curu, em Pentecoste, Ceará, coletadas no período de setembro de 2016 a julho de 2017. Todos os indivíduos adultos, pupas e larvas foram coletados para não ter alterações nas organizações hierárquicas originais das colônias. As colônias foram mantidas no Laboratório Experimental de Ecologia Comportamental e Evolução da Universidade Federal do Ceará.

As formigas foram inicialmente instaladas em ninhos artificiais, cada ninho feito com uma caixa plástica de dimensões 52 x 32 x 17 cm, preenchida com gesso, moldado com a forma de três câmaras, simulando o ambiente interno de um ninho natural. Cada caixa-ninho foi conectada a outra caixa plástica de iguais dimensões para simular uma área de forrageamento onde foi disponibilizado alimento e água. Os ninhos foram tampados com quadros de vidro transparentes cobertos com papel celofane vermelhos, para diminuir a

luminosidade e a conseqüente interferência da luz no comportamento dos indivíduos, ao mesmo tempo em que também possibilitava a observação dos comportamentos dos indivíduos no ninho.

Para as etapas seguintes do experimento, as formigas identificadas como forrageadoras foram separadas em 12 subcolônias de menores proporções. De cada colônia matriz foram formados até dois subgrupos e cada uma dessas colônias menores era composta somente por formigas da mesma matriz. Os ninhos das subcolônias consistiam de caixas plásticas de dimensões 28 x 18 x 10 cm, cobertas com papel celofane vermelho imitando a área de nidificação, interligadas a outro recipiente de iguais dimensões simulando uma área de forrageamento. Untamos as bordas dos recipientes das áreas de forrageamento com vaselina para evitar que as formigas fugissem.

As colônias foram alimentadas três vezes por semana com larvas vivas de coleópteros da espécie *Tenebrio molitor*, porções de maçã e geleia para formigas, assim como água *ad libitum*. A temperatura do ambiente foi mantida entre 23 e 27°C, com umidade relativa do ar conservada entre 60-70% e com um ciclo de luz de aproximadamente 12 horas.

2.3 Identificações das Forrageadoras

Após a aclimatação das formigas nos novos ninhos, cada indivíduo foi identificado com números em uma etiqueta de papel plastificado colada ao tórax com cola à base de cianocrilato. A partir dessas marcações, identificamos os indivíduos que ocupam as posições mais baixas nos rankings de cada colônia matriz. Foram considerados os indivíduos que mais tempo permaneceram e exploraram a área de forrageamento. Cada colônia foi observada por um total de oito horas, com observações diárias de 20 minutos, durante 30 ± 10 dias. Ao longo de cada observação computamos as formigas que permaneceram na caixa de simulação da área externa acima de 10 minutos - dos 20 de observação -, ainda que alternassem idas e vindas para a área de nidificação. Nesta análise, o número de vezes que um indivíduo permaneceu na zona de forrageio em dias diferentes teve maior pontuação do que uma formiga que foi computada nessa zona ocasionalmente. Desta forma registramos como a casta de forrageadores se manteve ao longo do tempo, evitando erros na identificação dos indivíduos do baixo *ranking* com formigas que eventualmente visitassem a área de forrageio. Ademais, atentamos se alguma forrageadora apresentava algum dos comportamentos característicos de dominância (MONNIN & PETEERS, 1999), mas nunca registramos traços de dominância nessa etapa.

2.4 Separação das Forrageadoras e Formação das Subcolônias

Após a identificação das forrageadoras nas colônias matrizes, escolhemos dentre essas formigas alguns indivíduos, estes foram realocados para formar grupos, com tamanhos variando de 3 a 12 formigas, totalizando a estruturação de 12 subcolônias experimentais desprovidas de hierarquias de dominância. Inicialmente, essas formigas apresentaram pouca interação e alternância na permanência entre as áreas de forrageio e nidificação. Dessa forma, após três semanas de aclimatação e com o aumento dos contatos entre os indivíduos, observamos a ocorrência de plasticidade comportamental individual e passamos a identificar os indivíduos que potencialmente pudessem escalar as posições mais altas no *ranking* de cada subcolônia.

Observamos cada grupo por um total de oito horas, divididas em observações diárias de 20 minutos e registramos quais indivíduos permaneciam por mais tempo, ao longo do período de observação, dentro da caixa de nidificação e registramos se os indivíduos realizaram comportamentos de dominância, assim como quantas vezes tal comportamento se repetiria. Três comportamentos agonísticos foram registrados nessa etapa: (1) encurvamento do gáster: caracteriza-se pela ação de uma formiga morder a antena de um indivíduo-alvo e encurvar seu gáster de forma a friccionar a antena do indivíduo alvo nas suas membranas intersegmentares abdominais (MONNIN & PEETERS, 1999) (Figura 1-a); (2) boxe antenal: notabiliza-se quando um indivíduo boxeia repetidamente a cabeça de outro com as antenas (Figura 1-b); e, (3) morder a perna: distingue-se quando um indivíduo morde as pernas do outro por um tempo curto. Também anotamos as reações que caracterizavam submissão de algumas formigas diante de indivíduos que se comportavam como dominantes, como por exemplo, agachamento e dobramento das antenas em “W”.

FIGURA 1 – COMPORTAMENTOS DE DOMINÂNCIA APRESENTADOS
PELAS FORMIGAS *Dinoponera quadriceps*

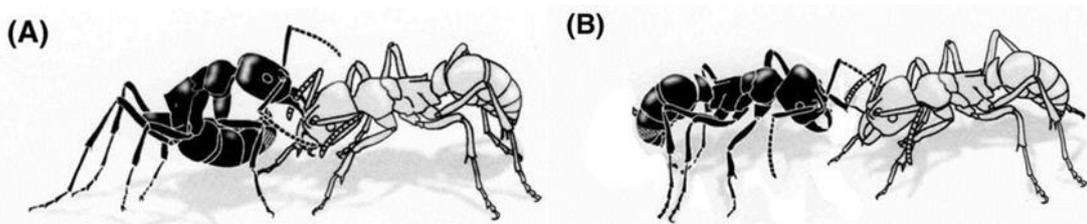


Figura 1. Ilustração dos comportamentos de dominância apresentados pelas formigas *D. quadriceps*. (A) **Encurvamento do gáster:** uma formiga prende a antena de um indivíduo-alvo e encurva seu gáster, esfregando a antena deste indivíduo nas suas membranas intersegmentares. (B) **Boxeamento antenal:** uma formiga boxeia repetidamente a cabeça de um indivíduo-alvo com as antenas. Ilustração adaptada de HÖLLDOBLER & WILSON, 2009.

A computação das formigas ascendentes foi baseada na significância dos comportamentos agonísticos, sendo o encurvamento de gáster considerado melhor indicador de dominância do que boxe antenal, que por sua vez é um indicador de dominância mais valioso do que morder a perna, de acordo com os resultados de Monnin e Peteers, 1999. Além disso, ponderamos o número de vezes que um indivíduo realizou um determinado comportamento em dias diferentes. Desta forma foi possível observar a continuidade da hierarquia ao longo do tempo.

2.5 Testes de Personalidade

Anterior aos testes de personalidade, um colaborador externo ocultou as etiquetas de identidade das formigas com uma fita e as nomeou com símbolos incógnitos, a fim de resguardar a observação dos testes de possíveis vieses. Para a realização dos testes de personalidade, 72 formigas forrageadoras participaram de todas as etapas experimentais. Todos os indivíduos de cada subcolônia foram submetidos a dois testes distintos de agressividade, atividade e ousadia, e um teste de exploração, assim abrangendo todas as dimensões de personalidade cabíveis. Cada um destes testes simularam circunstâncias ocasionais que a formiga poderia vivenciar em seu ambiente natural. Por fim, todos os testes foram repetidos após uma semana para verificar a consistência do comportamento no decorrer do tempo, gerando uma matriz com quatro medidas individuais para cada traço de personalidade.

2.5.1 Testes de agressividade

As dimensões de agressividade foram testadas, primeiramente, em cada formiga através do estímulo de um confronto com uma pinça de metal, simulando o ataque de um predador (Figura 2). Cada sessão de análise durou 5 minutos, antecedidos por 2 minutos para a aclimação na arena experimental. Essa plataforma do experimento tinha (25 x 17 x 7 cm) de dimensões e depois de cada teste a arena era limpa com etanol (100%), para a remoção de possíveis pistas de odor. O manuseio da pinça foi realizado de forma que este instrumento fosse sempre colocado na frente do animal, mesmo que este desviasse do estímulo. Registramos os comportamentos agonísticos de encurvar o gáster, morder, morder e segurar – simultâneos - e ferrear. Por estes comportamentos parecerem ser mais frequentes em interações agressivas, atribuímos uma pontuação a cada maneira de ataque de acordo com o potencial dano que seria causado em um oponente que sofresse a agressão. O encurvamento

do gáster representa o comportamento menos agressivo valendo 0,3 pontos para o indivíduo, por cada vez que o realizasse. Essa pontuação é estimada assim, pois este comportamento se caracteriza apenas por uma ameaça ao outro indivíduo. O comportamento de morder já se configura como ataque físico, recebendo valor de 1 ponto. Em cada ocasião que o comportamento de morder fosse complementado pelo engalfinhamento da pinça, a formiga recebeu 3 pontos no escore. O comportamento de ferroar foi considerado o mais agressivo, valorado em 4 pontos, por acarretar maiores danos ao outro indivíduo.

FIGURA 2 – ILUSTRAÇÃO DO PRIMEIRO TESTE DE AGRESSIVIDADE

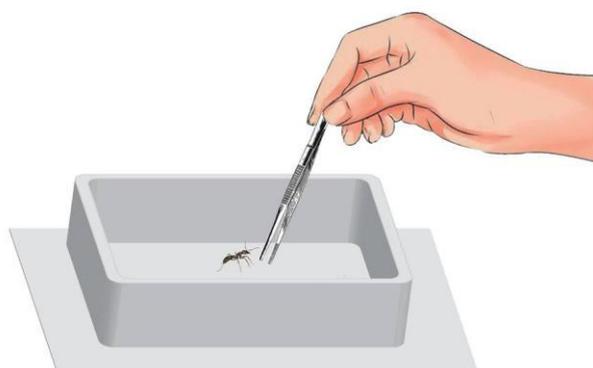


Figura 2: Ilustração do primeiro teste de agressividade, em que o estímulo de uma pinça de metal é apresentado à formiga como o simulacro do ataque de um predador.

O segundo teste de agressividade visava simular um confronto com um competidor, este teste consistia na apresentação de um co-específico de outra colônia para uma formiga focal (Figura 3), estimulando a reação desta perante um adversário. Foi conveniente usar indivíduos mortos como simulacro, pois assim excluía-se a influência do comportamento do oponente. Estas formigas mortas foram tratadas com diclorometano, para remover os hidrocarbonetos cuticulares, tendo em vista que a combinação destes carburetos é inerente a cada colônia (NASCIMENTO et al., 2013), o que poderia aumentar a reação das formigas testadas. Os confrontos foram realizados em uma arena de dimensões (25 x 17 x 7 cm). A formiga morta era amarrada por uma linha e apresentada de frente do indivíduo testado durante 5 minutos. Desse modo observamos os comportamentos de encurvar o gáster, morder, morder e segurar - simultâneos - e ferroar. Quantificamos o nível de agressividade de cada formiga a partir da realização de cada comportamento, atribuindo-lhes uma pontuação, de acordo com os mesmos critérios do primeiro teste de agressividade.

FIGURA 3 – ILUSTRAÇÃO DO SEGUNDO TESTE DE AGRESSIVIDADE

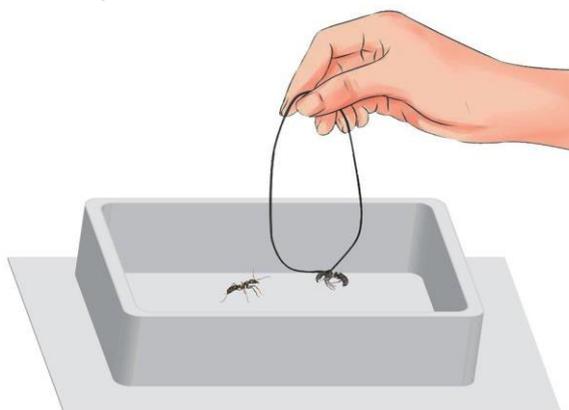


Figura 3. Ilustração do segundo teste de agressividade, a apresentação de uma co-específica morta para a formiga testada incita a reação desta perante um competidor.

2.5.2 Testes de atividade

O primeiro teste de atividade consistiu em aferir o tempo que a formiga focal permaneceu sem movimentação quando acomodada em uma arena aberta, de dimensões (25 x 17 x 7 cm), durante cinco minutos (Figura 4). A cada ocasião que o animal deixava de se mover na arena, computamos o tempo que durava a inatividade. A partir da diferença deste resultado para o tempo total estimamos o valor de atividade dos indivíduos. Quanto menor o tempo (menos segundos) parado mais ativo o indivíduo foi considerado.

FIGURA 4 – ILUSTRAÇÃO DO PRIMEIRO TESTE DE ATIVIDADE

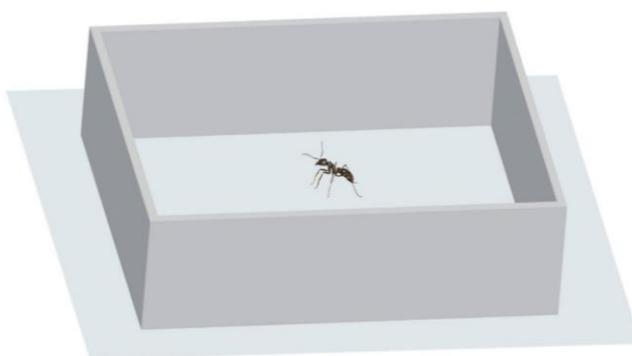


Figura 4: Ilustração do primeiro teste de atividade, em que estimamos o tempo que a formiga testada permaneceu imóvel, quando esta foi colocada em uma arena aberta.

Já o segundo teste de atividade estimou o nível de atividade dos indivíduos quando dispostos em uma arena experimental coberta por uma folha de papel celofane transparente vermelha, tornando o espectro de visibilidade do ambiente escuro, para as formigas (Figura 5). Assim como no primeiro teste, após dois minutos de condicionamento com o recinto,

medimos o tempo que a formiga permaneceu imóvel, no decorrer de cinco minutos. A modificação da arena de testes é importante para verificar se existe consistência nos comportamentos em diferentes situações.

FIGURA 5 – ILUSTRAÇÃO DO SEGUNDO TESTE DE ATIVIDADE

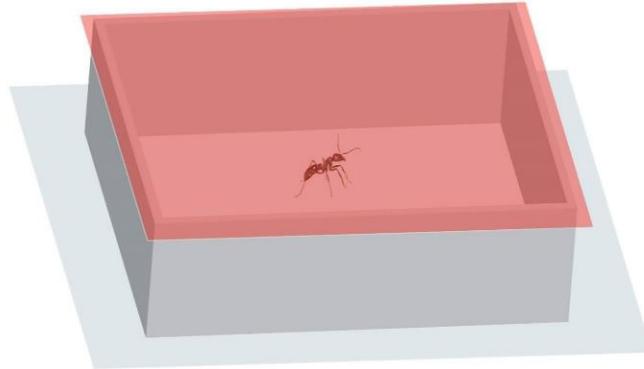


Figura 5: Ilustração do segundo teste de atividade, em que estimamos o tempo que a formiga testada permaneceu imóvel, quando esta foi colocada em uma arena coberta, gerando um espectro escuro para o animal.

2.5.3 Teste de exploração

Estimamos o índice de exploração de cada formiga alocando-as em uma arena circular central (8 cm de diâmetro) conectada, por tubos plásticos, a outras seis câmaras menores (4 cm de diâmetro), equidistantes em relação a câmara maior (Figura 6). Colocamos a formiga testada na câmara central, mas a passagem para os tubos foi obstruída durante o período de aclimatação. Após a remoção dessa barreira, deixamos o animal explorar o ambiente por cinco minutos e computamos o nível de comportamento exploratório medindo o número total de câmaras visitadas,.

FIGURA 6 – ILUSTRAÇÃO DO TESTE DE EXPLORAÇÃO

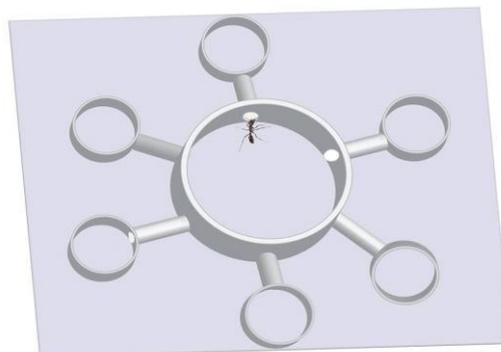


Figura 6: Ilustração do teste de exploração, em que o comportamento exploratório da formiga testada foi estimado alocando esta em uma arena circular central, conectada a outras seis câmaras menores.

2.5.4 Testes de ousadia

O primeiro teste de ousadia avaliou o tempo de resposta de um indivíduo dentro de um refúgio. A logística do teste consistia em colocar a formiga testada dentro de um tubo transparente (8 cm de comprimento), coberto com papel celofane vermelho, simulando um abrigo (Figura 7). O animal era alocado dentro da estrutura cilíndrica fechada e deixado por dois minutos para aclimação. Então, uma das extremidades do refúgio era aberta e iniciava-se a marcação do tempo que a formiga levava para sair do tubo. Era conveniente abrir a extremidade que o animal estivesse mais distante, para evitar um viés relacionado à distância. Quanto menor o tempo que o indivíduo permanecesse no abrigo, mais ousado ele foi considerado. O tempo máximo de observação durante o experimento foi de quinze minutos, uma vez alcançado este tempo, o animal era retirado do cano.

FIGURA 7 – ILUSTRAÇÃO DO PRIMEIRO TESTE DE OUSADIA

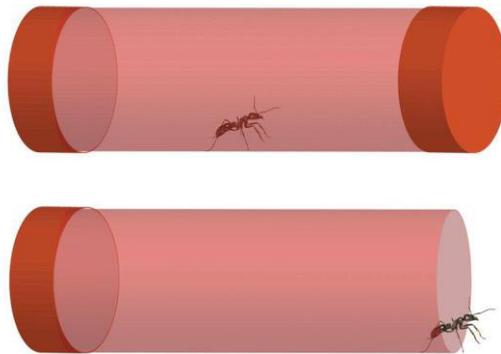


Figura 7: Ilustração do primeiro teste de ousadia, em que a formiga testada era colocada em um tubo coberto por celofane vermelho, para logo medirmos seu tempo de saída do tubo.

O segundo teste de ousadia ponderou como as formigas reagiam em uma situação de exposição ao risco. Cada indivíduo foi colocado em uma arena quadrangular (5 x 5 cm) cercada de água, estocada em um recipiente maior (20 x 14 x 10 cm) (Figura 8). Acomodamos a formiga na ilha por um período de dois minutos, a fim de condicioná-la ao ambiente. Após o período de aclimação, permitimos que o animal pudesse ter contato com água e medimos o tempo que a formiga levava para se projetar sobre a água. A partir desse cenário, estimamos que quanto menor o tempo que um indivíduo demorasse em se lançar sobre a água, mais audaz ele foi considerado. Quantificamos o nível de ousadia de cada formiga a partir de uma circunstância que o animal poderia enfrentar em seu ambiente natural, como por exemplo, o ambiente após um alagamento.

FIGURA 8 – ILUSTRAÇÃO DO SEGUNDO TESTE DE OUSADIA

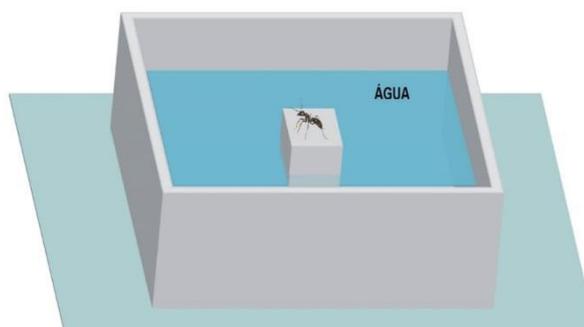


Figura 8: Ilustração do segundo teste de ousadia, em que a formiga testada era colocada em uma ilha, para medirmos o tempo que o animal levou para se lançar na água.

2.6 Análises Estatísticas

Inicialmente efetuamos os cálculos de repetibilidade para cada dimensão de personalidade para estimar a confiabilidade das medidas e quantificar a estabilidade das diferenças individuais em eventuais pontos de repetição. Em seguida, analisamos as medidas de repetibilidade para cada traço de personalidade nos conjuntos de dominantes e subordinados, com a finalidade de comparar a consistência dos comportamentos entre os grupos. A medida de repetibilidade do comportamento demonstra a proporção da variação total que pode ser reobtido na repetição das medidas de um sujeito ou de um grupo. Para a análise, foram usadas as quatro medidas dos testes de cada traço comportamental e a função “rpt” para dados de contagem não-normais disponível no pacote “RptR” (NAGAWAKA & SCHIELZETH, 2010).

Modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) foram utilizados para analisar como cada traço de personalidade varia entre os grupos de dominantes e subordinados. Para a construção do modelo, usou-se cada traço de personalidade como variável resposta, a posição assumida na colônia como variável explicativa, além de colônia e indivíduos como variáveis aleatórias, já que as medidas são repetidas por indivíduo de uma mesma colônia, e assim não são independentes. A função “glmer” disponível no pacote “lme4” foi escolhida para executar o modelo, uma vez que essa função permite o uso de dados não-normais, assumidos com distribuição Poisson (BOLKER *et al.*, 2009). Utilizamos o programa R (versão 3.4.2; R Core Team, 2017) para realizar todas análises estatísticas deste trabalho.

3. RESULTADOS

3.1 Repetibilidade dos comportamentos

Os 38 indivíduos que estabeleceram hierarquias de dominância nas colônias não foram consistentes para a dimensão de ousadia ($R=0$; $P=0,924$). Para as dimensões de agressividade, atividade e exploração, as formigas dominantes foram consistentes (Tabela 1). Isso sugere que esses tipos comportamentais foram estáveis ao longo do tempo e através de situações distintas. Parecido com as dominantes, os 34 indivíduos que permaneceram subordinados foram significativamente consistentes nas dimensões de agressividade e exploração (Tabela 1), e tiveram baixa consistência nas dimensões de atividade ($R=0,048$; $P=0,157$) e ousadia ($R=0,19$; $P=0,203$), o que é insuficiente para determinar que esses comportamentos sejam repetíveis. Pese que, conforme o valor de repetibilidade aproxima-se de 1 maior é a repetibilidade do comportamento (NAGAWAKA & SCHIELZETH, 2010). Comparativamente, as dimensões de agressividade, atividade e exploração apresentaram maiores índices de consistência no grupo de dominantes do que no conjunto de formigas de menor posição no *ranking*, embora as subordinadas tenham sido quantitativamente mais agressivas, mais ativas e melhores exploradoras (Gráficos 1, 2 e 3). A dimensão de ousadia nos indivíduos de baixo *ranking* foi mais consistente e estes demonstraram ser mais ousados (Gráfico 4).

TABELA 1 - Estimativas de repetibilidade das dimensões de personalidade para cada posição do *ranking* da colônia.

Dimensões	Dominantes	Subordinadas
Agressividade	$R=0,47$ ($P = 0,001$)	$R=0,32$ ($P = 0,001$)
Atividade	$R=0,32$ ($P = 0,001$)	$R=0,048$ ($P = 0,157$)
Exploração	$R=0,50$ ($P = 0,004$)	$R=0,40$ ($P = 0,034$)
Ousadia	$R=0,0$ ($P = 0,924$)	$R=0,19$ ($P = 0,203$)

3.2 Relação entre as dimensões personalidades e as posições do *ranking*

As análises das distribuições de variáveis calculadas pelo modelo GLMM revelaram que os indivíduos do alto e baixo *ranking* são numericamente diferentes quanto ao desempenho comportamental dentro da colônia. Três traços de personalidade foram

significativamente variantes, ousadia (GLMM - $\text{Chi}^2 = 58.889$, $P = 0,001$), agressividade (GLMM - $\text{Chi}^2 = 47,821$, $P = 0,001$) e a atividade (GLMM - $\text{Chi}^2 = 12,252$, $P = 0,001$). As formigas subordinadas foram notadamente mais agressivas (Gráfico 1) e ativas (Gráfico 2) do que as dominantes, pese que as hierárquicas tiveram menor grau de dispersão e obliquidade, o que propiciou que os quartis fossem pouco concomitantes entre as castas. A apresentação de comportamentos de ousadia foram mais evidentes e homogêneos em indivíduos subordinados, ao passo que os dominantes apresentaram notável heterogeneidade de variâncias (Gráfico 4). Os traços de exploração tiveram relativamente menor significância entre as posições do *ranking* (GLMM - $\text{Chi}^2 = 3,2887$, $P = 0,069$), o que se nota pela congruência das amplitudes interquartis das duas castas. Os níveis de comportamentos exploratórios foram ligeiramente maiores entre o conjunto de formigas subordinadas (Gráfico 3).

GRÁFICO 1 – BOXPLOT DOS TESTES DE AGRESSIVIDADE

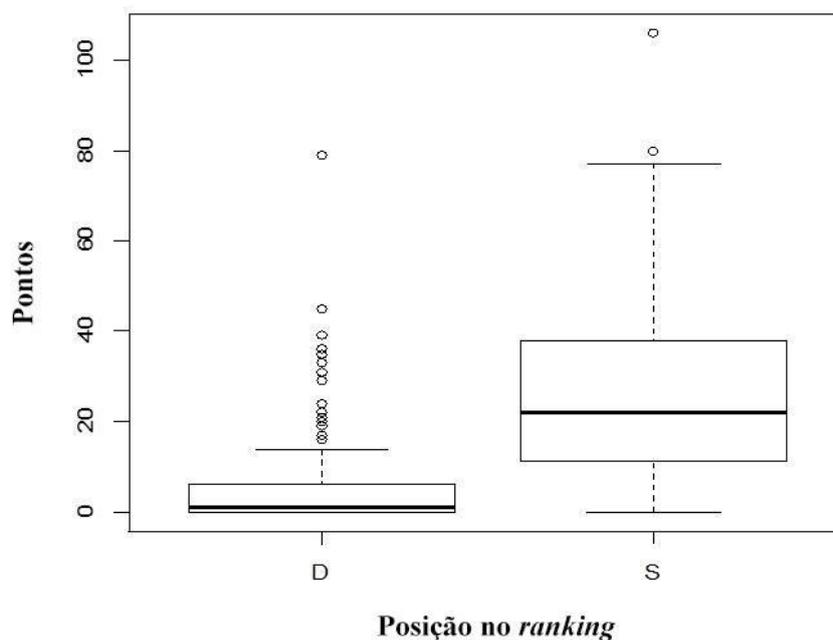


Gráfico 1. *Boxplot* dos testes de agressividade mostrando as variações entre os indivíduos dominantes (D) ($n=38$) e subordinados (S) ($n=34$), referenciando os valores das medianas e as amplitudes de distribuição das pontuações (Pontos) de cada grupo. O gráfico indica que as formigas *D. quadriceps* do baixo *ranking* foram quantitativamente mais agressivas que aquelas do alto *ranking* (GLMM - $\text{Chi}^2 = 47,821$, $P = 0,001$).

GRÁFICO 2 – BOXPLOT DOS TESTES DE ATIVIDADE

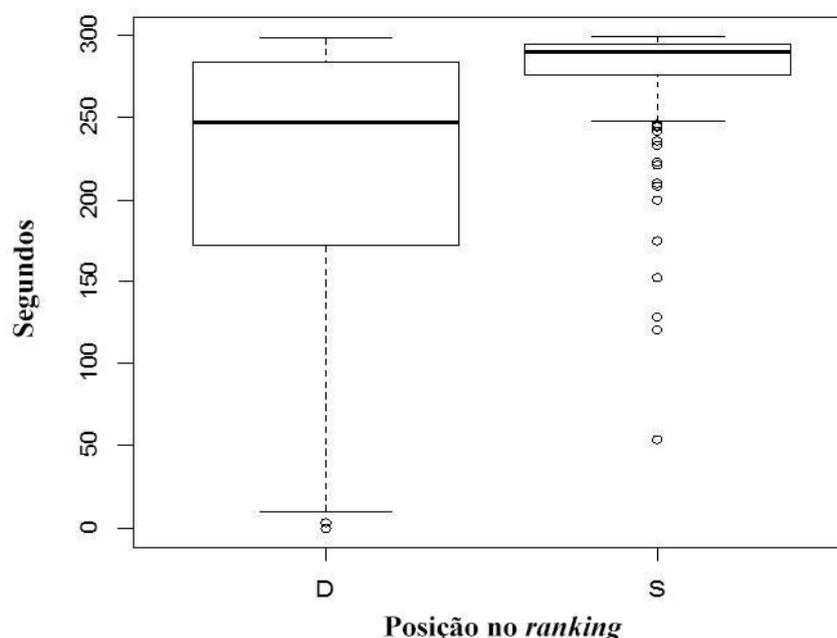


Gráfico 2. *Boxplot* dos testes de atividade mostrando as variações entre os indivíduos dominantes (D) (n=38) e subordinados (S) (n=34), referenciando os valores das medianas e as amplitudes de distribuição do tempo de atividade (Segundos) de cada grupo. O gráfico indica que as formigas *D. quadriceps* do baixo *ranking* foram numericamente mais ativas do que aquelas do alto *ranking* (GLMM - Chi2 = 12,252, P = 0,001).

GRÁFICO 3 – BOXPLOT DO TESTE DE EXPLORAÇÃO

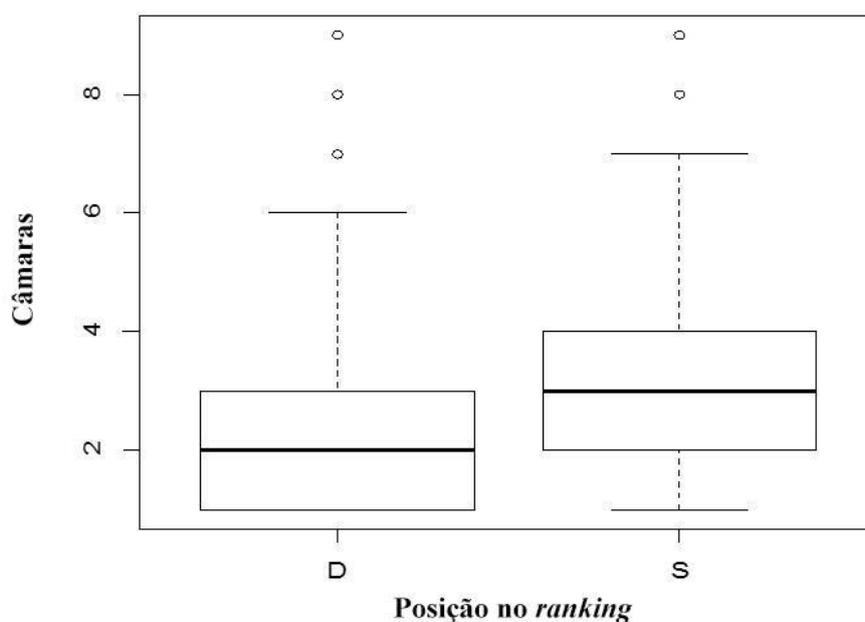


Gráfico 3. *Boxplot* do teste de exploração mostrando as variações entre os indivíduos dominantes (D) (n=38) e subordinados (S) (n=34), referenciando os valores das medianas e as amplitudes de distribuição do número de câmaras visitadas (Câmaras) em cada grupo. O gráfico indica que as formigas *D. quadriceps* do baixo *ranking* foram ligeiramente melhores exploradoras do que aquelas do alto *ranking*, o que justifica a baixa significância encontrada (GLMM - Chi2 = 3,2887, P = 0,069).

GRÁFICO 4 – BOXPLOTT DOS TESTES DE OUSADIA

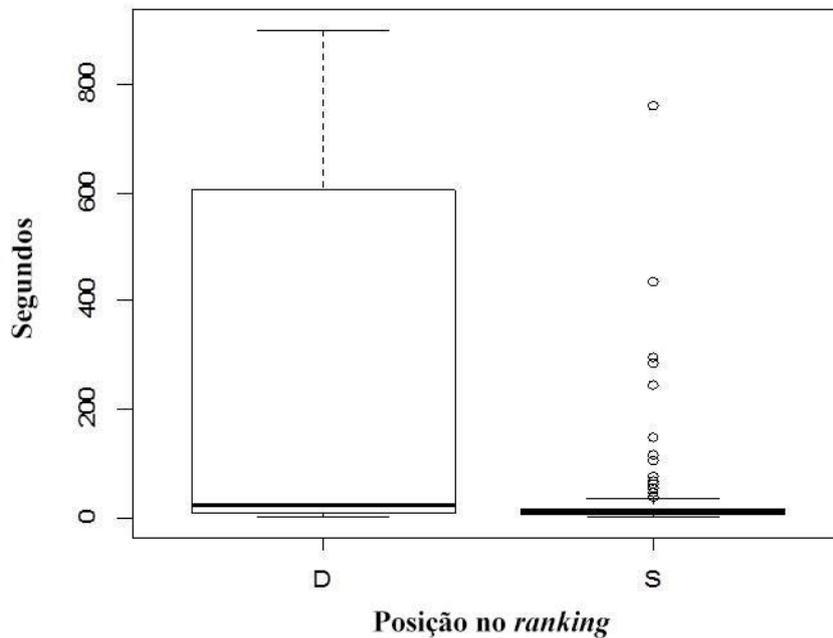


Gráfico 4. *Boxplot* dos testes de ousadia mostrando as variações entre os indivíduos dominantes (D) (n=38) e subordinados (S) (n=34), referenciando os valores das medianas e as amplitudes de distribuição do tempo para se expor a uma situação de risco (Segundos) de cada grupo. O gráfico indica que as formigas *D. quadriceps* do baixo *ranking* foram significativamente mais ousadas do que aquelas do alto *ranking* (GLMM - $\chi^2 = 58.889$, $P = 0,001$).

4. DISCUSSÃO

Diferenças na consistência da personalidade de indivíduos dominantes e subordinados foram encontradas nas dimensões de agressividade, atividade e ousadia. Esse resultado sugere que, embora decorram, mecanismos de plasticidade comportamental nesses tipos de comportamento não são elementares para o ajuste dos padrões de interações no estabelecimento das hierarquias de dominância, em colônias sem influências de dominantes. Essas dimensões de personalidade se mostraram estáveis ao longo do tempo e através de mudanças circunstanciais, em especial, aquelas acarretadas pela alteração da composição social da colônia. As formigas subordinadas e dominantes diferiram notadamente quanto à consistência de ousadia, as primeiras apresentaram sutil consistência nessa dimensão, ao passo que os indivíduos que passaram a ocupar o alto *ranking* do grupo não tiveram consistência, ainda que tivessem maior intervalo de probabilidade. Essa resposta pode estar associada a uma modulação comportamental que tenciona diminuir a propensão dos indivíduos das altas posições no *ranking* a se colocarem em situações de risco (MONNIN & PEETERS, 1999; MONNIN, RATNIEKS & BRANDÃO, 2003). Por comparação, os indivíduos que se tornaram dominantes tiveram índices mais consistentes para as dimensões

de agressividade e exploração do que os subordinados, esse resultado pode estar associado à apresentação de uma síndrome comportamental entre os traços de agressividade e exploração descrita em uma ampla gama de táxons, incluindo insetos sociais (BOURNE & SAMMONS, 2008; SCHÜRCH & HEG, 2010; WILSON *et al.*, 2010; MODLMEIER, LIEBMANN & FOITZIK, 2011; BENGSTON & DORNHAUS, 2014; OLIVEIRA, em preparação).

Ainda que os indivíduos do alto *ranking* fossem mais consistentes em agressividade, os subordinados lograram maiores pontuações nos testes deste traço. Isso sugere que as formigas que passaram a ser dominantes podem modular seu comportamento agressivo de acordo com as condições ambientais e/ou sociais concernentes, como por exemplo, em uma ocasional oportunidade de alcançar o topo da hierarquia ou na necessidade de desempenhar alguma atividade externa ao ninho. A baixa pontuação das formigas do alto *ranking* em agressividade pode ser explicada também pelo uso de comunicação química no estabelecimento da hierarquia de dominância, especialmente nas formigas sem rainha (MONNIN, RATNIEKS & BRANDÃO, 2003; LOMMELEN *et al.*, 2010). As formigas *D. quadriceps*, por instância, recorrem a estratégias como esfregar o gáster no chão para fazer marcações químicas no território - procedimento constantemente executado nos experimentos de agressividade e exploração -, e em comportamentos agonísticos, como encurvar o gáster, conduta em que o indivíduo dominante morde a antena do subordinado e fricciona a antena deste nas suas membranas intersegmentares abdominais, usando hidrocarbonetos cuticulares para enviar uma mensagem química como sinal de dominância (PEETERS *et al.*, 1999). A consistência e as maiores pontuações dos subordinados, nos experimentos de agressividade, exprimem que este traço é importante para as forrageadoras, visto que elas estão destinadas a funções de risco, como a captura de presas, a competição por áreas de forrageamento e na defesa contra predadores (ARAÚJO & RODRIGUES, 2006; BELL & SIH, 2007).

Ambos os indivíduos que passaram a compor o alto e baixo *ranking* demonstraram consistência nos traços de exploração. Esse resulta indica que este aspecto da personalidade tem funções importantes para a realização das tarefas pertinentes aos grupos. Convém estimar que os indivíduos que são designados para as atividades externas tornam-se melhores exploradores porque tal habilidade propicia a essas formigas percorrer ativamente o hábitat. Assim, podem aumentar as chances de encontrar recursos e implementar a eficiência nas atividades de manutenção do ninho. Comparativamente, os traços de exploração de novos ambientes foram levemente menores nos indivíduos do alto *ranking*, esse resultado pode ter sido favorecido pela síndrome de personalidade, anteriormente citada, na qual os indivíduos

que mantém traços agressivos perante coespecíficos ou predadores, também são mais hábeis para explorar novos ambientes ou recursos.

A diferença, entre dominantes e subordinadas, na consistência de atividade indica que esse atributo é relevante para as hierárquicas, visto que elas requerem essa característica para manter a socialização com outros membros da colônia, para acessar a água e patrulhar pelas câmaras do ninho, para solucionar eventuais conflitos e policiar comportamentos egoístas. Os indivíduos do baixo *ranking* foram significativamente mais ativos do que os do alto *ranking*. Esse resultado provê que as forrageadoras desempenhem suas atividades de forma eficiente, sendo relevante, juntamente com exploração, para o suporte da operacionalidade dos trabalhos mais intensos da colônia. As formigas dominantes manifestaram menores valores nos testes de atividade, parece conveniente propor que esta resposta está relacionada ao fato dos indivíduos do alto *ranking* permanecerem pouco ativos durante boa parte do dia, dentro do ninho.

Traços de ousadia foram mais consistentes e foram mais reproduzidos nos indivíduos das menores posições do *ranking*. Esse resultado corresponde com a hipótese de que indivíduos com alta expectativa de reprodução tendem a evitar circunstâncias adversas (CLARCK, 1994; WOLF et al., 2007), cabendo aos subordinados encarregar-se do forrageamento. Contudo, a baixa significância do ponto de repetibilidade de ousadia, nas subordinadas, sugere que esse tipo de comportamento pode ser adaptado em conformidade com a conjuntura ambiental e/ou social. Não encontramos consistência nas dimensões de ousadia dos indivíduos dominantes, isso pode estar relacionado com o fato destes apresentarem comportamentos que expressam audácia casualmente, desse modo, as formigas do alto *ranking* devem adequar seus comportamentos de acordo com a situação em que seja necessário se expor a riscos, como por exemplo, nos comportamentos agonísticos de interação pela dominância, nos hábitos de cópula ou na fissão de colônias.

Os resultados deste estudo levam-nos a hipotetizar que o atributo dos indivíduos que compuseram as hierarquias de dominância conservar a consistência na maioria dos níveis de personalidade está relacionado com o fato desses dominantes se originarem de conjuntos de forrageadores das colônias matriz. Em outras palavras, inicialmente esses indivíduos não estavam na fila de sucessão para alcançar o topo da hierarquia, mas a persistência do estado de ausência de dominantes induziu a mudanças na dinâmica operacional, na funcionalidade e na manutenção das pressões coletivas e individuais, pertinentes a eussocialidade, dentro das subcolônias. Isso aclara que possíveis variações nas condições ambientais e/ou sociais podem influenciar concernentemente os padrões de interações e favorecer outras estratégias (como a

postura de ovos, vista em nove das doze subcolônias) imprescindíveis para a estruturação das hierarquias de dominância, ainda que as características comportamentais não sejam consistentes ao longo do tempo e em diferentes circunstâncias.

5. CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo sugerem que mecanismos de plasticidade na personalidade não são essenciais para a dinâmica de ajuste dos padrões de interações para o estabelecimento de hierarquias de dominância, em colônias privadas de dominantes. As formigas que passaram a compor o alto ranking apresentaram consistência na maioria das dimensões de personalidade, ainda que quantitativamente tenham modulado os padrões comportamentais. Além disso, a significância dos níveis de agressividade, atividade, exploração e ousadia nos subordinados ratifica que esses traços aperfeiçoam a funcionalidade de atividades como o forrageamento, defesa da colônia e manutenção do ninho.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, C.; Ratnieks, F.L.W. 1999. Worker allocation in insect societies: coordination of nectar foragers and nectar receivers in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 46(2): 73-81.
- Araújo, A.; Rodrigues, Z. 2006. Foraging behavior of the queenless ant *Dinoponera quadricaps Santschi* (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, 35: 159–164.
- Bell, A.M.; Sih, A. 2007. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). **Ecology Letters**, 10: 828–834.
- Bengston, S. E.; Dornhaus, A. 2014. Be meek or be bold? A colony-level behavioural syndrome in ants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 281(1791): 20140518.
- Boissy, A. 1995. Fear and fearfulness in animals. **Q. Review of Biology**, 70(2): 165-191.
- Bolker, B.M. et al., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, 24(3): 127–135.
- Bonasio, R.; Li, Q.; Lian, J. et al. 2012. Genome-wide and caste-specific DNA methylomes of the ants *Camponotus floridanus* and *Herpegnathos saltator*. **Current Biology**, 22: 1755–1764.
- Bouchard, T.J.; Loehlin, J.C. 2001. Genes, evolution, and personality. **Behavior Genetics**, 31(3): 243-273.
- Bourke, A.F.G. 1999. Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects. **Journal of Evolutionary Biology**, 12(2): 245–257
- Bourne, G.R.; Sammons, A.J. 2008. Boldness, aggression and exploration: evidence for a behavioural syndrome in male pentamorphic livebearing fish, *Poecilia parae*. **AAAL Bioflux**, 1(6): 39–50.

Chapman, B.B.; Thain, H.; Coughlin, J.; Hughes, W.O.H. 2011. Behavioural syndromes at multiple scales in *Myrmica* ants. **Animal Behaviour**, 82: 391-397.

Chase, I.D.; Tovey, C.; Spangler-Martin, D.; Manfredonia, F. 2002. Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. **PNAS**, 99: 5744–5749.

Clark, C.W. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. **Behavioral Ecology**, 5: 159–170.

Costa, J.T.; Fitzgerald, T.D. 1996. Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. **Trends in Ecology & Evolution**, 11 (7): 285-289.

Crozier, R.H.; Pamilo, P. 1996. Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection. **Oxford University Press**, Oxford. 306 pp.

Davies, N.B.; Krebs, J.R.; West, S.A. 2012. An Introduction to Behavioural Ecology. **Wiley-Blackwell**, Oxford. 4 ed. 520 pp.

Dingemanse, N.J.; Realé, D. 2005. Natural selection and animal personality. **Behaviour**, 142: 1165-1190.

Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 1990. The Ants. **Springer**, Berlin. 732 pp.

Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 2009. The superorganism: the beauty, elegance and strangeness of insect societies. **W. W. Norton & Company**, New York. 544 p.

Jay, S.C. 1968. Factors influencing ovary development of worker honeybees under natural conditions. **Canadian Journal of Zoology**, 46:345–347.

Karsai, I.; Wenzel, J.W. 1998. Productivity, individual-level and colony-level flexibility, and organization of work as consequences of colony size. **PNAS**, 95 (15): 8665–8669.

Kempf, W.W. 1971. A preliminary review of ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hym. Formicidae). **Studia Entomologica**, 14: 368-394.

Koolhaas, J.M.; Korte, S.M.; de Boer, S.F.; van der Vegt, B.J.; van Reenen, C.G.; Hopster, H.; de Jong, I.C.; Ruis, M.A.W.; Blokhuis, H.J. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. **Neuroscience & Biobehavioral Reviews**, 23(7): 925-935.

Krebs, J.R.; Davies N.B. 1997. Introdução à ecologia comportamental. **Editora Ateneu**, São Paulo. 3 ed.

Lommelen, E.; Wenseleers, T.; Johnson, C.A.; Drijfhout, F.P.; Billen, J.; Gobin, B.A. 2010. Combination of fertility signals and aggression regulates reproduction in the ant *Gnamptogenys striatula*. **Journal of Insect Behaviour**, 23: 236-249

Miller, D.G.; Ratnieks, F.L.W. 2001. The timing of worker reproduction and breakdown of policing behaviour in queenless honey bee (*Apis mellifera* L.) societies. **Insectes Sociaux**, 48: 178-184.

Moldmeier, A.; Liebmann, J.; Foitzick, S. 2011. Diverse societies are more productive: a lesson from ants. 2012. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, 17: 1-9.

Monnin, T.; Peteers, C. 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in monogynous queenless ant. **Behavioural Ecology**, 10: 323-332.

Monnin, T.; Ratnieks, F.L.W. 2001. Policing in queenless ponerine ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 50: 97-108.

Monnin, T.; Ratnieks, F.L.W.; Brandão, C.R.F. 2003. Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, 54: 71-79.

Moritz, R.F.A.; Southwick, E.E. 1992. Bees as Superorganisms: An Evolutionary Reality. **Springer-Verlag Berlin Heidelberg**. Heidelberg. 395 pp.

Nakagawa, S.; Schielzeth, H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: A practical guide for biologists. **Biological Reviews**, 85(4): 935–956.

Nascimento, F.S.; Tannure-Nascimento, I.C.; Dantas, J.O.; Turatti, I.C.; Lopes, N.P. 2013. Task-related variation of cuticular hydrocarbon profiles affect nestmate recognition in the giant ant *Dinoponera quadriceps*. **Journal of Insect Behavior**, 26(2): 212-222.

Okada, Y.; Watanabe, Y.; Tin, M.M.Y.; Tsuji, K.; Mikheyev, A.S. 2017. Social dominance alters nutrition-related gene expression immediately: transcriptomic evidence from a monomorphic queenless ant. **Molecular Ecology**, 26: 2922-2938.

Oster, G.F.; Wilson E.O. 1978. Caste and Ecology in the Social Insects. **Princeton University Press**. Princeton. ed 12. 372 pp.

Paiva, R.V.S.; Brandão, C.R.F. 1995. Nests, worker population and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerinae ant *Dinoponera* (Hymenoptera, Formicidae). **Ethology Ecology & Evolution**, 7: 297-312.

Pamminger, T.; Foitzick, S.; Kaufman, K.C.; Schützler, N; Menzel, F. 2014. Worker personality and its association with spatial structured division of labor. **Plos One**, 9: 1-8.

Peeters, B.M.; Lantz, C.D.; Mayhew, J. 1999. Effect of Oral Creatine Monohydrate and Creatine Phosphate Supplementation on Maximal Strength Indices, Body Composition, and Blood Pressure. **Journal of Strength & Conditioning**, 13: 3-9.

Price, P.W.; Denno, R.F.; Eubanks, M.D.; Finke, D.L.; Kaplan, I. 2011. Insect ecology: behavior, populations and communities. **Cambridge Univ. Press**, Cambridge. 1 ed. 828 pp.

Ratnieks F.L.W; Foster, K.R.; Wenseleers, T. 2006. Conflict Resolution in Insect Societies. **Annual Review of Entomology**, 51(1): 581-608

Réale, D.; Dingemanse, N.J. 2010. Personality and individual social specialization. In: Székely, T.; Moore, A. J.; Komdeur, J. (Org.). *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. **Cambridge University Press**. Cambridge, 417-443.

Ricklefs, R.E.; Relyea, R. 2014. *Ecologia: Economia da Natureza*. **Guanabara Koogan**, Rio de Janeiro. 7 ed. 620 pp.

Scharf, I.; Modlmeier, A.P.; Fries, S.; Tirard, C.; Foitzik, S. 2012. Characterizing the collective personality of ant societies: aggressive colonies do not abandon their home. **PLoS One**, 7: e33314.

Schürch, R.; Heg, D. 2010. Life history and behavioral type in the highly social cichlid *Neolamprologus pulcher*. **Behavioral Ecology**, 21(3): 588–598.

Sih, A.; Bell, A.; Johnson C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. **Trends in Ecology and Evolution**, 19: 372–378

Velthuis, H.H.W. 1970. Ovarian development in *Apis mellifera* worker bees. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 13: 377–394

Wilson, A.D.M. et al. 2010. Behavioral correlations across activity, mating, exploration, aggression, and antipredator contexts in the European house cricket, *Acheta domesticus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 64(5): 703–715.

Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. **Harvard University Press**. Cambridge. 697 pp.

Wilson, E.O. 1990. Success and dominance in ecosystems: the case of social insects. **Ecology Institute**. Oldendorf/Luhe. 104 p.

Wolf, M. et al. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. **Nature**, 447 (7144): 581–584.

Wolf, M.; Weissing, F.J. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, 27 (8): 452–461.