

IVAN CARDOSO DO NASCIMENTO

**FENOLOGIA DOS VÔOS DE ACASALAMENTO EM FORMIGAS
TROPICAIS**

**Tese apresentada à Universidade
Federal de Viçosa, como parte das
exigências do Programa de Pós-
Graduação em Entomologia, para
obtenção do título de *Doctor Scientiae*.**

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2006**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

N244f
2006

Nascimento, Ivan Cardoso do, 1972-

Fenologia dos vôos de acasalamento em formigas tropicais / Ivan Cardoso do Nascimento. – Viçosa : UFV, 2006.

xi, 91f. : il. ; 29cm.

Texto em português e inglês.

Orientador: Terezinha Maria Castro Della Lucia.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Formiga - Comportamento. 2. Formiga - Reprodução.
3. Acasalamento de animais. 4. Animais - Comportamento sexual. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 595.7961562

IVAN CARDOSO DO NASCIMENTO

**FENOLOGIA DOS VÔOS DE ACASALAMENTO EM FORMIGAS
TROPICAIS**

**Tese apresentada à Universidade
Federal de Viçosa, como parte das
exigências do Programa de Pós-
Graduação em Entomologia, para
obtenção do título de *Doctor Scientiae*.**

APROVADA: 24 de fevereiro de 2006.

Dr. Jacques Hubert Charles Delabie
(Conselheiro)

Dr. Paulo Sérgio Fiúza Ferreira
(Conselheiro)

Dr. José Lino Neto

Dr. Lucio Antonio de Oliveira Campos

Dra. Terezinha Maria Castro Della Lucia
(Orientadora)

Aos meus pais Paulo e Lyzete,
À Quitéria, Rafael e a pequena Júlia
Com todo Amor e Carinho,
Dedico

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudos e apoio financeiro.

À Univesidade Federal de Viçosa e ao programa de Pós-Graduação da Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realização deste curso.

A FAPESB/PRONEX/CNPq 048/2003b, pelo auxílio financeiro.

À minha orientadora, Prof^ªTerezinha Maria Castro Della Lucia, pela compreensão, ajuda, confiança, amizade e apoio dados.

Ao amigo e Guru científico Prof. Jacques H. C. Delabie, responsável por minha iniciação na mirmecologia e grande incentivador ao longo desses quinze anos de convívio. Agradeço por disponibilizar toda a estrutura física e humana do Laboratório de Mirmecologia da Ceplac para o tratamento das formigas desse experimento.

A divisão de climatologia do CEPEC, na pessoa de Marcos Moreira, por ter cedido todos os equipamentos necessários para as observações metereológicas.

A Gideval de Jesus Carvalho (o Zome), pelos 365 dias de cooperação no trabalho de campo, pessoa sem a qual dificilmente o trabalho seria realizado.

As queridas Cléa e Davileide, pela amizade, carinho e excelente convívio, além de ter tido o privilegio de servir como cobaia nas aventuras gastronômicas das mesmas.

Aos colegas do Insetário da UFV: Gabriela, Márcio, Ethel, Fabrícia, Ilka e Seu Manuel que, apesar da distância, sempre se mostraram muito prestativos sempre que precisei.

Ao amigo Kazuyuki Nakayama, sempre solícito e disposto a longas horas de conversas sobre ciência, política, psicologia...etc....

Aos colegas Frederico Falcão Salles (o Marrento), Marcelo Baptista e Paula Andréa pela amizade.

Ao professor Paulo Sérgio Fiúza Ferreira, por sua acolhida no Museu de Entomologia e por ter colocado a minha disposição um valioso material para estudo.

Aos amigos do Laboratório de Mirmecologia do CEPEC/CEPLAC: Zé Raimundo, Crispim, Luiza, Karina, Jaqueline, Sebastien, Lucimeire, Riviane, Benoit, Heloisa, Lucileide, Dayane, Susele e Adrianany pelo excelente convívio.

Aos estagiários do Laboratório de Mirmecologia: Heloisa, Lucileide, Dayane e Adriany, pela ajuda na montagem das formigas, sem a qual, certamente não seria possível terminar o trabalho em tempo hábil.

A Ana Flávia, por sua imprescindível ajuda na tabulação dos dados, e pelo enorme carinho que sempre marcou nossa amizade.

A Peter Langlands (Curtin University of Technology, Austrália), Meredith Cobb e Katie Watkins (Antioch College, Ohio) pela ajuda no trabalho de campo.

A Seu Maráu e a Cafu por permitirem a instalação das armadilhas em suas propriedades.

A todos aqueles que foram passar um final de semana na casa da praia e acabaram sendo vítimas da triagem.

A D. Paula (secretária da Entomologia) por presteza, profissionalismo e inesgotável paciência.

BIOGRAFIA

IVAN CARDOSO DO NASCIMENTO, filho de Paulo Cardoso do Nascimento e Lyzete Cardoso do Nascimento, nasceu no Rio de Janeiro, em 8 de abril de 1972.

De novembro de 1991 a dezembro de 1999, participou de diversos Projetos de Pesquisa, sendo bolsista da Fundação Boticário de Proteção a Natureza (1 ano); Universidade Estadual de Santa Cruz (1 ano); CNPq/Iniciação Científica (3 anos) e American Museum of Natural History (AMNH) (1 ano), sempre desenvolvendo as atividades pertinentes aos estágios no Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau, CEPLAC/CEPEC, Itabuna-Bahia.

Em 1999, graduou-se em Ciências – Habilitação em Biologia pela Universidade Estadual de Santa Cruz em Ilhéus-Bahia.

Em fevereiro de 2000, iniciou o Curso de Mestrado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa, vindo a defender a dissertação em fevereiro de 2002.

Em fevereiro de 2002 iniciou o doutorado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa, defendendo a tese em fevereiro de 2006.

ÍNDICE

RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	x
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	10

Artigo 1

Mating flight seasonality in the genus <i>Labidus</i> (Hymenoptera: Formicidae) at Minas Gerais, in Brazilian Atlantic Forest Biome, and <i>Labidus nero</i> , Junior synonym of <i>Labidus mars</i>	13
Abstract.....	14
Introduction.....	15
Materials and Methods.....	16
Results and Discussion.....	16
Mating Flight Activity in <i>Labidus</i> spp.....	16
<i>Labidus Nero</i> (Santschi 1930), Junior Synonym of <i>Labidus mars</i> Forel 1912.....	18
References.....	20

Artigo 2

Phenology of mating flight in Ecitoninae (Hymenoptera: Formicidae) in a Brazilian Atlantic Forest locality.....	25
Abstract	26
Introduction.....	27
Materials and Methods.....	29
Study area.....	29
Sampling.....	30
Analysis of the data.....	30
Results.....	31

Phenology.....	32
Climatic variables.....	33
Discussion.....	33
Climatic factors: temperature x rainfall.....	36
References.....	39

Artigo 3

Fenologia de vôos noturnos de acasalamento de formigas em uma área tropical.....	51
Introdução.....	52
Material e Métodos.....	55
Amostragem.....	55
Identificação dos espécimes.....	56
Análise dos dados.....	56
Resultados.....	58
Fenologia.....	59
Precipitação pluviométrica x abundância dos alados.....	66
Discussão.....	67
Efeito da amostragem.....	67
Diversidade e duração das fenologias.....	68
Sistemas de acasalamento e sua relação com a fenologia reprodutiva.....	74
Precipitação pluviométrica e liberação dos alados.....	75
Referências.....	78
Conclusões Gerais.....	90

RESUMO

NASCIMENTO, Ivan Cardoso do, D.S., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2006. **Fenologia dos vôos de acasalamento em formigas tropicais.** Orientadora: Terezinha Maria Castro Della Lucia. Conselheiros: Jacques Hubert Charles Delabie e Paulo Sérgio Fiuza Ferreira.

Foi estudada a fenologia reprodutiva de formigas em duas localidades – no Município de Viçosa, Minas Gerais e Ilhéus, Bahia. Em Viçosa foi examinada a atividade de vôos de machos do gênero *Labidus* (Ecitoninae), através de uma exaustiva série de coletas realizadas com armadilha luminosa entre os anos de 1981 e 1998. Foram coletados 368 machos em três espécies: *Labidus nero*, *L. coecus* e *L. praedator*. Foi pela primeira vez registrada para uma mesma localidade a presença de três espécies do gênero e estas exibiram uma marcada sazonalidade na atividade de vôo. Esse assincronismo sugere que a sazonalidade pode estar agindo como mecanismo de isolamento reprodutivo dessas espécies. A ocorrência de *L. nero*, assim como diversos registros recentes de operárias de *L. mars* na mesma localidade, levou à conclusão de que *L. nero* é de fato sinônimo junior de *L. mars*. No município de Ilhéus, foram realizadas coletas diárias com o auxílio de armadilhas luminosas durante todo o ano de 2004. Espécimes de Ecitoninae foram estudados separadamente, sendo registrado um total de 1285 machos distribuídos em 15 espécies. Estas apresentaram seu período reprodutivo concentrado principalmente entre os meses de novembro a fevereiro. Sincronismo na atividade de vôos foi observado para as espécies de *Neivamyrmex* e *Eciton*, enquanto segregação ocorreu em *Labidus* à semelhança do observado para esse gênero no município de Viçosa. Foi desenvolvido um modelo a fim de explicar a abundância dos alados ao longo do ano, baseado nos fatores temperatura e chuva e na interação entre estes. Somente o fator temperatura foi significativo. Isto está provavelmente relacionado ao modo de fundação de novas colônias por fissão conhecido para os Ecitoninae. Quando considerado o conjunto das espécies da família Formicidae para o município de Ilhéus, foram coletados 140.450 indivíduos que se distribuem em 228 morfoespécies. Para as 27 espécies analisadas (as mais frequentes

nas observações), a atividade de vôo de fecundação se verificou em pelo menos oito meses do ano, com intensidade máxima em novembro. Cerca da metade dessas espécies teve sexuais alados voando durante cinco a oito meses do ano, fenômeno que provavelmente depende da pequena variação das temperaturas médias que se verifica ao longo do ano em Ilhéus. Verificou-se que a ocorrência de chuva é também necessária, porém, insuficiente para induzir a atividade de vôo na maioria das espécies. Esta depende mais, provavelmente, dos mecanismos de fundação de colônias próprios a cada uma das espécies estudadas.

ABSTRACT

NASCIMENTO, Ivan Cardoso do, D.S., Universidade Federal de Viçosa, February 2002. **Phenology of mating flight in tropical ants**. Adviser: Terezinha Maria Castro Della Lucia. Committee Members: Jacques Hubert Charles Delabie and Paulo Sérgio Fiuza Ferreira.

The phenology of mating in ants was studied in two localities of Brazil: Viçosa, State of Minas Gerais and Ilhéus, State of Bahia. In Viçosa, the flight activity of males of *Labidus* (Ecitoninae) was examined, through an exhaustive series of collects carried out using a light trap between 1981 and 1998. During this experiment, 368 males in three species were collected: *Labidus nero*, *L. coecus* and *L. praedator*. It is the first time that the occurrence of three species of this genus in a single locality is recorded, each one showing a marked seasonality in their flight activity. This asynchrony suggests that this seasonality acts as a mechanism of reproductive isolation between these species. The occurrence of *L. nero*, as well as diverse recent records of workers of *L. mars* in the same locality, led us to conclude that *L. nero* is in fact a junior synonym of *L. mars*. At Ilheus, daily collections using light traps during all the year of 2004 have been carried out. Specimens of Ecitoninae have been studied separately, being recorded a total of 1,285 males distributed in 15 species. Most of them had their reproductive period between February and November. Synchronism in flight activity was observed for species of *Neivamyrmex* and *Eciton*, while segregation occurred in *Labidus*, similarly to what has been observed for this genus at Viçosa. A model was developed in order to explain abundance of winged mates along the year, based on the factors temperature and rain, and on interactions between the both. Only the factor temperature was significant. This is probably related to the foundation mode of new colonies known as fission for the Ecitoninae. When the whole set of species of Formicidae at Ilheus is considered 140,450 individuals distributed in 228 morpho-species were collected. In 27 species that were analyzed (the more frequent in the observations), mating flight activity is verified in at least eight months over the year, with its higher intensity in November. About half of these species had winged mates flying during five to eight months over the year, phenomenon that probably depends on small variations of average

temperatures that occur along the year at Ilhéus. It was verified that rainfall is also necessary, however, being itself insufficient to promote flight activity in most of the species. This probably depends on the mechanisms of colony foundation proper to each one of the species that have been studied.

INTRODUÇÃO GERAL

Colônias maduras de formigas investem anualmente grande quantidade de energia na produção de alados (machos e fêmeas) (Keller, 1995), que durante o período reprodutivo acasalam e dispersam (Hölldobler & Wilson, 1990). A produção e posterior liberação dos alados podem acontecer em diferentes períodos do ano, o que confere para as diversas espécies diferentes padrões fenológicos.

O termo fenologia é definido como o tempo de recorrência entre eventos biológicos periódicos, mediados por uma série de fatores bióticos e abióticos (Rathcke & Lacey, 1985). A fenologia reprodutiva de uma espécie é o resultado da interação entre suas estratégias reprodutivas e as diversas variáveis ambientais locais (Kaspari et al., 2001a; Dune et al., 2003), sendo um importante meio para compreensão de fatores genéticos, de estrutura de acasalamento, seleção de habitats e de diversidade das populações (Tschinkel, 1991). O padrão fenológico do ciclo de vida de qualquer organismo pode ser classificado de três formas – através do tipo de distribuição, duração e sincronismo (Rathcke & Lacey, 1985). Aplicando essa classificação, pode-se analisar os vôos de reprodução das formigas de três maneiras: i) pelo tipo de distribuição (analisando sua modalidade, ou seja, períodos que podem apresentar máxima intensidade); ii) duração (número de meses em que os alados encontram-se em atividade e, conseqüentemente, que novas colônias podem estar sendo estabelecidas e iii) sincronismo (através dos padrões de resposta de espécies que são relacionadas).

Considerando os organismos de uma forma geral, em regiões temperadas os ciclos fenológicos são sazonais e relativamente previsíveis, ocorrendo primariamente em função do acúmulo de calor e fotoperíodo (Lantz & Turner, 2003). Assim acontece também com as formigas de regiões temperadas, cujos vôos são caracterizados por uma distribuição tipicamente unimodal, com curta duração e, em função disso, vôos de acasalamento altamente sincronizados (Talbot, 1945; Kanno, 1959; Boomsma & Leusink, 1981; Woyciechowski, 1987, 1990). Por outro lado, nas regiões intertropicais favorecidas por condições climáticas constantes há oportunidade de vôos durante vários meses do ano com picos de atividades distribuídos em diferentes períodos (ver, Kaspari et al. 2001ab; Torres et al., 2001; Nascimento, 2002). No entanto, mesmo nessas condições, algumas espécies apresentam vôos sazonais como resultado de sua estratégia reprodutiva, como acontece, por exemplo, com formigas do gênero *Atta* (Moser, 1967).

A interpretação da fenologia dos vôos de reprodução das formigas está diretamente relacionada com a análise das diferentes estratégias reprodutivas utilizadas por esses organismos. Durante muito tempo, a reprodução de formigas foi vista como um processo simples e uniforme, quase sempre caracterizado por meio de um modelo baseado em espécies que apresentavam uma única rainha e que fundavam novas colônias sozinhas (haplometrose) após o vôo nupcial (Heinze & Tsuji, 1995). Nesse modelo, o caso mais bem conhecido para formigas do Novo Mundo está no gênero *Atta* (Moser, 1967; Mariconi, 1970), onde machos e fêmeas alados realizam o vôo nupcial e dispersam, e rainhas fundam colônias de maneira claustral. No entanto, variantes desse modelo começaram a ser estudadas em mais detalhes a partir de Hölldobler & Wilson (1977). Hoje se sabe que as estratégias reprodutivas em formigas são multiformes, inclusive quando se compara taxa filogeneticamente próximos (Hölldobler & Bartz, 1985; Heinze & Tsuji, 1995).

Embora extremamente diversificado, Hölldobler & Bartz (1985) classificam o sistema de acasalamento das formigas em dois grupos. O primeiro é designado “síndrome da agregação de machos”, sendo comumente observado em espécies cujas colônias têm grande número de indivíduos e corresponde classicamente ao vôo nupcial. Nesse modelo, machos e fêmeas são capazes de se dispersar e acasalar à grande distância de seu ninho natal (Hölldobler & Wilson, 1990). As espécies que utilizam esta estratégia geralmente formam colônias de maneira independente, sem a ajuda de operárias. Comumente a fundação da colônia é inteiramente claustral (Hölldobler & Wilson, 1990), o que diminui o risco de predação. Numerosas espécies de grupos filogeneticamente derivados como Formicinae, Dolichoderinae e Myrmicinae utilizam essa estratégia reprodutiva (Peeters & Ito, 2001).

O outro sistema de acasalamento é chamado “síndrome de chamada pela fêmea”. Nesse caso, as fêmeas são ápteras ou têm pouca mobilidade, sendo observada normalmente nos grupos mais basais de formigas (Peeters, 1991). As colônias são formadas exclusivamente por fissão (Peeters & Ito, 2001), onde uma ou diversas fêmeas reprodutivas são acompanhadas por operárias (fundação dependente). Como resultado dessa estratégia, as colônias recém-fundadas têm seu poder de dispersão limitado, uma vez que as fêmeas possuem pouca mobilidade (Hölldobler & Wilson, 1977). Em consequência, é comum que a distribuição dessas espécies ocorra em agregados e elas sejam muito mais susceptíveis a perturbações locais.

O acasalamento nas formigas é resultante de uma sucessão de atos e processos fisiológicos e comportamentais de origem interna ou externa aos parceiros sexuais. As figuras 1 e 2 representam, esquematicamente, alguns desses processos com suas relações de dependência e suas possíveis rotas de sucesso/insucesso, considerando as duas maiores estratégias citadas acima. Na figura 1 é representado um modelo típico de vôo nupcial, o que representa a “síndrome de agregação de machos”; e na Figura 2 um modelo baseado em uma espécie que realiza “síndrome de chamada da fêmea”. Em função da enorme variação que existe no segundo modelo foi adotado o repertório comportamental de *Dinoponera quadriceps* que consta, pelo menos em parte, em Monnin & Peeters (1998).

As espécies que realizam o vôo nupcial clássico (figura 1), de forma geral, são mais dependentes dos fatores climáticos. Isso faz com que apresentem padrões fenológicos mais previsíveis, uma vez que a produção dos sexuais está dependente das condições climáticas e energéticas favoráveis. Como consequência, o período reprodutivo apresenta sazonalidade e periodicidades mais acentuadas (Kaspari et al., 2001; Nascimento, 2002), além de vôos sincronizados. A maior parte dos sexuais é alvo de predação por parte dos mais diversos tipos de organismos (Hölldobler & Wilson, 1990). Já as espécies que fazem fundação dependente (= rainhas acompanhadas por operárias) têm a possibilidade de produção dos sexuais continuamente (figura 2) e os vôos de reprodução podem acontecer ao longo do ano. Pelo fato das rainhas fundarem as colônias acompanhadas por operárias diminui o risco durante a formação inicial da colônia (Keller, 1991, 1995). Em função da alta taxa de crescimento da colônia os sexuais são produzidos também mais rapidamente (Keller & Passera, 1990), permitindo que novos locais sejam colonizados mais rapidamente.

Em uma primeira análise das figuras 1 e 2 observa-se claramente que sob o ponto de vista do processo de realização dos vôos, o esquema apresentado na figura 1 aparece mais complexo e com mais rotas possíveis de insucesso do que o esquema da figura 2. No entanto, uma visão mais detalhada dos mecanismos de seleção que atuam na figura 2 deve revelar a alta complexidade de fatores que determinam essa estratégia. Como principal diferença entre as duas estratégias aparece a capacidade de dispersão dos alados, que é um dos principais pontos para se discutir os processos evolutivos das estratégias reprodutivas nas formigas (Heinze & Tsuji, 1995).

Dispersão e fundação solitária têm sempre um custo energético maior do que não dispersar (Heinze & Tsuji, 1995). Espécies que fundam colônias de maneira

independente investem grande quantidade de energia na produção e maturação dos sexuais (Hölldobler & Wilson, 1990). Em rainhas de *Lasius flavus*, por exemplo, há um aumento de 455% de corpo gorduroso desde de sua emergência até o acasalamento (Keller & Passera, 1989). Da perspectiva da rainha a melhor opção reprodutiva depende da probabilidade do sucesso entre iniciar nova colônia sozinha ou ser aceita em uma colônia já estabelecida (Heinze & Keller, 2000).

Estratégias de dispersão são principalmente determinadas por características do ambiente. Sob condições ecológicas adversas, espera-se uma redução de fundação independente, sendo favorecidas fissão, poliginia e reprodução contínua (Heinze & Tsuji, 1995). Os principais fatores relacionados como limitantes para dispersão são: locais disponíveis para nidificação, condições climáticas inconstantes, competição e distribuição de recursos de forma heterogênea (Heinze & Tsuji, 1995).

Em um grande número de espécies de formigas observa-se redução completa ou parcial dos caracteres associados com dispersão, tais como asas, ocelos e escleritos torácicos desenvolvidos em rainhas (Peeters & Ito 2001). Fêmeas reprodutivas ápteras são também denominadas “rainhas ergatóides” e têm morfologia semelhante à das operárias, porém na maioria das espécies o abdômen encontra-se mais desenvolvido. Para maiores detalhes sobre a nomenclatura adotada para classificar fêmeas reprodutivas ápteras veja Peeters (1991ab). Nessas espécies, fissão aparece como o mecanismo obrigatório de formação de novas colônias. Rainhas ergatóides são encontradas em diversos taxa e distribuídas nas diferentes subfamílias de formigas (Heinze & Tsuji, 1995).

Em mais de uma centena de espécies de formigas a casta rainha é ausente e uma ou diversas operárias (a depender da espécie) são responsáveis pela oviposição (Peeters, 1991a). Essas operárias que têm a capacidade de reproduzir sexualmente são definidas como “gamergates” (operárias acasaladas). Para essas espécies fissão ocorre como único mecanismo para formação de novas colônias.

Fatores climáticos que atuam sobre a fenologia das formigas

As variações nos gradientes de temperatura e chuva são consideradas os principais fatores para o disparo e ocorrência dos vôos de acasalamento das formigas (Kaspari et al., 2001a; Nascimento, 2002). Os fatores climáticos que atuam sobre a fenologia reprodutiva das formigas podem ser discutidos em duas escalas de tempo: i)

numa escala global ou anual – nessa categoria estão englobadas as condições climáticas que permitem o aparecimento dos alados na colônia e, dentre essas, certamente a temperatura tem um papel regulador no ciclo reprodutivo desses organismos (figura 1) (Boomsma & Leusink, 1981; Kipyatkov & Lopatina, 1993), além de ser o principal fator para explicar a riqueza local das formigas (Kaspari et al., 2004 ii); numa escala de tempo mais restrita ou pontual – são os fatores climáticos que atuam no período da pré-revoada e/ou aqueles responsáveis pelo disparo dos vôos, sendo que os mais freqüentemente relacionados são: chuva, temperatura, vento e luminosidade (ver, Kannowski, 1959a; Moser, 1967; Markin et al. 1971; Morril, 1974; Baldrige et al., 1980; Boomsma & Leusink, 1981; Torres et al., 2001). No entanto, os fatores precisos são desconhecidos para a maioria dos grupos de formigas, devido principalmente a dificuldades práticas de observação como, por exemplo, o horário exato dos vôos e comportamento críptico que algumas espécies exibem.

Em regiões de clima temperado, esses fatores já estão mais precisamente determinados, isso porque as condições que permitem os vôos estão concentradas em um curto intervalo de tempo (Talbot, 1945; Kannowski, 1959; Boomsma & Leusink, 1981; Woyciechowski, 1987, 1990), o que facilita as observações. Na região Neotropical como um todo, somente algumas espécies foram estudadas e concentradas, sobretudo, na tribo Attini (Moser, 1967; Diehl-Fleig & Luchese, 1992).

Para as espécies de clima tropical que já foram estudadas o principal fator responsável pelo desencadeamento dos vôos é a chuva, isto porque a chuva: (I) facilita na escavação inicial do formigueiro; (II) minimiza a desidratação dos alados e (III) atua como fator responsável pelo sincronismo dos vôos. No entanto, sua ação não é uniforme para os diferentes grupos de formigas quando uma comunidade é analisada (Kaspari et al., 2000a; Nascimento, 2002). Outro fator que deve ser considerado é a distribuição das chuvas. As primeiras chuvas logo após um longo período de estiagem favorecem a liberação dos alados, no entanto, as chuvas posteriores parecem não ser o fator limitante (Torres et al., 2001).

As informações disponíveis indicam que há uma relação estreita entre o modo de fundação da colônia e uma maior ou menor dependência dos fatores climáticos envolvidos no momento dos vôos (Passera & Keller, 1989). Assim, formigas que fundam colônias de maneira independente normalmente fazem fundação claustral (Kannowski, 1959; Passera & Keller, 1989; Kannowski, 1959; Hölldobler & Wilson, 1990). Por outro lado, para as espécies que realizam fissão, não há evidências marcantes

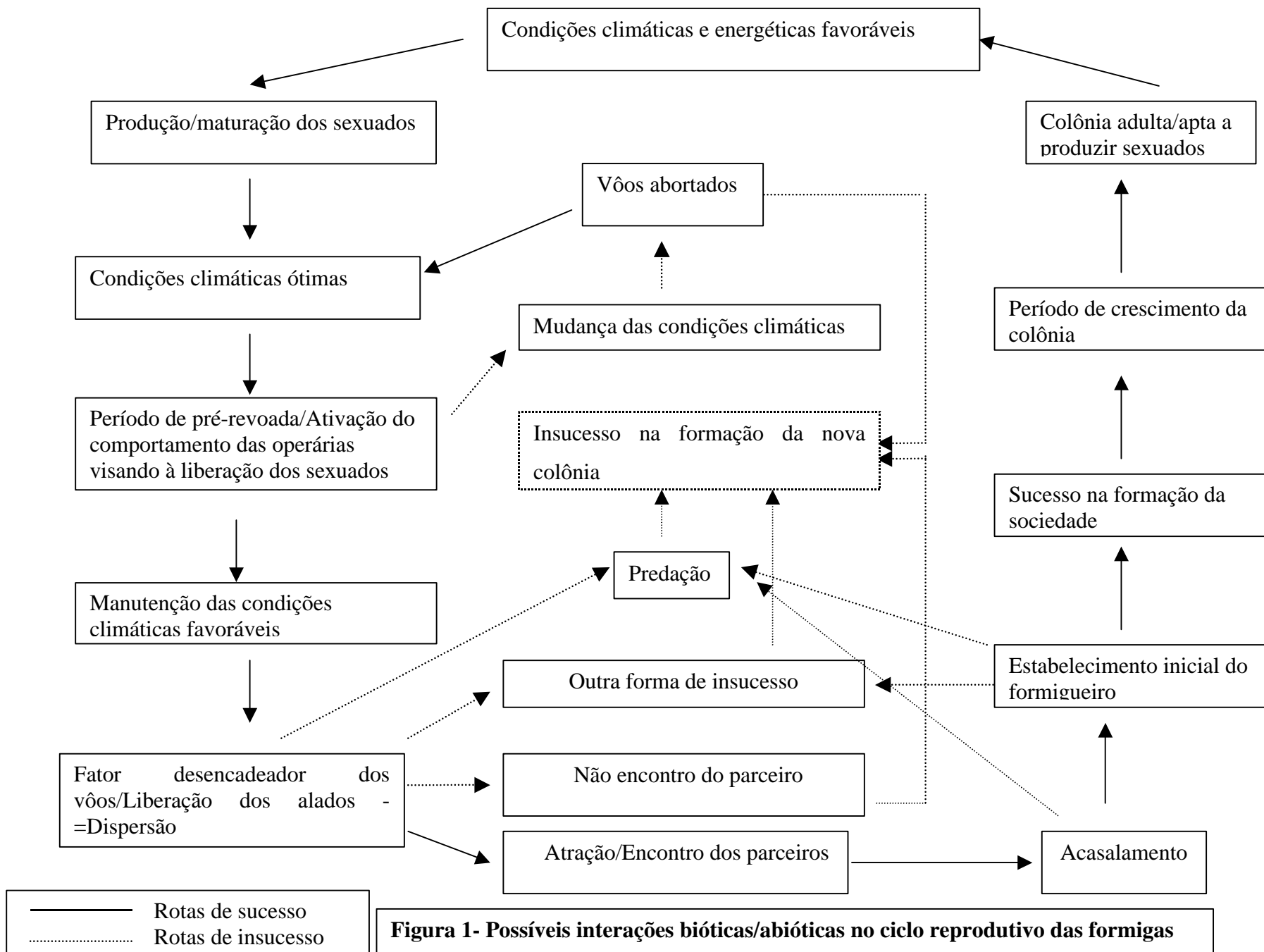
da dependência dos fatores climáticos no disparo dos vôos e, de maneira geral, essas espécies são capazes de reproduzir durante grande parte do ano (Kaspari et al., 2001b).

Um fator complicador para a determinação dos fatores climáticos responsáveis pelo desencadeamento é a combinação das diferentes variáveis climáticas. Isso dificulta determinar com exatidão quais os fatores climáticos que estão agindo de maneira decisiva para a realização dos vôos. O tratamento estatístico para esses dados também é complexo, uma vez que o efeito das diferentes variáveis podem se sobrepor e, dependendo da maneira como forem analisadas, apresentam diferentes níveis de significância.

Alguns dados experimentais sugerem que o momento de disparada dos vôos seja determinado, pelo menos em parte, por fatores endógenos (Hölldobler & Bartz, 1985), sendo estes ainda mais difíceis de ser investigados sob condições naturais. Para algumas espécies de formigas, o período que antecede a revoada é marcado por uma intensa excitabilidade e agressividade das operárias, como ocorre, por exemplo, para formigas do gênero *Atta* (Moser, 1967; Cunha, 1988). Para *Atta* e *Acromyrmex* essa excitabilidade ocorre como resposta à liberação de feromônio da glândula mandibular dos machos (Fowler, 1982), fato também verificado para *Camponotus herculeanus* (Hölldobler & Wilson, 1990) e desempenha papel fundamental na liberação dos alados e posterior encontro dos parceiros. Machos e fêmeas de *C. herculeanus* que tentam sair do ninho de maneira prematura são impedidos pelas operárias residentes por combate físico direto (Hölldobler & Maschwitz, 1965), sugerindo que para essa espécie a saída dos alados seja controlada pelas operárias. Portanto, a determinação dos fatores responsáveis pelo desencadeamento dos vôos de acasalamento nos Formicidae parece envolver uma complexa relação de fatores endógenos e exógenos que precisam ser estudados em mais detalhes, sobretudo para espécies tropicais onde as observações são ainda escassas.

Considerando a ubiquidade e a dominância das formigas (Hölldobler & Wilson, 1990), é até certo ponto, surpreendente a escassez de informações sobre a fenologia reprodutiva desses organismos, sobretudo quando se considera o fenômeno ao nível de comunidade. As únicas informações disponíveis para a região Neotropical são os trabalhos realizados por Kaspari et al. (2001ab); Torres et al. (2001) e Nascimento et al. (2002), sendo esse último a única referência para a América do Sul, pelo menos quando se considera uma comunidade.

São apresentados neste trabalho dados sobre a fenologia reprodutiva de formigas em duas diferentes áreas do bioma Mata Atlântica; uma localizada no município de Viçosa-Minas Gerais e a outra em Ilhéus-Bahia. Os dois primeiros artigos apresentam dados sobre a fenologia reprodutiva de formigas da subfamília Ecitoninae. No primeiro é analisada a fenologia reprodutiva do gênero *Labidus*, através do estudo de uma série de 18 anos de coleta no município de Viçosa-Minas Gerais. O segundo estuda a fenologia reprodutiva das diferentes espécies da subfamília através de coletas diárias realizadas durante um ano no município de Ilhéus-Bahia. Finalmente, o terceiro artigo trata da fenologia reprodutiva ao nível de comunidade com amostras também realizadas neste município.



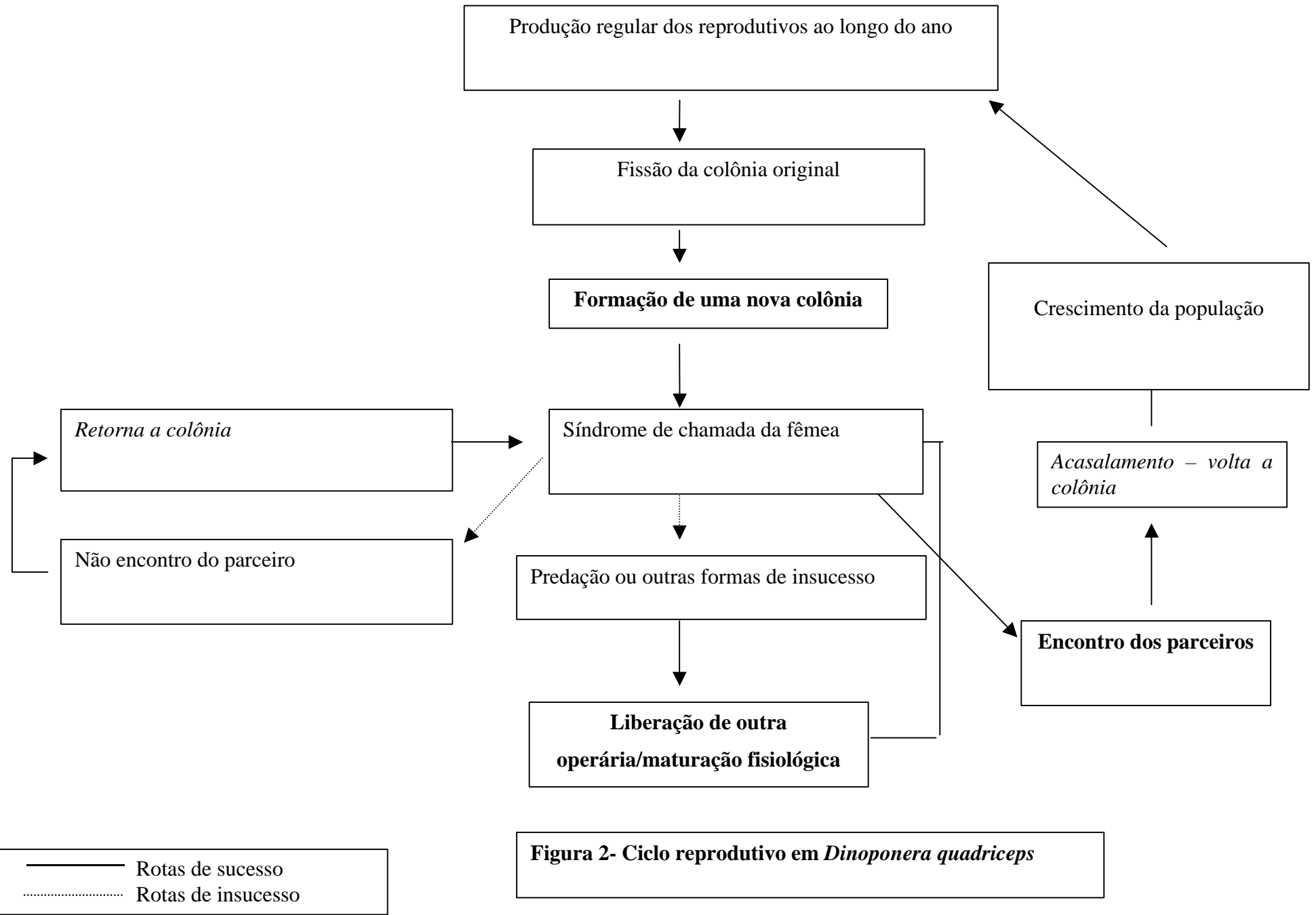


Figura 2- Ciclo reprodutivo em *Dinoponera quadriceps*

Referências Bibliográficas

- Baldrige, R.S; Rettenmeyer, C.W. & Watkins, J. F. 1980. Seasonal, nocturnal and diurnal flight periodicities of Nearctic army ant males (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.*, 53: 189-204.
- Boomsma, J. J. & A. Leusink. 1981. Weather conditions during nuptial flights of four european ant species. *Oecologia*. 50: 236-241.
- Cunha, W.H.A. 1988. Algumas notas sobre o comportamento e outras características da içá e do bitu por ocasião do vôo nupcial. *Naturalia.*, 13: 11-13.
- Diehl-Fleig, E. & M. E. De Paula Lucchese. 1992. Nest foundation by *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae), p.51-54. In Billen J (ed.), *Biology and evolution of social insects*. Leuven, Leuven University Press.
- Dune JA, Harte J, Kevin JT. 2003. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecol. Monogra.* 69-86.
- Fowler, H.G. 1982. Male induction and function of workers' excitability during swarming in leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Hymenoptera, Formicidae). *Int. J. Inv. Repr. Dev.* 4:333-335.
- Heinze, J. & Tsuji K. 1995. Ant reproductive strategies. *Res. Popul. Ecol.* 37: 135-149.
- Heinze, J. & Keller, L. 2000. Alternative reproductive strategies : a queen perspective in ants. *Trends Ecol. Evol.* 15: 508-512.
- Hölldobler, B. & Maschwitz, U. 1965. Der Hochzeitsschwarm der Rossameise *Camponotus herculeanus* L. (Hym. Formicidae). *Z. Vgl. Physiol.*, 50:551-568
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson. 1977. The number of Queens: An important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften.* 64: 8-15.
- Hölldobler, B., S. H. Bartz. 1985. Sociobiology of reproduction in ants. *Fortschr. Zool.* 31, 237-257.
- Hölldobler, B. Wilson, E.O. 1990. *The ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts 732pp.
- Kannowskii, P. B. 1959. The flight activities of *Dolichoderus (Hypoclinea) taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 52: 755-760
- Kaspari, M.; Pickering, J. & Windsor, D. 2001a. The reproductive flight phenology of a neotropical ant assemblage. *Ecol. Entomol.* 26: 245-257.

- Kaspari, M., J. Pickering, J. T. Longino & D. Windsor. 2001b. The phenology of a Neotropical ant assemblage: evidence for continuous and overlapping reproduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 382-390.
- Kaspari, M., Ward P.S., Yuan, M. 2004. Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity. *Oecologia.* 140:407-413.
- Keller, L. & Passera, L. 1989. Size and fat content of gynes in relation to mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia.* 80: 236-240.
- Keller, L. & Passera, L. 1990. Fecundity of ants queens in relation to their age and the mode of colony founding. *Insectes Soc.*, 37: 116-130.
- Keller L. 1991. Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in the ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ethol Eco Evol* 3:307-316.
- Keller, L. 1995. Social life: the paradox of multiple-queen colonies. *Trends Ecol. Evol.* 10: 355-360.
- Kipyatkov V.E, Lopatina, E.B. 1993. The regulation of annual cycle of development in the ants of the subgenus *Serviformica* (Hymenoptera, Formicidae). In: Kipyatkov VE, editors. *Proceedings of the Colloquia on Social Insects.* St. Petersburg. p 49-60.
- Lantz, T.C & Turner, N.J. 2003. Traditional phenological knowledge of arboreal peoples in British Columbia. *J. Ethnobiol.* 33:263-286.
- Mariconi, F.A.M. 1970. *As saúvas.* Agronômica Ceres, São Paulo, 167pp.
- Markin, G. P., J. H. Dillier., S. O. Hill., M. S. Blum & H. R. Hermann. 1971. Nuptial flight and flight ranges of the imported fire ant, *Solenopsis saevissima* Richteri (Hymenoptera: Formicidae). *J. Georgia Entomol. Soc.* 6: 145-156.
- Monnin, T. & Peeters, C. 1998. Monogyny and regulation of worker mating in the queenles *Dinoponera quadriceps*. *Anim. Behav.* 55: 299-306.
- Moser, J.C. 1967. Mating activities of *Atta texana* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 14:295-312.
- Morril, W. L. 1974. Production and flight of alate red imported fire ants. *Environ. Entomol.* 3: 265-271.
- Nascimento, I. C. do. 2002. Fenologia do vôo nupcial e amostragem de comunidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em área de Mata Atlântica do município de Viçosa – Minas Gerais. Viçosa, MG: UFV, 2002. 76p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Viçosa.

- Passera, L. & Keller, L. 1989. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 80: 236-240
- Peeters, C. 1991a. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biol. J. Linn. Soc.* 44:141-152.
- Peeters, C. 1991b. Ergatoid queens and intercastes in ants: two distinct adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Insectes Soc.*, 38:1-15.
- Peeters, C., F. Ito. 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 46:601-630.
- Rathcke, B. Lacey E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*16: 179-214.
- Talbot, M. 1945. A comparison of flights of four species of ants. *Am. Midl. Nat.* 34:504-510.
- Tschinkel, W. R. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. *Insectes Soc.*, 38: 77-82.
- Torres, J.A.; Snelling, R.R. & Canals, M. 2001. Seasonal and nocturnal periodicities in ant nuptial flights in the tropics (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 37: 601-624.
- Woyciechowski, M. 1987. The phenology of nuptial flights ants (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Cracov.* 30:137-140.
- Woyciechowski M. 1990. Nuptial flight in several ant species and their aerial aggregation (Hymenoptera:Formicidae). *Acta Zool. Cracov.* 33:555-564.

Artigo 1

Sociobiology (2004) 44:615-622

**Mating Flight Seasonality in the Genus *Labidus*
at Minas Gerais, in the Brazilian Atlantic Forest Biome, and
Labidus nero (Santschi, 1930), Junior Synonym of *Labidus mars* (Forel, 1912).**

By

Ivan Cardoso do Nascimento^{1,2}, Jacques Hubert Charles Delabie^{2*},
Paulo Sérgio Fiúza Ferreira¹ & Terezinha Maria Castro Della Lucia¹

- 1- Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, 36570-000 Viçosa, MG, Brazil icardoso@insecta.ufv.br
- 2- U.P.A. Laboratório de Mirmecologia, Convênio CEPLAC/UESC, CEPEC, C.P. 7, 45600-000 Itabuna, BA, Brazil delabie@cepec.gov.br

* To whom correspondences should be addressed

ABSTRACT

This study examines a series of records made on mating flight activity of species of the *Labidus* genus in a forest reserve at Viçosa, Minas Gerais State, Brazil, in the dominium of the Atlantic Forest. Due to an exhaustive sampling effort along 18 years, the males of three species of *Labidus* were collected at light traps: *Labidus coecus*, *Labidus nero* and *Labidus praedator*, showing that they are the only three species of *Labidus* existent in the locality. The occurrence of the males of *L. nero*, as well as two records of *L. mars* workers were recently made in the same place, let us conclude that *Labidus nero* is in fact a junior synonym of *Labidus mars*.

INTRODUCTION

As other army ants, the species of the Ecitoninae subfamily (Hymenoptera: Formicidae) are different of most other ant groups by having unique characteristic behaviors such as nomadism and organized mass foraging (raids) (Gotwald 1995). The Ecitoninae males are winged (on the contrary of the reproductive females, even when virgin), more or less regularly produced by the colonies along the year, and are very different morphologically from the females. Between the five genera of the subfamily, all of the New World, a couple of species of *Labidus* are between the most commonly observed in Ecitoninae, since they frequently forage in open habitat (Fowler 1979).

Due to the cryptic behavior of many species, a range of Ecitoninae have been described only from winged males, because they are easily caught with light traps when they flight for mating (Borgmeier 1955; Watkins 1976). For this reason, almost half the known species of Ecitoninae have been initially described exclusively from males, which is a very uncommon situation between the Formicidae (Watkins 1976). When compared with workers, rather similar from a species to another, the males have a conspicuous gaster, mandibles and genitalia well developed and differentiated, markedly different between species, while showing few intraspecific variation, making them a very reliable material for taxonomic purposes.

Available data on the periodicity of male mating flight between the Ecitoninae are almost exclusive of Neartic Region (Baldrige 1972, Baldrige *et al.* 1980), the only exception for Neotropics being the paper of Kanno (1969), made from observations conducted at Barro Colorado Island, Panama. Nevertheless, due to the short period of observations, no definitive conclusion was reported on seasonality and periodicity of Ecitoninae male flights.

This study examines a series of records made on mating flight activity of species of the *Labidus* genus for the first time in South America: in a forest reserve at Viçosa, Minas Gerais State, Brazil, in the dominium of the Atlantic Forest. Coincidentally, observations about the ant fauna of the same locality and recently available, have been crossed with those of *Labidus*, leading us to conclude that two taxa of the genus are in fact synonyms.

MATERIALS AND METHODS

The study was carried out in the reserve Mata Corrego do Paraiso (20°45'S 45°52'W), belonging to the Federal University of Viçosa (UFV), with 194 hectares at an altitude of 650 m, and is located at Viçosa, Minas Gerais State, Brazil. The predominant vegetation type is a secondary forest of the Brazilian Atlantic rain forest, sub-type Sub-Deciduous Tropical Forest (Alonso 1977). As the reserve is being naturally progressively rehabilitated, different succession stages can be observed: managed and abandoned pasture, bush land and dense secondary forest.

According to the Köppen system, the climate is rainy, subtropical and mesothermic (Cwb) and the precipitation is about 1,315 mm per year (Antunes 1979, 1986). The average temperature is between 18°C and 19°C per year (15°C - 22°C, respectively during colder and warmer months) with two well-defined seasons: a dry season from June to August, while it rains along the rest of the year (Nimer 1977).

Ecitoninae male collections have been made at irregular intervals between 1981 and 1998. Light traps model “Luiz de Queiroz” (Silveira Neto & Silveira 1969), adapted according Ferreira & Martins (1982) at the height of 1.50m, were used at night, from 6:00 p.m. to 6:00 a.m. During the 98 months of collecting, 277 samples were taken at a minimum interval of one week between successive trappings.

The specimens were kept in entomological blankets at the Entomological Museum of the UFV, until their study. The identification was made at specific level, following the Borgmeier's (1955) and Watkins' (1976) keys and characters. Vouchers are deposited in UFV Entomological Museum, Viçosa, Minas Gerais State, Brazil, and in the Myrmecology Laboratory collection, Cocoa Research Center, Ilheus, Bahia State, Brazil.

RESULTS AND DISCUSSION

Mating Flight Activity in *Labidus* spp.

A total of 368 males of three species of *Labidus* were collected during this study. They belong to the following species: *Labidus coecus* (Latreille 1802) [106 individuals], *Labidus nero* (Santschi 1930) [69 individuals] and *Labidus praedator* (Fr. Smith 1858) [193 individuals]. Simultaneously, males of other 12 species of Ecitoninae and belonging to

the genera *Eciton*, *Neivamyrmex* and *Nomamyrmex*, have been trapped too. They will be object of a further detailed study.

L. coecus males are making their mating flights during the colder periods with low precipitation from July to September (Figure 1). This case is unique in the whole Ecitoninae subfamily. Similar observations on the same taxon have been made in Barro Colorado Island (Kannowski 1969) and Texas (Baldrige 1972; Baldrige *et al.* 1980) where *L. coecus* males were flying in the colder times ($\leq 20^{\circ}\text{C}$ in Texas) too. The production of larvae of sexuals of *L. coecus* begins before the dry period and is accomplished only during the colder months of the year (Baldrige 1972). This is exactly the opposite situation of most of other Ecitoninae species, where the higher peak of immature production occurs at the end of the dry season (Schneirla 1971). *L. praedator* males are flying for mating from October to May, with a peak during the summer. It is also the species that have the longest period of mating flight activity (Figure 1). *L. nero* males are flying only during the spring months (Figure 1) and co-occurs with *L. praedator* in only 1,8% (n=5) of samples. Even during the days where different species of the same genus fly for mating, there still exists the possibility that flight occurs at different times in the day. Segregation of the mating flight in short periods of time (around 12 hours) has been already reported for co-generic species of army-ants in the Dorylinae genus *Dorylus* (Haddow *et al.* 1966), and in the Ecitoninae *Neivamyrmex* and *Labidus* (Kannowski 1969).

The marked seasonality presented by the three species of *Labidus* flying for mate at Viçosa and the weak overlapping between the flight activity periods of the taxa suggest that this seasonality is acting as a mechanism of reproductive isolation. Similar phenomenon seems to be happening with few North-American Ecitoninae (Baldrige *et al.* 1980, Hölldobler & Wilson 1990). The hybridization prevention is sometimes seen as the main reason that different species, phylogenetically close, are mating in different periods of the year (Snow 1974), although available information about reproductive phenology in ant communities in tropical habitats strongly show generic affinities (Kaspari *et al.* 2001).

***Labidus nero* (Santschi 1930), Junior Synonym of *Labidus mars* (Forel 1912).**

At the end of the flight activity period of experimentation and further, records on ant communities at different places of the same locality were intensively taken, and specimens were deposited as vouchers in the UFV Entomological Museum and Myrmecology Laboratory collections. Several species of Ecitoninae were trapped using different methods, mainly, Winkler sacks, pit-fall, and hand general collection (for a general revision of the methods and efficiency of ant collecting, see Bestelmeyer *et al.* 2000). Three species of *Labidus* were taken: *L. praedator*, *L. coecus* and *Labidus mars* (Forel 1912).

This last species has been encountered twice at Viçosa (MG, Brazil): a) one worker, pit-fall trap, forest reserve, 28.XII.1994, S.M. Soares and C.G. Marinho col., CPDC #4952B; b) 40 workers, hand collection, UFV fields, 14.X.1999, C.S.F. Mariano col., CPDC #5268. Vouchers of this series have been further deposited in UFV Entomology Museum, AMNH, IHVL, LACM, MNHN, MZSP (acronyms following Brandão 2000). According to the collector, at around 10:00 a.m., several hundreds of workers were observed getting out of a hole in the ground near a building of the university, crossing away a cemented area very fast, before going back underground on opposite side (C.S.F. Mariano, personal communication). As mentioned by Zara *et al.* (2003), records of *L. mars* are very unusual and this is the second raid recorded for that species, even though few detailed observations were made. No larva was observed being carried by the workers, indicating that the trail was certainly a hunting raid. The cryptic behavior of this species, marching and foraging hidden and underground, only in galleries naturally opened by a range of fossorial organisms, is common in many Ecitoninae, such as in *Neivamyrmex* spp. and also in *Labidus coecus*. Nevertheless, this last species is commonly seen in many parts of the Neotropics, certainly because its behavior is not so cryptic as *L. mars*, while this one is always reported as rare. On the other hand, *L. praedator* makes its raids almost always without remittance (Fowler 1979).

According to Borgmeier (1955), Kempf (1972), Watkins (1976) and Zara *et al.* (2003), *L. mars*, described only from workers, occurs in the Brazilian states of São Paulo, Pernambuco, Ceará and Goiás, and occurs in Peru too (Watkins 1976). Here, we report a new locality for the occurrence of *L. mars* in São Paulo State: two workers, Campinas (SP, Brazil), XI.1998, A. Gasparetto col., CPDC. On the other hand, *L. nero*, described only

from males, occurs in the Brazilian states of Minas Gerais, Rio de Janeiro and São Paulo (Borgmeier 1955, Kempf 1972, Watkins 1976). Interestingly, the occurrence of *L. nero* is reported from Viçosa since 1931, according Borgmeier (1955). The subspecies *Labidus nero denticulatus* Borgmeier, 1955, is reported from the Brazilian State of Para (Borgmeier 1955, Watkins 1976).

Even not perfectly sympatric, the distributions of both *L. nero* and *L. mars* are largely overlapping. In addition to the information given by Borgmeier (1955) for Viçosa, we found many males of *L. nero* (69, in a range of independent light trap samples) and two new records of *L. mars* workers, together with many additional data on *L. coecus* and *L. praedator*, the only two other species of *Labidus* occurring in the same locality and resulting of an exhaustive sampling effort along 18 years. We have then no doubt in concluding that *L. nero* and *L. mars* belong to the same taxon, even though no series with male and worker together have ever been found due to the ant rareness. We conclude that *Labidus nero* (Santschi 1930) is in fact a junior synonym of *Labidus mars* (Forel 1912). Our information does not yet allow us to statute on the case of *L. nero denticulatus*.

***Labidus mars* (Forel)**

Eciton mars Forel 1912: 44. Worker, Soldier. Original Description; *Labidus mars* (Forel), Borgmeier 1953: 8, first combination in *Labidus*; *Labidus mars* (Forel), Borgmeier, 1955: 121-123, confirmed combination in *Labidus*; *Labidus mars* (Forel), Watkins 1976: 8, confirmed combination in *Labidus*; *Labidus mars* (Forel), Bolton, 1995: 220, confirmed combination in *Labidus*.

Eciton (Labidus) coecum nero Santschi, 1930: 82. Male. Original Description; *Labidus nero* (Santschi), Borgmeier 1953: 14, first combination in *Labidus*; *Labidus nero* (Santschi), Borgmeier, 1955: 127-129, confirmed combination in *Labidus*; *Labidus nero* (Santschi), Watkins 1976: 8, confirmed combination in *Labidus*; *Labidus nero* (Santschi), Bolton 1995: 220, confirmed combination in *Labidus*. **New Synonymy.**

According to the available collection data, the irregular distribution of *L. mars* certainly results of its rareness combined to its cryptic behavior. This rareness is here confirmed by the relatively discrete occurrence of its males (until here, under the junior

synonym name *L. nero*) at Viçosa although a strong sampling effort, if compared with the records of the two other species of the genus. It is reasonably possible in fact that this taxon offers a continuous distribution between the southeastern, central-western and northeastern regions of Brazil, since there exists sporadic records for these areas.

ACKNOWLEDGMENTS

To the National Scientific and Technological Knowledge Council (CNPq) for financial support and scholarships. To Lucileide de Souza Ramos for helping in specimens preparation for the taxonomic study.

REFERENCES

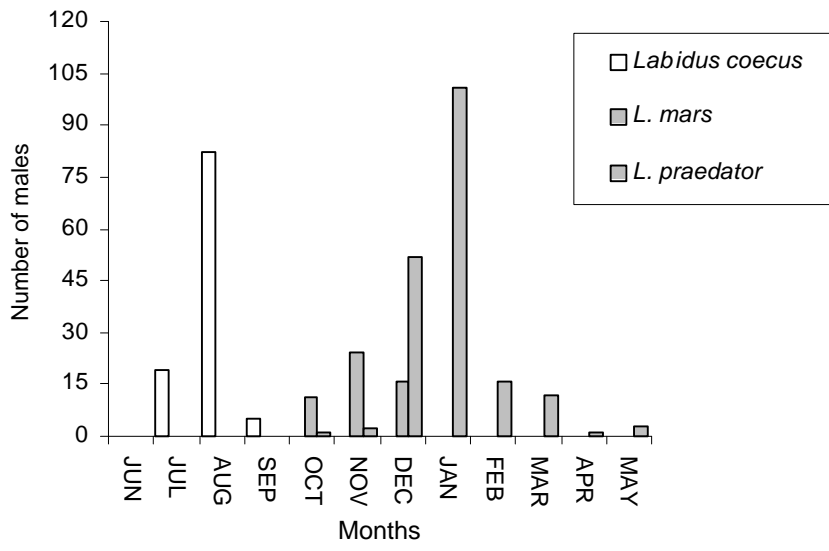
- Alonso, M.T.A. 1977. Vegetação. *In: Geografia do Brasil: Região Sudeste*. Ed. C. Goldenberg. IBGE, 3: 91-118.
- Antunes, F.Z. 1986. Caracterização climática do estado de Minas Gerais. *Informe Agropecuário* 12: 9-113.
- Antunes, F.Z. 1979. Contribuição para a caracterização do regime hídrico de Minas Gerais e aptidão das principais culturas. *Informe Agropecuário* 5: 43-78.
- Baldrige, R.S. 1972. Field and laboratory investigations of flight and related behavior of male army ants in Texas. Kansas, Manhattan. 1972. 186pp. (PhD Dissertation - Kansas State University).
- Baldrige, R.S., C.W. Rettenmeyer & J.F. Watkins. 1980. Seasonal, nocturnal and diurnal flight periodicities of Nearctic army ant males (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 53: 189-204.
- Bestelmeyer, B.T., D. Agosti, L.E. Alonso, C.R.F. Brandão, W.L. Brown Jr, J.H.C. Delabie & R. Silvestre. 2000. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. *In: Standard Methods for Measuring and*

- Monitoring Biodiversity*. Eds. D. Agosti, J.D. Majer, L.T. Alonso and T. Schultz. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 122-144.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, 504 pp.
- Borgmeier, T. 1955. Die Wanderameisen der Neotropischen Region (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 3: 1-720.
- Brandão, C.R.F. 2000. Major regional and type collections of ants (Formicidae) of the World and sources for the identification of ant species. *In: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Eds. D. Agosti, J.D. Majer, L.T. Alonso and T. Schultz. Smithsonian Institution, Washington, DC, pp. 172-185.
- Ferreira, P.S.F. & D.S. Martins. 1982. Contribuição ao método de captura de insetos por meio de armadilha luminosa, para obtenção de exemplares sem danos morfológicos. *Rev. Ceres* 29: 538-543.
- Fowler, H.G. 1979. Note on *Labidus praedator* (Fr. Smith) in Paraguay (Hymenoptera: Formicidae: Dorylinae: Ecitonini). *J. Nat. Hist.* 13: 3-10.
- Gotwald, W.H., Jr. 1995. *Army Ants: The Biology of Social Predation*. Cornell University Press, 302 pp.
- Haddows, A.J., I.H.H. Yarrow, G.A. Lancaster & P.S. Corbert. 1966. *Proc. R. Entomol. Soc. London* 41: 103-106.
- Kaspari, M., J. Pickering, J.T. Longino & D. Windsor. 2001. The phenology of a Neotropical ant assemblage: evidence for continuous and overlapping reproduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 382-390.
- Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Stud. Entomol.* 15: 3-344.
- Kannowski, P.B. 1969. Daily and seasonal periodicities in the nuptial flights of Neotropical ants. 1 Dorylinae. *Proc. VI Congr. IUSI, Bern*, 77-83.
- Nimer, E. 1977. Clima. *In: Geografia do Brasil: Região Sudeste*. Ed. C. Goldenberg. IBGE, 3: 51-89.

- Schneirla, T.C. 1971. *Army ants: a study in social organization*. W.H. Freeman & Co. Press, 349 pp.
- Snow, D.W. 1974. A possible selective factor in the evolution of fruit seasons in a tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- Silveira Neto, S. & A.C. Silveira. 1969. Armadilha luminosa modelo "Luiz de Queiroz". *O Solo* 61: 15-21.
- Watkins II, J.F. 1976. *The identification and distribution of New World army ants (Dorylinae: Formicidae)*. Baylor University Press, 102 pp.
- Zara, F.J., M.S.C. Morini & L.M. Kato. 2003. New records for the army ant *Labidus mars* (Formicidae: Ecitoninae) in the Atlantic rain Forest of São Paulo State, Brazil. *Sociobiology* 42: 443-448.

Caption to Figure:

Figure 1 – Male mating flight activity of *Labidus coecus*, *L. mars* (= *L. nero*) and *L. praedator* in the Reserve Mata Corrego do Paraiso, Viçosa, Minas Gerais, Brazil, 1981-1998.



Artigo 2

Phenology of mating flight in Ecitoninae (Hymenoptera: Formicidae) in a Brazilian Atlantic Forest locality

IVAN C. NASCIMENTO¹, JACQUES H. C. DELABIE², & TEREZINHA M. C. DELLA LUCIA¹

¹*Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, 36570-000, MG, Brazil, and* ²*UPA Laboratório de Mirmecologia, Convênio CEPLAC/UESC, Centro de Pesquisas do Cacau, Itabuna, Bahia, Brazil.*

Abstract

The mating flight activity of Ecitoninae was studied using four light traps daily inspected in 2004. A total of 1,285 males of Ecitoninae within 15 species were collected, with the number of their species varying monthly from two to 11. For most species, the beginning of the reproductive period occurred in November or February. Synchronism of the flight activity between species was observed in *Neivamyrmex* and *Eciton*, while segregation occurred in *Labidus*. In the model tested to explain male abundance over the year, including rainfall, temperature and interaction between the both factors, only temperature was significant.

Keywords: Ecitoninae, phenology, mating flight, Tropics, rainfall, temperature.

Correspondence: T. Della Lucia, M.C., Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, 36570-000, MG, Brazil. Fax: +55 3138992537. Email: tdlucia@mail.ufv.br

Introduction

The Ecitoninae, as well as the other legionary ants, have a unique biology among the Formicidae, defined as the “Syndrome of behavioral and reproductive traits” (Gotwald, 1982; Brady, 2003). These characteristics are: colonies with a large number of individuals, nomadism, collective foraging and the presence of a single and highly modified queen per colony. The colonies do not possess permanent nest and their life cycles are marked by alternating nomad and stationary stages (Schneirla, 1971; Gotwald, 1995). The physogastry of these queens allows a large production of immatures and reproductive pulses marked by very well defined periods. This results in a synchronized cycle of brood and millions of individuals that originate from a single queen (Gotwald, 1995; Brady, 2003). New colonies are solely formed by the fission. During the mating period, males fly from their colonies to look for conspecific colonies to mate (Schneirla, 1971). These males are always winged and have a distinct morphology from that of other males of ants with a conspicuous gaster and well developed mandibles and genitalia (Borgmeier, 1995; Watkins, 1976). In *Eciton burchelli*, for example, during colony fission, approximately six new queens and 4.000 males are produced (Franks & Hölldobler, 1987).

Although different aspects of the biology of several species of Ecitoninae have already been widely investigated (Schneirla, 1971, Gotwald, 1982, 1995), studies on the periodicity and seasonality of their mating nuptial flights have been restricted to the Nearctic region (Baldrige, 1972; Baldrige et al., 1980). In the Neotropical region, observations conducted by Kanno (1969) in the Barro Colorado Island, Panama, are the only information available. Furthermore, those observations are not conclusive due to the short period of investigation involved. The only reference to the South American Ecitoninae in

terms of nuptial flights is that by Nascimento et al. (2004) that investigated a longer temporal series of flights, evaluating the seasonality of mating flights of the genus *Labidus*.

Kaspari et al. (2000a) classified the phenology of nuptial flights in ants in three categories: i) duration (number of days or months these flights last); ii) modality (modal characterization, or discontinued months in which activity peaks might occur), and iii) period of the year in which these modes exhibit the maximum intensity.

In general, in temperate areas, ant mating flights are restricted to a few weeks of the year, occurring exclusively during the summer, as observed in *Lasius* and *Myrmica* spp. (Kannowski, 1959; Boomsma & Leusink, 1981). On the contrary, in tropical regions, there is a high flight frequency during several months of year (Kaspari et al., 2001ab & Torres et al., 2001).

Two patterns of nuptial flights are known for army ants: i) in Dorylinae, these flights occur along the year, but with higher intensity during the transition period between the dry and the rainy season (Haddow et al., 1966 & Leston, 1979) and ii) in the Ecitoninae, in temperate areas these flights are characterized by well defined seasonality and they are highly dependent on climatic factors, mainly temperature and rainfall (Baldrige, 1972 & Baldrige et al., 1980).

It is common that ants of different species of the same genus have their mating flights in a same period of the year, because they are phylogenetically closer (forming taxocenes, see Kaspari et al., 2000b) and because they respond to similar environmental factors (McCluskey, 1965). On the other hand, if these species respond in a distinct manner to resources and conditions, which in the case of ant alates can be represented by segregating mating flight period, this could be evolutionarily important because these ecological differences could act as an important mechanism to avoid interspecific

hybridization (Hölldobler & Wilson, 1990). Possible examples of mating flight segregation in Ectoninae are mentioned for the genus *Neivamyrmex* by Baldrige et al. (1980) and for *Labidus* (Nascimento et al., 2004). However, these studies lack statistical analyses of the data to prove this phenomenon. In legionary ants, the segregation of mating flights in a short period of time (approximately 12 hours) has already been reported for 8 species of the genus *Dorylus* (Haddow et al., 1996) and four species of *Neivamyrmex* (Kannowski, 1969).

This study presents, for the first time in the Neotropical region, data on the reproductive phenology of 15 species of Ectoninae, studied during a one-year period. Our objectives were: i) to determine the periodicity and the seasonality of mating flights of the genera *Eciton*, *Labidus*, *Neivamyrmex* and *Nomamyrmex* under tropical conditions; ii) to test mating synchronism in conspecific species and iii) to test the influence of climatic factors (temperature and rainfall) on the abundance of Ectoninae males along the year.

Materials and Methods.

Study area

This study was conducted at the Barramares village (14°37'04'S; 30°04'07'W) in a “restinga” (typical coastal vegetation of Brazil) area, located at the north coast of Ilhéus, Bahia, Brazil. The region is covered by several vegetation types, with the Atlantic Forest Biome, the coastal savannah and mangroves as the predominant features (Delabie et al., 1998). According to Köppen’s classification, the climate of the area is designated as tropical hot and humid (Af), without a defined dry season. Rainfall is above 2000 mm; monthly average precipitations never reaches lower than 100 mm (Frota, 1972). Monthly average temperature is 20°C from June to August (winter) and higher temperatures (monthly average=26°C) occur from December to March (summer).

Sampling

Males of Ecitoninae were sampled by using four light traps, model “Luiz de Queiroz” (Silveira Neto & Silveira, 1969) modified by Ferreira & Martins (1982), placed 2 m above the soil. Light traps were crepuscular/nocturnal, working from 6:00 p.m to 6:00 a.m. They were daily inspected and were set up from 01/01/2004 to 01/01/2005. Two light traps were placed in the vegetation at 100 m from the sea shore surrounded by a bushy grassland, in an area where cashew trees (*Anacardium occidentale*) and palm trees (*Cocos nucifera*) were predominant. A second set of light traps was placed at 800 m from the sea shore, on the margin of a secondary forest under successional stage of recovery, with low antropic influence. On both areas, there are flooded areas (coastal swamps) that remain so for the most part of the year.

The specimens were preserved in 70% alcohol and taken to the Myrmecology Laboratory of the Cocoa Research Center, Ilhéus, Bahia, Brazil. Identification was carried out to species level with the help of taxonomic keys by Borgmeier (1955) and Watkins (1976). Vouchers of the biological material were deposited in the Laboratory collection. Climatic variables were daily collected in the samplings areas, temperature was obtained by a thermo-hygrometer Model FUESS 115 T and rainfall by a rain gage Model “Ville de Paris”.

Analysis of the data

Daily samples were grouped; figures represented the number of individuals per month for species phenology. Mating flight segregation was tested by means of an ANOVA, and the genera were analysed separately. The number of males sampled from

each species was used as the response variable and collecting date was used as the explaining variable. For p values greater than 0.05, the hypothesis of flight segregation was rejected. Only the flight activity period of the genus that had been previously determined was selected for this analysis. The model formed by temperature x rainfall and the interaction between these factors to explain Ecitoninae male abundance during the year was also tested by ANOVA. In this analysis, all the species represented by more than 20 individuals and the whole period of study were considered. Non significant variables were excluded from the model until obtaining an adequate model (Crawley, 2002).

The analyses were performed by means of General Linear Models (GLM) and they were carried out within the R Statistical package, version 1.7.1© 2003 the R Development Core Team (Ihaka & Gentleman, 1996).

Results

During the 365 nights of the experiments, a total of 1,285 males of Ecitoninae within 15 species were collected. They were represented by the genera *Eciton* (3 species), *Labidus* (2 species), *Neivamyrmex* (9 species) and *Nomamyrmex* (1 species) (Table I). *Neivamyrmex* had also the highest abundance, with 62.7% of all individuals collected (Table I). Then *Eciton* (22.6%) and *Labidus* (12.8%) were the second and third most abundant genera in number of specimens. Two species, *Neivamyrmex detectus* Borgmeier, 1953 and *N. piraticus* Borgmeier, 1953, represented by one individual each are here reported for the first time from the state of Bahia, adding to the lists of Ecitoninae of that state found in Kempf (1972), Watkins (1976) and Delabie et al. (1998).

INSERT TABLE I HERE

Phenology

Males of Ecitoninae were collected during the whole year, with the number of their species varying monthly from two to 11 (Figure 1). The beginning of the reproductive period for the majority of the species occurred between October and November when species abundance increases. This increase is mainly a function of the increase in *Neivamyrmex* species that begin to mate in November (Figure 1). On the contrary, in the transition period between February and March, males of *Neivamyrmex* completely stopped their activities and the number of Ecitoninae species strongly decreased.

INSERT FIGURA 1 HERE

Along the year, all evaluated species exhibited unimodal curves, with the majority having maximum activities at the beginning and at the end of the year, although activity peaks may occur for at least six months (Figure 2). Only *Eciton burchelli* had continuous flights, even though about 10% of the males were collected in occasions other than the reproductive period that occurs between December and February (Figure 2). In contrast to the other Ecitoninae species, males of *Labidus coecus* began their flights that were concentrated during the colder months of the year (July to August). They showed clear flight segregation in contrast to those of *L. praedator* ($p < 0.001$, $F = 7.078$, $df = 70$) that flies from January to May (Figure 3). All *Neivamyrmex* species concentrated their reproductive periods from November to February. There was no species segregation on the day of the flight ($p = 0.5283$, $F = 0.397$, $df = 212$, Figure 2).

No segregation was also observed for *Eciton burchelli* and *E. mexicanum* ($p=0.512$, $F=0,428$, $df=125$, Figure 2). *Nomamyrmex esenbeckii* usually flies from September to December, but it was the only species that concentrated the flights in October.

INSERT FIGURE 2 HERE

Climatic variables

From all species analysed in terms of the model that includes rainfall, temperature and interaction between these two factors to explain male abundance of Ecitoninae during the year, only temperature was significant (Table II-A). Therefore, the easiest model adequate to explain male abundance includes only temperature (Table IIB). The number of Ecitoninae males is positively correlated to temperature increase (Figure 4, $r = 0.2157$; $T = 4.21$; $df = 364$; $p < 0.001$).

Discussion

The presence of at least two species of Ecitoninae for each month is reported for the first time in the subfamily, however the lack of complete information in other areas of the Neotropical region does not allow comparisons. Besides the possibility of reproduction over a longer period in the year, there is evidence that the number of days of the flight season is longer in tropical areas. For example, in Ilhéus, *Neivamyrmex swainsoni* flies during approximately 120 days and *L. coecus* 100 days, whereas Baldrige et al., (1980) reported a flight season of 79 and 71 days respectively, for these two species in Texas.

The data of our study add to those summarized by Kaspari et al. (2001a) and support the hypothesis of the existence of a latitudinal gradient in the duration of the reproductive

period in ants. Thus, the number of days favoring nuptial flights increases under lower latitudes, as it occurs in other organisms.

INSERT FIGURES 3 and 4 HERE

The presence of males during almost the whole year, as observed in *E. burchelli*, is reported for the first time in Ecitoninae, although males have been observed in low numbers (Figure 2) in occasions other than the reproductive peak. The presence of males during several months of the year indicates that these colonies are producing one more sexual brood per season, since emerged males remain a maximum of two weeks at their original colonies (Schneirla, 1971).

These results were not expected, since in *Eciton*, as well as in other genera of legionary ants, mass production of immature sex brood, with a distinct seasonality is observed (Schneirla, 1971; Gotwald, 1995). However, it cannot be said that new colonies are being formed outside the ideal reproductive period due to the small number of males sampled. It can be speculated, though, that at least in this species local climatic factors are not preventing continuous production of immature sex brood, as suggested for other species of Ecitoninae (Schneirla, 1971).

INSERT TABLE II HERE

A similar pattern of male production in army ants during the whole year, with peaks during three or four months, was reported by Haddow et al. (1966) and Leston (1979) for the genus *Dorylus* (Dorylinae), in two African sites. According Schneirla (1957), *Eciton*

(Ecitoninae) and *Dorylus* (Dorylinae) are homologous in their reproductive behavior, suggesting a monophyly of this group as a function of their reproduction. Brady (2003) showed that there is a real monophyly that implies in a behavioral inheritance and reproductive adaptation. This may partially explain the similarity between the phenology found in *Eciton* and *Dorylus*, but more samples in other areas are required for further clarification. The remaining species follow the unimodal pattern of activity curves as it was verified in other Ecitoninae species (Baldrige et al., 1980; Nascimento et al., 2004).

The species of *Neivamyrmex* studied here exhibited a similar pattern in their phenologies. Activity curves are almost identical in some pairs of species, such as *N. clavifemur* x *N. swainsoni* and *N. pilosus* x *N. leptognathus* (Figure 2). The hypothesis of flight segregation with male releases in different days, as a factor of reproductive isolation, was not confirmed. However, one cannot exclude the possibility of flight segregation on a smaller time scale (12 or 24 hours). This might not have been detected in this experiment, as a consequence of the way data were collected (during a continuous period of 12 hours). Examples of flight segregation in short periods of time (12 hour period) were reported by Kannowski (1969) for *Neivamyrmex* and by Haddow et al. (1996) for *Dorylus*.

Unlike species of *Neivamyrmex*, *L. coecus* and *L. praedator* have completely distinct flight phenologies during the year. This pattern is exactly the same as that found by Nascimento et al. (2004) in these two species in the tropics. This fact suggests that the distinct seasonality in the reproductive period may be a result of temporal reproductive isolation of these ants. It can also be speculated that segregation occurs in *Eciton vagans* when the available data is compared with that of other species (Figure 2). However, the small number of males collected did not allow any statistical analysis. Conspecific species flight segregation is also suggested for other species of North American Ecitoninae

(Baldrige et al., 1980; Hölldobler & Wilson, 1990) and African Dorylinae (Haddow et al. 1966), although it is not evident for species communities in tropical areas (Kaspari et al., 2001b).

Climatic factors: temperature x rainfall

Two abiotic factors (temperature and rainfall) are probably key components for understanding reproductive phenology in ants (Kaspari et al., 2001a). Ant mating flights seem to be regulated by rainfall, in the absence of significant differences in temperature. Rainfall dependence of mating flights is reported for several species of ants; some examples are found in Moser (1967); Boomsma & Leusink (1981) & Kaspari et al. (2001a). On the contrary, in our study, male abundance during the year cannot be explained by rainfall in all species of Ecitoninae studied. In sites with distinct seasonality, the transition between dry and rainy seasons indicates the beginning of the mating period for many ant species. In Ecitoninae, this was observed by Kanno (1969) and Baldrige et al. (1980). In Ilheus, Bahia, monthly average rainfall is never lower than 100 mm (Frota, 1972); it was about 200 mm in 2004. Therefore, it is possible that rainfall is not a limiting factor for alate production and release, since there is not a seasonality for rainfall.

Another non-mutually exclusive possibility for ant species dependence on rainfall for mating flights is the necessity of a wet or humid soil for recently-fertilized queens to excavate their nests (Haplometrotic nest foundation (Hölldobler & Wilson, 1990)). In the particular case of Ecitoninae, new colonies are always formed by fission, where the reproductive forms are followed by workers (pleometrotic foundation) and there are no fixed nests. Thus, these species that reproduce by fission may not be so dependent on rainfall to perform mating flights.

In general, males of alate species had maximum flight activity during the warmest months. Only *L. coecus* had its reproductive period during the coldest months (average of 22°C). Maximum flight occurrence for *L. coecus* during cold periods was reported in Panama, barro Colorado Island ((Kannowski, 1969)); Texas, Bell County (Baldrige 1972; Baldrige et al., 1980) and in Brazil, Viçosa (Nascimento et al., 2004). Badridge (1980) discussed that the production of sexual immatures might have different biological basis that have not been yet elucidated.

In addition to the factors that allow alates release, another important, although poorly understood factor is the mechanism that promotes immature sexual production in Ectoninae. Schneirla (1971) has proposed that the effect of environmental changes, especially periods of drought, act directly or indirectly on the queen physogastry determining the occurrence of immature sexual forms. On the other hand, this again might not be applied to the conditions of Ilheus county due to the lack of a dry season.

Although our data encompasses only one year of study, the lack of variation in Ectoninae reproductive phenology is expected from one year to the other. This was observed by Nascimento et al. (2004), during a study on the reproductive phenology of *Labidus* in a series sample of 18 years in another Brazilian locality. This type of information is important in investigations on the dynamics of this group. In addition, it is relevant for maintaining biodiversity in tropical ecosystems. Furthermore, it helps the understanding of eventual mechanisms of speciation that act on the reproductive behavior of these organisms.

Acknowledgements

This study was done as part of the requirements for a PhD thesis of I.C. Nascimento, who was supported by a grant from CNPq and financial support the FAPESB/PRONEX/CNPq.

The authors are thankful to Heloisa de Paula Santa Rosa and Lucileide de Souza Ramos for helping in specimens preparation for taxonomic study and Gideval de Jesus Carvalho for help in field work.

References

- Baldrige RS. 1972. Field and laboratory investigations of flight and related behavior of male army ants in Texas PhD dissertation. Kansas: Kansas State University. 186 p.
- Baldrige RS, Rettenmeyer CW, Watkins JF. 1980. Seasonal, nocturnal and diurnal flight periodicities of Nearctic army ant males (Hymenoptera: Formicidae). *J kan Ent Soc* 53:189-204.
- Bass JA, Hays SB. 1979. Nuptial flights of the imported fire ants in South Carolina. *J Georgia Entomol Soc* 14:158-161.
- Boomsma JJ, Leusink A. 1981. Weather conditions during nuptial flights of four european ant species. *Oecologia* 50:236-241.
- Borgmeier T. 1955. Die Wanderameisen der neotropischen Region. *Stud Entomol* 3:1-720.
- Brady SG. 2003. Evolution of army ants syndrome: The origin and long-term evolutionary stasis of a complex of behavioral and reproductive adaptations. *Evolution* 100:6575-6579.
- Crawley MJ. 2002. *Statistical computing: an introduction to data analysis using S-Plus*. Chichester: John Wiley & Sons. 761p.
- Delabie JHC, Mariano CFS, Nascimento IC. 1988. As formigas do município de Ilhéus (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Especiaria* 2:133-152.
- Delabie JHC, Reis YT. 2000. Sympatry and mating flight synchrony of three species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in southern Bahia, Brazil, and the importance of malaise trap for rare ants inventory. *Rev Brasil Entomol* 44:109-110.

Ferreira PSF, Martins DS. 1982. Contribuição ao método de captura de insetos por meio de armadilha luminosa, para obtenção de exemplares sem danos morfológicos. *Rev Ceres* 29: 538-543.

Franks, NR, Hölldobler B. 1987. Sexual competition during reproduction in army ants. *Biol J Linn Soc* 30:229-243.

Frota, PCE. 1972. Notas sobre o clima da Região Cacaueira Baiana. *Cacau Atualidades* 9:17-24.

Gotwald WH. 1982. Army ants. In: Hermann HR, editor. *Social Insectes*. vol 4. New York: Academic Press. p 157-254.

Gotwald WH. 1995. *Army ants: the biology of social predation*. Ithaca: Cornell University Press. 302 p.

Haddow AJ, Yarrow HH, Lancaster GA, Corbet PS. 1966. Nocturnal flight cycles in the males of African doryline ants (Hymenoptera: Formicidae). *Proc Roy Entomol Soc Lond* 41:103-106.

Hölldobler B, Wilson EO. 1990. *The ants*. Cambridge: Harvard University Press. 732 p.

Ihaka R., & Gentleman R. 1996. A language for data analysis and graphics. *J Comp Graph Stat* 5:299-314.

Kannowski PB. 1959. The flight activities and colony-founding behavior of bog ants in southeastern Michigan. *Insect Soc* 6:115-162.

Kannowski PB. 1969. Daily and seasonal periodicities in the nuptial flights of Neotropical ants. 1 Dorylinae, International Union for the Study of Social Insects; 1969 Sep 15-20; Bern: Organizing Committee of the VI Congress IUSI, 427 p.

Kaspari M, Pickering J, Windsor D. 2001a. The reproductive flight phenology of a neotropical ant assemblage. *Ecol Entomol* 26:245-257.

Kaspari M, Pickering J, Longino JT, Windsor D. 2001b. The phenology of a Neotropical ant assemblage: evidence for continuous and overlapping reproduction. *Behav Ecol Sociobiol* 50:382-390.

Kempf WW. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região neotropical. *Stud Entomol* 15:3-344.

Markin GP, Dillier JH., Hill SO, Blum MS, Hermann HR. 1971. Nuptial flight and flight ranges of the imported fire ant, *Solenopsis saevissima* Richteri (Hymenoptera: Formicidae). *J Georgia Entomol Soc* 6: 145-156.

McCluskey ES. 1965. Circadian rhythms in male ants of five diverse species. *Science* 150:1037-1039.

Moser JC. 1967. Mating activities of *Atta texana* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Soc* 14: 295-312.

Leston D. 1979. Dispersal by male Doryline ants in West Africa. *Psyche* 86:63-77.

Nascimento IC, Delabie JHC, Ferreira PSF, Della Lucia TMC. 2004. Mating flight seasonality in the genus *Labidus* (Hymenoptera: Formicidae) at Minas Gerais, in Brazilian Atlantic Forest Biome, and *Labidus nero*, Junior synonym of *Labidus mars*. *Sociobiology* 44: 615-622.

Schneirla, T.C. 1957. A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinae with respect to functional pattern. *Insect Soc.* 4:259-298.

Schneirla TC. 1971. *Army ants: a study in social organization*. San Francisco: W. H. Freeman & Co. Press. 349 p.

Silveira Neto S, Silveira AC. 1969. Armadilha luminosa modelo “Luis de Queiroz”. *O solo* 61:15-21.

Torres JA, Snelling RR, Canals M. 2001. Seasonal and Nocturnal in Ant Nuptial flight in the Tropics (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37:601-624.

Watkins J F II. The identification and distribution of New World Army ants (Dorylinae: Formicidae). Waco: Baylor University Press. 102 p.

Table I_ Number of individuals and percentage of Ecitoninae males sampled by light trap in the county of Ilhéus, Bahia, Brazil, from January to December, 2004.

Species	Number of individuals	% of individuals
<i>Eciton burchelli</i> (Westwood, 1842)	248	19.26
<i>Eciton mexicanum</i> Roger, 1863	32	2.48
<i>Eciton vagans</i> (Olivier, 1791)	12	0.93
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	139	10.80
<i>L. praedator</i> (Fr. Smith, 1858)	27	2.09
<i>Neivamyrmex clavifemur</i> Borgmeier, 1953	20	1.53
<i>N. detectus</i> Borgmeier, 1953	1	0.07
<i>N. guerini</i> (Shuckard, 1840)	169	13.13
<i>N. leptognathus</i> (Emery, 1900)	67	5.20
<i>N. pilosus</i> (Fr. Smith, 1858)	23	1.78
<i>N. piraticus</i> Borgmeier, 1953	1	0.07
<i>N. spinolai</i> (Westwood, 1842)	12	0.93
<i>N. sp prox. spinolai</i>	17	1.32
<i>N. swainsoni</i> (Shuckard, 1840)	498	38.69
<i>Nomamyrmex esenbeckii</i> (Westwood, 1842)	19	1.47
Total	1,285	100

Table II- Analysis of variance of Ecitoninae male abundance and two climatic variables: rainfall and temperature. A) Complete model B) Simplified model.

A)					
Variation coefficient	df	Sums of Squares	Mean Squares	F	p
Complete	365	13175.53			
Rainfall	1	59.5	59.5	1.721	0.1903
Temperature	1	590.5	590.5	17.077	<0.001*
Rainfall x Temperature	1	3.4	3.4	0.099	0.7529
Residual	362	12521.8	34.59		

B)					
Variation coefficient	df	Sums of Squares	Mean Squares	F	p
Complete	365	13175.53			
Temperature	1	613.1	613.1	17.766	<0.001*
Residual	364	12562.2	34.51		

Caption to Figures:

Figure 1- Number of species of Ecitoninae monthly sampled by light traps in the county of Ilhéus, Bahia, Brazil, from January to December, 2004.

Figure 2 – Flight phenology of Ecitoninae males monthly sampled by light traps in the county of Ilhéus, Bahia, Brazil, from January to December, 2004.

Figure 3 – Flight phenology of males of *Labidus coecus* (n=27) and *L. praedator* (n =139) monthly sampled by light traps in the county of Ilhéus, Bahia, Brazil, from January to December, 2004.

Figure 4 – Relation between temperatures and the number of Ecitoninae males sampled by light traps in the county of Ilhéus, Bahia, Brazil, from January to December, 2004.

Figure 1-

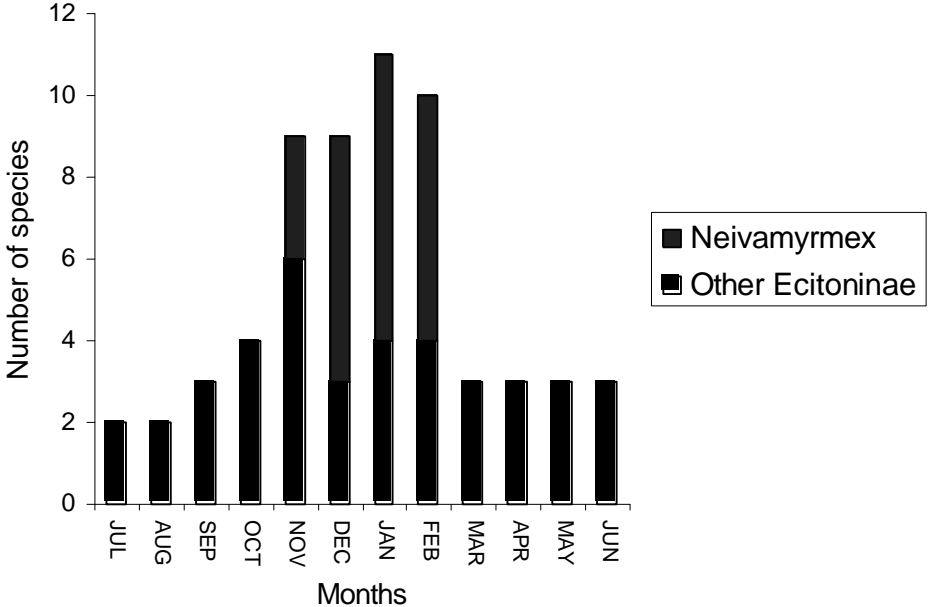


Figure 2

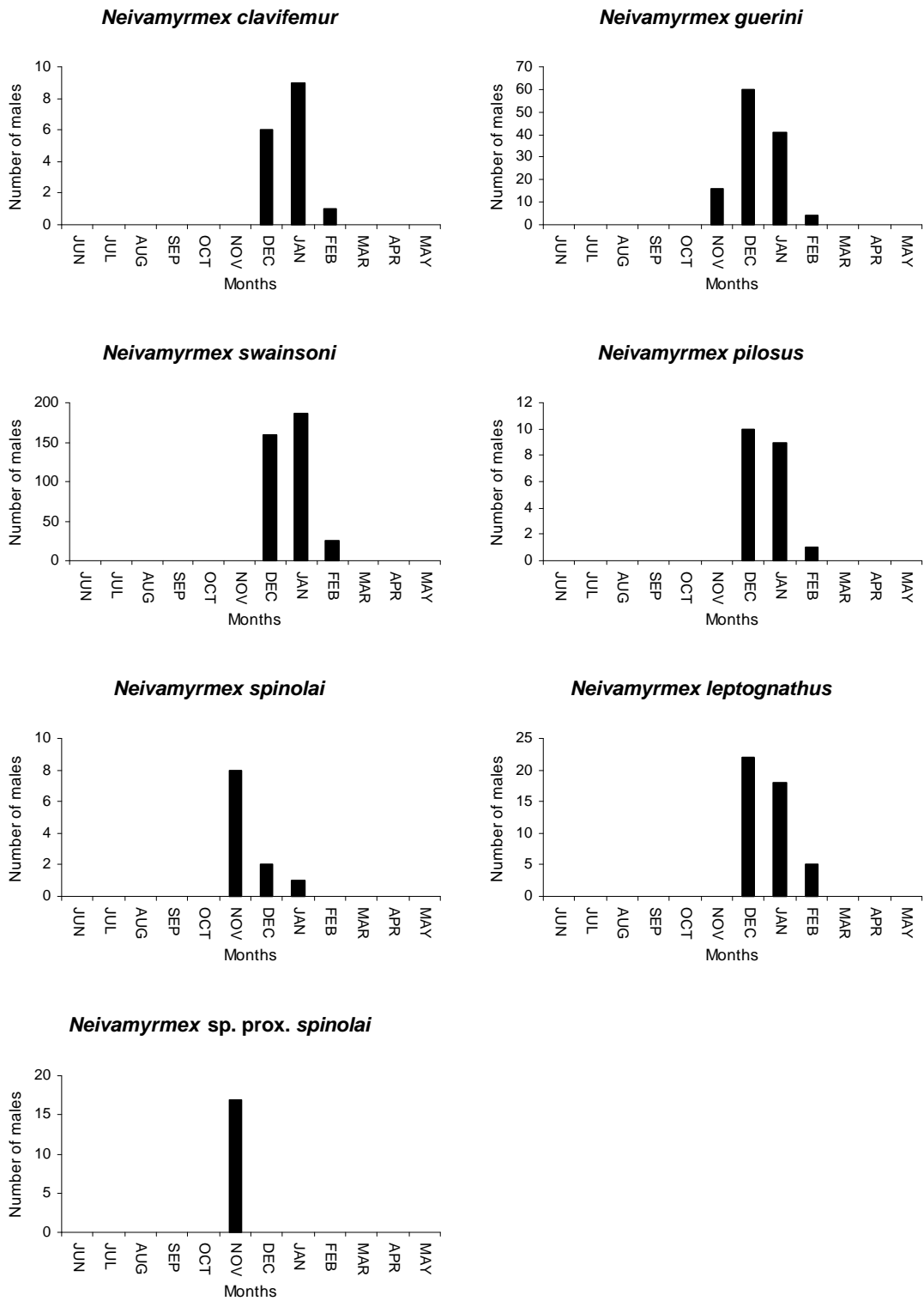


Figure 2-

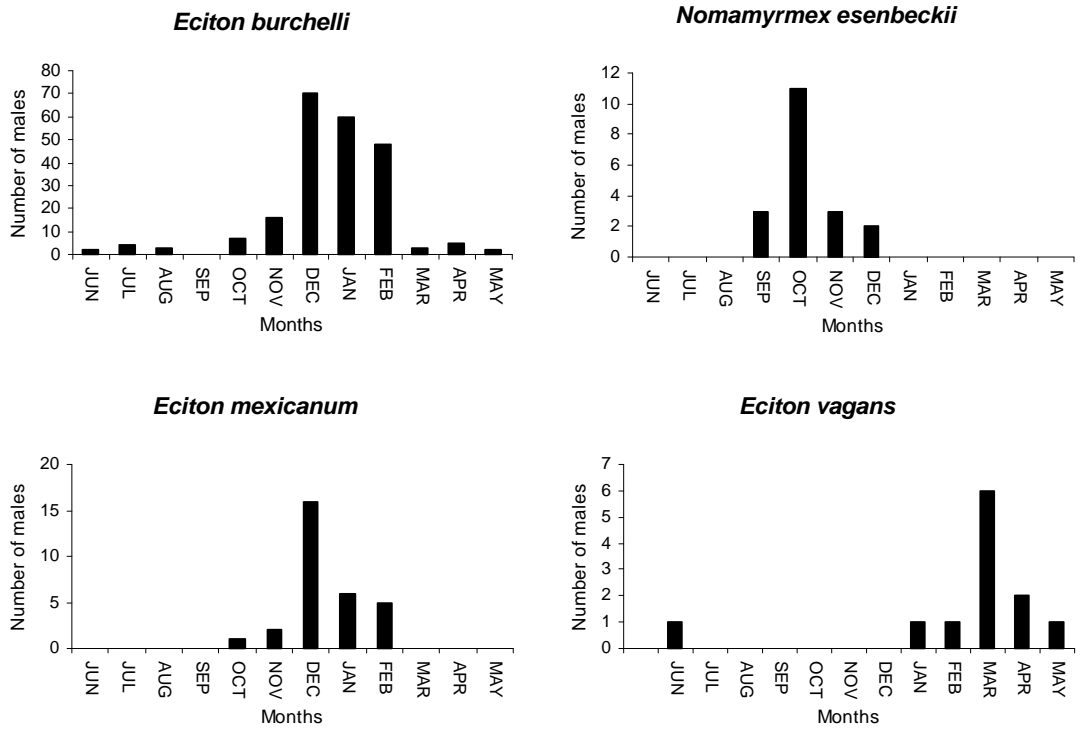


Figure 3-

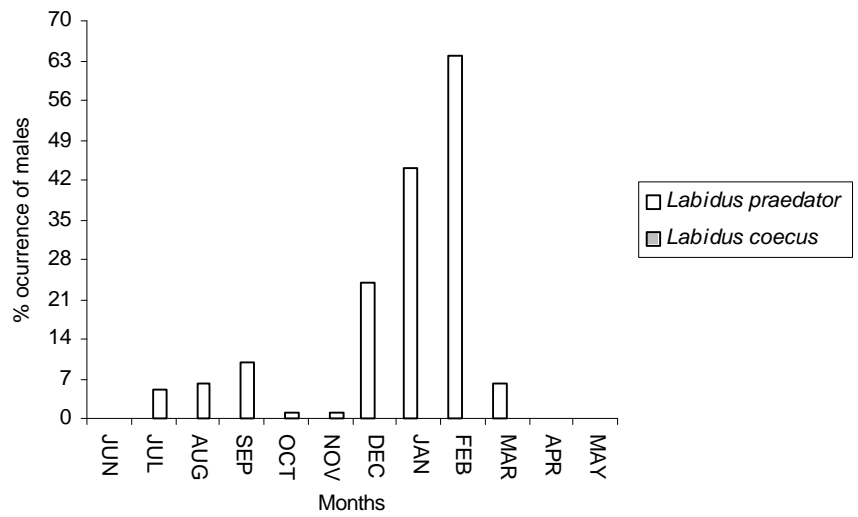
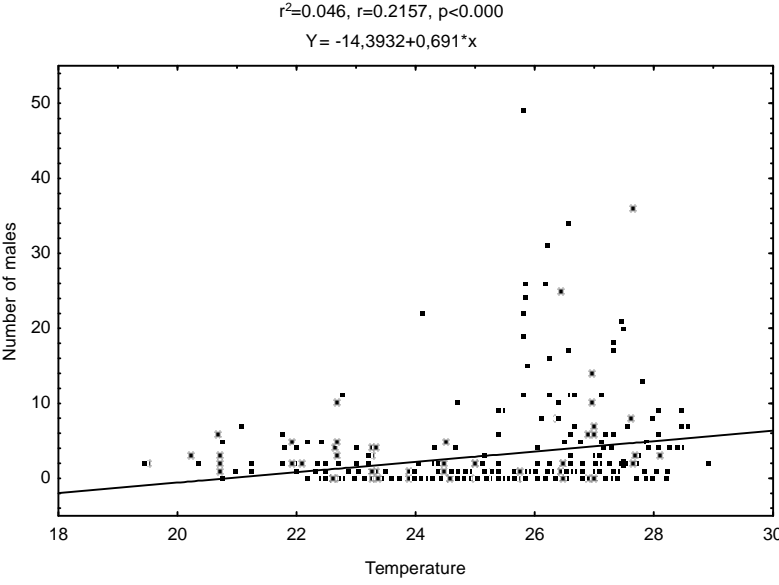


Figure 4-



Artigo 3

Fenologia de vôos noturnos de acasalamento de formigas em uma área tropical.

Introdução

A fenologia reprodutiva de uma espécie é o resultado da interação entre suas estratégias reprodutivas e as diversas variáveis ambientais locais (Kaspari et al., 2001a; Dune et al., 2003), especialmente as climáticas (Osborne et al., 2000) que incluem principalmente fotoperíodo, umidade e temperatura (Reeder et al., 1994).

Nas formigas, as estratégias reprodutivas são extremamente diversificadas, inclusive quando se compara taxa filogeneticamente próximos (Hölldobler & Bartz, 1985; Heinze & Tsuji, 1995), sendo comum observar estratégias distintas dentro da mesma espécie (Hölldobler & Wilson, 1977; Cagniant, 1983; McInnes & Tschinkel, 1995; Peeters et al., 2000). Conhecer as características dos sistemas de acasalamento adotado pelas espécies (fatores bióticos), em associação com o conjunto de características climáticas e físicas do ambiente (fatores abióticos) são determinantes para a compreensão da fenologia reprodutiva e dispersão dos alados. No entanto, na família Formicidae a interação desses aspectos têm sido altamente negligenciada (Tschinkel, 1991).

Em regiões de clima temperado, as condições ideais para que haja reprodução e, conseqüentemente, estabelecimento de novas colônias estão restritas a alguns dias ou semanas durante o ano (Talbot, 1945; Kanno, 1959; Boomsma & Leusink, 1981; Woyciechowski, 1987, 1990), sendo que somente uma pequena parte dos ovos colocados durante o ano dão origem a sexuais (Bourke & Franks, 1995). Em função disso, os vôos de acasalamento são sincronizados (Hölldobler & Wilson, 1990), aumentando a probabilidade de encontro entre os parceiros. Em regiões intertropicais, embora as informações sejam ainda incipientes, os dados disponíveis indicam a possibilidade de vôos durante grande parte do ano (Kaspari et al., 2001ab, Torres et al., 2001; Nascimento, 2002) favorecidos por condições climáticas constantes.

Embora muito diversificadas, Hölldobler & Bartz (1985) classificam as estratégias reprodutivas em formigas em dois grandes grupos que exibem diferentes padrões fenológicos. O

primeiro é designado de “agregação de machos” e caracteriza-se por apresentar vôos conspícuos, baseados, sobretudo, em machos. Fêmeas se juntam a esta agregação, atraídas normalmente por feromônios (Wilson, 1957), acasalam, e procuram um local para a fundação da colônia (Hölldobler & Wilson, 1990), que se dá de forma independente (Keller & Passera, 1989). As rainhas das espécies que utilizam essa estratégia possuem quase sempre musculatura do tórax desenvolvida, que serve como reserva metabólica até o surgimento das primeiras operárias (Keller & Passera, 1989). Em função da efemeridade do período reprodutivo os vôos tendem a ser altamente sincronizados, maximizando as chances de fecundação.

No segundo sistema designado “chamado da fêmea”, esta permanece mais ou menos parada próxima ao seu ninho e atrai machos de colônias co-específicas à distância, pela liberação de feromônios (Hölldobler & Bartz, 1985). Nesse caso, novas colônias são formadas pela fissão da colônia original (Peeters & Ito, 2001). Esse é o modo de fundação obrigatório para as espécies que possuem rainhas ápteras (=ergatóides) ou para as espécies que não possuem rainhas e onde operárias fecundadas (=gamergates) são responsáveis pela reprodução. Para as espécies que utilizam essa estratégia, os vôos de acasalamento são menos previsíveis e apresentam-se de forma mais assíncronica, podendo haver acasalamento durante vários meses no ano (Kaspari et al., 2001ab), pelo fato das espécies serem menos dependentes de condições climáticas ideais. Em alguns casos, fundação independente coexiste com fissão. É o que acontece, por exemplo, com muitas espécies exóticas que iniciam as colônias de maneira independente, e, depois de maduras, podem sofrer sucessivas fissões (Peeters & Ito, 2001). Essa é uma das razões para o sucesso de algumas espécies que possuem distribuição cosmopolita como *Monomorium floricola* e *Cardiocondyla nuda* que apresentam alta taxa de propagação em função dessa estratégia (Heinze & Tsuji, 1995).

Dois fatores abióticos – temperatura e precipitação pluviométrica são citados como principais mecanismos responsáveis pela fenologia dos alados de formigas (ver Kaspari et al., 2000a; Nascimento, 2002), sendo que na ausência de diferenças significativas de temperatura a

liberação dos alados parece ser explicada pela ocorrência de chuva. A umidade pode influenciar os alados de formigas por pelo menos quatro razões diretas: i) torna o solo mais fácil para escavação, o que facilita a formação inicial das colônias, principalmente para espécies que nidificam no solo e, sobretudo, quando essa é feita de maneira independente; ii) diminui os riscos de dissecação; iii) pode servir como mecanismo disparador dos vôos, e, conseqüentemente, permitir maior sincronismo e iv) globalmente a chuva é um mecanismo de produção primária e tem influência direta sobre outras variáveis climáticas (Le Houerou & Hoste, 1977).

Considerando a dominância e a importância ecológica das formigas (Hölldobler & Wilson, 1990), fato confirmado pelas milhares de referências que abordam os mais variados temas dentro da biologia do grupo (Hölldobler & Wilson, 1990), é surpreendente a escassez de informações referentes à fenologia reprodutiva desses organismos e que, só recentemente, investigações sobre o tema tenham sido iniciadas. Os dados apresentados aqui se somam aos de Kaspari et al. (2001ab); Torres et al. (2001) e Nascimento et al. (2002), que constituem as únicas fontes de informações sobre fenologia reprodutiva de formigas, pelo menos no que diz respeito à comunidade como um todo. São apresentados neste trabalho dados referentes à fenologia reprodutiva de 27 espécies de formigas, amostradas diariamente com armadilhas luminosas no município de Ilhéus, Bahia-Brasil, durante o ano de 2004. São discutidas questões sobre a diversidade e a duração das fenologias e sua relação com as diferentes estratégias reprodutivas. Isso permite testar a hipótese de que a duração do período de acasalamento é mais longo em regiões intertropicais, do que a verificada para regiões temperadas. É discutido também o efeito do método de coleta na fauna amostrada e, finalmente, avaliado de que maneira a ocorrência de chuva afeta na abundância dos alados das diferentes espécies analisadas.

Material e Métodos

Local de estudo

O estudo foi conduzido na Vila Barramares (14°37'04'S 39°04'07'W), uma área de restinga localizada no litoral Norte do Município de Ilhéus, Bahia, Brasil. A região tem diversos tipos de vegetação, sendo o Bioma predominante a Mata Atlântica, e a vegetação litorânea conhecida como restinga e extensos manguezais (Delabie et al., 1998). Segundo o sistema de Köppen, o clima da região é denominado tropical quente e úmido (Af), sem estação seca definida. A precipitação média anual é superior a 2.000 mm, com médias mensais nunca inferiores a 100 mm (Frota, 1972). A média anual de temperatura é de 24°C, com temperaturas mais baixas (média mensal = 20°C) de junho a agosto (inverno) e temperaturas mais altas (média mensal = 26°C) de dezembro a março (verão).

Amostragem

Os alados foram amostrados com quatro armadilhas luminosas modelo “Luiz de Queiroz” (Silveira Neto & Silveira, 1969), adaptadas conforme Ferreira & Martins (1982) e colocadas a uma altura de 2 metros. O funcionamento da armadilha foi crepuscular/noturno, de 18:00 hs às 6:00 hs. As armadilhas foram revisadas diariamente no período de 01/01/2004 a 01/01/2005. Duas armadilhas foram localizadas em vegetação a 100 metros da beira mar, circundada por restinga arbustiva e gramíneas, numa área com predomínio de cajueiros (*Anacardium occidentale* L.) e coqueirais (*Cocos nucifera* L.). As outras duas armadilhas foram instaladas a cerca de 800 metros do mar, na borda de uma mata secundária em estágio sucessional de regeneração com pouca influência antrópica. Nas duas áreas, percebe-se a presença de campos alagados, “brejos” que estão presentes durante a maior parte do ano.

Identificação dos espécimes

Os espécimes foram identificados em nível de espécies ou morfoespécies, dependendo da disponibilidade de chaves taxonômicas. A coleção de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau CEPLAC/CEPEC, Itabuna-Bahia, serviu como referência para grande parte das identificações, pois, para algumas espécies, a coleção conta com séries completas (operárias e alados). No caso das fêmeas, todas foram identificadas pelo menos até gênero. Os machos foram identificados primeiro em subfamília e posteriormente, quando possível, determinado o gênero ao qual pertencem. A determinação das morfoespécies foi feita, na maioria dos casos, a partir de um dos sexos. Esse procedimento foi necessário para não se correr o risco de que erros de identificação conduzissem a interpretar de maneira equivocada a fenologia reprodutiva das espécies. A identificação foi realizada a partir dos dois sexos somente nos casos em que, por comparação com a coleção do Laboratório de Mirmecologia, se tivesse a certeza de se tratar do mesmo táxon.

As espécies foram agrupadas seguindo a nomenclatura adotada por Bolton (2003). Exemplares montados encontram-se depositados no Laboratório de Mirmecologia do Centro Pesquisas do Cacau CEPEC/CEPLAC, Itabuna, Bahia.

As variáveis climáticas foram anotadas diariamente no local de coleta, com equipamentos acondicionados em abrigo meteorológico de acordo com as normas estabelecidas pela Organização Mundial de Meteorologia (OMM) (Ayoade, 1991). A temperatura foi obtida por um Termohigrógrafo Modelo FUESS 115 T e a precipitação pluviométrica por um Pluviômetro Modelo “Ville de Paris”.

Análise dos dados

Foram analisadas 27 espécies que representaram cerca de 61% dos indivíduos amostrados. As espécies com maior número de indivíduos e representativas das diferentes subfamílias amostradas foram priorizadas. Esse procedimento foi necessário para que se tivesse

representatividade dos táxons amostrados e como tentativa de maximizar o poder das análises que exploram a precipitação pluviométrica e abundância dos alados. Espécimes da subfamília Ectoninae não foram analisados aqui, pois os mesmos são objeto de estudo em Nascimento et al., 2006 (em prep.).

Para a construção dos gráficos da fenologia das espécies, as amostras diárias foram agrupadas, sendo apresentadas na forma de número de indivíduos/mês.

A determinação da curva de regressão que melhor explica a relação da precipitação pluviométrica semanal e abundância dos alados foi obtida através do programa SPSS for Windows, versão 10.0.1, onde foram testados onze modelos possíveis de regressão. Assumiu-se como o melhor modelo aquele que apresentou maior valor de F, obtido através da análise de variância.

Resultados

Durante as 365 noites de coleta, as quatro armadilhas luminosas amostraram um total de 140.450 espécimes de Formicidae (Tabela 1). As armadilhas localizadas na beira da praia não apresentaram diferenças entre si na composição da fauna amostrada ($p= 0.3406$, $F= 0.9086$, $gl= 3372$). Da mesma forma, as armadilhas situadas próximas à área de mata também não foram diferentes entre si ($p< 0.9447$), $F= 0.0048$, $gl= 2745$). No entanto, quando comparados os dois conjuntos de armadilhas, houve diferença na composição da fauna amostrada ($p< 0.001$, $F= 20.44$, $gl= 6118$). O número de indivíduos obtidos por noite variou de 1 a 3875 (borda de mata) e de 0 a 7379 (beira mar).

Tabela 1 – Composição, por subfamília, de Formicidae amostrados com armadilha luminosa no município de Ilhéus, Bahia, Brasil de janeiro a dezembro/2004.

Subfamílias	Número de fêmeas e machos – espécies determinadas	%	Número de machos – espécies não determinadas	%	Total	%
Dolichoderinae	382	0.27	-	-	382	0.27
Ecitoninae	1285 [†]	0.91	-	-	1285	0.91
Ectatomminae	41	0.03	-	-	41	0.03
Formicinae	68890	49.05	-	-	68890	49.05
Myrmicinae	17150	12.21	31108	22.15	48258	34.36
Ponerinae	623	0.44	162	0.12	785	0.56
Pseudomyrmecinae	500	0.36	751	0.53	1251	0.89
Formicinae/Dolichoderinae-machos	-	-	19558	13.92	19558	13.92
Total	88871	63.27	51579	36.72	140450	100

Machos pequenos de Formicinae/Dolichoderinae não puderam ser discriminadas.

[†] Ecitoninae são representados somente por machos porque as rainhas são ápteras.

Desse total 47.95% corresponde a *Acropyga* sp.

Espécimes de Formicinae representaram 49,05% dos indivíduos amostrados (Tabela 1). Myrmicinae foi a segunda subfamília mais abundante com 34,36% dos indivíduos obtidos,

embora tenha sido a subfamília que apresentou maior número de espécies (102) (Tabela 1 e Anexo 1). Foram amostrados, no total, 228 espécies/morfoespécies, sendo 139 espécies representadas por menos de 10 indivíduos e, dessas, 57 por apenas um indivíduo (Anexo 1). O número total de espécies obtidas corresponde a praticamente metade do que é registrado para o município de Ilhéus (Delabie et al., 1998). Porém, em função do estado precário de conhecimento sobre a taxonomia dos alados de formigas, certamente o número total de espécies ainda está subestimado nesse experimento. Os gêneros com maior número de espécies foram *Pheidole* (42), *Camponotus* (27) e *Nesomyrmex* (14) (Anexo 1).

Fenologia

Os alados foram amostrados durante todo o ano, com número de espécimes variando mensalmente de cerca de 650 (mês de julho) a 57000 (mês de maio) (Figura 1a). No entanto, 98,42% dos indivíduos amostrados durante o mês de maio corresponderam a *Acropyga* sp. Quando se exclui esta espécie, o número máximo de espécimes ocorreu no mês de novembro, com cerca de 17000 indivíduos (Figura 1b).

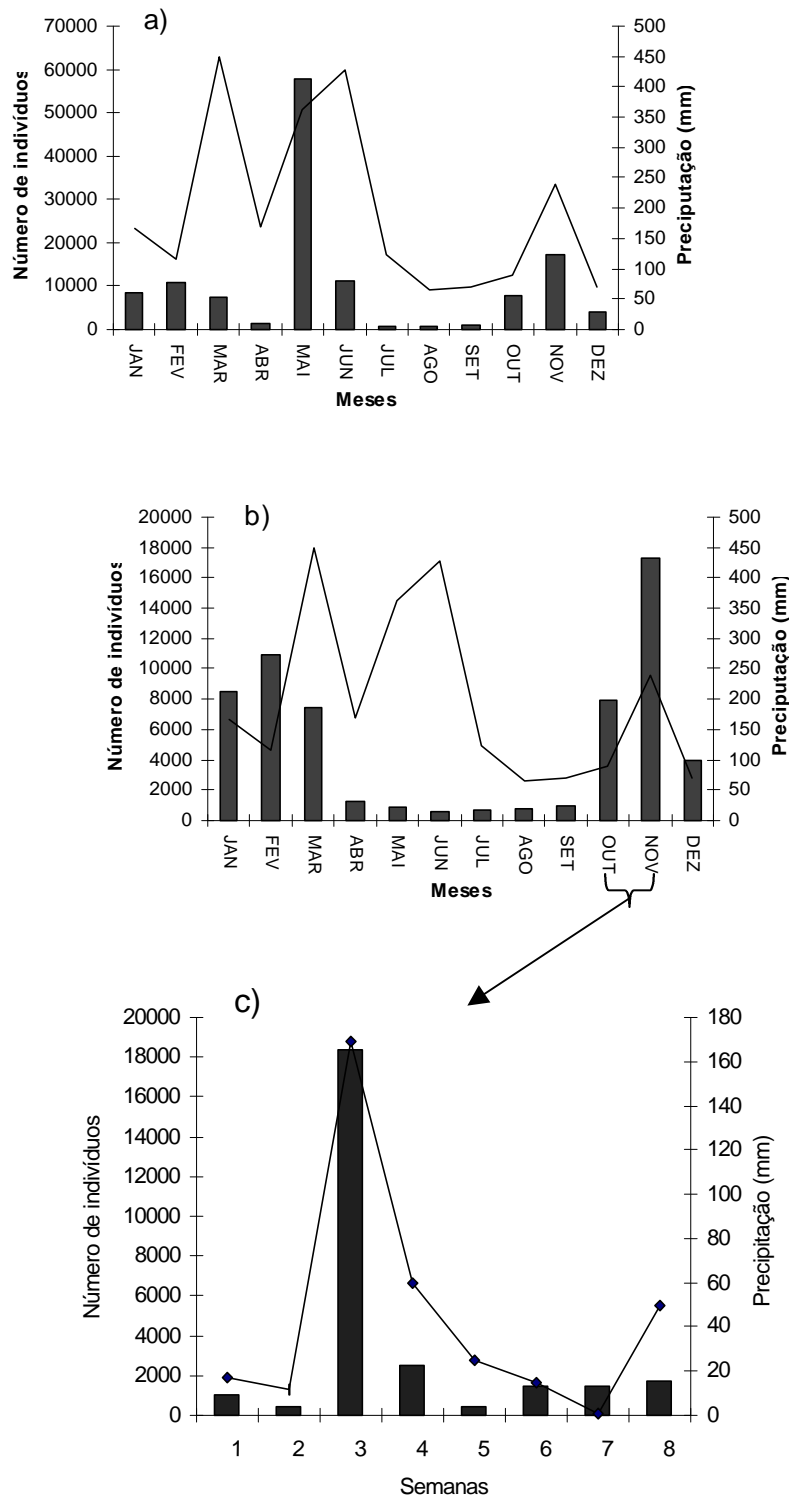


Figura 1- Fenologia reprodutiva dos alados de Formicidae amostrados com armadilha luminosa no município de Ilhéus, Bahia, Brasil, de janeiro a dezembro/2004. a) Dados apresentados considerando *Acropyga* sp. b) Sem considerar *Acropyga* sp. c) Os meses de novembro e dezembro apresentados, semanalmente, com base na figura b. Semanas 1 a 4 = novembro e 5 a 8= dezembro. A linha contínua representa a precipitação pluviométrica acumulada mensal em a e b, semanal em c.

Os vôos concentraram-se principalmente entre meses de janeiro a março e de outubro a novembro (Figura 2). Exceções a esse padrão foram verificadas para *Acropyga* sp. e *Hypoponera* sp.2, que exibiram máxima atividade no mês de maio e junho, respectivamente (Figura 2). Outras espécies como *Odontomachus meinerti*, *Procryptocerus* sp.5, *Pheidole* sp.1, *Pheidole* sp.5, voam praticamente durante todo o ano. Os picos dos períodos de acasalamento das 27 espécies analisadas estão presentes em pelo menos oito meses do ano (Figura 3a), com máxima intensidade no mês de novembro. A duração dos vôos variou de um mês, como em *Camponotus* sp.23, a doze meses em *Pheidole* sp.5 (Figura 2). Dezenove (55%) das espécies analisadas tiveram atividade de vôos que variou entre cinco a oito meses do ano (Figura 3b). Nove espécies (33%) exibiram máxima atividade no mês de novembro, época em que, no município de Ilhéus, corresponde ao início de um período de maior precipitação (Figura 3).

Algumas espécies congêneres apresentaram padrões distintos em sua fenologia. Por exemplo, *Procryptocerus* sp.1, que voa somente durante 3 meses do ano e *Procryptocerus* sp.5, cujos alados estão presentes durante praticamente todo o ano. Outras espécies congêneres tiveram padrões de vôos assincrônicos: como *Hypoponera* sp.1 e *Hypoponera* sp.2 e as *Odontomachus meinerti* e *O. haematodus* (Figura 2).

De maneira geral, *Camponotus* foi o gênero que exibiu maior sazonalidade dos vôos (Figura 2). Em espécies como *Camponotus* sp.23, o vôo foi restrito a sete noites durante o ano (Anexo 1). Liberação massal dos alados também foi verificada em *Acropyga* sp., cujo período de acasalamento restringiu-se a 17 noites durante o ano, com número de alados correspondendo a praticamente metade de todos os indivíduos coletados (Tabela1 e Anexo1). O número de noites em que os alados estiveram presentes variou de sete (*Camponotus* sp.23) a 135 (*Pheidole* sp.5).

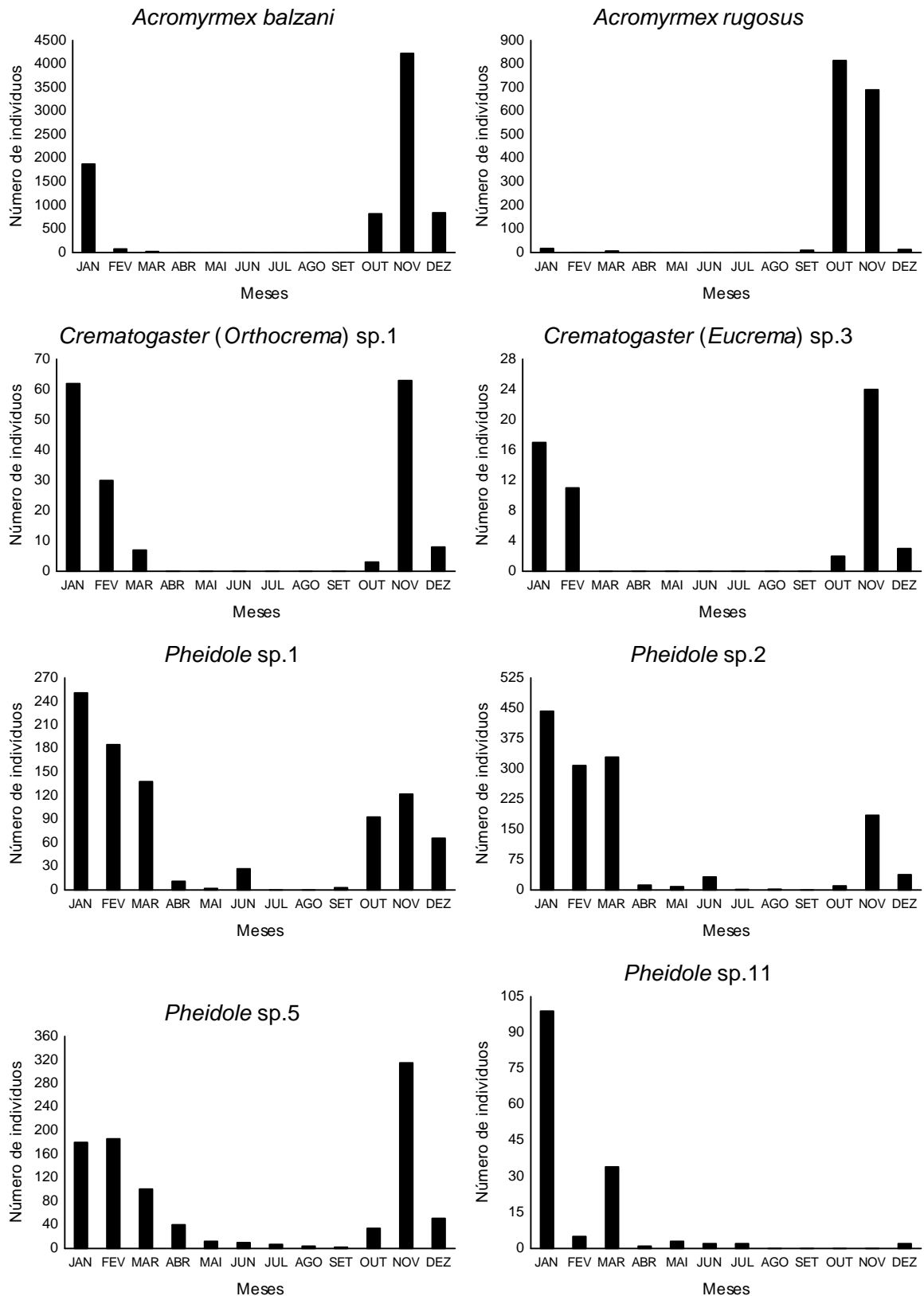


Figura 2- Fenologia reprodutiva dos alados das 27 espécies de Formicidae mais frequentes, amostradas com armadilha luminosa no município de Ilhéus, Bahia, Brasil, de janeiro a dezembro/2004.

Figura 2 - continuação

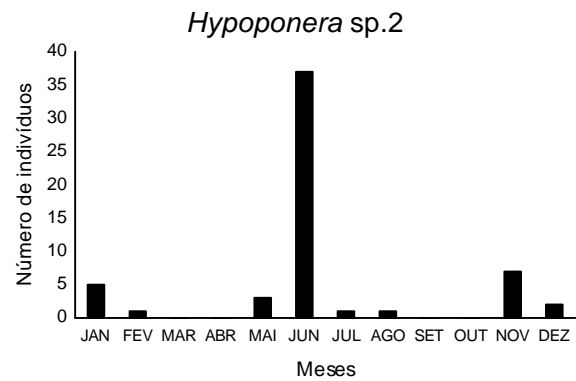
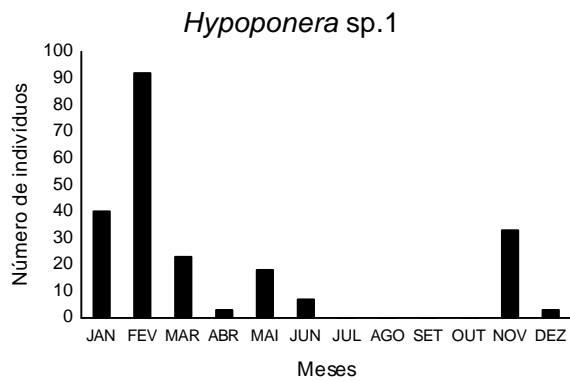
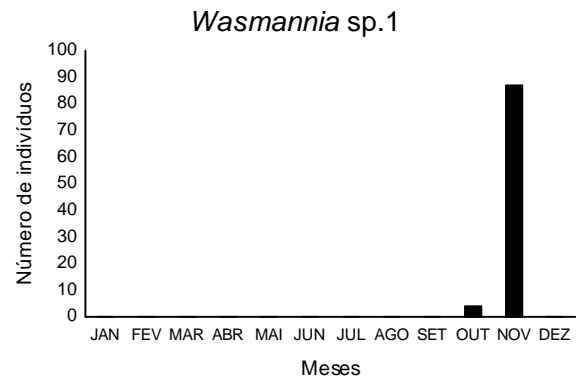
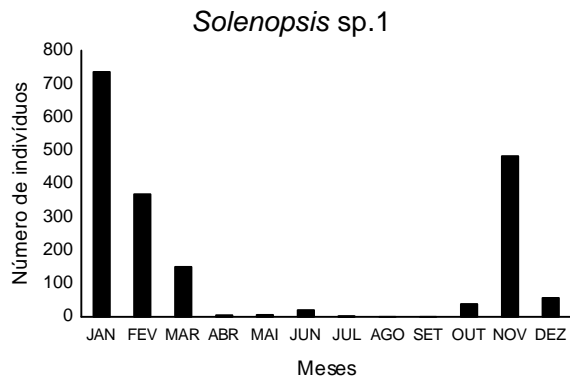
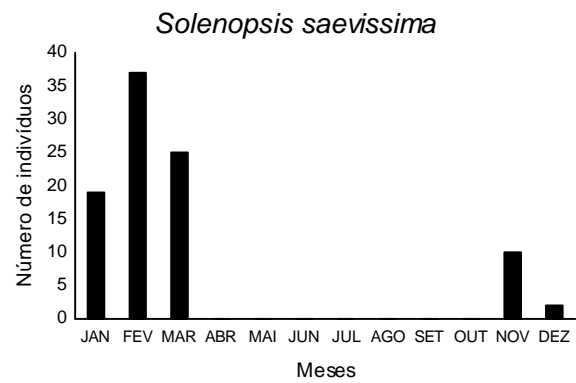
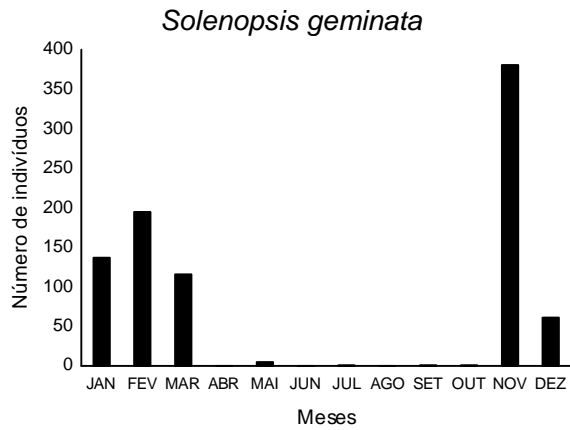
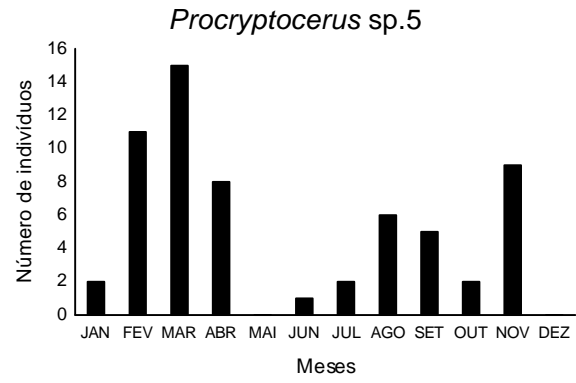
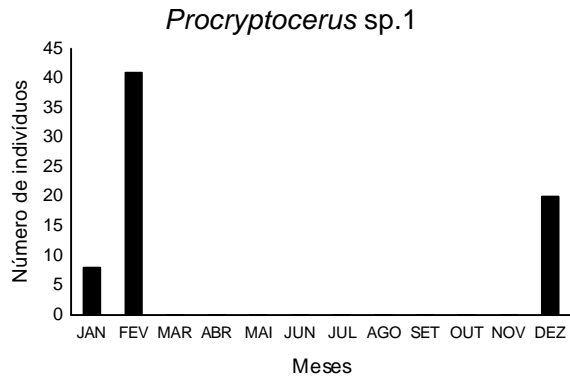


Figura 2 - continuação

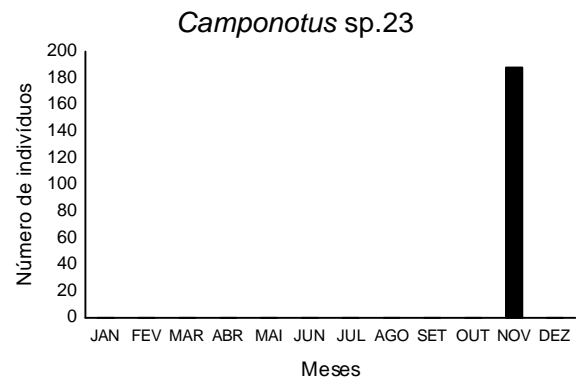
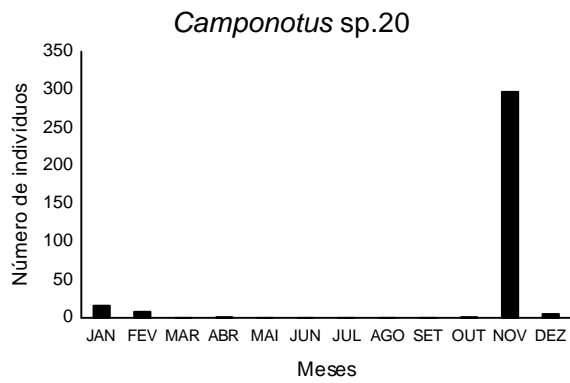
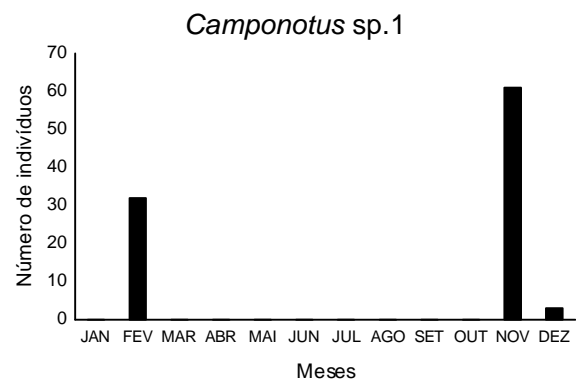
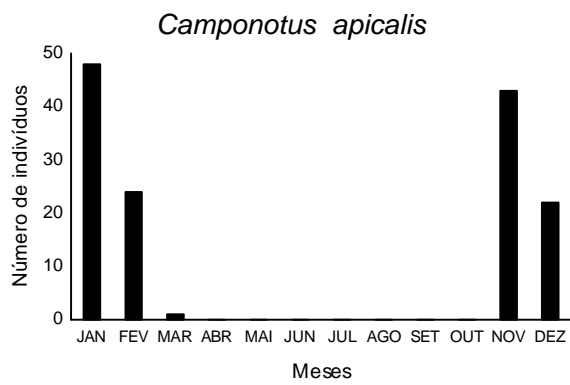
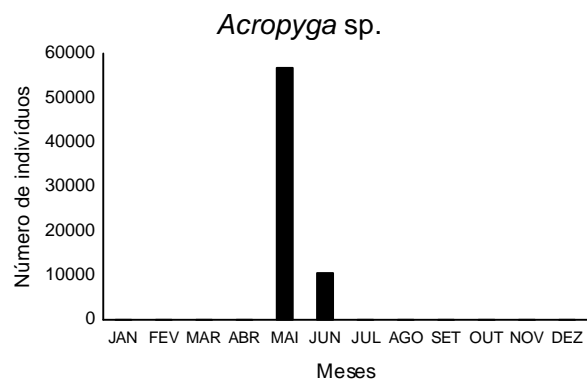
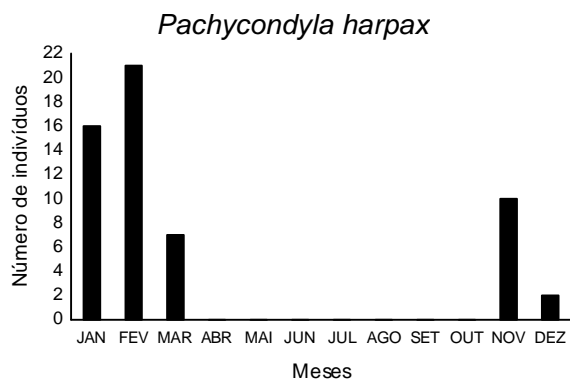
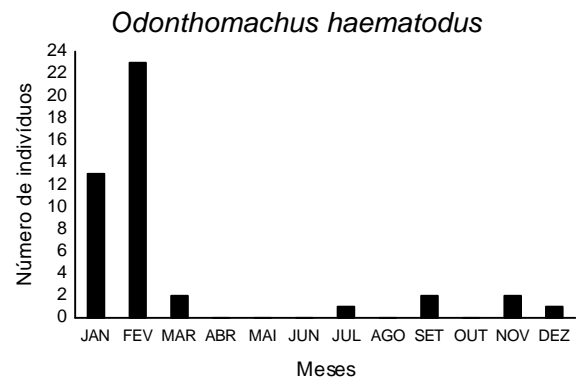
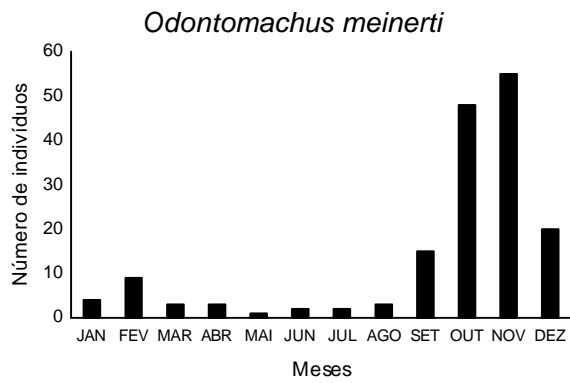
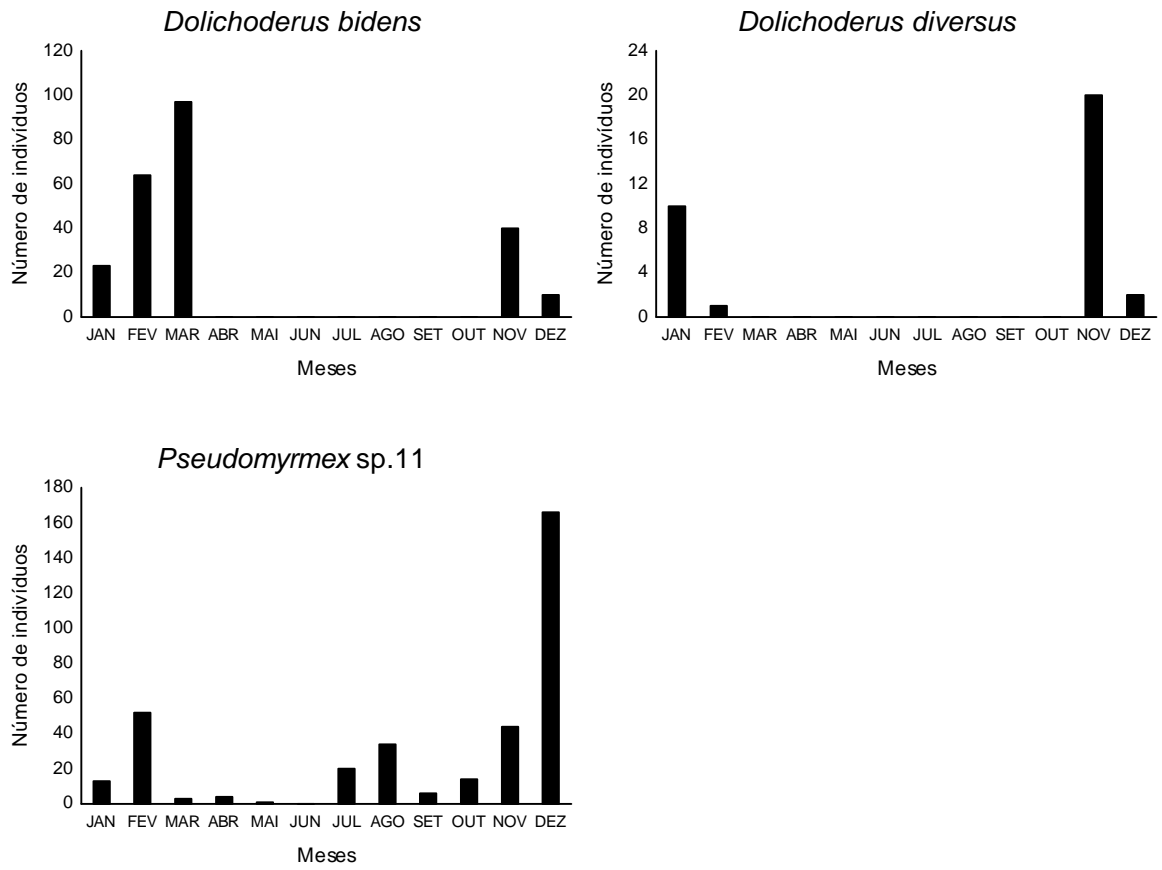


Figura 2 - continuação



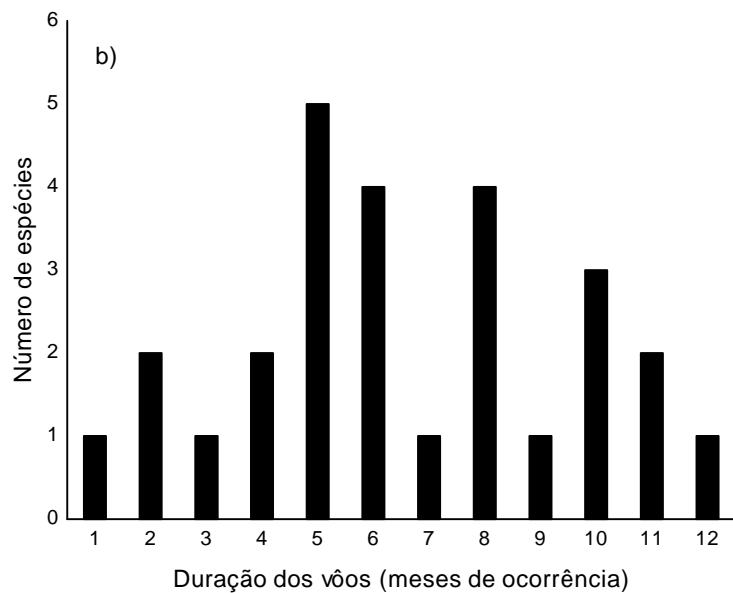
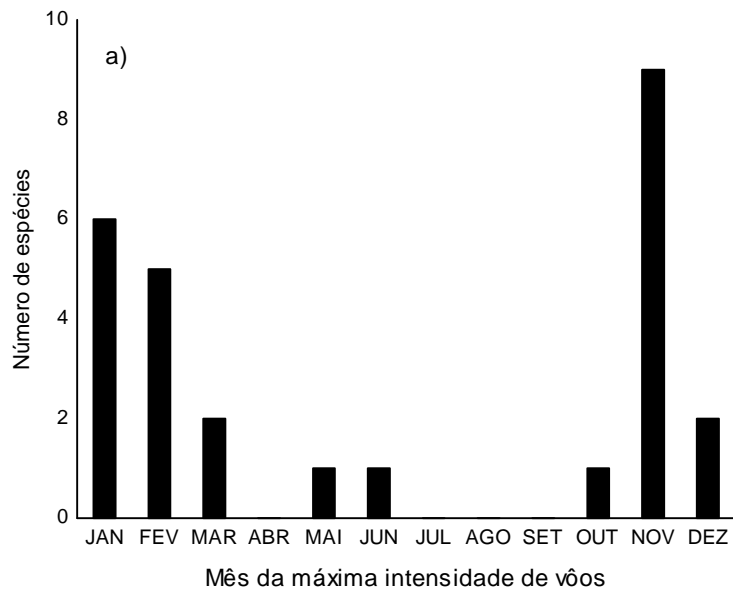


Figura 3- Sumário da fenologia reprodutiva de 27 espécies de formigas amostradas com armadilha luminosa no município de Ilhéus, Bahia, Brasil, de janeiro a dezembro/2004. a) Meses em que as espécies apresentam máxima intensidade de vôo. b) Número de meses em que as espécies foram registradas voando.

Precipitação pluviométrica x abundância dos alados

As diferentes espécies variaram consideravelmente na sua forma de dependência com a precipitação pluviométrica semanal (Figura 4). Vinte e uma espécies (de 27) apresentaram

curvas exponenciais como as que melhor ajustam a relação entre precipitação pluviométrica semanal e abundância dos alados. As outras seis espécies se ajustaram melhor a um modelo linear. Para 10 espécies (37%), a relação entre essas duas variáveis foi significativa pelo teste da ANOVA (Figura 4), sendo todas ajustadas a um modelo exponencial.

Discussão

Efeito da Amostragem

Armadilhas estacionárias são as mais indicadas para estudos da fenologia reprodutiva dos organismos (Wolda, 1977). Este tipo de armadilha permite que espécies sejam coletadas ao longo do tempo e que sejam feitas inferências sobre seus ciclos de vida. Existem diversos trabalhos sobre armadilha luminosa que mostram sua utilização tanto para levantamentos faunísticos (Frost, 1970; Wolda, 1977, Dégallier et al., 2004), como para estudos de flutuações populacionais (Wolda, 1980, 1981) e fenologia reprodutiva (Kaspari et al., 2000a; Torres et al., 2001; Nascimento et al., 2004). No entanto, esse aparato de coleta tem particularidades que influenciam no seu desempenho e, conseqüentemente, nas informações que fornece. Armadilhas luminosas capturam os alados das espécies de formigas que realizam vôos de fecundação à noite e somente aquelas espécies que são atraídas pela luz. Nesse experimento, cerca de 63% de todos os indivíduos amostrados pertencem às subfamílias Formicinae e Dolichoderinae (Tabela 1 e Anexo 1), e isso pode ser conseqüência desse método de coleta que parece ser mais adequado a capturar formigas arborícolas (Kaspari et al., 2001; Nascimento, 2002). Este fato também se confirma aqui, uma vez que dois dos gêneros com maior número de espécies, *Camponotus* e *Nesomyrmex* (Anexo 1), são predominantemente arborícolas (Brown, 2000). Por outro lado, verifica-se a pequena abundância dos Poneromorfas (Tabela 1), e ausência de espécies da subfamília Cerapachyinae que devem estar realizando os vôos de acasalamento durante o dia e

que são mais facilmente coletadas com armadilhas do tipo Malaise (Delabie & Reis, 2000; Kaspari et al., 2001a).

Outra característica da amostragem com armadilha luminosa é a coleta de um grande número de espécies somente uma vez (Kaspari et al., 2001a; Torres et al., 2001; Nascimento, 2002). Das 228 espécies amostradas aqui, 79 foram capturadas apenas em uma noite (Anexo 1). Uma das hipóteses para explicar esse fato é que algumas espécies que realizam vôos durante o dia podem estar sendo, ocasionalmente, coletadas nas primeiras horas da manhã. Outra possibilidade é que espécies de áreas próximas, presentes em outro tipo de formação vegetal, estejam sendo conduzidas por rajadas de vento que são comuns no litoral. Sexuados de algumas espécies como *Solenopsis saevissima* podem ser conduzidas até aproximadamente 12 Km (Markin et al., 1971), porém inexiste essa informação para a maioria das espécies. Dessa forma, para espécies que têm baixa frequência de ocorrência, é difícil determinar se sua efemeridade corresponde à reprodução realizada sob condições estritamente particulares ou se é simplesmente um artefato de amostragem.

Diversidade e duração das fenologias

Em formigas, espera-se que a grande diversidade nas estratégias reprodutivas se traduza por meio de uma grande plasticidade na fenologia reprodutiva e os resultados deste trabalho confirmam essa premissa. Para as espécies analisadas nesse trabalho, pode-se evidenciar pelo menos três padrões; i) espécies que apresentam reprodução restrita a poucos dias durante o ano (por exemplo, algumas espécies de *Camponotus*, *Acropyga* sp. e *Wasmannia* sp.); ii) espécies que voam durante todo ano, mas com maior atividade no início e no final do ano (algumas espécies de *Pheidole*, *Pseudomyrmex* sp.11 e *Procryptocerus* sp.5; e iii) espécies que apresentam curvas de atividade com picos de reprodução no início e no final do ano

(representadas aqui por espécies de *Crematogaster*, *Solenopsis*, *Acromyrmex balzani* e *Pachycondyla harpax*) (Figura 2).

Em relação à atividade anual dos alados, a Figura 3b (para qual foi descartada *Acropyga* sp.) quando comparada com a Figura 3a, expressa mais fielmente o que se pode esperar de um ciclo fenológico quando consideramos toda a comunidade. A concentração dos vôos nos três meses iniciais e finais do ano corresponde também ao período em que as médias de temperatura são mais altas. A baixa temperatura é considerada um fator limitante para a ativação de muitos insetos, bem como no desenvolvimento e na atividade reprodutiva dos adultos (Tauber & Tauber, 1981); nas formigas é o fator mais importante na regulação de seus ciclos anuais (Kipyatkov & Lopatina, 1993; Lopatina & Kipyatkov, 1993).

O longo período de vôo encontrado aqui para parte das espécies analisadas corresponde ao que já foi relatado para outras áreas tropicais para Dorylinae (Haddow et al., 1966; Leston, 1979) e para comunidade de uma forma geral (Kaspari et al., 2001; Torres et al., 2001; Nascimento, 2002).

Os dados disponíveis apontam para um aumento no período dos vôos de acasalamento em formigas em baixas latitudes (Kaspari et al., 2001ab, Torres et al., 2001), favorecido provavelmente pelo aumento de graus/dia e pela constância térmica. Isso deve permitir maior diversidade da história de vida dos organismos e como causa “*ultimate*”, a determinação de padrões locais de diversidade, uma vez que temperatura é evidenciada como a principal fonte de variação para explicar a riqueza local de espécies de formigas (Kaspari et al., 2004). No entanto, as avaliações sobre duração de vôos de reprodução em formigas e sua relação com gradiente latitudinal (Kaspari et al., 2001a) são por um lado incompletas, pois essa informação está disponível para poucas espécies. Ademais, ela pode não ser realista em alguns casos, principalmente quando se compara taxas que são filogeneticamente distantes e, que, portanto, exibem diferentes heranças comportamentais e adaptações reprodutivas distintas, resultantes de diferentes estratégias de vida.

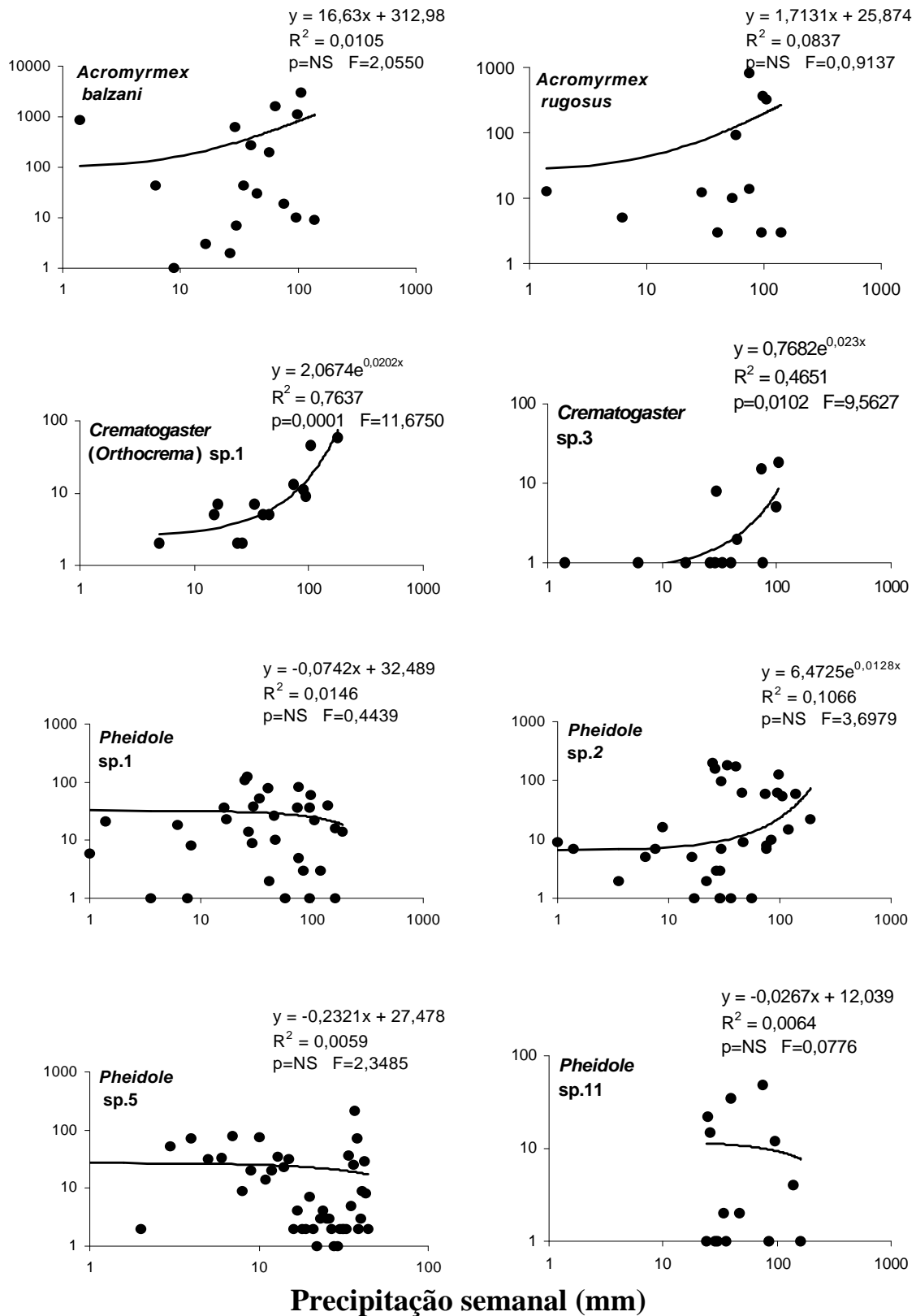


Figura 4- Relação log₁₀-log₁₀ entre precipitação pluviométrica semanal e abundância alados de 27 espécies de Formicidae amostrados com armadilha luminosa no município de Ilhéus, Bahia, Brasil, de janeiro a dezembro/2004.

Figura 4- Continuação

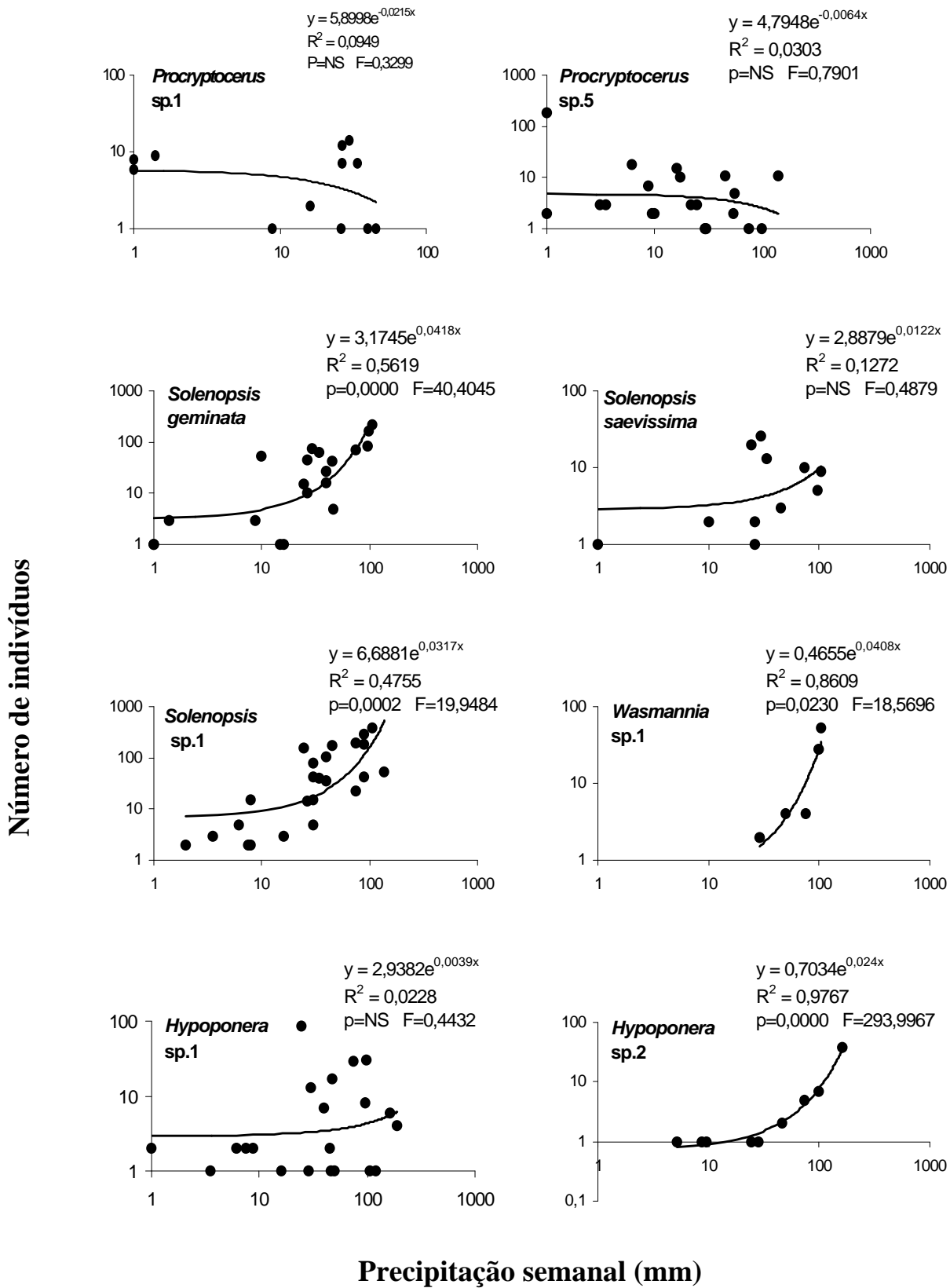


Figura 4- Continuação

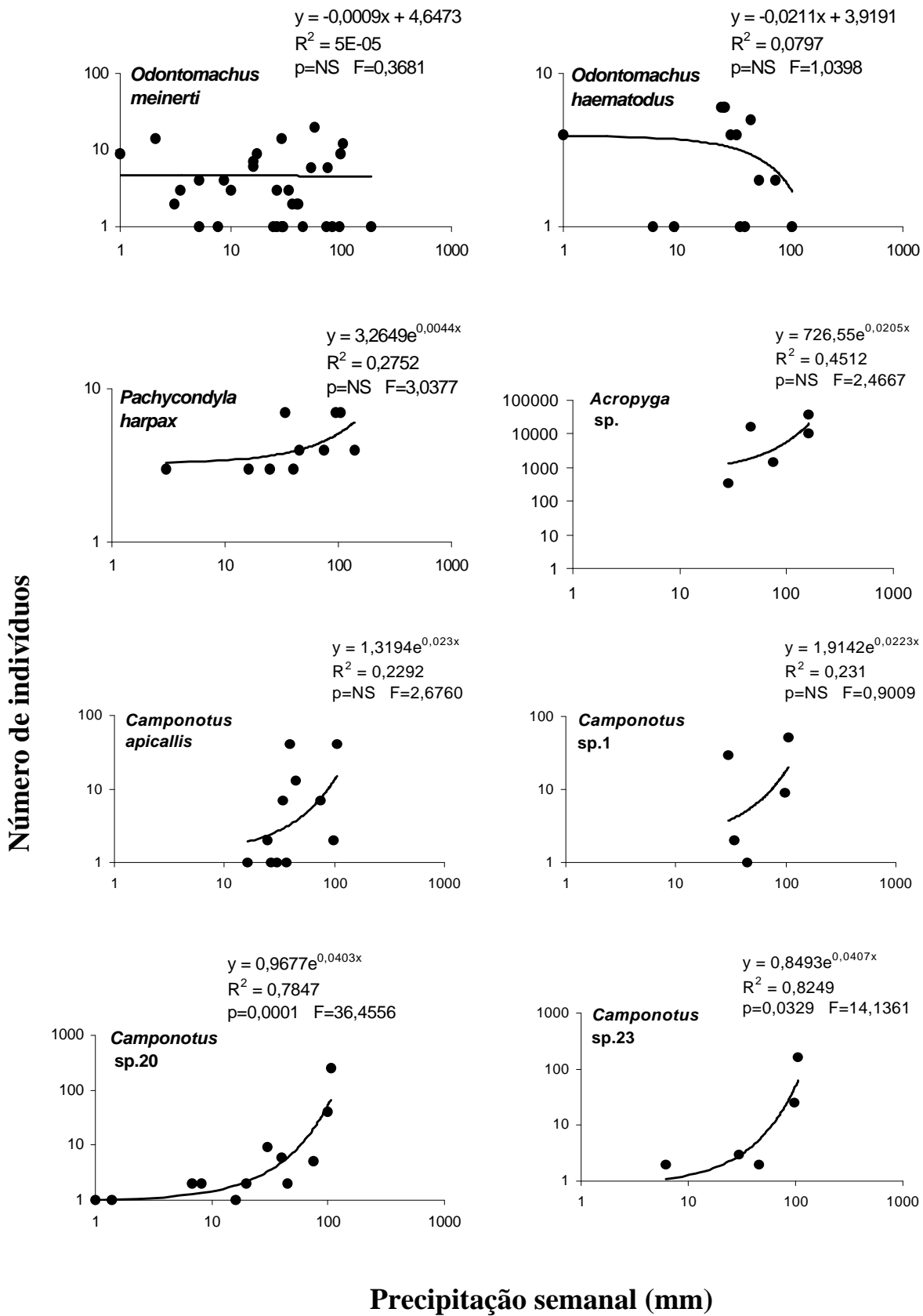
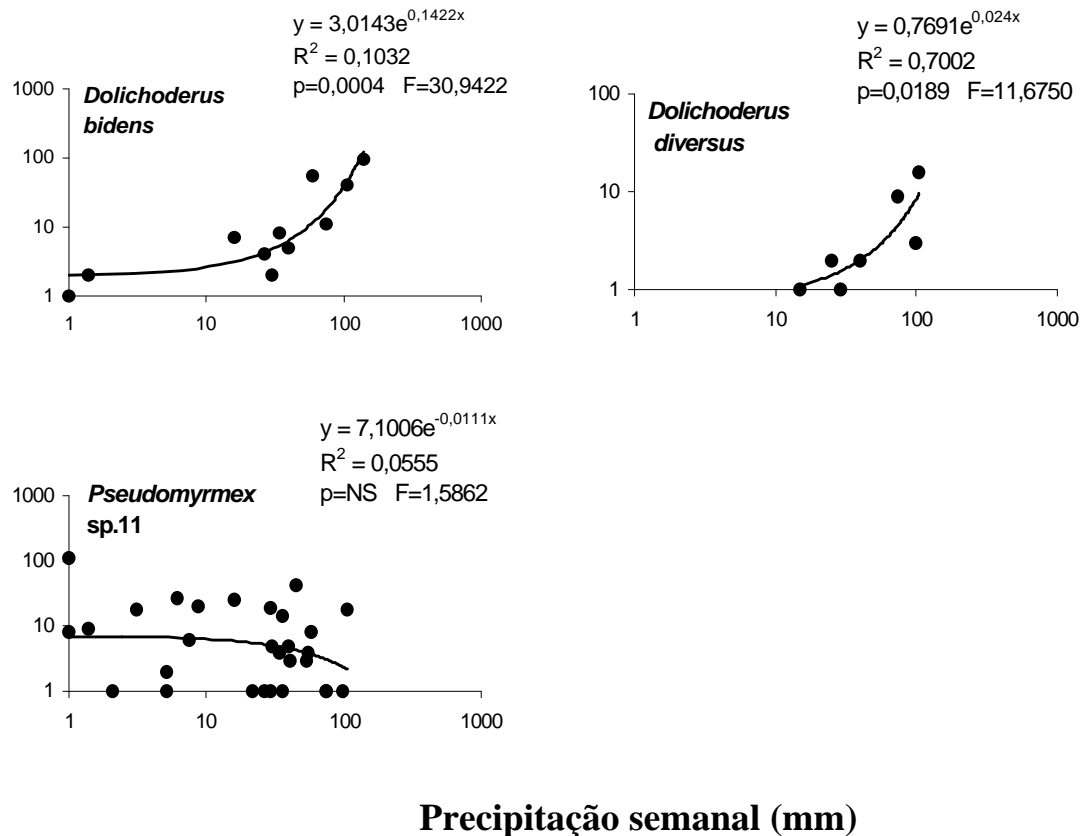


Figura 4- Continuação



Se, por um lado, as condições climáticas constantes das regiões intertropicais permitem a presença dos alados durante grande parte do ano, outrossim, favorecem um assincronismo maior dos vôos. Assim, algumas das baixas ocorrências, verificadas fora do pico do período dos vôos de acasalamento (Figura 2), podem corresponder a “erros” e fêmeas que são coletadas fora do pico do período reprodutivo têm chance menor de estarem fertilizadas (Kaspari et al., 2001a). Isso sugere que populações intertropicais podem ter um sucesso relativo de acasalamento menor que em regiões de clima temperado (Kaspari et al., 2001a), onde os vôos apresentam maior sincronismo. A ocorrência de vôos assincrônicos também pode ser uma importante estratégia para diminuir a predação dos alados (Pfeiffer & Linsenmair, 1997), que é uma das principais causas de insucesso na formação das colônias.

Sistemas de acasalamento e sua relação com a fenologia reprodutiva

Alguns taxa analisados aqui, como as diferentes espécies de *Camponotus* e *Acropyga* sp. correspondem claramente a estratégia de “vôo nupcial” ou vôo com liberação massal de alados. Para o gênero *Camponotus*, por exemplo, em uma única noite, num intervalo de 3 horas foram coletadas 25 (de 27) espécies. Espécies que formam colônias de maneira independente são caracterizadas por realizarem vôos sob condições que são mais os menos previsíveis ao longo do tempo (Hölldobler & Bartz, 1985; Keller & Passera, 1990). Nesse caso, a produção dos sexuais está mais dependente de condições climáticas e energéticas favoráveis e isso faz com que os vôos de acasalamento apresentem maior sazonalidade e periodicidade mais acentuada (Kaspari et al., 2001; Nascimento et al., 2002). Esse padrão de vôo corresponde ao que se conhece classicamente como “vôo nupcial” e caracteriza-se principalmente por grande investimento de energia na produção dos sexuais (Keller & Passera, 1989) e vôos com liberação massal dos alados. Para as espécies que utilizam essa estratégia, os vôos são altamente sincronizados e permitem maior dispersão, o que diminui as chances de endogamia.

No entanto, esse não foi o padrão para a maior parte das espécies estudadas neste trabalho, uma vez que 55% delas efetuaram vôos durante 5 a 8 meses num ciclo anual. Reprodução ao longo de vários meses do ano é uma característica das espécies que formam novas colônias pelo mecanismo de fissão (Peeters & Ito, 2001). Dessa forma, é possível que algumas das espécies que apresentam longos períodos de vôos estejam utilizando essa estratégia. Dentro dos Poneromorfos é comum a formação de colônias por fissão (Peeters & Ito, 2001); isso pode estar ocorrendo em *Odontomachus meinerti* (Ponerinae), espécie cujos sexuais voaram praticamente durante todo o ano.

As estratégias de dispersão são afetadas principalmente por características do ambiente (Heinze & Tsuji, 1995). Condições ecológicas adversas, tais como limitações de locais para nidificação, condições climáticas extremas ou inconstantes ao longo do tempo e distribuição de

recursos em manchas, são fatores que podem estar selecionando dispersão limitada, fissão e, conseqüentemente, reprodução contínua. Espécies que formam colônias a partir de fissão são tidas como competidores mais efetivos (Hölldobler & Wilson, 1977; Heinze & Ito, 1995; Heinze & Keller, 2000), otimizando o uso dos recursos, pois sua distribuição é mais previsível e há menor risco de insucesso na fundação da colônia. Em função da alta taxa de crescimento da colônia, os sexuados são produzidos continuamente (Keller & Passera, 1990), o que permite a colonização de novos locais de maneira mais efetiva. No entanto, se por um lado pequena dispersão e fundação dependente apresentam algumas vantagens, existe também uma série de custos associados. Ao se imaginar um modelo em que pequena dispersão está associada à poliginia pode-se esperar: a) redução da fertilidade individual; b) maior competição reprodutiva; c) menor grau de parentesco entre os indivíduos da colônia e, nesse caso, implicações na teoria de seleção parental (Nonacs, 1988); d) re-adoção e polimorfismo de rainhas que pode ser um mecanismo para a evolução do parasitismo social (Ruppell & Heinze, 1999). Em última análise, pode-se prever também: distribuição das populações em agregados isso resultando em menor fluxo gênico e maior susceptibilidade à mudanças ambientais. Os dados, aqui obtidos, só permitem uma leitura indireta desses possíveis acontecimentos.

Precipitação pluviométrica e liberação dos alados

De maneira geral, a presença de chuva parece necessária, mas não o suficiente para generalizar a ocorrência dos vôos (Figura 4). Os dados obtidos neste estudo permitem categorizar a relação entre precipitação pluviométrica e abundância dos alados em três maiores grupos: i) fortemente dependentes, onde claramente a abundância dos alados responde exponencialmente, até o limite local de presença desses no ninho, a um aumento na quantidade de chuva. Nesse caso, os vôos são iniciados, ainda que a quantidade de chuva seja pequena, porém sua máxima intensidade só é verificada com grandes volumes de chuva. *Crematogaster*

(*O.*) sp.1, *Solenopsis geminata*, *Solenopsis* sp.1, *Hypoponera* sp.2 e *Camponotus* sp.23 são exemplos desse tipo de dependência; ii) parcialmente dependentes: as espécies agrupadas nessa categoria necessitam de uma quantidade mínima de chuva para que os vôos sejam iniciados. Atingido esse volume mínimo, pode ou não haver uma relação de dependência entre a abundância dos alados e o volume de chuva. É o caso de *Pheidole* sp.11, *Wasmannia* sp.1, *Camponotus apicallis*, *Camponotus* sp.1, *Procryptocerus* sp.1, *Acropyga* sp. e *Dolichoderus diversus*; iii) independente: onde nenhuma relação é verificada entre essas duas variáveis (Figura 4). Algumas das espécies que exibem longos períodos de vôo pertencem a essa categoria, como *Pheidole* sp.1, *Pheidole* sp.5, *Odontomachus meinerti* e *Pseudomyrmex* sp.11.

Não há para o município de Ilhéus uma estação seca definida, porém, historicamente, e confirmado no ano de 2004, os meses de agosto a outubro correspondem ao período em que as médias de precipitação pluviométrica são menores (Frota, 1972); o período chuvoso inicia-se no mês de novembro. Isso coincide com o pico de atividade dos alados (Figuras 1b e 3a). Ao contrário do que previamente poder-se-ia esperar, a maioria dos ninhos liberou a maior parte dos alados logo na primeira semana da estação chuvosa e, nas semanas seguintes, os vôos aconteceram com menor intensidade, provavelmente em função da própria escassez local dos alados (Figura 3c). Além da menor intensidade, a partir da segunda semana, os vôos pareceram também ser menos dependentes da presença de chuva (Figura 3c), o que parece comum quando se considera toda uma comunidade (Kaspari et al., 2001; Torres et al., 2001). Isso deve explicar o fato de muitas espécies, principalmente aquelas que exibem longos períodos de vôos, não exibirem uma relação significativa com a precipitação pluviométrica.

A dependência de chuva também está relacionada com o modo de fundação da colônia. Algumas espécies, categorizadas aqui como dependentes ou parcialmente dependentes de chuva, fundam colônia de maneira independente, como *Solenopsis geminata*, conforme McInnes & Tschinkel (1995). A informação precisa do modo de fundação da colônia falta para a maior parte das espécies, mas sabe-se que numerosas espécies pertencentes aos gêneros *Camponotus*,

Solenopsis e *Dolichoderus*, que apresentaram aqui total ou parcial dependência da chuva, fundam colônia, predominantemente, de maneira independente (Kannowski, 1959; Markin & Dillier, 1971; Keller & Passera, 1989; Keller, 1991). Essas espécies também apresentaram, comparativamente com as demais, vôos mais sazonais. A presença de chuva pode estar atuando, nesse caso, como um mecanismo responsável pelo sincronismo dos vôos. No entanto, é necessário investigar com mais detalhes a interação entre temperatura e precipitação pluviométrica. O período mais chuvoso no município de Ilhéus (abril a julho) corresponde também ao período em que são registradas para o município as médias mais baixas de temperatura e foi também o período de menor atividade dos alados (Figura 1). Certamente as temperaturas mais baixas devem estar atuando como fator limitante na produção dos alados, sendo assim, secundária a ocorrência de chuvas.

O presente trabalho é somente o segundo estudo sobre fenologia reprodutiva de formigas para a América do Sul onde se considera o fenômeno ao nível de comunidade. Nossos dados foram baseados em somente um ano de coleta e possíveis variações de um ano para outro devem ser melhor investigadas. Além disso, métodos alternativos de coleta devem ser empregados para avaliar as espécies que realizam vôos de acasalamento durante o dia.

Referências

Ayoade JO. 1991. Introdução a climatologia para os trópicos. Bertrand Brasil, Rio de Janeiro. 332 pp.

Bolton B. 2003. Synopsis and Classification of Formicidae. Mem Am Entomol Inst 71:1-370 p.

Boomsma JJ, Leusink A. 1981. Weather conditions during nuptial flight of four European ant species. Oecologia 50:236-241.

Bourke AFG, Franks NR. 1995. Social Evolution in ants. Princeton University Press, New Jersey 529pp.

Brown WL Jr. 2000. Diversity of ants. In: Agosti D, Majer JD, Alonso LT, Schultz T, editors. Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian, Washington, p 45-79.

Cagniant H. 1983. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe. Etude biométrique des ouvières et de leurs potentialités reproductrices. Insect soc 30:241-254.

Dégallier N, Dominique-Charles P, Gérard H. 2004. Etude par piègeage lumineux de l'abondance saisonnière d'insectes forestiers en Guyane française. Bull Soc Entomol Fr. 5 : 473-484.

Delabie JHC, Mariano CFS, Nascimento IC. 1988. As formigas do município de Ilhéus (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). Especiaria 2:133-152.

Delabie JHC, Reis YT. 2000. Sympatric and mating flight synchrony of three species of *Cylindromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in southern Bahia, Brazil, and the importance of Malaise trap for rare ants inventory. Rev Brasil Entomol 44:109-110.

Dune JA, Harte J, Kevin JT. 2003. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecol Mono* 69-86.

Haddow AJ, Yarrow HH, Lancaster GA, Corbet PS. 1966. Nocturnal flight cycles in the males of African doryline ants (Hymenoptera: Formicidae). *Proc Roy Entomol Soc Lond* 41:103-106.

Heinze J. & Tsuji K. 1995. Ant reproductive strategies. *Res Popul Ecol* 37:135-149.

Heinze J. & Keller L. 2000. Alternative reproductive strategies : a queen perspective in ants. *Trends Ecol Evol* 15 :508-512.

Hölldobler B, Wilson EO. 1977. The number of queens: na important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64:8-15.

Hölldobler B, Bartz BSH. 1985. Sociobiology of reproduction in ants. *Fortschr Zool* 31:237-257.

Hölldobler B, Wilson EO. 1990. *The ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts 732pp.

Ferreira PSF, Martins DS. 1982. Contribuição ao método de captura de insetos por meio de armadilha luminosa, para obtenção de exemplares sem danos morfológicos. *Rev Ceres* 29: 538-543.

Frost, SW. 1970. Light trap collecting compared with general collecting at the Archbold Biological Station. *Florida Entomol* 53: 173-177.

Frota, PCE. 1972. Notas sobre o clima da Região Cacaueira Baiana. *Cacau Atualidades* 9:17-24.

Kannowski PB. 1959. The flight activities and colony-founding of bog ants in Southeastern Michigan. *Insect Soc* 6:115:162.

Keller L. 1991. Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in the ants (Hymenoptera:Formicidae). *Ethol Eco Evol* 3:307-316.

Keller L, Passera L. 1989. Size and fat content of gynes in relation to mode of colony founding in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* 80:236-240.

Keller L, Passera L. 1990. Fecundity of ants queens in relation to their age and the mode of colony founding. *Insect Soc* 37:116-130.

Kaspari M, Pickering J, Windsor D. 2001a. The reproductive flight phenology of a neotropical ant assemblage. *Ecol Entomol* 26:245-257.

Kaspari M, Pickering J, Longino JT, Windsor D. 2001b. The phenology of a Neotropical ant assemblage: evidence for continuous and overlapping reproduction. *Behav Ecol Sociobiol* 50:382-390.

Kaspari M, Ward PS, Yuan M. 2004. Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity. *Oecologia* 140:407-413.

Kipyatkov VE, Lopatina EB. 1993. The regulation of annual cycle of development in the ants of the subgenus *Serviformica* (Hymenoptera, Formicidae). In: Kipyatkov VE, editors. *Proceedings of the Colloquia on Social Insects*. St. Petersburg. p 49-60.

Le Houerou HN, Hoste CH. 1977. Rangeland production and annual rainfall relations in the Mediterranean basin and in the African Sahelo-Sudanian zone. *Journal of Range Management* 30:181-189.

Leston D. 1979. Dispersal by male Doryline ants in West Africa. *Psyche* 86:63-77.

Lopatina EB, Kipyatkov VE. 1993. The influence of temperature on brood development in the incipient colonies of the ants *Camponotus herculeanus* (L.) and *Camponotus xerxes* Forel (Hymenoptera, Formicidae). In: Kipyatkov VE, editors. *Proceedings of the Colloquia on Social Insects*. St. Petersburg. p 61-74.

Markin GP, Dillier JH. 1971. Nuptial flight and flight ranges of the imported fire ants, *Solenopsis saevissima* Richteri (Hymenoptera: Formicidae). *J. Georgia Entomol Soc* 6:145-156.

McInnes DA, Tschinkel WR. 1995. Queen dimorphism and reproductive strategies in the fire ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 36:367-375.

Nascimento IC. 2002. Fenologia do vôo nupcial e amostragem de comunidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em Área de Mata Atlântica do Município de Viçosa – Minas Gerais. Dissertação de mestrado. Minas Gerais: Universidade Federal de Viçosa. 76 p.

Nascimento IC, Delabie JHC, Ferreira PSF, Della Lucia TMC. 2004. Mating flight seasonality in the genus *Labidus* (Hymenoptera: Formicidae) at Minas Gerais, in Brazilian Atlantic Forest Biome, and *Labidus nero*, Junior synonym of *Labidus mars*. *Sociobiology* 44: 615-622.

Nonacs P. 1988. Queen number in colonies of social Hymenoptera as a Kin-selected adaptation. *Evolution* 42:566-580.

Osborne CP, Chuine I, Viner D, Woodward FL. 2000. Olive phenology a sensitive indicator of future climatic warming in the Mediterranean. *Plants, Cell and Environment* 23: 701-710.

Peeters C. 1991a. Ergatoid queens and intercastes in ants: two distinct adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. *Insect Soc* 38:1-15.

Peeters C. 1991b. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. *Biol J Linn Soc* 44:141-152.

Peeters C, Liebig J, Hölldobler B. 2000. Sexual reproduction by both queens and workers in ponerinae ant *Harpegnathos saltator*. *Insect soc* 47:325-332.

Peeters C, Ito F. 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. *Annu Rev Entomol* 46:601-630.

Pfeiffer M, Linsenmair KE. 1997. Reproductive synchronization in the tropics: the circa-semianual rhythm in the nuptial flight of the giant ant *Camponotus gigas* Latreille (Hymenoptera, Formicidae). *Ecotropica* 3:21-32.

Silveira Neto S, Silveira AC. 1969. Armadilha luminosa modelo "Luis de Queiroz". *O solo* 61:15-21.

Reed BC, Brown JF, VanderZee D, Loveland TR, Merchant JW, Ohlen DO. 1994. Measuring phenological variability from satellite imagery. *J Veg Sci* 5: 703-714.

Ruppell O. & Heinze J. 1999. Alternative reproduction tactics in females: the case of size polymorphism in winged ant queens. *Insect Soc* 46:6-17.

Talbot M. 1945. A comparison of flights of four species of ants. *Am Midl Nat* 34:504-510.

Tauber C, Tauber M. 1981. Insect seasonal cycles: genetic and evolution. *Annu Rev Ecol Syst* 12: 281-308.

Torres JA, Snelling RR, Canals M. 2001. Seasonal and Nocturnal in Ant Nuptial flight in the Tropics (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 37:601-624.

Tschinkel WR. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. *Insect Soc* 38:77-82.

Wolda H. 1977. Fluctuations in abundance of some Homoptera in a Neotropical Forest. *Geo Eco Trop* 3: 229-257.

Wolda H. 1980. Seasonality of Tropics insects I. Leafhoppers (Homoptera) in las Cumbres, Panama. *J An Ecol* 49:277-290.

Wolda H, Fisk, FW. 1981. Seasonality of Tropical insects, II Blattaria in Panama. *J An Ecol* 50: 827-838.

Woyciechowski M. 1987. The phenology of nuptial flights ants (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool Cracov* 30:137-140.

Woyciechowski M. 1990. Nuptial flight in several ant species and their aerial aggregation (Hymenoptera:Formicidae). *Acta Zool Cracov* 33:555-564.

Wilson EO. 1957. The organization of a nuptial flight of the ant *Pheidole sitarches* Wheeler.
Psyche 64:46-50.

Anexo 1 - Lista de espécies dos alados de formigas, amostrados com armadilha luminosa no município de Ilhéus, Bahia, Brasil, de janeiro a dezembro/2004.

Espécies	Sexo	Número de indivíduos	Número de ocorrência (noites)
Dolichoderinae			
Dolichoderini			
<i>Azteca</i> sp.01	f	16	7
<i>Azteca</i> sp.02	f	7	3
<i>Azteca</i> sp.03	f	6	6
<i>Azteca</i> sp.04	f	1	1
<i>Azteca</i> sp.05	f	1	1
<i>Dolichoderus attelaboides</i> (Fabricius, 1775)	f	2	2
<i>Dolichoderus decollatus</i> Fr. Smith, 1858	f,m	6	6
<i>Dolichoderus bidens</i> (Linnaeus, 1758)	f,m	234	23
<i>Dolichoderus diversus</i> Emery, 1894	f,m	35	12
<i>Dolichoderus lutosus</i> (Fr.Smith, 1958)	f	2	2
<i>Dolichoderus</i> sp.01	m	4	4
<i>Dolichoderus</i> sp.02	m	1	1
<i>Dorymyrmex</i> sp.01	f	16	10
<i>Dorymyrmex</i> sp.02	f	11	3
<i>Dorymyrmex</i> sp.03	f	2	2
<i>Dorymyrmex</i> sp.04	f	7	2
<i>Dorymyrmex</i> sp.05	f	2	2
<i>Dorymyrmex</i> sp.06	f	1	1
<i>Dorymyrmex</i> sp.07	f	1	1
<i>Dorymyrmex</i> sp.08	f	2	1
<i>Dorymyrmex</i> sp.09	f	1	1
<i>Linepithema</i> sp.01	f	1	1
<i>Linepithema</i> sp.02	f	20	3
<i>Tapinoma</i> sp.01	f	3	2
Dolichoderinae e Formicinae machos não determinados	m	19558	
Ecitoniane			
Ecitonini			
<i>Eciton burchelli</i> (Westwood, 1842)	m	248	97
<i>Eciton mexicanum</i> Roger,1863	m	32	20
<i>Eciton vagans</i> (Olivier, 1791)	m	12	10
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	m	139	52
<i>Labidus praedator</i> (Fr. Smith, 1858)	m	27	20
<i>Neivamyrmex clavifemur</i> Borgmeier, 1953	m	20	17
<i>Neivamyrmex detectus</i> Borgmeier,1953	m	1	1
<i>Neivamyrmex guerini</i> (Shuckard, 1840)	m	169	59
<i>Neivamyrmex leptognathus</i> (Emery,1900)	m	67	32
<i>Neivamyrmex pilosus</i> (Fr. Smith, 1858)	m	23	19

<i>Neivamyrmex piraticus</i> Borgmeier, 1953	m	1	1
<i>Neivamyrmex sp prox. spinolai</i>	m	17	3
<i>Neivamyrmex spinolai</i> (Westwood, 1842)	m	12	7
<i>Neivamyrmex swainsoni</i> (Shuckard, 1840)	m	498	82
<i>Nomamyrmex esenbeckii</i> (Westwood,1842)	m	19	16

Ectatomminae

Ectatommini

<i>Ectatomma brunneum</i> (Fr. Smith, 1858)	m	2	1
<i>Ectatomma</i> sp.02	m	1	1
<i>Ectatomma</i> sp.03	m	1	1
<i>Ectatomma</i> sp.04	m	1	1
<i>Gnamptogenys menozzi</i> (Borgmeier, 1928)	f,m	19	15
<i>Gnamptogenys</i> sp.01	m	2	1
<i>Gnamptogenys</i> sp.02	m	6	6
<i>Gnamptogenys</i> sp.03	m	1	1
<i>Gnamptogenys</i> sp.04	m	1	1
<i>Gnamptogenys</i> sp.05	f	1	1
<i>Gnamptogenys</i> sp.06	f	1	1
<i>Gnamptogenys</i> sp.07	m	1	1
<i>Gnamptogenys</i> sp.08	m	4	3

Formicinae

Camponotini

<i>Camponotus (Dendromyrmex) apicallis</i> (Mann, 1916)	f,m	138	26
<i>Camponotus</i> sp.01	f	106	9
<i>Camponotus</i> sp.02	f	8	4
<i>Camponotus</i> sp.03	f	52	8
<i>Camponotus</i> sp.04	f	159	5
<i>Camponotus</i> sp.05	f	27	1
<i>Camponotus</i> sp.06	f	1	1
<i>Camponotus</i> sp.07	f	62	10
<i>Camponotus</i> sp.08	f	3	2
<i>Camponotus</i> sp.09	f	52	4
<i>Camponotus</i> sp.10	f	16	3
<i>Camponotus</i> sp.11	f	47	11
<i>Camponotus</i> sp.12	f	17	2
<i>Camponotus</i> sp.13	f	20	8
<i>Camponotus</i> sp.14	f	25	6
<i>Camponotus</i> sp.17	f	27	8
<i>Camponotus</i> sp.18	f	3	2
<i>Camponotus</i> sp.19	f	16	9
<i>Camponotus</i> sp.20	f	328	21
<i>Camponotus</i> sp.21	f	93	11
<i>Camponotus</i> sp.22	f	46	3
<i>Camponotus</i> sp.23	f	187	7
<i>Camponotus</i> sp.24	f	1	1
<i>Camponotus</i> sp.25	f	5	4

<i>Camponotus</i> sp.26	f	3	1
<i>Camponotus</i> sp.27	f	10	4
<i>Camponotus</i> sp.28	f	11	1
Lasiini			
<i>Acropyga</i> sp.	f,m	67339	17
<i>Acropyga</i> sp.01	m	4	1
<i>Acropyga</i> sp.02	m	7	2
Plagiolepidini			
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874	f	2	2
<i>Brachymyrmex</i> sp.01	f	51	20
<i>Brachymyrmex</i> sp.02	f	1	1
<i>Brachymyrmex</i> sp.03	f	1	1
<i>Myrmelachista</i> sp.01	f	13	1
<i>Paratrechina</i> sp.01	f	1	1
<i>Paratrechina</i> sp.02	f	1	1

Myrmicinae

Attini			
<i>Acromyrmex balzani</i> (Emery, 1890)	f,m	7867	35
<i>Acromyrmex rugosus</i> (Fr. Smith, 1858)	f,m	1642	20
<i>Atta cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)	f,m	7	3
<i>Atta sexdens sexdens</i> (Linnaeus, 1758)	f	5	2
<i>Cyphomyrmex</i> n. deter.	m	405	
<i>Sericomyrmex</i> sp01	m	150	7
Blepharidattini			
<i>Wasmannia</i> sp.01	f,m	91	13
<i>Wasmannia</i> sp.02	f	11	4
<i>Wasmannia</i> sp.03	f,m	18	3
<i>Wasmannia</i> sp.04	f	2	2
<i>Wasmannia</i> sp.05	f	2	2
Cephalotini			
<i>Procryptocerus</i> sp.01	m	69	24
<i>Procryptocerus</i> sp.02	m	14	5
<i>Procryptocerus</i> sp.03	m	7	6
<i>Procryptocerus</i> sp.04	m	22	15
<i>Procryptocerus</i> sp.05	m	114	50
<i>Procryptocerus</i> sp.06	m	1	1
<i>Procryptocerus</i> sp.07	m	1	1
<i>Procryptocerus</i> sp.08	m	1	1
Crematogastrini			
<i>Crematogaster (Eucrema)</i> sp.01	f	49	18
<i>Crematogaster (Eucrema)</i> sp.02	f	1	1
<i>Crematogaster (Eucrema)</i> sp.03	f	3	3
<i>Crematogaster (Eucrema)</i> sp.04	f	1	1
<i>Crematogaster (Orthocrema)</i> sp.01	f	173	27
<i>Crematogaster (Orthocrema)</i> sp.02	f	11	3
<i>Crematogaster (Orthocrema)</i> sp.03	f	57	19
<i>Crematogaster (Orthocrema)</i> sp.04	f	2	1
<i>Crematogaster (Orthocrema)</i> sp.05	f	2	1
<i>Crematogaster (Orthocrema)</i> sp.06	f	9	1

<i>Crematogaster (Orthocrema) sp.07</i>	f	14	4
<i>Crematogaster (Orthocrema) sp.08</i>	f	2	2
<i>Crematogaster sp.09</i>	f	4	1
<i>Crematogaster n. deter.</i>	m	700	
Formicoxenini			
<i>Nesomyrmex spininodis</i> (Mayr, 1887)	f	1	1
<i>Nesomyrmex tristani</i> (Emery, 1896)	f	2	2
<i>Nesomyrmex sp.01</i>	m	37	17
<i>Nesomyrmex sp.02</i>	m	29	24
<i>Nesomyrmex sp.03</i>	m	14	8
<i>Nesomyrmex sp.04</i>	m	2	2
<i>Nesomyrmex sp.05</i>	m	6	4
<i>Nesomyrmex sp.06</i>	m	8	5
<i>Nesomyrmex sp.07</i>	m	2	2
<i>Nesomyrmex sp.08</i>	m	2	2
<i>Nesomyrmex sp.09</i>	m	2	2
<i>Nesomyrmex sp.10</i>	m	3	2
<i>Nesomyrmex sp.11</i>	m	2	1
<i>Nesomyrmex sp.12</i>	m	1	1
<i>Nesomyrmex sp.13</i>	m	1	1
<i>Nesomyrmex sp.14</i>	m	1	1
<i>Xenomyrmex sp.</i>	f	23	15
Pheidolini			
<i>Pheidole sp.01</i>	f	898	97
<i>Pheidole sp.02</i>	f	1368	98
<i>Pheidole sp.03</i>	f	89	31
<i>Pheidole sp.04</i>	f	75	37
<i>Pheidole sp.05</i>	f	944	135
<i>Pheidole sp.06</i>	f	53	14
<i>Pheidole sp.07</i>	f	37	10
<i>Pheidole sp.08</i>	f	9	7
<i>Pheidole sp.09</i>	f	5	3
<i>Pheidole sp.10</i>	f	6	4
<i>Pheidole sp.11</i>	f	148	28
<i>Pheidole sp.12</i>	f	4	2
<i>Pheidole sp.14</i>	f	1	1
<i>Pheidole sp.15</i>	f	2	1
<i>Pheidole sp.16</i>	f	3	2
<i>Pheidole sp.17</i>	f	16	8
<i>Pheidole sp.18</i>	f	1	1
<i>Pheidole sp.19</i>	f	2	2
<i>Pheidole sp.20</i>	f	1	1
<i>Pheidole sp.21</i>	f	4	1
<i>Pheidole sp.22</i>	f	5	2
<i>Pheidole sp.23</i>	f	2	2
<i>Pheidole sp.24</i>	f	4	2
<i>Pheidole sp.26</i>	f	3	2
<i>Pheidole sp.28</i>	f	1	1
<i>Pheidole sp.29</i>	f	1	1
<i>Pheidole sp.30</i>	f	4	4
<i>Pheidole sp.31</i>	f	1	1

<i>Pheidole</i> sp.32	f	1	1
<i>Pheidole</i> sp.33	f	2	2
<i>Pheidole</i> sp.34	f	1	1
<i>Pheidole</i> sp.35	f	1	1
<i>Pheidole</i> sp.36	f	4	3
<i>Pheidole</i> sp.37	f	2	1
<i>Pheidole</i> sp.38	f	3	2
<i>Pheidole</i> sp.39	f	1	1
<i>Pheidole</i> sp.40	f	2	2
<i>Pheidole</i> sp.41	f	1	1
<i>Pheidole</i> sp.42	f	40	15
<i>Pheidole</i> sp.43	f	1	1
<i>Pheidole</i> sp.44	f	5	1
<i>Pheidole</i> n. deter.	m	27543	
Solenopsisini			
<i>Megalomyrmex silvestri</i> Wheeler, 1909	m	14	10
<i>Megalomyrmex</i> sp.01	m	3	2
<i>Megalomyrmex</i> sp.02	m	2	1
<i>Megalomyrmex</i> sp.03	m	10	2
<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)	f,m	898	52
<i>Solenopsis saevissima</i> (Fr. Smith, 1855)	f,m	93	18
<i>Solenopsis</i> sp.01	f	1865	87
<i>Solenopsis</i> sp.03	f	4	4
<i>Solenopsis</i> sp.04	f	17	2
<i>Solenopsis</i> sp.05	f	2	2
<i>Solenopsis</i> sp.06	f	2	2
<i>Solenopsis</i> sp.07	m	1	1
<i>Solenopsis</i> n. deter.	m	2425	
Mymicinae n. deter.	m	35	

Ponerinae

<i>Hypoponera</i> sp.01	f,m	219	43
<i>Hypoponera</i> sp.02	f	57	18
<i>Hypoponera</i> sp.03	f	5	5
<i>Hypoponera</i> sp.04	f	1	1
<i>Hypoponera</i> sp.05	f	1	1
<i>Hypoponera</i> sp.06	f	1	1
<i>Hypoponera</i> sp.07	f	13	4
<i>Leptogenys</i> sp.	m	1	1
<i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892	f	1	1
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	f,m	44	29
<i>Odontomachus meinerti</i> Forel, 1905	f,m	165	81
<i>Pachycondyla crenata</i> (Roger, 1861)	m	4	5
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	f,m	56	15
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fabricius, 1804)	m	40	1
<i>Pachycondyla subversa</i> (sensu Lucas et al. 2000)	m	2	2
<i>Pachycondyla</i> sp.02	m	1	1
<i>Pachycondyla</i> sp.03	m	5	1
<i>Pachycondyla</i> sp.04	m	1	1
<i>Pachycondyla</i> sp.05	m	1	1

<i>Pachycondyla</i> sp.06	m	2	1
<i>Pachycondyla</i> sp.07	m	2	2
<i>Pachycondyla</i> sp.08	m	1	1
Ponerinae n. deter.	m	162	

Pseudomyrmecinae

Pseudomyrmecini

<i>Pseudomyrmex sericeus</i> (Mayr, 1878)	f	1	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp gp. pallidus	f,m	92	30
<i>Pseudomyrmex</i> sp.01	f	4	4
<i>Pseudomyrmex</i> sp.02	f	6	4
<i>Pseudomyrmex</i> sp.03	f	3	3
<i>Pseudomyrmex</i> sp.04	f	5	4
<i>Pseudomyrmex</i> sp.05	f	10	6
<i>Pseudomyrmex</i> sp.06	f	6	6
<i>Pseudomyrmex</i> sp.07	f	1	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp.08	f	2	2
<i>Pseudomyrmex</i> sp.09	f	3	1
<i>Pseudomyrmex</i> sp.10	f	3	2
<i>Pseudomyrmex</i> sp.11	f,m	360	48
<i>Pseudomyrmex</i> sp.12	f	3	3
<i>Pseudomyrmex</i> sp.13	f	1	1
<i>Pseudomyrmex</i> n. deter.	m	751	

Conclusões Gerais

Embora em alguns períodos os vôos de acasalamento tenham apresentado maior intensidade (de maneira geral de janeiro a março e de outubro a dezembro), nossos dados mostram que há possibilidade de sua ocorrência durante todos os meses do ano. Isso confirma o que já foi previamente observado para outras localidades tropicais e sustenta a hipótese de que a estabilidade climática favorece vôos de acasalamento contínuo também nas formigas.

Além da possibilidade que as diferentes espécies apresentem picos de reprodução em distintos meses do ano, há também um aumento no período reprodutivo quando se comparam espécies que têm distribuição tanto nos trópicos, como em zonas temperadas.

Para todas as espécies, foi observado pelo menos um mês onde há picos de atividade, inclusive para aquelas cujos alados estiveram presentes durante todo o ano. É possível que espécimes que são coletados fora de seu pico reprodutivo tenham uma chance menor de acasarem, por haver menor chance de encontro entre parceiros. Assim, as baixas ocorrências que algumas espécies exibem ao longo do ano podem significar menor chance de sucesso no acasalamento, fato que deve ser mais evidente para as espécies que apresentam longos períodos reprodutivos.

O padrão fenológico apresentado por algumas espécies é o resultado de seu modo de estabelecimento de novas colônias. Rainhas de espécies de gêneros como *Camponotus*, *Dolichoderus* e *Acropyga* que formam colônias, predominantemente, de maneira claustral ou semi-claustral (fundação independente), exibiram vôos mais sazonais, em função da maior dependência que apresentam de condições climáticas ótimas. Por outro lado, espécies que utilizam fissão como mecanismo de formação de colônias (fundação dependente), como *Eciton burchelli*, tiveram seus alados em atividade durante todo ano.

Mais da metade dos alados das espécies estudadas estiveram em atividade, em média, durante seis meses durante o ano. Isso indica que fissão deve ser um mecanismo comum de formação de colônias. Associado a esse fato, podemos inferir que re-adoção de rainhas, poligina e alta competição, que são mecanismos que selecionam fissão, sejam características comuns na comunidade estudada.

A ocorrência de chuvas parece necessária, mas não é suficiente para explicar globalmente a liberação dos alados. O grau de dependência da chuva para realização dos vôos está relacionado, mais uma vez, com o modo de fundação da colônia. Para as Ectoninae que

formam colônias exclusivamente por fissão, a abundância dos alados durante o ano não teve relação com ocorrência de chuvas. Por outro lado, gêneros como *Crematogaster*, *Solenopsis* e *Camponotus* que possuem rainhas que comumente formam colônias de maneira independente se mostraram altamente dependentes da ocorrência de chuva.

O presente trabalho é o segundo estudo para a América do Sul que analisa a fenologia reprodutiva das formigas considerando toda uma comunidade. O estudo de aspectos fenológicos de qualquer organismo é difícil em função da necessidade de séries temporais de coletas que são trabalhosas e onerosas. No caso particular das formigas essas dificuldades são aumentadas em função do estado precário de conhecimento da taxonomia dos alados de formigas, o que impõe que a maior parte dos taxa sejam, com muita dificuldade, apenas morfo-especiados. A realização de estudos similares a esse em outras localidades da América do Sul permitirão avaliar melhor os fatores locais (sobretudo de temperatura e precipitação) que atuam numa mesma espécie em diferentes gradientes latitudinais.