

Universidade Federal da Grande Dourados - UFGD  
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais - FCBA  
Programa de Pós-Graduação em  
Entomologia e Conservação da Biodiversidade - PPGECB

Influência de fatores abióticos na atividade de forrageio de *Cephalotes  
borgmeieri* (Kempf, 1951)

Cândida Anitta Pereira Rodrigues

Dourados-MS  
10/2022

Universidade Federal da Grande Dourados  
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais  
Programa de Pós-Graduação em  
Entomologia e Conservação da Biodiversidade

Cândida Anitta Pereira Rodrigues

INFLUÊNCIA DE FATORES ABIÓTICOS NA ATIVIDADE DE FORRAGEIO DE  
*Cephalotes borgmeieri* (KEMPF, 1951)

Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD), como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de MESTRE EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE.

Área de Concentração: Biodiversidade e Conservação

Orientador(a): Dr. William Fernando Antonialli Junior

Dourados-MS  
10/2022

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP).**

<p>Rodrigues, Cândida Anitta Pereira</p> <p>Influência de fatores abióticos na atividade de forrageio de <i>Cephalotes borgmeieri</i> (Kempf, 1951). / Cândida Anitta Pereira Rodrigues. – Dourados, 2022.</p> <p>Orientador: Professor Dr. William Fernando Antonialli-Junior</p> <p>Dissertação (Mestrado) Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade - Universidade Federal da Grande Dourados.</p> <p>1. Cephalotini. 2. Forrageadoras - condições ambientais. 3. Arborícola. I. Título.</p>
--

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central – UFGD.**

©Todos os direitos reservados. Permitido a publicação parcial desde que citada a fonte.

“INFLUÊNCIA DE FATORES ABIÓTICOS NA ATIVIDADE DE FORRAGEIO DE  
*Cephalotes borgmeieri* (KEMPF, 1951)”.

Por

**CÂNDIDA ANITTA PEREIRA RODRIGUES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD),  
como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de

**MESTRE EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE**

Área de Concentração: Biodiversidade e Conservação



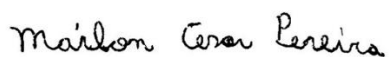
---

Dr. William Fernando Antonialli Junior  
Orientador/Presidente - UEMS



---

Dr. Wedson Desidério Fernandes  
Membro titular - UFGD



---

Dr. Márlon César Pereira  
Membro titular - UEMS

Dissertação aprovada em: 31 de agosto de 2022

## Biografia do Acadêmico

Cândida Anitta Pereira Rodrigues, natural de Guarujá – São Paulo. Nascida no dia 03 de junho de 1998, filha de Eleny Sandra Pereira Rodrigues.

Cursou o ensino fundamental da Escola Municipal Armando Campos Belo e ensino médio na Escola Estadual Floriano Viegas Machado, ambas na cidade de Dourados/MS.

Graduada em Ciências Biológicas – Licenciatura pela Universidade Federal da Grande Dourados – UFGD, no período de 2016 à 2019, no qual foi aluna de Iniciação à Docência (PIBID) durante dois anos e Iniciação Científica Voluntária (PIVIC) desenvolvendo trabalhos relacionados a ecologia comportamental de formigas.

## **Agradeço,**

Primeiramente, ao meu orientador Prof Dr<sup>o</sup> William Fernando Antonialli Junior por me aceitar como voluntária em seu laboratório em 2016, no início da minha graduação, dando asas à minha curiosidade sobre as formigas e por ter depositado em mim confiança para fazer o mestrado sob sua orientação, sempre me ajudando e disponível para qualquer dúvida que eu tivesse.

Ao Rony, pelo tempo e paciência para me ajudar em todas as questões estatísticas.

Ao Jean e a Francieli por terem aguentado comigo horas debaixo do sol observando formigas nas árvores e assim, terem feito minhas horas de observações mais alegres e menos solitárias.

À Isis, que se dispôs a ler o manuscrito e enviar sugestões, além de ter sido companhia por alguns meses em minha casa e ter me dado uma sobrinha postixa, a Maia.

À Silvana, que além de amiga, sempre esteve à disposição para sanar qualquer dúvida desesperada que me surgia.

Aos colegas de laboratório, que estiveram comigo durante todo o meu caminho na carreira científica: Eva, Marlon, Nathan, Paula, Kamylla, Denise, Vinícius.

Ao Emaús e a célula Santa Faustina, por ter aparecido na minha vida no momento de desespero e conclusão dessa dissertação e que por isso me ajudaram a respirar fundo.

À Bianca pela amizade de anos, apoio e compreensão nos meus piores e melhores momentos da vida. Te amo.

À Maria, por ter feito os meus dias mais felizes ao me chamar de tia. Que você possa sempre confiar em mim, até o fim. Te amo.

Ao Fábio, que me apoiou durante todo esse processo do mestrado e não me deixou desistir em nenhum momento, que além de meu namorado, é também meu melhor amigo. Te amo.

Aos meus padrinhos, em especial à minha madrinha Evelcy, que como uma segunda mãe, me ama e sempre está ao meu lado nas minhas decisões e sempre poderei contar com ela. Amo vocês

E à minha mãe, que desde que cheguei a esse mundo, me ama incondicionalmente, fez e faz o impossível para que eu possa ter o melhor, confia e me apoia em todos os passos que dou e não foi diferente em relação a esse mestrado. Te amo.

Dedicatória  
À todas as formigas,  
que “dão” a vida  
pela ciência  
dos humanos,  
Dedico.

## SUMÁRIO

INFLUÊNCIA DE FATORES ABIÓTICOS NA ATIVIDADE DE FORRAGEIO DE <i>Cephalotes borgmeieri</i> .....	9
Resumo Geral/Palavras – chave.....	9
INFLUENCES OF ABIOTIC FACTORES ON THE FORANING ACTIVITY OF <i>Cephalotes borgmeieri</i> .....	10
Abstract/ Key words .....	10
Introdução Geral .....	11
Revisão Bibliográfica	
<i>Tribo Cephalotini</i> .....	12
<i>Atividade de forrageio em formigas</i> .....	14
<i>Atividade de forrageio em Cephalotini</i> .....	15
<i>Influência dos fatores abióticos sobre a atividade de forrageio</i> .....	16
Objetivo Geral .....	17
Hipóteses .....	17
Relevância social, econômica ou cultural da pesquisa .....	17
Referências Bibliográficas .....	18
Influência de fatores abióticos na atividade de forrageio de <i>Cephalotes borgmeier</i> (Kempf, 1951) .....	23
Introdução .....	24
Materiais e Métodos .....	25
Resultados .....	26
Discussão .....	29
Referências .....	31



# INFLUÊNCIA DE FATORES ABIÓTICOS NA ATIVIDADE DE FORRAGEIO DE *Cephalotes borgmeieri* (KEMPF, 1951)

## RESUMO GERAL

A busca de recursos alimentares, isto é, a atividade de forrageio é uma tarefa de extrema importância para manutenção de colônias de formigas. Durante o forrageio as formigas podem se expor a condições ambientais adversas, e por conta disso, são capazes de ajustar o seu comportamento de forrageio para obter maior êxito na busca de recursos. O comportamento de forrageio já foi estudado em outras espécies de formigas, entretanto estudos com a tribo Cephalotini ainda são escassos na literatura. Portanto, nesse estudo, avaliamos como as forrageadoras de *Cephalotes borgmeieri* (Kempf) ajustam sua atividade de forrageio as variações dos fatores abióticos. Ao longo do dia o fluxo de forrageadoras varia e é influenciado positivamente pela temperatura e luminosidade, mas negativamente pela umidade relativa do ar. Durante o período de forrageio podemos observar quatro grupos de intensidade de fluxo de forrageio: muito baixo, baixo, médio e alto. E o pico de forrageio se dá nos horários mais quentes e menos úmidos.

**Palavras-chave:** Cephalotini, forrageadoras, condições ambientais, arborícola.

# INFLUENCES OF ABIOTIC FACTORS ON THE FORAGING ACTIVITY OF *Cephalotes borgmeieri* (KEMPF, 1951)

## **ABSTRACT**

The search for food resources, *i.e* foraging activity is an extremely important task for the maintenance of ant colonies. During foraging, ants can be exposed to adverse environmental conditions, and because of this, they are able to adjust their foraging behavior to be more successful in the search for resources. Foraging behavior has already been studied in other ant species, however studies with the Cephalotini tribe are still scarce in the literature. Therefore, in this study, it was evaluated how *Cephalotes borgmeieri* (Kempf) foragers adjust their foraging activity to variations in abiotic factors. During the day, the foraging flow varies and is positively influenced by temperature and light, but negatively by relative humidity. During the foraging period we can observe four groups of foraging flow intensity: very low, low, medium, and high. And the foraging peak occurs at the hottest and least humid hours.

**Keywords:** Cephalotini, foragers, environmental conditions, arboreal.

## INTRODUÇÃO GERAL

As formigas, assim como os cupins e algumas espécies de vespas e abelhas são considerados eussociais, pois apresentam três principais características da eussocialidade: sobreposição de gerações, cuidado cooperativo com a prole e divisão reprodutiva de trabalho (Hölldobler e Wilson 1990; Baccaro et al. 2015). Dentre essas três características, a divisão de trabalho garantiu aos insetos sociais uma de suas maiores vantagens evolutivas, responsáveis por conferir sucesso ecológico a este grupo (Wilson 1990). Na divisão de trabalho, há o surgimento de castas, que no geral, podem ser definidas como: qualquer grupo de um tipo morfológico, idade ou estado fisiológico que executa um trabalho especializado na colônia. O conjunto de todas as operárias é classificado como uma casta diferente da rainha, e subconjuntos de operárias, são chamados de subcastas (Hölldobler e Wilson 1990). A rainha pertence à casta reprodutiva e é responsável pelo processo de oviposição; as operárias, que são responsáveis pelo cuidado com a prole, construção do ninho, defesa da colônia e coleta de alimento, à casta estéril (Oster e Wilson 1978)

A atividade de coleta de alimento, de responsabilidade das operárias, é de extrema importância para a manutenção da colônia e as formigas podem adotar diferentes estratégias para buscar e coletar seus recursos alimentares (Pol e Casenave 2004; Gordon 2017). Essas estratégias podem ser sem recrutamento, quando a forrageadora encontra um recurso e carrega o mesmo para o ninho sem solicitar ajuda de suas companheiras; ou com recrutamento de companheiras, podendo este ser em grupo (voltando ao ninho e solicitando outras forrageadoras para o local) ou em massa quando é depositada uma trilha química do alimento até a colônia e as companheiras a seguem (Lanan 2014).

Desta forma, quando as formigas saem do ninho para forragear ficam expostas a diversos fatores ambientais que podem influenciar o sucesso do forrageio, como temperatura, umidade relativa do ar, intensidade luminosa, vento e disponibilidade de recursos alimentares (Heinrich 1993; Pol e Casenave 2004; Nguyen et al. 2017). Fatores bióticos como predação e competição também podem influenciar nessa atividade (Assis et al. 2021). Em geral, espécies subordinadas de formigas, isto é, que evitam competição com espécies dominantes reduzindo sua sobreposição espaciotemporal ou limitando interações (Arnan et al. 2012) são mais tolerantes ao calor, e por isso são forçadas a forragear perto de seus limites de tolerância para ganhar vantagem competitiva sob as espécies dominantes que são mais agressivas e menos tolerantes ao calor (Cerdá 2001).

A tribo Cephalotini pertence à subfamília Myrmicinae e são conhecidas como formigas-tartarugas (Baccaro et al. 2015). Esta tribo é um dos grupos de formigas menos conhecidos e poucas espécies tiveram seu comportamento e biologia estudados mais especificamente (Wilson 1976; Del-Claro et al. 2002). De hábito arborícola, o comportamento de forrageio de colônias de formigas arbóreas é difícil de observar e pouco estudado (Gordon 2012). A espécie estudada no presente trabalho *Cephalotes borgmeieri* é endêmica das regiões Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, além de regiões do Paraguai e Argentina. Não há nenhum estudo sobre qualquer aspecto de sua biologia na literatura.

## REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

### 1. Tribo Cephalotini

As formigas pertencem a ordem Hymenoptera, são cosmopolitas, capazes de viver em vários habitats, além de desenvolverem interações ecológicas importantes com vários organismos em suas comunidades e possuem diferentes hábitos alimentares, podendo ser predadoras de outros invertebrados, fungívoras, ou se alimentarem de substâncias açucaradas, sementes, entre outros (Hölldobler e Wilson 1990; Pekas et al. 2011; Dattilo et al. 2013; Marting et al. 2018).

Todas as espécies de formigas já descritas pertencem a uma única família denominada Formicidae. Nela a subfamília Myrmicinae é a mais diversa e contém metade das espécies já conhecidas, com 140 gêneros distribuídos em seis tribos (Baccaro et al. 2015). Uma das tribos da subfamília Myrmicinae, é a Cephalotini que são conhecidas popularmente como formigas tartarugas (Prado e Brandão 2013; Bacarro et al. 2015), recebendo este nome devido aos seus movimentos lentos (Wilson 1976).

A tribo Cephalotini é endêmica da região neotropical (Prado e Brandão 2013; Vásquez-Bolaños 2015) e é composta por dois gêneros, *Cephalotes* Latreille (1802) com 131 espécies descritas (Andrade e Baroni 1999; Fernández 2003), sendo o segundo maior grupo de gênero de formiga endêmica na região neotropical; e *Procryptocerus* Emery (1887) com 45 espécies descritas (Fernández 2003). A tribo Cephalotini é um dos grupos de formigas menos conhecidas e apenas algumas espécies, *Zacryptocerus varians* (= *Cephalotes varians*) (Wilson 1976; de Andrada e Urbani 1999), *Cephalotes atratus* (Corn 1980; D'avila et. al 2005) e

*Cephalotes pusillus* (Del-Claro et al. 2002) tiveram seu comportamento e biologia estudados mais especificamente.

O gênero *Procryptocerus* pode ser encontrado em florestas tropicais desde o México até o norte da Argentina (Serna e Mackay 2010; Vásquez-Bolaños et al. 2015). As formigas deste gênero possuem características morfológicas que variam notavelmente até dentro da mesma espécie (Serna e Mackay 2010). Ao contrário das formigas do gênero *Cephalotes* que apresentam dimorfismo de castas: soldadas e forrageiras (Corn 1980; Del-Claro et al. 2002; Powell 2020), as formigas *Procryptocerus* são monomórficas (sem diferenciação morfológica entre operárias) e as rainhas são levemente maiores que suas operárias, quase que indistinguíveis (Kempf 1951; Wheeler 1984).

Algumas espécies de *Procryptocerus*, como *P. scabriusculus* podem ser polidômicas e poligênicas, isto é, possuírem mais de uma cavidade de ninho e terem duas ou mais rainhas (Wheeler 1984), e outras espécies, segundo Baccaro et al. (2015) são monogínicas e pouco numerosas, com cerca de 100 operárias. Existem relatos que, devido aos hábitos comportamentais de viverem dentro de galhos, estas formigas são raramente coletadas, o que pode explicar a escassez de estudos na literatura (Mackay e Vinson 1989 e Baccaro et al. 2015). A espécie *Procryptocerus scabriusculus* é a que apresenta a maior distribuição em relação a outras formigas do gênero, sendo encontrada em uma grande variedade de habitats, desde preservados e úmidos à perturbados e secos, além de nidificar em galhos de árvores, também nidificam no solo e seus ninhos parecem ser oportunistas e de vida curta (Vásquez-Bolaños et al. 2015).

Por outro lado, formigas do gênero *Cephalotes* possuem hábito exclusivamente arborícola, usando cavidades pré-existentes feitas na madeira por outros artrópodes (Powell 2008, 2009; Oliveira et al. 2021), seus ninhos podem ser polidômicos (Corn 1980; Gordon 2012) e, diferente do gênero *Procryptocerus*, a maioria das colônias possuem uma única rainha, predominando a monoginia (Corn 1980). Entretanto, Del-Claro et al. (2002) encontrou colônias poligínicas na espécie *Cephalotes pusillus*, o que poderia ser, de acordo com os autores, uma estratégia de sobrevivência contra predadores e parasitoides capazes de matar uma única rainha. Colônias de *Procryptocerus* são pouco numerosas, enquanto de *Cephalotes*, uma colônia madura pode chegar a 10 mil operárias (Corn 1980).

A dieta das formigas da tribo Cephalotini é baseada em pólen, néctar, nectários extraflorais e de exsudações de homópteros (Corn 1980; Del-Claro et al. 2002; Gordon 2012), contudo já foram encontradas buscando recurso até em carcaças de vertebrados (Corn 1980; Barbosa et al. 2019).

O gênero *Cephalotes* por meio da espécie *Cephalotes atratus* foi uma das primeiras espécies de formigas descritas com ocorrência no Brasil através da obra inicial da taxonomia de Carolus Linneaus no "*Systema Naturae*" (1758) (Baccaro et al. 2015). Porém, a taxonomia e a descrição do gênero *Cephalotes* começou a ser bem detalhada por Kempf (1951), onde o autor relata que *Cephalotes atratus* foi a primeira espécie do gênero a ser descrita, ainda sob o nome de *Formica atrata*.

Ao longo do tempo, outros estudos foram realizados com formigas deste gênero, como no caso de Wilson (1976) que estudou o comportamento social de *Zacryptocerus varians* (= *Cephalotes varians*), descrevendo seis características distintivas da sociobiologia destas formigas, entre elas, o formato de escudo da cápsula cefálica, que contribuiria para a estratégia de "defesa tartaruga", bloqueando e expulsando intrusos para fora das entradas do ninho. Del-Claro et al. (2002) também observaram que as soldadas de *Cephalotes pusillus*, além da defesa, se especializaram na comunicação e na exploração de recursos. O dimorfismo de castas do gênero *Cephalotes* poderia ser um aspecto intermediário entre espécies de formigas monomórficas e polimórficas e poderia contribuir sobre como o polimorfismo evoluiu em formigas (Corn 1980).

Algumas espécies de Cephalotini ainda não tiveram seus aspectos biológicos conhecidos ou descritos, como é o caso de *Cephalotes borgmeieri* que é endêmica da região central da América do Sul, ocorrendo no Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, e Paraguai e Argentina.

## **2. Atividade de Forrageio em Formigas**

A atividade de forrageio pode ser definida como a busca de recursos alimentares em prol da colônia, e é um comportamento de extrema importância para manutenção dela. Durante a busca, os alimentos são encontrados e selecionados levando em conta alguns parâmetros como distância da viagem, estresse térmico, qualidade do recurso alimentar e estado nutricional atual da colônia (Hölldobler e Wilson 1990). Dependendo da espécie de formiga e do tamanho, densidade ou qualidade do alimento, a forrageadora que encontrar um recurso alimentar pode comunicar às companheiras de ninho sobre sua localização e recrutar forrageadoras adicionais para ajudá-la na coleta (Traniello 1989; Hölldobler e Wilson 1990)

Diferentes espécies de formigas podem adotar estratégias distintas para a procura e coleta desses recursos (Pol e Casenave 2004, Gordon 2017). As estratégias de recrutamento de operárias para o forrageio podem ser classificadas em três categorias: 1) sem recrutamento ou solitário, quando um indivíduo ao sair do ninho, localiza o recurso, e ao localizá-lo, transporta o sozinho ao ninho; 2) Com recrutamento, quando a forrageadora encontra um recurso e ao retornar ao ninho recruta outras operárias depositando trilha de feromônio pelo caminho ou de forma mecânica, carregando outra operária ou realizando o *tandem running*; 3) Recrutamento em massa, quando a forrageadora encontra um recurso alimentar, deposita uma trilha química até o ninho e outras forrageadoras seguem a trilha (Lanan (2014). O primeiro caso é uma característica plesiomórfica em Formicidae, adotada por espécies menos derivadas, enquanto os outros dois tipos surgiram independente múltiplas vezes em espécies mais derivadas (Reeves e Moreau 2019).

O processo de formação de trilha inicia-se com uma operária que age individualmente, saindo de sua colônia para explorar recursos e ao retornar, deposita traços de odor (feromônios) pelo caminho, as demais operárias então, percebem essas pistas químicas através de órgãos sensoriais e seguem esta trilha e à medida que passam pelo local, reforçam o caminho adicionando mais feromônio (Sudd 1959; Jackson e Ratnieks 2006; Morgan 2009). Assim, as demais operárias que reconhecem a trilha são recrutadas até a fonte do recurso. O recrutamento pode ser definido como um meio de comunicação que traz companheiros de ninho em algum ponto do espaço onde o trabalho daquele indivíduo se faz necessário (Wilson 1971). Quando o recurso é totalmente explorado, não há mais deposição de feromônio reforçando a trilha, ocorrendo assim a evaporação do odor, sendo assim, a trilha existe apenas enquanto for útil (Morgan 2009).

## **2.1 Atividade de Forrageio em Cephalotini**

Aspectos do comportamento de forrageio em Cephalotini ainda são escassos na literatura quando comparados com formigas de outras tribos irmãs da subfamília Myrmicinae. Sabe-se, que as formigas do gênero *Cephalotes* apresentam operárias dimórficas e com divisão de trabalho (Corn 1980), divididas entre operárias menores e maiores, as operárias menores são mais ativas durante o forrageio, enquanto as maiores são responsáveis pela defesa do ninho contra invasores para bloquear a entrada do ninho (De Andrade e Baroni-Urbani 1999; Del-Claro et al. 2002; Powell 2008, 2016, Powell et al. 2020).

As formigas do gênero *Cephalotes* quando estão explorando em busca de novos recursos alimentares, o fazem de forma aleatória por toda a árvore, no entanto, quando acham os recursos, parecem fazer uma trilha com alguma pista química e a seguem sem desviar (Gordon 2012) provavelmente usando de um recrutamento em massa. Podem até mesmo seguir as trilhas de forrageio de outras espécies, para explorar seus recursos, como é o caso de *C. macalatus* que usa a trilha de *Azteca trigona* como uma forma de centro de informação de localização de recurso alimentar (Adams 1990).

Já as formigas do gênero *Procryptocerus* forrageiam apenas nas árvores onde estão seus ninhos, enquanto formigas do gênero *Cephalotes* podem ser encontradas forrageando no solo ou em torno de serrapilheiras (Corn 1980; Baccaro et al. 2015).

### **3. Influência dos fatores abióticos sobre a atividade de forrageio em formigas**

Em insetos, principalmente nas formigas, geralmente a atividade de forrageio pode ser influenciada por diversos fatores abióticos, tais como temperatura, umidade relativa do ar, intensidade luminosa, velocidade do vento, disponibilidade de recursos alimentares, entre outros (Heinrich 1993; Pol & Casenave 2004; Nguyen et al. 2017). A temperatura e umidade relativa são os principais fatores que afetam a dinâmica de forrageio de várias espécies de formigas (Nielsen 1986) que podem forragear entre temperaturas de 10 até 45°C (Hölldobler e Wilson 1990).

Algumas espécies como *Pheidole oxyops* (Assis et al. 2021), *Ectatomma vizzotoi* (Lima e Antonialli-Junior 2013), e *Anoplolepis gracilipes* (Chong e Lee 2009) são ativas em sua atividade de forrageio durante a noite e início da manhã para evitar as altas temperaturas e baixas umidades relativas durante o dia e assim, diminuam o risco de dessecação. Por outro lado, outras espécies têm seu pico de forrageio em horários em que a temperatura é mais alta, como é o caso de *Formica pallidefulva* e *Crematogaster lineolata* (Stuble et al. 2013) que apresentam uma relação positiva entre a temperatura e suas atividades de forrageio, e *Pachycondyla senaarensis* (Mashaly et al. 2013), que possui atividade de forrageio mais intensa no verão por conta das altas temperaturas e baixa umidade relativa nesta estação.

Fatores bióticos como predação e competição, podem também influenciar os horários de forrageio de uma espécie (Assis et al. 2021). A competição é crucial para o forrageio, o que pode resultar em uma diminuição ou interrupção da atividade (Traniello 1989). Algumas espécies de formigas podem ser forçadas a forragear próximo de temperaturas limitantes por conta da pressão de competição ou da predação (Jayatilaka 2011). Na região do mediterrâneo,



por exemplo, espécies subordinadas de formigas que são mais tolerantes ao calor são forçadas a forragear perto do seu limite crítico de tolerância para ganhar vantagem competitiva sob as espécies dominantes, mas que não toleram calor (Cerdeira 2001). Por outro lado, formigas do deserto do Saara, *Cataglyphis bombycina*, podem se expor a temperaturas acima de 53,6 °C, para evitar seus predadores (Wehner et al. 1992).

### **OBJETIVO GERAL**

Apesar de haver muitos estudos de forrageio de formigas, quase nada se sabe sobre esta atividade em formigas do gênero *Cephalotes*. Portanto, o objetivo deste estudo é avaliar como os fatores abióticos (temperatura, umidade relativa, luminosidade e velocidade do vento) podem afetar o comportamento de forrageio da espécie *Cephalotes borgmeieri*.

### **HIPÓTESES**

1. A espécie terá maior taxa de forrageio durante as horas mais quentes do dia
2. A temperatura será a variável determinante e afetará diretamente o forrageio da espécie.

### **RELEVÂNCIA SOCIAL**

Este estudo destaca-se por ser pioneiro sobre os aspectos referentes a biologia e comportamento da espécie *Cephalotes borgmeieri*, que é endêmica da região central da América do Sul, ocorrendo nas regiões Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, além de ter distribuição também no Paraguai e Argentina. Além disso, compõem um gênero que ocorre somente na região Neotropical e sul da região Neártica.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams ES (1990) Interaction between the ants *Zacryptocerus maculatus* and *Azteca trigona*: interspecific parasitization of information. *Biotropica* p. 200-206
- Arnan X, Cerdá X, Retana J (2012) Distinctive life traits and distribution along environmental gradients of dominant and subordinate Mediterranean ant species. *Oecologia* 170: 489–500. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2315-y>
- Assis DS, Camargo GAR, Barrios K et al (2021) Neighbor Colonies Affect Level of Foraging in the Generalist Ant *Pheidole oxyops* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 104(2):71-76. <https://doi.org/10.1653/024.104.0202>
- Baccaro FB, Feitosa RM, Fernández F et al (2015). Guia para os gêneros de formigas do Brasil. Editora Inpa, Manaus, 388 pp. <https://doi.org/10.5281/zenodo.32912>
- Barbosa VN (2019) Ocorrência de *Cephalotes atratus* (Hymenoptera: Formicidae) em Carcaça de *Leptodactylus vastus* no nordeste do Brasil. *Revista de Ciências Ambientais* 13(2): 13-16. <http://dx.doi.org/10.18316/rca.v13i2.5096>
- Cerdá X (2001) Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. *Etologia* 9:15–27
- Chong KF, Lee CY (2009) Influences of temperature, relative humidity and light intensity on the foraging activity of field populations of the longlegged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 54(2): 531.
- Corn ML (1980) Polymorphism and Polyethism in the neotropical ant *Cephalotes atratus* (L.). *Insectes Soc* 27(1): 29-42. <https://doi.org/10.1007/BF02224519>
- Dáttilo W, Guimarães PR, Izzo TJ (2013) Spatial structure of ant–plant mutualistic networks. *Oikos* 122(11): 1643-1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- D'ávila S, Andrade FR, Prezoto F, Del-Claro K (2005) Activity Schedule and Foraging in *Cephalotes atratus* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Sociobiology* 45(1): 105-118
- Andrade ML, Baroni-Urbani C (1999) Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present (Hymenoptera, Formicidae). *Stuttgarter Beitr Naturkd* 271:1–889
- Del-Claro K, Santos JC, Junior ADS (2002) Etograma da formiga arborícola *Cephalotes pusillus* (Klug, 1824) (formicidae: myrmicinae). *Revista de Etologia* 4(1): 31-40

Duarte A, Weissing FJ, Pen I, Keller L (2011) An Evolutionary Perspective on Self-Organized Division of Labor in Social Insects. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:91-110. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145017>

Fernández F (2003). Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia p. 398

Gordon DM (2012) The dynamics of foraging trails in the tropical arboreal ant *Cephalotes goniodontus*. *PLoS One* 7(11): e50472. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050472>

Gordon DM (2017) Local regulation of trail networks of the arboreal turtle ant, *Cephalotes goniodontus*. *Am Nat* 190(6): E156-E169. <https://doi.org/10.1086/693418>

Heinrich B (1993). *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Cambridge, Harvard University Press, p. 601

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

Jackson DE, Ratnieks FLW (2006) Communication in ants. *Curr Biol* 16(15): R570-R574. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.015>

Jayatilaka P, Narendra A, Reid FR et al (2011) Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *J Exp Biol* 214(16): 2730-2738. <https://doi.org/10.1242/jeb.053710>

Kempf WW (1951). A taxonomic study on the ant tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de Entomologia* 22:1-3

Lanan M (2014) Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News* 20: 53-70

Lima LD, Antonialli-junior WF (2013) Foraging strategies of the ant *Ectatomma vizottoi* (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 57(4): 392-396. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013005000038>

Mackay WP, Vinson SB (1989) A Guide to species identification of New World Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 16 (1):1-47

Marting PR, Kallman NM, Wcislo WT, Pratt SC (2018) Ant-plant sociometry in the *Azteca-Cecropia* mutualism. *Scientific Reports* 8(1): 17968. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36399-9>

Mashaly AMA, Al-Mekhlaf FA, Al-Qahtani AM (2013) Foraging activity and food preferences of the samsum ant, *Pachycondyla sennaarensis*. Bulletin of Insectology 66(2): 187-193

Morgan ED (2009) Trail pheromones of ants. Physiol Entomol 34:1-17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2008.00658.x>

Nielsen MG (1986) Respiratory rates of ants from different climatic areas. J Insect Physiol 32: 125–131

Nguyen AD, DeNovellis K, Resendez S et al (2017) Effects of desiccation and starvation on thermal tolerance and the heat-shock response in forest ants. J Comp Physiol B 187(8): 1107-1116. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1101-x>

Oliveira AM, Powell P, Feitosa RM (2021) A taxonomic study of the Brazilian turtle ants (Formicidae: Myrmicinae: *Cephalotes*). Revista Brasileira de Entomologia 65(3) <https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2021-0028>

Oster GF, Wilson EO (1978) Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press

Pekas A, Tena A, Aguilar A, Garcia-Marí F (2011) Spatio-temporal patterns and interactions with honeydew-producing Hemiptera of ants in a Mediterranean citrus orchard. Agricult Forest Entomol 13(1): 89-97. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2010.00501.x>

Prado LP, Brandão CRF (2013). A catalogue of Cephalotini ant types (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brazil. Papéis Avulsos de Zoologia 53(20):285-293. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492013002000001>

Pol R, de Casenave JL (2004) Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. J Insect 17(5): 647-661

Powell S (2008) Ecological specialization and the evolution of a specialized caste in *Cephalotes* ants. Functional Ecology 22(5): 902-911. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01436.x>

Powell S (2009) How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance and fitness in a superorganism. J Evol Biol 22(5): 1004-1013. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01710.x>

Powell S (2016) A comparative perspective on the ecology of morphological diversification in complex societies: nesting ecology and soldier evolution in the turtle ants. Behav Ecol Sociobiol 70(7):1075-1085. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2080-8>

Powell S et al (2020) Trait evolution is reversible, repeatable, and decoupled in the soldier caste of turtle ants. *Proc Natl Acad Sci USA* 117(12): 6608-6615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1913750117>

Reeves DD, Moreau CS (2019) The evolution of foraging behavior in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Arthropod Systematics & Phylogeny* 77(2): 351-363. <https://doi.org/10.26049/ASP77-2-2019-10>

Serna F, Mackay W (2010) A descriptive morphology of the ant genus *Procryptocerus* (Hymenoptera: Formicidae). *J Insect Sci* 10(111): 1-36. <https://doi.org/10.1673/031.010.11101>

Stuble KL, Pelini SL, Diamond SE et al (2013) Foraging by forest ants under experimental climatic warming: a test at two sites. *Ecology and Evolution* 3(3): 482-491. <https://doi.org/10.1002/ece3.473>

Sudd JH (1959) Interaction between Ants on a Scent Trail. *Nature* 183(4675): 1588-1588. <https://doi.org/10.1038/1831588a0>

Traniello JFA (1989) Foraging strategies of ants. *Ann Rev Entomol* 34(1): 191-210

Vásquez-Bolños M (2015) Primer registro de *Procryptocerus scabriusculus* (Forel, 1899) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) para Jalisco, México. *Dugesiana* 22(2): 95-96. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v22i2.4715>

Wehner R, Marsh AC, Wehner S (1992) Desert ants on a thermal tighrope. *Nature*. 357(6379):586-587. <https://doi.org/10.1038/357586a0>

Wheeler DE (1984) Behavior of the ant, *Procryptocerus scabriusculus* (Hymenoptera: Formicidae), with comparisons to other cephalotines. *Psyche* 91(3-4):171-192. <https://doi.org/10.1155/1984/65369>

Wilson EO (1971) *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge

Wilson EO (1976) A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Anim Behav* 24(2): 354-363

Wilson EO et al (1990) *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Oldendorf/Luhe: Ecology Institute

# Fatores abióticos influenciam a atividade de forrageio de *Cephalotes borgmeieri*?

Cândida Anitta Pereira Rodrigues<sup>1,2</sup>; Jean Carlos dos Santos Lima<sup>1,2</sup>; Rony Peterson Santos Almeida<sup>3</sup>; Francieli Carlos de Oliveira<sup>4</sup>; William Fernando Antonialli-Junior<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Programa de pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, Brazil.

<sup>2</sup>Laboratório de Ecologia Comportamental, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Dourados, MS, Brazil

<sup>3</sup>Laboratório de Morfologia e Ecologia Funcional de Formigas (AntMor), Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, PA, Brazil.

<sup>4</sup>Universidade Federal da Grande Dourados

Autor correspondente: anittaprodrigues@outlook.com

## Resumo

A atividade de forrageio pode ser definida como a busca de recursos alimentares e é uma atividade de extrema importância para manutenção de colônias de formigas. Durante o forrageio as operárias podem se expor a condições ambientais adversas e, por conta disso, elas são capazes de ajustar o seu comportamento de forrageio para obter maior êxito na busca de recursos. Este comportamento já foi estudado em outras espécies de formigas, mas estudos com a tribo Cephalotini ainda são escassos na literatura. Nesse estudo, avaliamos como é que as forrageadoras de *Cephalotes borgmeieri* (Kempf) ajustam sua atividade de forrageio às variações dos fatores abióticos. Ao longo do dia o fluxo de forrageadoras é influenciado positivamente pela temperatura e luminosidade, e negativamente pela umidade relativa do ar. Durante o dia podemos observar quatro grupos de intensidade de atividade: muito baixa, baixa, média e alta. O pico de forrageio se dá nos horários mais quentes e menos úmidos do dia.

**Palavras-chave:** Cephalotini, forrageadoras, condições ambientais, arborícola.

## Abstract

The foraging activity can be defined as the search for food resources, and it is an important activity for maintenance of ants colonies. During foraging, workers can be exposed to adverse environmental conditions, because of this, some ants can adjust their foraging behavior to obtain greater success in the search. The foraging behavior has already been studied on other ant species, however, studies with the tribe Cephalotini are still scarce in the literature. In this study, we evaluated how foragers of *Cephalotes borgmeieri* (Kempf) adjust their foraging activity to variations in abiotic factors. The flow of foragers throughout the day is positively influenced by temperature and luminosity and negatively influenced by the relative humidity

of the air. During the day, we can observe four groups of activity intensity: very low, low, medium, and high. Foraging peak occurs at the hottest and least humid times.

**Keywords:** Cephalotini, foragers, environmental conditions, arboreal.

## Introdução

A atividade de forrageio varia muito entre as espécies de formigas, principalmente por ser uma atividade que visa a busca de recursos alimentares, sendo de extrema importância para a manutenção da colônia. Assim espécies diferentes adotam estratégias distintas para a procura e coleta desses recursos (Pol and Casenave 2004, Gordon 2017).

As estratégias de forrageio são diversas e como apontado por Lanan (2014) podem ser classificadas em três categorias: a) Sem recrutamento ou forrageamento solitário, quando uma operária sai do ninho, forrageia e transporta o recurso sozinha, sem ajuda das companheiras de ninho; b) Com recrutamento, quando uma operária encontra um recurso e volta ao ninho para recrutar as companheiras de ninho; e c) Com recrutamento em massa, quando a operária encontra o recurso, deposita uma trilha química deste até o ninho, e as companheiras de ninho seguem essa trilha até o local.

Dentre estas estratégias, a primeira categoria é considerada como ancestral para Formicidae, a qual é adotada por espécies menos derivadas, enquanto os demais tipos surgiram independente em gêneros mais recentes (Reeves e Moreau 2019) como *Cephalotes* por exemplo. Além disso, a tarefa de forrageio é dividida de acordo com a idade das operárias, em que as mais novas realizam tarefas intranidais, a exemplo do cuidado com a prole e as mais velhas executam tarefas extranidais como forrageio e defesa da colônia (Hölldobler and Wilson 1990). Ou ainda, a divisão de tarefas pode ser realizada por subcastas, isto é, quando ocorre na colônia operárias com tamanhos ou proporções corporais diferentes e especializadas em diferentes tipos de tarefas, como operárias maiores, operárias menores e enfermeiras (West 2020).

As condições ambientais influenciam diretamente a atividade de forrageio dos insetos, incluindo as formigas. Fatores como temperatura, umidade relativa, intensidade luminosa, velocidade do vento e disponibilidade de recursos alimentares influenciam o seu comportamento (Heinrich 1993; Pol and Casenave 2004; Nguyen et al. 2017). A temperatura e umidade relativa do ar são os principais fatores que afetam a dinâmica de forrageio de várias

espécies de formigas (Nielsen 1986) que podem forragear entre temperaturas de 10 a 45°C (Hölldobler and Wilson 1990). Algumas espécies como *Ectatomma vizzotoi* (Lima e Antonialli-Junior 2013), *Pheidole oxyops* (Assis 2021) e *Anoplolepis gracilipes* (Chong e Lee 2009) tendem a forragear durante a noite e início da manhã como estratégia para evitar as altas temperaturas e baixas umidades relativas durante o dia, desta forma reduzindo o risco de dessecação.

Por outro lado, existem espécies que forrageiam em horários com temperaturas mais altas, como é o caso de *Formica pallidefulva* e *Crematogaster lineolata* (Stuble et al. 2013) que aumentam sua atividade de forrageamento à medida que a temperatura aumenta, assim como *Pachycondyla senaarensis* (Mashaly et al. 2013), que possui atividade de forrageio mais intensa no verão em virtude das elevadas temperaturas

Formigas do gênero *Cephalotes* Latreille, 1802 são conhecidas como formigas tartarugas, pertencem à subfamília Myrmicinae e ocorrem na região neotropical e região neártica meridional (De Andrade e Baroni-Urbani 1999), com hábito exclusivamente arborícola, usando cavidades preexistentes feitas na madeira por outros artrópodes (Oliveira et al. 2021; Powell 2008, 2009).

Quase todas as espécies apresentam operárias dimórficas e com divisão de trabalho. As operárias menores são mais ativas durante o forrageio, enquanto as maiores são responsáveis por defender o ninho contra invasores, usando suas cabeças para bloquear a entrada do ninho (De Andrade e Baroni-Urbani 1999; Del-Claro et al 2002; Powell 2008, 2016, 2020). Sua dieta baseia-se em pólen, néctar, secreção de hemípteros, excrementos de pássaros e urina de mamíferos arbóreos (Oliveira et al. 2021; Byk e Del-Claro 2010; Gordon 2012).

Dentro da família Formicidae, a tribo Cephalotini é considerada um dos grupos de formigas menos conhecidos na literatura, o número de espécies descritas e estudadas de forma mais aprofundada em aspectos comportamentais e biológicos é baixo. Algumas poucas espécies já tiveram algum aspecto de sua biologia estudada como *Zacryptocerus varians* (= *Cephalotes varians*) (Wilson 1976; de Andrada & Urbani 1999), *Cephalotes atratus* (Corn 1980; D'avila et al 2005) e *Cephalotes pusillus* (Del-Claro et al 2002).

*Cephalotes borgmeieri* é uma espécie endêmica da região central da América do Sul, ocorrendo nas regiões Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, além de ter distribuição também no Paraguai e Argentina. Assim, como a maioria das espécies deste gênero, pouco se sabe sobre aspectos de sua biologia. Neste sentido, o objetivo deste estudo foi avaliar a influência dos fatores bióticos sobre o comportamento de forrageio da espécie *Cephalotes borgmeieri*. A hipótese é de que a atividade de forrageio é mais intensa durante as horas mais quentes do dia



e que, portanto, a temperatura é a variável abiótica mais determinante na atividade de forrageio desta espécie.

## **Materiais e Métodos**

### *Estratégia de forrageamento*

#### Área de estudo

Este estudo foi conduzido no campus da Cidade Universitária, município de Dourados, Estado de Mato Grosso do Sul, região Centro-Oeste do Brasil (22° 13' 18" Sul, 54° 48' 23" Oeste), numa área de transição entre os biomas de Mata Atlântica e Cerrado. O clima da região é considerado de transição entre tropical e subtropical. A temperatura média anual varia de 20 a 22°C e precipitação anual de 1400 a 1700 mm (Farias e Berezuk 2018). As observações de campo foram realizadas nos meses de fevereiro, março e dezembro de 2021 e janeiro de 2022.

A busca de colônias de *Cephalotes borgmeieri* foi feita de forma ativa procurando as entradas características dos ninhos em árvores, que consistem em cavidades pré-existentes naturais ou feitas por outros artrópodes, como também artificiais feitas por ações antropogênicas e por meio de iscas ricas em nitrogênio (algodão embebido em urina humana), sendo duas iscas por árvore presas com alfinetes baseado no método de Powell (2008).

Observações preliminares sobre seis colônias de *C. borgmeieri* por cerca de 12 horas nos mostraram que a espécie forrageia apenas no período diurno e, por isso, monitoramos seis colônias de *C. borgmeieri*, com distância mínima entre elas de 3 metros, no período do amanhecer ao anoitecer (das 4 horas da manhã até as 18 horas da noite) para verificar a atividade de forrageio. Em cada sessão de observação monitoramos duas colônias distintas durante uma hora. Os valores de temperatura (°C), umidade relativa do ar (%), velocidade do vento (m/s) e intensidade de luz (Lux) foram verificados no início, No início de cada sessão. Em seguida, nos primeiros 15 minutos de cada observação, uma colônia era monitorada, contabilizando o fluxo de operárias entrando e saindo do ninho e, nos 15 minutos seguintes, o de uma segunda colônia.

### *Análise estatística*

Para avaliar se o fluxo de forrageio, varia ao longo do dia, utilizamos um Modelo Linear Misto Generalizado (GLMMs), usando o fluxo de operárias saindo e/ou entrando no ninho, como variável resposta e a hora do dia como variável explicativa. A colônia foi utilizada como variável aleatória uma vez que o tamanho e estado nutricional podem influenciar a atividade de forrageio (Calheiros et al. 2019).

Em seguida, utilizamos uma análise de contraste de modelos para avaliar se há grupos distintos de atividade de forrageio ao longo das horas do dia. A função *glmer* do pacote *lme4* (Bates et al. 2015) foi usada para analisar os GLMMs. Utilizamos a família Poisson nos modelos por se tratar de dados de contagem e a função *hnp* do pacote *hnp* (Moral et al. 2017) para avaliação visual dos ajustes.

Para avaliar se existe relação entre o fluxo de operárias em atividade de forrageio com os valores de temperatura, umidade relativa do ar, velocidade do vento e intensidade de lux, aplicamos GLMMs individualizados, sendo que o fluxo de operárias foi a variável resposta e os valores de temperatura e umidade relativa do ar, velocidade do vento e intensidade de lux as variáveis explicativas em modelos separados. Nestes modelos, a colônia também foi a variável aleatória. Para avaliar qual das variáveis ambientais mais influenciava a atividade de forrageio utilizamos o valor de  $r^2$  do modelo como valor de ajuste (Almeida et al. 2021), utilizando a função *rsquared* do pacote *piecewissem* (Lefcheck 2016). Utilizamos modelos individualizados comparando o ajuste através do  $r^2$  ao invés de um modelo completo por conta da inflação do modelo (Zuur et al. 2010; Harrison et al. 2018), uma vez que sabidamente temos duas variáveis importantes correlacionadas (Figura Suplementar 1).

## Resultados

O maior pico de atividade encontrado foi de 44 formigas saindo/entrando no ninho durante 15 minutos (Sob temperatura 28,7°C; umidade relativa 67,9%; Vento 0,2 m/s; Luz 5050 Lux). A temperatura mais alta na qual foram observadas operárias forrageando foi de 37,2°C, a de umidade relativa foi de 79,2%, luminosidade 27900 Lux e velocidade do vento de 3,4 m/s, enquanto os valores mínimos foram 18,5 °C, 29,1%, 16 Lux e 0,0 m/s, respectivamente.

A atividade de forrageio de operárias desta espécie, apresenta dois picos: um entre 9 e 13 horas e outro entre as 15 e 16 horas. As médias de temperatura e umidade relativa do ar variaram menos do que das outras duas variáveis (Figura 1).

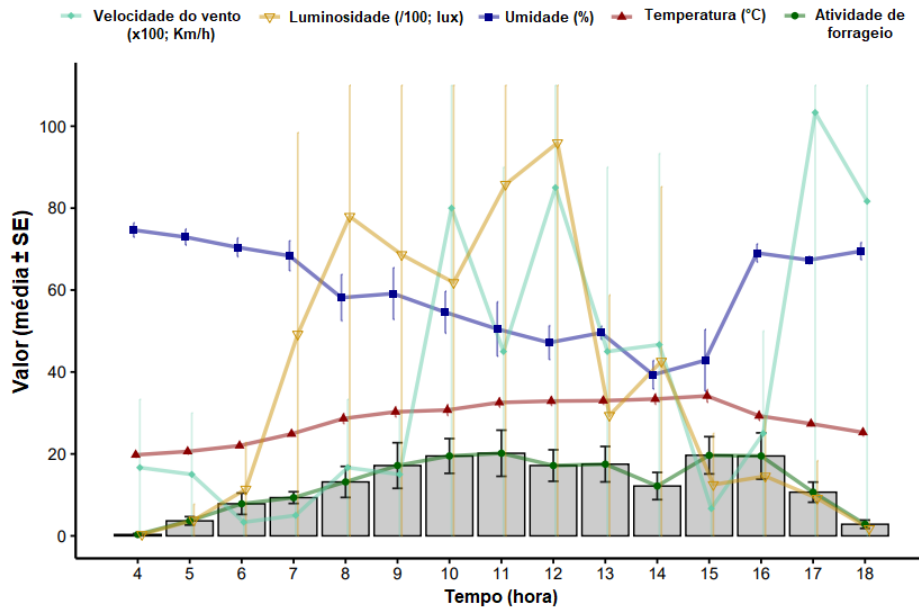


Figura 1. Médias do número de formigas saindo do ninho das 4 da manhã às 18 horas da noite (linha com círculos fechados) e variação dos valores de temperatura (triângulos fechados), umidade relativa do ar (quadrados fechados), luminosidade (triângulos abertos) e velocidade do vento (losangos fechados) registradas no campus da Cidade Universitária, Dourados, Mato Grosso do Sul, Brasil (símbolos indicam os valores médios e intervalos de confiança indicam o erro padrão).

A análise de contraste de modelo mostrou que há diferença significativa entre os fluxos de forrageio de operárias ao longo das horas do dia (Figura 2;  $\text{Chisq} = 127.12$ ;  $\text{df} = 12$ ;  $p < 0,001$ ), que se dividiram e foram categorizadas em quatro grupos, de acordo com a intensidade do fluxo de forrageio das operárias: muito baixo, baixo, médio e alto (Fig. 2). O fluxo de formigas às 4 horas da manhã foi considerado muito baixo, com uma média de  $0,3 \pm 0,51$  de formigas forrageando a cada 15 minutos. Consideramos como baixa atividade quando havia em média  $3,25 \pm 2,41$  formigas forrageando a cada quinze minutos. Este fluxo ocorreu por volta das 5 horas da manhã e 18 horas (Fig. 2). O fluxo médio de  $10,00 \pm 6,03$  formigas forrageando a cada quinze minutos foi considerado médio, ocorrendo das 06 às 07 horas e 14 e 17 horas (Fig. 2). Já o fluxo médio de  $17,97 \pm 10,96$  formigas forrageando a cada quinze minutos foi considerado alto e ocorreu entre as 08 às 13 horas e das 15 às 16 horas (Fig. 2).

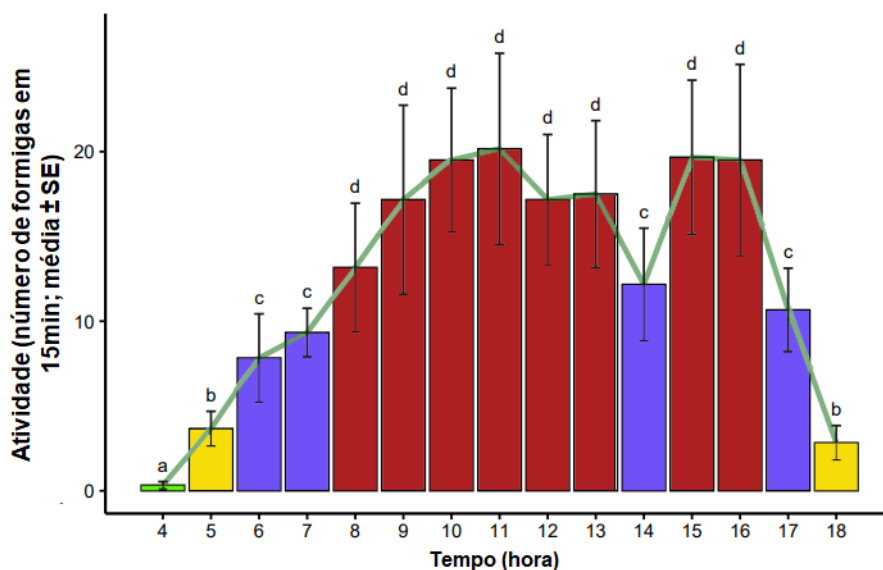


Figura 2. Número médio de forrageadoras em atividade a cada quinze minutos das 4 da manhã às 18 horas da tarde de seis colônias de *Cephalotes borgmeieri*. As letras foram determinadas através de análise de contraste e indicam o fluxo de forrageio de operárias (a) muito baixo - Verde (b) baixo - Amarelo, (c) médio – Roxo e (d) alto - Vermelho. (intervalos de confiança indicam o erro padrão da média encontrado para as seis colônias avaliadas).

Observamos uma correlação significativa entre o fluxo de forrageio de operárias com os valores de temperatura ( $\text{Chisq} = 167.910$ ;  $p < 0,001$ ) umidade relativa do ar ( $\text{Chisq} = 56.804$ ;  $p = 0.001$ ) e intensidade luminosa ( $\text{Chisq} = 26.890$ ;  $p < 0,001$ ) mas não com a velocidade do vento ( $\text{Chisq} = 0.114$ ;  $p = 0.736$ ). Enquanto a correlação com a temperatura e luminosidade é positiva ( $R^2 = 0,376$  e  $R^2 = 0,099$ ), com a umidade relativa é negativa ( $R^2 = -0,158$ ) (Figura 3).

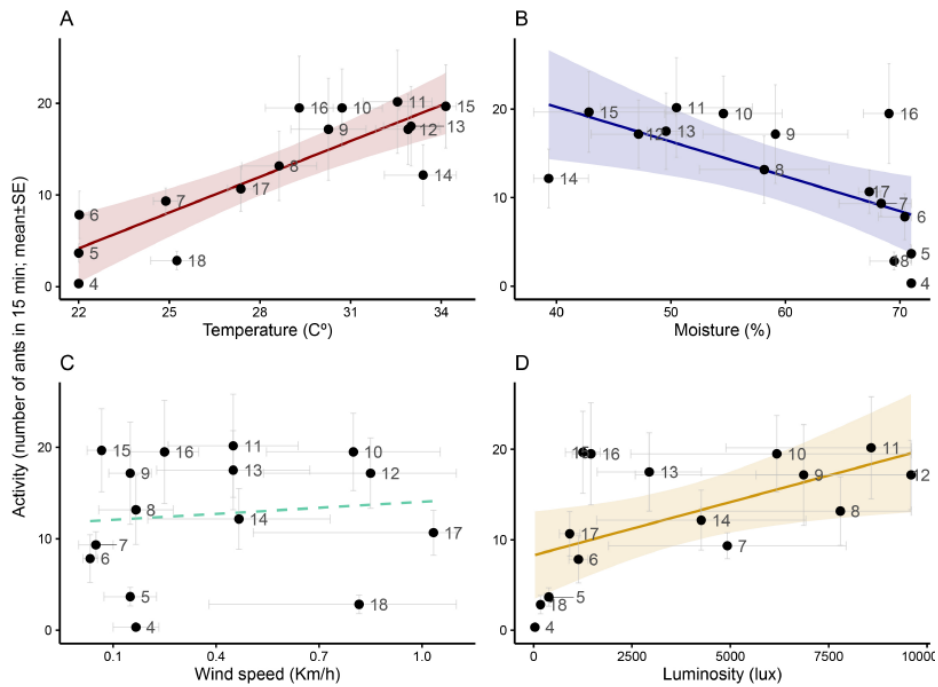


Figura 3. Relação entre os fatores abióticos e o número de forrageadoras de *Cephalotes borgmeieri* em atividade. (A) temperatura, (B) umidade relativa do ar, (C) velocidade do vento e (D) luminosidade registradas em seis colônias (nuvem ao longo da linha contínua indica o intervalo de confiança da regressão; linha pontilhada indica variável não significativa; pontos pretos indicam a média do fluxo de forrageio das operárias e da variável ambiental nas seis colônias na respectiva hora; intervalos de confiança indicam o erro padrão da média do fluxo de forrageio das operárias e variável ambiental)

## Discussão

Nossos resultados mostram que a atividade de forrageio de *C. borgmeieri* é diurna com intensidade maior nas horas mais quentes e iluminadas do dia e com umidade relativa do ar mais baixa. Estes resultados são similares aos descritos por Del-Claro (2002) com *C. pusillus* e D'avila et al. (2005) com *C. atratus* que também são diurnas e com a frequência maior de forrageio ocorrendo nas horas mais quentes e secas do dia. Creighton (1963) também observou que *Cryptocerus texanus* (= *Cephalotes texanus*) forrageia durante o dia mesmo em condições de laboratório. Gordon (2017) observou que *C. goniodontus* também possui hábitos diurnos, no entanto, são inativas durante o calor do meio-dia, forrageando no início da manhã e retornando no fim da tarde. Por outro lado, Wilson (1976) observou que forrageadoras de *C. varians*, na natureza, são ativas no período noturno, mas sob constante iluminação em laboratório, podem também forragear durante o dia.

A atividade de forrageio de formigas de outras subfamílias, como se espera, também são afetadas significativamente por fatores abióticos como é o caso de *Formica pallidefulva* e

*Crematogaster lineolata* (Stuble et al. 2013) que apresentam resultados semelhantes ao nosso: uma correlação positiva entre a temperatura e o fluxo de forrageio; e de *Myrmecia croslandi* que é exclusivamente diurna com seu fluxo de forrageio influenciado pela temperatura da superfície do solo (Jayatilaka et al. 2011). Por outro lado, *Linepithema humile*, por exemplo, tem correlação negativa entre seu fluxo de forrageio e a temperatura e correlação positiva com umidade relativa (Abril et al. 2007). Lima e Antonialli-Junior (2013) encontrou resultados semelhantes na espécie *Ectatomma vizzotoi*, que apresentou correlação positiva apenas com a umidade relativa e negativa com temperatura e luminosidade, talvez como uma estratégia para evitar desidratação. Chong e Lee (2009) também encontrou uma relação positiva com a umidade relativa e negativa com a temperatura, quando analisou o fluxo de forrageio de *A. gracilipes*. Uma relação negativa com a temperatura também foi encontrada no fluxo de forrageio de *Monomorium pharaonis*, *Paratrechina longicornis* e *Solenopsis geminata* (Lee 2002)

A atividade de forrageio desta espécie também é afetada positivamente pela luminosidade, uma vez que as horas mais quentes do dia também são as de maior incidência solar. Resultado semelhante também foi encontrado no fluxo de forrageio de *Veromessor pergandei* (Creighton 1953), no entanto, essa espécie evita períodos próximos do meio-dia quando a temperatura da superfície do solo atinge 48°C. Por outro lado, *Formica subsericea* que é estritamente diurna, permanece em atividade, independentemente da temperatura do ambiente (Fellers 1989)

Já em espécie noturnas, como *Myrmecia pyriformis* (Narendra et al, 2010) a correlação é contrária: a intensidade baixa da luz solar no pôr do sol determina o início do forrageio, que pode ser adiantado, se a intensidade luminosa for mais baixa que o normal, ou atrasado se for mais alta. A luminosidade pode também não ter influência na atividade de forrageio como na espécie *Pheidole oxyops* (Assis 2021), *A. gracilipes* (Chong e Lee 2009) e *L. humile* (Markin 1970)

Nós não encontramos relação significativa entre a velocidade do vento e o fluxo de forrageio de operárias desta espécie, apesar de o vento influenciar o forrageio de outras espécies de formigas como a formiga *Acromyrmex lobicornis* (Alma 2016) que reduz o número de forrageadoras menores quando a velocidade do vento é de 4 a 9 km/h. Uma explicação para esse resultado pode estar relacionada a uma característica adaptativa que os insetos desenvolveram, as chamadas “almofadas adesivas” ou arólios localizadas nos pré-tarsos que permitem que esses insetos escalem e fixem em superfícies como troncos e folhas de árvores,

escapando da força do vento, que possa, por ventura, derrubá-las da árvore (Yanoviak et al. 2005; Orivel et al. 2001).

A queda do fluxo de forrageio às 14 horas (Figura 1), quando observamos uma condição de temperatura muito alta ( $33,4 \pm 3,14$ ), combinada com o menor valor de umidade relativa do ar ( $39,2 \pm 8,53$ ), pode ser uma estratégia das formigas para minimizar os problemas com a perda de água, evitando sair do ninho nessas condições para não sofrer de desidratação (Ajayi et al. 2020; Bujan et al. 2016, Assis et al. 2021). Por outro lado, também evitam sair quando a umidade relativa do ar é alta, provavelmente como estratégia para não forragear quando há possibilidade de chuva, uma vez que, tendo hábito arborícola, as operárias podem enfrentar dificuldades para se manterem e caminharem sob troncos e folhas quando há muita umidade no substrato (Stark e Yanoviak 2018) ou quando são atingidas por gotas de chuva (Federle e Endlein 2004; Bauer et al. 2012).

Uma provável explicação para que estas formigas apresentem uma correlação positiva com a temperatura e luminosidade e negativa com umidade relativa do ar pode estar ligado à fisiologia e adaptação de algumas espécies de formigas para tolerar a perda de água. A atividade de forrageio em formigas naturalmente tende a exigir uma capacidade para tolerar condições de dessecação e desidratação (Ajayi et al. 2020). Formigas de dossel são mais tolerantes ao calor (Bujan et al. 2016; podendo combinar seus limites de tolerância de calor com as condições quentes e secas do dossel das árvores, ampliando assim, suas faixas de tolerância térmica (Leahy et al. 2022). Esta capacidade de tolerar ou não temperaturas mais elevadas e baixa umidade relativa do ar pode estar relacionada a composição e adaptações em suas cutículas.

Por possuírem uma grande área de superfície corporal, os insetos terrestres se tornam susceptíveis a dessecação, principalmente pela cutícula. É através dessa cutícula impermeável, que é coberta com uma camada de lipídios epicuticulares (hidrocarbonetos), que esses insetos conseguem conservar água, sendo este o principal mecanismo de limitação de perda de água do exoesqueleto (Ajayi et al. 2020). Portanto, *C. borgmeieri* pode, assim como outras formigas arborícolas, ser mais resistente a dessecação, talvez porque possuem na composição química de sua cutícula compostos eficientes para evitar a perda de água (Bujan et al. 2016; Leahy et al. 2022). Todavia, devemos considerar também que formigas arborícolas podem mitigar o efeito das temperaturas altas sobre seus corpos fazendo trilhas nas sombras criadas pelo dossel das árvores, evitando assim, manchas de sol superaquecidas (Spicer et al. 2017).

Fatores bióticos como predação e competição, podem também ser um fator importante para determinar os horários de forrageio de uma espécie (Assis et al. 2021). A competição é crucial para o forrageamento, o que pode resultar em uma diminuição ou interrupção do

forrageio (Traniello 1989). Algumas espécies de formigas podem ser forçadas a forragear próximo de temperaturas limitantes por conta da pressão de competição ou da predação (Jayatilaka 2011). Na região do mediterrâneo, por exemplo, espécies subordinadas de formigas que são mais tolerantes ao calor são forçadas a forragear perto do seu limite crítico de tolerância para ganhar vantagem competitiva sob as espécies dominantes, mas que não toleram calor (Cerdá 2001). Portanto, formigas do deserto do Saara, *Cataglyphis bombycina*, podem se expor a temperaturas acima de 53,6 °C, para evitar seus predadores (Wehner 1992).

Essas também podem então, serem as razões pela qual *C. borgmeieri* forrageia sob altas temperaturas em períodos do dia em que possíveis espécies dominantes, que coexistem na mesma árvore evitam, para ganhar vantagem nos recursos alimentares ou fugir de espécies predadoras. Portanto, isto pode indicar que *C. borgmeieri* seja uma espécie subordinada em sua comunidade já que, espécies subordinadas apresentam uma maior tolerância a temperatura, forrageando durante o dia, sob altas temperaturas, e ao contrário espécies dominantes são mais limitadas pela temperatura, forrageando no período noturno (Cerdá 2001).

Portanto, *Cephalotes borgmeieri* são ativas durante o dia, em horários mais quentes e com umidade relativa baixa. Assim, temperatura e luminosidade, têm influência positiva na atividade de forrageio dessa espécie, enquanto umidade relativa do ar tem influência negativa. A velocidade do vento não influencia esta atividade. Confirmamos nossas hipóteses de que a atividade de forrageio desta espécie é mais intensa durante as horas mais quentes do dia e que a temperatura é, de fato uma variável abiótica muito importante, contudo, luminosidade e umidade relativa do ar também são variáveis determinantes para a atividade de suas colônias, que evitarão se expor às condições de baixíssimas umidades relativa do ar e altas condições de temperatura.

## Referências

Abril S, Oliveiras J, Gómez C (2014) Foraging activity and dietary spectrum of the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) in invaded natural areas of the northeast Iberian Peninsula. *Environ Entomol* 36(5): 1166-1173. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1166:FAADSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1166:FAADSO]2.0.CO;2)

Ajayi OS, Appel AG, Chen L et al (2020) Comparative cutaneous water loss and desiccation tolerance of four *Solenopsis* spp. (Hymenoptera: Formicidae) in the Southeastern United States. *Insects* 11(7): 418. <https://doi.org/10.3390/insects11070418>

Alma, AM, Farji-Brener AG, Elizalde L (2016) Collective response of leaf-cutting ants to the effects of wind on foraging activity. *Am Nat* 188(5): 576-581. <https://doi.org/10.1086/688419>



Almeida RPS, Andrade-Silva J, Silva RR et al (2021) Twigs in leaf litter: overlap in twig size occupation by nesting ants. *Insectes Soc* 68(2): 199-206. <https://doi.org/10.1007/s00040-021-00816-6>

Assis DS, Camargo GAR, Barrios K et al (2021) Neighbor Colonies Affect Level of Foraging in the Generalist Ant *Pheidole oxyops* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 104(2):71-76. <https://doi.org/10.1653/024.104.0202>

Auguie, B (2017) Package 'gridExtra'. Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics.

Baptiste A (2017) gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics. R package version 2.3. <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>

Bates D, Maechler M, Bolker BM et al (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Soft* 67(1): 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Bauer U, Di Giusto B, Skepper J et al (2012) With a Flick of the Lid: A Novel Trapping Mechanism in *Nepenthes gracilis* Pitcher Plants. *PLoS ONE* 7(6): e38951. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038951>

Bujan J, Yanoviak SP, Kaspari M (2016) Desiccation resistance in tropical insects: causes and mechanisms underlying variability in a Panama ant community. *Ecology and Evolution* 6(17): 6282-6291. <https://doi.org/10.1002/ece3.2355>

Byk J, Del-Claro K (2020) Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethol* 13: 33-38. <https://doi.org/10.1007/s10211-010-0071-8>

Calheiros AC, Ronque MUV, Soares H et al (2019) Foraging Ecology of the Leaf-Cutter Ant, *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae), in a Neotropical Cerrado Savanna. *Environ Entomol* 48(6): 1434–1441. <https://doi.org/10.1093/ee/nvz120>

Cerdá X (2001) Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. *Etología* 9:15–27

Corn ML (1980) Polymorphism and Polyethism in the neotropical ant *Cephalotes atratus* (L.). *Insectes Soc* 27(1): 29-42. <https://doi.org/10.1007/BF02224519>

Chong KF, Lee CY (2009) Influences of temperature, relative humidity and light intensity on the foraging activity of field populations of the longlegged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 54(2): 531

Creighton, WS (1953) New data on the habits of the ants of the genus *Veromnessor*. *Amer. Mus. Novitates* 1612: 7-17

Creighton WS (1963) Further studies on the habits of *Cryptocerus texanus* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 70(3): 133-143

D'ávila S, Andrade FR, Prezoto F et al (2005) Activity Schedule and Foraging in *Cephalotes atratus* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmeciinae). *Sociobiology* 45(1): 105-118

Andrade ML, Baroni-Urbani C (1999) Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present (Hymenoptera, Formicidae). *Stuttgarter Beitr Naturkd* 271:1–889

de Farias GL, Berezuk AG (2018) O regime pluviométrico no extremo sul de Mato Grosso do Sul entre os anos de 1976–2015. *ENTRE-LUGAR* 9(17): 44-61. <https://doi.org/10.30612/el.v9i17.8314>

Del-Claro K, Santos JC, Junior ADS (2002) Etograma da formiga arborícola *Cephalotes pusillus* (Klug, 1824) (formicidae: myrmecinae). *Revista de Etologia* 4(1): 31-40

Farias GL, Berezuk AG (2018) O regime pluviométrico no extremo sul de Mato Grosso do Sul entre os anos de 1976–2015. *Revista Entre-Lugar*, 9(17), 44-61.

Federle W, Endlein T (2004) Locomotion and adhesion: dynamic control of adhesive surface contact in ants. *Arthropod Struct Dev* 33(1): 67-75. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2003.11.001>

Fellers, JH (1989) Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia* 78: 69-76

Gordon DM (2012) The dynamics of foraging trails in the tropical arboreal ant *Cephalotes goniodontus*. *PLoS One* 7(11): e50472. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050472>

Gordon DM (2017) Local regulation of trail networks of the arboreal turtle ant, *Cephalotes goniodontus*. *Am Nat* 190(6): E156-E169. <https://doi.org/10.1086/693418>

Harrison XA, Donaldson L, Correa-Cano ME et al (2018) A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ* 6:e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>

Heinrich B (1993). *The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation*. Cambridge, Harvard University Press, p. 601

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

Jayatilaka P, Narendra A, Reid FR et al (2011) Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *J Exp Biol* 214(16): 2730-2738. <https://doi.org/10.1242/jeb.053710>

Lanan M (2014) Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News* 20: 53-70

Leahy L, Scheffers BR, Williams SE (2022) Arboreality drives heat tolerance while elevation drives cold tolerance in tropical rainforest ants. *Ecology* 103(1): e03549. <https://doi.org/10.1002/ecy.3549>

Lee CY (2002) Tropical household ants: Pest status, species diversity, foraging behavior and baiting studies. In: Jones SC, Zhai J, Robinson WH (eds) *Proceeding of the 4th International Conference on Urban Pests*. Pocahontas Press, Blacksburg, Virginia, pp 3-18

Lefcheck JS (2016) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol Evol* 7(5): 573-579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>

Lima LD, Antonialli-junior WF (2013) Foraging strategies of the ant *Ectatomma vizottoi* (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 57(4): 392-396. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013005000038>

Moral RA, Hinde J, Demétrio CGB (2017) Half-Normal Plots and Overdispersed Models in R: The hnp Package. *J Stat Soft* 81(10): 1-23. <https://doi.org/10.18637/jss.v081.i10>

Markin, PG (1970) Foraging behavior of the Argentine ant in a California citrus grove. *J.Econ. Entomol.* 63: 740-744

Mashaly AMA, Al-Mekhlafi FA, Al-Qahtani AM (2013) Foraging activity and food preferences of the samsum ant, *Pachycondyla sennaarensis*. *Bulletin of Insectology* 66(2): 187-193

Narendra A, Reid SF, Hemmi JM (2010) The twilight zone: ambient light levels trigger activity in primitive ants. *Proc R Soc B* (1687): 1531-1538. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2324>

Nielsen MG (1986) Respiratory rates of ants from different climatic areas. *J Insect Physiol* 32: 125–131. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(86\)90131-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(86)90131-9)

Nguyen AD, DeNovellis K, Resendez S et al (2017) Effects of desiccation and starvation on thermal tolerance and the heat-shock response in forest ants. *J Comp Physiol B* 187(8): 1107-1116. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1101-x>

Oliveira AM, Powell P, Feitosa RM (2021) A taxonomic study of the Brazilian turtle ants (Formicidae: Myrmicinae: Cephalotes). *Revista Brasileira de Entomologia* 65(3) <https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2021-0028>

Orivel J, Malherbe MC, Dejean A (2001) Relationships Between Pretarsus Morphology and Arboreal Life in Ponerine Ants of the Genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). *Ann Entomol Soc Am* 3(94): 449–456. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0449:RBPMAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0449:RBPMAA]2.0.CO;2)

Pol R, de Casenave JL (2004) Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. *J Insect Behav* 17(5): 647-661

Powell S (2008) Ecological specialization and the evolution of a specialized caste in Cephalotes ants. *Functional Ecology* 22(5): 902-911. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01436.x>

Powell S (2009) How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance and fitness in a superorganism. *J Evol Biol* 22(5): 1004-1013. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01710.x>

Powell S (2016) A comparative perspective on the ecology of morphological diversification in complex societies: nesting ecology and soldier evolution in the turtle ants. *Behav Ecol Sociobiol* 70(7):1075-1085. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2080-8>

Powell S et al (2020) Trait evolution is reversible, repeatable, and decoupled in the soldier caste of turtle ants. *Proc Natl Acad Sci USA* 117(12): 6608-6615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1913750117>

R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Reeves DD, Moreau CS (2019) The evolution of foraging behavior in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Arthropod Systematics & Phylogeny* 77(2): 351-363. <https://doi.org/10.26049/ASP77-2-2019-10>

Spicer ME, Stark AY, Adams BJ et al (2017) Thermal constraints on foraging of tropical canopy ants. *Oecologia* 183(4): 1007-1017. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3825-4>

Stark AY, Yanoviak SP (2018) Adhesion and running speed of a tropical arboreal ant (*Cephalotes atratus*) on wet substrates. *R Soc open sci* 5(11): 181540. <https://doi.org/10.1098/rsos.181540>

Stuble KL, Pelini SL, Diamond SE et al (2013) Foraging by forest ants under experimental climatic warming: a test at two sites. *Ecology and Evolution* 3(3): 482–491. <https://doi.org/10.1002/ece3.473>

Slowikowski K (2021). *ggrepel*: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'. R package version 0.9.1. <https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>

Traniello JFA (1989) Foraging strategies of ants. *Ann Rev Entomol* 34(1): 191-210. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001203>

Wehner R, Marsh AC, Wehner S (1992) Desert ants on a thermal tightrope. *Nature* 357(6379):586-587. <https://doi.org/10.1038/357586a0>

West, M., Purcell, J (2020) Task partitioning in ants lacking discrete morphological worker subcastes. *Behav Ecol Sociobiol* 74 (66). <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02845-w>

Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, pp 189-201

Wilson EO (1976) A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Anim Behav* 24(2): 354-363. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80043-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80043-7)

Yanoviak S, Dudley R, Kaspari M (2005) Directed aerial descent in canopy ants. *Nature* 433(7026): 624-626. <https://doi.org/10.1038/nature03254>

Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1(1):3-14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

Suplementar:

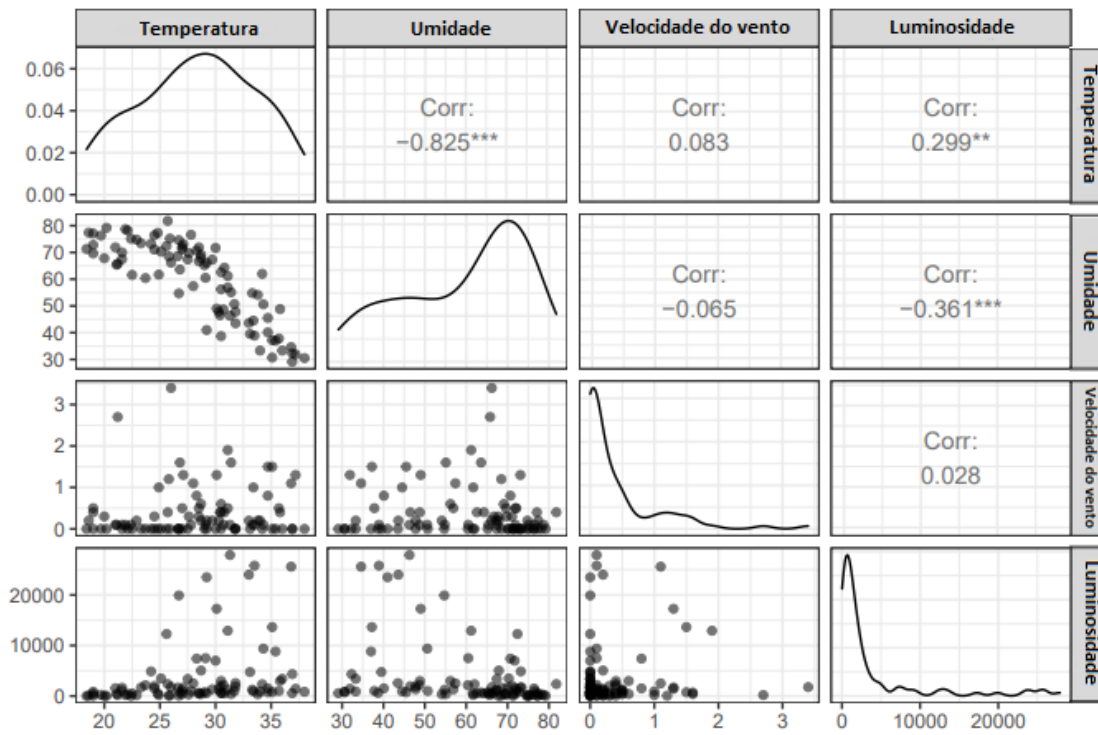


Figura S1: Correlação entre as variáveis coletadas