

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA – PPG-ENT**

**MECANISMOS DE NAVEGAÇÃO DE *Gigantiops destructor* (Fabricius, 1804)
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE: FORMICINAE) EM UMA FLORESTA
OMBRÓFILA AMAZÔNICA**

FRANCISNEI JEFFERSON TELLES DA SILVA

Manaus, Amazonas

Fevereiro, 2019

Francisnei Jefferson Telles Da Silva

**MECANISMOS DE NAVEGAÇÃO DE *Gigantiops destructor* (Fabricius, 1804)
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE: FORMICINAE) EM UMA FLORESTA
OMBRÓFILA AMAZÔNICA**

Orientador: Dr. Jorge Luiz Pereira de Souza (INPA/CBio)

Co-orientadora: Dra. Francismeire Jane Telles Da Silva (UFU)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Entomologia – PPGEnt, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Entomologia.

Manaus, Amazonas

Fevereiro, 2019

FICHA CATALOGRÁFICA

N Silva, Francisnei Jefferson Telles da

Mecanismos de navegação de *Gigantiops destructor* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae) em uma floresta ombrófila amazônica / Francisnei Jefferson Telles da Silva - Manaus: [s.n.], 2019

Dissertação (Mestrado) - INPA, Manaus, 2018.

Orientador : Jorge Luiz Pereira de Souza

Coorientadora : Francismeire Jane Telles da Silva

Programa: Entomologia

1. Formiga solitária. 2. Navegação. 3. Floresta amazônica. 4. Orientação.

I. Título

CDD

SINOPSE:

Estudou-se quais estratégias de navegação são usadas por uma espécie de formiga dentro do seu ambiente natural e como o bloqueio de partes de seu panorama visual tem efeito sobre seu comportamento de retorno ao ninho.

PALAVRAS-CHAVE: Formiga solitária, navegação, floresta amazônica, vista panorâmica, dossel.

AGRADECIMENTOS

À Deus por tudo que têm feito e ainda fará em minha vida.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia pela oportunidade concedida.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, CAPES, pela bolsa de mestrado concedida.

Agradeço ao Dr. Jorge Luiz Pereira de Souza, não só pela confiança depositada em mim para a realização deste trabalho de mestrado e pela sua orientação nesses dois anos, mas também pela sua amizade, paciência, ajuda, suporte, compreensão e força.

À Dra. Francismeiri Jane Telles da Silva, minha co-orientadora e irmã, pela ajuda não só no desenvolvimento deste trabalho, mas ao longo de toda uma vida, pelo amor, carinho, atenção, paciência, por todo o suporte, conselhos e tudo mais que só palavras não seriam o suficiente pra descrever. Eu te amo.

Em especial, à minha mãe Marlene Cuesta, por todo apoio nessa jornada. Muito obrigado por ter sido meu chão ao longo deste e de todos os momentos da minha vida, por todos os ensinamentos e o amor incondicional. Eu te amo, sempre e pra sempre

Aos meus familiares e amigos pelos momentos de alegria e sorrisos que tornaram e tornam esse trabalho e minha vida mais leves.

Ao Dr. Carlos André, pelo auxílio em campo e por dividir um pouco do conhecimento e amizade comigo.

Ao Dr. José Wellington Moraes por todas as conversas, conselhos, apoio, suporte, carinho, paciência e atenção, os quais foram fundamentais para este trabalho e para minha vida pessoal.

Ao Msc. Diego Dias, pelos conselhos, conversas e por toda ajuda que foram fundamentais ao longo do tempo.

À todo Laboratório de Invertebrados de Solo, pelo espaço e por toda a contribuição ao longo do meu trabalho.

*“Cada um de nós é, sob uma perspectiva
cós mica, precioso.”*

Carl Sagan

RESUMO

Após muitos anos de estudo, formigas de áreas desérticas se tornaram o principal modelo em navegação em insetos. No entanto, ambientes desérticos são deficientes em pistas visuais panorâmicas, geralmente fornecendo informações de contraste ou celestiais que ajudam durante a navegação. Poucos estudos investigaram como as formigas que habitam ambientes visualmente ricos, como florestas, navegam, especialmente quando se consideram áreas tropicais. *Gigantiops destructor* (Formicinae) forrageia dentro de um ambiente complexo: a floresta Amazônica. Esta espécie possui características que a tornam um interessante modelo de pesquisa em orientação visual. Elas habitam o interior da floresta e são forrageadoras solitárias. Além disso, apresentam os maiores olhos entre as formigas e não usam pistas de feromônios. O objetivo deste estudo foi começar a entender como *G. destructor* usa informações naturais para navegação dentro de ambientes complexos, testando sua capacidade de se orientar em direção ao ninho. Para tal, bloqueamos diferentes partes da informação visual como dossel e a vista panorâmica total e parcialmente. Usando um goniômetro dividido em seções angulares, monitoramos a direção da orientação tomada (ângulo) e o tempo que os indivíduos levavam para chegar ao fim da estrutura (distância de 30 cm do centro do Goniômetro). Nossos resultados mostram que a parte inferior do panorama visual é suficiente para guiar visualmente as formigas de volta a casa, e que diferentemente de outras espécies tropicais, *G. destructor* não usa informação proveniente do dossel, nem pistas celestiais. Estudos futuros mais detalhados e comparativos de *G. destructor* com outras espécies modelo nos ajudarão a entender como os organismos estão adaptados a diferentes situações ambientais, e como a ecologia sensorial e o comportamental podem nos ajudar a desvendar os processos por trás das adaptações ecológicas.

PALAVRAS-CHAVE: formiga solitária, navegação, floresta Amazônica, vista panorâmica, dossel.

ABSTRACT

After many years of study, desert ants became the model in insect navigation. However, desert environments are deficient in panoramic cues, usually providing skylight or celestial information that helps during navigation. Few studies have investigated how ants that inhabit visually rich environments, such as forests, navigate, especially when considering tropical areas. *Gigantiops destructor* (Formicinae) forages within a complex environment: the Amazonian forest. This species has characteristics that makes it an interesting research model in visual orientation. They inhabit the interior of the forest and are solitary foragers. In addition, they present the largest eyes among the ants, and do not use pheromone for navigation. The objective of this study was to begin to understand how *G. destructor* uses natural information for navigation within complex environments, testing its ability to orient towards the nest. To do this, we blocked different parts of the visual information, like the canopy and the panoramic view, either totally or partially. Using a Goniometer divided into angular sections, we monitored the direction of the orientation (the angle) taken by ants during experimental sessions, and the time spent to reach the end of the structure (distance of 30 cm from the centre of the Goniometer). Our results have shown that the lower part of the visual landscape was sufficient to visually guide the ants back home, and that unlike other tropical species, *G. destructor* does not use information from the canopy or celestial cues. Further detailed and comparative studies of *G. destructor* with other model species regarding its behaviour and visual system will help us to understand how organisms can adapt to different environmental situations, and how sensory and behavioural ecology can help us to unravel the processes behind these ecological adaptations.

KEYWORDS: solitary ant, navigation, Amazon forest, panoramic view, canopy.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE APÊNDICES	xii
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. OBJETIVO GERAL	5
2.1 Objetivos específicos.....	5
3. MATERIAL E MÉTODOS	6
3.1 Caracterização da área de estudo.....	6
3.2 Delineamento amostral.....	7
3.3 Procedimentos gerais	9
3.4 Análises estatísticas.....	12
4. RESULTADOS	13
5. DISCUSSÃO	23
6. CONCLUSÃO	29
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30
8. APÊNDICES	36

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Localização da Reserva Ducke (RFAD, em vermelho), Rodovia AM 010, km 26, Manaus, Amazonas, Brasil. Fonte: programa 6
- Figura 2.** Forrageadoras de *G. destructor* com pintura no gáster com tinta atóxica. A: vista lateral. B: vista dorsal. Fonte: Telles, F. 2017..... 7
- Figura 3.** Representação do Goniômetro. A estrutura foi dividida em 24 seções de 15° cada, além dos três pontos importantes: o centro (5 cm de diâmetro), uma marca indicando a posição das formigas a 15 cm de distância do centro, e uma segunda marca a 30 cm.....8
- Figura 4.** Tratamentos aplicados durante as sessões experimentais. A: Controle, B: Bloqueio do dossel, C: Parede de 20 cm, D: Parede de 10 cm acima do solo e E: Parede de 20 cm + Bloqueio do dossel. Fonte: Telles, F. 2017.....11
- Figura 5.** Média e desvio padrão da frequência de forrageamento dos indivíduos por dia, dependendo do horário. As observações foram feitas durante o período de cinco dias considerando cinco ninhos..... 14
- Figura 6.** Tempo médio (média \pm e.m.) de deslocamento dos indivíduos do ponto de liberação até o limite do goniômetro. As médias variam entre a primeira (círculos vazios) e décima (círculos preenchidos) visitas, assim como entre tratamentos. Diferentes letras representam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0.001$). DB = dossel bloqueado; 20 cm B = bloqueio de 20 cm; 10 cm L-B: bloqueio de 10cm acima do solo; 20 cm B + DB = combinação de bloqueio de 20 cm + dossel bloqueado.....15

Figura 7. Distribuições das escolhas no tratamento Controle. Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, todos os recursos visuais estavam disponíveis. Observa-se o valor significativo do teste de Rayleigh ($p < 0.05$), indicando a não uniformidade das distribuições, assim como os valores do teste V, indicando direcionalidade do agrupamento em relação do ninho (0°)..... 16

Figura 8. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio do Dossel. Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, a informação visual panorâmica estava disponível, enquanto qualquer pista proveniente do dossel foi bloqueada. Observa-se o valor significativo do teste de Rayleigh, indicando a não uniformidade das distribuições, assim como os valores do teste V, indicando direcionalidade do agrupamento em relação do ninho (0°)..... 17

Figura 9. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio Parcial do panorama visual (10 cm). Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, a informação visual panorâmica estava parcialmente disponível: apenas os primeiros 10 cm da porção inferior. Observa-se o valor significativo do teste de Rayleigh, indicando a não uniformidade das distribuições, assim como os valores do teste V, indicando direcionalidade do agrupamento em relação do ninho (0°)..... 18

Figura 10. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio Total do panorama visual (Parede 20 cm). Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, a informação visual panorâmica estava completamente indisponível. Observa-se os valores do teste de Rayleigh, indicando a uniformidade das distribuições.....20

Figura 11. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio Total do panorama visual (Parede 20 cm) associado ao Bloqueio do Dossel. Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, ambas informações visual panorâmica e de dossel estavam indisponíveis. Observa-se os valores do teste de Rayleigh, indicando a uniformidade das distribuições..... 21

LISTA DE APÊNDICES

APÊNDICE A - Gráficos da distribuição da concentração ao redor da média (μ) entre 15 cm e 30 cm, e durante a primeira e última visitas. Dados representam o valor absoluto do ângulo de cada indivíduo, em relação à média do grupo (μ), [absoluto (ângulo do indivíduo – μ)]. Observe as diferenças na dispersão (*scatter*) das formigas durante a última visita em ambas distancias de 15 e 30 cm, indicando uma melhora na performance ao longo do tempo.....36

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os animais se movem em suas rotinas diárias em busca de alimento, para evitar predadores, encontrar parceiros e explorar áreas importantes para sua sobrevivência (Akesson *et al.*, 2014). Para eles, a identificação e manutenção de um curso ou trajeto de um ponto específico para outro é vital (Gallistel, 1990). À medida em que se movem, os animais extraem de seu ambiente as informações relevantes à sua navegação, aprendendo e memorizando os caminhos selecionados (eg. Ratos; Calhoun, 1962, macacos; Di Fiore e Suarez, 2007, pombos; Biro *et al.*, 2004, formigas; Mangan e Webb, 2012). Quando retornam a rota estabelecida, através de comportamentos habituais e/ou idiossincráticos, eles são capazes de converter essas memórias em decisões espaciais (Wystrach e Graham, 2012).

O uso de informações aprendidas e memorizadas para navegar em um ambiente familiar, sem dúvida, depende de vários processos cognitivos (Akesson *et al.*, 2014). Os insetos podem servir de modelo para compreendermos como as informações são obtidas no ambiente, qual a relevância de diferentes componentes e como ela pode ser usada para executar, por exemplo, uma tarefa de forrageamento associada a navegação (Seidl, 2008). Ao longo das últimas décadas, experimentos comportamentais com insetos como, formigas de áreas desérticas (Wehner e Raber, 1979; Kohler e Wehner, 2005; Wehner e Müller, 2006), abelhas (Cartwright e Collett, 1983), gerrídeos (Junger e Dahmen, 1991), baratas (Rivault e Durier, 2004), grilos (Wessnitzer *et al.*, 2008) e moscas (Collett e Land, 1975; Ofstad *et al.*, 2011) nos ajudaram a compreender diferentes mecanismos de navegação nesses animais, demonstrando a capacidade apresentada por diferentes espécies de associar e memorizar informações necessárias para a navegação até um ponto específico. Não obstante, entre os insetos, as formigas tornaram-se organismos modelo no estudos de navegação animal.

Em formigas, as estratégias principais de navegação incluem o uso de informações fornecidas por outros indivíduos através de pistas químicas, informações visuais (panorâmicas ou de pontos específicos – como dossel, *landmarks* e *skylines*) disponíveis ao seu redor, e mais comumente a integração de caminhos. A integração de caminhos (IC) permite que o inseto navegador

constantemente atualize sua posição atual em relação ao ninho, com o auxílio de uma estimativa de distância, baseada em pedômetro (medidor interno de passos; Wittlinger *et al.*, 2006) e estimativas direcionais da bússola celeste, como a posição do sol e o padrão produzido pela luz polarizada (Wehner e Muller, 2006). Ao combinar ambas informações (pedômetro e bússola), o navegador gera um vetor que aponta em direção à casa. À medida que a formiga retorna a casa, ela desconta informação desse vetor até sua redefinição total (ponto zero), que ocorre muito próximo a entrada do ninho (Wehner, 2003; Collett e Collett, 2004; Freas e Schultheiss, 2018).

Na navegação baseada na informação visual, os objetos terrestres são usados para traçar o caminho até o objetivo (área de forrageamento ou retorno a casa). Os modelos mais comuns de navegação visual envolvem a correspondência na comparação de imagens armazenadas com a cena atual que está sendo visualizada, podendo ser armazenadas várias imagens do mesmo objeto de diferentes pontos no espaço (Collett *et al.*, 2006; Judd e Collett, 1998). A discrepância entre a visão atual do mundo e a visão armazenada na memória de um inseto compreende um processo chamado de *snapshot matching* (Cartwright e Collett, 1983; Zeil *et al.*, 2003). Estudos de campo e laboratório usando referências visuais artificiais, horizontalmente dispostas ao longo da trajetória ao ninho (Wehner e Räber, 1979; Wehner *et al.*, 1996; Akesson e Wehner, 2002; Narendra *et al.*, 2007) ou até o recurso alimentar (Wolf e Wehner, 2000; Durier *et al.*, 2003; Graham *et al.*, 2004), têm mostrado como as informações visuais desses pontos artificiais podem ser usadas para localizar com precisão o destino final quando os insetos retornam da atividade de forrageio (e.g. Wehner e Räber, 1979; Brunnert *et al.*, 1994). Observações em campo também demonstram que padrões visuais formados através do contraste entre o dossel da floresta e o céu podem ser utilizadas na orientação das formigas (Holldobler, 1980; Oliveira e Holldobler, 1989), servindo como uma referência confiável, como observado para as formigas Neotropicais *Paraponera clavata* (Ehmer, 1999) e *Odontomachus hastatus* (Rodrigues e Oliveira, 2014). Independente da informação, lembrar a aparência egocêntrica do mundo a partir de um local específico é uma maneira eficaz de um inseto confirmar que chegou a esse local, ou que está no caminho correto (Shettleworth, 1998, 2010).

No contexto da navegação, formigas de regiões desérticas se tornaram o principal modelo (e.g. Wehner, 2003). Esses organismos enfrentam um ambiente com temperaturas bastante altas e perder-se no meio do deserto pode lhes custar a vida. No entanto, ambientes desérticos geralmente são pobres em pistas visuais terrestres, mas oferecem pistas celestiais que podem auxiliar durante a navegação (Wehner *et al.*, 1996; Dyer, 1998, Schultheiss *et al.*, 2016). A importância das pistas celestiais e terrestres tem sido estudada principalmente em espécies dos gêneros *Cataglyphis* (Wehner e Müller, 2006; Sommer e Wehner, 2005) e *Melophorus* (Kohler e Wehner, 2005). Usando uma rota de navegação de integração de caminhos (*path integration*), forrageadoras de *Cataglyphis* são capazes de monitorar sua posição atual em relação ao ninho, rastreando a direção e a distância enquanto forrageiam (Wehner, 2003). Em comparação, a formiga do deserto australiano *Melophorus bagoti*, emprega estratégias de aprendizado de rota, onde memoriza e recorda cada ponto de sua rota de forrageamento, apresentando mecanismos precisos de orientação através de pontos de referência visuais (*landmarks*), podendo fazer uso de vetor de integração de caminho quando deslocadas para territórios desconhecidos (Kohler e Wehner, 2005).

Para formigas que habitam áreas visualmente complexas, como as florestas tropicais, pouco sabemos sobre as informações usadas durante a navegação, o que dificulta comparações e generalizações sobre os mecanismos de orientação dentro e entre grupos taxonômicos. Estudos desenvolvidos até o momento com formigas habitando áreas de floresta têm mostrado a importância de pistas horizontais terrestres (*landmarks*) e do dossel na navegação de algumas espécies, como *Paraponera clavata* (Ehmer, 1999), *Odontomachus hastatus* (Rodrigues e Oliveira, 2014), *Paltothyreus tarsatus* (Hölldobler, 1980) e *Formica japonica* (Fukushi, 2001).

Um caso particularmente interessante é o da formiga Neotropical *Gigantiops destructor* (Fabricius, 1804), conhecida por forragear dentro de um ambiente visualmente complexo: a floresta Amazônica (Beugnon *et al.*, 2001). Dentro da floresta, *Gigantiops destructor* habita zonas parcialmente ensolaradas, com atividade de forrageamento diurna e preferencialmente pelo solo da floresta (Beugnon *et al.*, 2001). São formigas altamente visuais, apresentando os maiores olhos dentro dos Formicidae (Hölldobler e Wilson, 1990). Além disso, são forrageadoras solitárias, não havendo registro de recrutamento nem uso de pistas químicas, como

feromônios, ao longo do seu trajeto (Beugnon *et al.*, 2001). Estudos em laboratório têm mostrado a capacidade dessa espécie em memorizar imagens e objetos como pontos de referência (*landmarks*) para se deslocar com sucesso dentro de um labirinto e encontrar a saída (Beugnon e Macquart, 2016; Macquart *et al.*, 2006; Macquart *et al.*, 2008; Wystrach e Beugnon, 2009). No entanto, pouco se sabe sobre as informações e processos utilizados dentro do seu habitat natural durante a atividade de forrageamento.

Esta dissertação teve por objetivo investigar os mecanismos de navegação em *G. destructor*, através de experimentos e observações em campo, visando entender a relevância de sinais visuais na orientação dessa espécie em condições naturais quando retornando ao ninho após a atividade de forrageamento. Especificamente, questionamos se dentro da floresta Amazônica, forrageadoras se baseiam em (1) imagens panorâmicas do ambiente, ou se, assim como outras espécies habitando zonas de floresta, se baseiam em (2) informações visuais provenientes do dossel.

2. OBJETIVO GERAL

Investigar os mecanismos de orientação e navegação na formiga neotropical *Gigantiops destructor* no caminho de volta ao ninho após a atividade de forrageamento, através da manipulação de pistas visuais presentes no ambiente.

2.1. Objetivos específicos

- a) Avaliar se o bloqueio total ou parcial das pistas visuais panorâmicas afeta o comportamento dos indivíduos, através de mudanças na direção e no tempo de caminhada, durante o percurso de *Gigantiops destructor* ao retornar para o ninho;
- b) Avaliar se o dossel pode ser utilizado como pista direcional ao ninho, e como os indivíduos de *G. destructor* se comportam na ausência desse sinal, através de mudanças na direção e no tempo de caminhada;
- c) Avaliar se, na ausência de pistas de dossel e do panorama horizontal, os indivíduos são capazes de recuperar informações de integração de caminhos armazenada em memória de longo prazo.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Caracterização da área de estudo

O estudo foi desenvolvido no período de Março de 2017 a Fevereiro de 2018 na Reserva Florestal Adolpho Ducke (02°55' e 03°01' S, 59°53' e 59°59' W), administrada pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), AM, Brasil (Figura 1). A Reserva Ducke possui 10.000 ha de floresta primária classificada como tropical úmida de terra firme (Hopkins, 2005). A topografia varia de 39 a 110 m de altitude (PPBio, 2009), com temperatura anual média de 26° C. O clima é caracterizado por uma estação chuvosa que geralmente ocorre de novembro a maio e uma estação seca compreendida entre junho e outubro (Marques-Filho *et al.*, 1981).

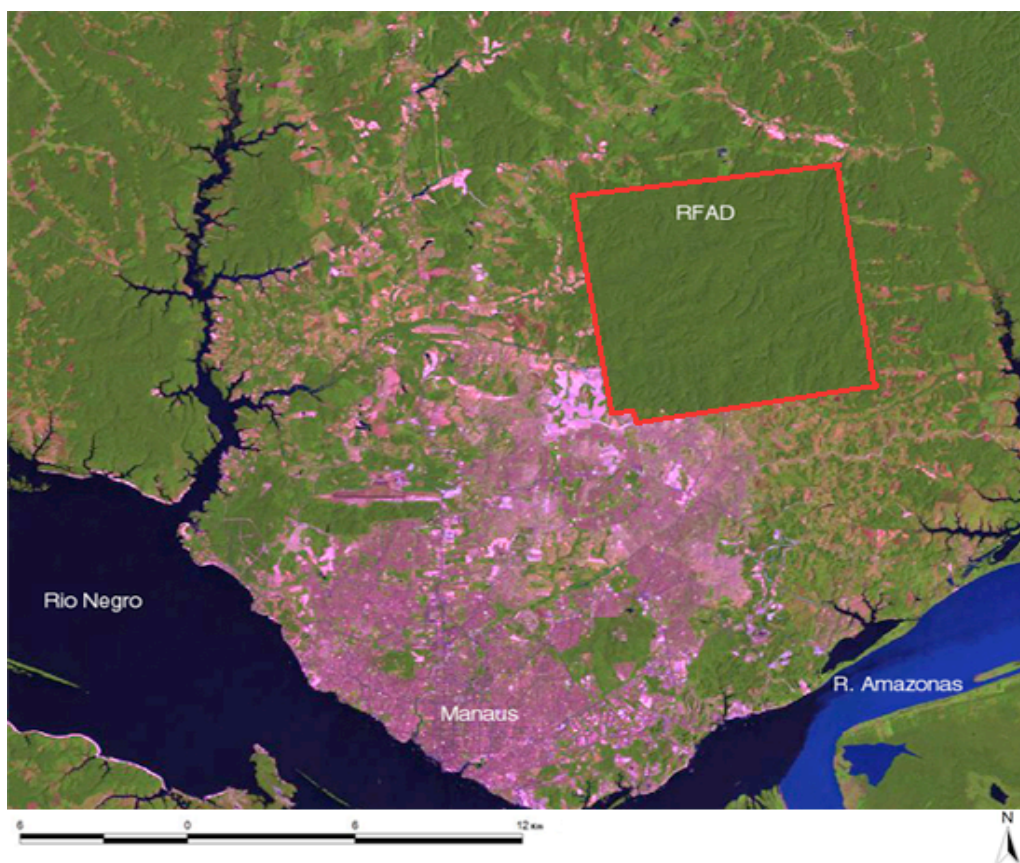


Figura 1: Localização da Reserva Ducke (RFAD, em vermelho), Rodovia AM 010, km 26, Manaus, Amazonas, Brasil. Fonte: Google®.

3.2. Delineamento amostral

Previamente ao início dos experimentos, cinco ninhos de *Gigantiops destructor* a uma distância mínima de 100 m uns dos outros foram selecionados dentro da área de estudo. Inicialmente realizamos observações sobre o comportamento das forrageadoras, tais como rotas de forrageio, distâncias percorridas em relação ninho (utilizando fita métrica), horário de atividade e recursos alimentares coletados. Após o acompanhamento inicial, que durou cinco dias por ninho, para estarmos seguros do uso estabelecido de uma rota, cada indivíduo foi observado durante cinco visitas consecutivas. Como visita, consideramos o trajeto Ninho - Área de forrageamento final - Ninho. Uma vez que a fidelidade à rota foi constatada, demos início às sessões experimentais. As sessões experimentais foram realizadas individualmente, respeitando as rotas iniciais estabelecidas por cada indivíduo. Selecionamos 10 indivíduos por tratamento (n=50) e os identificamos através de pintura atóxica no gáster (Figura 2).

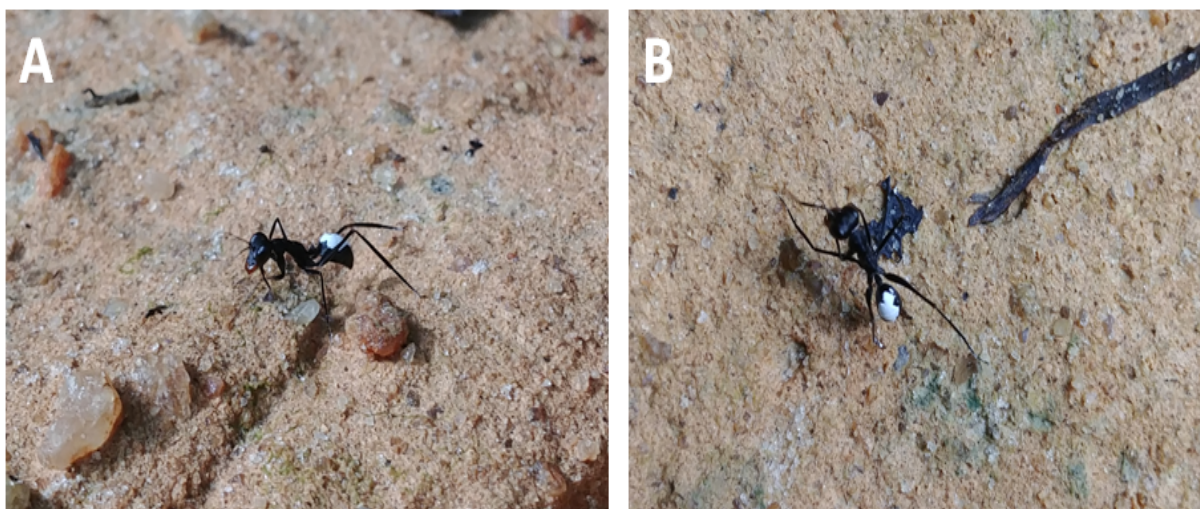


Figura 2: Forrageadoras de *G. destructor* com pintura no gáster com tinta atóxica. A: vista lateral. B: vista dorsal. Fonte: Telles, F. 2017.

Para os tratamentos, seguimos a metodologia apresentada por Graham e Cheng (2009), os quais utilizaram uma estrutura circular conhecida como goniômetro, que consiste em um disco de acrílico com 60 cm de diâmetro, dividido em 24 seções de 15° cada, estando os ninhos sempre orientados a 0°. Além das divisões angulares, o goniômetro contava com três pontos importantes: o centro (5 cm de diâmetro), uma marca indicando a posição das formigas a 15 cm de distância

do centro, e uma segunda marca a 30 cm. Durante as sessões experimentais, as formigas capturadas (detalhado abaixo) eram liberadas, individualmente, no centro do goniômetro. A partir daí registrávamos o tempo que as formigas demoravam para cruzar a marca de 30 cm, e a direção (ângulo) tomada ao cruzar ambas marcas de 15 cm e 30 cm (Figura 3). Estes dados foram coletados através de observações diretas e por meio de gravações em vídeos (Go Pro HERO+). Cada indivíduo realizou um total de 10 repetições. Uma vez finalizada a sessão experimental e com o intuito de estimular novas forrageadoras, os indivíduos foram coletados e preservados em álcool 70% para futuras análises morfométricas e anatômicas.

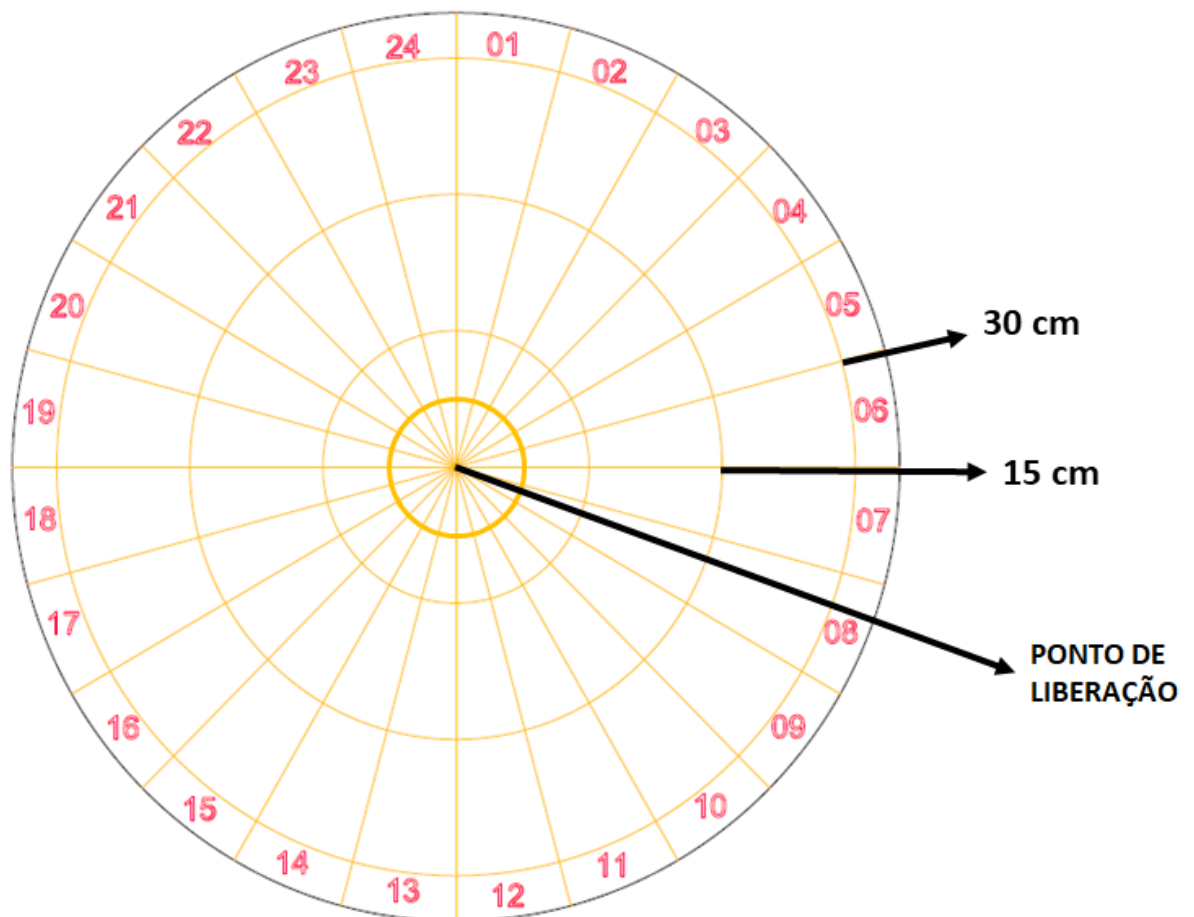


Figura 3: Representação do Goniômetro. A estrutura foi dividida em 24 seções de 15° cada, além dos três pontos importantes: o centro (5 cm de diâmetro), uma marca indicando a posição das formigas a 15 cm de distância do centro, e uma segunda marca a 30 cm.

3.3. Procedimentos gerais

Antes de começar os experimentos e após o acompanhamento das formigas para constatação do uso da rota, oferecemos uma operária de cupim viva dentro da área correspondente ao limite de forrageamento ou área de forrageamento final. A área de forrageamento final consiste no limite da rota estabelecida por cada indivíduo. Repetimos esse procedimento durante cinco visitas. Esta fase consistiu no treinamento. Após a constatação de que as formigas aceitavam o recurso e voltavam imediatamente ao ninho seguindo uma rota relativamente em linha reta, demos início, então, à fase de testes.

Na fase de testes, após calcular a distância média das rotas de forrageamento, posicionamos o goniômetro a 5 m de distância dos ninhos, dentro de cada rota estabelecida pelos indivíduos. Uma vez que o recurso era coletado na área de forrageamento final, acompanhávamos o indivíduo até próximo à entrada do ninho, onde o mesmo era capturado utilizando uma câmara escura. Realizamos este procedimento para estarmos seguros de que durante os testes, as formigas não estariam fazendo uso de informação vetorial acumulada na memória de trabalho, através da integração de caminho (IC; *path integration*). Estes indivíduos capturados na entrada de seus ninhos, eram considerados zero-vetoriais, assim chamados por não possuírem mais nenhuma informação direcional fornecida pelo seu sistema de IC (Narendra *et al.*, 2007). Os indivíduos capturados eram transportados e liberados no centro do goniômetro. Para evitar que as formigas utilizassem o observador como ponto de referência, a cada viagem asseguramos que nossa posição relativa ao goniômetro fosse aleatória, assim como a posição da câmera. Além disso, antes de cada viagem e como medida de precaução, o goniômetro era limpo com álcool 70% para evitar a utilização de qualquer pista baseada em sinais químicos deixados durante o percurso anterior, mesmo que a literatura afirme que *G. destructor* não faça uso de feromônios (Beugnon *et al.*, 2001).

Durante as sessões experimentais os tratamentos aplicados foram:

1) Controle: neste tratamento as formigas eram liberadas no centro do goniômetro afim de registrar sua direção e tempo de retorno ao ninho na ausência de qualquer tipo de manipulação visual. Neste cenário, todos os recursos visuais estavam disponíveis (Fig. 4A).

2) Bloqueio do dossel: para testar a relevância e possível uso de informação proveniente do dossel, neste experimento bloqueamos os recursos visuais

provenientes do dossel, utilizando um tecido TNT preto de 1 m² posicionado 60 cm acima do goniômetro. Neste cenário, as formigas tinham informação do panorama visual, mas não do dossel (Fig. 4B).

3) Parede de 20 cm: para entender se as formigas utilizavam informações visuais panorâmicas e se na ausência desta, outras informações poderiam ser usadas, bloqueamos a informação visual panorâmica disponível ao redor do goniômetro utilizando uma parede de 20 cm. Neste cenário as formigas dispunham unicamente de informação proveniente do dossel (Fig. 4C).

4) Parede de 10 cm acima do solo: para entender se somente parte da informação visual panorâmica era suficiente para guiar as formigas corretamente em direção ao ninho, bloqueamos a porção superior do panorama visual com uma parede de 10 cm. Os outros 10 cm abaixo do bloqueio estavam livres. Neste cenário as formigas tinham a parte inferior do panorama visual disponível, juntamente com a informação do dossel. O objetivo deste tratamento era entender se durante o uso de informação panorâmica, as formigas se baseavam no *skyline* (contraste horizontal distante entre as árvores e céu) (Fig. 4D).

5) Parede de 20 cm + Bloqueio do dossel: Em um trabalho anterior, Beugnon *et al.* (2005) viram que indivíduos de *G. destructor*, quando desviadas de suas rotas de regresso ao ninho, eram capazes de fazer o *download* de um vetor de referência armazenado na memória de longo prazo, que indicava a direção do ninho, independente do estado atual do acumulador de seu integrador de caminho, e independente de pistas visuais familiares (Beugnon *et al.*, 2005). Para entender como nossos indivíduos se comportavam na ausência de informações visuais panorâmicas e de dossel, e o possível uso de informação proveniente de integração de caminho (*path integration*) armazenada, mesmo utilizando formigas consideradas zero-vetoriais, ambas informações visuais foram bloqueadas (Fig. 4E).

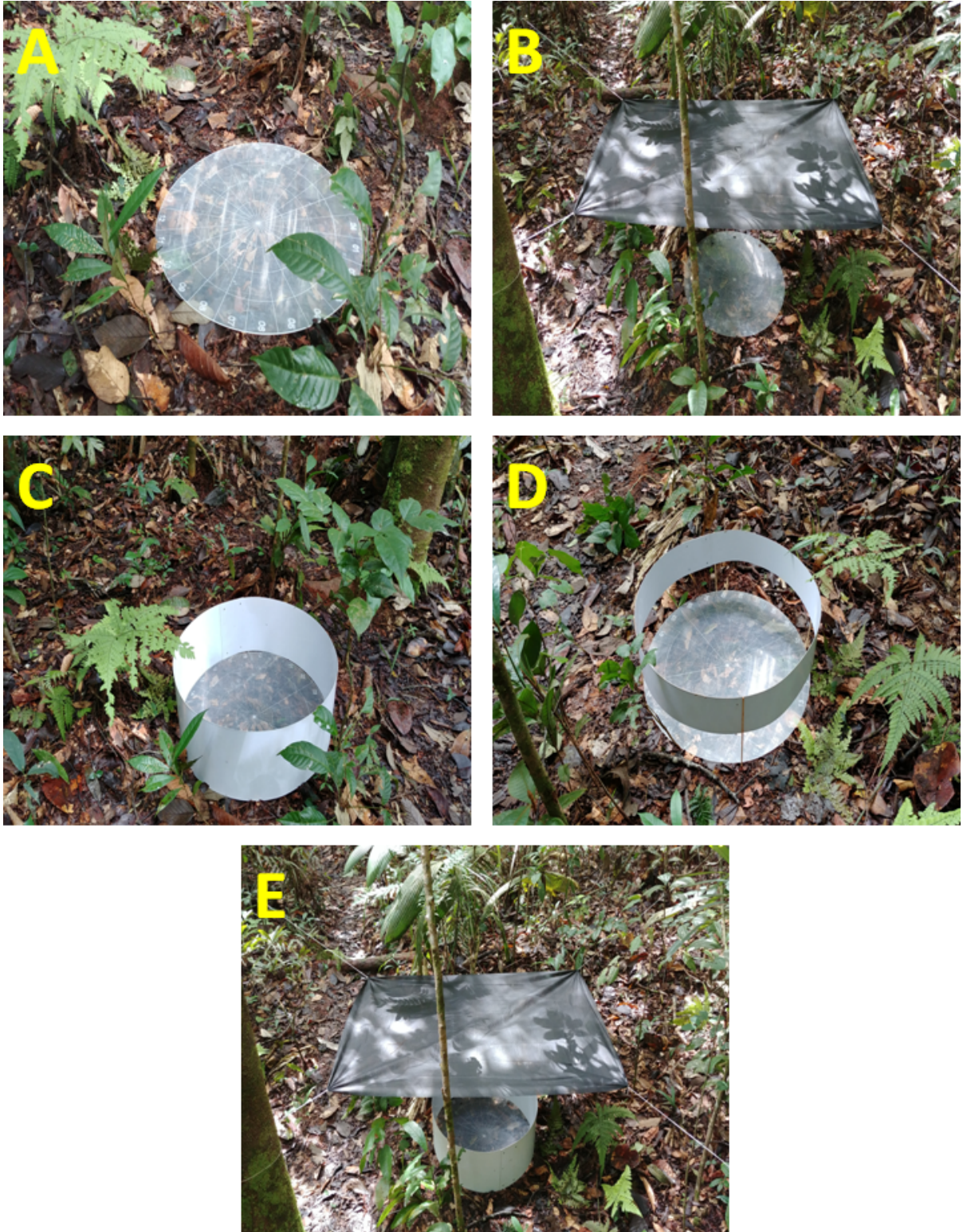


Figura 4: Tratamentos aplicados durante as sessões experimentais. A: Controle, B: Bloqueio do dossel, C: Parede de 20 cm, D: Parede de 10 cm acima do solo e E: Parede de 20 cm + Bloqueio do dossel. Fonte: Telles, F. 2017.

3.4. Análises estatísticas

Para determinar se as distâncias de forrageamento variavam entre os ninhos, realizamos uma análise linear (LM) considerando a distância total percorrida pelos indivíduos (variável resposta) e o ninho ao qual esses indivíduos pertenciam (variável preditora). Para testar se o tempo (variável resposta) que as formigas levaram para cruzar a linha de 30 cm variava dependendo da viagem (primeira e última) e do tratamento (variáveis preditoras), ajustamos a variável resposta a um modelo linear misto (LMM, Bates *et al.*, 2015), tendo como variáveis preditoras tratamento e viagem. Neste modelo usamos como fator aleatório o indivíduo aninhado na variável ninho. Ambas variáveis resposta distância de forrageamento e tempo foram transformadas (\log_{10}) para incrementar a linearidade dos modelos.

A orientação (direção) das formigas foi analisada através de estatística circular. Para tal, as seções foram transformadas em ângulos, assumindo 13 valores (0° - 360°) com intervalos de 30° entre eles. Por exemplo, as seções 24 e 1 agora correspondem ao ângulo de 0° (direção do ninho), seções 2 e 3 ao ângulo de 30° , seções 4 e 5 correspondem ao ângulo de 60° , e assim sucessivamente até o ângulo final de 360° . Para cada tratamento, aplicamos o teste de Rayleigh (Batschelet, 1981) com o intuito de determinar se a distribuição das direções das formigas apresentava uniformidade ($p > 0.05$), ou apresentava direcionalidade ($p < 0.05$) durante cada um dos tratamentos. Para o teste de Rayleigh, os valores de comprimento (r) e direção (μ) do vetor médio são considerados. O comprimento do vetor (r) pode variar de 0 a 1, onde valores próximos a 1 indicam que as observações estão mais agrupadas ao redor da média da amostra em comparação com valores mais próximos a zero. Se os dados não apresentavam uniformidade (Rayleigh $p < 0.05$), nós testamos a hipótese nula de distribuição angular na direção do ninho (0°) usando o *V-teste*. O *V-teste* é uma variante do teste de Rayleigh, porém, ao invés de testar a hipótese nula de uniformidade contra uma alternativa não específica, o *V-teste* testa contra uma hipótese alternativa de que a distribuição não é uniforme e apresenta uma direção média, no nosso caso, a direção do ninho (0°).

Para aqueles tratamentos que apresentavam direcionalidade (Rayleigh $p < 0.05$), nós realizamos análises de concentração ao redor da média (μ) entre 15 cm e 30 cm, e durante a primeira e última visitas, através do teste t de *Student* pareado. Para estas análises, consideramos o valor absoluto do ângulo de cada indivíduo, em relação à média do grupo (μ), [absoluto (ângulo do indivíduo – μ)]. Com o ângulo

absoluto podemos comparar as diferenças na dispersão (*scatter*), ou em outras palavras, quão perto cada formiga estava da média do grupo. Tais diferenças poderiam indicar se as formigas em uma determinada condição (durante 15 cm ou 30 cm), obtiveram informações direcionais mais precisas, ou se elas melhoraram a performance ao longo do tempo de teste (primeira e última viagens).

Diferenças significativas entre os grupos foram analisadas através do teste *post-hoc* de Tukey. Todas as análises circulares foram realizadas utilizando o programa ORIANA versão 4.01 (Kovach Computing ServicesTM). Para as análises do teste t e LM usamos o pacote *stats* (R Core Team, 2015), para a análise LMM, usamos o pacote *lme4* (Bates e Maechler, 2015). Para o teste *post-hoc* usamos a função *glht* do pacote *multcomp* (Torsten *et al.*, 2008). Todos os pacotes e suas respectivas funções foram executados no software R (R Core Team, 2015).

4. RESULTADOS

Durante as observações iniciais em campo sobre o comportamento de forrageadoras de *Gigantiops destructor*, vimos que os indivíduos estabeleciam rotas particulares (idiossincráticas) de forrageio. Estas rotas os levavam a pontos específicos, a diferentes distâncias do ninho (mínimo: 4.5 m; máximo: 21.7 m), não havendo, contudo, diferenças significativas nas distâncias (média \pm sd: 12.22 \pm 3.6 m) entre os ninhos (LM: F=0.50, df=4, p=0.73). Ao longo de todo o período de observação, os indivíduos mantiveram uma única rota, que tinha como ponto final um local de "patrulhamento", onde a busca por alimento era concentrada. Os indivíduos eram mais ativos durante o período da manhã, com pico de atividade entre 09:00 e 11:00 horas (Figura 5). Às 17:00 horas praticamente já não se viam indivíduos forrageando. Dentre os recursos alimentares transportados ao ninho observamos invertebrados como cupins, aranhas, besouros e até mesmo formigas de outras espécies. Não registramos o transporte de qualquer tipo de recurso vegetal.

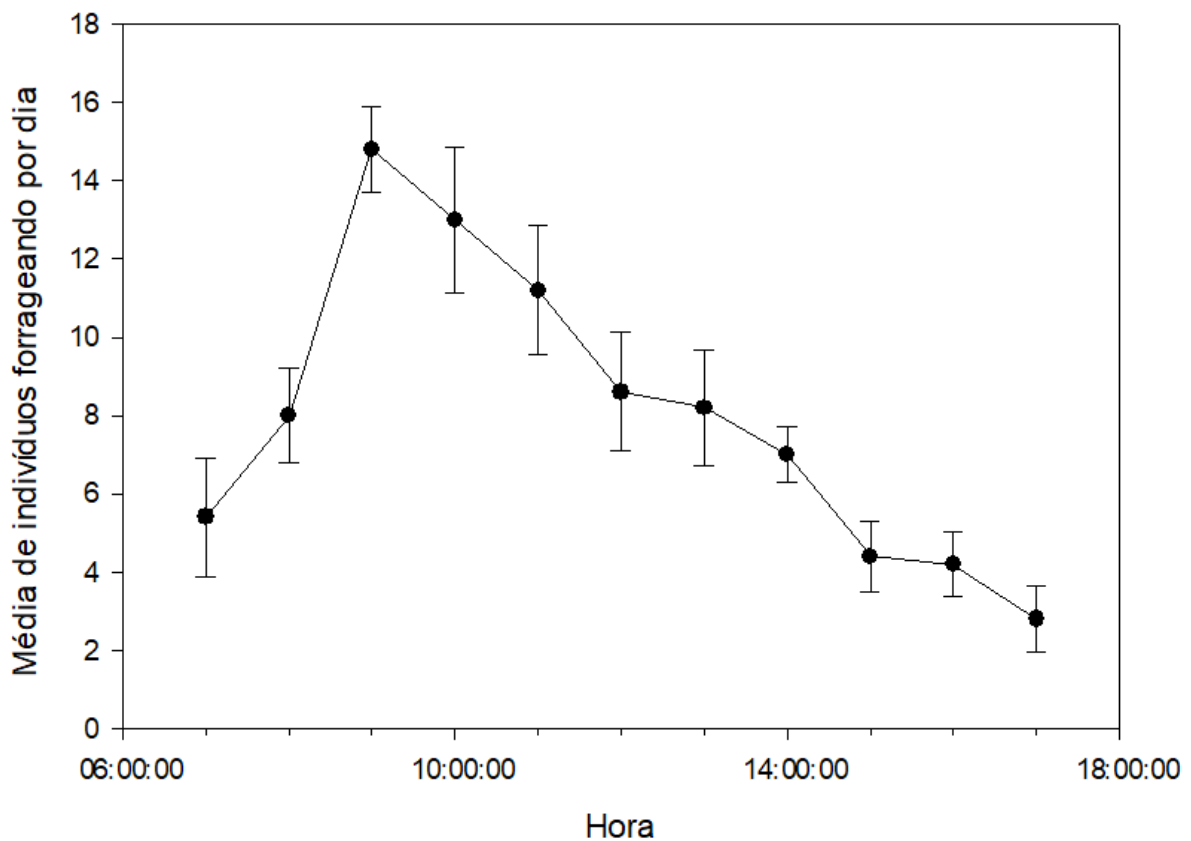


Figura 5: Média e desvio padrão da frequência de forrageamento dos indivíduos por dia, dependendo do horário. As observações foram feitas durante o período de cinco dias considerando cinco ninhos.

Na análise do tempo (LMM), encontramos que tanto a viagem (primeira x última: $F=206$, $df=1$, $p<0.01$) quanto o tratamento ($F=25.28$, $df=4$, $p<0.01$) tiveram um efeito no tempo em que as formigas levaram para cruzar o raio de 30 cm desde o ponto de liberação (Figura 6). No geral, durante a primeira viagem (Figura 6, círculos abertos), as formigas foram mais lentas para se movimentar no goniômetro, em comparação com o tempo gasto durante a décima viagem (Figura 6, círculos fechados). Também houve diferença entre os tratamentos. O tempo médio das formigas do grupo controle, bloqueio de dossel e bloqueio de 10 cm do panorama visual superior não diferiu entre eles, mas sim com relação aos tratamentos de bloqueio de 20 cm (visão panorâmica com bloqueio total) e bloqueio 20 cm + bloqueio do dossel, não variando, entretanto, entre os dois últimos (Figura 6).

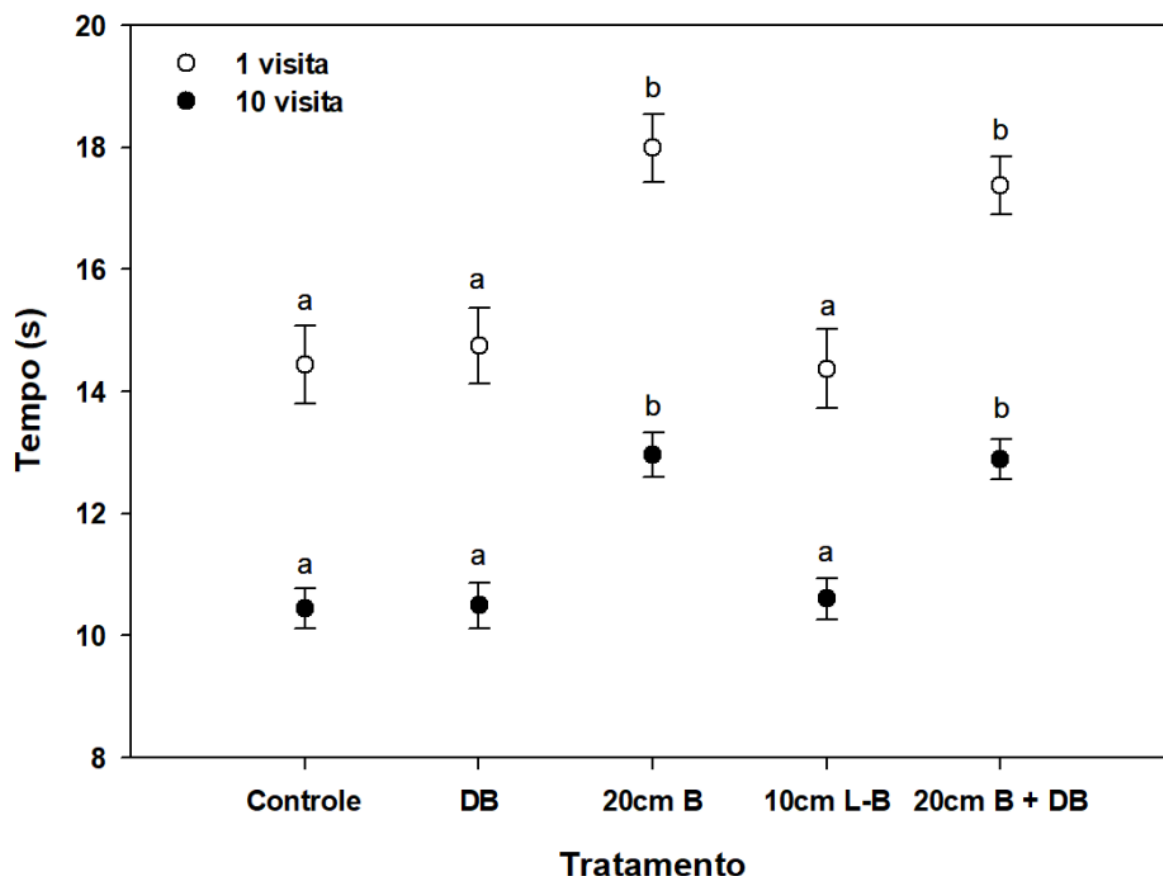


Figura 6. Tempo médio (média \pm e.m.) de deslocamento dos indivíduos do ponto de liberação até o limite do goniômetro. As médias variam entre a primeira (círculos vazios) e décima (círculos preenchidos) visitas, assim como entre tratamentos. Diferentes letras representam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0.001$). DB = dossel bloqueado; 20 cm B = bloqueio de 20 cm; 10 cm L-B: bloqueio de 10cm acima do solo; 20 cm B + DB = combinação de bloqueio de 20 cm + dossel bloqueado.

Na análise do direcionamento das formigas, encontramos diferenças na orientação segundo o tratamento (Tabela 1). Para o tratamento controle (Figura 7), ambas distâncias de 15 e 30 cm, assim como a primeira e última viagens apresentaram orientações significativamente não uniforme (Teste de Rayleigh $p < 0.05$; Tabela 1). Além disso, para estas distribuições não uniformes, as orientações estavam agrupadas em direção ao ninho (V-teste, Tabela 1).

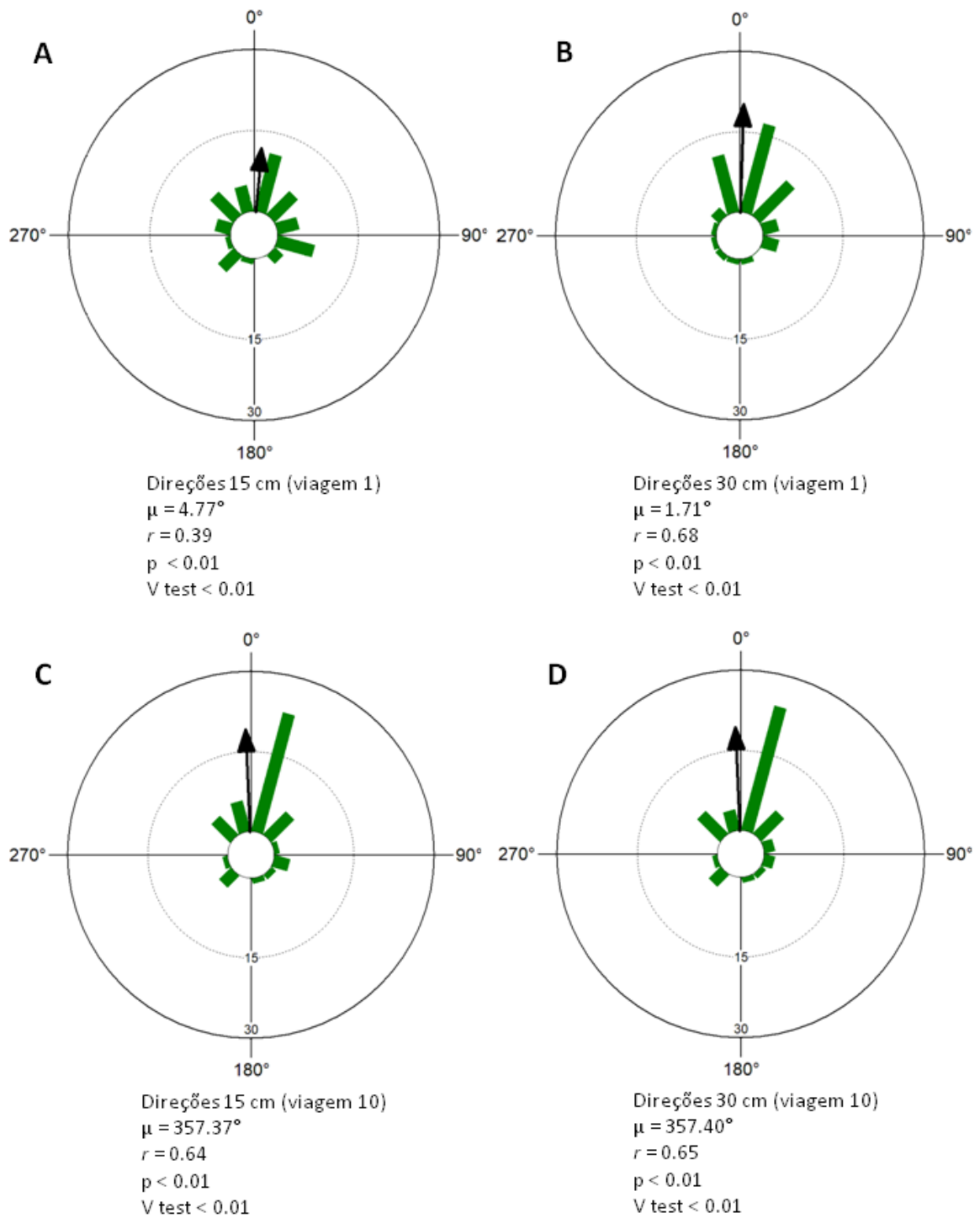


Figura 7. Distribuições das escolhas no tratamento Controle. Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, todos os recursos visuais estavam disponíveis. Observa-se o valor significativo do teste de Rayleigh ($p < 0.05$), indicando a não uniformidade das distribuições, assim como os valores do teste V, indicando direcionalidade do agrupamento em relação do ninho (0°).

Ambos tratamentos de Bloqueio de Dossel e Bloqueio Parcial do panorama visual (Parede de 10 cm acima do solo) não influenciaram no comportamento de retorno dos indivíduos aos ninhos (Teste de Rayleigh), havendo orientação direcionada (V-teste) em ambas distâncias de 15 e 30 cm, assim como durante a primeira e última viagens (Figura 8 e 9, Tabela 1).

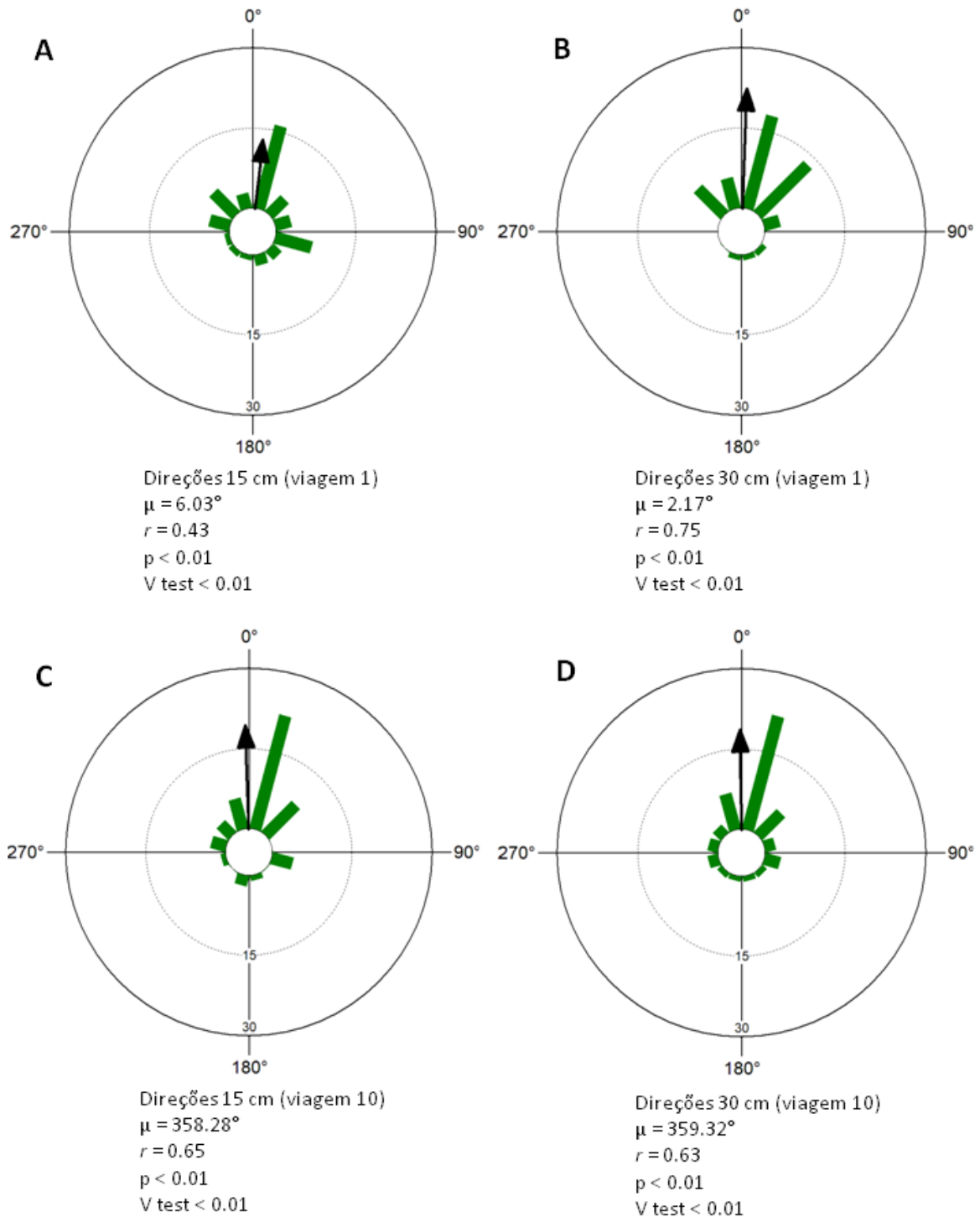


Figura 8. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio do Dossel. Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, a informação visual panorâmica estava disponível, enquanto qualquer pista proveniente do dossel foi bloqueada. Observa-se o valor significativo do teste de Rayleigh, indicando a não uniformidade das distribuições, assim como os valores do teste V, indicando direcionalidade do agrupamento em relação do ninho (0°).

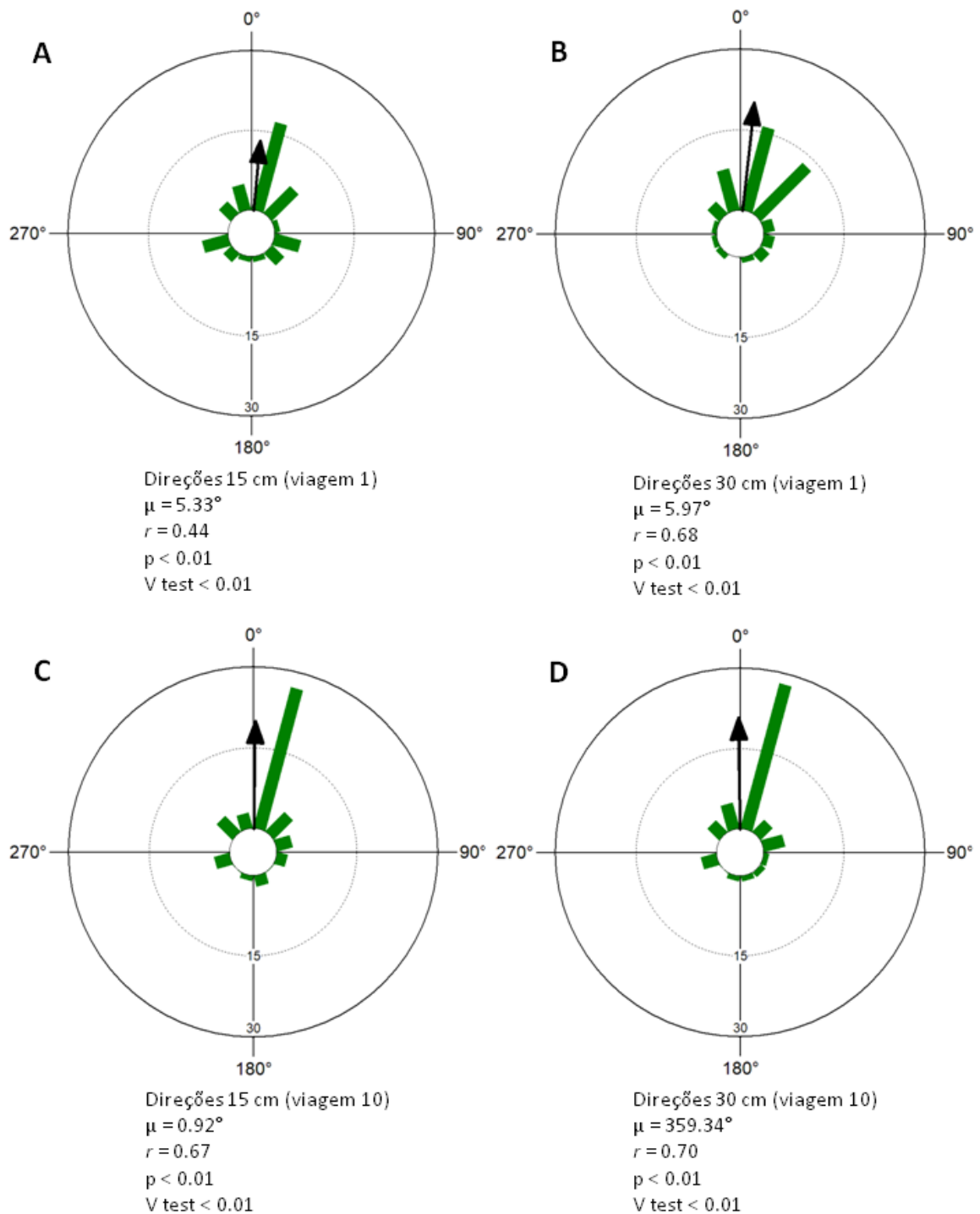


Figura 9. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio Parcial do panorama visual (10 cm). Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, a informação visual panorâmica estava parcialmente disponível: apenas os primeiros 10 cm da porção inferior. Observa-se o valor significativo do teste de Rayleigh, indicando a não uniformidade das distribuições, assim como os valores do teste V, indicando direcionalidade do agrupamento em relação do ninho (0°).

Contrariamente aos tratamentos anteriores, tanto o tratamento de Bloqueio Total da informação visual panorâmica (Parede 20 cm), quando sua associação ao Bloqueio do dossel (Parede de 20 cm + Bloqueio do Dossel), interferiram na orientação das formigas em direção ao ninho. Para estes tratamentos, o teste de Rayleigh mostrou uma clara uniformidade na distribuição da orientação dos indivíduos, tanto nas distâncias de 15 cm quanto em 30 cm, assim como durante a primeira e última viagens (Figura 10 e 11, Tabela 1). Para estes tratamentos, não realizamos o V-teste.

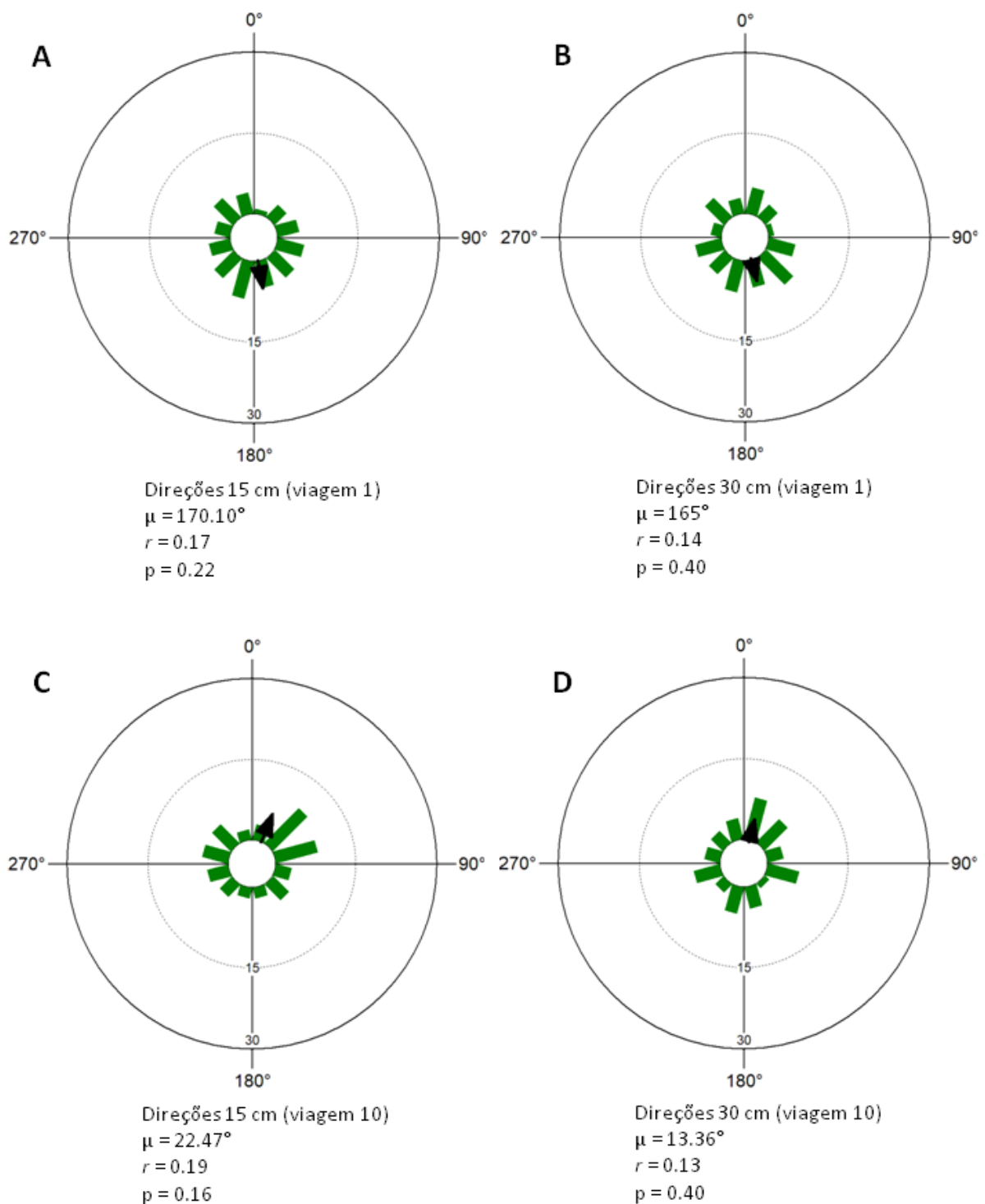


Figura 10. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio Total do panorama visual (Parede 20 cm). Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, a informação visual panorâmica estava completamente indisponível. Observa-se os valores do teste de Rayleigh, indicando a uniformidade das distribuições.

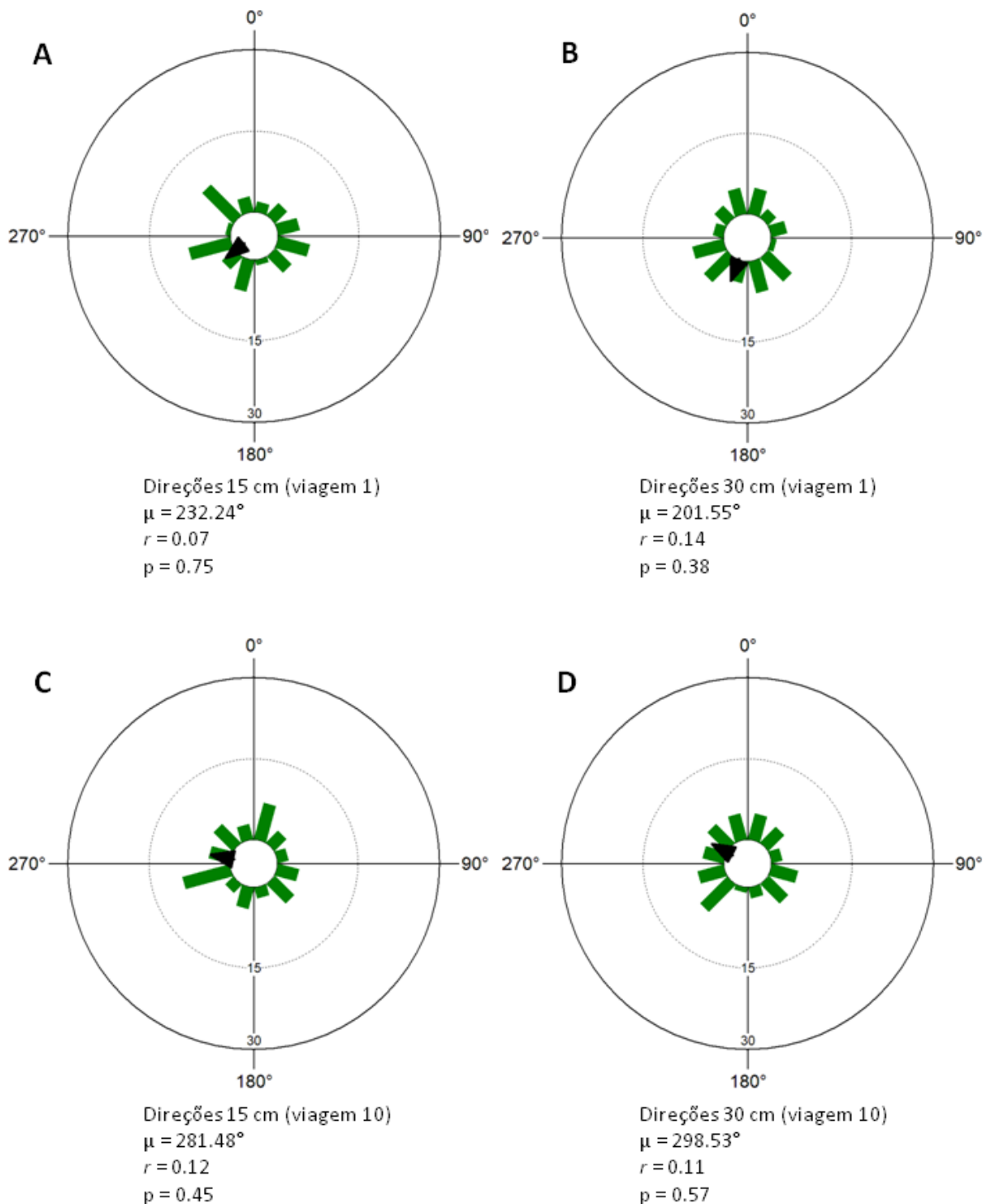


Figura 11. Distribuição das escolhas no tratamento com Bloqueio Total do panorama visual (Parede 20 cm) associado ao Bloqueio do Dossel. Os histogramas circulares mostram o comprimento do vetor (r) e as direções médias (μ) tomadas pelas formigas após percorrerem (A e C) 15 cm na primeira e décima viagens, e (B e D) 30 cm na primeira e décima viagens. Aqui, ambas informações visual panorâmica e de dossel estavam indisponíveis. Observa-se os valores do teste de Rayleigh, indicando a uniformidade das distribuições.

Tabela 1. Resultado dos tratamentos demonstrando os vetores médios das escolhas (μ) e seus erros associados (e.m.), durante as primeiras e últimas viagens, assim como nas distancias de 15 cm e 30 cm. Os valores do teste de Rayleigh estão representados por Z e p; os valores do V-teste (quando presentes) estão representados por V e p. A direção tomada pelas forrageadoras é representada pelo vetor médio μ . Em negrito = diferenças significativas.

Tratamento	Viagem	Raio de 15 cm ($\mu \pm$ e.m.)	Raio de 30 cm $\mu \pm$ em)
Controle	1	4.77 \pm 13.82	1.70 \pm 7.15
		Z=7.88, p<0.01	Z=23.11, p<0.01
		V=0.39, p<0.01	V=0.68, p<0.01
	10	357.37 \pm 7.7	357.39 \pm 7.60
		Z=20.90, p<0.01	Z=21.25, p<0.01
		V=0.64, p<0.01	V=0.65, p<0.01
Bloqueio Dossel	1	6.03 \pm 12.45	2.16 \pm 6.07
		Z=9.53, p<0.01	Z=28.19, p<0.01
		V=0.43, p<0.01	V=0.75, p<0.01
	10	358.28 \pm 7.59	359.32 \pm 8.02
		Z=21.31, p<0.01	Z=19.70, p<0.01
		V=0.65, p<0.01	V=0.62, p<0.01
Parede 20 cm	1	170.1 \pm 32.5	165 \pm 41.68
		Z=1.53, p=0.22	Z=0.93, p=0.39
	10	22.48 \pm 29.81	13.36 \pm 42.43
		Z=1.81, p=0.16	Z=0.90, p=0.40
Parede 10 cm	1	5.34 \pm 12.26	5.97 \pm 7.14
		Z=9.80, p<0.01	Z=23.15, p<0.01
		V=0.44, p<0.01	V=0.67, p<0.01
	10	0.92 \pm 7.28	359.39 \pm 6.85
		Z=22.55, p<0.01	Z=24.45, p<0.01
		V=0.67, p<0.01	V=0.70, p<0.01
Parede 20 cm + Bloqueio Dossel	1	232.2 \pm 75.6	201.55 \pm 40.99
		Z=0.28, p=0.75	Z=0.97, p=0.38
	10	281.48 \pm 45.60	298.53 \pm 53.96
		Z=0.78, p=0.46	Z=0.56, p=0.57

Para aqueles grupos que apresentaram direcionalidade nas suas escolhas (V-teste < 0.05: Controle, Bloqueio do dossel, Parede de 10 cm), realizamos a análise das concentrações ao redor da média nas distâncias de 15 cm e 30 cm, e durante a primeira e última viagem. Na análise entre distancias, durante a primeira viagem encontramos diferenças para todos os tratamentos. Na última viagem (10) as diferenças deixaram de existir, indicando um efeito de assimilação das condições experimentais e uma melhora na concentração ao redor da média (Tabela 2).

Tabela 2: Teste t pareado para diferenças nas concentrações entre 15 cm e 30 cm durante a primeira (1) e (10) última viagem. Valores em negrito indicam diferenças estatísticas.

Tratamento	Viagem	Relação	Teste t pareado	
			t	p
Controle	1	15 x 30	3.27	0.002
Bloqueio de dossel	1	15 x 30	4.4	0.0001
Bloqueio de 10 cm	1	15 x 30	2.73	0.009
Controle	10	15 x 30	0.41	0.68
Bloqueio de dossel	10	15 x 30	-0.32	0.75
Bloqueio de 10 cm	10	15 x 30	1.81	0.08

5. DISCUSSÃO

O presente trabalho teve como objetivo principal investigar os mecanismos de orientação espacial (navegação) na formiga neotropical *Gigantiops destructor*. Através de experimentos em condições naturais de forrageamento nós testamos o papel de pistas visuais provenientes do dossel e do panorama, e indiretamente, do uso de vetores acumulados e armazenados na memória de longo prazo dos indivíduos. Este trabalho mostra que *Gigantiops destructor* depende claramente da visão para se orientar, em especial de pistas provenientes do panorama visual. Pistas do dossel, por outro lado, não contribuíram para o correto retorno ao ninho. Também não encontramos direcionalidade através do uso de um vetor global de informação de integração de caminhos.

Durante as observações em campo vimos que os indivíduos de *G. destructor* estabeleceram rotas particulares (idiossincráticas) de forrageio, que os levavam a pontos específicos, a diferentes distâncias do ninho. Interessante notar que, ao longo de todo o período de observação, cada indivíduo manteve uma única rota e nunca observamos recrutamento. Este comportamento de fidelidade a longo prazo já foi descrito para outras espécies de formigas, como *Cataglyphis bicolor* (Wehner *et al.*, 2004) e *Neoponera apicalis* (Fresneau, 1985), incluindo *G. destructor* (Beugnon *et al.*, 2001, Hölldobler e Wilson, 1990) na Guiana Francesa. Em termos funcionais, a fidelidade a uma rota certamente está relacionada aos benefícios de navegação resultantes da familiaridade com o ambiente (Wehner *et al.*, 2004). A experiência adquirida sobre uma rota pode reduzir os custos totais de tempo, permitindo que as formigas se orientem aos recursos alimentares com maior precisão, ou retornem mais rapidamente ao ninho (Fewell, 1990; Blair *et al.*, 2009; Kohler e Wehner 2005). Constatamos o efeito do aprendizado na velocidade de retorno para *G. destructor*. Durante a primeira visita em situação experimental, as formigas demoraram mais tempo para cruzar a linha de 30 cm do goniômetro, em comparação com a décima viagem.

Formigas que vivem em ambientes ricos em recursos visuais tendem a usar diferentes informações durante a navegação (Buhlmann *et al.*, 2011). No caso de formigas forrageadoras, seu sistema visual é basicamente um sensor de navegação, visto que a visão é usada para poucos outros comportamentos, como a caça (Knaden e Graham, 2016). A maioria das formigas apresentam dois tipos de fotorreceptores, com sensibilidade à luz ultravioleta e verde (Aksoy e Camlitepe, 2018). Em habitats naturais, ambos espectros de luz estão presentes, sendo bastante úteis, por exemplo, para indicar os limites de contraste que existem entre objetos terrestres e o céu, como a linha do horizonte (Graham e Philippides, 2017). Através de experimentos comportamentais em laboratório com *Formica japonica*, Fukushi (2001) demonstrou que indivíduos forrageando em um ambiente visualmente rico e caracterizado por um horizonte bem definido, exibiam rotas diretas ao ninho. Quando o pesquisador se perguntou quais seriam as pistas visuais usadas pelas formigas ao realizar esta tarefa, descobriu que quando a vista horizontal panorâmica tinha sua parte inferior bloqueada, o percurso de regresso ao ninho não era afetado. Quando o bloqueio era montado de tal forma que as formigas

não podiam ver o horizonte superior, representado pelas bordas superiores de uma fileira de árvores, a orientação das formigas era prejudicada, indicando o uso desses limites (configurando pistas horizontais simples conhecidas como *skyline*) durante a navegação. Bloquear o panorama visual superior de *G. destructor* (Parede de 10 cm acima do solo) não influenciou no comportamento de retorno ao ninho, havendo orientação direcionada em ambas distâncias de 15 cm e 30 cm, assim como durante a primeira e última viagens. Um resultado similar foi obtido para a formiga do deserto Australiano, *Melophorus bagoti*, cujas forrageadoras navegavam por um habitat que continha arbustos e árvores de pequeno porte. Os resultados de experimentos manipulando diferentes partes do panorama visual, mostraram que a parte inferior do panorama é suficiente e necessário para que *M. bagoti* detectasse o caminho ao ninho. Quando a parte inferior foi bloqueada e a parte superior estava disponível, as formigas caminharam de forma aleatória (Graham e Cheng, 2009).

Outra forma bastante comum de navegação em formigas, é o uso de informação vetorial, que oferece ao forrageador a flexibilidade de se movimentar em territórios desconhecidos e depois retornar diretamente ao seu ponto de partida (Graham e Mangan, 2015). Em florestas tropicais, a captura da informação celestial é fragmentada pela copa das árvores na maior parte do tempo, e mesmo quando visível, o céu é muitas vezes completa ou parcialmente coberto por nuvens espessas (Shashar *et al.*, 1998). Para que as formigas consigam fazer uso da informação contida na luz solar e polarizada, estas precisam ser visualizadas ao longo de toda a rota, do contrário, elas exibem erros de navegação sistemáticos se apenas partes restritas dessas informações no céu são apresentadas (Fent e Wehner, 1985; Wehner e Muller, 2006). Mesmo nestas condições visuais adversas, as formigas podem fazer uso de outro tipo de informação: o contraste visual entre o dossel e o céu. *Paraponera clavata* é uma formiga que nidifica na base das árvores e forrageia extensivamente no dossel (Ehmer, 1999). Apesar de poder utilizar feromônios em suas trilhas para orientação (Breed *et al.*, 1987), à medida que se tornam mais experientes, esse tipo de sinalização deixa de ser essencial para retornar ao ninho, baseando sua orientação na informação proveniente do contraste produzido entre a copa das árvores e o céu (Herrison *et al.*, 1989). Em contraste com outras espécies de formigas tropicais (*Paltothyreus tarsatus* (Hölldobler, 1980); *Odontomachus bauri* (Oliveira e Hölldobler, 1989); *Paraponera clavata* (Baader,

1996)), a visão do dossel parece não ser necessária para navegação em *Gigantiops destructor*. De fato, as formigas mantêm a mesma velocidade de caminhada durante o tratamento de bloqueio de dossel e o tratamento controle (Figura 6). Essa estratégia parece prevalecer em formigas arborícolas ou de hábitos arborícolas, como *Odontomachus bauri* (Oliveira e Hölldobler, 1989) e *Odontomachus hastatus* (Rodrigues e Oliveira, 2014), que dependem do padrão do dossel para encontrar seu caminho de volta à casa. Uma vantagem de se usar um padrão de dossel é que ele é remoto e, portanto, fornece uma indicação de orientação muito menos variável do que pontos de referência mais próximos (Ehmer, 1999), formando ainda padrões de alto contraste que podem servir como referência confiável para orientação, mesmo à noite (Rodrigues e Oliveira, 2014).

Em um experimento anterior, Beugnon *et al.* (2005) sugeriram a existência de um vetor de referência global, armazenado na memória de longo prazo de *G. destructor*, indicando a direção do ninho quando os indivíduos eram deslocados para áreas desconhecidas, independentemente do estado atual do acumulador de seu integrador de caminho (armazenado na memória de trabalho), e da presença de pontos de referência familiares (Beugnon *et al.*, 2005). Por estarmos usando formigas consideradas zero-vetores (capturadas na entrada de seus ninhos), apenas informação vetorial global acumulada na memória de longo prazo poderia ser usada em algumas das situações experimentais. Para que o uso de informação vetorial global seja possível, as formigas precisam monitorar as mudanças em sua posição. A maneira como as formigas monitoram o caminho ao longo do qual se movem e atualizam a informação vetorial, é basicamente através da bússola solar e/ou luz polarizada para medir a direção, e a contagem de passos (pedômetro) para medir a distância (Collett e Collett, 2000). Em nossas sessões experimentais na ausência de informações visuais provenientes do panorama (parede de 20 cm), mas com possibilidade de visualização do céu, se o uso de um vetor global armazenado tivesse sido possível, *G. destructor* haveria apresentado distribuição direcionada em suas escolhas, o que não aconteceu. Em tarefas repetidas ao longo do tempo, pode haver uma associação gradual da informação visual, à medida que o uso dessa informação se torna mais eficiente. Esta associação pode sobrescrever informações que não estejam sendo utilizadas, como a integração de caminho. Por exemplo, as formigas do deserto, em um determinado momento, abdicam da flexibilidade

proporcionada pela navegação vetorial, preferindo serem guiadas por pontos de referência (*landmarks*), embora a distribuição espacial dos recursos alimentares seja frequentemente heterogênea (Collett e Collett, 2000).

As imagens panorâmicas contêm múltiplas informações robustas sobre a localização no espaço e também podem ser usadas para definir rotas, principalmente em ambientes onde o uso de informação celestial é continuamente comprometido (Zeil, 2012). Há uma discussão constante na literatura sobre se há ou não a necessidade de reconhecimento e representação de objetos específicos (*landmarks, skyline*) em orientações visuais considerando o panorama (Wystrach *et al.*, 2011; Wystrach e Graham, 2012). Independente do ponto focal, se específico ou expandido, à medida que os animais se movem pelo mundo, eles ganham experiência sobre os caminhos que os conduzem a pontos relevantes, como áreas de forrageamento, ou o caminho de volta a casa. Para formigas solitárias que caminham por uma mesma rota (idiossincrática) várias vezes ao longo do dia e das semanas, é de se esperar que informações que facilitem a navegação se tornem familiares, e sejam memorizadas em diferentes graus. Durante as observações em campo, notamos que, geralmente, nas primeiras viagens as formigas utilizavam os primeiros 10 cm após serem liberadas no goniômetro para se localizar no ambiente, levantando a cabeça como se buscassem algum ponto de referência conhecido ao seu redor. Após reconhecerem um ponto específico, as formigas seguiam mais rapidamente assumindo uma direção. No geral, ainda que seus direcionamentos tenham sido agrupados, *Gigantiops destructor* apresentou uma melhora significativa na dispersão dos indivíduos ao redor da média do grupo nos tratamentos onde o caminho ao ninho foi reconhecido (Controle, Bloqueio de dossel e Parede de 10 cm; Tabela 2). Durante a primeira viagem, encontramos diferenças na dispersão da escolha dos indivíduos entre os 15 e 30 cm. Durante a última viagem, essa diferença deixou de existir (Tabela 2, Apêndice 1). Nos tratamentos de bloqueio total da informação visual panorâmica e desta com a informação do dossel, os tempos de caminhada foram os mais altos, e não diferiram entre si (Figura 6). Esse comportamento indica que a orientação baseada em pistas visuais aumenta a velocidade de forrageamento e retorno ao ninho, conforme observado por Harrison *et al.* (1989), em experimentos realizados com *Paraponera clavata* em um ambiente de floresta tropical.

Considerando o papel de indivíduos forrageadores dentro de suas organizações sociais, a navegação é uma atividade crítica (Shettleworth, 2010), já que a sobrevivência da colônia, em termos energéticos, depende majoritariamente do sucesso da casta de operárias forrageadoras em trazer comida para ser compartilhada no ninho (Rodrigues e Oliveira, 2014). Forragear pode ser a única tarefa que esse subgrupo de indivíduos desempenhe pelo resto de suas vidas (Hölldobler, 1990), portanto, seus métodos de locomoção e navegação provavelmente têm estado sob forte seleção, resultando em uma infinidade de adaptações morfológicas, fisiológicas cognitivas, e comportamentais, que permitem não apenas o transporte seguro e eficiente do recurso, mas a correta execução da atividade de forrageamento e orientação no regresso ao ninho (Akesson e Hedenström, 2007). No caso de *Gigantiops*, os forrageadores possuem olhos enormes, sendo o número de omatídeos por olho o maior relatado entre as espécies de formigas (Gronenberg e Liebig, 1999), o que possivelmente implica em uma acuidade visual elevada em comparação com outras espécies, como *Melophorus bagoti* e *Cataglyphis fortis*. *Gigantiops destructor*, é uma caçadora ativa, que visualmente rastreia suas presas, tanto terrestres como voadoras (Beugnon *et al.*, 2001). Consequentemente, a visão é muito importante nesta espécie e infere um ritmo diurno de atividade, demonstrada durante nossas observações na floresta Amazônica. Essa habilidade visual deve permitir que *G. destructor* exiba capacidades de processamento de informações visuais mais altas, o que explicaria como essas formigas localizam suas presas e mantêm sua rota centralizada, mesmo saltando vários centímetros ao longo do seu percurso de forrageio e retorno ao ninho (observações pessoais). Nossos resultados indicam que a informação sobre o panorama terrestre é suficiente para a orientação em *G. destructor*, embora muito ainda esteja por ser determinado em relação a que porção da informação, ou que objeto é especificamente codificado, e como são usados na navegação.

6. CONCLUSÃO

As formigas não mostraram direcionalidade ao ninho quando desprovidas de informações panorâmicas, e os tempos de caminhada durante os tratamentos Controle, Dossel bloqueado e Parede de 10 cm foram os mesmos, o que indica que as forrageadoras são capazes de obter informação visual suficiente durante estes tratamentos para se posicionarem e se moverem corretamente em direção ao ninho quando pelo menos parte do panorama visual está disponível. Ainda que não tenhamos detalhes da composição da imagem do ponto de liberação em direção ao ninho, uma análise futura mais específica do panorama, principalmente o inferior, pode auxiliar na compreensão do uso dessas imagens pelas formigas, indicando qual poderia ser a informação visual chave que as formigas extraem da imagem panorâmica.

Diferentemente de outras formigas tropicais, *Gigantiops destructor* não faz uso de possíveis pistas visuais provenientes do dossel, mesmo quando a informação panorâmica está completamente obstruída (tratamento Parede de 20 cm). Isto indica que, ainda que exista a possibilidade do uso de pistas alternativas, como demonstrado para outras espécies, *G. destructor* parece se orientar fortemente através de informações do panorama visual. Dada a ecologia da espécie como forrageadora solitária e caçadora ativa, este resultado é bastante interessante, ainda mais quando consideramos o tamanho de seus olhos.

Embora o uso de informações de integração de caminhos seja possível, não há evidências de que indivíduos de *G. destructor* em condições zero-vetoriais, tenham feito uso de um mapa global, armazenado na memória de longo prazo durante nossos experimentos, como previamente sugerido por Beugnon *et al.* (2005). Dados de deslocamento das formigas para fora de suas rotas habituais de forrageamento podem indicar se, nestas condições, as formigas seriam forçadas a se basear neste tipo de informação.

Em ambiente natural, *G. destructor* é uma excelente espécie para pesquisas em navegação baseada em visão, fornecendo uma fonte de comparação interessante com outras espécies, principalmente aquelas consideradas modelo, ocorrendo em regiões desérticas. As comparações entre espécies permitem algumas percepções sobre o papel que as condições ecológicas desempenham na

evolução dos sistemas de navegação. Ainda que robustos, os resultados dos tratamentos experimentais relatados aqui, não capturam a totalidade da complexidade da ecologia sensorial e cognitiva dessas formigas fascinantes, mas abre espaço para trabalhos futuros

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Åkesson S.; Boström J.; Liedvogel M.; Muheim R. 2014. Animal navigation. *In*: Hansson L-A, Åkesson S, editors. *Animal movement across scales*. Oxford: Oxford University Press. p. 151-178.
- Åkesson, S.; Wehner, R. 2002. Visual navigation in desert ants *Cataglyphis fortis*: are snapshots coupled to a celestial system of reference? *J. Exp. Biol.* 205: 1971-1978.
- Åkesson, S.; Hedenström, A. 2007. How migrants get there: migratory performance and orientation. *Bio-Science*, 57: 123–33.
- Aksoy, V.; Camlitepe Y. 2018. Spectral sensitivities of ants – a review. *Animal Biology*, 68.
- Baader, A.P. 1996. The significance of visual landmark: for navigation of the giant ant, *Paraponera clavata* (Formicidae, Ponerinae). *Insects Sociaux*, 450: 435-450.
- Bates D.; Maechler M.; Bolker B.; Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1).
- Batschelet, E. 1981. *Circular statistics in biology*. New York: Academic Press.
- Beugnon G.; Lachaud J.P.; Chagné P. 2005. Use of long term stored vector information in the Neotropical ant *Gigantiops destructor*. *J Insect Behav.* 18: 415–432.
- Beugnon, G.; Macquart, D. 2016. Sequential learning of relative size by the Neotropical ant *Gigantiops destructor*. *Journal of Comparative Physiology A*, 1 10.
- Beugnon, G.; Change, P.; Dejean, A. 2001. Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. *Ins. Soc.* 48: 347–351.
- Biro, D.; Meade, J.; Guilford, T. 2004. Familiar route loyalty implies visual pilotage in the homing pigeon. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 17440-17443.
- Blair, D.; Beverly, H.; McLendon, S.; Nacu, S.; Holmes, D. M. Gordon. 2009. How site fidelity leads to individual differences in the foraging activity of harvester ants, *Behavioral Ecology*, Volume 20: 633-638.

- Breed, M.D.; Fewell, J.H.; Moore, A.J.; Williams, K.R. 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 407-411.
- Brünnert, U.; Kelber, A.; Zeil, J. 1994. Ground-nesting bees determine the location of their nest relative to a landmark by other than angular size cues. *J. Comp. Physiol. A* 175: 363–369.
- Bühlmann, C.; Cheng, K.; Wehner, R. 2011. Vector-based and landmark guided navigation in desert ants inhabiting landmark-free and landmark-rich environments. *J. Exp. Biol.* 214: 2845-2853.
- Calhoun, J.B. 1962. *The Ecology and Sociology of the Norway Rat (US Public Health Service Publication no. 1008)*. Washington, DC: US Government Printing Office.
- Cartwright, B.A.; Collett, T.S. 1983. Landmark learning in bees: experiments and models. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 151: 521–43.
- Collett, M.; Collett, T.S. 2000. How do insects use path integration for their navigation? *Biol. Cybernet.* 83: 245-259.
- Collett, T.S.; Collett, M. 2004. How do insects represent familiar terrain? *J. Physiol. Paris*, 98: 259–264.
- Collett, T.S.; Land, M. F. 1975. Visual spatial memory in a hoverfly. *J. Comp. Physiol. A* 100: 59-84.
- Collett, T.S.; Graham, P.; Harris, R. A.; Hempel-de-Ibarra, N. 2006. Navigational memories in ants and bees: memory retrieval when selecting and following routes. *Advances in the Study of Behavior*, Academic Press.
- Di Fiore, A.; Suarez, S.A. 2007. Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys: cognitive and evolutionary implications. *Anim. Cogn.* 10: 317-329.
- Durier, V.; Graham, P.; Collett, T.S. 2003. Snapshot memories and landmark guidance in wood ants. *Curr. Biol.* 13: 1614-1618.
- Dyer, F.C. 1998. Spatial cognition: lessons from central-place foraging insects. *In: Balda, R.; Pepperburg, I.; Kamil, A. (Eds). Animal cognition in nature.* London: Academic Press. p. 119-154.
- Ehmer, B., 1999. Orientation in the ant *Paraponera clavata*. *J. Insect Behav.* 12: 711–722.

- Fabricius, J.C. 1804. *Systema Piezatorum secundum Ordines, Genera, Species adjectis Synonymis, Locis, Observationibus, Descriptionibus*. Carolum Reichard, Brunsvigae [= Braunschweig], xiv + 15–440 + 30 pp.
- Fent, K.; Wehner, R. 1985. Ocelli: a celestial compass in the desert ant *Cataglyphis*. *Science*, 228: 192-194.
- Fewell, J.H. 1990. Directional fidelity as a foraging constraint in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*. *Oecologia*, 82: 45–51.
- Freas, C.; Schultheiss, P. 2018. How to Navigate in Different Environments and Situations: Lessons From Ants. *Frontiers in Psychology*, 9: 841.
- Fresneau, D. 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. *Ins. Soc.* 32(2): 109-116.
- Fukushi, T. 2001. Homing in wood ants, *Formica japonica*: use of the skyline panorama. *J. Exp. Biol.* 204: 2063-2072.
- Gallistel, C.R. 1990. *The organization of behaviour*. New York: Wiley.
- Graham, P.; Cheng, K. 2009a. Which portion of the natural panorama is used for view-based navigation in the Australian desert ant? *J. Comp. Physiol. A*, 195: 681-689.
- Graham, P.; Mangan, M. 2015. Insect navigation: do ants live in the now? *J. Exp. Biol.* 218: 819-823.
- Graham, P.; Philippides, A. 2017. Vision for navigation: What can we learn from ants?. *Arthropod structure & development*, 46.
- Graham, P.; Durier, V.; Collett, T.S. 2004. The binding and recall of snapshot memories in wood ants (*Formica rufa* L.). *J. Exp. Biol.* 207: 393-398.
- Gronenberg, W.; Liebig, J.. 1999. Smaller brains and optic lobes in reproductive workers of the ant *Harpegnathos*. *Naturwissenschaften*, 86: 343–345.
- Harrison, J.F.; Fewell, J.H.; Stiller, T.M.; Breed, M. D. 1989. Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Anim. Behav.* 37(5): 869-871.
- Hölldobler, B.; Wilson, E. 1990. The Ants. In: Valenzuela Gonzalez, J.; Lopez-Mendez, A.; Garcia-Ballinas, A. 1994. *Activity pattern and foraging habits of *Pachycondyla villosa* (Hymenoptera, Formicidae) in cacao agroecosystems from Soconusco, Chiapas, Mexico*. *Folia Entomol. Mex.*, 91: 9-21.
- Hölldobler, B. 1980. Canopy orientation: A new kind of orientation in ants. *Science*, 210: 8688.

- Hopkins, M.J.G. 2005. *Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil*. Rodriguésia, 56 (86): 9-25.
- Judd, S.P.D.; Collett, T.S. 1998. Multiple stored views and landmark guidance in ants. *Nature*, 392: 710-714.
- Junger W.; Dahmen H.J. 1991. Response to self-motion in waterstriders: Visual discrimination between rotation and translation. *J Comp Physiol A* 169: 641-646.
- Knaden, M.; Graham, P. 2016. The Sensory Ecology of Ant Navigation: From Natural Environments to Neural Mechanisms. *In: Annual Review of Entomology*, Vol 61 (ed. Berenbaum, MR). p. 63-76.
- Kohler, M.; Wehner, R. 2005. Idiosyncratic route-based memories in desert ants, *Melophorus bagoti*: How do they interact with path-integration vectors? *Neurobiol. Learn. Mem*, 83: 1-12.
- Macquart, D.; Garnier, L.; Combe, M.; Beugnon, G. 2006. Ant navigation en route to the goal: signature routes facilitate way finding of *Gigantiops destructor*. *J Comp Physiol A* 192: 221–234.
- Macquart, D.; Latil, G.; Beugnon, G. 2008. Sensorimotor sequence learning in the ant *Gigantiops destructor*. *Anim Behav*, 75:1693–1701.
- Mangan, M.; Webb, B. 2012. Spontaneous formation of multiple routes in individual desert ants (*Cataglyphis velox*). *Behav. Ecol*, 23: 944-954.
- Marques Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G.; Santos, H.M.; Santos, J.M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke - Manaus - Am. Precipitação. *Acta Amazonica*, 11: 759-768.
- Narendra, A.; Si, A.; Sulikowski, D.; Cheng, K. 2007. Learning, retention and coding of nest-associated visual cues by the Australian desert ant, *Melophorus bagoti*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 1543-1553.
- Ofstad, T.A.; Zuker, C.S.; Reiser, M.B. 2011. Visual place learning in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 474(7350): 204-207.
- Oliveira, P.S., Hölldobler, B., 1989. Orientation and communication in the neotropical ant *Odontomachus bauri* Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 83: 154–166.
- PPBio. 2009. Programa de Pesquisas em Biodiversidade. (www.ppbio.inpa.gov.br). Acesso: 15/07/2016.

- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rivault, C.; Durier, V. 2004. Homing in German cockroaches, *Blattella germanica* (L.) (Insecta: Dictyoptera): Multi-channelled orientation cues. *Ethology*, 110: 761-777.
- Rodrigues, P.A.P.; Oliveira, P.S. 2014. Visual navigation in the Neotropical ant *Odontomachus hastatus* (Formicidae, Ponerinae), a predominantly nocturnal, canopy-dwelling predator of the Atlantic rainforest. *Behavioural Processes*, 109(2014): 48-57.
- Schultheiss, P.; Wystrach, A.; Schwarz, S.; Tack, A.; Delor, J.; Nooten, S. S.; Bibost, A.; Freas, C.A.; Cheng, K. 2016. Crucial role of ultraviolet light for desert ants in determining direction from the terrestrial panorama. *Animal Behaviour*, 115(2016): 19e28.
- Seidl, T. 2008. *Insect navigation and path finding*.
- Shashar, N.; Hanlon, R.T.; Petz, A.D. 1998. Polarization vision helps detect transparent prey. *Nature*, 393: 222-223.
- Shettleworth, S.J. 1998. *Cognition, evolution and behavior*. Oxford: Oxford University Press, Oxford.
- Shettleworth, S.J. 2010. *Cognition, evolution, and behavior*. 2nd Edition, Oxford University Press, Oxford.
- Sommer, S.; Wehner, R. 2005. Vector Navigation in Desert Ants, *Cataglyphis Fortis*: Celestial Compass Cues are Essential for the Proper Use of Distance Information. *Die Naturwissenschaften*. 92: 468-471.
- Torsten H.; Frank, B.; Peter, W. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3): 346--363.
- Wehner, R. 2003. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *J Comp Physiol, A* 189: 579-588.
- Wehner, R.; Müller, M. 2006. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 12575-12579.
- Wehner, R.; Muller, M. 2006. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103: 12575-9.

- Wehner, R.; Raber, F. 1979. Visual spatial memory in desert ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). *Experientia*, 35: 1569–71.
- Wehner, R.; Meier, C.; Zollikofer, C. 2004. The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecol. Entomol*, 29: 240-250.
- Wehner, R.; Michel, B.; Antonsen, P. 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol.* 199: 129-140
- Wessnitzer, J.; Mangan, M.; Webb, B. 2008. Place memory in crickets. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275: 915-21.
- Wittlinger, M.; Wehner, R.; Wolf, H. 2006. The ant odometer: stepping on stilts and stumps. *Science*, 312:1965-1967.
- Wolf, H.; Wehner, R. 2000. Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants. *J. Exp. Biol.* 203: 857-868.
- Wystrach A.; Beugnon, G. 2009. Ants learn geometry and feature. *Curr Biol* 19: 61–66.
- Wystrach, A.; Graham, P. 2012. What can we learn from studies of insect navigation? *Anim. Behav.* 84: 13-20.
- Wystrach, A.; Schwarz, S.; Schultheiss, P.; Beugnon, G.; Cheng, K. 2011. Views, landmarks, and routes: how do desert ants negotiate an obstacle course? *J. Comp. Physiol. A*, 197: 167-179.
- Wystrach, A.; Graham, P. 2012. What can we learn from studies of insect navigation?. *Animal Behaviour*, 84.
- Zeil, J. 2012. Visual homing: An insect perspective. *Current opinion in neurobiology*, 22: 285-93.
- Zeil, J.; Hoffmann, M. I.; Chahl, J.S. 2003. Catchment areas of panoramic images in outdoor scenes. *J. Opt. Soc. Am. A*, 20: 450-469.

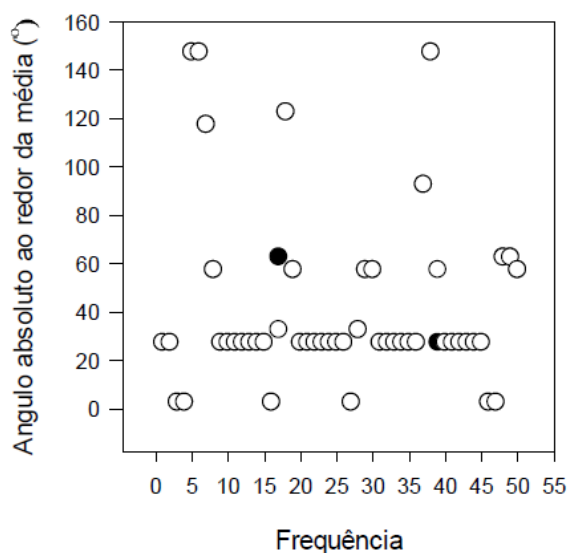
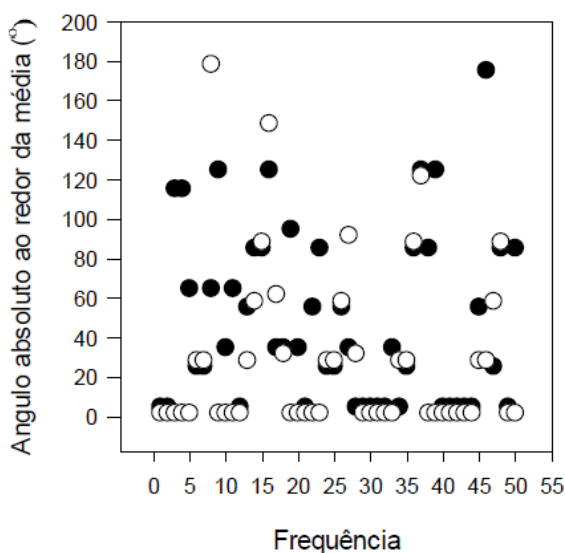
8. APÊNDICES

APÊNDICE A - Gráficos da distribuição da concentração ao redor da média (μ) entre 15 cm e 30 cm, e durante a primeira e última visitas. Dados representam o valor absoluto do ângulo de cada indivíduo, em relação à média do grupo (μ), (absoluto (ângulo do indivíduo - μ)). Observa-se as diferenças na dispersão (*scatter*) das formigas durante a última visita em ambas distancias de 15 e 30 cm, indicando uma melhora na performance ao longo do tempo.

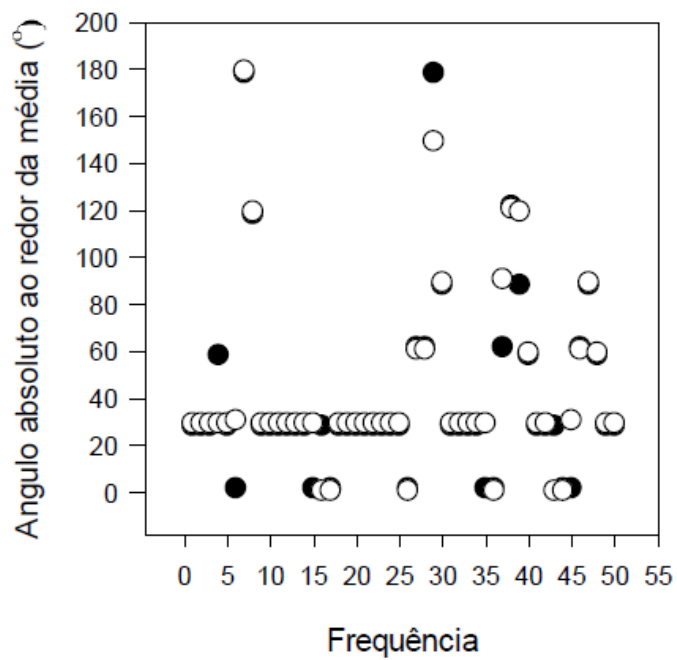
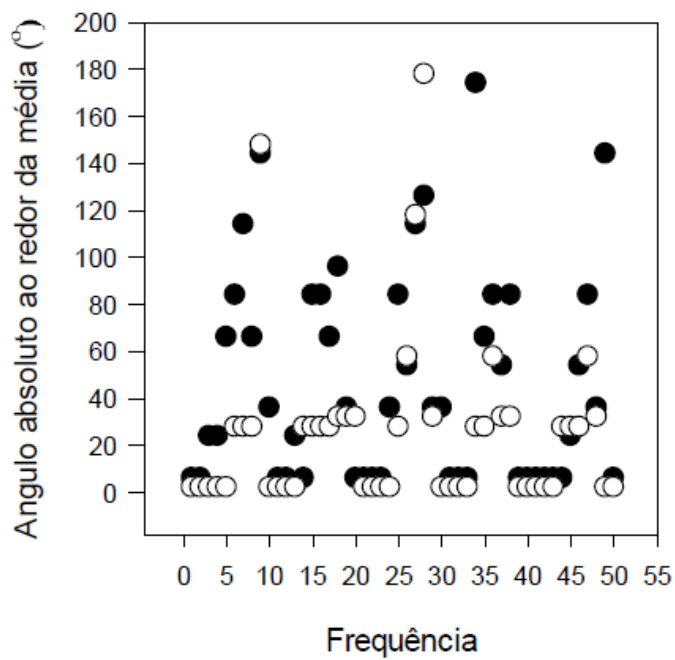
Primeria visita

Última visita

Controle



Bloqueio de Dossel



Parede de 10 cm

