

MAIRON GIOVANI BASTOS LIMA

ECOLOGIA DO FORRAGEAMENTO DA FORMIGA
Acromyrmex balzani (Hymenoptera: Formicidae)

Monografia apresentada à
disciplina de Estágio em Zoologia
(BZ027) como requisito parcial à
conclusão do curso de Ciências
Biológicas, Setor de Ciências Biológicas,
Universidade Federal do Paraná

Orientador: Walter A. P. Boeger

Co-orientador: Márcio R. Pie

Curitiba
2004

Dedico este trabalho a tudo que me inspirou coragem, a todas as lições de sabedoria, e em especial a todos os verdadeiros e eternos amigos que me ajudaram a chegar até este ponto desta saga.

AGRADECIMENTOS

A todas as boas pessoas que conheci durante a vida e que me acrescentaram algo na trajetória. A todos que contribuíram para a minha formação profissional atuando para que minha caminhada me trouxesse até aqui. Em especial, agradeço aos amigos:

Jesus, Jorge e Francisco,
pela proteção e pela luz.

Leonor, Stella, Adry e Elizabeth
pela instrução, pelo acompanhamento e pelo incentivo.

Nelson, Rodrigo, Raphael, Kleber, William e Reginaldo
pela amizade e essencial colaboração na trajetória deste curso.

Márcio,
pela participação e instrução constantes durante o ano de 2004.

Arlindo e Manoel,
pelo fundamental auxílio e pelas instruções sempre pertinentes que me mantiveram neste caminho.

“O maior de todos os melhoramentos nos poderes produtivos do trabalho, e de grande parte da habilidade, destreza, e julgamento com o qual é direcionado, ou aplicado, parece ter sido os efeitos da divisão de trabalho”

Adam Smith

Wealth of Nations, 1776

SUMÁRIO

1. Introdução.....	9
2. Metodologia.....	15
2.1. A espécie estudada.....	15
2.2. Local e Período de estudo.....	16
2.3. Padrão de Atividades.....	16
2.4. Ajuste de tamanho entre cargas e operárias.....	17
3. Resultados.....	18
4. Discussão.....	26
Referências.....	29

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Tabela 1.....	19
Tabela 2.....	23
Figura 1	11
Figura 2	14
Figura 3	20
Figura 4	21
Figura 5	21
Figura 6	24
Figura 7	25

RESUMO

Colônias de formigas cortadeiras apresentam uma das mais complexas estruturas sociais conhecidas entre os animais. Grande parte dessa complexidade é consequência de suas elaboradas estratégias de forrageamento, as quais envolvem padrões intrincados de divisão de trabalho baseados em variação de tamanho entre operárias. Uma ferramenta importante para entender como essas estratégias evoluíram é o estudo de espécies com vários níveis de organização social. O gênero *Acromyrmex* apresenta um nível intermediário de complexidade dentre outras linhagens de formigas cortadeiras, o que as torna um alvo importante para o estudo da evolução de organização social. No presente trabalho foram estudados vários aspectos da ecologia de forrageamento de *Acromyrmex balzani*, uma das espécies de formigas cortadeiras especializadas em gramíneas, como o seu ritmo diário de atividade e o ajuste entre o tamanho de operárias forrageadoras e a massa de suas respectivas cargas. O período de atividade observado em *Ac. balzani* foi principalmente noturno e crepuscular, estendendo-se desde o final da tarde (17h) até o início da manhã (9h). Foi detectada uma relação significativa entre o tamanho da operária e a massa de sua carga em formigas coletadas em diferentes pontos de sua trilha de forrageamento. Essa associação mostrou-se presente independentemente da colônia de origem e de sua proximidade em relação ao ninho. Contudo, esse ajuste foi fraco ($R^2 \ll 0,2$), sugerindo a ausência de uma otimização fina nele, ao contrário do que é observado em espécies mais derivadas como no gênero *Atta*. Finalmente, uma porção considerável das operárias retornando ao ninho era consistentemente desprovida de carga, um fenômeno que até o momento não recebeu atenção em estudos prévios de ecologia de Attini. O presente trabalho ilustra a utilidade do estudo de espécies de organização social intermediária para o entendimento da evolução de estratégias de forrageamento em formigas cortadeiras.

ABSTRACT

Colonies of the leaf-cutting ants display some of the most complex social structures known in animals. Much of this complexity is a consequence of their elaborate foraging strategies, which include intricate patterns of division of labor based on size variation among workers. An important tool to understand how these strategies evolved is the study of the species with different levels of social organization. The genus *Acromyrmex* has an intermediate level of complexity among others lineages of leaf-cutting ants, which makes them an important target to the study of the evolution of social organization. In this study were investigate several aspects of the foraging ecology of *Acromyrmex balzani* – a grass specialist – such as its daily activity rhythm and the matching between size of the foraging worker and the mass of its burden. The activity period observed in *Acromyrmex balzani* was mainly nocturnal and crepuscular, extending from the end of the afternoon (5 p.m.) to the beginning of the morning (9 a.m.). A statistically significant relationship was detected between the size of the worker and its burden in ants collected on different places of its foraging track. This association was present regardless of the source colony and the distance from the nest. However, this size-matching was weak ($R^2 \gg 0,2$), suggesting the absence of a fine optimization, contrary to what is observed in more derived species, such as *Atta* genus. Finally, a considerable portion of the workers returning to the nest was without burden, a phenomenon that has been overlooked in previous studies of the Attini ecology. The present work illustrates the utility of the study with species of an intermediate level of social organization to understand the evolution of the foraging strategies in leaf-cutting ants.

1) Introdução

Dentre os mais fascinantes seres vivos que compreendem a biosfera estão os insetos sociais, organismos minúsculos, mas que se equiparam ou até superam muitos outros grandes organismos em termos de importância para um ecossistema. Suas colônias representam um papel ecológico significativo na maior parte dos ambientes terrestres, especialmente na abundância de suas populações (Wilson, 1971). Alguns autores consideram que, em termos de biomassa, três quartos da fauna da floresta amazônica de terra firme são compostas de cupins e formigas, o que representa aproximadamente 10 milhões de indivíduos por hectare (Fittkau e Klinge, 1973; Beck, 1971).

Além do seu reconhecido papel ecológico, insetos sociais representam um dos mais complexos sistemas de organização social conhecidos. O intrincado funcionamento de suas colônias comumente é comparado a um "superorganismo", onde conjuntos de operárias são distintos de acordo com sua função. O rei desempenha um papel análogo às gônadas deste superorganismo, monopolizando as atividades reprodutivas da colônia (Wilson, 1971). As operárias constituem a função somática do superorganismo, sendo responsáveis pela construção, manutenção e defesa da colônia, além da criação de imaturos e do forrageamento. Essas tarefas podem ser ainda divididas entre grupos de operárias. A forma mais comum de divisão de trabalho na casta operária é aquela baseada na idade, também conhecida como polietismo etário, em que operárias mais jovens são responsáveis pela criação de imaturos e a manutenção do ninho, enquanto que operárias mais

velhas realizam o forrageamento e a defesa da colônia. Em algumas linhagens de formigas houve a evolução de um grau mais elaborado de divisão de trabalho, em que operárias diferem em suas morfologias e desempenham papéis mais específicos (Hölldobler e Wilson, 1990). Esse modo de divisão de trabalho é conhecido como polietismo físico. Acredita-se que ambos os tipos de polietismo têm seu valor adaptativo por aumentar a eficiência ao nível da colônia (Oster e Wilson, 1978), embora a forma em que este objetivo é realizado seja ainda pouco conhecida.

As formigas possuem a maior abundância entre insetos sociais, podendo ser encontradas em praticamente qualquer ambiente terrestre fora dos círculos polares da Terra, sejam eles continentais ou insulares (Wilson, 1971). Além disso, elas são os insetos sociais de maior diversidade no que diz respeito ao nicho, ocupando os mais variados ambientes e apresentando as mais distintas dietas, o que lhes permitiu viver em vários ecossistemas e lhes garantiu grande sucesso ecológico.

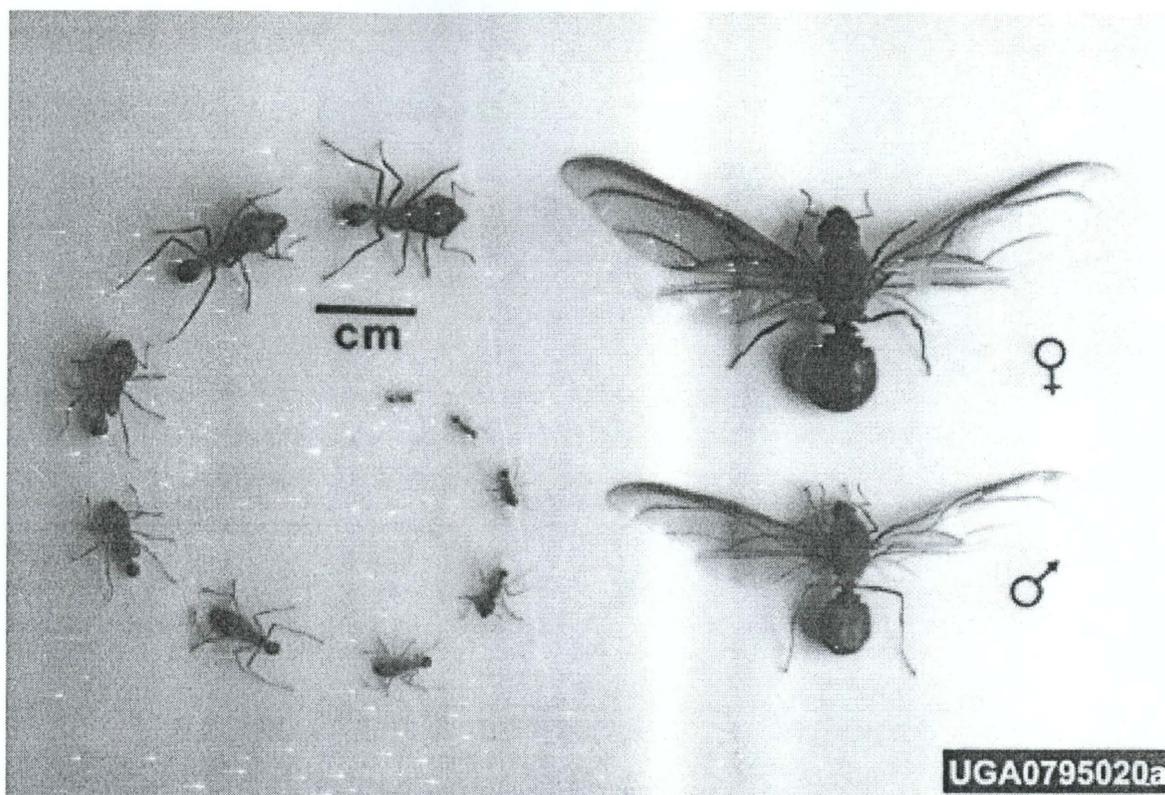


Figura 1. Variação morfológica existente entre operárias de formigas cortadeiras do gênero *Atta*. Fonte: <http://www.forestryimages.org>

Em meio aos grupos de formigas, talvez as que mais chamem a atenção sejam aquelas da tribo Attini, também conhecidas comumente como saúvas. Elas são exclusivas do Novo Mundo, sendo típicas das florestas das Américas Central e do Sul, compreendendo mais de 10 gêneros e 200 espécies (Wilson, 1971). Estas formigas criam fungos como alimento no interior de suas colônias, e para alimentá-los coletam material vegetal, normalmente folhas, flores ou sementes.

Estes organismos com um processo de forrageamento intenso e tão coordenado certamente fazem jus à importância ecológica que lhes é atribuída. As saúvas são consideradas o maior herbívoro dos ambientes onde vivem, pois o “superorganismo” que constituem realiza um consumo de matéria vegetal

superior ao de qualquer um dos seus competidores (Hölldobler e Wilson, 1990). Além do seu papel nas comunidades em que se inserem e no solo onde constroem seus ninhos, as saúvas têm também uma importância econômica, no que se refere à interferência entre as suas atividades e as das sociedades humanas. Saúvas representam um grande perigo para a agricultura e a silvicultura, visto que em pouco tempo são capazes de dizimar plantações e conseqüentemente causar prejuízos significativos aos agricultores (Wilson, 1971; Cherrett, 1986; Fowler, 1986).

As saúvas são um grupo muito derivado e que apresentam uma organização social bastante complexa, mesmo quando comparada a outros insetos sociais. Grande parte dessa complexidade se deve ao seu engenhoso processo de forrageamento, que inclui operárias especializadas e tarefas específicas, muitas vezes restritas a um certo grupo de indivíduos. Para a economia de uma colônia de saúvas, a obtenção do alimento a ser usado para criar os fungos dos quais se alimentam é provavelmente a peça mais importante. É definido como forrageamento a coleta e o transporte de material vegetal até o ninho, e neste processo a divisão de trabalho mostra ter fundamental importância (Anderson e Ratniecks, 2000). Estes indivíduos forrageiam através de trilhas que podem alcançar centenas de metros de comprimento, ligando o ninho a uma fonte de alimento. Nesta atividade, as operárias podem ser divididas em dois grupos principais, as cortadoras e as transportadoras. As forrageadoras saem em grande número pela trilha, se dirigindo à fonte de alimento, que é cortado em fragmentos e trazido pelas formigas através deste mesmo caminho.

Tanto as formigas envolvidas com o processo de forrageamento quanto os fragmentos transportados apresentam variação no tamanho. É comum que a formiga transportadora não seja a mesma cortadora, o que significa que ela não cortará o fragmento que irá carregar – embora isto possa acontecer. Portanto, não haverá necessariamente uma adequação entre os tamanhos da transportadora e da carga transportada. No entanto, para que o transporte se dê com uma maior velocidade e eficiência, isso se faz necessário, e é comumente visto nos grupos mais derivados, como em *Atta*, podendo ser visto também em *Acromyrmex* (Hölldobler e Wilson, 1990; Röschard e Roces, 2003)

Esse ajuste de tamanho entre as operárias e suas cargas tem efeitos significativos na locomoção dos indivíduos que estão transportando a carga, visto que, como é intuitivo imaginar, operárias maiores, dotadas de maior força, terão mais facilidade em carregar fragmentos mais pesados do que as operárias menores. Uma maior eficiência neste processo de transporte acarretará num melhor desempenho de forrageamento por parte de toda a colônia (Oster e Wilson, 1978).

Foi visto que a adequação de tamanho entre a operária e a carga é importante para uma maior eficiência, mas também foi visto que é comum que as transportadoras não cortem o fragmento que irão carregar. Assim sendo, as formigas transportadoras escolherão os fragmentos mais adequados para si, dentre aqueles que foram cortados junto à fonte de alimento. Há também, em algumas espécies, uma transferência direta de fragmentos entre as transportadoras, de modo que um fragmento é transportado por várias operárias diferentes na sua trajetória até o ninho (Anderson e Jadin, 2001). Estas formigas formam uma verdadeira “cadeia de transporte”, de modo que o

fragmento vai sendo passado para uma operária cujo tamanho é cada vez mais adequado ao tamanho do fragmento, o que proporciona uma otimização cada vez maior no transporte de alimento através da trilha até o ninho (Fig 2). Esta cadeia de transporte que existe em algumas espécies mostra o quanto o processo de forrageamento pode ser complexo nas saúvas, revelando assim a importância da divisão de trabalho e da cooperação entre os indivíduos de uma colônia.

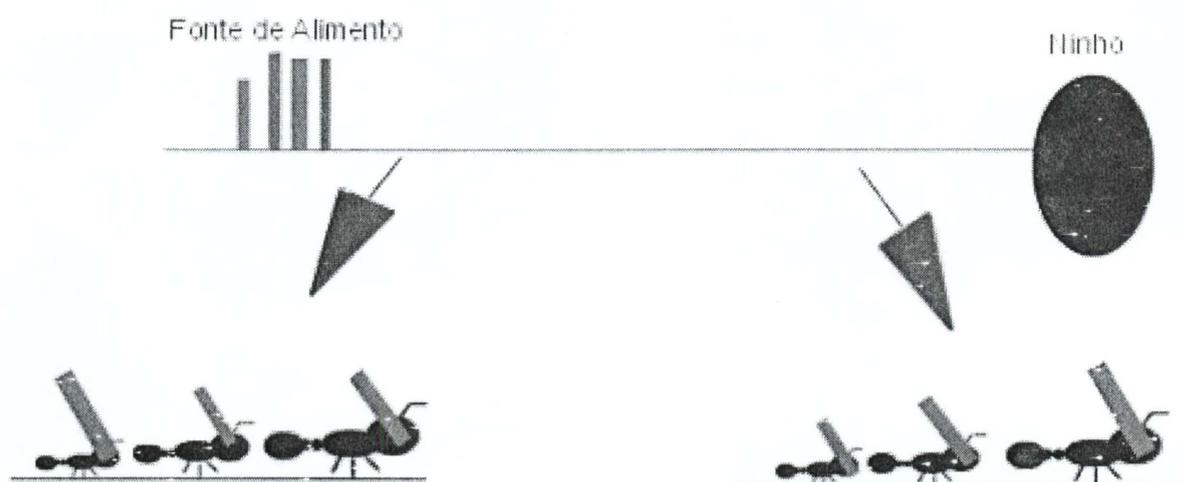


Figura 2. Otimização no transporte do alimento desde a fonte até o ninho, pois operárias pequenas levam cargas pequenas e as maiores levam cargas maiores.

No gênero *Acromyrmex* temos colônias menores e indivíduos com um grau de polimorfismo menos pronunciado, o que torna estas espécies ideais para se entender o desenvolvimento dos comportamentos descritos acima. Trata-se de um grupo relativamente pouco estudado, uma vez que a grande maioria dos trabalhos feitos com forrageamento de saúvas é referente a espécies do gênero *Atta*, e mesmo neste, a maior parte dos trabalhos feitos envolve formigas que utilizam dicotiledôneas para criar os fungos, de modo que pouco é estudado sobre as que usam gramíneas. Isto torna o estudo de

Acromyrmex uma ferramenta importante, não apenas para compreender o forrageamento destas formigas, como também para compreendermos como estes comportamentos complexamente coordenados se originaram e evoluíram.

Este estudo teve como foco a organização de forrageamento em *Acromyrmex balzani*, investigando seus vários aspectos e procurando compreender seu complexo funcionamento. Especificamente, os objetivos deste trabalho foram: (1) estudar o padrão diário de forrageamento; (2) testar a existência de ajustes entre os tamanhos de operárias e suas cargas; (3) avaliar a variação deste possível grau de ajuste de acordo com a distância do ninho.

2) Metodologia

2.1) A espécie estudada

A espécie estudada é *Acromyrmex balzani* (Emery, 1890), restrita ao território ao sul da Amazônia, incluindo uma porção significativa do Brasil, especialmente seu centro-sul (Fowler, 1988). As operárias menores deste grupo costumam ser facilmente confundidas com as de outras espécies, que vivem mais a oeste da América do Sul; por isso, é comum levar-se mais em conta características das operárias maiores, que tendem a apresentar olhos pouco salientes, espinhos dorsais no pronoto – eretos ou angulosos – e uma crista visível no mesonoto. A espécie foi descrita ainda no século XIX, quando o gênero *Acromyrmex* ainda era considerado parte do grupo *Atta* (Emery, 1890). Observações preliminares indicaram uma dieta baseada principalmente

em gramíneas e pétalas de flores, que eram transportadas pelas operárias através das trilhas até o ninho.

2.2) Local e período de estudo

O presente estudo foi realizado durante os meses de setembro e outubro de 2004. As formigas nele utilizadas foram coletadas num gramado do Centro Politécnico, campus da Universidade Federal do Paraná, nos meses de agosto e setembro de 2004. Os ninhos, construídos no subterrâneo com a terra e algum folhigo (às vezes formando um pequeno monte) na superfície, se localizam num solo com alta capacidade de absorção de água e forrado por gramíneas e arbustos na sua maior parte. Foram três as colônias selecionadas para observação neste estudo, estando distantes mais de 10 m umas das outras.

2.3) Padrão de Atividades

Para o estudo do padrão diário de forrageamento, foram feitas observações de hora em hora por um período de 24h. A cada hora era observado o tráfego na trilha de cada uma das colônias, e contado o número de indivíduos indo, vindo com carga, e vindo sem carga ao longo de 5 minutos. Eram também coletadas 20 operárias a cada hora (10 de cada colônia) para estudo da variação de tamanho durante o período de atividade. Das três colônias escolhidas, uma não apresentou sinais de trabalho, e por isso foram coletados indivíduos apenas das outras duas colônias. Os dados obtidos nestas observações foram registrados e submetidos a análises estatísticas, cujos resultados serão abordados a seguir.

2.4) Ajuste de tamanho entre operárias e cargas

As formigas foram coletadas em quatro pontos distintos da trilha de cada uma das três colônias sob estudo, em horas variadas da manhã e da tarde – coletas noturnas foram feitas apenas para o estudo do padrão diário de forrageamento. Se há um ajuste entre o tamanho de operárias e suas respectivas cargas, é esperado que se encontre uma associação positiva entre essas duas variáveis. Essa hipótese foi testada no presente estudo através de regressão linear (Sokal e Rohlf, 1990). Além da presença de ajuste entre operárias e cargas, foi também testada a hipótese de que o nível deste ajuste varie ao longo da trilha. Esse fenômeno seria causado por transferências de cargas entre operárias. Por exemplo, se uma operária junto à fonte de alimento escolher um fragmento de folha que não seja ideal para o seu tamanho de corpo, isso poderia reduzir a eficiência do forrageamento ao nível da colônia. Contudo, ao retornar ao ninho, essa operária poderia localizar ao longo da trilha outra operária cujo tamanho de corpo fosse mais apropriado à carga e a essa transferi-la. Com isso, o grau de ajuste entre operárias e suas cargas aumentaria ao longo da trilha em direção ao ninho. Se essa hipótese se aplica a *Acromyrmex balzani*, é esperado que as regressões descrevendo o ajuste entre tamanhos de operárias e suas respectivas cargas, em particular seus coeficientes de determinação (Sokal e Rohlf, 1990), sejam quantitativamente diferentes ao comparar pontos de coleta a várias distâncias do ninho.

Esta coleta se deu com o uso de pinça e frascos Eppendorf®, onde foram colocadas as operárias com suas respectivas cargas, para mensuração posterior. As formigas foram sacrificadas em álcool, e em seguida suas cabeças foram destacadas do restante do corpo para terem medida a sua largura. As cargas foram pesadas em balança de alta precisão, e os valores dessas duas medições foram registrados para análise. Tomou-se o cuidado de pesar estas cargas no máximo duas horas após a coleta, para evitar mudanças na sua massa por dessecação.

3) Resultados

O padrão de atividades de *Acromyrmex balzani* observado durante este estudo foi principalmente noturno (Fig. 3). Houve fluxo nas trilhas e transporte de material desde o fim da tarde (por volta das 17h) até meados da manhã seguinte (por volta das 9h), passando por todo o período da noite, sem interrupções. Durante a maior parte do dia as trilhas ficam vazias, sem sinal de atividade por parte das formigas. Foi visto que há um pico no número de formigas saindo do ninho no início da noite, e que este número tende a se tornar menor com o passar das horas, até o fim deste forrageamento. O número de operárias retornando começa a crescer poucas horas depois deste pico, e oscila até superar o número de formigas saindo para forragear. Curiosamente, uma fração considerável do número de operárias retornando ao ninho não possuía carga, mesmo durante as horas iniciais de atividade. Analisando-se estes valores em termos de proporção, percebe-se que há um aumento no número de formigas voltando sem carga conforme diminui o

número de formigas saindo para forragear, o que pode ser visto mais facilmente nas últimas horas de forrageamento (Fig. 4)

Também foi verificado se havia diferença na média de largura da cabeça das formigas observadas nas várias horas de forrageamento, e observou-se que o tamanho médio das operárias saindo do ninho diminui durante o período de forrageamento (Fig. 5), sendo que esta tendência é estatisticamente significativa. ($r = -0,8228$, $p = 0,00009$; tamanho da operária = $0,190 - 0,002 \cdot \text{tempo}$)

Tabela 1. Diminuição do tamanho das operárias de *Acromyrmex balzani* ao longo do tempo

	observado		
	r	P	y
Colônia 1	-0,4799	0,0600	$0,185 - 0,001 \cdot x$
Colônia 2	-0,7594	0,0006	$0,194 - 0,002 \cdot x$
Colônias 1 e 2 combinadas	-0,8228	0,00009	$0,190 - 0,002 \cdot x$

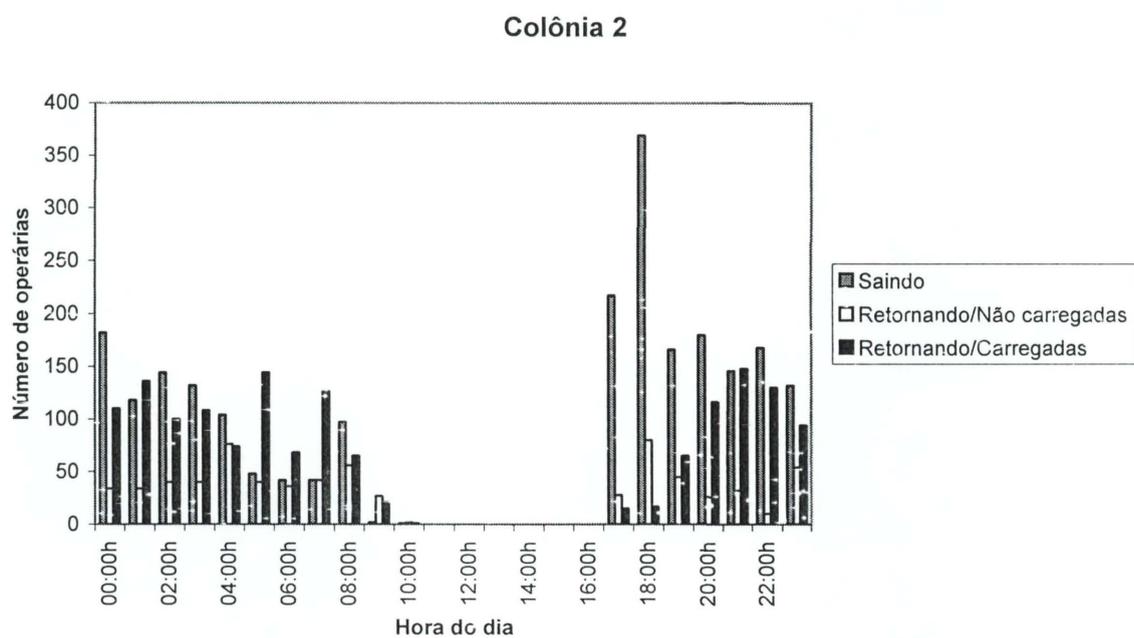
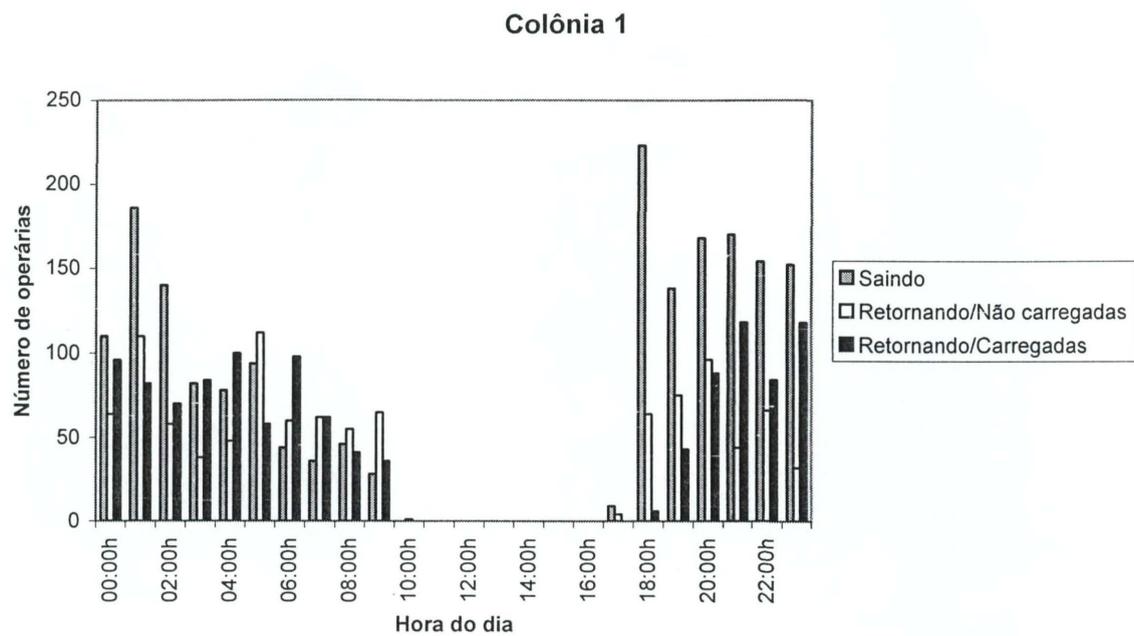


Figura 3. Padrão de atividades das duas colônias estudadas de *Ac. balzani*

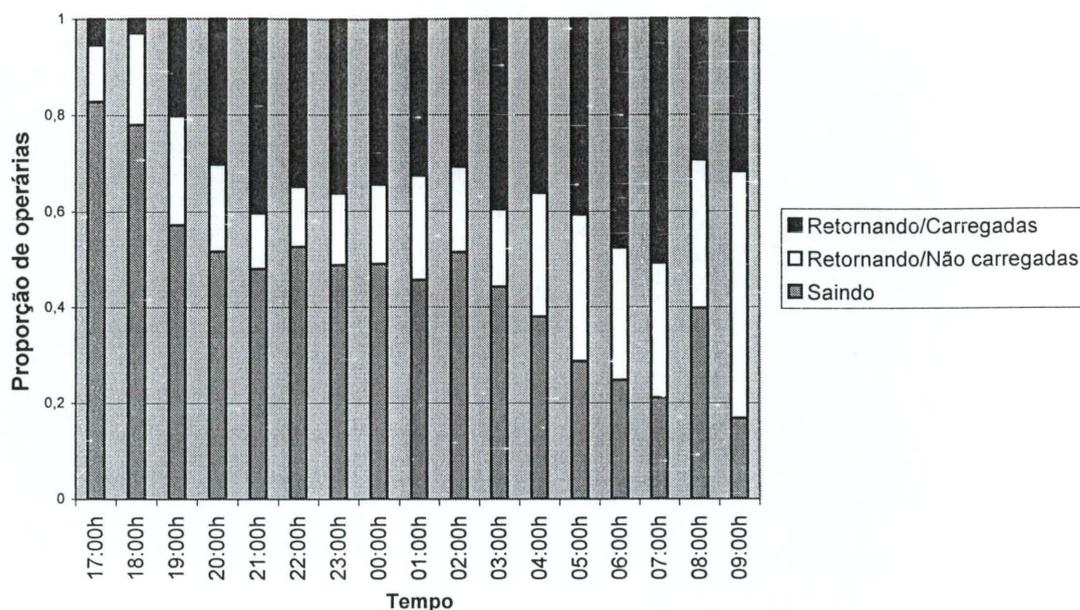


Figura 4. Proporção de operárias saindo e retornando na trilha no período observado de 24h

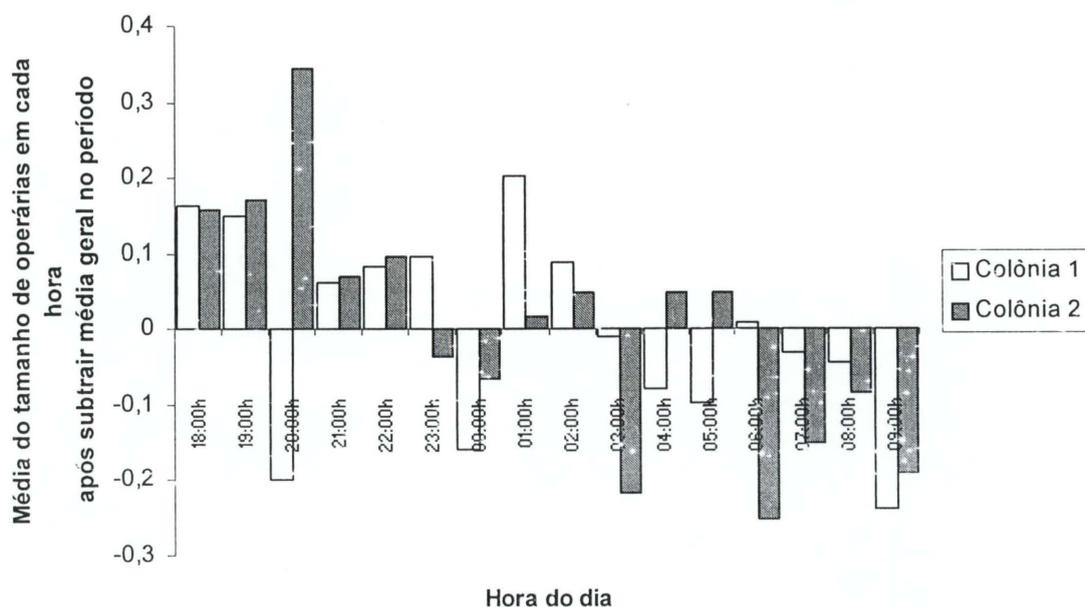


Figura 5. Variações na média da largura da cabeça das operárias de *Acromyrmex baizani* ao longo do período observado de 24h. A média do tamanho das operárias (1,73 mm em ambas as colônias) foi subtraída dos valores brutos para facilitar a visualização. Apesar dos resultados serem idênticos (escalonamento simples), os resultados das análises estatísticas foram baseados em valores brutos.

Uma comparação entre o tamanho de corpo e as respectivas cargas de transportadoras de *Acromyrmex balzani* confirmou a existência de uma associação positiva entre essas variáveis (Tabela 2). Isso demonstra que cargas mais pesadas tendem a ser transportadas por formigas maiores, e formigas menores transportam cargas mais leves. Contudo, a hipótese do aumento no ajuste em relação à distância do ninho não foi confirmada em *Acromyrmex balzani* (Fig 6a-c). Esse resultado foi confirmado pela observação de que, quando regressões foram realizadas separadamente para cada ponto na trilha, os seus respectivos coeficientes de determinação não variaram de forma consistente (Fig 6d).

Uma análise conjunta de todas as operárias medidas permitiu avaliar o grau de polimorfismo na casta operária de *Acromyrmex balzani*. Viu-se que a maior parte das operárias tem largura de cabeça de aproximadamente 1,6 mm (N= 1000 operárias), e que formigas que apresentam valores diferentes deste são proporcionalmente mais raras, de modo que não foi encontrado nenhum indivíduo com cabeça mais larga que 2,6 mm nem mais estreita que 1,0 mm (Fig. 7). Foram feitas coletas adicionais de operárias que estavam cortando material na fonte de alimento, o qual seria transportado ao ninho por outras operárias. Com isso foi possível avaliar se existe algum grau de especialização morfológica destas operárias. Essa hipótese foi confirmada, já que cortadoras eram em média 83 % maiores do que as operárias coletadas na trilha (média = 2.32, D.P. = 0.0123, N = 30 operárias).

Tabela 2. Associação entre as variáveis tamanho do corpo e massa da carga em operárias observadas de *Acromyrmex balzani*

<i>Trilha</i>	<i>Posição</i>	<i>Equação</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
A	1	Peso = -0,0005+0,276*x	0,3132	0,0268
A	2	Peso = 0,0004+0,0308*x	0,2886	0,0421
A	3	Peso = 0,0003+0,0242*x	0,3531	0,0119
A	4	Peso = 0,0013+0,0365*x	0,3919	0,0049
A	combinados	Peso = 0,00001+0,0269*x	0,2907	0,00002
B	1	Peso = 0,0325+0,2255*x	0,3700	0,0687
B	2	Peso = 0,0583+0,383*x	0,7350	0,00003
B	3	Peso = 0,0541+0,3573*x	0,6973	0,0001
B	4	Peso = 0,0374+0,2687*x	0,6805	0,0002
B	combinados	Peso = 0,0422+0,2889*x	0,5590	0,000000001
C	1	Peso = 0,0076+0,0722*x	0,2727	0,0003
C	2	Peso = 0,0077+0,0786*x	0,3484	0,000002
C	3	Peso = 0,0133+0,1117*x	0,4667	0,0001
C	4	Peso = 0,0126+0,1121*x	0,3303	0,000008
C	combinados	Peso = 0,0099+0,0916*x	0,3405	0,0001

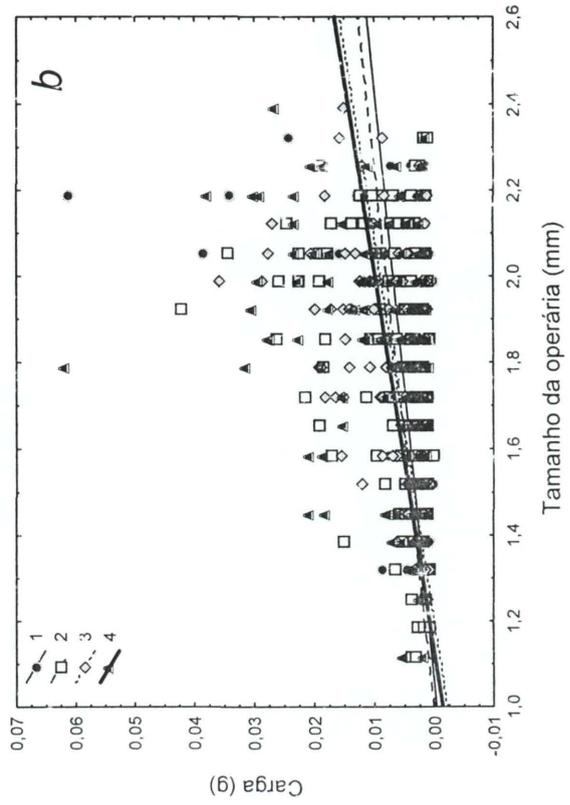
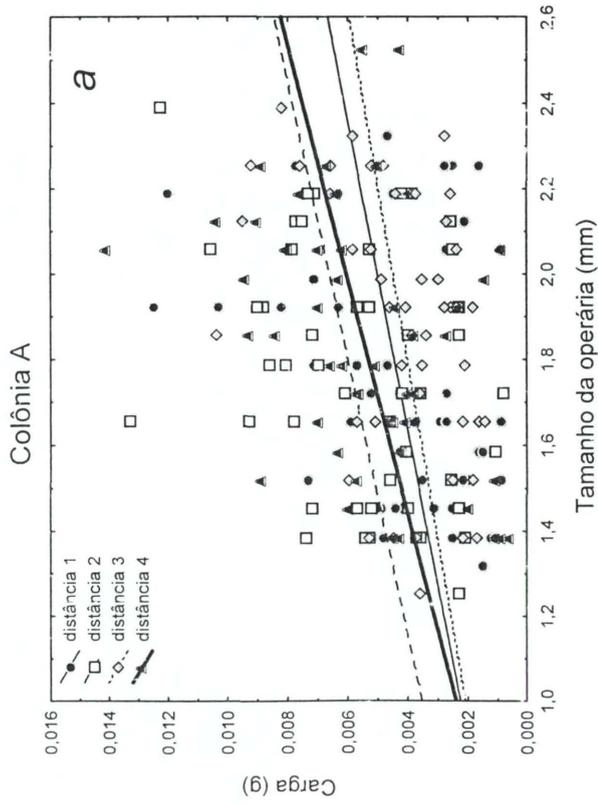
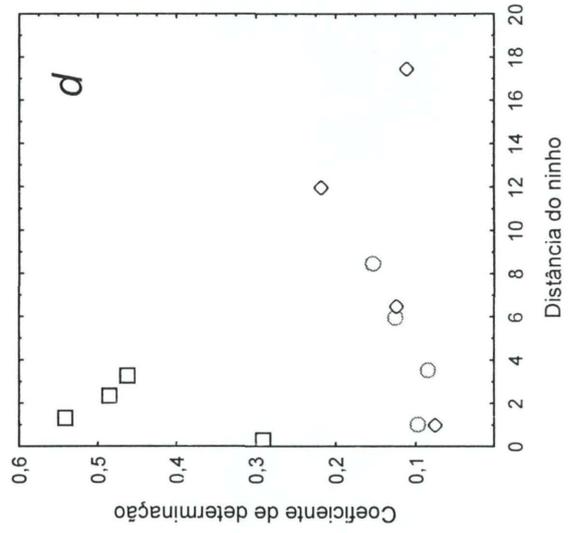
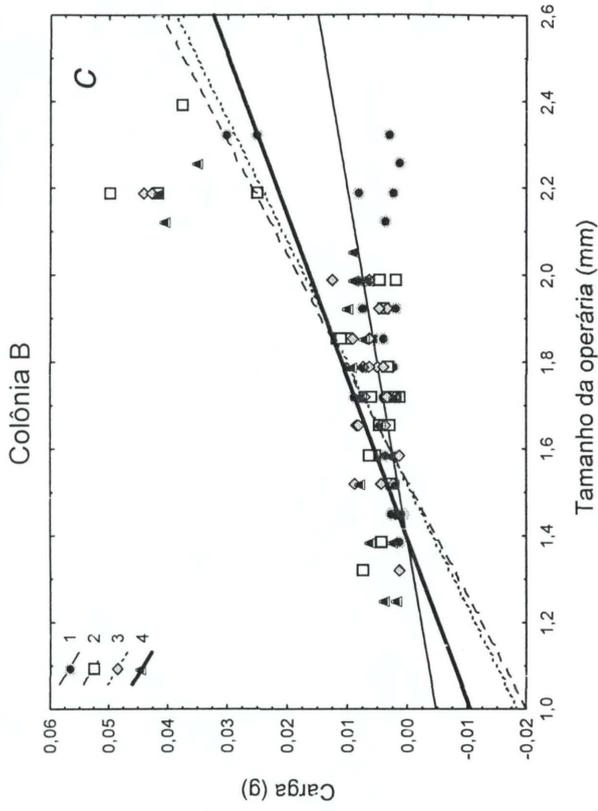


Figura 6. (Página anterior) Relação entre tamanhos de operária de *Acromyrmex balzani* e suas respectivas cargas em três colônias diferentes. Regressões foram realizadas separadamente para cada um dos quatro pontos ao longo da trilha, sendo 1 o mais próximo do ninho e 4 o mais próximo da fonte de alimentos.

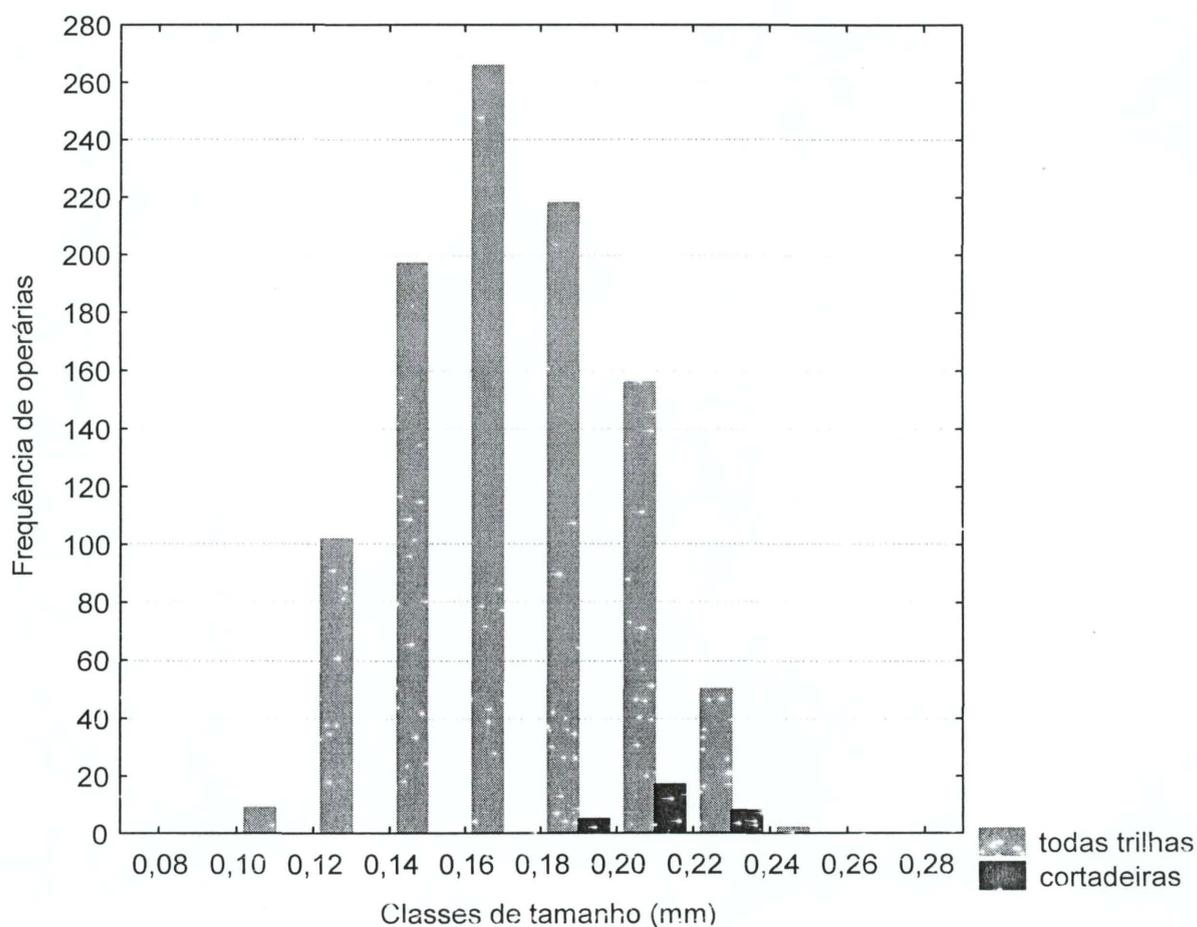


Figura 7. Distribuição de freqüências de tamanhos de forrageadoras de *Acromyrmex balzani* combinando todas as três colônias estudadas.

4) Discussão

Em *Acromyrmex balzani* o período de maior atividade é claramente o noturno, estendendo-se ao começo e ao fim do período diurno. Já que a abundância de alimento não varia ao longo do dia, é possível que a temperatura e a umidade relativa limitem o nível de forrageamento nesta espécie durante o dia, o que é comum em outras formigas (Hölldobler e Wilson, 1990). Essa hipótese é confirmada por observações feitas durante o período de estudo, que indicaram uma extensão da atividade de forrageamento de *Acromyrmex balzani* em dias encobertos, embora esse efeito não tenha sido explicitamente quantificado.

É intuitivo imaginar que é mais vantajoso para as formigas que todas as operárias retornem ao ninho com algum tipo de alimento obtido, mas não é isto que acontece. Uma proporção considerável de operárias retorna ao ninho sem carga durante todo o período de forrageamento. Viu-se que o número dessas operárias que retornam sem carga cresce conforme se reduz o número de indivíduos saindo do ninho. Isto pode significar uma compensação com o objetivo de manter um certo nível de densidade que maximize o fluxo na trilha, o que pode otimizar a velocidade do transporte; ou ainda, pode se tratar de um processo visando ao fortalecimento do sinal químico seguido pelas operárias no percurso. Estudos em andamento poderão testar a validade destas hipóteses em *Acromyrmex balzani*.

O presente estudo mostrou que, assim como em espécies de *Atta* – a exemplo de *Atta colombica* e *Atta cephalotes* (Burd, 2000) – *Acromyrmex*

balzani também apresenta um ajuste de tamanho na relação operária-carga. O resultado disto é uma otimização na velocidade de transporte e conseqüentemente um maior influxo de alimento no ninho em menor tempo (Burd, 2000). Contudo, essa relação foi fraca, o que indica que o valor adaptativo da variação de tamanho entre as operárias em *Acromyrmex balzani* pode estar relacionado a outros aspectos de sua biologia.

Em várias espécies de Attini observou-se um aumento do ajuste de tamanho entre operárias e cargas ao longo da trilha, como em *Atta vollenweideri* (Röschard e Roces 2003) e *Acromyrmex lobicornis* (Quiran e Steibel 2001), provavelmente resultando de uma cadeia de transporte na trilha, onde a carga é passada sempre para um indivíduo mais apto para carregá-la, de modo que o ajuste de tamanho cresce em direção ao ninho (Röschard e Roces 2003). Esse fenômeno não foi detectado em *Ac. balzani*. É interessante notar que a troca de carga também foi raramente observada ao longo do presente estudo, o que pode explicar a constância do grau de ajuste de tamanho entre operárias e cargas ao longo da trilha. É possível que o tempo perdido durante a transferência das cargas entre operárias não justifique o possível aumento na taxa de coleta de material resultante do aumento no ajuste de tamanho. Estudos adicionais que determinem mais precisamente a relação entre velocidade de transporte, tamanho de operárias e tamanho de cargas são, portanto, necessários para entender a raridade da transferência de cargas em *Acromyrmex balzani*.

Os resultados do estudo mostram que, tal como em *Atta laevigata* (Vasconcelos e Cherrett, 1996), as cortadoras são mais robustas que as transportadoras, pois essa maior força pode lhes favorecer em sua atividade,

que envolve um esforço maior que o de transporte. É provável que seja por isso que a média de tamanho das formigas que saem no início do forrageamento é maior, pois cortar os fragmentos vegetais é o primeiro passo para a obtenção de alimento. Estudos posteriores utilizando variações individuais poderão testar esta hipótese medindo a diferença do tempo de forrageamento de operárias e a relação com o tamanho do seu corpo.

O presente estudo exemplifica a utilidade do estudo de espécies de *Attini* menos derivadas e com menor complexidade social no entendimento de estratégias de forrageamento da tribo. Por exemplo, a presença de ajuste de tamanho entre operárias e suas cargas, ao mesmo tempo em que esse ajuste não aumenta em direção à colônia mostra que esses fenômenos podem se apresentar de forma dissociada em diferentes linhagens de *Attini*. Estudos com outras espécies de *Acromyrmex* e um melhor entendimento de suas relações filogenéticas poderão mostrar se a raridade da transferência de carga em *Ac. balzani* é um estado primitivo, ou se representa uma perda secundária devido à pressões evolutivas específicas.

Referências

ANDERSON, C., JADIN, J. L. V. **The adaptive benefit of leaf transfer in *Atta colombica***. Insectes sociaux, Basel, n. 48, pp. 404-405, 2001.

ANDERSON, C., RATNIEKS, F. L. W. **Task partitioning in insect societies: novel situations**. Insectes sociaux, Basel, n. 48, pp. 198-199, 2000.

BECK, L. **Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes**. Amazoniana 3: 69-132, 1971.

BURD, M. **Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes***. Behavioral Ecology 11:125-131, 2000.

CHERRETT, J. M. **The economic importance and control of leaf-cutting ants**. Economic Impact and Control of Social Insects. Praeger, New York, p. 165-192, 1986.

EMERY, C. **Voyage de M.E. Simon au Venezuela**. Formicidae, Ann. Soc. Entomol., 10: 55-76, 1890.

FITTKAU, E.J. e H. KLINGE. **On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem**. Biotropica 5: 2-14, 1973.

FOWLER, H.G. **Taxa of the neotropical grass-cutting ants, *Acromyrmex* (Moellerius) (Hymenoptera: Formicidae: Attini)**. Científica, São Paulo, 1988.

FOWLER, H. G., FORTI, L. C., PEREIRA-DA-SILVA, V., SAES, N. B.
Economics of grass-cutting ants. Fire ants and leaf cutting ants: biology and management. Westview Press, Boulder. p. 18-35, 1986.

HÖLLDOBLER, B. e E.O. WILSON. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge, 1990.

OSTER, G.F. e WILSON, E.O. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton, Princeton university press, 1978.

QUIRAN, E.M. STEIBEL, J.P. ***Acromyrmex lobicornis* emery 1887 body and load weight relationship**. A laboratory experience. *Gayana*. 65(2): 113-118, 2001.

RÖSCHARD J. e ROCES, F. **Cutters, carriers and transport chains: distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri***. *Insectes Sociaux* 50: 237-244, 2003.

RÖSCHARD J. e ROCES, F. **Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest**. *J. Trop Ecol.* 19: 647-563, 2003.

SOKAL, R.R. e ROHLF F. J. **Biometry**. Third edition. WE Freeman, San Francisco, 887 p, 1995.

VASCONCELOS, H.L. e CHERRETT, J. M. **The effect of the wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata***. Entomol Exp Appl 78: 215-220, 1996.

WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Cambridge, Harvard university press, 1971.