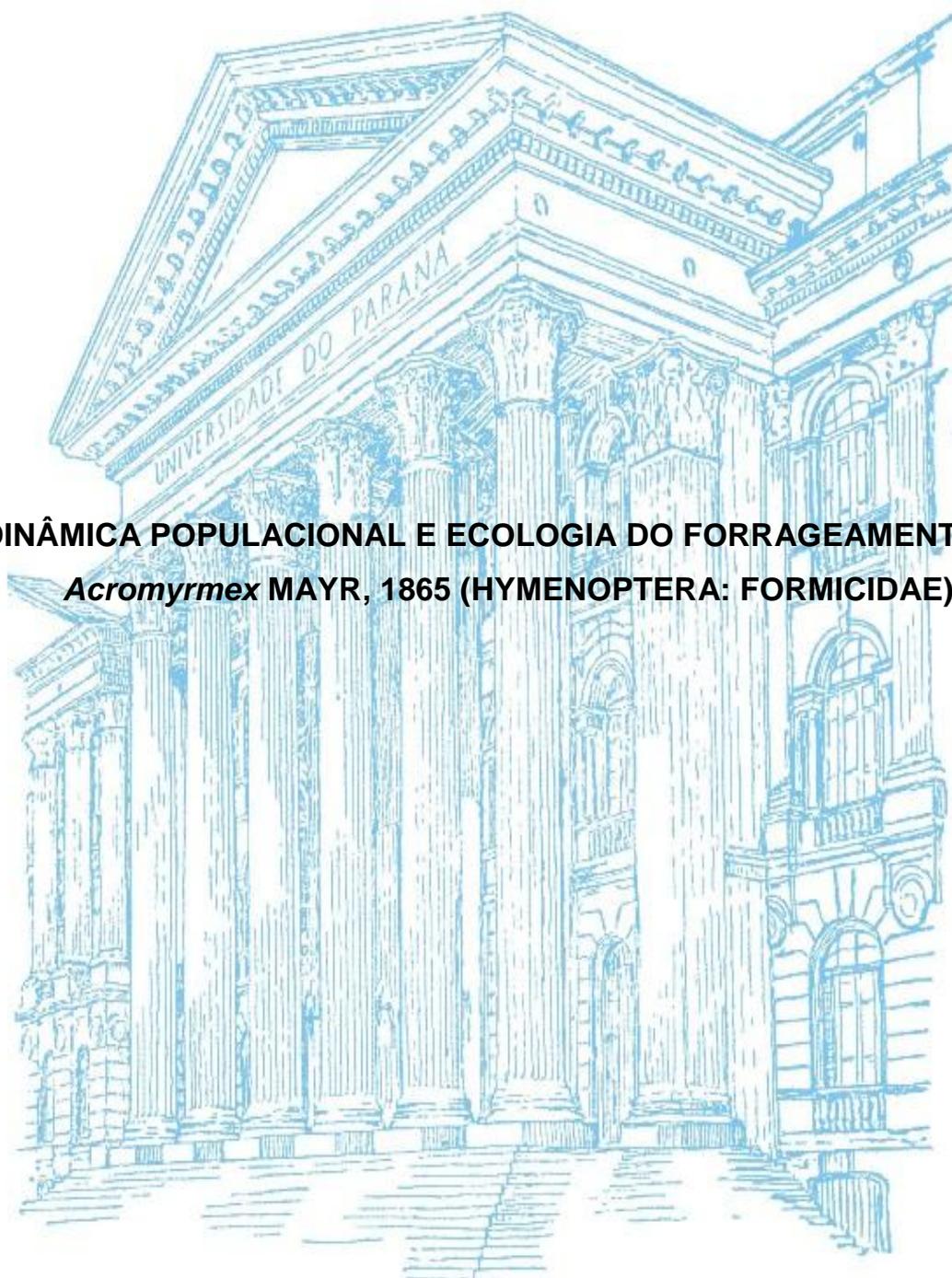


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MARIANE APARECIDA NICKELE

**DINÂMICA POPULACIONAL E ECOLOGIA DO FORRAGEAMENTO DE
Acromyrmex MAYR, 1865 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**



CURITIBA

2013

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MARIANE APARECIDA NICKELE

**DINÂMICA POPULACIONAL E ECOLOGIA DO FORRAGEAMENTO DE
Acromyrmex MAYR, 1865 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas, pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie
Co-Orientadores: Dr. Wilson Reis Filho
Dra. Susete do R. C. Penteado

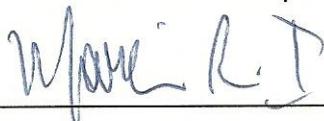
CURITIBA

2013

MARIANE APARECIDA NICKELE

“DINÂMICA POPULACIONAL E ECOLOGIA DO FORRAGEAMENTO DE
Acromyrmex MAYR, 1865 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)”

Tese aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de “Doutor em Ciências”, no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



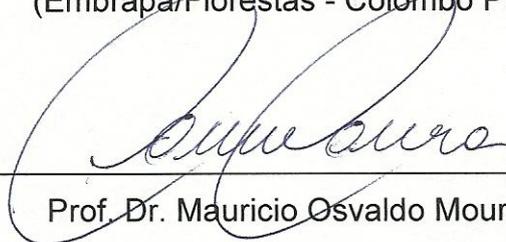
Prof. Dr. Márcio Roberto Pie (Orientador)
(UFPR)



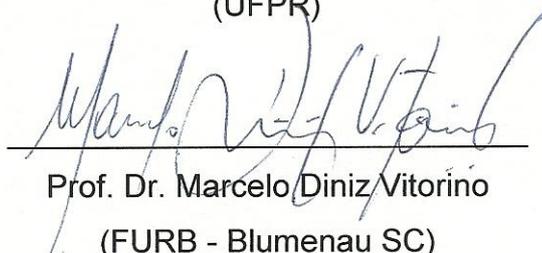
Prof. Dr. Leonardo Martin Bollazzi Sosa
(UDELAR - URUGUAI)



Dr. Edson Tadeu Iede
(Embrapa/Florestas - Colombo PR)



Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura
(UFPR)



Prof. Dr. Marcelo Diniz Vitorino
(FURB - Blumenau SC)

Curitiba, 24 de janeiro de 2013.

DEDICO

À Deus

Aos meus pais Jalvir e Leoni

Às minhas irmãs Mari, Marcela e Bruna

Aos meus queridos sobrinhos Nathália, Vinícius e Matheus

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, pela vida e por sempre estar ao meu lado, guiando e iluminando o meu caminho e as minhas conquistas.

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcio Roberto Pie, da UFPR, pela orientação, pelos ensinamentos, dedicação, apoio e por sua amizade.

Ao meu co-orientador Dr. Wilson Reis Filho, da Epagri/Embrapa Florestas, pela orientação, incentivo, pela imensa dedicação e apoio nas avaliações dos experimentos de campo e por sua amizade.

Ao minha co-orientadora Dr. Susete do Rocio Chiarello Penteadó, da Embrapa Florestas, pela orientação, incentivo, apoio, e por sua amizade.

À Universidade Federal do Paraná e ao Programa de Pós-graduação em Entomologia, pela oportunidade de realização do curso, e a todos os professores, pelos ensinamentos.

À Battistella Florestal, pelo financiamento e cessão das áreas de pesquisa em Rio Negrinho, SC e pela concessão de minha bolsa de estudos, em especial ao Ulisses Ribas Junior, por todo apoio e incentivo. Ao Reinaldo, Ademir, Diego, Acir e a toda equipe de combate à formiga, pelo apoio.

À Rigesa, pelo financiamento e cessão das áreas de pesquisa em São Mateus do Sul, PR. Ao Gerson Bridi, Rubens, Fábio, Adjalma e a toda equipe de combate à formiga, pelo apoio.

À CAPES pela concessão da bolsa durante os dois últimos anos de curso.

À Embrapa Florestas e todos os seus pesquisadores, em especial: ao Dr. Edson Tadeu Iede, pelos valiosos ensinamentos e amizade. Ao Dr Edilson, Dr. Leonardo, Dr. Marcílio, Dra. Dalva e Dr. Guilherme, pela amizade e apoio. Ao técnico Ivan pelo auxílio em algumas avaliações em campo. Às colegas do Laboratório de Entomologia da Embrapa Florestas pelo apoio e amizade.

Aos amigos do Programa de Pós-graduação em Entomologia e aos amigos do Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos, da UFPR, pelo incentivo e amizade.

Às amigas Priscila Strapasson, Elisiane C. de Queiroz e Mila F. de O. Martins pelo auxílio em algumas etapas dos experimentos de campo e pela amizade.

Ao Rosmar A. de Conto pelo auxílio nas coletas de ninhos e por sua amizade.

À Stela de Almeida Soares pelos momentos de descontração e por sua amizade.

Aos membros da banca examinadora pelas contribuições para a melhoria da redação da tese.

A todas as pessoas que de alguma forma, me auxiliaram ou incentivaram à minha carreira e a realização deste estudo.

**"Quem está em ventura, até a formiga o ajuda."
(Provérbio Português)**

RESUMO

A tribo Attini (Hymenoptera: Formicidae) compreende 14 gêneros de formigas que estão envolvidas em um mutualismo obrigatório com fungos. As formigas cortadeiras, *Atta* e *Acromyrmex*, são consideradas as principais pragas de florestas plantadas de *Pinus* e *Eucalyptus*, no entanto, na região sul do Brasil, as espécies de *Acromyrmex* são mais comuns. O objetivo geral deste estudo foi avaliar a dinâmica populacional de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em plantios de *Pinus taeda* e estudar a ecologia do forrageamento dessas formigas. Realizou-se uma revisão sobre a tribo Attini, onde foram discutidas as principais características da agricultura, simbiose e história natural das formigas cultivadoras de fungos, bem como as direções futuras para as pesquisas sobre essas formigas. A dinâmica populacional de *Acromyrmex crassispinus*, espécie de formiga cortadeira mais comum na região sul do Brasil, foi estudada ao longo do tempo em um plantio de *P. taeda*. A densidade de ninhos aumentou gradativamente até o plantio completar 30 meses de idade, e sofreu uma redução quando o dossel da floresta começou a se fechar. A distribuição espacial de ninhos de *A. crassispinus* foi do tipo aleatória e as plantas de *P. taeda* não sofreram nenhum ataque de formigas cortadeiras durante todo o período de avaliação. Provavelmente a primeira revoada de uma colônia de *A. crassispinus* ocorre após o terceiro ano de idade dos ninhos. Foi avaliada também a atividade diária de forrageamento das espécies *A. crassispinus* e *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. Essas espécies forragearam durante todo o dia e houve correlação significativa entre a atividade de forrageamento e as condições climáticas, de modo que essas formigas não forragearam em temperaturas abaixo de 10-11 °C e umidade relativa do ar abaixo de 40%. A divisão de tarefa durante o forrageamento de *A. crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* foi estudada em trilhas de comprimentos diferentes. Em trilhas curtas (1 m), as operárias frequentemente transportaram os fragmentos diretamente para o ninho, enquanto que em trilhas longas (acima de 10 m), a maioria das operárias transferiram os fragmentos para outras operárias. As espécies de *Acromyrmex* realizam a divisão de tarefas durante o forrageamento e o comprimento das trilhas tem efeitos marcantes no transporte sequencial. Quanto mais longe está o recurso coletado pelas operárias, maior é a frequência de ocorrência do transporte em cadeia. Além disso, os resultados desse estudo fornecem suporte à hipótese de que o comportamento de transferir os fragmentos das espécies de *Acromyrmex* ocorre devido ao efeito positivo na transferência de informação entre as operárias. Avaliou-se também o comportamento de operárias de *A. crassispinus* diante de bifurcações da trilha de forrageamento. Verificou-se que quanto maior o fluxo de operárias na trilha, menor é a percentagem de erro das operárias que retornam ao ninho com carga. A maioria das operárias trafegou pelo centro das trilhas de forrageamento e essas formigas ocuparam uma área maior da trilha e da bifurcação quando o fluxo de formigas era alto. Os resultados desta pesquisa fornecem subsídios para a otimização do controle das espécies de *Acromyrmex* e auxilia no melhor entendimento das estratégias de forrageamento dessas formigas cortadeiras.

Palavras-chave: Attini, *Acromyrmex*, dinâmica populacional, formigas cortadeiras, forrageamento, *Pinus taeda*.

ABSTRACT

The tribe Attini (Hymenoptera: Formicidae) comprises 14 ant genera, which are engaged in an obligate mutualism with fungi. Leaf-cutting ants, *Atta* and *Acromyrmex*, are considered the most important forest pests in *Pinus* and *Eucalyptus* plantations. In southern Brazil, *Acromyrmex* species are the most common leaf-cutting ants. This study aimed to assess the population dynamics of *Acromyrmex* species in *Pinus taeda* plantations and to study the foraging ecology of these species. Agriculture, symbiosis and natural history traits of fungus-farming ants are reviewed, as well as future research directions. Population dynamics of *Acromyrmex crassispinus*, the most common leaf-cutting ant species in southern Brazil, has been studied over time, in *P. taeda* plantations. The nest density gradually increased until the planting completed 30 months, and decreased when the forest canopy began to close. The spatial distribution of nests was random and *P. taeda* plants were not attacked by *A. crassispinus* throughout the evaluation period. Probably the first nuptial flight of an *A. crassispinus* colony occurs when it is three years old. The daily foraging activity of *A. crassispinus* and *Acromyrmex subterraneus subterraneus* was studied. These species showed foraging activity all day long and there was significant correlation between ant foraging activity and weather conditions, such that foraging ceased at temperatures below 10-11°C and relative humidity of the air below 40%. Task partitioning during foraging was studied for *A. crassispinus* and *A. subterraneus subterraneus* on trails of different lengths. On short trails (1 m), workers frequently transported the fragments directly to the nest, whereas on long trails (more than 10 m) most workers transferred the fragments to other workers. *Acromyrmex* species accomplish division of labor during foraging and the trail lengths have marked effects in sequential transport. The farther is the resource collected by workers, the higher is the frequency of occurrence of the transport chain. Furthermore, the results of this study provide support to the hypothesis that the behavioral response of transferring fragments in *Acromyrmex* species would have been selected for because of its positive effect on the information flow between workers. The behavior of *A. crassispinus* workers was also studied in bifurcations along foraging trails. The higher is the worker flow, the lower is the error rate of workers that returned to the nest with load. Most workers walked in the central part of the foraging trails and these ants occupied a larger area of the foraging trail and bifurcation when the ant flow was high. The results of this research provide information for the optimization of *Acromyrmex* species control and help in a better understanding of the foraging strategies of these leaf-cutting ants.

Keywords: Attini, *Acromyrmex*, foraging, leaf-cutting ants, *Pinus taeda*, population dynamics.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO II - DINÂMICA POPULACIONAL DE *Acromyrmex crassispinus* EM PLANTIO DE *Pinus taeda*

- Figura 1** - Densidade (média±erro-padrão da média) de ninhos de *Acromyrmex crassispinus* em um plantio de *Pinus taeda*. São Mateus do Sul, PR, 2007-2012. Mês 1 = set/07..... 70
- Figura 2:** Densidade e distribuição espacial de ninhos de *Acromyrmex crassispinus* em plantio de *Pinus taeda*. São Mateus do Sul, PR. 2008 – 2012..... 70
- Figura 3:** Frequência de ninhos de *Acromyrmex crassispinus* em um plantio de *Pinus taeda*, por classe de tamanho: classe I, até 30 cm de diâmetro; classe II, entre 31 e 60 cm e classe III, maior que 61 cm. Mês 15 = primavera/08. São Mateus do Sul, PR. 2008 – 2012..... 71
- Figura 4:** Vista interna de um ninho de *Acromyrmex crassispinus* após a revoada, onde observa-se fungo saudável (flecha branca) e fungo exaurido (flecha preta). Foto: Wilson Reis Filho..... 74

CAPÍTULO III - ATIVIDADE DIÁRIA DE FORRAGEAMENTO DE *Acromyrmex* spp. (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) E IMPLICAÇÕES PARA O SEU CONTROLE

- Figura 1:** Atividade de forrageamento diário de *Acromyrmex crassispinus* em plantio de *Pinus taeda*. Rio Negrinho, SC, 2010..... 90
- Figura 2:** Atividade de forrageamento diário de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (colônia 1) em plantio de *Pinus taeda*. Rio Negrinho, SC, 2010..... 90
- Figura 3:** Atividade de forrageamento diário de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (colônia 2) em plantio de *Pinus taeda*. Rio Negrinho, SC, 2010..... 91

CAPÍTULO IV - DIVISÃO DE TAREFAS DURANTE O FORRAGEAMENTO DE *Acromyrmex* spp.

- Figura 1:** Comportamento das operárias cortadeiras após o corte do fragmento em relação aos diferentes comprimentos de trilha. Veja o texto para as estatísticas. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*..... 108
- Figura 2:** Proporção da trilha percorrida pelas operárias cortadeiras até transferirem os seus fragmentos, nas trilhas longa, média e curta. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*..... 109
- Figura 3:** Modalidades de transporte de fragmentos em função da distância de forrageamento. Veja o texto para as estatísticas. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*..... 111
- Figura 4:** Relação entre o peso dos fragmentos e o peso das operárias cortadeiras. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*..... 113

Figura 5: Distâncias percorridas pelas operárias envolvidas no transporte em cadeia na trilha longa. As letras diferentes representam diferenças significativas entre os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). A) <i>Acromyrmex crassispinus</i> , B) <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i>	115
Figura 6: Velocidades alcançadas pelas operárias envolvidas no transporte em cadeia na trilha longa. As letras diferentes representam diferenças significativas entre os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). A) <i>Acromyrmex crassispinus</i> , B) <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i>	116
Figura 7: Comportamento das operárias cortadeiras após o corte do fragmento em relação aos diferentes comprimentos de trilha, em condições de laboratório. Veja o texto para as estatísticas. A) <i>Acromyrmex crassispinus</i> , B) <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i>	117
Figura 8: Modalidades de transporte de fragmentos em função da distância de forrageamento em condições de laboratório. Veja o texto para as estatísticas. A) <i>Acromyrmex crassispinus</i> , B) <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i>	118

CAPÍTULO V - COMPORTAMENTO DE *Acromyrmex crassispinus* DIANTE DE BIFURCAÇÕES NAS TRILHAS DE FORRAGEAMENTO

Figura 1: Bifurcação em uma trilha de forrageamento de <i>Acromyrmex crassispinus</i> . Escala = 5 cm. Foto: Mariane Aparecida Nickele.....	133
Figura 2: Relação entre o fluxo de operárias de <i>Acromyrmex crassispinus</i> que saem e retornam ao ninho por minuto e a percentagem de erro das operárias que retornam ao ninho com carga.....	135
Figura 3: Trajetórias de operárias de <i>Acromyrmex crassispinus</i> em bifurcações das trilhas de forrageamento com baixo fluxo de formigas.....	137
Figura 4: Trajetórias de operárias de <i>Acromyrmex crassispinus</i> em bifurcações das trilhas de forrageamento com alto fluxo de formigas.....	138
Figura 5: Velocidade das operárias de <i>Acromyrmex crassispinus</i> quando o fluxo de formigas saindo e retornando ao ninho estava baixo e alto.....	139
Figura 6: Velocidade das operárias de <i>Acromyrmex crassispinus</i> com e sem carga.....	139

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II - DINÂMICA POPULACIONAL DE *Acromyrmex crassispinus* EM PLANTIO DE *Pinus taeda*

Tabela 1. Teste qui-quadrado de aderência das freqüências observadas às freqüências esperadas pelas distribuições de Poisson, binomial positiva e binomial negativa para ninhos de *Acromyrmex* em um plantio de *Pinus taeda* com 3 hectares..... **72**

Tabela 2: Ocorrência de reprodutores de *Acromyrmex crassispinus*..... **73**

CAPÍTULO III - ATIVIDADE DIÁRIA DE FORRAGEAMENTO DE *Acromyrmex* spp. (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) E IMPLICAÇÕES PARA O SEU CONTROLE

Tabela 1: Correlação entre a atividade das formigas e os parâmetros climáticos. Rio Negrinho, SC, 2010..... **91**

CAPÍTULO V - COMPORTAMENTO DE *Acromyrmex crassispinus* DIANTE DE BIFURCAÇÕES NAS TRILHAS DE FORRAGEAMENTO

Tabela 1: Modelo linear generalizado da influência das colônias, temperatura, umidade relativa do ar e fluxo, na taxa de erros de operárias que retornam ao ninho com carga diante da bifurcação..... **134**

Tabela 2: Modelo linear generalizado da influência das colônias, fluxo, carga, temperatura e umidade relativa do ar na velocidade das operárias..... **136**

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
CAPÍTULO I - FORMIGAS CULTIVADORAS DE FUNGOS: ESTADO DA ARTE E DIREÇÕES FUTURAS	16
1. RESUMO	17
2. ABSTRACT	18
3. INTRODUÇÃO	19
4. AGRICULTURA DAS FORMIGAS DA TRIBO ATTINI	20
5. MICROORGANISMOS ASSOCIADOS ÀS FORMIGAS DA TRIBO ATTINI	22
6. HISTÓRIA NATURAL DAS FORMIGAS DA TRIBO ATTINI.....	25
6.1. Fundação e estabelecimento dos ninhos	25
6.2. Tamanho da colônia e estrutura social.....	29
6.3. Divisão de trabalho	30
6.4. Cultivo do fungo	31
6.5. Forrageamento	33
7. FORMIGAS CORTADEIRAS: IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA E ECONÔMICA	39
7.1. Controle de formigas cortadeiras	41
8. CONCLUSÕES E DIREÇÕES FUTURAS.....	44
9. REFERÊNCIAS.....	47
CAPÍTULO II - DINÂMICA POPULACIONAL DE <i>Acromyrmex crassispinus</i> EM PLANTIO DE <i>Pinus taeda</i>.....	62
1. RESUMO	63
2. ABSTRACT	64
3. INTRODUÇÃO	65
4. MATERIAL E MÉTODOS	66
5. RESULTADOS.....	69
5.1. Densidade e tamanho dos ninhos de <i>Acromyrmex crassispinus</i>	69
5.2. Distribuição espacial de ninhos de <i>Acromyrmex crassispinus</i>	71
5.3. Ataque de <i>Acromyrmex crassispinus</i> em plantas de <i>Pinus taeda</i>	72
5.4. Revoada em <i>Acromyrmex crassispinus</i>	73
6. DISCUSSÃO	74
7. REFERÊNCIAS.....	78
CAPÍTULO III - ATIVIDADE DIÁRIA DE FORRAGEAMENTO DE <i>Acromyrmex</i> spp. (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) E IMPLICAÇÕES PARA O SEU CONTROLE	83
1. RESUMO	84
2. ABSTRACT	85
3. INTRODUÇÃO	86
4. MATERIAL E MÉTODOS	87
5. RESULTADOS.....	88
6. DISCUSSÃO	92
7. REFERÊNCIAS.....	95

CAPÍTULO IV - DIVISÃO DE TAREFAS DURANTE O FORRAGEAMENTO DE *Acromyrmex* spp. 99

1. RESUMO	100
2. ABSTRACT	101
3. INTRODUÇÃO	102
4. MATERIAL E MÉTODOS	105
5. RESULTADOS	107
5.1. Experimentos de campo	107
5.1.1. Comportamento das operárias cortadeiras	107
5.1.2. Transporte em cadeia	110
5.2. Experimentos de laboratório	114
6. DISCUSSÃO	118
7. REFERÊNCIAS	124

CAPÍTULO V - COMPORTAMENTO DE *Acromyrmex crassispinus* DIANTE DE BIFURCAÇÕES NAS TRILHAS DE FORRAGEAMENTO..... 127

1. RESUMO	128
2. ABSTRACT	129
3. INTRODUÇÃO	130
4. MATERIAIS E MÉTODOS	132
5. RESULTADOS	134
6. DISCUSSÃO	140
7. REFERÊNCIAS	144

CONSIDERAÇÕES FINAIS 149

INTRODUÇÃO GERAL

A tribo Attini (Hymenoptera: Formicidae) compreende 14 gêneros de formigas que se especializaram em uma dieta essencialmente fungívora. Os dois gêneros mais derivados, *Atta* (saúvas) e *Acromyrmex* (quenquéns), utilizam partes frescas de vegetais, principalmente folhas, para o cultivo do fungo e por isso, são popularmente conhecidas como formigas cortadeiras. As formigas cortadeiras são consideradas as pragas mais importantes de plantios florestais de *Pinus* e *Eucalyptus*, no Brasil.

A preocupação com o controle de formigas cortadeiras é constante em muitos agroecossistemas. A forma mais comumente utilizada para minimizar os efeitos negativos destes insetos é através do uso de iscas tóxicas, cujos princípios ativos são principalmente o fipronil e a sulfluramida. No entanto, questões econômicas e ambientais têm obrigado às empresas agrícolas e florestais a melhorarem o rendimento das técnicas de controle químico e incentivado a experimentação de novas tecnologias e de novos princípios ativos tóxicos para o controle de formigas cortadeiras. As empresas florestais certificadas pelo FSC (Forest Stewardship Council) têm até o ano de 2015 para reduzir a quantidade de fipronil e sulfluramida usados para o mínimo necessário para o controle eficaz e encontrar soluções e produtos alternativos para o controle de formigas cortadeiras.

Para a melhoria das estratégias de manejo de formigas cortadeiras em plantios florestais, há necessidade de conhecimentos básicos como biologia, comportamento e ecologia desses insetos. Na região sul do Brasil, predominam as espécies de *Acromyrmex*, sendo que *Acromyrmex crassispinus* é a mais frequente e abundante nessa região. No entanto, ainda há uma carência muito grande de informações sobre diversos aspectos desse gênero de formigas.

Visando obter informações para um melhor entendimento da ecologia comportamental de *Acromyrmex* spp., realizou-se esta pesquisa com o objetivo geral de avaliar a dinâmica populacional de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em plantios de *Pinus taeda* e estudar a ecologia do forrageamento dessas formigas. Esta pesquisa está estruturada em cinco capítulos:

No capítulo I, foi realizada uma revisão sobre a tribo Attini, tribo na qual o gênero *Acromyrmex* está inserido, sendo que os objetivos foram apresentar as principais características da agricultura, simbiose e história natural das formigas

cultivadoras de fungos, bem como discutir as direções futuras para a pesquisa sobre essas formigas.

No capítulo II, tratou-se da dinâmica populacional de *A. crassispinus* em plantio de *Pinus taeda*, com os objetivos de avaliar a densidade e distribuição espacial de ninhos ao longo do tempo, bem como avaliar os níveis de ataque e o período da primeira revoada de *A. crassispinus* em um plantio de *P. taeda*.

No capítulo III, avaliou-se a atividade de espécies de *Acromyrmex* em períodos de 24 horas em cada uma das estações do ano, sendo que os objetivos foram avaliar a atividade diária de forrageamento de espécies de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* e discutir as implicações para o controle desses insetos.

No capítulo IV, buscou-se elucidar o efeito da distância de forrageamento sobre a ocorrência do transporte em cadeia nas espécies de *Acromyrmex*. O objetivo desse capítulo foi investigar a divisão de tarefas durante o forrageamento de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em trilhas de comprimentos diferentes em condições de campo e de laboratório, além de discutir as hipóteses que tentam explicar a ocorrência do transporte em cadeia nas trilhas de forrageamento dessas formigas.

No capítulo V, avaliou-se o tráfego de *A. crassispinus* em bifurcações das trilhas de forrageamento. O objetivo foi avaliar o comportamento de operárias de *A. crassispinus* diante de bifurcações da trilha de forrageamento e verificar se diferentes fluxos de operárias saindo e retornando ao ninho influenciam no número de erros das operárias que retornam ao ninho com carga.

CAPÍTULO I

FORMIGAS CULTIVADORAS DE FUNGOS: ESTADO DA ARTE E DIREÇÕES FUTURAS

1. RESUMO

A tribo Attini (Hymenoptera: Formicidae) compreende 14 gêneros com aproximadamente 230 espécies de formigas descritas que estão envolvidas em um mutualismo obrigatório com fungos. Este fungo é cultivado no interior das colônias para a alimentação das formigas, e tem como substrato uma variedade de material orgânico. O fungo é utilizado na dieta das formigas, que em retribuição fornecem ao fungo substratos para o crescimento, proteção contra parasitas ou competidores e asseguram a sua reprodução. Embora todas as espécies da tribo cultivem fungo, essas formigas são bastante heterogêneas em relação ao sistema de agricultura, tamanho da colônia e estrutura social, métodos de cultivo do fungo, forrageamento, etc. Nesta revisão são discutidas as principais características da agricultura, simbiose e história natural das formigas cultivadoras de fungos, bem como as direções futuras para as pesquisas dessas formigas.

Termos para indexação: Agricultura; Attini; formigas cortadeiras; história natural; simbiose; praga.

2. ABSTRACT

The tribe Attini (Hymenoptera: Formicidae) comprises 14 genera with approximately 230 described ant species, which are engaged in an obligate mutualism with fungi. The fungus is cultivated inside their colonies, using a variety of organic material as substrate. The fungus is used as food by the ants, and in return, the ants nourish, protect, and disperse their fungal cultivars. Although all species of this tribe cultivate fungi, attine ants are quite heterogeneous in relation to agricultural system, colony size and social structure, substrate preparation behavior, foraging behavior, etc. Agriculture, symbiosis and natural history traits of fungus-farming ants are discussed in this review, as well as future research directions.

Index terms: Agriculture; Attini; leaf-cutting ants; natural history; pest; symbiosis.

3. INTRODUÇÃO

A tribo Attini (Hymenoptera: Formicidae) compreende 14 gêneros com aproximadamente 230 espécies de formigas descritas, que se especializaram em uma dieta essencialmente fungívora. Os gêneros *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Apterostigma*, *Kalathomyrmex*, *Paramyctophylax*, *Mycetophylax*, *Mycetarotes*, *Cyphomyrmex*, *Mycetosoritis* e *Mycetagroicus* formam os “atíneos inferiores”, representando formigas inconspícuas, com organização social simples e colônias quase imperceptíveis. Os gêneros derivados: *Trachymyrmex*, *Sericomyrmex*, *Acromyrmex* e *Atta* compõem os “atíneos superiores”, assim considerados por apresentarem as maiores colônias, maior tamanho dos indivíduos e maior complexidade social (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schultz, 2009). Essa classificação exclui o gênero *Pseudoatta*, que ainda é um gênero taxonomicamente válido, mas atualmente é considerado como uma forma derivada de *Acromyrmex* (Sumner et al., 2004; Mehdiabadi & Schults, 2009). As formigas da tribo Attini apresentam distribuição geográfica restrita ao continente americano com a maioria das espécies na região neotropical (Hölldobler & Wilson, 1990).

Além das formigas cultivadoras de fungo, a fungivoria ocorre em outras espécies de formigas, como é o caso de *Euprenolepis procera* (Emery), que é especializada em se alimentar de cogumelos (Witte & Maschwitz, 2008) e de formigas especialistas em predação do fungo cultivado pelas formigas da tribo Attini, como *Gnamptogenys hartmani* Wheeler (Dijkstra & Boomsma, 2003) e espécies de *Megalomyrmex* (Adams et al., 2000). Além de utilizarem o fungo na alimentação, as formigas podem usá-lo para reforçar a parede dos seus ninhos ou túneis de passagem, como é o caso de *Azteca brevis* Forel (Mayer & Voglmayr, 2009). No entanto, mais do que o hábito da fungivoria, as formigas da tribo Attini possuem uma relação simbiótica muito complexa e sofisticada com fungos. Elas cultivam esses fungos simbiontes e asseguram a sua reprodução clonal (Weber, 1972).

As formigas da tribo Attini cultivam o seu fungo simbiote no interior dos ninhos, tendo como substrato uma variedade de material orgânico. Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* cortam partes frescas de vegetais, principalmente folhas, para o cultivo do fungo e por isso, são popularmente conhecidas como formigas cortadeiras. As formigas cortadeiras apresentam grande importância econômica, pois desfolham várias espécies vegetais, sendo algumas cultivadas pelo homem. Os

demais gêneros cultivam o fungo sobre fezes e carcaças de insetos e material vegetal encontrado na serrapilheira (De Fine Licht & Boomsma, 2010).

Tanto o fungo quanto as formigas se beneficiam com a relação simbiótica: o fungo é utilizado na dieta das formigas, que em retribuição fornecem substrato para o crescimento do fungo, proteção contra parasitas ou competidores e asseguram a sua reprodução ao ser transferido verticalmente pelas rainhas de seus ninhos de origem para os ninhos descendentes (Weber, 1972). No entanto, o mutualismo entre fungo e formigas vai além destes dois organismos, sendo muito mais complexo do que se supunha inicialmente, pois microorganismos adicionais foram identificados em ninhos de aténeos (Currie et al., 1999a, b; Little & Currie, 2007).

Embora todas as espécies da tribo Attini cultivem fungo, essas formigas são bastante heterogêneas em relação ao sistema de agricultura, tamanho da colônia e estrutura social, métodos de cultivo do fungo, forrageamento, etc. Os objetivos desta revisão são apresentar as principais características da agricultura, simbiose e história natural das formigas cultivadoras de fungos, bem como discutir as direções futuras para a pesquisa sobre essas formigas.

4. AGRICULTURA DAS FORMIGAS DA TRIBO ATTINI

Cultivar o próprio alimento não é exclusividade dos seres humanos. Há 50 milhões de anos, antes que surgissem os primeiros povos agricultores, um grupo de formigas da subfamília Myrmicinae desenvolveu sua própria versão de agricultura. Estas formigas, pertencentes à tribo Attini, desenvolveram a capacidade de cultivar fungos que são utilizados na sua alimentação. E assim, como a espécie humana, estas formigas tornaram-se um belíssimo exemplo de sucesso biológico, formando colônias enormes de grande importância ecológica (Mueller et al., 2001).

A agricultura das formigas da tribo Attini pode ser dividida em cinco sistemas distintos (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schults, 2009; Hölldobler & Wilson, 2011):

- 1) Agricultura inferior: é praticada pela maioria das espécies da tribo (80 espécies), dentro dos gêneros *Myrmicocrypta*, *Mycocephurus*, *Apterostigma*, *Kalathomyrmex*, *Paramyrmecophylax*, *Mycetophylax*, *Mycetarotes*, *Cyphomyrmex*, *Mycetosoritis* e *Mycetagroicus* que cultivam fungos da tribo Leucocoprineae (Basidiomycota: Agaricales). Estes fungos são menos

- especializados sendo capazes de manter vida livre sem a ajuda das formigas. Estas formigas utilizam como substrato para o crescimento do fungo partes mortas de plantas, cadáveres de invertebrados, fezes de insetos, entre outros.
- 2) Agricultura de um fungo Pterulaceae: é praticada pelas formigas do “grupo *Apterostigma pilosum* Mayr” (34 espécies), um clado derivado dentro do gênero *Apterostigma*, que iniciou o cultivo de um fungo pertencente à família Pterulaceae (Basidiomycota: Agaricales).
 - 3) Agricultura de leveduras: é praticada pelas espécies do “grupo *Cyphomyrmex rimosus* (Spinola)” (18 espécies), um clado derivado dentro do gênero *Cyphomyrmex*, que cultivam uma forma derivada de fungos da tribo Leucocoprineae, que diferentemente dos jardins de fungo na forma de micélio, crescem na forma de levedura.
 - 4) Agricultura superior generalizada: é praticada por dois gêneros de formigas não-cortadeiras, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* (63 espécies), que cultivam outro fungo da tribo Leucocoprineae, derivado dos fungos dos atíneos inferiores.
 - 5) Agricultura superior das formigas cortadeiras: é praticada pelos gêneros *Acromyrmex* e *Atta* (40 espécies), que cultivam um único fungo derivado dos atíneos superiores generalistas. Em vez de utilizar partes mortas de plantas, cadáveres e fezes de insetos, estas formigas passaram a usar essencialmente partes frescas de plantas para o cultivo do fungo.

Embora algumas espécies do gênero *Trachymyrmex*, particularmente as espécies do “grupo *Trachymyrmex septentrionalis* (McCook)”, também utilizem partes verdes de plantas e algumas espécies de *Sericomyrmex* o façam ocasionalmente, apenas os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* são considerados como as verdadeiras formigas cortadeiras, pois todas as espécies desses gêneros utilizam partes verdes de plantas como substrato para o crescimento do fungo simbiote (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schults, 2009).

O fungo cultivado pelos atíneos superiores exibe um alto grau de “domesticação”, ou seja, uma série de adaptações para a vida conjunta com os atíneos, sendo assim provavelmente incapaz de levar vida livre. Além disso, somente o fungo simbiote dessas formigas produz o gongilídio, uma estrutura especializada da hifa que acumula nutrientes e é preferencialmente consumida pelas formigas. A transição para uma agricultura superior e, posteriormente, a utilização de

partes frescas de plantas, recurso abundantemente disponível, foi o evento ecológico mais significativo da tribo Attini (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schults, 2009).

A origem da fungicultura da tribo Attini é obscura, pelo fato de todas as representantes serem cultivadoras obrigatórias de fungos, não existindo qualquer associação facultativa entre atíneos e fungos que possa refletir o estágio primitivo desta associação. Mesmo os grupos mais próximos da tribo Attini não apresentam associação facultativa com fungos, podendo sugerir uma rápida transição evolutiva do ancestral caçador para as formigas cultivadoras de fungos (Mueller et al., 2001).

Existem dois modelos principais que culminaram na fungicultura da tribo Attini. O mais tradicional e amplamente aceito postula que acidentalmente um fungo cresceu em ninhos de formigas tornando-se parte da sua dieta (Consumo); em seguida, elas desenvolveram a habilidade de cultivá-lo adicionando substratos (Cultivo); finalmente, surgiu a transmissão vertical do fungo simbiote, isto é, a transferência do fungo do ninho de origem para os ninhos descendentes (Transmissão) (Weber, 1972). O modelo alternativo reordena estes eventos, sendo que as formigas eram utilizadas como vetores para a dispersão de um fungo especializado (Transmissão). Posteriormente, as formigas passaram a consumir o fungo (Consumo) e depois a cultivá-lo (Cultivo). Todavia, ainda não está claro se a fungicultura em atíneos surgiu de um ancestral micofágico ou de um fungo que utilizava formigas como vetores (Mueller et al., 2001). Mas, análises filogenéticas recentes confirmaram a origem única do hábito micófago dessas formigas há aproximadamente 50 milhões de anos atrás, na América do Sul (Schultz & Brady, 2008).

5. MICROORGANISMOS ASSOCIADOS ÀS FORMIGAS DA TRIBO ATTINI

O mutualismo entre fungo e formigas vai além destes dois organismos, sendo muito mais complexo do que se supunha inicialmente, pois microorganismos adicionais foram identificados em ninhos de atíneos. As formigas da tribo Attini contêm pelo menos quatro microorganismos associados: o fungo que elas cultivam (Weber, 1972), o fungo parasita do gênero *Escovopsis* (Ascomycota: Hypocreales) (Currie et al., 1999a), a bactéria *Pseudonocardia* (Actinomycetes: Actinomycetales) e outras bactérias filamentosas (Currie et al., 1999b, Kost et al., 2007) e a levedura

negra do gênero *Phialophora* (Ascomycota: Chaetothyriales), que até o momento foi encontrada somente em associação com *Apterostigma* (Little & Currie 2007, 2008).

Os fungos cultivados pelas formigas da tribo Attini pertence à Ordem Agaricales (Basidiomycota), e são caracterizados pela produção de corpos de frutificação (cogumelos). No entanto, os cogumelos raramente ocorrem em ninhos de atíneos, pois as formigas suprimem as frutificações e rompem as conexões das hifas (Weber, 1972). A maioria das formigas cultiva fungos pertencentes aos gêneros *Leucoagaricus* e *Leucocoprinus*, da tribo Leucocoprineae, família Lepiotaceae. A única exceção são as formigas do "grupo *A. pilosum*", que cultivam um fungo pertencente à família Pterulaceae (Schultz & Brady, 2008).

O fungo simbiote é propagado assexuadamente como uma monocultura clonal, sendo transferido verticalmente pelas rainhas. As rainhas de *Atta*, *Acromyrmex*, *Trachymyrmex* e *Cyphomyrmex* foram observadas carregando em sua cavidade infra-bucal porções do fungo, do ninho de origem, durante o vôo nupcial (Weber, 1972; Mueller, 2002). Não há trabalhos caracterizando o carregamento de inóculo do fungo pelas rainhas dos demais gêneros. No entanto, análises moleculares de populações de fungos fornecem evidência indireta de transmissão vertical em atíneos primitivos e derivados, pois em diferentes ninhos da mesma espécie podem ser encontrados fungos geneticamente idênticos. Contudo, ocasionalmente pode ocorrer transmissão horizontal entre espécies ou mesmo entre gêneros de atíneos (Mueller, 2002). Um estudo sobre o polimorfismo dos fungos de espécies de *Acromyrmex* submetidos à radiação ultravioleta demonstrou que os fungos das espécies *Acromyrmex crassispinus* (Forel) e *Acromyrmex ambiguus* (Emery) são muito similares geneticamente (Borba et al., 2007). Dados moleculares oriundos dos fungos simbiotes cultivados por *Atta* e *Acromyrmex* demonstraram a proximidade genética existente entre esses dois gêneros (Borba et al., 2008).

Os jardins de fungos dos atíneos estão sob constante pressão de parasitismo por microorganismos que são competitivamente superiores ao fungo cultivado pelas formigas. O fungo parasita do gênero *Escovopsis* é o mais freqüente e parasita os ninhos da maioria dos gêneros da tribo Attini. Esse fungo é altamente patogênico, sendo capaz de destruir os jardins de fungo das formigas e condenar toda a colônia (Currie et al., 1999a). *Escovopsis* é um micoparasita que secreta substâncias que degradam as células do fungo cultivado pelas formigas e absorve os nutrientes liberados (Reynolds & Currie, 2004). O gênero *Escovopsis* é especializado em

jardins de fungos de atíneos e ainda não foi isolado de nenhum outro local, nem mesmo no solo adjacente aos ninhos. A transmissão de *Escovopsis* é exclusivamente horizontal, sendo que inquilinos que visitam os ninhos das formigas podem ser responsáveis por dispersar este parasita (Currie et al., 1999a).

A associação envolvendo as formigas da tribo Attini e as bactérias filamentosas (actinobactérias) do gênero *Pseudonocardia* foi revelada por Currie et al. (1999b). As actinobactérias são encontradas em estruturas especializadas nas cutículas das operárias das formigas de vários gêneros da tribo Attini, podendo ser rara ou ausente em *Atta* sp. (Mueller et al., 2008). Provavelmente, essas bactérias recebem nutrientes através dos poros do tegumento que são conectados em glândulas especializadas das formigas (Currie et al., 2006). A transmissão das bactérias é vertical, pois as rainhas de atíneos carregam as bactérias do ninho de origem em suas cutículas (Currie et al., 1999b). Mas, também ocorre a transmissão horizontal das bactérias entre outras operárias, colônias ou do ambiente (Mueller et al., 2008; Boomsma & Aanen, 2009).

Inicialmente foi atribuído para as bactérias filamentosas o papel de secretar metabólitos secundários com propriedades antifúngicas que podem inibir o crescimento de *Escovopsis* (Currie et al., 1999b). No entanto, a co-evolução entre atíneos-*Pseudonocardia*-*Escovopsis* está sendo reavaliada (Mueller et al., 2008; 2012). Estudos indicaram que no tegumento de operárias de formigas da tribo Attini pode conter além de *Pseudonocardia*, uma grande diversidade de actinobactérias (Kost et al., 2007, Mueller et al., 2008). Além disso, as atividades antibióticas de bactérias isoladas a partir do tegumento de *Acromyrmex octospinosus* (Reich) para suprimir o fungo *Escovopsis*, não são superiores às atividades antibióticas de actinobactérias isoladas de formigas não relacionadas com a tribo Attini, como *Myrmica rugulosa* Nylander e *Lasius flavus* (Fabricius) (Kost et al., 2007). Os estudos mais recentes revelam que, em vez de proteção somente contra *Escovopsis*, as actinobactérias apresentam um papel protetor contra diversas doenças entomopatogênicas das formigas (Mueller et al., 2012).

Recentemente foi descoberto que leveduras negras, fungos com parede celular melanizada pertencentes ao gênero *Phialophora*, ocorrem sobre a cutícula das operárias de *Apterostigma*, muitas vezes nas mesmas regiões onde se encontra *Pseudonocardia* (Little & Currie, 2007). As leveduras negras são consideradas antagonistas da associação entre as formigas e *Pseudonocardia*, reduzindo a

habilidade das formigas em controlar infecções generalizadas de *Escovopsis* (Little & Currie, 2008). No entanto, ainda não se sabe se além do antagonismo com as bactérias filamentosas, tais leveduras possuem outras funções nos ninhos das formigas.

Os jardins de fungos dos atíneos estão continuamente em contato com diversos fungos filamentosos oriundos do substrato coletado pelas formigas e do solo adjacente às colônias. Tais fungos são conhecidos como “ervas daninhas”, pois alguns deles são capazes de se estabelecer e atuarem como antagonistas do fungo simbiote (Rodrigues et al., 2008). Fungos dos gêneros *Cunninghamella*, *Fusarium* e *Trichoderma*, presentes no solo, podem inibir o crescimento do fungo simbiote *in vitro* (Silva et al., 2006). Ao contrário de *Escovopsis*, esses fungos aparentemente não são específicos dos ninhos das formigas (Rodrigues et al., 2008), entretanto, podem ser tão agressivos quanto o parasita especializado (Silva et al., 2006). Bactérias e leveduras adicionais também ocorrem em ninhos de atíneos, mas a função desses microorganismos ainda não foi esclarecida.

6. HISTÓRIA NATURAL DAS FORMIGAS DA TRIBO ATTINI

6.1. Fundação e estabelecimento dos ninhos

No interior dos ninhos são encontradas castas permanentes e temporárias. As castas temporárias são constituídas pelas fêmeas e machos alados que aparecem somente no interior das colônias em determinadas épocas do ano, para realizarem o vôo nupcial e a fundação de novos ninhos. Os machos não desempenham função na colônia que os gerou e apenas recebem alimento de suas irmãs enquanto aguardam o vôo nupcial. A longevidade deles é curta, morrendo logo após o vôo nupcial. As fêmeas aladas, que após a cópula são chamadas de rainhas, desempenham a função de fundar novas colônias e por ovos. As castas permanentes abrangem a rainha e as inúmeras operárias ápteras que se encarregam das diversas tarefas na colônia (Hölldobler & Wilson, 1990).

A fundação de um novo ninho inicia-se com o vôo nupcial, em que as fêmeas aladas virgens partem do ninho de origem e são inseminadas por um ou mais machos. Antes de partir para o vôo nupcial, a fêmea coleta um pedaço do fungo simbiote do ninho de origem e armazena-o em sua cavidade infra-bucal. Após a fecundação, as rainhas descem ao solo e retiram suas asas com o auxílio da

musculatura do tórax e das pernas medianas e procuram o local mais apropriado para iniciar a construção de seu ninho (Hölldobler & Wilson, 1990). Para as espécies de *Atta*, o vôo nupcial ocorre somente quando o ninho tem 38 meses de idade, sendo depois repetido todos os anos. A partir desse momento o ninho é considerado adulto (Autuori, 1941). Para os demais gêneros da tribo, ainda não há informações sobre a idade em que o ninho realiza o primeiro vôo nupcial.

Cada rainha de *Atta sexdens* (Linnaeus) pode ser fecundada por até cinco machos (Fjerdingstad & Boomsma, 2000). As rainhas de *Atta colombica* Guérin-Méneville copulam com seis ou sete machos (Evison & Hughes, 2011). As rainhas de *A. octospinosus* podem copular com dois a 10 machos (Boomsma et al., 1999). Em *Sericomyrmex amabilis* Wheeler, as rainhas copulam com dois machos. Em contraste, as rainhas dos demais gêneros da tribo Attini são fecundadas por um único macho (Murakami et al., 2000).

A cópula múltipla das rainhas diminui o relacionamento entre as operárias dentro da colônia e o aumento da diversidade genética pode conferir a resistência contra doenças (Hughes et al., 2008). Os acasalamentos múltiplos também conferem uma vantagem adaptativa, pois o aumento da diversidade genética dentro das colônias de formigas cortadeiras fornece um sistema de castas geneticamente-baseadas. Existe uma grande influência genética na determinação dos diferentes tamanhos de operárias de formigas cortadeiras, ou seja, operárias de tamanhos diferentes teriam paternidades diferentes. Isso representa uma quebra do paradigma de que as castas polimórficas de operárias tivessem um controle não-genético, sendo influenciadas apenas por sinais ambientais (Evison & Hughes, 2011).

As rainhas das formigas cortadeiras preferem locais mais destituídos de vegetação (áreas abertas) para estabelecer o novo ninho (Vasconcelos, 1990). Essas áreas são geralmente caracterizadas pela abundância de plantas herbáceas, que é o principal recurso para as colônias incipientes. As primeiras operárias produzidas pela rainha de *Atta* são menores do que as demais produzidas por uma colônia madura e essas operárias forrageiam mais eficientemente em plantas herbáceas (Wetterer, 1994).

Após a escavação do ninho, a rainha de *Atta* regurgita o fungo armazenado na sua cavidade infra-bucal e põe os primeiros ovos. Além dos ovos reprodutivos, as rainhas colocam ovos tróficos, que servem para a alimentação e para o cultivo do fungo. Esses ovos são de casca mole e bem maior que os reprodutivos. A rainha

cultiva o fungo e cuida da prole até o surgimento das primeiras operárias. O período de pré-oviposição é de cinco dias; o período de incubação dos ovos é de 25 dias; o período larval é de 22 dias; e o período de pupa é de 10 dias. As primeiras operárias permanecem no interior do ninho cerca de 20 dias, antes de entrarem em contato com o exterior. Após esse período, as operárias começam a forragear nas proximidades do ninho. A rainha cessa os cuidados com a prole e com o fungo e a partir desse momento a sua única função é por ovos. As operárias apresentam uma longevidade de 2 a 3 meses (Autuori, 1942; Hölldobler & Wilson, 1990). A longevidade média das rainhas de *Atta* é de 8,5 anos (Boer et al., 2009), podendo chegar a 20 anos, em condições de laboratório (Autuori, 1950b). Em *Acromyrmex*, essa longevidade em laboratório pode chegar a 10 anos (Weber, 1972). Para os demais gêneros da tribo Attini, há carência de informações sobre o ciclo de vida das colônias.

A porcentagem de sobrevivência das rainhas de *Atta* durante os primeiros 15 meses após o vôo nupcial é de apenas 0,05%, devido a vários fatores adversos à rainha durante o vôo nupcial e o estabelecimento de sua colônia. Dentre estes fatores, destaca-se a predação por aves, sapos, lagartos, tatus, besouros como *Canthon* spp. e formigas, tais como *Solenopsis*, *Paratrechina*, *Eciton*, entre outros (Autuori, 1950a). A mortalidade imediatamente após a instalação das novas colônias é muito alta. De 3.558 colônias incipientes de *A. sexdens*, somente 2,5% estavam vivas após 3 meses (Autuori, 1950a). Somente 34 de 296 colônias de *Acromyrmex balzani* (Emery) e 13 de 154 colônias de *Acromyrmex niger* (F. Smith) estavam vivas um ano após a sua fundação. Vários fatores contribuem na mortalidade das colônias incipientes, dentre estes a predação, o fracasso no crescimento do fungo, chuvas fortes que podem afogar a rainha e sua prole inicial, além de destruir o fungo simbiote, e o ataque de entomopatógenos ou antagonistas ao fungo simbiote e às rainhas (Autuori, 1950a; Fowler, 1992).

Com exceção do gênero *Atta*, em que a fundação do ninho é claustral, isto é, a rainha fecha-se em uma câmara subterrânea e produz a sua primeira prole sem sair para forragear, a fundação do ninho dos demais gêneros da tribo Attini é semi-claustral, ou seja, a rainha sai para forragear na tentativa de garantir uma melhor formação do jardim de fungo, apesar do perigo de predação. Essa variação no modo de fundação do ninho entre essas formigas está associada principalmente ao tamanho do corpo da rainha, que é de 20 a 27 mm de comprimento em *Atta* e de 4,5

a 10,5 mm nos demais gêneros. As rainhas de *Atta* são significativamente maiores do que as rainhas dos demais gêneros e podem armazenar grandes quantidades de lipídios, carboidratos e proteínas (Fernández-Marín et al., 2004; Seal, 2009). No entanto, foi observado que as rainhas de *Atta* podem se alimentar do fungo e de ovos tróficos durante a fundação do ninho (Augustin et al., 2011).

Durante a fundação do ninho, as rainhas de *Myrmicocrypta*, *Mycocepurus*, *Apterostigma* e *Cyphomyrmex* utilizam suas asas anteriores, que foram destacadas, como plataforma para isolar fisicamente o fungo simbiote do solo. As rainhas de *Trachymyrmex*, *Sericomyrmex* e *Acromyrmex* geralmente utilizam raízes como plataformas. Em contraste, as rainhas de *Atta* não utilizam nenhum tipo de plataforma. As rainhas que utilizam plataformas forrageiam durante o período de fundação do ninho e o uso de plataformas constitui uma adaptação para reduzir os impactos de microorganismos patogênicos que atacam o fungo simbiote das formigas (Fernández-Marín et al., 2007).

Nos Hymenoptera sociais, todos os machos são haplóides, enquanto as fêmeas são diplóides e podem diferenciar-se em fêmeas reprodutivas (rainhas) ou operárias. As operárias possuem ovários funcionais, mas não acasalam, pois a sua função é desempenhar as tarefas de forrageamento, defesa da colônia, cuidados com a prole e a rainha, etc. (Hölldobler & Wilson, 1990). As operárias de *Acromyrmex* raramente põem ovos na presença da rainha, mas em colônias órfãs é comum a postura de ovos não fertilizados, que se desenvolvem em machos. Isso indica que a rainha pode controlar e monopolizar a produção de machos pelas operárias e que as operárias só se reproduzem quando a rainha morre ou é afastada da colônia (Camargo et al., 2006). Em *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel não há diferenças morfológicas na genitália de machos provenientes de colônias que apresentam a rainha e de colônias órfãs, embora alguns machos produzidos pelas operárias são significativamente menores do que aqueles produzidos pela rainha. Entretanto, não há indicação de que os machos produzidos pelas operárias sejam incapazes de se reproduzirem, pois ambos têm genitálias idênticas que variam somente em tamanho (Camargo et al., 2005).

Ao contrário do que acontece com as operárias do gênero *Acromyrmex*, a fertilidade das operárias de *Atta* é baixa, pois a maioria dos ninhos órfãos não produz nenhuma prole (Dijkstra & Boomsma, 2006). O significado biológico da reprodução das operárias ainda é desconhecido e só permite concluir que os

machos produzidos pelas operárias podem acasalar, representando uma alternativa na reprodução destas formigas (Camargo et al., 2006).

6.2. Tamanho da colônia e estrutura social

Os atíneos inferiores apresentam colônias pequenas e seus ninhos são quase imperceptíveis, abrigando jardins de fungo relativamente pequenos e a organização social é relativamente simples. Em contraste, as sociedades maduras de algumas espécies de *Atta* são compostas de milhares de operárias polimórficas que habitam enormes ninhos subterrâneos com centenas de câmaras interconectadas (Weber, 1972).

Os ninhos de atíneos inferiores podem ocorrer em câmaras escavadas no solo, em cavidades ou debaixo de troncos podres, entre as camadas de serrapilheira e superficialmente no solo debaixo de pedras ou outros objetos. Os ninhos da maioria das espécies consistem em uma única câmara escavada, mas podem chegar a 11. A profundidade das câmaras varia de 5 a 40 cm, porém, em algumas espécies de *Mycocepurus*, as câmaras podem ocorrer a profundidades de 5 a 190 cm. Com poucas exceções, as colônias são relativamente pequenas com menos de 100 a 1500 operárias monomórficas (Weber, 1972; Fernández-Marín et al., 2004; Rabeling et al., 2007; Mehdiabadi & Schultz, 2009; Leal et al., 2011).

Os ninhos da maioria das espécies de *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* consistem em uma câmara subterrânea escavada no solo, mas algumas espécies constroem seus ninhos debaixo de troncos podres ou pedras e na serrapilheira. Os ninhos de algumas espécies podem conter até quatro câmaras e alcançar a um metro de profundidade. As colônias apresentam tamanho intermediário e podem ter de 100 a 3000 operárias monomórficas ou fracamente polimórficas (Weber, 1972; Mehdiabadi & Schultz, 2009; Leal et al., 2011).

As espécies dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta* constroem os maiores ninhos entre os atíneos. Os ninhos de *Acromyrmex* podem apresentar terra solta na superfície do solo, mas algumas espécies fazem seu ninho superficialmente coberto de palha, fragmentos e outros resíduos vegetais, enquanto outras constroem ninhos subterrâneos, sem que se perceba a terra escavada. Os ninhos de algumas espécies apresentam mais de uma câmara podendo chegar a 26 câmaras e alcançar quatro metros de profundidade (Forti et al., 2006; Verza et al., 2007). Algumas espécies apresentam plasticidade durante a nidificação de acordo com a

temperatura do solo, ou seja, os ninhos são subterrâneos em locais mais quentes, e superficiais em locais mais frios (Bollazzi et al. 2008). As colônias de *Acromyrmex*, dependendo da espécie, podem conter de 17.500 a 270.000 operárias polimórficas (Fowler et al., 1986).

Os ninhos de *Atta* são os maiores entre as formigas cultivadoras de fungos. Todas as espécies constroem seus ninhos no solo, podendo alcançar mais de 25 metros quadrados de área de terra solta na superfície (Zanetti et al., 2000a). Os ninhos de *Atta laevigata* (F. Smith) podem ter até 7864 câmaras e alcançar sete metros de profundidade (Moreira et al., 2004). As sociedades maduras de algumas espécies de *Atta* são compostas de milhares de operárias altamente polimórficas, sendo que as colônias de *A. sexdens* podem conter até oito milhões de indivíduos (Fowler et al., 1986). As gigantescas colônias de *Atta* representam os maiores superorganismos descobertos até o momento (Hölldobler & Wilson, 2008).

6.3. Divisão de trabalho

Dois padrões de divisão de trabalho são reconhecidos em insetos sociais, sendo o polietismo etário, relacionado com a idade do indivíduo e o polimorfismo morfológico que está relacionado ao tamanho ou forma do indivíduo no desempenho de uma tarefa (Hölldobler & Wilson, 1990). As espécies *C. rimosus*, *A. subterraneus brunneus* e *Acromyrmex versicolor* (Pergande) apresentam polietismo etário, onde as operárias imaturas permanecem dentro do ninho e as operárias mais velhas executam atividades fora do ninho. Inicialmente todas as operárias estão envolvidas no cultivo do fungo e cuidados com a prole. Depois da terceira e quarta semana de vida, as operárias começam a participar de atividades fora do ninho (Julian & Fewell, 2004; Camargo et al., 2007a). O polietismo etário está relacionado à probabilidade de aumentar a expectativa de vida das operárias quando realizam atividades dentro do ninho e está relacionado também ao aumento do risco de mortalidade durante a realização de atividades fora do ninho (Wakano et al., 1998).

Entre as formigas da tribo Attini, somente as espécies dos dois gêneros de formigas cortadeiras, *Acromyrmex* e *Atta*, são caracterizadas pelo alto polimorfismo em sua casta operária, apresentando grandes diferenças no tamanho e na proporção anatômica. Este notável polimorfismo reflete em uma complexa divisão de trabalho dentro das colônias. A diferenciação morfológica entre as operárias de *Atta* é bem mais visível que em *Acromyrmex*, sendo que em ninhos de *Acromyrmex*

existem essencialmente duas castas de operárias (Wetterer, 1999). O forrageamento e a defesa da colônia são tarefas realizadas por operárias maiores, enquanto que os cuidados com o fungo e cuidados com a prole são tarefas realizadas pelas operárias menores (Hölldobler & Wilson, 1990). Em *A. subterraneus bruneus*, pode-se verificar até quatro tamanhos de operárias, pelas medidas da cápsula cefálica: muito pequena, 0,7-0,8 mm; pequena, 0,9-1,1 mm; média, 1,2-1,6 mm; e grande, 1,7-2,0 mm. Cada tamanho de operária pode ser considerada como uma casta diferente, pois as operárias desempenham tarefas diferentes (Forti et al., 2004).

Em *A. sexdens*, pelo menos quatro castas de operárias são encontradas: 1) jardineiras: cuja largura da cápsula cefálica é de 0,8-1,0 mm, desempenham a função de cuidar do jardim de fungo, da prole e da rainha; 2) generalistas: a largura da cápsula cefálica é de 1,4 mm, desempenham vários tipos de atividade, como degradação da vegetação antes da incorporação no fungo, transporte de operárias, assistência à prole durante a ecdise, cuidados com a rainha e descarte de lixo; 3) forrageadoras e escavadoras: cuja largura da cápsula cefálica é de 2,0-2,2 mm. São as operárias que cortam e transportam o material vegetal e escavam as câmaras e canais do ninho; 4) soldados: a largura da cápsula cefálica é de 3,0 mm, desempenham a função de defender a colônia e podem auxiliar no corte de plantas (Wilson, 1980).

6.4. Cultivo do fungo

As formigas da tribo Attini são diferentes dos outros formicídeos, porque cultivam e não apenas coletam o alimento necessário à sobrevivência da sua própria colônia. As formigas carregam fragmentos orgânicos para o interior dos ninhos, que servem como substrato para o desenvolvimento do fungo de que se alimentam (De Fine Licht & Boomsma, 2010). O fungo simbiote não é, porém, o único alimento ingerido pelas operárias das formigas cortadeiras. Durante o processo de corte das folhas e o preparo do substrato vegetal para a incorporação ao fungo, as operárias ingerem seiva da planta (Littledyke & Cherrett, 1976).

As formigas da tribo Attini podem executar sete comportamentos durante o cultivo do fungo: 1) segurar o substrato coletado sobre o jardim de fungo; 2) lamber a superfície do substrato; 3) depositar fluido fecal; 4) pressionar o substrato com as mandíbulas nas mesmas áreas onde foi depositado o fluido fecal; 5) rasgar o substrato com significativa redução de tamanho; 6) inserir o substrato repicado na

região apical do jardim de fungo; 7) incorporar o substrato no jardim de fungo depositando hifas do fungo no substrato recentemente inserido (Andrade et al., 2002; Camargo et al., 2006; Diniz & Bueno, 2010).

Em *Myrmicocrypta* sp. e *A. pilosum*, o comportamento mais freqüente é lambar a superfície do substrato, já os comportamentos de depositar fluido fecal, pressionar o substrato com as mandíbulas e rasgá-lo não são observados. Em *Mycetarotes parallelus* Emery, o comportamento mais freqüente é lambar a superfície do substrato, já o comportamento de depositar fluido fecal é observado com pouca freqüência e os comportamentos de pressionar e rasgar o substrato não são observados. Em *Trachymyrmex fuscus* Emery, *Trachymyrmex* sp, *Acromyrmex disciger* (Mayr), *A. balzani*, *A. crassispinus*, *Acromyrmex rugosus* (F. Smith) e *A. sexdens rubropilosa* todos os comportamentos são observados, sendo que o comportamento de lambar a superfície do material é o mais freqüente (Andrade et al., 2002; Camargo et al., 2006; Diniz & Bueno, 2010).

O processo de cultivo do fungo pode ser dividido em três fases: A primeira fase é o tratamento físico em que as operárias seguram e lambem o substrato. O tratamento físico ocorre quando o substrato é levado para dentro do ninho e a função é remover impurezas, prevenindo a contaminação do jardim de fungo. A segunda fase é o tratamento químico, em que as operárias depositam fluido fecal, pressionam e rasgam o substrato, sendo que o substrato original é reduzido a um grande número de pequenos fragmentos. Durante o tratamento químico ocorre a degradação inicial do substrato, permitindo com que o fungo se desenvolva mais rapidamente. A última fase é incorporação, na qual as formigas inserem o substrato no fungo e depositam hifas do fungo no substrato recentemente inserido (Diniz & Bueno, 2010).

Dois padrões de comportamento no processo de cultivo do fungo podem ser observados entre os gêneros da tribo Attini. O primeiro é exibido pelos gêneros basais (*Myrmicocrypta*, *Apterostigma* e *Mycetarotes*), sendo caracterizado pela ausência ou baixa freqüência do tratamento químico. O segundo padrão é exibido pelos gêneros derivados (*Trachymyrmex*, *Acromyrmex* e *Atta*) e é caracterizado pela ocorrência desse tratamento. Além das fases do processo de cultivo do fungo, os gêneros da tribo Attini diferem no modo de divisão das tarefas. As operárias de *Myrmicocrypta*, *Apterostigma* e *Mycetarotes* desempenham todo o processo de maneira solitária, onde a mesma operária executa todas as tarefas. As operárias de

Trachymyrmex executam o tratamento físico em grupos. Em *Acromyrmex* e *Atta*, todas as fases são executadas com a cooperação de vários indivíduos, onde operárias de tamanhos diferentes desempenham tarefas diferentes (Andrade et al., 2002, Camargo et al., 2006; Diniz & Bueno, 2010). Isto sugere que a evolução do processo de cultivo do fungo é marcada por um aumento na importância do tratamento químico e que o polimorfismo das operárias das formigas cortadeiras contribuiu com esse avanço, pois essas formigas apresentam castas especializadas nas diferentes tarefas de cultivo do fungo, sem afetar as demais tarefas dentro da colônia, que são executadas por outras castas menos especializadas (Diniz & Bueno, 2010).

6.5. Forrageamento

Os atíneos inferiores forrageiam próximo de seus ninhos e os substratos utilizados para o cultivo do fungo incluem uma variedade de material orgânico, como fezes e carcaças de insetos e, principalmente, material vegetal encontrado na serrapilheira (De Fine Licht & Boomsma, 2010). Um estudo comparativo do comportamento de forrageamento entre atíneos inferiores (*Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycocephurus*, e *Myrmicocrypta*) e atíneos superiores generalistas (*Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*) revelou que flores e frutos são mais frequentemente coletados por todos os gêneros durante a estação úmida. No entanto, durante a estação seca, os atíneos inferiores coletam principalmente fezes e carcaças de insetos e os atíneos superiores coletam principalmente partes vegetais (Leal & Oliveira, 2000).

As distâncias de forrageamento de atíneos inferiores são de 1 a 2 metros, o que é consideravelmente menor do que as distâncias de forrageamento das formigas cortadeiras, as quais podem alcançar dezenas ou até mesmo centenas de metros (Leal & Oliveira 2000; Urbas et al., 2007). Devido ao pequeno tamanho da colônia e também das operárias, os atíneos inferiores abrangem uma pequena área ao redor do ninho, quando comparada com *Acromyrmex* e *Atta* (Leal & Oliveira, 2000). Em *Atta* existe correlação positiva entre o tamanho da colônia e a distância de forrageamento. Colônias jovens de *A. sexdens* forrageiam em uma escala espacial menor do que colônias maduras (Kost et al., 2005). Colônias iniciais de *Atta cephalotes* Linnaeus forrageiam a uma distância de 7 m do ninho, enquanto que colônias maduras forrageiam a distâncias de até 80 m do ninho (Wetterer, 1994).

O forrageamento de *Acromyrmex* e *Atta* foi mais bem estudado do que o forrageamento dos demais gêneros da tribo Attini. O forrageamento das formigas cortadeiras é um processo que envolve seleção da planta, recrutamento de operárias, além do corte e transporte de material vegetal para o ninho. O fungo simbionte tem crescimento diferenciado quando é cultivado com substratos diferentes (Borba et al., 2006). Assim, determinadas espécies de plantas são sempre aceitas pelas formigas, embora essa aceitação varie muito. Parâmetros químicos e físicos da vegetação influenciam a aceitação da planta pelas formigas (Fowler & Stiles, 1980). Características físicas como dureza das folhas, presença de tricomas e presença de látex são fatores associados com a rejeição de determinadas plantas (Stradling, 1978). Também, o baixo conteúdo de água das folhas tem se mostrado como um fator repelente. De modo geral, as formigas cortadeiras têm preferência pelas partes tenras das plantas (Cherrett, 1972).

O forrageamento tem início quando uma operária escoteira seleciona uma fonte de alimento e recruta as outras operárias, através de trilhas quimicamente marcadas com feromônios. Durante o processo de recrutamento, as operárias escoteiras transmitem a informação sobre o local e a qualidade do recurso alimentar descoberto para as operárias recrutadas (Roces, 1994, 2002). As operárias recrutadas de *Acromyrmex lundii* (Guérin-Méneville) aprendem o odor da planta transportada pela escoteira e utilizam este odor na decisão sobre qual tipo de substrato deve ser transportado (Roces, 1994). As operárias recrutadas de *A. balzani*, *A. crassispinus* e *A. rugosus* integram a informação transmitida pela escoteira com sua própria experiência durante o processo de decisão do substrato que elas irão coletar (Lopes et al., 2004).

As operárias de *Acromyrmex heyeri* Forel cortam fragmentos menores e mais leves e caminham significativamente mais rápido na fase inicial de forrageamento do que quando o forrageamento já está estabelecido. Essa otimização do tempo de caminhada das operárias no início do forrageamento é de grande importância devido a alta necessidade de transferência de informação entre as operárias no início do forrageamento e também para a monopolização do recurso coletado pela colônia (Bollazzi & Roces, 2011).

Em *A. lundii*, a velocidade das operárias recrutadas, o tamanho da carga e o comportamento de marcar a trilha com feromônios dependem da informação que elas recebem da escoteira sobre a qualidade do recurso (Roces & Núñez, 1993). As

operárias recrutadas cortam fragmentos menores, depositam mais feromônio de trilha e caminham mais rapidamente em direção ao ninho quando recrutadas para coletar um alimento de alta qualidade. Depois de descobrir um novo recurso, o recrutamento para o local ocorrerá mais rapidamente se as operárias informadas retornam imediatamente ao ninho marcando a trilha com feromônio. Ao carregar um fragmento menor, a operária caminha mais rápido, podendo retornar prontamente à fonte de recurso. Embora cada operária carregue uma biomassa menor do que ela poderia carregar, a transferência de informação sobre a disponibilidade de recurso é acelerada gerando o recrutamento de novas operárias, elevando assim a taxa global de tecido coletado por toda a colônia (Roces & Núñez, 1993).

A distância entre o ninho e o recurso também pode influenciar no tamanho do fragmento coletado, sendo que operárias recrutadas para fontes de recurso mais próximas do ninho cortam fragmentos menores do que aquelas operárias recrutadas para fontes de recurso mais distantes do ninho (Roces, 1990).

As formigas cortadeiras podem utilizar sinais mecânicos durante o recrutamento. As operárias de *A. cephalotes* estridulam durante o corte da folha, elevando e abaixando o gáster, de forma que o primeiro terço do gáster é esfregado contra uma estrutura situada no pós-pecíolo. As vibrações cuticulares produzidas pelo órgão estridulatório estendem-se ao longo do corpo e chega até a cabeça da operária que está cortando a folha. As operárias que estão próximas àquela que esta cortando, respondem a estas vibrações transmitidas ao longo do caule da planta, orientando-se em direção a fonte das vibrações, de forma que a estridulação age como sinal de recrutamento de alcance limitado (Roces & Hölldobler, 1996).

As vibrações estridulatórias também são utilizadas na comunicação entre as operárias maiores e operárias menores durante a defesa contra forídeos. As espécies de *Atta* e *Acromyrmex* são atacadas por mais de 20 espécies de moscas parasitoides pertencentes à família Phoridae (Diptera). Os forídeos atacam preferencialmente as operárias maiores nas trilhas de forrageamento (Feener & Musgo, 1990). As operárias menores de *A. cephalotes* são atraídas pelas vibrações produzidas pelas operárias maiores que cortam e manipulam o fragmento de folha. As operárias menores sobem no fragmento transportado pela operária maior para defendê-la do ataque de forídeos (Roces & Hölldobler, 1995). No entanto, o comportamento das operárias menores de “pegar carona” no fragmento transportado pelas operárias maiores pode apresentar múltiplas funções, como a defesa contra

forídeos, a defesa contra contaminantes e a obtenção de seiva do fragmento de folha.

A obtenção de seiva pelas operárias menores parece ser uma função secundária ou oportunista, porque é improvável que essas operárias saiam do ninho só para obter seiva (Vieira-Neto et al., 2006), pois elas podem ingerir a seiva durante a preparação do substrato dentro do ninho (Littleddyke & Cherrett, 1976). A defesa contra parasitóides é uma função importante, mas somente contra as espécies de forídeos que pousam no fragmento transportado pelas operárias maiores. Entretanto, dado que a maioria dos forídeos não pousa no fragmento e que o comportamento de pegar carona ocorre também durante a noite, quando os forídeos não são ativos, a função primária do comportamento de pegar carona provavelmente seja a defesa contra contaminantes. A proporção de operárias menores em fragmentos experimentalmente inoculados com um fungo contaminante é aproximadamente de quatro a seis vezes maior do que em fragmentos sem contaminantes ou inoculados com uma substância inerte (Vieira-Neto et al., 2006).

As formigas cortadeiras freqüentemente cortam fragmentos de folhas que são correlacionados com a massa de seus corpos. A correlação positiva entre o tamanho da formiga e o tamanho do fragmento foi detectada tanto em *Atta* (Burd, 2000; Wetterer, 1990b), como em *Acromyrmex* (Roces & Núñez, 1993; Quirán & Steibel, 2001; Bollazzi & Roces, 2011). A combinação de tamanho é resultado do método geométrico de corte das folhas. As operárias ancoram as pernas posteriores na extremidade da folha e giram ao redor da folha, cortando-as. O tamanho da carga pode ser determinado diretamente pelo alcance que a operária tem enquanto corta e esse alcance depende do tamanho do corpo da operária (Weber, 1972). Porém, há evidências de que nem todas as operárias cortam fragmentos tão grandes quanto são capazes, o que sugere que há um mecanismo mais flexível de seleção do tamanho da carga (Roces & Núñez, 1993). O tamanho da carga também é afetado pela densidade, espessura e dureza da folha, familiaridade com a planta ou distância da trilha de forrageamento (Nicholas-Orians & Schults, 1989; Roces, 1990).

Uma operária de formiga cortadeira pode transportar fragmentos vegetais que são muito mais pesados e mais longos do que o seu próprio corpo. As operárias transportam os fragmentos em uma posição vertical e ligeiramente inclinados para trás. Para manter o equilíbrio e controle da posição do fragmento carregado quando estão caminhando, as operárias de *Atta vollenweideri* Forel não seguraram os

fragmentos diferentemente entre as mandíbulas quando mudam de uma posição horizontal para uma posição inclinada da trilha, mas executam movimentos para cima ou para baixo, controlados pela cabeça, sendo capazes de ajustar o ângulo do fragmento e manter o equilíbrio (Moll et al., 2010).

É comum entre as formigas cortadeiras a divisão de trabalho durante o forrageamento, onde algumas operárias cortam e outras operárias transportam o fragmento para o ninho. Como o corte é uma atividade energeticamente mais intensa do que o transporte, as operárias que cortam são significativamente maiores do que as operárias que transportam (Fowler & Robinson, 1979; Roces & Lighton, 1995; Röschard & Roces, 2003b). Um estudo revelou que as operárias de *A. cephalotes* que apresentam as mandíbulas subdesenvolvidas ou desgastadas tendem a transportar os fragmentos em vez de cortá-los (Schofield et al., 2011).

Quando o sítio de coleta está localizado próximo do ninho, a operária que corta geralmente transporta o fragmento até o ninho. No entanto, as operárias realizam o transporte em cadeia quando as trilhas de forrageamento são extensas, sendo que um fragmento pode ser transportado por duas a cinco operárias. O transporte em cadeia pode ocorrer com a transferência indireta do material coletado entre as operárias, ou seja, o material é deixado na trilha para ser coletado posteriormente por outra operária. Ou pode ocorrer a transferência direta, onde o fragmento é passado consecutivamente de uma operária para outra (Lopes et al., 2003; Röschard & Roces, 2003a; Röschard & Roces, 2011). Com o transporte em cadeia há uma otimização do transporte de material vegetal para o ninho e aumento da eficiência do trabalho, porque as operárias tornam-se especialistas nas tarefas realizadas. Além disso, o transporte em cadeia aumenta a transferência de informação sobre a espécie de planta coletada e sua qualidade (Röschard & Roces, 2003a; Röschard & Roces, 2011).

Um fenômeno interessante que ocorre durante o forrageamento das formigas cortadeiras é a rejeição latente, em que um determinado vegetal é aceito inicialmente, no entanto, após 10 a 16 horas do início da coleta, o material vegetal é rejeitado e a colônia continua rejeitando a planta por semanas ou meses (Ridley et al., 1996; Herz et al., 2008; Saverschek et al., 2010). As formigas aprendem a rejeitar o material vegetal que contém substâncias químicas prejudiciais para o fungo ou para as formigas. Em um experimento de laboratório, as operárias de *A. laevigata*, *Atta sexdens rubropilosa* Forel, *A. subterraneus* e *A. octospinosus*

coletaram inicialmente iscas de casca laranja contendo o fungicida cicloheximida, no entanto, elas pararam de coletar a isca e a rejeição foi mantida por muitas semanas, sendo que as colônias também rejeitaram as iscas de casca de laranja que não continham o fungicida. Os autores sugeriram que se o substrato causa efeito tóxico ao fungo, o fungo produz um sinal químico que faz com que as operárias parem de coletar o material (Ridley et al., 1996). O sinal produzido pelo fungo não afeta diretamente as operárias que estão forrageando, mas sim, aquelas operárias que estão em contato com o fungo, sugerindo que a informação é transferida pelas operárias menores (que cultivam o fungo) para as operárias maiores (que forrageiam) (North et al., 1999).

Em um experimento de campo, a aceitabilidade de 10 espécies de plantas raramente coletadas pelas formigas cortadeiras foi testada em colônias de *A. colombica* localizadas em dois ambientes onde as plantas estavam presentes ou não. As colônias localizadas no habitat onde as plantas estavam presentes evitaram todas as espécies no primeiro contato, sugerindo uma experiência prévia das operárias com as plantas. As colônias localizadas no hábitat onde as espécies de plantas não estavam presentes aceitaram as plantas no primeiro contato, entretanto, evitaram quatro espécies de plantas quando oferecidas após 24 e 48 h. O comportamento de rejeição durou 18 semanas até que as operárias coletaram novamente as plantas, indicando que as operárias aprendem a rejeitar determinadas espécies de plantas, mas retornam a coletar o vegetal quando a população de operárias é renovada (Saverschek et al., 2010).

A atividade de forrageamento das formigas cortadeiras é influenciada por vários fatores ambientais, como temperatura, intensidade de luz, pressão atmosférica e umidade (Fowler, 1979). A atividade de forrageamento de *A. sexdens* e *A. cephalotes* é principalmente diurna durante o inverno e noturna durante o verão (Fowler & Robinson, 1979; Wetterer, 1990a). Já a atividade de forrageamento de *A. colombica* é mais freqüente durante o dia (Wirth et al., 1997), enquanto que em *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Forel) é principalmente noturna (Maciel et al., 1995). Em *A. cephalotes* ocorre mudanças no tamanho das operárias durante o forrageamento diário, sendo que as operárias que forrageiam durante a noite são significativamente maiores do que as operárias que forrageiam durante o dia. Uma possível explicação seria que as operárias maiores talvez evitem a atividade fora do ninho durante o dia, devido a problemas com a dessecação. Outra possibilidade

seria que as operárias maiores estariam evitando o ataque de parasitóides que apresentam hábitos diurnos e atacam preferencialmente as formigas maiores (Wetterer, 1990a).

7. FORMIGAS CORTADEIRAS: IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA E ECONÔMICA

As formigas são insetos importantes em ecossistemas naturais e alterados, cumprindo uma variedade de funções ecológicas, devido aos seus hábitos de nidificação, amplo espectro de alimentação e associação com numerosas espécies de plantas e animais (Hölldobler & Wilson, 1990). As formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* (saúvas) e *Acromyrmex* (quenquéns) utilizam essencialmente substratos vegetais frescos para o cultivo do fungo do qual se alimentam. Portanto destacam-se, como as formigas de importância econômica, pois são nocivas ao sistema agroflorestral, já que podem cortar e utilizar ampla diversidade de espécies vegetais que são cultivadas pelo homem (Della Lucia et al., 2011).

As formigas cortadeiras podem causar a desfolha total, tanto de mudas como de plantas adultas. No entanto, idade das plantas pode influenciar na vulnerabilidade aos prejuízos causados por formigas. Os danos são maiores em plantas jovens, sendo que na fase inicial do plantio, as perdas por esses insetos podem ser irreversíveis, pela fragilidade das mudas (Della Lucia et al., 2011; Hölldobler & Wilson, 1990). Os ataques de formigas cortadeiras além de provocarem à diminuição de produção das plantas, também diminuem a resistência das mesmas, deixando-as mais suscetíveis ao ataque de outros insetos e de doenças (Ferreira, 1989).

Nem todas as espécies de formigas cortadeiras são consideradas pragas. As espécies de saúvas que apresentam importância econômica são: *Atta bisphaerica* Forel, *Atta capiguara* Gonçalves, *A. cephalotes*, *A. laevigata*, *Atta sexdens piriventris* Santschi, *A. sexdens rubropilosa*, *Atta sexdens sexdens* Linnaeus e *A. vollenweideri*. As espécies de quenquéns que apresentam importância econômica são: *Acromyrmex aspersus* (F. Smith), *A. balzani*, *Acromyrmex coronatus* (Fabricius), *A. crassispinus*, *Acromyrmex fracticornis* (Forel), *A. heyeri*, *Acromyrmex landolti landolti* Forel, *Acromyrmex laticeps laticeps* Emery, *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel, *Acromyrmex lobicornis* Emery, *A. niger*, *A. octospinosus*, *Acromyrmex rugosus rochai* Forel, *Acromyrmex rugosus rugosus* (F. Smith), *Acromyrmex striatus* (Roger),

Acromyrmex subterraneus molestans Santschi e *A. subterraneus subterraneus* (Costa et al., 2008).

As saúvas são consideradas as pragas mais importantes dos plantios florestais, principalmente de *Eucalyptus* e *Pinus*, devido aos ataques intensos e constantes às plantas, que causam prejuízos consideráveis (Della-Lucia et al., 2011). As desfolhas provocadas por saúvas afetam significativamente o volume final de madeira das espécies *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh, *Eucalyptus citriodora* Hook e *Eucalyptus tereticornis* Smith (Zanetti et al., 2000b), sendo que a redução na produção de madeira para cada 2,67m² de área de sauveiro é de 0,68; 3,26 e 1,78% em cada espécie, respectivamente, em plantios comerciais em áreas de Cerrado em Minas Gerais, Brasil. O nível de dano econômico nesse caso varia entre 7,02 e 34,86 m² de terra solta por hectare (Zanetti et al., 2003). Em plantios de eucalipto em áreas de Mata Atlântica em Minas Gerais, Brasil, as formigas cortadeiras reduzem a produtividade de madeira entre 0,04 a 0,13 m³/ha⁻¹, para cada m² de área de terra solta de sauveiro, a depender do sítio cultivado com eucalipto. O nível de dano econômico estimado é de 13,4 a 39,2 m² de terra solta por hectare (Souza et al., 2011). Densidades maiores que 30 ninhos/ha de *A. laevigata* em plantios de *Pinus caribaea* Mor., com 10 anos de idade, na Venezuela, podem reduzir mais de 50% da produção de madeira por hectare (Hernández & Jaffé, 1995).

A voracidade das espécies de *Acromyrmex* é menor que das espécies de *Atta* pelo menos em plantios de *Pinus*. As plantas de *Pinus taeda* Linnaeus sofrem perdas tanto em diâmetro como em altura, devido à ação desfolhadora das espécies *A. heyeri* e *A. lobicornis*, na província de Corrientes, Argentina. Mas, os ataques a partir dos 24 meses não são significativamente prejudiciais ao desenvolvimento das plantas (Cantarelli et al., 2008). A espécie *A. crassispinus* causa prejuízos às plantas de *P. taeda* somente nos primeiros meses de idade do plantio, com maior impacto nos primeiros 30 dias no planalto norte do Estado de Santa Catarina, Brasil (Nickele et al., 2012).

Apesar da condição de praga de algumas espécies de formigas cortadeiras em plantios agrícolas e florestais, estas formigas podem trazer benefícios em determinadas situações ou ambientes. As formigas cortadeiras podem atuar na dispersão de sementes (Pikarti et al., 2010). Além disso, baixas densidades de sauveiros em plantios de *Pinus* ou *Eucalyptus* com mais de três anos de idade afetam positivamente a produção de madeira por unidade de área, pois as formigas

reduzem a competição entre as plantas remanescentes, que crescerão mais. No entanto, em altas densidades de saueiros, tal efeito se torna nulo ou negativo, devido à mortalidade de grande número de plantas (Hernández & Jaffé, 1995; Zanetti et al., 2000b).

As formigas cortadeiras coletam grande quantidade de material vegetal que serve como substrato para o crescimento do fungo que é utilizado para a alimentação. O material resultante da decomposição do fungo, as formigas mortas e as partículas de solo são removidos do jardim de fungo para as câmaras de lixo. Os solos das câmaras de lixo são mais ricos em carbono orgânico e outros nutrientes do que os solos adjacentes (Farji-Brener & Ghermandi, 2008). Desse modo, as formigas cortadeiras podem ter impactos positivos sobre a estrutura química e física do solo e potencialmente beneficiar a vegetação, favorecendo o seu crescimento, pois em áreas com ninhos, o solo é menos resistente à penetração das raízes e a matéria orgânica presente nas câmaras de lixo favorece o aumento na fertilidade do solo. Determinadas espécies de plantas são mais abundantes e vigorosas quando se desenvolvem próximo às câmaras de lixo de formiga cortadeiras (Moutinho et al., 2003; Farji-Brener & Ghermandi, 2004).

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* podem ser consideradas como engenheiras de ecossistemas. Um estudo na Mata Atlântica no Nordeste brasileiro mostrou que nas áreas de forrageamento dessas formigas, a quantidade de luz que chega ao sub-bosque é maior. E a riqueza e densidade de plantas imaturas é menor do que em áreas sem atividade destas formigas. As áreas dos ninhos diferenciam-se de áreas sem ninho, tanto em relação ao seu microclima (luminosidade, temperatura e umidade do solo), com relação à composição do solo (conteúdo de carbono, nitrogênio, hidrogênio e capacidade de troca de cátions) e quanto à comunidade de plantas regenerantes, onde a densidade das mudas quase triplicou e a sua riqueza duplicou com o avanço da distância das colônias. Estas mudanças não se aplicam apenas à área do ninho (aproximadamente 48m²), mas se expandem para a área de entorno alcançando até 200 m², indicando que até 6% da floresta estaria sendo modificados pela atividade das formigas cortadeiras (Meyer et al. 2011).

7.1. Controle de formigas cortadeiras

A importância das formigas cortadeiras levou as empresas florestais a formarem equipes exclusivas para o combate dessas formigas. Essas formigas são

controladas principalmente pelo uso de iscas granuladas, que são distribuídas de maneira sistemática (de 2 a 4 kg/ha) ou de maneira localizada, onde a isca é distribuída somente se os ninhos forem encontrados. Essas iscas compreendem um substrato atrativo a base de polpa de laranja em mistura com um princípio ativo sintético, em pellets (Boaretto & Forti, 1997). Os inseticidas mais usados no controle de formigas são o fipronil, a deltametrina e a sulfluramida. Esses inseticidas não são específicos e podem causar efeitos tóxicos indesejáveis para as espécies não alvo. Além disso, podem poluir o solo e as fontes de água (Ying & Kookana, 2006). O controle de formigas cortadeiras envolve custos com produtos químicos, mão-de-obra para aplicação e monitoramento (Zanuncio et al., 1996).

Questões econômicas e ambientais têm obrigado as empresas agrícolas e florestais a melhorarem o rendimento das técnicas de controle químico e incentivado a experimentação de novas tecnologias e de novos princípios ativos para o controle de formigas cortadeiras. Alguns métodos alternativos de controle têm sido constantemente mencionados como o controle cultural, controle mecânico, controle biológico, uso de plantas resistentes ou tóxicas e o uso de feromônios. No entanto, até o momento, o controle químico é o único com tecnologia disponível para uso em grande escala (Araújo et al., 2003).

O controle cultural consiste no emprego de práticas agrícolas ou florestais normalmente utilizadas para o cultivo das plantas. O preparo do solo, com aração e gradagem, pode ser importante na eliminação de ninhos de saúvas com até 4 meses de idade, pois pode matar as rainhas. No entanto, com a prática do cultivo mínimo, esse controle praticamente deixou de existir em áreas de plantios florestais (Boaretto & Forti, 1997).

O controle mecânico de formigas cortadeiras inclui todas as práticas de destruição direta dos insetos, como também aquelas que visam impedir, através de barreiras, que eles tenham acesso às plantas. A escavação dos ninhos feita por meio de uma enxada ou pá, até a eliminação da rainha pode ser útil, porém esta técnica é viável somente em pequenas áreas e quando os ninhos estão superficiais. O uso de barreiras físicas é uma técnica de prevenção que consiste em colocar um obstáculo entre as plantas e as formigas cortadeiras. A barreira pode ser útil nos casos de plantios de árvores isoladas, pequenos viveiros, pequenos reflorestamentos, áreas experimentais ou áreas urbanas (Araújo et al., 2003).

O controle biológico natural, através de predadores, parasitóides e microrganismos patogênicos, sem dúvida é um importante fator de regulação das populações de insetos. As aves são importantes elementos dentre os inimigos naturais de formigas cortadeiras durante os períodos de revoada. Dentre os invertebrados, destacam-se como predadores de formigas cortadeiras as aranhas, formigas dos gêneros *Solenopsis*, *Paratrechina* e *Eciton* e coleópteros do gênero *Canthon* (Autuori, 1950a). Mais de 20 espécies de moscas da família Phoridae são parasitóides de operárias de *Atta* e *Acromyrmex* (Feener & Musgo, 1990). As taxas de parasitismo desses parasitóides são relativamente baixas, no entanto, a presença de forídeos sob as trilhas de formigas reduz o número de formigas forrageando, além do tamanho dos fragmentos cortados (Bragança et al., 1998). Resultados promissores foram obtidos no controle biológico de formigas cortadeiras através de isolados bacterianos de *Bacillus thuringiensis* (Berliner) obtidos de operárias de *A. crassispinus* e *A. lundii* testados contra operárias de *A. lundii* em condições laboratoriais (Pinto et al., 2003). Estudos têm sido conduzidos sobre a possibilidade de utilização de fungos para o controle de formigas cortadeiras. Nos bioensaios em laboratório, os fungos *Beauveria*, *Metharhizium* e *Trichoderma* mostram-se patogênicos (Silva et al., 2006). Os fungos *Metharhizium anisopliae* (Metsch.) and *Trichoderma viride* (Pers.) foram efetivos no controle de colônias de *A. cephalotes* em condições de laboratório e campo (Lopez & Orduz, 2003). Apesar de alguns resultados promissores em relação ao controle microbiano de formigas cortadeiras, esse método de controle não tem sido utilizado na prática (Boaretto & Forti, 1997). A continuidade de pesquisas nessa área poderá abrir novas possibilidades no combate de formigas cortadeiras (Araújo et al., 2003).

Embora as formigas cortadeiras cortem inúmeras espécies vegetais, algumas plantas são resistentes ao seu ataque. Experimentos de laboratório constatam um alto grau de não-preferência de formigas cortadeiras por algumas espécies de *Eucalyptus*, como é o caso de *Eucalyptus nesophila* Blakely (Santana & Anjos, 1989), *Eucalyptus acmenioides* Schauer e *E. citriodora* (Della Lucia et al., 1995). Todavia, esses resultados não têm sido aplicados no campo e, no caso dos plantios com eucalipto, a demanda pela melhor qualidade da madeira aliada ao tempo necessário para o desenvolvimento das pesquisas, inviabilizaram a utilização desse método até o momento (Araújo et al., 2003). Pesquisas sobre plantas tóxicas, visando a extração e identificação do material tóxico às formigas ou a seu fungo têm

sido realizadas. O uso de substâncias tóxicas, extraídas de vegetais, poderá apresentar-se, no futuro, como possibilidade de controle (Hebling et al., 2000; Bueno et al., 2004; Valderrama-Eslava et al., 2009).

A incorporação de feromônios em iscas granuladas, visando o aumento da sua atratividade às operárias de formigas cortadeiras, com conseqüente aumento do transporte para o interior do ninho é uma estratégia promissora (Vilela & Howse, 1988). Esse aumento de atratividade é altamente desejável, pois a isca se torna seletiva na medida em que se atraem as próprias formigas cortadeiras, redundando numa menor permanência no ambiente. A impregnação de iscas granuladas com feromônios para aumentar sua atratividade pode ser de grande valor para espécies de *Acromyrmex*, cujos ninhos são de difícil localização em áreas onde existe um sub-bosque. Até o momento, no entanto, essa técnica não tem uso prático, pois são necessárias maiores informações sobre o total funcionamento dos compostos feromonais. Além disso, estudos de campo sobre a taxa de liberação dessas substâncias, a formulação desses produtos junto às iscas, sua aplicabilidade em micro-porta-iscas, etc., devem ser conduzidos antes que se possa efetivamente utilizar essa técnica (Araújo et al., 2003).

8. CONCLUSÕES E DIREÇÕES FUTURAS

Ao longo da história evolutiva da tribo Attini houve diversas transições que incluem a mudança de uma agricultura inferior, com o cultivo de um fungo menos especializado capaz de levar vida livre, para uma agricultura superior, com o cultivo de um fungo altamente especializado, que produz o gongilídio (estrutura especializada da hifa que acumula nutrientes e é preferencialmente consumida pelas formigas) e que apresenta um alto grau de domesticação. Além disso, houve a transição da utilização de partes mortas de plantas, cadáveres e fezes de insetos como substrato para o cultivo do fungo, para a utilização de partes frescas de plantas, recurso abundantemente disponível, para os gêneros *Acromyrmex* e *Atta*. A transição evolutiva foi acompanhada ainda por várias modificações na história natural dessas formigas, incluindo o tamanho reduzido da rainha para um tamanho significativamente maior, a fecundação das rainhas por um único macho para a cópula múltipla, a transição de operárias monomórficas para operárias polimórficas e a ausência ou baixa freqüência do tratamento químico durante o cultivo do fungo

para a alta frequência desse tratamento. Transições adicionais aconteceram no ancestral das espécies de *Atta*, pois somente esse gênero funda os ninhos de maneira claustral, as rainhas são de tamanho muito grande, o polimorfismo é altamente desenvolvido na casta operária (os soldados são encontrados somente em ninhos de *Atta*) e as colônias são enormes contendo milhões de indivíduos. Todas essas transições levaram ao grande sucesso ecológico do grupo, especialmente do gênero *Atta*, que é o mais derivado da tribo e que apresenta a maior complexidade social.

A origem da fungicultura da tribo Attini ainda é obscura, pois não está claro se a fungicultura em atíneos surgiu de um ancestral micofágico ou de um fungo que utilizava formigas como vetores. Suporte mais consistente para qualquer uma das hipóteses da origem da fungicultura em atíneos viria com a descoberta do grupo irmão da tribo Attini, pois ajudaria a revelar os hábitos alimentares da espécie ancestral. Dessa maneira, o estudo detalhado da bioecologia dos atíneos mais primitivos e também das espécies mais próximas da tribo Attini seria o caminho mais promissor para o entendimento da origem da simbiose entre fungo e formigas.

O sistema de simbiose entre fungo e as formigas é muito mais complexo do que se supunha inicialmente, pois microorganismos adicionais fazem parte desse sistema: o fungo parasita do gênero *Escovopsis*, a bactéria *Pseudonocardia* e outras bactérias filamentosas e a levedura negra do gênero *Phialophora*. Os estudos sobre os microorganismos associados às formigas da tribo Attini devem ser realizados não apenas para demonstrar a presença de novas associações, mas também para compreender o real papel desses microorganismos na simbiose com as formigas. Um melhor entendimento da interação entre estes organismos poderia auxiliar na descoberta de novas moléculas oriundas desses simbiontes, trazendo benefícios para o homem, se fossem explorados do ponto de vista industrial ou médico. Além disso, poucos estudos exploraram a possível utilização e manipulação desses microorganismos para o controle biológico das formigas cortadeiras.

As espécies de *Atta* são as formigas mais estudadas da tribo Attini, porque apresentam as maiores colônias e porque causam os maiores danos aos plantios agrícolas e florestais. Em contraste, pouco se sabe sobre a bioecologia dos gêneros *Mycetagroicus*, *Kalathomyrmex* e *Paramyctophylax*, que foram descritos recentemente. Assim, estudos devem ser conduzidos com as espécies de todos os

gêneros da tribo. É possível que novas espécies e novos sistemas de agricultura das formigas cultivadoras de fungo sejam descobertos com esses estudos.

O controle de formigas cortadeiras tem sido estabelecido de maneira padronizada na maioria dos plantios brasileiros, não levando em consideração as particularidades da região (Bioma, clima, sítio, espécie vegetal cultivada, etc.), as espécies de formigas, nem os níveis de infestação. Se o controle fosse baseado em estimativas corretas de dano em cada região, poderia ocorrer a diminuição do uso de iscas e como conseqüências gastos consideráveis e efeitos maléficos do uso de inseticidas ao ambiente seriam evitados.

A adoção de métodos de controle mais específicos e efetivos para as formigas cortadeiras, que reduzam o impacto ambiental, deve ser intensificada ao longo do tempo, a fim de reduzir ao máximo o uso de produtos químicos tradicionais. O controle biológico, o uso de plantas resistentes, o uso de extratos vegetais e o uso de feromônios são estratégias promissoras ao controle de formigas cortadeiras, porém, até o momento não são aplicáveis, pois necessitam de maiores pesquisas, tanto em nível de campo, como de laboratório, porque a maioria dos experimentos foi realizada somente em condições laboratoriais.

Em grandes áreas cobertas por monoculturas deve haver um monitoramento rigoroso e constante da população de formigas cortadeiras, pois o conhecimento da densidade e tamanho dos ninhos nestas áreas resultará em economia de insumos, mão-de-obra e preservação ambiental. Vale salientar que é possível conviver com alguns níveis de infestação em florestas plantadas se o sub-bosque for mantido, porque, muitas vezes, as formigas cortadeiras atacam a espécie de interesse econômico pela falta de outros recursos vegetais. Assim, se a vegetação nativa entre as linhas de plantio for mantida, as formigas terão alternativas de recursos para o forrageamento.

Estudos relacionados com a ocorrência das espécies de formigas cortadeiras em áreas cultivadas, a voracidade das espécies, as espécies de plantas atacadas, o período de revoada, enfim, estudos de biologia, ecologia e comportamento das espécies de formigas cortadeiras, especialmente do gênero *Acromyrmex*, que ainda é pouco estudado e que apresenta grande importância econômica, também são necessários. Estes estudos forneceriam subsídios importantes para melhorar os métodos de controle de formigas cortadeiras.

9. REFERÊNCIAS

- ADAMS, R. M. M.; MUELLER, U. G.; SCHULTZ, T. R.; NORDEN, B. Agro-predation: Usurpation of attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. **Naturwissenschaften**, v. 87, p. 549-554, 2000.
- ANDRADE, A. P. P. de; FORTI, L. C.; MOREIRA, A. A.; BOARETTO, M. A. C.; RAMOS, V. M.; MATOS, C. A. O. de. Behavior of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. **Sociobiology**, v. 40, p. 293-306, 2002.
- ARAÚJO, M. da S.; DELLA LUCIA, T. M. C.; SOUZA, D. J. Estratégias alternativas de controle de formigas cortadeiras. **Bahia Agrícola**, v. 6, p. 71-74, 2003.
- AUGUSTIN, J. O.; SANTOS, J. F. L.; ELLIOT, S. L. A behavioral repertoire of *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae) queens during the claustral founding and ergonomic stages. **Insectes Sociaux**, v. 58, p. 197–206, 2011.
- AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera - Formicidae). I – Evolução do saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa*, Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 12, p. 197-228, 1941.
- AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera – Formicidae). II. O saúveiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa*, Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 13, p. 67-86, 1942.
- AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera: Formicidae). Número de formas aladas e redução dos saúveiros iniciais. **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 19, p. 325-331, 1950a.
- AUTUORI, M. Longevidade de uma colônia de saúva (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908) em condições de laboratório. **Ciência e Cultura**, v. 2, p. 285-286, 1950b.

BOARETTO, M. A. C.; FORTI, L. C. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. **Série técnica IPEF**, v. 11, p. 31-46, 1997.

BOER, S. P. A. den; BAER, B.; DREIER, S.; ARON, S.; NASH, D. R.; BOOMSMA, J. J. Prudent sperm use by leaf-cutter ant queens. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 276, p. 3945-3953, 2009.

BOLLAZZI, M.; KRONENBITTER, J.; ROCES, F. Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Oecologia**, v. 158, p. 165–175, 2008.

BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Information Needs at the Beginning of Foraging: Grass-Cutting Ants Trade Off Load Size for a Faster Return to the Nest. **Plos One**, v. 6, e17667, 2011.

BOOMSMA, J. J.; AANEN, D. K. Rethinking crop-disease management in fungus-growing ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, p. 17611–17612, 2009.

BOOMSMA, J. J.; FJERDINGSTAD, E. J.; FRYDENBERG, J. Multiple paternity, relatedness and genetic diversity in *Acromyrmex* leaf-cutter ants. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 266, p. 249-254, 1999.

BORBA, R. S.; LOECK, A. E.; BANDEIRA, J. de M. ; MORAES, C. L. ; CENTENARO, E. Crescimento do fungo simbiote de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em meios de cultura com diferentes extratos. **Ciência Rural**, v. 36, p. 725-730, 2006.

BORBA, R. S.; LOECK, A. E. R.; BRANCO, J. C.; BONOW, J.; OLIVEIRA, A. C. Pareamento de fungos cultivados por diferentes espécies de formigas cortadeiras no Estado do Rio Grande do Sul. **Ciência Rural**, v. 38, p. 1214-1219, 2008.

BORBA, R. S.; LOECK, A. E. ; BRANCO, J. C.; KOPP, M. M.; OLIVEIRA, A. C. Polimorfismo do fungo simbiote de formigas cortadeiras submetido à luz ultravioleta. **Ciência Rural**, v. 37, p. 1221-1226, 2007.

BRAGANÇA M. A. L.; TONHASCA, Jr. A.; DELLA LUCIA, T. M. C. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 89, p. 305-311, 1998.

BUENO, O. C.; BUENO, F. C.; BETELLA, G.; MORINI, M. S. C.; HEBLING, M. J. A.; PAGNOCCA, F. C.; LEITE, A. C.; VIEIRA, P. C.; FERNANDES, J. B. Toxicity of sesame extracts to leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 44, p. 599-606, 2004.

BURD, M. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants): an examination of two predictions for load selection. **Animal Behaviour**, v. 60, p. 781-788, 2000.

CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C.; ANDRADE, A. P. P.; MATOS, C. A. O.; LOPES, J. F. S. Morphometry of the sexual forms of *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae) in queenright and queenless laboratory colonies. **Journal of Applied Entomology**, v. 129, p. 347-351, 2005.

CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C.; LOPES, J. F. S.; ANDRADE, A. P. P.; OTTATI, A. L. T. Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae). **Journal of Applied Entomology**, v. 131, p. 139-145, 2007a.

CAMARGO, R. S.; FORTI, L. F.; LOPES, J. F. S.; NAGAMOTO, N. S. Studies on Leaf-Cutting ants, *Acromyrmex* spp. (Formicidae, Attini): Behavior, reproduction and control. **Recent Research Developments in Entomology**, v. 5, p. 1-21, 2006.

CANTARELLI, E. B.; COSTA, E. C.; PEZZUTTI, R.; OLIVEIRA, L. da S. Quantificação das perdas no desenvolvimento de *Pinus taeda* após o ataque de formigas cortadeiras. **Ciência Florestal**, v. 18, p. 39-45, 2008.

CHERRETT, L. M. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 41, p. 647-660, 1972.

COSTA, E. C.; D'AVILA, M.; CANTARELLI, E. B.; MURARI, A. B.; MANZONI, C. G. **Entomologia Florestal**. Santa Maria: UFSM, 2008. 240 p.

CURRIE, C. R.; MUELLER, U. G.; MALLOCH, D. The agricultural pathology of ant fungus gardens. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, p. 7998–8002, 1999a.

CURRIE, C. R.; SCOTT, J. A.; SUMMERBELL, R. C.; MALLOCH, D. Fungus growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature**, v. 398, p. 701–704, 1999b.

CURRIE, C. R.; POULSEN, M.; MENDENHALL, J.; BOOMSMA, J. J.; BILLEN, J. Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. **Science**, v. 311, p. 81-83, 2006.

DE FINE LICHT, H.H.; BOOMSMA, J.J. Forage collection, substrate preparation, and diet composition in fungus-growing ants. **Ecological Entomology**, v. 35, p. 259–269, 2010.

DELLA LUCIA, T. M. C. **Formigas cortadeiras: da Bioecologia ao Manejo**. Viçosa: Editora UFV, 2011. 419 p.

DELLA LUCIA, T. M. C.; OLIVEIRA, M. A.; ARAÚJO, M. da S.; VILELA, E. F. Avaliação da não-preferência da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel ao corte de *Eucalyptus*. **Revista Árvore**, v. 19, p. 92-99, 1995.

DIJKSTRA, M. B.; BOOMSMA, J. J. *Gnamptogenys hartmani* Wheeler (Ponerinae: Ectatommini): an agro-predator of *Trachymyrmex* and *Sericomyrmex* fungus-growing ants. **Naturwissenschaften**, v. 90, p. 568-571, 2003.

DIJKSTRA, M. B.; BOOMSMA, J. J. Are workers of *Atta* leafcutter ants capable of reproduction? **Insectes sociaux**, v. 53, p. 136–140. 2006.

DINIZ, E. A.; BUENO, O. C. Evolution of Substrate Preparation Behaviors for Cultivation of Symbiotic Fungus in Attine Ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 23, p. 205–214, 2010.

EVISON, S. E. F.; HUGHES, W. O. H. Genetic caste polymorphism and the evolution of polyandry in *Atta* leaf-cutting ants. **Naturwissenschaften**, v. 98, p. 643-649, 2011.

FARJI-BRENER, A. G.; GHERMANDI, L. Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotic plant species in natural protected areas. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 275, p. 1431–1440, 2008.

FEENER, D. H. Jr.; MOSS, K. A. G. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 26, p. 17-29, 1990.

FERNANDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J. K.; Wcislo, W. T. Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 81, p. 39-48, 2004.

FERNANDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J. K.; WCISLO, W. T. Fungus garden platforms improve hygiene during nest establishment in *Acromyrmex* ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Insectes sociaux**, v. 54, p. 64-69, 2007.

FERREIRA, F. A. **Patologia florestal**: principais doenças florestais no Brasil. Viçosa: Sociedade de Investigações Florestais, 1989. 570 p.

FJERDINGSTAD, E. J.; BOOMSMA, J. J. Queen mating frequency and relatedness in young *Atta sexdens* colonies. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 354-356, 2000.

FORTI, L. C.; ANDRADE, M. L. de; ANDRADE, A. P. P.; LOPES, J. F. S.; RAMOS, V. M. Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) through an illustrated key. **Sociobiology**, v. 48, p. 135-156, 2006.

FORTI, L. C.; CAMARGO, R. S.; MATOS, C. A. O.; ANDRADE, A. P. P.; LOPES, J. F. Aloetismo em *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel (Hymenoptera, Formicidae), durante o forrageamento, cultivo do jardim de fungo e devolução dos materiais forrageados. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, p. 59-63, 2004.

FOWLER H. G. Environmental correlates of the foraging of *Acromyrmex crassispinus*. **Ciência e Cultura**, v. 31, p. 879-882, 1979.

FOWLER, H. G. Patterns of colonization and incipient nest survival in *Acromyrmex niger* and *Acromyrmex balzani* (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 39, p. 347-350, 1992.

FOWLER, H. G.; ROBINSON, S.W. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste and efficiency. **Economic Entomology**, v. 4, p. 239-247, 1979.

FOWLER, H. G. & E. W. STILES. Conservative resource management by leaf-cutting ants. The role of foraging territories and trails, and enviromental patchiness. **Sociobiology**, v. 5, p. 24-41, 1980.

FOWLER, H. G.; PEREIRA DA SILVA, V.; FORTI, L. C.; SAES, N. B. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief re-view, p. 123-145. In: Lofgren, C.S.; Vander Meer, R.K. (Eds.): **Fire ants and leaf-cutting ants**: biology and management. Boulder: West-view Press, 1986. 435 p.

HEBLING, M. J. A.; BUENO, O. C.; MAROTI, P. S.; PAGNOCCA, F. C.; SILVA, O. A. Effects of leaves of *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae) on nest development and on respiratory metabolism of leaf-cutting ants *Atta sexdens* L. (Hym., Formicidae). **Journal of Applied Entomology**, v. 124, p. 249-252, 2000.

HERNÁNDEZ, J.V.; JAFFÉ, K. Dano econômico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F. Smith) em plantações de *Pinus caribaea* Mor. e elementos para o manejo da praga. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 24, p. 287-298, 1995.

HERZ, H.; B. HOLLDOBLER. & F. ROCES. Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. **Behavioral Ecology**, v. 19, p. 575-582, 2008.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990. 732 p.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The superorganism: The Beauty, elegance, and strangeness of insect societies**. New York: W.W. Norton & Co., 2008. 544 p.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The leafcutter ants: civilization by instinct**. New York: W.W. Norton & Co., 2011. 160 p.

HUGHES, W. O. H.; PAGLIARINI, R.; MADSEN, H. B.; DIJKSTRA, M. B.; BOOMSMA, J. J. Antimicrobial defense shows an abrupt evolutionary transition in the fungus growing ants. **Evolution**, v. 62, p. 1252-1257, 2008.

JULIAN, G. E.; FEWELL, J. H. Genetic variation and task specialization in the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor*. **Animal Behavior**, v. 68, p. 1-8, 2004.

KOST, C.; OLIVEIRA, E. G. de; KNOCH, T. A.; WIRTH, R. Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 677–688, 2005.

KOST, C.; LAKATOS, T.; BÖTTCHER, I.; ARENDHOLZ, W. R.; REDENBACH, M.; WIRTH, R. Non-specific association between filamentous bacteria and fungus-growing ants. **Naturwissenschaften**, v. 94, p.821–828, 2007.

LEAL, I. R.; SILVA, P. S. D.; OLIVEIRA, P. S. Natural History and Ecological Correlates of Fungus-Growing Ants (Formicidae: Attini) in the Neotropical Cerrado Savanna. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 104, p. 901-908. 2011

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. **Insectes sociaux**, v. 47, p. 376-382, 2000.

LITTLE, A. E. F.; CURRIE, C. R. Symbiotic complexity: discovery of a fifth symbiont in the attine-microbe symbiosis. **Biology Letters**, v. 3, p. 501-504, 2007.

LITTLE, A. E. F.; CURRIE, C. R. Black yeast symbionts compromise the efficiency of antibiotic defenses in fungus-growing ants. **Ecology**, v. 89, p. 1216-1222, 2008.

LITTLEDYKE, M.; CHERRETT, J. M. Direct ingestion of plants sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae). **Bulletin of Entomological Research**, v. 66, p. 205-217, 1976.

LOPES, J. F. S.; CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C. Foraging behavior and subtask hierarchical structure in *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 42, p. 781-793, 2003.

LOPES, J. F. S.; FORTI, L. C.; CAMARGO, R. S. The influence of the scout upon the decision-making process of recruited workers in three *Acromyrmex* species (Formicidae: Attini). **Behavioural Processes**, v. 67, p. 471-476, 2004.

LOPEZ, E.; ORDUZ, S. *Metarhizium anisopliae* and *Trichoderma viride* for control of nests of the fungus-growing ant, *Atta cephalotes*. **Biological Control**, v. 27, p. 194-200, 2003.

MACIEL, M. A. F.; DELLA-LUCIA, T. M. C.; ARAÚJO, M. S.; OLIVEIRA, M. A. Ritmo diário de atividade forrageadora da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 24, p. 371-378, 1995.

MEYER, S.; LEAL, I.; TABARELLI, M.; WIRTH, R. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. **Ecological Entomology**, v. 36, p. 14-29, 2011.

MAYER, V. E.; VOGLMAYR, H. Mycelial carton galleries of *Azteca brevis* (Formicidae) as a multi-species network. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 276, p. 3265-3273, 2009.

MEHDIABADI, N. J.; SCHULTZ, T. R. Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). **Myrmecological News**, v. 13, p. 37-55, 2009.

MOLL, K.; ROCES, F.; FEDERLE, W. Foraging grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*) maintain stability by balancing their loads with controlled head movements. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 196, p. 471-480, 2010.

MOREIRA, A. A.; FORTI, L. C.; ANDRADE, A. P. P.; BOARETTO, M. A. C.; LOPES, J. F. S. Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 39, p. 109-116, 2004.

MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D.; DAVIDSON, E. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. **Ecology**, v. 84, p. 1265-1276, 2003.

MUELLER, U. G. Ant versus fungus versus mutualism: Ant-cultivar conflict and the deconstruction of the attine ant-fungus symbiosis. **American Naturalist**, v. 160 (Supplement), p. S67-S98, 2002.

MUELLER, U. G. Symbiont recruitment versus ant-symbiont co-evolution in the attine ant-microbe symbiosis. **Current Opinion in Microbiology**, v. 15, p. 269-277, 2012.

MUELLER, U. G.; SCHULTZ, T. R.; CURRIE, C. R.; ADAMS, R. M.; MALLOCH, D. The origin of the attine ant-fungus mutualism. **Quarterly Review of Biology**, v. 76, p. 169-197, 2001.

MUELLER, U. G.; DASH, D.; RABELING, C.; RODRIGUES, A. Coevolution between attine ants and actinomycete bacteria: a reevaluation. **Evolution**, v. 62, p. 2894-2912, 2008.

MURAKAMI, T.; HIGASHI, S.; WINDSOR, D. Mating frequency, colony size, polyethism and sex ratio in fungus growing ants (Attini). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 48, p. 276-284, 2000.

NICHOLAS-ORIAN, C. M.; SCHULTS, J. C. Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf-cutter-ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). **Biotropica**, v. 21, p. 80-83, 1989.

NICKELE, M. A.; REIS FILHO, W. ; OLIVEIRA, E. B. de; IEDE, E. T.; CALDATO, N.; STRAPASSON, P. Attack of leaf-cutting ants in initial pine plantations and growth of plants artificially defoliated. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, p. 892-899, 2012.

NORTH, R. D.; JACKSON, C. W.; HOWSE, P. E. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate choice of substrate for the fungus. **Physiological Entomology**, v. 24, p. 127-133, 1999.

PIKART, T. G.; SOUZA, G. K.; ZANUNCIO, T. V., ZANETTI, R.; POLANCZYK, R. A.; SERRÃO, J. C.; ZANUNCIO, J. C. Dispersion of seeds of tree species by the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) in Viçosa, Minas Gerais State, Brazil. **Sociobiology**, v. 56, p. 645-652, 2010.

PINTO, L. M. N.; AZAMBUJA, A. O.; DIEHL, E.; FIUZA, L. M. Pathogenicity of *Bacillus thuringiensis* isolated from two species of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, p. 301-306, 2003.

QUIRAN, E. M.; STEIBEL, J. P. Relacion entre el peso de *Acromyrmex lobicornis* Emery 1887 (Hymenoptera: Formicidae) y el peso de la carga, en Condiciones de laboratorio. **Gayana**, v. 65, p. 113-118, 2001.

RABELING, C.; VERHAAG, M.; ENGELS, W. Comparative study of nest architecture and colony structure of the fungus-growing ants, *Mycocepurus goeldii* and *M. smithii*. **Journal of Insect Science**, v. 7, p. 1-13, 2007.

REYNOLDS, H. T.; CURRIE, C. R. Pathogenicity of *Escovopsis weberi*: the parasite of the attine ant-microbe symbiosis directly consumes the ant-cultivated fungus. **Mycologia**, v. 96, p. 955-959, 2004.

RIDLEY, P.; HOWSE, P. E.; JACKSON, C. W. Control of the behaviour of leaf-cutting ants by their 'symbiotic' fungus. **Experientia**, v. 52, p. 631-635, 1996.

ROCES, F. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to the distance from the nest. **Animal Behaviour**, v. 40, p. 1181-1183, 1990.

ROCES, F. Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. **Insectes sociaux**, v. 41, p. 235-239, 1994.

ROCES, F. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **Biological Bulletin**, v. 202, p. 306-313, 2002.

ROCES, F.; HÖLLDOBLER, B. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, p. 297-302, 1995.

ROCES, F.; HÖLLDOBLER, B. Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants: mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 39, p.293-299, 1996.

ROCES, F.; LIGHTON, J. R. B. Larger bites of leaf-cutting ants. **Nature**, v. 373, p. 392-392, 1995.

ROCES, F.; NÚÑEZ, J. A. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, v. 45, p.135-143, 1993.

RODRIGUES, A.; BACCI, M. Jr.; MUELLER, U. G.; ORTIZ, A.; PAGNOCCA, F. C. Microfungal “weeds” in the leafcutter ant symbiosis. **Microbial Ecology**, v. 56, p. 604-614, 2008.

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

RÖSCHARD, J.; ROCES, F. Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 647-563, 2003b.

RÖSCHARD, J.; ROCES, F. Sequential Load Transport in Grass-Cutting Ants (*Atta vollenweideri*): Maximization of Plant Delivery Rate or Improved Information Transfer? **Psyche**, Article ID 643127, 10 p, 2011.

SANTANA, D. L. Q.; ANJOS, N. Resistência de *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae) à *Atta sexdens rubropilosa* e *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Árvore**, v. 13, p. 174-181, 1989.

SAVERSCHEK, N.; HERZ, H.; WAGNER, M.; ROCES, F. Avoiding plants unsuitable for the symbiotic fungus: learning and long-term memory in leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, v. 79, p. 689-698, 2010.

SCHOFIELD, R. M. S.; EMMETT, K. D.; NIEDEBALA, J. C.; NESSON, M. H. Leaf-cutter ants with worn mandibles cut half as fast, spend twice the energy, and tend to carry instead of cut. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, p. 969-982, 2011.

SCHULTZ, T. R.; BRADY, S. G. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, p. 5435–5440, 2008.

SEAL, J. N. Scaling of body weight and fat content in fungus-gardening ant queens: does this explain why leaf-cutting ants found claustrally? **Insectes sociaux**, v. 56, p. 135-141, 2009.

SILVA, A.; RODRIGUES, A.; BACCI, M. Jr.; PAGNOCCA, F. C.; BUENO, O. C. Susceptibility of ant-cultivated fungus *Leucoagaricus gongylophorus* (Agaricales: Basidiomycota) towards microfungi. **Mycopathologia**, v. 132, p. 115-119, 2006.

SOUZA, A.; ZANETTI, R.; CALEGARIO, N. Nível de Dano Econômico para Formigas-Cortadeiras em Função do Índice de Produtividade Florestal de Eucaliptais em uma Região de Mata Atlântica. **Neotropical Entomology**, v. 40, p. 483-488, 2011.

STRADLING, D. J. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology**, v. 47, p. 173-188, 1978.

SUMNER, S.; AANEN, D. K.; DELABIE, J.; BOOMSMA, J. J. The evolution of social parasitism in *Acromyrmex* leaf-cutting ants: a test of Emery's rule. **Insectes Sociaux**, v. 51, p. 37-42, 2004.

URBAS, P.; ARAÚJO, M. V. Jr.; LEAL, I. R.; WIRTH, R. Cutting more from cut forests: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. **Biotropica**, v. 39, p. 489-495, 2007.

VALDERRAMA-ESLAVA, E. I.; MONTOYA-LERMA, J.; GIRALDO, C. Enforced herbivory on *Canavalia ensiformis* and *Tithonia diversifolia* and its effects on leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. **Journal of Applied Entomology**, v. 133, p. 689-694, 2009.

VASCONCELOS, H. Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, p. 249-252, 1990.

VERZA, S. S.; FORTI, L. C.; LOPES, J. F. S.; HUGHES, W. O. H. Nest architecture of the leaf-cutting ant *Acromyrmex rugosus rugosus*. **Insectes Sociaux**, v. 54, p. 303-309, 2007.

VIEIRA-NETO, E. H. M.; MUNDIM, F. M.; VASCONCELOS, H. L. Hitchhiking behavior in leaf-cutter ants: An experimental evaluation of three hypotheses. **Insectes sociaux**, v. 53, p. 326-332, 2006.

VILELA, E. F.; HOWSE, P. E. Pheromones performance as an attractive component in baits for the control of leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 17 (Suplemento), p. 107-124, 1988.

WAKANO, J. N.; NAKATA, K.; YAMAMURA, N. Dynamic model of optimal age polyethism in social insects under stable and fluctuating environments. **Journal of Theoretical Biology**, v. 193, p. 153-165, 1998.

WEBER, N. A. **Gardening-ants: the attines**. Philadelphia: American Philosophical Society, 1972. 146 p.

WETTERER, J. K. Diel changes in forager size, activity, and load selectivity in a tropical leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. **Ecological Entomology**, v. 15, p. 97-104, 1990a.

WETTERER, J. K. Load-size determination in leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. **Behavioral Ecology**, v. 1, p. 95-101, 1990b.

WETTERER, J. K. Ontogenetic changes in forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. **Oecologia**, v. 98, p. 235-238, 1994.

WETTERER, J. K. The ecology and evolution of worker-size distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 34, p. 119-144, 1999.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leafcutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) I. The overall pattern in *A. sexdens*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 7, p. 143-156, 1980.

WIRTH, R.; BEYSCHLAG, W.; RYELT, R. J.; HÖLLDOBLER, B. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, p. 741-757, 1997.

WITTE, V.; MASCHWITZ, U. Mushroom harvesting ants in the tropical rain forest. **Naturwissenschaften**, v. 95, p. 1049-1054, 2008.

YING, G. G.; KOOKANA, R. S. Persistence and movement of fipronil termiticide with under slab and trenching treatments. **Environmental Toxicology and Chemistry**, v. 25, p. 2045-2050, 2006.

ZANETTI, R.; VILELA, E. F.; ZANÚNCIO, J. C.; LEITE, H. G.; FREITAS, G. D. Influência da espécie cultivada e da vegetação nativa circundante na densidade de saueiros em eucaliptais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, p. 1911-1918, 2000a.

ZANETTI, R.; JAFFÉ, K.; VILELA, E. F.; ZANUNCIO, J. C.; LEITE, H. G. Efeito da densidade e do tamanho de saueiros sobre a produção de madeira em eucaliptais. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 29, p. 105-112, 2000b.

ZANETTI R.; ZANUNCIO, J. C.; VILELA, E. F.; LEITE, H. G.; JAFFE, K.; OLIVEIRA, A. C. Level of economic damage for leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus plantations in Brazil. **Sociobiology**, v. 42, p. 433-442, 2003.

ZANÚNCIO, J. C.; LARANJEIRO, A. J.; SOUZA, O. Controle de *Acromyrmex subterraneus molestans* Santschi (Hymenoptera: Formicidae) com sulfluramida. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 25, p. 383-388, 1996.

CAPÍTULO II

DINÂMICA POPULACIONAL DE *Acromyrmex crassispinus* EM PLANTIO DE *Pinus taeda*

1. RESUMO

Acromyrmex crassispinus é a espécie de formiga cortadeira mais comum na região sul do Brasil, no entanto, a dinâmica populacional dessa espécie nunca foi estudada em períodos superiores a um ano em plantios de *Pinus taeda*. Este trabalho teve como objetivos avaliar a densidade e distribuição espacial de ninhos ao longo do tempo, bem como, avaliar os níveis de ataque e o período da primeira revoada de *A. crassispinus* em um plantio de *P. taeda*. As avaliações foram realizadas mensalmente no primeiro ano após o plantio, trimestralmente até o terceiro ano e semestralmente até o plantio completar cinco anos de idade. A presença de ninhos de *A. crassispinus* foi observada somente a partir de 15 meses após o plantio. A densidade de ninhos aumentou gradativamente até plantio completar 30 meses de idade, e sofreu uma redução quando o dossel da floresta começou a se fechar (após 54 meses). A distribuição espacial de ninhos de *A. crassispinus* foi do tipo aleatória na maioria das amostragens. As plantas de *P. taeda* não sofreram nenhum ataque de formigas cortadeiras durante todo o período de avaliação. Provavelmente a primeira revoada de uma colônia de *A. crassispinus* ocorre após o terceiro ano de idade dos ninhos. Assim, quando se tratar de reforma de plantio de *Pinus*, onde a floresta anterior não sofreu poda e nem desbaste, o problema com formigas cortadeiras é praticamente nulo. Nesse caso, o combate às formigas cortadeiras pode ser amenizado não sendo necessário realizar o controle sistemático quando houver o predomínio da espécie *A. crassispinus*. O controle deverá ser realizado de maneira localizada somente se forem encontrados ninhos ou plantas atacadas.

Palavras chaves: Controle, densidade de ninhos, distribuição espacial, formigas cortadeiras, praga florestal, revoada.

2. ABSTRACT

Acromyrmex crassispinus is the most common leaf-cutting ant species in southern Brazil, yet the population dynamics of this species has never been studied in periods longer than one year in *Pinus taeda* plantations. This study aimed to assess the density and the spatial distribution of nests over time, as well as the attack levels and the period of the first nuptial flight of *A. crassispinus* in a *P. taeda* plantation. Assessments were performed monthly in the first year after planting, every three months until the third year and every six months until the plantation was five years old. The presence of nests was observed only after 15 months after planting. The nest density gradually increased until the planting completed 30 months, and decreased when the forest canopy began to close (after 54 months). The spatial distribution of nests was random in most samples. *Pinus taeda* plants were not attacked by *A. crassispinus* throughout the evaluation period. Probably the first nuptial flight of an *A. crassispinus* colony occurs when it is three years old. So, when dealing with a replanting area of *Pinus* plantation, where the previous forest has not been subject to pruning nor thinning, the problem with ants is almost null. In this case, leaf-cutting ants control can be alleviated and it is not necessary to carry out systematic control of ants when *A. crassispinus* is the predominant species. Leaf-cutting ant control should be done only if the nests are located or if attacked plants are detected.

Key words: Control, forest pest, leaf-cutting ants, nest density, nuptial flight, spatial distribution.

3. INTRODUÇÃO

As formigas da tribo Attini cultivam fungos simbiotes no interior dos ninhos, tendo como substrato uma variedade de material orgânico. Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* cortam partes frescas de vegetais, principalmente folhas, para o cultivo do fungo e por isso, são popularmente conhecidas como formigas cortadeiras (De Fine Licht & Boomsma, 2010).

No interior dos ninhos de formigas cortadeiras são encontradas castas permanentes e temporárias. As castas temporárias são constituídas pelas fêmeas e machos alados que aparecem somente no interior das colônias em determinadas épocas do ano, para realizarem o vôo nupcial e a fundação de novos ninhos. As castas permanentes abrangem a rainha e as inúmeras operárias ápteras que se encarregam das diversas tarefas na colônia (Hölldobler & Wilson, 1990). O forrageamento é realizado pelas operárias maiores que cortam e transportam os fragmentos vegetais para o ninho. No ninho, este material é posteriormente processado por operárias menores e incorporado ao jardim de fungo (Weber 1972, Hölldobler & Wilson 1990).

As formigas cortadeiras apresentam grande importância econômica, pois desfolham várias espécies vegetais, sendo algumas cultivadas pelo homem. Essas formigas são consideradas as pragas mais importantes de plantios florestais no Brasil devido a ataques intensos e constantes às plantas em todas as fases de desenvolvimento. No entanto, a idade das plantas pode influenciar na vulnerabilidade da floresta aos prejuízos causados por essas formigas. Mudanças recém-plantadas em terrenos infestados por formigas não tem nenhuma chance de sobrevivência, já que são facilmente inutilizadas pela praga (Cherrett, 1986; Vasconcelos & Cherrett, 1997).

As formigas cortadeiras são usualmente controladas com a aplicação de inseticidas de diversos grupos químicos e diferentes formulações (líquidos concentrados como nebulizantes, fumigantes e iscas granuladas) (Boareto & Forti, 1997). No entanto, estes produtos causam sérios problemas ambientais, pois são tóxicos a animais não alvos e persistem no ambiente (Ying & Kookana, 2006).

A espécie *Acromyrmex crassispinus* (Forel, 1909) é a formiga cortadeira de ocorrência mais comum na Região Sul do Brasil (Rando & Forti, 2005). Um estudo realizado em plantios de *P. taeda* de diferentes idades revelou que a densidade de

ninhos de *A. crassispinus* é menor no início do desenvolvimento da floresta, praticamente duplica nos plantios com três anos, e reduz quando a floresta está com seis anos (Nickele et al., 2009). Essa espécie de formiga cortadeira causa prejuízos às plantas de *P. taeda* nos primeiros meses de idade do plantio, com maior impacto nos primeiros 30 dias (Nickele et al., 2012b). No entanto, a densidade e distribuição espacial dessa espécie de formiga cortadeira, bem como os ataques em plantios de *P. taeda*, nunca foram estudados em uma mesma área e em períodos superiores a um ano. Além disso, ainda não há registros do período da primeira revoada de um ninho de *Acromyrmex*.

O conhecimento da densidade de insetos em áreas cultivadas é fundamental, pois permite inferir sobre o potencial de danos das espécies (Pereira et al., 1999). Existem basicamente três tipos de distribuições que descrevem os arranjos espaciais ocupados pelos organismos na natureza, podendo ser ao acaso ou aleatória, quando os organismos ocorrem de maneira inteiramente casualizada; agregada ou contagiosa, quando os organismos tendem a se reunir em grupos; e regular ou uniforme, quando os organismos estão uniformemente distribuídos em uma população (Taylor 1984, Barbosa 1992). O conhecimento da densidade e distribuição espacial de insetos é fundamental para estabelecer estratégias para o combate racional desses organismos (Croft & Hoyt 1983, Pereira et al., 1999).

Este trabalho teve como objetivos avaliar a densidade e distribuição espacial de ninhos ao longo do tempo, bem como, avaliar os níveis de ataque e o período da primeira revoada de *A. crassispinus* em um plantio de *P. taeda*.

4. MATERIAL E MÉTODOS

Foi selecionada uma área de reforma, ou seja, área em que havia *Pinus* antes do novo plantio, a qual foi replantada com a espécie *P. taeda*. No plantio anterior não haviam sido realizados poda e desbaste das plantas. O novo plantio foi realizado em agosto de 2007, no município de São Mateus do Sul, PR (25°58'56,33" S; 50°23'49,26" W; alt. 766 m). O solo é do tipo CAMBISSOLO HÁPLICO Tb Distrófico léptico.

Foram delimitadas três parcelas contíguas de um hectare cada (100x100 m) e não foi realizado o combate às formigas cortadeiras nessa área delimitada. A área de entorno das parcelas consistia em uma estrada seguida de um plantio agrícola na

borda de início das parcelas, plantio de pínus nas laterais das parcelas, e uma área de preservação permanente no final das parcelas. Nos plantios de pínus ao lado das parcelas foi realizado o controle de formigas cortadeiras que normalmente é realizado pelas empresas florestais, respeitando-se uma bordadura de 50 m das parcelas delimitadas, onde não foi realizado controle de formigas.

Procedeu-se à contagem do número (densidade) e a localização de ninhos de formigas cortadeiras na área total de cada parcela. Todos os ninhos foram medidos, sendo que o comprimento do eixo maior foi considerado como o diâmetro aproximado do ninho. Os ninhos foram categorizados em três classes de tamanho: classe I, com até 30 cm de diâmetro; classe II, entre 31 e 60 cm; e classe III, com mais de 61 cm (Nickele et al., 2009). Foram avaliadas também todas as plantas de cada parcela (censo), onde se registrou o número de plantas que estavam atacadas pelas formigas. As avaliações foram realizadas mensalmente no primeiro ano após o plantio, trimestralmente até o terceiro ano e semestralmente até o plantio completar cinco anos de idade.

Foram coletadas 10 operárias maiores de cada ninho para identificação da espécie. Todo material foi acondicionado em frascos devidamente etiquetados, contendo álcool 70%. As formigas coletadas foram levadas ao Laboratório de Entomologia Florestal da Embrapa Florestas, montadas e identificadas com auxílio de chaves de identificação propostas por Gonçalves (1961) e Forti et al. (2006) e por meio de comparação com exemplares identificados no Laboratório de Insetos Sociais da Faculdade de Ciências Agrônomicas da Unesp, em Botucatu, SP.

Para conhecer o tipo de distribuição espacial dos ninhos, a área amostral (30.000 m²) foi subdividida em 192 unidades amostrais de 156,25 m² cada. Foram testados os ajustes às distribuições de Poisson (descreve a distribuição espacial do tipo aleatória), binomial positiva (descreve a distribuição regular) e binomial negativa (descreve a distribuição espacial agregada) aos dados do número de ninhos de *A. crassispinus* para cada amostragem, através das seguintes expressões, conforme Davis (1993) e Krebs (1989).

Distribuição de Poisson: A probabilidade de encontrar $x = 0$ foi calculada pela seguinte expressão: $P(0) = e^{-\bar{x}}$ e de $x = 1, 2, 3, \dots, \alpha$, foi utilizada a seguinte

expressão: $P(x) = \frac{\bar{x}}{x} \cdot P(x-1)$, onde: $P(x)$ é a probabilidade de encontrar x

ninhos em uma unidade amostral; e é a base do logaritmo neperiano (2,718282...); \bar{x} é a média amostral.

Distribuição binomial positiva: A probabilidade de encontrar $x = 0$ foi calculada pela expressão: $P(0) = q^k$ e de $x = 1, 2, 3, \dots, \alpha$, foi utilizada a seguinte expressão: $P(x) = \frac{p}{q} \cdot \frac{(k-x+1)}{x} \cdot P(x-1)$, onde: p é a probabilidade que um ninho tem de ocupar a área ($p = \bar{x}/k$); q é a probabilidade contrária ($q = 1 - p$); k é o número máximo de ninhos que a unidade amostral poderá conter.

Distribuição binomial negativa: A probabilidade de encontrar $x = 0$ foi calculada utilizando-se a expressão: $P(0) = \left(1 + \frac{\bar{x}}{\hat{k}}\right)^{-\hat{k}}$ e de $x = 1, 2, 3, \dots, \alpha$, foi utilizada a seguinte expressão: $P(x) = \frac{(\hat{k} + x - 1)}{x} \cdot \left(\frac{\bar{x}}{\bar{x} + \hat{k}}\right) \cdot P(x-1)$, onde: \hat{k} é o expoente k obtido pelo método da máxima verossimilhança (Bliss & Fisher 1953); x é o número de vezes que o evento ocorre; \bar{x} é a média amostral.

As freqüências esperadas, nestes três modelos de distribuição de probabilidades, foram calculadas multiplicando-se as probabilidades correspondentes ($P(x)$) pelo número total de unidades amostrais, sendo esse número igual a 192 para o presente estudo.

Para testar o ajuste dos dados a cada uma das distribuições de probabilidade, foi utilizado o teste de aderência do qui-quadrado (χ^2), que consiste em comparar as freqüências observadas com as freqüências esperadas. O valor do teste é dado

pela seguinte expressão: $\chi^2 = \sum_{i=1}^{N_c} \frac{(FO_i - FE_i)^2}{FE_i}$, onde: N_c é o número de classes da

distribuição de freqüências; FO_i é a freqüência observada na i -ésima classe; FE_i é a freqüência esperada na i -ésima classe. O número de graus de liberdade associado à estatística χ^2 é dado por: $G.L = N_c - N_p - 1$, onde: N_c = número de classes da distribuição de freqüências; N_p = número de parâmetros estimados na amostra. O critério do teste foi de rejeitar o ajuste à distribuição estudada ao nível de 5% de probabilidade se o valor do qui-quadrado calculado for igual ou superior ao tabelado.

Para estudar o período de ocorrência da primeira revoada de *A. crassispinus*, 10 ninhos de *A. crassispinus* foram acompanhados mensalmente durante a

primavera de 2009 e 2010. Foram selecionados os 10 maiores ninhos presentes na área avaliada. Durante a primavera de 2009, foram instaladas armadilhas adesivas ao redor dos ninhos para capturar os reprodutores. Na primavera de 2010, optou-se por abrir os ninhos à procura de reprodutores.

5. RESULTADOS

5.1. Densidade e tamanho dos ninhos de *Acromyrmex crassispinus*

Além da espécie *A. crassispinus* (96,6%), constatou-se a ocorrência de *Acromyrmex hispidus fallax* Santschi, 1925 (3,4%) na área amostrada e também a espécie *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel, 1983 fora das parcelas avaliadas.

A presença de ninhos de *A. crassispinus* foi observada somente a partir de 15 meses após o plantio (primavera de 2008), onde foi encontrado em média um ninho por hectare (Figura 1 e 2). A densidade de ninhos aumentou gradativamente nos meses subsequentes, sendo que 30 meses após o plantio (verão de 2010) havia em média 26 ninhos por hectare. No entanto, houve um decréscimo substancial na densidade média de ninhos ao longo do tempo. Aos 54 meses após o plantio, o dossel da floresta se fechou e aos 60 meses após o plantio havia em média um ninho por hectare. Os poucos ninhos que foram encontrados aos 60 meses estavam localizados próximos a clareiras no meio do plantio.

Até os 18 meses após o plantio, todos os ninhos encontrados pertenciam à classe I de tamanho, ou seja, menores que 30 cm (Figura 3). Ninhos com classe III de tamanho (mais de 61 cm) começaram a aparecer na área a partir dos 27 meses após o plantio. Quando a densidade de ninhos atingiu o seu pico (30 meses após o plantio), verificou-se que 11, 53 e 36% dos ninhos pertenciam às classes I, II e III, respectivamente. Aos 60 meses após o plantio, os ninhos pertenciam à classe I e II de tamanho.

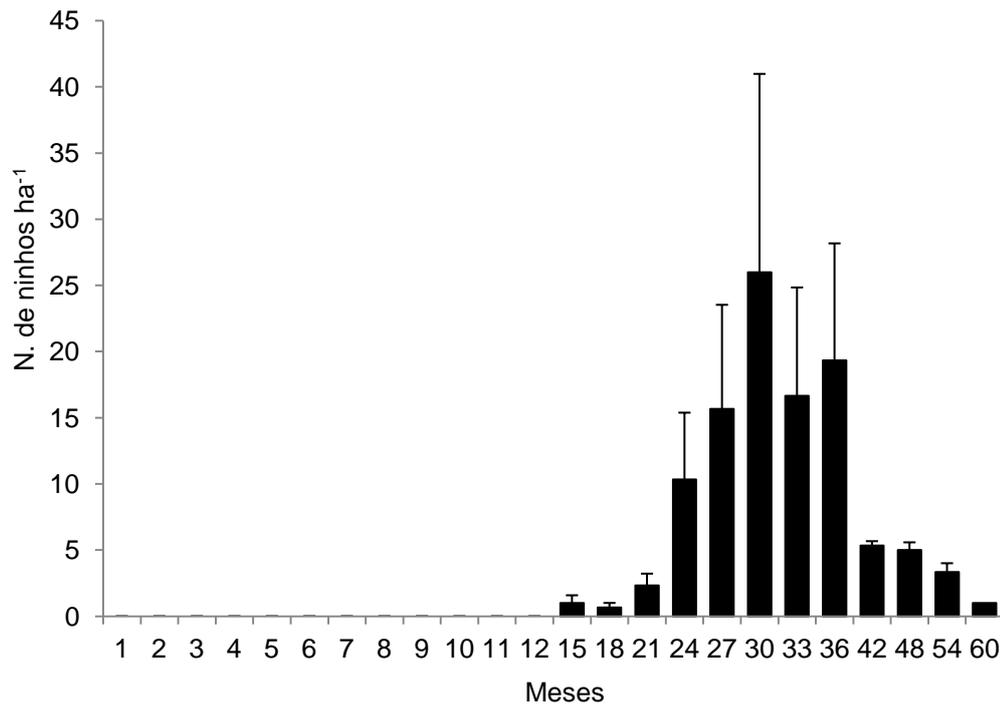


Figura 1 - Densidade (média±desvio-padrão) de ninhos de *Acromyrmex crassispinus* em um plantio de *Pinus taeda*. São Mateus do Sul, PR, 2007-2012. Mês 1 = set/07.



Figura 2: Densidade e distribuição espacial de ninhos de *Acromyrmex crassispinus* em plantio de *Pinus taeda*. São Mateus do Sul, PR, 2008 – 2012.

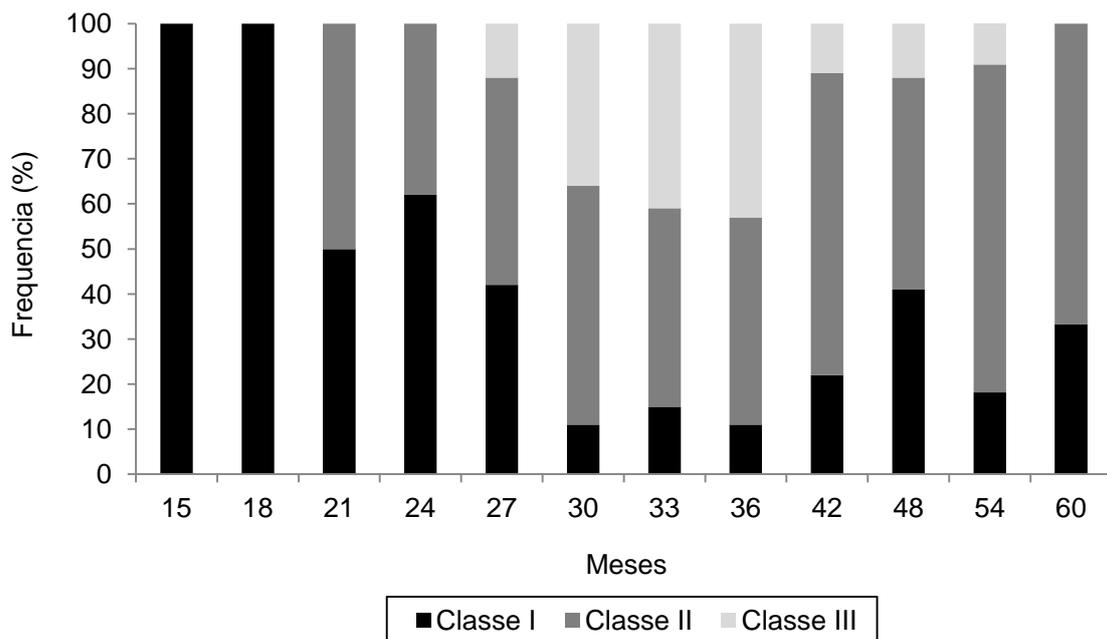


Figura 3: Frequência de ninhos de *Acromyrmex crassispinus* em um plantio de *Pinus taeda*, por classe de tamanho: classe I, até 30 cm de diâmetro; classe II, entre 31 e 60 cm e classe III, maior que 61 cm. Mês 15 = primavera/08, São Mateus do Sul, PR. 2008 – 2012.

5.2. Distribuição espacial de ninhos de *Acromyrmex crassispinus*

Dos 15 aos 24 meses após o plantio, a distribuição espacial dos ninhos de *A. crassispinus* ajustou-se ao modelo de distribuição de Poisson, pois os valores dos qui-quadrados obtidos não foram significativos. Para os demais modelos não foi possível testar o ajuste devido à insuficiência de classes de frequência para o cálculo do qui-quadrado. Essa insuficiência foi ocasionada pela baixa ocorrência de ninhos nas áreas amostradas (Tabela 1).

Aos 27 e 30 meses após o plantio, também houve o ajuste ao modelo de distribuição de Poisson. No entanto, na avaliação aos 27 meses, além do modelo de distribuição de Poisson, houve o ajuste à distribuição binomial positiva e negativa. O melhor ajuste é representado pela distribuição de frequências que apresentar o menor valor do qui-quadrado calculado. Neste caso, o melhor ajuste foi para a distribuição de Poisson (Tabela 1).

Aos 33 e 36 meses após o plantio houve o ajuste tanto à distribuição de Poisson quanto à distribuição binomial negativa. Neste caso o melhor ajuste se deu à distribuição binomial negativa, pois apresentou o menor valor do qui-quadrado calculado (Tabela 1). Nessas avaliações verificou-se que há uma maior concentração de ninhos na borda de início da área (Figura 2).

Dos 42 aos 60 meses após o plantio novamente houve o melhor ajuste ao modelo de distribuição de Poisson, indicando que a distribuição espacial de ninhos de *A. crassispinus* é do tipo aleatória na maioria das amostragens.

Tabela 1. Teste qui-quadrado de aderência das freqüências observadas às freqüências esperadas pelas distribuições de Poisson, binomial positiva e binomial negativa para ninhos de *Acromyrmex* em um plantio de *Pinus taeda* com 3 hectares.

Mês após o plantio	Período de Avaliação	Nº de Ninhos	Poisson		Binomial positiva		Binomial negativa	
			χ^2	G.L.	χ^2	G.L.	χ^2	G.L.
1	Set/07	0	-	-	-	-	-	-
2	Out/07	0	-	-	-	-	-	-
3	Nov/07	0	-	-	-	-	-	-
4	Dez/07	0	-	-	-	-	-	-
5	Jan/08	0	-	-	-	-	-	-
6	Fev/08	0	-	-	-	-	-	-
7	Mar/08	0	-	-	-	-	-	-
8	Abr/08	0	-	-	-	-	-	-
9	Mai/08	0	-	-	-	-	-	-
10	Jun/08	0	-	-	-	-	-	-
11	Jul/08	0	-	-	-	-	-	-
12	Ago/08	0	-	-	-	-	-	-
15	Primavera/2008	3	0,00006 ^{NS}	1				i
18	Verão/2009	2	0,00006 ^{NS}	1				i
21	Outono/2009	7	0,009 ^{NS}	2				i
24	Inverno/2009	31	1,18 ^{NS}	2			1,81 ^{NS}	1
27	Primavera/2009	47	0,41 ^{NS}	2	1,33 ^{NS}	1	1,49 ^{NS}	1
30	Verão/2010	78	6,51 ^{NS}	3	8,39*	1	44,21*	2
33	Outono/2010	50	3,83 ^{NS}	3	4,16*	1	0,72 ^{NS}	1
36	Inverno/2010	58	5,61 ^{NS}	3	6,05*	1	2,09 ^{NS}	1
42	Verão/2011	15	1,74 ^{NS}	2				i
48	Inverno/2011	14	0,07 ^{NS}	2				i
54	Verão/2012	11	0,04 ^{NS}	2				i
60	Inverno/2012	3	0,00006 ^{NS}	1				i

G.L.: número de graus de liberdade do qui-quadrado; ^{NS}: não significativo a 5% de probabilidade; i: número de classe de freqüência insuficiente para a realização do teste.

5.3. Ataque de *Acromyrmex crassispinus* em plantas de *Pinus taeda*

Durante os primeiros 15 meses após o plantio não foram observadas plantas de *P. taeda* atacadas pelas formigas nas parcelas avaliadas. Após esse período, em que os ninhos de *A. crassispinus* começaram a ser localizados na área, foram observadas algumas plantas nativas ou plantas de *P. taeda* que estavam crescendo entre as linhas de plantio atacadas pelas formigas, mas as plantas de interesse comercial não sofreram nenhum ataque de formigas cortadeiras durante todo o período de observação.

5.4. Revoada em *Acromyrmex crassispinus*

Na primavera de 2009 não foram encontrados reprodutores nas colônias amostradas. Na primavera de 2010 foram encontrados reprodutores em 50, 20, 20 e 10% das colônias amostradas em setembro, outubro, novembro e dezembro, respectivamente (Tabela 2). Observou-se que os machos emergem antes que as fêmeas. Em vários ninhos observou-se que enquanto os machos já eram adultos, as fêmeas ainda estavam no estágio de pupa.

O diâmetro médio das colônias monitoradas durante a primavera de 2010 era de $92,1 \pm 18,51$ cm (Média \pm DP). É interessante observar que as colônias que não continham reprodutores apresentavam o diâmetro dos ninhos abaixo do tamanho médio. Já as colônias que continham reprodutores apresentavam o diâmetro dos ninhos superior ao tamanho médio (Tabela 2).

Após a revoada, os ninhos ficaram com um aspecto de que estavam definhando ou morrendo (Figura 4). Na avaliação durante a estação seguinte (verão/2011), todos esses ninhos estavam vazios, ou seja, provavelmente a colônia migrou ou morreu (Tabela 2).

Tabela 2: Ocorrência de reprodutores de *Acromyrmex crassispinus*.

Colônia	Diâmetro do ninho (cm)	Set/10	Out/10	Nov/10	Dez/10	Verão/11
1	75	0	0	0	0	Vivo
2	80	0	0	0	0	Morto/migrou
3	98	1	0	0	0	Morto/migrou
4	82	0	0	0	0	Vivo
5	98	1	1	1	0	Morto/migrou
6	62	0	0	0	0	Vivo
7	98	0	0	1	1	Morto/migrou
8	98	1	1	0	0	Morto/migrou
9	100	1	0	0	0	Morto/migrou
10	130	1	0	0	0	Morto/migrou

(0) Ausente, (1) Presente.



Figura 4: Vista interna de um ninho de *Acromyrmex crassispinus* após a revoadas, onde observa-se fungo saudável (flecha branca) e fungo exaurido (flecha preta). Foto: Wilson Reis Filho.

6. DISCUSSÃO

Os ninhos de *A. crassispinus* começaram a ser localizados somente quando o plantio atingiu 15 meses de idade. Na rotação anterior não havia sido realizada nenhuma atividade de poda ou desbaste nas plantas, fato que contribuiu para a ausência de ninhos de *A. crassispinus*, uma vez que o dossel ficou totalmente fechado e sem a incidência direta do sol no interior do plantio, além de ausência de sub-bosque e com uma camada de acículas secas recobrando o solo. Essas formigas apresentam preferências por nidificar em áreas abertas (Nickele et al., 2009). O corte raso do plantio anterior ocorreu durante o inverno de 2007, ou seja, antes do período de revoadas das formigas, que ocorre durante a primavera, para a fundação de novas colônias (Diehl-Fleig, 1993; Reis Filho & Oliveira, 2002). Quando a área foi replantada não havia nenhum ninho de formigas cortadeiras e suspeita-se que os ninhos de *A. crassispinus* se instalaram na área a partir da primavera de 2007, mas como os ninhos iniciais são muito difíceis de serem encontrados, eles começaram a ser localizados somente aos 15 meses após o plantio (primavera de 2008). Este fato leva a inferir que quando os ninhos de *A. crassispinus* começaram a ser localizados eles já tinham um ano de idade.

Os ninhos iniciais de *Acromyrmex* são muito difíceis de serem encontrados devido ao tamanho de sua população. Ninhos incipientes de *Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) possuem somente de 3 a 7 operárias (Fernández-Marín et al., 2003). Em contraste, ninhos iniciais de *Atta* spp. podem conter aproximadamente 100 operárias aos 3 meses de idade e podem ser facilmente localizados (Autuori, 1942).

A densidade de ninhos da classe de tamanho I permaneceu constante durante todo o período de avaliação, em razão das revoadas que ocorreram nos anos subsequentes. A fundação de um novo ninho inicia-se com a revoada, em que as fêmeas aladas virgens partem do ninho de origem e são inseminadas por um ou mais machos. Após o voo nupcial, as rainhas descem ao solo e procuram o local mais apropriado para iniciar a construção de seu ninho (Hölldobler & Wilson, 1990). Plantios iniciais são áreas propícias para a instalação e estabelecimento de rainhas logo após à revoada, pois as rainhas procuram locais mais destituídos de vegetação para iniciar a construção de seu ninho (Vasconcelos, 1990), porque colônias incipientes requerem certo grau de insolação (Jaffé & Vilela, 1989) e porque as primeiras operárias produzidas pela rainha são menores do que as menores operárias produzidas por uma colônia madura e essas operárias forrageiam mais eficientemente em plantas herbáceas (Wetterer, 1994).

A densidade de ninhos de *A. crassispinus* aumentou gradativamente até o plantio completar 30-36 meses de idade, e sofreu uma redução quando o dossel da floresta começou a se fechar (54 meses). Esses dados são semelhantes aos resultados encontrados por Nিকেle et al. (2009) nos municípios de Rio Negrinho e Três Barras, SC, em que a densidade de ninhos de *A. crassispinus* foi menor no início de desenvolvimento do plantio de *P. taeda*, praticamente duplicando em plantios com três anos de idade e sofrendo uma redução quando a floresta estava com seis anos de idade. Zanetti et al. (2000) verificaram situação semelhante na densidade de ninhos de *Atta* spp. em plantios de *Eucalyptus* em João Pinheiro, MG.

A razão para a ocorrência dessa situação é que, em áreas recém-plantadas, os ninhos novos se instalam a partir do momento em que ocorrem as revoadas. Com o tempo, há um aumento na densidade dos ninhos em todas as classes de tamanho. O fato de a densidade de ninhos diminuir quando as plantas estão adultas pode estar relacionado ao fechamento do dossel da floresta, o que pode dificultar a instalação de novos ninhos, ou pode estar relacionado à baixa diversidade do sub-

bosque, ou seja, à carência de recursos vegetais para o forrageamento das formigas (Zanetti et al., 2000; Nickele et al., 2009).

Aos 60 meses após o plantio, os ninhos foram encontrados próximos a clareiras e pertenciam à classe I e II de tamanho. *Acromyrmex crassispinus* apresentou o mesmo comportamento em um plantio de *P. taeda* com 6 anos de idade localizado no município de Três Barras, SC (Nickele et al., 2009). As formigas cortadeiras encontradas em florestas primárias também concentram-se em áreas próximas a falhas, onde o sol e espécies vegetais pioneiras estão mais disponíveis às colônias (Wetterer, 1994, Farji-Brener, 2001, Peñaloza & Farji-Brener, 2003).

A distribuição espacial de ninhos de *A. crassispinus* foi do tipo aleatória na maioria das amostragens, semelhante ao descrito em Nickele et al. (2010). A distribuição aleatória para formigas cortadeiras também já foi documentada por Zanuncio et al. (2002), Caldeira et al. (2005) e Cantarelli et al. (2006). Esse tipo de distribuição ocorre quando as condições do local são semelhantes. Em áreas em que há homogeneidade em temperatura, tipo de solo, tratamentos culturais, etc., as rainhas caem aleatoriamente e fundam seus ninhos em qualquer ponto da floresta (Caldeira et al., 2005).

As plantas de *P. taeda* não sofreram nenhum ataque de formigas cortadeiras. Quando os ninhos de *A. crassispinus* começaram a ser registrados na área e iniciaram o forrageamento com maior intensidade, as plantas de *P. taeda* já estavam com mais de um ano de idade, ou seja, já não estavam mais tão vulneráveis ao ataque de formigas. Além disso, já havia várias opções de vegetais nativos entre as linhas de plantio, além de plantas de pinus provenientes da regeneração natural, e as formigas preferiram forragear nessas plantas e não atacaram as plantas de interesse comercial. Nickele et al. (2012b) observaram que as maiores porcentagens de ataque de formigas cortadeiras em *P. taeda* ocorre nos primeiros meses após o plantio em áreas de reforma em que o plantio anterior sofreu poda e desbaste. Nesse caso, as formigas não tinham outras opções de recursos vegetais para o forrageamento devido ao preparo do solo para o plantio. Outro fato que contribuiu para que as formigas não atacassem as plantas a partir dos 15 meses, é que as plantas mais velhas possuem maior quantidade de substâncias de defesa contra herbívoros, sendo menos suscetíveis ao ataque das formigas cortadeiras do que as plantas mais jovens (Farji-Brener, 2001; Mundim et al., 2009).

Os reprodutores (fêmeas e machos alados) somente aparecem no interior dos ninhos de formigas cortadeiras em determinadas épocas do ano, para realizarem a revoada e a fundação de novas colônias (Hölldobler & Wilson, 1990). A primeira revoada de *Atta* sp. ocorre somente após o terceiro ano de idade dos ninhos (Autuori, 1941), sendo repetida todos os anos durante a primavera. A revoada das espécies de *Acromyrmex* também ocorre durante a primavera, no entanto, não se sabe ainda com qual idade ocorre a primeira revoada em um ninho de *Acromyrmex*. Provavelmente os ninhos de *A. crassispinus* encontrados na área experimental apresentavam idade semelhante à idade do plantio. O corte raso do plantio anterior ocorreu antes do período de revoada das formigas cortadeiras, sugerindo que os ninhos só se instalaram na área a partir da primavera de 2007 (juntamente com o novo plantio), já que essa espécie de formiga cortadeira prefere nidificar em áreas abertas. A presença de reprodutores nas colônias amostradas foi observada somente a partir da primavera de 2010, ou seja, três anos após o plantio. Este fato sugere que a primeira revoada de *A. crassispinus* também ocorre após o terceiro ano de idade dos ninhos, assim como ocorre nas espécies de *Atta*.

É interessante ressaltar que as colônias que realizaram a revoada apresentavam ninhos com o diâmetro superior a 92 cm, demonstrando que o tamanho dos ninhos está relacionado com a idade da colônia. Nas primeiras avaliações, todos os ninhos eram menores do que 30 cm de diâmetro. No entanto, ao longo do tempo foram registrados ninhos com diferentes classes de tamanho.

Um dado muito intrigante observado nesse estudo foi que todos os ninhos migraram ou morreram após a ocorrência da revoada. A migração de colônias de *A. crassispinus* é muito comum, independente do tamanho da colônia (Nickele et al., 2009). Uma colônia de formiga cortadeira pode migrar após sofrer algum tipo de perturbação, como a intoxicação com iscas formicidas, enchentes, escassez de recursos para o forrageamento e interações competitivas intra e interespecíficas (Nickele et al., 2012a). Provavelmente, neste estudo houve a migração das colônias de *A. crassispinus* após a revoada, porque supõe-se que seja mais vantajoso a essa espécie de formiga construir um novo ninho do que reformar o antigo, já que *A. crassispinus* constrói ninhos superficiais e com uma única câmara situada em uma escavação rasa. A morte das colônias é pouco provável, já que rainhas de *Acromyrmex* podem viver por até 10 anos, pelo menos em condições de laboratório (Weber, 1972). O fato é que as colônias desapareceram após o período de revoada,

mas não está claro o que aconteceu com a colônia. Esse assunto merece ser melhor investigado para o esclarecimento de aspectos que ainda estão obscuros.

Foi possível também observar que quando se trata de reforma de plantio de *Pinus*, onde anteriormente não foi realizada nenhuma intervenção, como poda e desbaste, a ocorrência de *A. crassispinus* é praticamente nula. Isto porque, o número de ninhos no interior do plantio anterior é inexistente ou muito baixo, pois essa espécie de formiga cortadeira prefere nidificar em áreas abertas. Se o novo plantio acontecer antes do período de revoada, as plantas não serão mais tão vulneráveis ao ataque de *A. crassispinus* quando os novos ninhos se instalarem e começarem a forragear com maior intensidade. Nesse caso, o combate às formigas cortadeiras pode ser amenizado quando houver o predomínio da espécie *A. crassispinus* no local. O controle deverá ser realizado de maneira localizada somente se forem encontrados ninhos ou plantas atacadas.

7. REFERÊNCIAS

AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera - Formicidae). I – Evolução do saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa*, Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 12, p. 197-228, 1941.

AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera – Formicidae). II. O saúveiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa*, Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 13, p. 67-86, 1942.

ABRAF. **Anuário estatístico da ABRAF 2012**: ano base 2010. Brasília: ABRAF, 2011. 150p.

BARBOSA, J. C. Amostragem seqüencial. p. 205-211. In: Fernandes O A, Correia A C B, Bortoli S A de (Eds.). **Manejo integrado de pragas e nematóides**. Jaboticabal, FUNEP, 1992, 253 p.

BOARETTO, M. A. C.; FORTI, L. C. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. **Série técnica IPEF**, São Paulo, v. 11, n. 30, p. 31-46, 1997.

CALDEIRA, M. C., ZANETTI, R., MORAIS, J. C., ZANÚNCIO, J. C. Distribuição espacial de saúveiros (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais. **Cerne** v.11, p. 34-39, 2005.

CANTARELLI, E. B.; COSTA, E. C.; ZANETTI, R. PEZZUTTI, R. V. Plano de amostragem de *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de pré-plantio de *Pinus* spp. **Ciência Rural**, v. 36, p. 385-390, 2006.

CHERRETT, J.M. The economic importance and control of leafcutting ants. In: VINSON, S.B. (Ed.). **Economic impact and control of social insects**. New York: Praeger, 1986. p.165-192.

CROFT, B. A., HOYT, S. C. **Integrated management of insects pests of pome and stone fruits**. New York, Wiley Interscience, 1983, 454 p.

DAVIS, P. M. Statistics for describing populations. p. 33-54. In: Pedigo, L.; Buntin, G. D. (Eds.). **Handbook of sampling methods for arthropods in agriculture**. Boca Raton, CRC Press, 1993, 714 p.

DIEHL-FLEIG, E. Sex ratio and nuptial flight pattern of the leaf-cutting ants *Acromyrmex heyeri* and *A. striatus* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v.40, p. 111-113, 1993.

FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J.K.; WCISLO, W.T. Nest-founding in *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera, Formicidae, Attini): demography and putative prophylactic behaviours. **Insectes Sociaux**, v. 50, p. 304-308, 2003.

FARJI-BRENER, A.G. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. **Oikos**, v.92, p.169-177, 2001.

FORTI, L. C.; ANDRADE, M. L. DE; ANDRADE, A. P. P.; LOPES, J. F. S.; RAMOS, V. M. Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) through an illustrated key. **Sociobiology**, v. 48, p. 1-18, 2006.

GONÇALVES, C. R. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 4, p. 113-180, 1961.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990. 732 p.

JAFFÉ, K.; VILELA, E. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. **Biotropica**, v. 21, p. 234–236, 1989.

KREBS, C. J. **Ecological methodology**. New York, Harper and Hall, 1989, 654 p.

MUNDIM, F.M.; BRUNA, E.M.; VIEIRA-NETO, E.H.M.; VASCONCELOS, H.L. Attack frequency and the tolerance to herbivory of Neotropical savanna trees. **Oecologia**, v. 168, p.405- 414, 2012.

NICKELE, M.A.; REIS FILHO, W.; OLIVEIRA, E.B. de.; IEDE, E.T. Densidade e tamanho de formigueiros de *Acromyrmex crassispinus* em plantios de *Pinus taeda*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.347-353, 2009.

NICKELE, M. A.; OLIVEIRA, E. B. de.; REIS FILHO, W.; IEDE, E. T.; RIBEIRO, R. D. Distribuição Espacial de Formigueiros de *Acromyrmex crassispinus* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae) em Plantios de *Pinus taeda* L. **Neotropical Entomology**, v. 39, p. 862-872, 2010.

NICKELE, M. A.; PIE, M. R.; REIS FILHO, W. Emigration of a colony of the leaf-cutting ant *Acromyrmex heyeri* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 56, p. 385–386, 2012a.

NICKELE, M. A.; REIS FILHO, W. ; OLIVEIRA, E. B. de; IEDE, E. T.; CALDATO, N.; STRAPASSON, P. Attack of leaf-cutting ants in initial pine plantations and growth of

plants artificially defoliated. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 47, p. 892-899, 2012b.

PEREIRA, R. de C.; DELLA LUCIA, T.M.C.; MAYHÉ-NUNES, A.J. Levantamento de Attini (Hymenoptera: Formicidae) em povoamentos de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden em Minas Gerais. **Revista Árvore**, v.23, p.341-349, 1999.

PEÑALOZA, C.; FARJI-BRENER, A. G. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 603–605, 2003.

RANDO, J.S.S.; FORTI, L.C. Ocorrência de formigas *Acromyrmex* Mayr, 1865, em alguns municípios do Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v.27, p.129-133, 2005.

REIS FILHO, W.; OLIVEIRA, S. de. **Atividade externa, carregamento de isca granulada e controle de *Acromyrmex crassispinus* em floresta de *Pinus taeda***. Colombo: Embrapa Florestas, 2002, 3 p. (Comunicado Técnico, 78).

TAYLOR, L. R. Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. **Annual Review of Entomology**, v. 29, p. 321-357, 1984.

VASCONCELOS, H. Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, p. 249–252, 1990.

VASCONCELOS, H.L.; CHERRETT, J.M. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. **Journal of Tropical Ecology**, v.13, p.357-370, 1997.

WEBER, N. A. **Gardening-ants: the attines**. Philadelphia: American Philosophical Society, 1972. 146 p.

WETTERER, J. K. Ontogenetic changes in forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. **Oecologia**, v. 98, p. 235-238, 1994.

YING, G.G.; KOOKANA, R.S. Persistence and movement of fipronil termiticide with under slab and trenching treatments. **Environmental Toxicology and Chemistry**, v.25, p.2045-2050, 2006.

ZANETTI, R.; VILELA, E. F.; ZANÚNCIO, J. C.; LEITE, H. G.; FREITAS, G. D. Influência da espécie cultivada e da vegetação nativa circundante na densidade de saueiros em eucaliptais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, p. 1911-1918, 2000.

ZANUNCIO, J. C.; LOPES, E. T.; ZANETTI, R.; PRATISSOLI, D.; COUTO, L. Spatial distribution of nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) in plantations of *Eucalyptus urophylla* in Brasil. **Sociobiology**, v. 39, p. 231-242, 200.

CAPÍTULO III

ATIVIDADE DIÁRIA DE FORRAGEAMENTO DE *Acromyrmex* spp. (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) E IMPLICAÇÕES PARA O SEU CONTROLE

1. RESUMO

As formigas cortadeiras são insetos bem conhecidos da região neotropical, devido à sua notável atividade como herbívoros e aos consideráveis danos econômicos que causam em várias culturas. Os objetivos deste estudo são avaliar a atividade diária de forrageamento de espécies de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* e discutir as implicações para o seu controle. *Acromyrmex crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* forragearam durante todo o dia, apesar de que uma colônia de *A. subterraneus subterraneus* tendeu a não forragear durante o dia. Operárias que forragearam à noite eram significativamente maiores do que aquelas que forragearam durante o dia. Houve correlação significativa entre a atividade de forrageamento das formigas e as condições climáticas, de modo que essas formigas não forragearam em temperaturas abaixo de 10/11°C e umidade relativa do ar abaixo de 40%. Portanto, a aplicação de iscas formicidas para o controle de formigas cortadeiras nessas condições de temperatura e umidade não é eficiente. Desta forma, os riscos para os animais não-alvo podem ser reduzidos ao aplicar as iscas em períodos que as formigas estão mais ativas, para garantir o máximo de coleta de iscas pelas formigas e o mínimo de iscas remanescente.

PALAVRAS-CHAVE. Attini, controle, forrageamento, formigas cortadeiras, pragas.

2. ABSTRACT

Leaf-cutting ants are well-known insects of the Neotropics due to their remarkable activity as herbivores and the considerable economic damage they cause to many crops. The goals of this study are to investigate the daily foraging activity of leaf-cutting ant species of the genus *Acromyrmex*, and the implications for their control. *Acromyrmex crassispinus* and *A. subterraneus subterraneus* showed foraging activity all day long, although one colony of *A. subterraneus subterraneus* colony tended to avoid foraging during the day. Workers that foraged at night were significantly larger than those foraging during the day. There was significant correlation between ant foraging activity and weather conditions, such that foraging ceased at temperatures below 10/11°C and relative humidity of the air below 40%. Therefore, the application of insecticide baits for leaf cutting ants control in these conditions of temperature and humidity is not effective. In this way, the risks to non-target animals can be reduced by applying baits to nests in periods that ants are most active to ensure maximum collection of baits by ants and minimum left-over baits.

KEYWORDS. Attini, control, foraging, leaf-cutting ants, pests.

3. INTRODUÇÃO

As formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*) são, possivelmente, os herbívoros mais importantes dos ambientes terrestres em toda a Região Neotropical, devido às perdas econômicas que causam em uma variedade de culturas. As operárias forrageadoras cortam fragmentos de folhas ou outras partes da planta e transportam para os ninhos para ser utilizado como substrato para o cultivo de um fungo simbiote. Esse fungo produz carboidratos e os gongilídios (estruturas especializadas das hifas ricas em proteínas), e que são preferencialmente utilizados pelas formigas para a sua alimentação e de suas larvas (Weber 1972, Hölldobler & Wilson, 1990). As operárias ingerem seiva das plantas durante o corte e a manipulação do material vegetal. Estima-se que as operárias obtêm aproximadamente 91% de suas necessidades nutricionais a partir da seiva das plantas (Bass & Cherrett 1995).

As formigas cortadeiras apresentam um alto grau de polimorfismo e apresentam divisão do trabalho entre a casta de operárias de tamanhos diferentes. A divisão de trabalho entre as operárias de tamanhos diferenciados aumenta a eficiência e os benefícios de toda a colônia (Hölldobler & Wilson, 1990). O processo de forrageamento é particularmente complexo envolvendo escoteiras individuais e recrutamento em massa (Jaffé & Howse 1979), o fluxo em massa de dezenas de milhares de operárias saindo e voltando para o ninho através das trilhas de forrageamento (Fowler et al. 1986), e o processamento de fragmentos vegetais pelas operárias dentro do ninho para incorporá-los ao fungo. O forrageamento é realizado pelas operárias maiores que cortam e transportam os fragmentos vegetais para o ninho. No ninho, este material é posteriormente processado por operárias menores e incorporado ao jardim de fungo (Weber 1972, Hölldobler & Wilson 1990).

A temperatura e a umidade relativa do ar têm efeitos marcantes sobre as atividades de espécies animais e vegetais (Begon et al 2006) e o comportamento das formigas cortadeiras é fortemente influenciado por esses parâmetros (Roces & Kleineidam 2000; Bollazzi & Roces 2002). A temperatura afeta principalmente as atividades durante o forrageamento, inibindo ou reduzindo a taxa de forrageamento pelas operárias, bem como a velocidade de desenvolvimento da prole, o que pode determinar diretamente a taxa de crescimento de uma colônia (Porter, 1988; Porter &

Tschinkel 1993). Além disso, o fungo simbiote tem exigências rigorosas de alta umidade e temperaturas entre 20 e 30°C para o seu crescimento adequado (Powell & Stradling 1986).

A atividade de forrageamento de *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758) e *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) é principalmente diurna durante o inverno e noturna durante o verão (Fowler & Robinson, 1979; Wetterer, 1990). Já a atividade de forrageamento de *Atta colombica* Guérin-Méneville, 1844 é mais freqüente durante o dia (Wirth et al., 1997), enquanto que em *Acromyrmex balzani* (Emery, 1890) ocorre do crepúsculo ao período noturno (Mendes et al. 1992).

No Novo Mundo, as formigas cortadeiras são consideradas como os herbívoros dominantes e estão entre as principais pragas agrícolas e florestais (Cherrett 1986). Tradicionalmente, o controle de formigas cortadeiras envolve o uso de inseticidas químicos de diferentes grupos e formulações. No entanto, o uso de iscas granuladas, cujos princípios ativos são o fipronil e a sulfluramida, é o método mais utilizado (Araújo et al. 2003). Estes produtos químicos são tóxicos para animais não alvos e persistem no ambiente (Ying & Kookana 2006). Portanto, a identificação da estação do ano e da hora do dia em que as formigas são mais ativas é muito importante, porque pode-se reduzir os riscos a animais não-alvos (mamíferos, aves, répteis e anfíbios) ao aplicar as iscas em períodos que as formigas estão mais ativas. Os objetivos deste estudo foram avaliar a atividade diária de forrageamento de espécies de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* e discutir as implicações para o controle desses insetos.

4. MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos no município de Rio Negrinho (26 ° 15'16 "S, 49 ° 31'06" W; Alt 790 m), estado de Santa Catarina, Brasil. Três espécies de formiga cortadeira pertencentes ao gênero *Acromyrmex* ocorrem neste local: *Acromyrmex crassispinus* (Forel, 1909) (95,83%), *A. subterraneus subterraneus* (2,78%) e *Acromyrmex aspersus* (F. Smith, 1858) (1,39%) (Nickele et al. 2009). As observações foram realizadas em duas colônias de cada espécie ao mesmo tempo durante as quatro estações do ano de 2010 (Fevereiro/10, Maio/10, Julho/10 e Outubro/10). As colônias foram localizadas em um plantio de *Pinus taeda* (Linnaeus, 1758) de propriedade da empresa Battistella Florestal. O clima da região, segundo a

classificação de Köppen, é Mesotérmico, subtropical úmido, sem estação seca e com verões frescos. A temperatura média durante o mês mais frio é de 11°C e durante o mês mais quente é superior a 22°C. A temperatura média anual é de 17°C.

As colônias foram monitoradas durante o período de 24 horas em cada uma das estações do ano. As avaliações começaram às 18:00 horas e terminaram às 17:00 horas do dia seguinte, exceto na última avaliação (Primavera), que começou às 19:00 horas e terminou às 18:00 horas do dia seguinte. As taxas de forrageamento foram medidas em intervalos de uma hora, contando-se todas as operárias que passavam por um ponto fixo na trilha de forrageamento próximo ao olheiro de entrada do ninho. As operárias que saíam do ninho e as operárias que retornavam (com carga ou sem carga) foram contadas por 3 minutos em cada período de amostragem.

A fim de verificar a correlação entre a atividade das formigas e os parâmetros climáticos, a temperatura e a umidade relativa do ar foram registradas através de um termohigrômetro. As medições foram feitas próximo aos ninhos monitorados durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem.

Para estudar a variação no tamanho das operárias durante o período de atividade, 20 operárias foram coletadas em cada intervalo de avaliação (10 por colônia), após a avaliação das taxas de forrageamento. As operárias foram armazenadas em frascos individuais (Eppendorf ®) e foram pesadas em uma balança de precisão. As diferenças no peso das operárias durante o período de atividade foram testadas utilizando-se o teste t de Student.

5. RESULTADOS

Duas colônias de cada espécie de formiga cortadeira foram monitoradas durante períodos de 24 horas. Antes de iniciar as avaliações, confirmou-se a presença da colônia no ninho, porque a migração de colônias é relativamente comum nas espécies de *Acromyrmex*. Todas as colônias estavam presentes, porém uma colônia de *A. crassispinus* e as duas colônias de *A. aspersus* não apresentaram atividade de forrageamento durante os quatro períodos de observação. Não foi possível avaliar sempre a mesma colônia de *A. crassispinus* devido a migração.

Assim, no verão e outono foi avaliada uma colônia e no inverno e primavera foi avaliada outra colônia.

Acromyrmex crassispinus forrageou durante todo o dia nas quatro estações do ano. No entanto, a atividade de forrageamento foi mais intensa durante a primavera (Figura 1). A menor colônia de *A. subterraneus subterraneus* (0,09 m²) seguiu o padrão de atividade de forrageamento noturno durante o verão e o inverno, mas a atividade de forrageamento ocorreu durante o dia e a noite nas demais estações do ano (Figura 2). A maior colônia de *A. subterraneus subterraneus* (6,25 m²) apresentou atividade de forrageamento durante o dia e a noite em todas as estações do ano (Figura 3). No caso de *A. subterraneus subterraneus*, a atividade de forrageamento foi mais intensa durante o verão. Para ambas as espécies, foi observado um número considerável de operárias retornando ao ninho sem carga.

Houve correlação significativa entre a atividade de forrageamento de *A. crassispinus* e a umidade no verão, com a temperatura no inverno, e com ambos os parâmetros climáticos no outono. Para *A. subterraneus subterraneus*, houve correlação significativa entre a atividade de forrageamento das operárias e a umidade no verão, com a temperatura no inverno, e com ambos os parâmetros climáticos no outono e na primavera (Tabela 1). *Acromyrmex crassispinus* não forrageou em temperaturas inferiores a 10°C e *A. subterraneus subterraneus* não forrageou em temperaturas inferiores a 11°C. Ambas as espécies não forragearam quando a umidade relativa do ar era inferior a 40%.

Houve variação no tamanho das operárias durante o período de atividade de forrageamento. As operárias que forragearam à noite eram significativamente mais pesadas do que as operárias que forragearam durante o dia. O peso das operárias de *A. crassispinus* que forragearam durante o dia foi de $5,32 \pm 0,172$ mg (média \pm erro padrão da média) ($n = 219$) e à noite foi de $6,07 \pm 0,264$ mg ($n = 154$), $t = -2,35$, $p = 0,0193$. O peso das operárias de *A. subterraneus subterraneus* que forragearam durante o dia foi de $7,73 \pm 0,246$ mg ($n = 247$) e à noite foi de $9,72 \pm 0,294$ mg ($n = 178$), $t = -5,46$, $p < 0,001$.

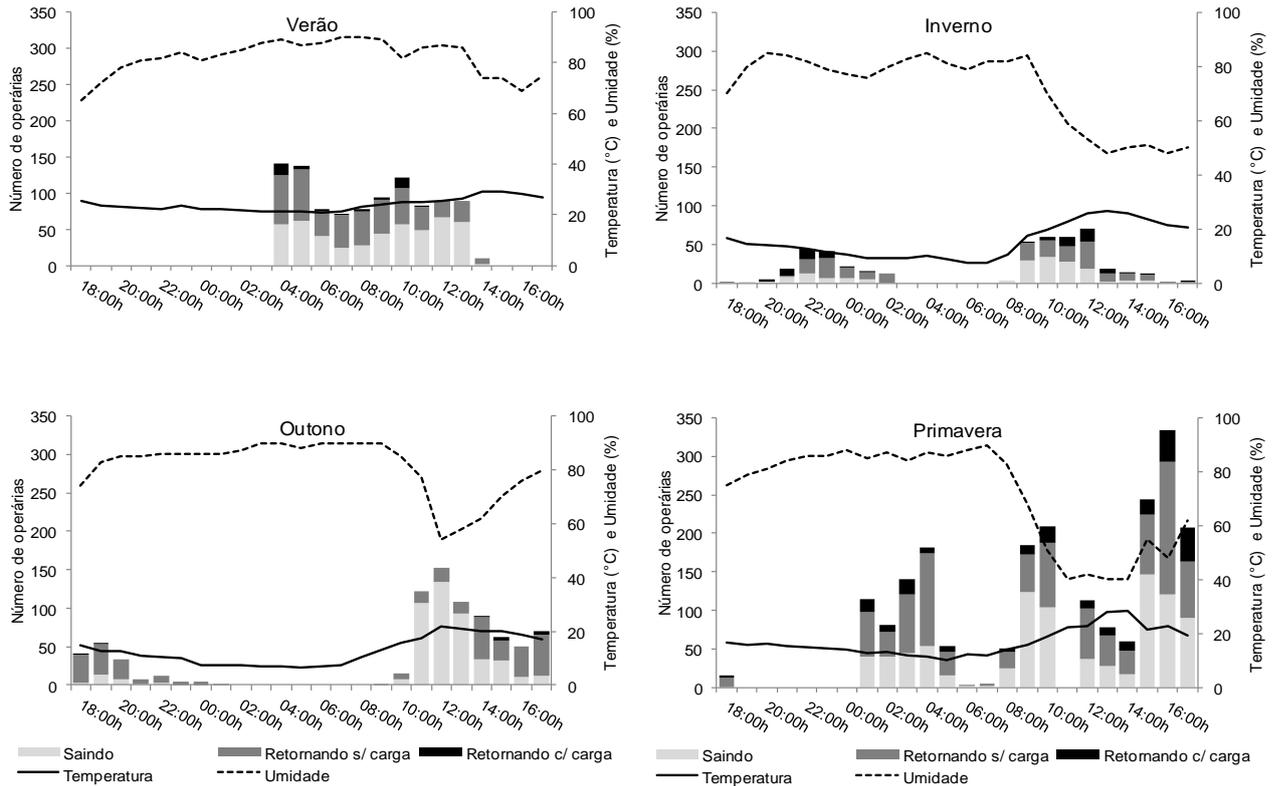


Figura 1: Atividade de forrageamento diário de *Acromyrmex crassispinus* em plantio de *Pinus taeda*. Rio Negrinho, SC, 2010.

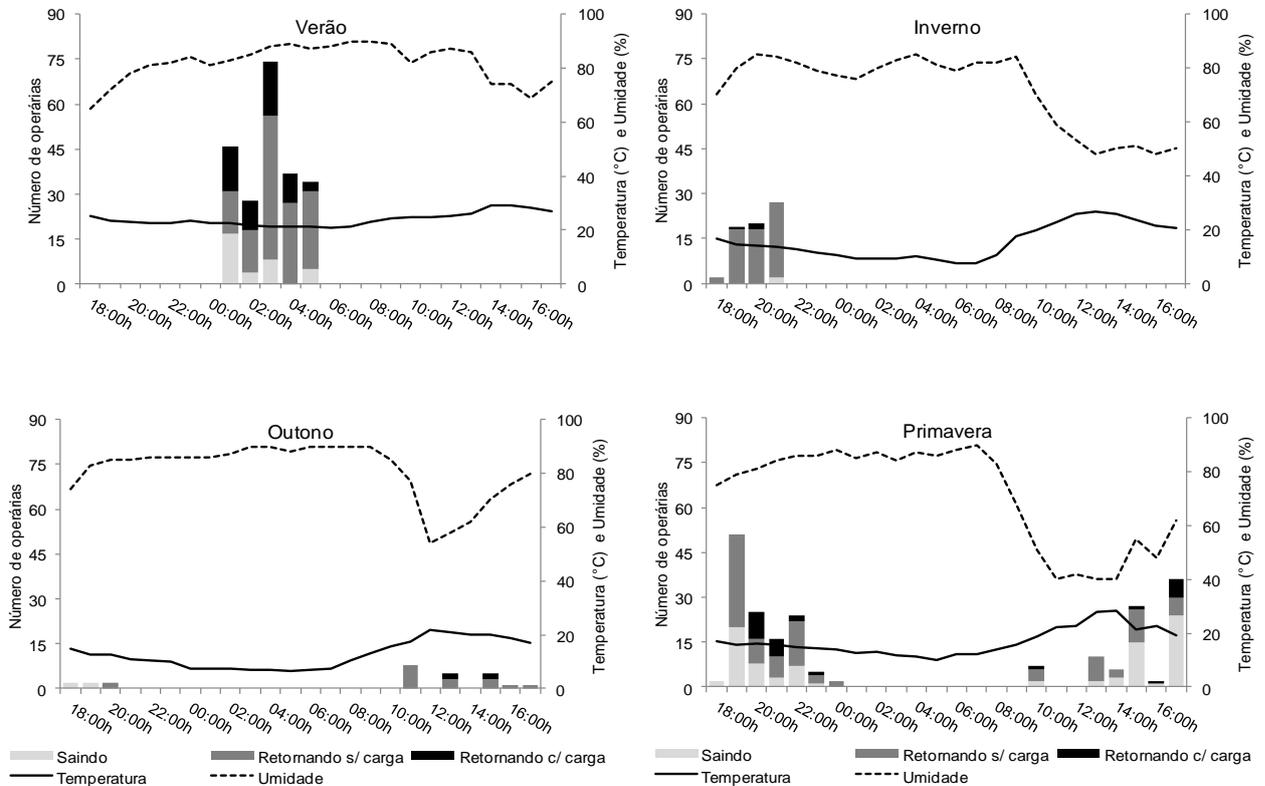


Figura 2: Atividade de forrageamento diário de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (colônia 1) em plantio de *Pinus taeda*. Rio Negrinho, SC, 2010.

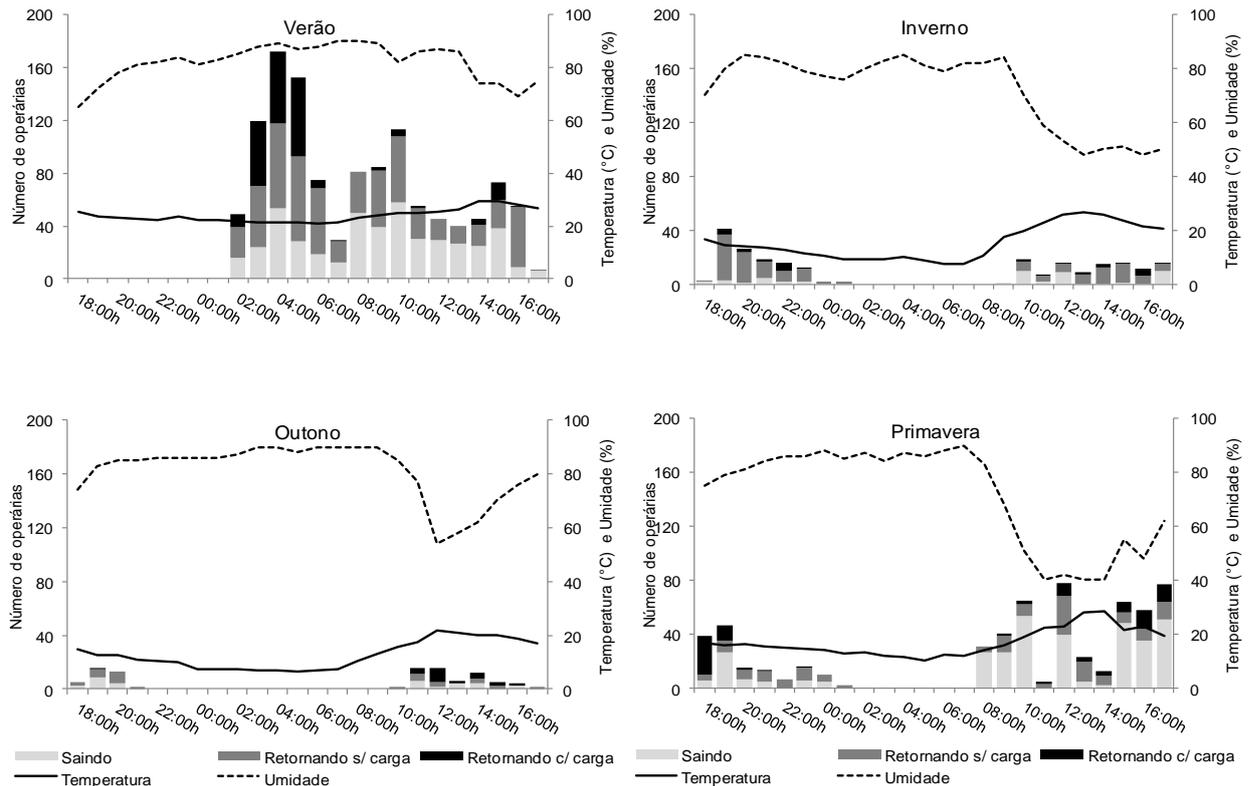


Figura 3: Atividade de forrageamento diário de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (colônia 2) em plantio de *Pinus taeda*. Rio Negrinho, SC, 2010.

Tabela 1: Correlação entre a atividade das formigas e parâmetros climáticos. Rio Negrinho, SC, 2010.

Estação	Parâmetros climáticos	Espécies	r	p
Verão	Temperatura	<i>A. crassispinus</i>	-0,22	0,300
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	-0,44	0,020
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	-0,15	0,470
	Umidade	<i>A. crassispinus</i>	0,61	0,001
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	0,32	0,124
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	0,45	0,029
Outono	Temperatura	<i>A. crassispinus</i>	0,87	0,000
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	0,52	0,007
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	0,64	0,001
	Umidade	<i>A. crassispinus</i>	-0,90	0,000
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	-0,42	0,038
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	-0,63	0,001
Inverno	Temperatura	<i>A. crassispinus</i>	0,40	0,050
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	-0,08	0,695
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	0,41	0,048
	Umidade	<i>A. crassispinus</i>	-0,14	0,503
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	0,31	0,134
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	-0,20	0,337
Primavera	Temperatura	<i>A. crassispinus</i>	0,23	0,269
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	0,17	0,430
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	0,49	0,016
	Umidade	<i>A. crassispinus</i>	-0,30	0,151
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (1)	-0,02	0,939
		<i>A. subterraneus subterraneus</i> (2)	-0,51	0,012

6. DISCUSSÃO

A mesma metodologia de avaliação da atividade diária de forrageamento foi realizada para as três espécies de *Acromyrmex* que ocorrem no município de Rio Negrinho, SC, porém uma colônia de *A. crassispinus* e as duas colônias de *A. aspersus* não apresentaram atividade de forrageamento durante os quatro períodos de observação. Após terminar a última avaliação, foi oferecido às colônias que não apresentaram atividade, 10 g de isca composta de casca de laranja picada para atrair operárias. A colônia de *A. crassispinus* foi atraída pela isca e passou a coletá-la, mostrando que essa colônia não forrageou durante o período de observação, porque as operárias estavam realizando outras atividades dentro do ninho. No entanto, as operárias de *A. aspersus* não foram atraídas pelas iscas. Provavelmente, os olheiros de entrada do ninho de *A. aspersus* estavam longe do ninho e houve falha ao encontrá-los, ou as operárias estavam realizando outras atividades dentro do ninho, e as iscas não foram atrativas para elas. Estudos adicionais devem ser realizados com a espécie *A. aspersus*, porque não há informação sobre a estratégia de forrageamento dessa espécie de formiga cortadeira.

Acromyrmex crassispinus teve atividade de forrageamento durante o dia e a noite neste estudo. A atividade de forrageamento dessa espécie também foi diurna e noturna no Paraguai (Fowler 1979). *Acromyrmex subterraneus subterraneus* também mostrou atividade de forrageamento durante o dia e à noite, no entanto, a menor colônia teve atividade somente noturna durante o verão e o inverno. A atividade anual de forrageamento de *A. subterraneus subterraneus* foi exclusivamente noturna em Viçosa, MG, Brasil (Maciel et al. 1995), mas os autores não mencionaram o tamanho dos ninhos. Provavelmente, o tamanho da colônia pode influenciar nos padrões de atividade de forrageamento de *A. subterraneus subterraneus*.

Foi observado um número considerável de operárias retornando ao ninho sem carga, em ambas as espécies estudadas. Padrão similar foi relatado no início do forrageamento de *Acromyrmex heyeri* Forel, 1899, onde uma grande porcentagem de operárias retornaram ao ninho sem carga na fase inicial de forrageamento, o que pode representar uma resposta às elevadas necessidades de informação no início do processo diário de forrageamento (Bollazzi & Roces 2011). No entanto, no presente estudo observou-se um grande número de operárias retornando ao ninho sem carga, não apenas na fase inicial de forrageamento. Estas operárias também

podem estar envolvidas na limpeza da trilha (Howard 2001), no transporte de seiva da planta (Stradling 1978), no reforço dos feromônios de trilha (Evison et al. 2008), ou em uma combinação de recrutamento e transporte de alimento, onde estas operárias não cortam fragmentos vegetais, mas retornam ao ninho exibindo um comportamento de recrutamento (Jaffé & Howse 1979).

Houve correlação significativa entre a atividade de forrageamento e ambos os parâmetros climáticos estudados. As flutuações de temperatura e de umidade podem provocar alterações na taxa de respiração das formigas e na perda de água, bem como afetar o equilíbrio hídrico das plantas que foram cortadas, o que afetam indiretamente o tempo de manipulação e a qualidade nutricional das plantas que servirão de substrato ao fungo simbiote (Fowler, 1979). *Acromyrmex crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* não forrageiam em temperaturas inferiores a 10°C e 11°C, respectivamente. Em Viçosa, MG, Brasil, foi observado que *A. subterraneus subterraneus* cessa a sua atividade de forrageamento em temperaturas abaixo de 14°C (Maciel et al., 1995). *Atta sexdens* e *Atta mexicana* (F. Smith, 1858) não forrageiam em temperaturas abaixo de 10°C e 12°C, respectivamente (Fowler & Robinson 1979; Mintzer 1979). Ambas as espécies deste estudo não forragearam quando a umidade era inferior a 40%. O mesmo padrão foi observado em *Acromyrmex landolti fracticornis* Forel, 1909, no Paraguai (Fowler 1981).

As operárias que forragearam à noite eram significativamente maiores do que as operárias que forragearam durante o dia. O mesmo padrão foi observado em *A. cephalotes* (Wetterer 1990; Feener & Brown 1993). No entanto, em *A. sexdens* não houve diferenças no tamanho das operárias durante o forrageamento diurno e noturno (Tonhasca 1996; Tonhasca & Bragança, 2000). Uma explicação para o fato das operárias maiores não forragearem durante o dia, é que elas estariam evitando os parasitóides diurnos que preferencialmente atacam as operárias maiores (Wetterer 1990). Colônias de *A. cephalotes* alternam a distribuição do tamanho de operárias nas trilhas de forrageamento para se defender dos ataques do parasitóide *Neodohniphora curvinervis* (Malloch, 1914) (Diptera: Phoridae). Durante o dia, quando as fêmeas de *N. curvinervis* estavam ativas ao longo das trilhas de forrageamento, apenas 12% das operárias apresentavam uma largura da cápsula cefálica maior de 1,6 mm e estavam, portanto, suscetíveis ao ataque de oviposição desses parasitóides. Durante a noite, quando as fêmeas de *N. curvinervis* estavam inativas, a distribuição do tamanho de forrageadoras foi alterada para categorias

maiores (0,9-2,5 mm), de modo que 18% das operárias eram maiores do que o tamanho mínimo aceitável para o ataque de oviposição (Feener Jr. & Brown, 1993). No entanto, a defesa contra parasitóides não parece ser a explicação mais plausível no caso de espécies de *Acromyrmex*, porque um estudo recente relatou que os forídeos que atacam as espécies de *Acromyrmex* selecionam as operárias de todos os tamanhos disponíveis nas trilhas de forrageamento, ou seja, não há preferências por atacar as operárias maiores como ocorre em *Atta* (Elizalde & Folgarait 2011). Outra possível explicação para as mudanças no tamanho das operárias durante o dia e a noite é que as operárias maiores evitam as atividades fora do ninho durante o dia devido aos maiores riscos de dessecação ou estresse térmico (Wetterer 1990).

A identificação da estação do ano e da hora do dia em que as formigas cortadeiras são mais ativas é uma ferramenta importante para otimizar o seu controle em áreas de plantio. Neste estudo, *A. crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* foram mais ativas durante a primavera e o verão, mas elas também forragearam durante o outono e inverno, no entanto, a intensidade de forrageamento foi menor nessas duas últimas estações. Assim, a realização dos plantios de pinus nos meses mais frios do ano é recomendada para a região do planalto norte do estado de Santa Catarina, Brasil, já que nesse período a atividade de forrageamento de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* é menor. Dessa forma, os problemas com os ataques dessas formigas na fase inicial do plantio seriam minimizados.

As espécies de formigas cortadeiras estudadas não apresentaram preferências em forragear exclusivamente durante o dia ou à noite, no entanto, elas não forragearam em temperaturas abaixo de 10/11°C e umidade relativa do ar abaixo de 40%. Assim, a aplicação de iscas formicidas para o controle de formigas cortadeiras nestas condições de temperatura e umidade não seria eficaz. Recomenda-se a aplicação de iscas formicidas nos períodos do dia em que a temperatura e umidade for superior às citadas anteriormente. Desta forma, os riscos para os animais não-alvo podem ser reduzidos ao aplicar as iscas em períodos que as formigas estão mais ativas, para garantir o máximo de coleta de iscas pelas formigas e o mínimo de iscas remanescentes.

7. REFERÊNCIAS

- Araújo, M. da S.; T. M. C. Della-Lucia & D. J. Souza. 2003. Estratégias alternativas de controle de formigas cortadeiras. **Bahia Agrícola 6**: 71-74.
- Bass, M. & J. M. Cherrett. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leafcutting ant *Atta sexdens*. **Physiological Entomology 20**: 1–6.
- Begon, M.; C. R. Townsend & J. L. Harper. 2006. **Ecology**: from individuals to ecosystems. Oxford, Blackwell Publishing, 738p.
- Bollazzi, M. & F. Roces. 2002. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. **Insectes Sociaux 49**: 153–157.
- Bollazzi, M. & F. Roces. 2011. Information Needs at the Beginning of Foraging: Grass-Cutting Ants Trade Off Load Size for a Faster Return to the Nest. **Plos One 6**: e17667.
- Cherrett, J. M., 1986. The economic importance and control of leafcutting ants. *In*: S. B. Vinson (ed.). **Economic Impact and Control of Social Insects**. New York, Praeger Press, 165–192.
- Elizalde, L. & P. J. Folgarait. 2011. Biological attributes of Argentinian phorid parasitoids (Insecta: Diptera: Phoridae) of leaf-cutting ants, *Acromyrmex* and *Atta*. **Journal of Natural History 45**: 2701-2723.
- Evison, S. E. F.; A. G. Hart & D. E. Jackson. 2008. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour 75**: 963-969.
- Feener, D. H. Jr. & B.V. Brown, 1993. Oviposition behavior of an antparasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-

cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior** **6**: 675–688.

Fowler, H. 1979. Environmental correlates of the foraging of *Acromyrmex crassispinus*. **Ciência e Cultura** **31**: 879-882.

Fowler, H. G. 1981. Subtropical seasonality and the foraging activity of a grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Formicidae: Attini). **Ciência e Cultura** **33**: 252-256.

Fowler, H. G.; V. Pereira-da-Silva; L. C. Forti & N. B. Saes. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In: C. S. Lofgren & R. K. Vander Meer (ed.). **Fire Ants and Leaf Cutting Ants: Biology and Management**. Colorado, Westview, p. 123–145.

Fowler, H. H. & S. W. Robinson, 1979. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste, and efficiency. **Ecological Entomology** **4**: 239–247.

Jaffe, K. & P. E. Howse. 1979. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). **Animal Behaviour** **27**: 930–939.

Hölldobler, B. & E. O. Wilson. 1990. **The ants**. Cambridge, Harvard University Press, xii + 732 p.

Howard, J. J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **49**: 348-356.

Maciel, M. A. F.; T. M. C. Della Lucia; M. S. Araújo & M. A. Oliveira. 1995. Ritmo diário de atividade forrageadora da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **24**: 371-378.

Mendes, W. B. A.; J. A. H. Freire; M. C. Loureiro; S. B. Nogueira; E. F. Vilela & T. M. C. Della Lucia. 1992. Aspectos ecológicos de *Acromyrmex* (Moellerius) *balzani*

(Emery, 1890) (Formicidae: Attini) no município de São Geraldo, Minas Gerais. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 21: 155-168.

Mintzer, A. 1979. Foraging activity of the Mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a sonoran desert habitat (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux** 26: 364-372.

Nickele, M. A.; W. Reis Filho; E. B. de. Oliveira & E. T. Iede. 2009. Densidade e tamanho de formigueiros de *Acromyrmex crassispinus* em plantios de *Pinus taeda*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 44: 347-353.

Porter, S. D. 1988. Impact of temperature on colony growth and developmental rates of the ant, *Solenopsis invicta*. **Journal of Insect Physiology** 34: 1127–1133.

Porter, S. D. & W. R. Tschinkel. 1993. Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 32, 321–329.

Powell, R. J. & D. J. Stradling. 1986. Factors influencing the growth of *Attamyces bromatificus*, a symbiont of attine ants. **Transactions of the British Mycological Society** 87: 205–213.

Roces, F. & C. Kleineidam. 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. **Insectes sociaux** 47: 348–350.

Stradling, D. J. 1978. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology** 47: 173-188.

Tonhasca Jr. A. 1996. Interactions between a parasitic fly, *Neodohrniphora declinata* (Diptera: Phoridae), and its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. **Ecotropica** 2: 157-164.

Tonhasca Jr. A. & M. A. L. Bragança. 2000. Forager size of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae) in a mature eucalyptus forest in Brazil. **Revista de Biologia Tropical 48**: 1-8.

Ying, G. G. & R. S. Kookana. 2006. Persistence and movement of fipronil termiticide with under slab and trenching treatments. **Environmental Toxicology and Chemistry 25**: 2045-2050.

Weber, N. A. 1972. **Gardening-ants**: the attines. Philadelphia, American Philosophical Society, xx + 146 p.

Wetterer, J. K. 1990. Diel changes in forager size, activity, and load selectivity in a tropical leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. **Ecological Entomology 15**: 97-104.

Wirth, R.; W. Beyschlag; R. J. Ryelt & B. Hölldobler. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology 13**: 741-757.

CAPÍTULO IV

DIVISÃO DE TAREFAS DURANTE O FORRAGEAMENTO DE *Acromyrmex* spp.

1. RESUMO

As formigas cortadeiras apresentam divisão de trabalho entre as operárias cortadeiras e as carregadeiras, e realizam a divisão de tarefas durante o transporte dos fragmentos vegetais. A divisão de tarefas durante o forrageamento foi estudada apenas em condições de laboratório para as espécies de *Acromyrmex*. O objetivo desse estudo foi investigar a divisão de tarefa durante o forrageamento de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em trilhas de comprimentos diferentes para elucidar o efeito da distância de forrageamento sobre a ocorrência do transporte em cadeia em condições de campo e de laboratório, além de discutir as hipóteses que tentam explicar a ocorrência do transporte em cadeia. As atividades de corte e transporte de fragmentos vegetais são claramente atividades separadas em *Acromyrmex crassispinus* e *Acromyrmex subterraneus subterraneus* e são cumpridas por operárias de tamanhos diferentes. O comportamento dessas espécies diferiu significativamente em relação aos comprimentos diferentes das trilhas. Em trilhas curtas (1 m), as operárias cortadeiras frequentemente transportaram os fragmentos diretamente para o ninho, enquanto que, em trilhas longas (mais de 10 m), a maioria das cortadeiras transferiram os fragmentos para outras operárias. As espécies de *Acromyrmex* realizam a divisão de trabalho entre cortadeiras e carregadeiras e divisão de tarefas durante o transporte dos fragmentos. O comprimento das trilhas tem efeitos marcantes no transporte sequencial. Quanto mais longe está o recurso coletado pelas operárias, maior é a frequência de ocorrência do transporte em cadeia. Além disso, os resultados desse estudo fornecem suporte à hipótese de que o comportamento de transferir os fragmentos das espécies de *Acromyrmex* ocorre devido ao efeito positivo na transferência de informação entre as operárias.

Palavras-chave: divisão de trabalho, trilha de forrageamento, formigas cortadeiras, transferência de fragmentos, transporte em cadeia.

2. ABSTRACT

Leaf-cutting ants show division of labor between cutters and carriers, and task partitioning during leaf transport. Task partitioning during foraging was studied just in laboratory conditions for *Acromyrmex* species. The aim of the present study was to investigate task partitioning during foraging of *Acromyrmex* leaf-cutting ants on trails of different length in order to elucidate the effect of foraging distance on the occurrence of transport chains under field and laboratory conditions, and to discuss the hypotheses that try to explain the occurrence of transport chains. In *Acromyrmex crassispinus* and *Acromyrmex subterraneus subterraneus*, cutting and carrying of fragments were clearly separated activities fulfilled by distinct worker groups differing in body size. The behavior of those species significantly differed at the three trail distances. On the short trails (1 m), cutters frequently transported the fragments directly to the nest, whereas on the long trail (more than 10 m), most cutters transferred the fragments to other workers. Transport chains happened more frequently when workers were harvesting plants far from the nest. *Acromyrmex* species accomplish division of labor between cutters and carriers, and task partitioning during fragment transport. Trail lengths have marked effects in sequential transport. The farther the resource collected by workers is, the higher is the frequency of occurrence of the transport chain. Furthermore, the results of this study provide support to the hypothesis that the behavioral response of transferring fragments in *Acromyrmex* species would have been selected for because of its positive effect on the information flow between workers.

Keywords: division of labor, foraging trail, leaf-cutting ants, leaf-transfer, transport chains.

3. INTRODUÇÃO

As formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*) são muito comuns em várias regiões tropicais e subtropicais do Novo Mundo (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). As espécies de *Acromyrmex* e *Atta* apresentam as maiores colônias entre as formigas da tribo Attini. No entanto, a complexidade social das espécies de *Atta* é bem maior do que em *Acromyrmex*. As operárias de *Atta* apresentam um alto polimorfismo, sendo que os soldados são encontrados somente nesse gênero de formigas cortadeiras. As trilhas de forrageamento de *Atta* são mais largas e alcançam maiores distâncias do que nas espécies de *Acromyrmex* (WEBER 1972).

O forrageamento de formigas cortadeiras pode ocorrer de várias formas: a) Forrageamento individual ou arranjo em série: cada indivíduo transporta a sua carga por todo o caminho desde a fonte de recurso até o ninho e, portanto, não há divisão de tarefas. b) “*Bucket brigade*”: uma operária transporta a sua carga ao longo da trilha até encontrar uma operária sem carga. Ocorre a transferência direta entre as duas operárias (transferência 1) e a operária doadora retorna à fonte de recurso que está sendo coletado, enquanto que a operária receptora transporta a carga em direção ao ninho até ela encontrar outra operária sem carga (transferência 2), e assim sucessivamente. A transferência é sempre direta e não ocorre em locais fixos na trilha. c) Divisão de tarefas com transferência indireta: uma operária transporta um fragmento ao longo da trilha, proveniente da fonte de recurso que está sendo coletada pela colônia ou de uma pilha de fragmentos deixados por operárias na trilha, e solta-o na próxima pilha de fragmentos. Esses fragmentos serão posteriormente coletados e transportados por outras operárias. Este processo é repetido várias vezes até que o fragmento alcance o ninho (ANDERSON & al. 2002).

As formigas cortadeiras apresentam divisão de trabalho entre as operárias cortadeiras e as carregadeiras, e realizam a divisão de tarefas durante o transporte dos fragmentos vegetais. No entanto, as estratégias de forrageamento foram melhores estudadas nas espécies de *Atta*. Pouco se sabe sobre a divisão de tarefas durante o transporte dos fragmentos vegetais nas espécies de *Acromyrmex*. Em *Atta*, as operárias cortadeiras e carregadeiras são especializadas, pois o tamanho do corpo difere entre elas, sendo que as cortadeiras arbóreas não são observadas transportando fragmentos para o ninho. *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) às vezes transfere seu fragmento diretamente, passando-o para outra operária, ou

indiretamente deixando-o na trilha para ser coletado posteriormente por outra operária (HUBBELL & al. 1980; RATNIEKS & ANDERSON 1999). *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) foi observada realizando dois estágios ao coletar as plantas, relacionados ao tamanho das operárias. Operárias maiores escalam na haste da planta e derrubam as folhas inteiras no chão e operárias menores cortam as folhas caídas em fragmentos menores e transportam-os para o ninho (VASCONCELOS & CHERRET 1996). Em *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758), no entanto, pode ocorrer até três fases distintas: cortadeiras arbóreas cortam os pecíolos das folhas derrubando-as no chão, onde são cortadas em fragmentos e depositadas na trilha principal por outro grupo de operárias que exploram o terreno em busca de folhas cortadas pelas operárias cortadeiras. Então, operárias carregadeiras coletam os fragmentos deixados na trilha principal e transportam-nos para o ninho (FOWLER & ROBINSON 1979). Durante o transporte, a divisão de tarefas também foi relatada para *Atta colombica* Guérin-Méneville, 1844 (ANDERSON & JADIN 2001; HART & RATNIEKS 2001), sendo que os fragmentos são transferidos diretamente ou armazenados na trilha (ANDERSON & JADIN 2001).

Três modalidades diferentes foram observadas em *Atta vollenweideri* Forel, 1939 durante o transporte de fragmentos ao longo da trilha de forrageamento: 1) a operária cortadeira transporta o fragmento diretamente para o ninho; 2) o fragmento é transferido direta ou indiretamente pela cortadeira, e é transportado por uma única operária carregadeira por todo o caminho que resta até o ninho. Essas operárias são chamadas de "única carregadeira"; 3) o fragmento transferido direta ou indiretamente é transportado consecutivamente por várias carregadeiras diferentes formando o "transporte em cadeia". Esta divisão de tarefas é menos acentuada quando as plantas estão localizadas próximas ao ninho, nesse caso, a cortadeira transporta o seu próprio fragmento até o ninho. Em trilhas longas, há a divisão de tarefas durante o transporte dos fragmentos com a realização do transporte em cadeia. O número de operárias carregadeiras envolvidas no transporte em cadeia varia entre 2 a 5 operárias. Operárias carregadeiras são definidas como aquelas operárias que coletam e transportam um fragmento que elas não cortaram. Seguindo esta definição de "carregadeiras", o transporte em cadeia com duas carregadeiras implica um total de 3 formigas envolvidas: uma cortadeira mais duas carregadeiras (RÖSCHARD & ROCES 2003a).

O transporte em cadeia foi observado também no transporte de partículas de solo durante a escavação do ninho em *A. vollenweideri*. As partículas de solo são transportadas sequencialmente e o transporte envolve até 12 operárias, pertencentes a três grupos distintos: operárias escavadeiras, diversas operárias carregadeiras que transportam os pellets em distâncias curtas e últimas operárias carregadeiras que transportam os pellets em distâncias longas (PIELSTRÖM & ROCES 2013).

Duas hipóteses tentam explicar a ocorrência do transporte em cadeia nas trilhas de formigas cortadeiras (ANDERSON & JADIN 2001; Anderson & al. 2002; ROCES & Bollazzi 2009; RÖSCHARD & ROCES 2003a; 2011). 1) "Hipótese do transporte econômico", "econômico" neste contexto se refere à maximização da velocidade de transporte de um fragmento vegetal, o qual pode resultar em um aumento da porcentagem global de recursos que são coletados ao ninho. As operárias podem estar caminhando tão lentas, ou pelo menos, mais lentas do que uma operária receptora poderia caminhar devido ao tamanho de sua carga, e, então, ocorre a transferência entre essas operárias, a fim de aumentar a velocidade de transporte do fragmento vegetal, ocorrendo assim um melhor ajuste entre o tamanho da operária e sua carga após a transferência. 2) "Hipótese da transferência de informação", ou seja, o transporte em cadeia dos fragmentos conduz a um aumento no fluxo de informações ao longo da trilha de forrageamento, de tal modo que mais operárias, seja através de transferências diretas ou indiretas, serão informadas sobre o tipo de recurso que está sendo efetivamente coletado.

A divisão de tarefas durante o forrageamento de espécies de *Acromyrmex* foi estudado apenas em condições de laboratório. Foi observado que as operárias podem deixar os fragmentos na trilha para ser posteriormente coletado por outra operária ou pode ocorrer a transferência direta entre as operárias. Houve diferenças significativas entre o número de fragmentos que foram transportados diretamente para a câmara de fungo e aqueles transferidos direta ou indiretamente entre as operárias, dependendo do comprimento da trilha (LOPES & al. 2003). No entanto, o comportamento das espécies de *Acromyrmex* permanece desconhecido em condições naturais e não há registro se essas formigas realizam o transporte em cadeia.

O objetivo deste estudo foi avaliar a divisão de tarefas durante o forrageamento de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em trilhas com

diferentes comprimentos, a fim de elucidar o efeito da distância de forrageamento sobre a ocorrência do transporte em cadeia em condições de campo e de laboratório, além de discutir as hipóteses que tentam explicar a ocorrência do transporte em cadeia nas trilhas de forrageamento dessas formigas.

4. MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos de campo foram realizados entre janeiro e março de 2010, em Curitiba, PR, Brasil. O clima na região é Mesotérmico, subtropical úmido, com geadas freqüentes durante a estação fria (maio-setembro). As temperaturas médias durante as estações quentes e frias são 22 °C e 12 °C, respectivamente, com precipitação média anual entre 1300 a 1500 mm (MAACK 1981).

Os experimentos de campo foram realizados com as espécies *Acromyrmex crassispinus* (Forel, 1909) e *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel, 1983. Foi observada uma colônia de cada espécie de formiga. Para avaliar todo o processo de transporte, fragmentos vegetais recém-cortados foram marcados com um pequeno ponto de corretivo líquido branco, e acompanhados até atingirem o ninho. Foram registrados o tempo e a distância que um determinado fragmento foi transportado pelas operárias, bem como o "tempo de espera", ou seja, o tempo em que um fragmento foi deixado na trilha antes de ser coletado por outra operária. O tempo médio de espera não ultrapassava o período de 10 minutos, assim estipulou-se um tempo máximo de espera de 20 minutos, ou seja, quando o tempo de espera excedia 20 min, esses fragmentos não foram mais acompanhados, pois em alguns casos, o fragmento que era deixado por uma operária permanecia por várias horas na trilha até ser coletado por outra operária.

As operárias envolvidas no transporte sequencial foram coletadas imediatamente após transferir o fragmento, e a última operária e o seu fragmento também foram coletados antes de entrarem no ninho. As operárias e o fragmento foram armazenados em frascos individuais (Eppendorf ®) e foram pesadas em uma balança de alta precisão.

As operárias de *A. crassispinus* estavam coletando naturalmente fragmentos de Poaceae a uma distância de 23 m do ninho e as operárias de *A. subterraneus subterraneus* estavam coletando naturalmente fragmentos de *Prunus* sp. (pêssego), a uma distância de 17 m do ninho (trilhas longas). Observou-se 50 fragmentos desde

o seu corte até a entrada no ninho, para cada espécie de formiga. A fim de verificar o efeito da distância da trilha de forrageamento sobre a ocorrência do transporte em cadeia, foram oferecidas às colônias flores de *Rosa* sp. a uma distância de 1 e 5 m do ninho (trilhas curtas e médias) e observou-se 50 fragmentos desde o corte até a entrada no ninho em cada distância, para cada espécie de formiga. As observações foram realizadas durante o dia, já que as colônias apresentavam atividade de forrageamento diurna.

Utilizou-se o teste do qui-quadrado (χ^2) para a comparação do transporte nos diferentes comprimentos de trilhas no campo. Para verificar a variação de tamanho das operárias (cortadeiras x carregadeiras) e o tempo de espera de um fragmento deixado nas trilhas pelas cortadeiras ou carregadeiras, utilizou-se o teste t de Student. Avaliou-se também a capacidade de carregamento das operárias ($C = (Ma+Mf) / Ma$; onde C = capacidade de carregamento, Ma = massa da operária, Mf = massa do fragmento), utilizando-se o teste t de Student para analisar o comportamento das operárias cortadeiras que transferiram suas cargas com aquelas que não transferiram e análise de variância para analisar o comportamento das operárias carregadeiras que não transferiram seus fragmentos com aquelas envolvidas no transporte em cadeia. Com os dados do tempo e da distância percorrida pelas operárias foi calculada a velocidade de caminhada de cada operária avaliada. Análise de variância, seguida pelo teste de Tukey, foi utilizada para comparar o tempo de transporte, as distâncias e as velocidades das operárias envolvidas no transporte em cadeia. Os dados foram transformados (logaritmo de base 10) para atender os pressupostos da estatística paramétrica, quando necessário.

Os experimentos de laboratório foram realizados entre setembro de 2010 e fevereiro de 2011, no campus da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil. Uma colônia de cada espécie de formiga foi coletada em campo e mantida em laboratório a 24 ± 1 °C e UR $80 \pm 10\%$. As colônias foram alojadas individualmente em ninhos artificiais, que consistiam em dois potes de plástico de 2000 ml conectados através de tubos plásticos transparentes (trilha). O primeiro pote serviu de câmara para o fungo e para a colônia e o segundo pote era a arena de forrageamento. Foram avaliadas trilhas artificiais de três diferentes comprimentos entre a arena de forrageamento e a câmara de fungo. Os comprimentos das trilhas foram: 1, 5 e 10 m (trilhas curta, média e longa).

Foram oferecidas às colônias flores de *Rosa* sp. e foram observados 50 fragmentos desde o corte até a entrada no ninho para cada comprimento de trilha, em cada espécie de formiga. Utilizou-se o teste do qui-quadrado (χ^2) para comparação do transporte nos diferentes comprimentos de trilhas.

5. RESULTADOS

5.1. Experimentos de campo

5.1.1. Comportamento das operárias cortadeiras

As operárias cortadeiras de *A. crassispinus* transportaram 10% (n = 5) dos fragmentos diretamente para o ninho, na trilha longa. Noventa por cento (n = 45) dos fragmentos foram transferidos para outras operárias antes de entrar no ninho (82% (n = 41) foram deixados na trilha e 8% (n = 4) foram transferidos diretamente para outras operárias) (Figura 1A). Na trilha média 48% (n = 24) dos fragmentos foram transportados pelas cortadeiras diretamente para o ninho e 52% (n = 26) dos fragmentos foram deixados na trilha. Na trilha curta, 76% (n = 38) dos fragmentos foram transportados pelas cortadeiras diretamente para o ninho e 24% (n = 12) dos fragmentos foram deixados na trilha. Não houve transferência direta nas trilhas média e curta. A proporção de fragmentos transferidos e transportados diretamente até o ninho diferiu significativamente nas trilhas longa e curta (Fig. 1A, transferido x transportado; trilha longa: $\chi^2 = 32,02$, $p < 0,001$; trilha curta: $\chi^2 = 13,54$, $p < 0,001$). No entanto, não houve diferença significativa na proporção de fragmentos transferidos e transportados na trilha média (Fig. 1A, trilha média: $\chi^2 = 0,1$, $p > 0,05$). Não houve a formação de pilhas de fragmentos na trilha e também não havia um local determinado ao longo da trilha para os fragmentos serem transferidos pelas cortadeiras, embora houvesse a tendência dos fragmentos serem transferidos no primeiro terço das trilhas (Fig. 2A).

As operárias cortadeiras de *A. subterraneus subterraneus* transportaram 34% (n = 17) dos fragmentos diretamente para o ninho, na trilha longa. Sessenta e seis por cento dos fragmentos foram transferidos para outras operárias (34% (n = 17) foram transferidos diretamente e 32% (n = 16) foram deixados na trilha) (Figura 1B). Na trilha média, 68% (n = 34) dos fragmentos foram transportados diretamente para

o ninho pelas cortadeiras e 32% (n = 16) dos fragmentos foram transferidos diretamente para outras operárias. Na trilha curta, 98% (n = 49) dos fragmentos foram transportados diretamente para o ninho pelas cortadeiras e 2% (n = 1) dos fragmentos foram transferidos diretamente para outras operárias. Não houve transferência indireta nas trilhas média e curta. A proporção de fragmentos transferidos e transportados diretamente ao ninho diferiu significativamente nos três comprimentos de trilha (Fig. 1B, trilha longa: $\chi^2 = 5,14$, $p < 0,05$; trilha média: $\chi^2 = 6,5$, $p < 0,05$; trilha curta: $\chi^2 = 46,1$, $p < 0,001$). Nessa espécie também não houve local determinado na trilha para as cortadeiras transferirem os seus fragmentos e houve a tendência dos fragmentos serem transferidos no primeiro terço da trilha longa (Fig. 2B).

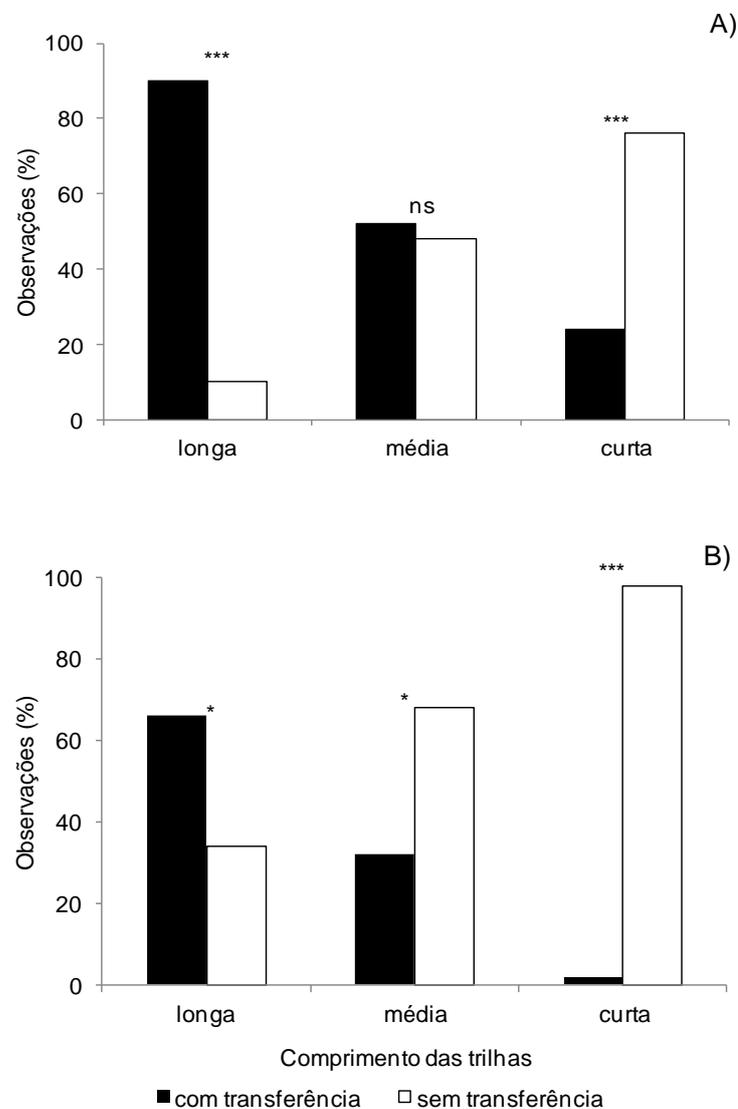


Figura 1: Comportamento das operárias cortadeiras após o corte do fragmento em relação aos diferentes comprimentos de trilha. Veja o texto para as estatísticas. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

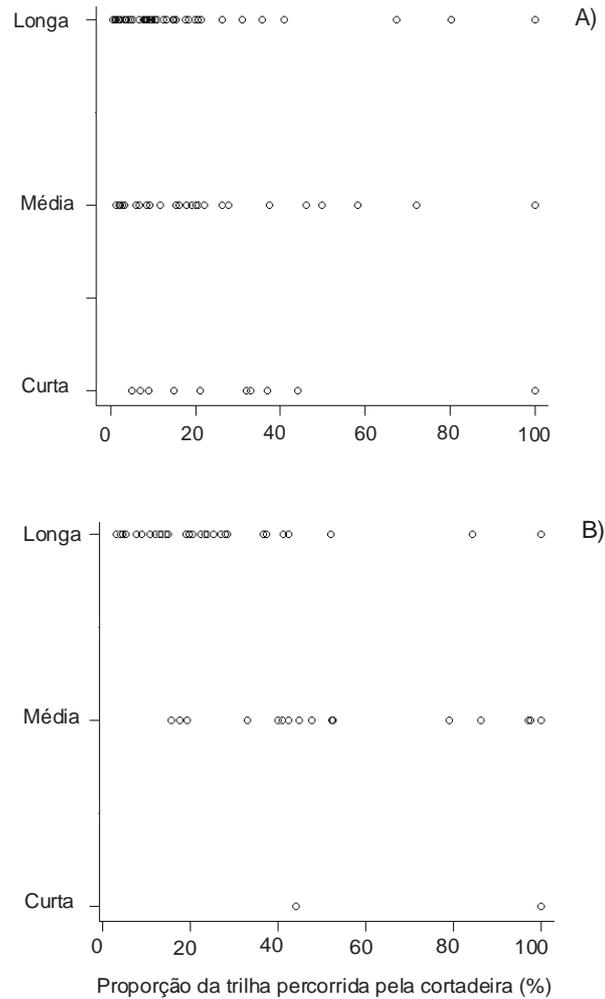


Figura 2: Proporção da trilha percorrida pelas operárias cortadeiras até transferirem os seus fragmentos, nas trilhas longa, média e curta. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

Para avaliar os efeitos da massa das operárias cortadeiras e dos seus fragmentos na probabilidade da operária cortadeira transferir o fragmento na trilha longa, foi comparada a capacidade de carregamento das operárias cortadeiras quando houve o transporte diretamente ao ninho e quando houve a transferência de fragmentos. Verificou-se que não houve diferenças na capacidade de carregamento em ambas as espécies (*A. crassispinus*: sem transferência: $2,39 \pm 0,36$ mg (média \pm DP), $n = 5$; com transferência: $2,53 \pm 0,56$, $n = 45$; $t = 0,57$, $p > 0,05$; *A. subterraneus subterraneus*: sem transferência: $3,37 \pm 1,16$ mg, $n = 17$; com transferência: $3,17 \pm 0,85$ mg, $n = 32$; $t = -0,76$, $p > 0,05$).

Foi comparada a velocidade das operárias cortadeiras que transportaram os seus fragmentos para o ninho com aquelas que deixaram os seus fragmentos na trilha após o corte, na trilha longa. Curiosamente, as cortadeiras foram mais rápidas quando não houve a transferência dos fragmentos (*A. crassispinus*: sem

transferência: $1,20 \pm 0,39$ cm/s (média \pm DP), $n = 5$; com transferência: $0,65 \pm 0,46$ cm/s, $n = 45$; $t = -2,56$, $p < 0,05$; *A. subterraneus subterraneus*: sem transferência: $1,34 \pm 0,51$ cm/s, $n = 17$; com transferência: $0,83 \pm 0,39$ cm/s, $n = 32$; $t = -3,91$, $p < 0,001$).

As operárias cortadeiras de *A. crassispinus* eram significativamente mais pesadas do que as carregadeiras na trilha longa e média (trilha longa: cortadeiras: $5,47 \pm 1,44$ mg (média \pm DP), $n = 45$; carregadeiras: $3,75 \pm 1,34$ mg, $n = 45$; $t = 5,82$ $p < 0,001$; trilha média: cortadeiras: $4,92 \pm 1,49$ mg, $n = 26$; carregadeiras: $3,98 \pm 1,57$ mg, $n = 26$, $t = 2,22$, $p < 0,05$). No entanto, não houve diferenças significativas no peso das cortadeiras e carregadeiras na trilha curta (cortadeiras: $4,60 \pm 1,75$ mg, $n = 11$; carregadeiras: $3,46 \pm 1,41$ mg, $n = 11$; $t = -0,89$, $p > 0,05$). Em *A. subterraneus subterraneus* também houve diferenças significativas no peso das cortadeiras e carregadeiras em relação aos diferentes comprimentos da trilha (trilha longa: cortadeiras: $5,25 \pm 1,86$ mg, $n = 31$; carregadeiras: $4,06 \pm 1,49$ mg, $n = 32$; $t = 2,81$, $p < 0,05$; trilha média: cortadeiras: $6,29 \pm 1,99$ mg, $n = 17$; carregadeiras: $4,94 \pm 1,59$ mg, $n = 17$; $t = -2,18$, $p < 0,05$). Na trilha curta não havia operárias suficientes para realizar o teste.

5.1.2. Transporte em cadeia

A frequência de ocorrência do transporte em cadeia dependeu significativamente do comprimento da trilha em *A. crassispinus*. O transporte em cadeia ocorreu em 52% ($n = 26$) e 10% ($n = 5$) dos casos nas trilhas longa e média, respectivamente. Na trilha curta não foi observado o transporte em cadeia. (Fig. 3A, $\chi^2 = 36,91$, $p < 0,001$). Na trilha longa, 26% ($n = 13$) do transporte em cadeia era composto por duas operárias carregadeiras, 18% ($n = 9$) por três, 4% ($n = 2$) por quatro, 2% ($n = 1$) por seis e 2% ($n = 1$) por sete carregadeiras. Na trilha média, todos os transportes em cadeia eram compostos por duas operárias carregadeiras. Em relação às outras modalidades de transporte, as cortadeiras transportaram os seus fragmentos diretamente para o ninho significativamente com mais frequência na trilha curta (Fig. 3A, $\chi^2 = 24,60$, $p < 0,001$). O transporte por uma única carregadeira, por outro lado, foi independente da distância da trilha de forrageamento, sendo de 24% ($n = 12$), 42% ($n = 21$) e 38% ($n = 19$) na trilha curta, média e longa, respectivamente (Figura 3A, $\chi^2 = 2,62$, $p > 0,05$).

Em *A. subterraneus subterraneus*, o transporte em cadeia ocorreu em 18% (n = 9) dos casos e apenas na trilha longa (Fig. 3B, $\chi^2 = 18,25$, $p < 0,001$). Quatorze por cento (n = 7) do transporte em cadeia era composto por duas operárias carregadeiras, 2% (n = 1) por quatro e 2% (n = 1) por seis carregadeiras. Em relação às outras modalidades de transporte, as cortadeiras transportaram os seus fragmentos diretamente para o ninho significativamente mais frequente na trilha curta (Fig. 3B, $\chi^2 = 13,25$, $p < 0,001$). O transporte por uma única carregadeira foi significativamente mais frequente na trilha longa (Fig. 3B, $\chi^2 = 18,05$, $p < 0,001$).

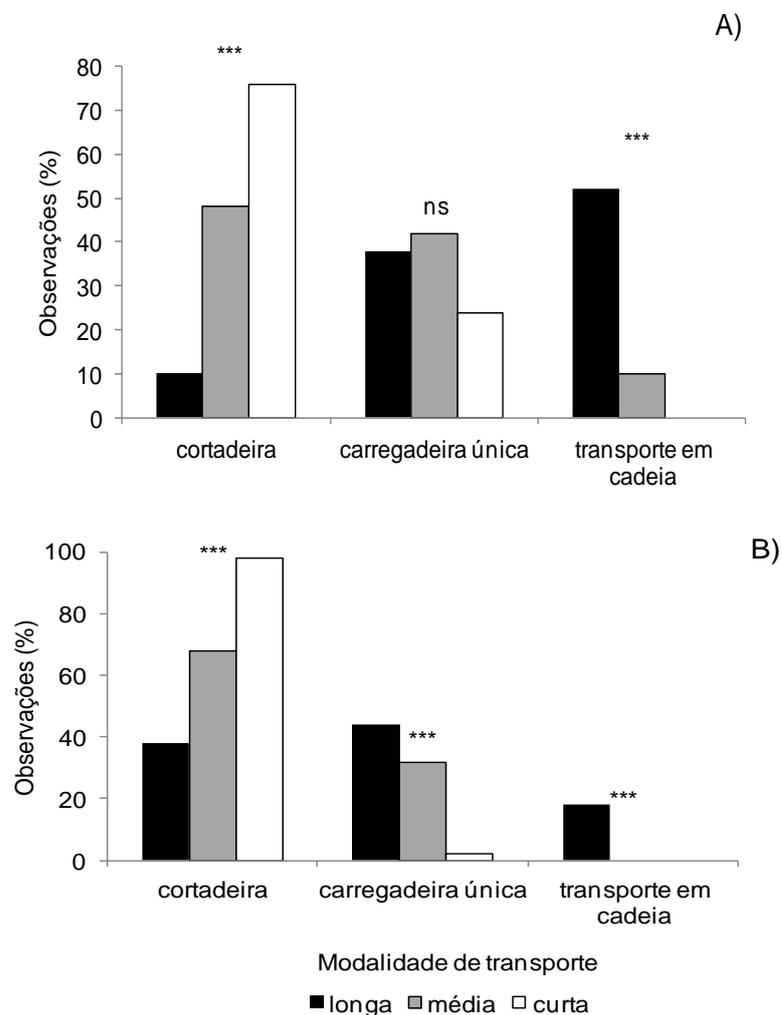


Figura 3: Modalidades de transporte de fragmentos em função da distância de forrageamento. Veja o texto para as estatísticas. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

Não houve diferença no tempo de transporte dos fragmentos nas três modalidades de transporte, em ambas as espécies (*A. crassispinus*: One-way ANOVA: $F_{(2, 47)} = 2,5$, $p = 0,08$, transporte em cadeia: 39 min, n = 26, única

carregadeira: 47 min, n = 19, cortadeira: 36 min, n = 5; *A. subterraneus subterraneus*: One-way ANOVA: $F_{(2, 47)} = 0,8$, $p = 0,43$, transporte em cadeia: 28 min, n = 9, única carregadeira: 26 min, n = 21, cortadeira: 24 min, n = 20). Esse tempo inclui o “tempo de espera” de um fragmento deixado na trilha até ser recuperado por outra operária.

O “tempo de espera” de um fragmento deixado na trilha foi maior quando uma operária cortadeira soltou o fragmento na trilha do que quando uma operária carregadeira soltou o fragmento, em ambas as espécies. Em *A. crassispinus*, o tempo de espera de um fragmento deixado por uma cortadeira foi, em média, 3 min e 44 s e o tempo de espera de um fragmento deixado por uma carregadeira foi, em média, 1 min e 45 s ($t = 2,62$, $p < 0,05$). Em *A. subterraneus subterraneus*, o tempo de espera foi de 6 min e 1 s e 1 min e 36 s, para os fragmentos deixados pelas cortadeiras e carregadeiras, respectivamente ($t = 2,88$, $p < 0,05$).

Foi comparada a capacidade de carregamento das operárias carregadeiras envolvidas no transporte em cadeia com as únicas carregadeiras para avaliar os efeitos da massa das carregadeiras e dos fragmentos na probabilidade de uma carregadeira transferir o seu fragmento. No entanto, não houve diferença na capacidade de carregamento das operárias carregadeiras envolvidas no transporte em cadeia, independentemente da sua posição, e as únicas carregadeiras (*A. crassispinus*: única carregadeira: $3,15 \pm 0,89$ mg, n = 19 (média \pm DP); transporte em cadeia: primeira carregadeira: $3,06 \pm 1,39$ mg, n = 26, carregadeira do meio: $2,91 \pm 0,89$ mg, n = 13, última carregadeira: $3,32 \pm 1,15$ mg, n = 26; ANOVA: $F_{(3,80)} = 0,50$, $p > 0,05$; *A. subterraneus subterraneus*: única carregadeira: $3,89 \pm 1,87$ mg, n = 32; transporte em cadeia: primeira carregadeira: $4,15 \pm 1,72$ mg, n = 9, carregadeira do meio: $4,87 \pm 2,12$ mg, n = 4, última carregadeira: $3,93 \pm 1,26$ mg, n = 9; ANOVA: $F_{(3,50)} = 0,12$, $p > 0,05$).

Foi comparada a relação entre o tamanho das operárias e seus respectivos fragmentos nas três modalidades de transporte: cortadeiras, carregadeiras únicas e transporte em cadeia (primeira carregadeira, carregadeira do meio e última carregadeira), para verificar se a probabilidade de formação do transporte em cadeia dependia do ajuste de tamanho entre as operárias e suas cargas. No entanto, só houve relação significativa e positiva entre o peso das cortadeiras e suas cargas em ambas as espécies estudadas (Fig. 4), e entre as primeiras carregadeiras e sua cargas em *A. subterraneus subterraneus* (*A. crassispinus*: cortadeira: $y = 1.08x +$

2,28, $R^2 = 0,21$, $p = 0,0016$; única carregadeira: $y = 1.004x + 4,45$, $R^2 = 0,18$, $p = 0,07$; primeira carregadeira: $y = 0.07x + 7,46$, $R^2 = 0,0007$, $p = 0,89$; carregadeira do meio: $y = 1.40x + 14,31$, $R^2 = 0,21$, $p = 0,11$; última carregadeira: $y = 0.23x + 8,63$, $R^2 = 0,005$, $p = 0,73$; *A. subterraneus subterraneus*: cortadeira: $y = 0,91 x + 5,68$, $R^2 = 0,15$, $p < 0,05$; única carregadeira: $y = 0.37x + 8,32$, $R^2 = 0,05$, $p = 0,32$; primeira carregadeira: $y = 4.28x - 6,07$, $R^2 = 0,76$, $p < 0,05$; carregadeira do meio: $y = -4x + 27$, $R^2 = 0,065$, $p = 0,74$; última carregadeira: $y = 2,5 x + 1,17$, $R^2 = 0,11$, $p = 0,37$).

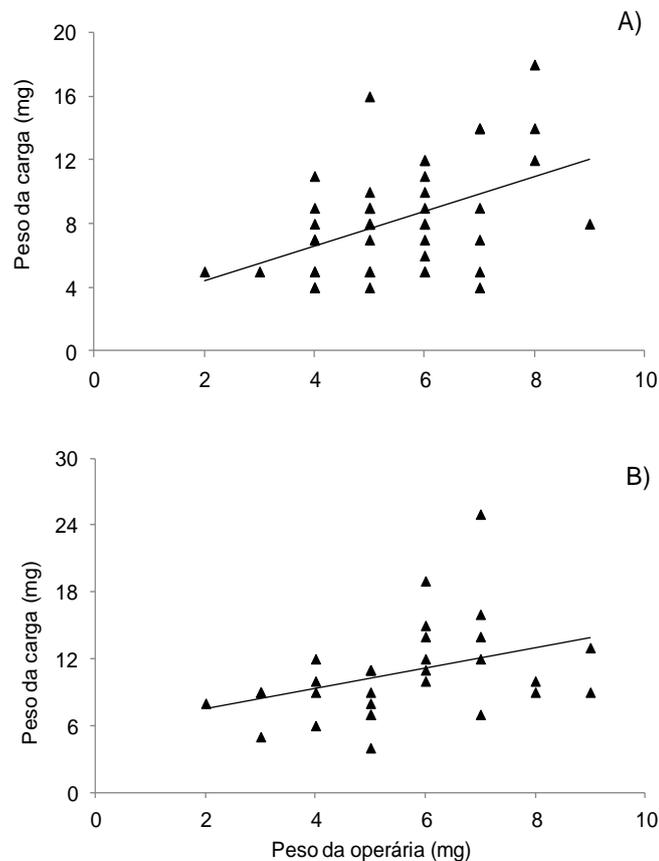


Figura 4: Relação entre o peso dos fragmentos e o peso das operárias cortadeiras. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

Foi comparada a velocidade das operárias carregadeiras que transportaram os seus fragmentos para o ninho (únicas carregadeiras) com as primeiras operárias carregadeiras envolvidas no transporte em cadeia, que transferiram os seus fragmentos. Foram observados os mesmos resultados do que para as cortadeiras, ou seja, as operárias carregadeiras eram mais rápidas quando não houve a transferência dos fragmentos em ambas as espécies (*A. crassispinus*: sem transferência: $1,10 \pm 0,35$ cm/s (média \pm DP), $n = 19$; com transferência: $0,82 \pm 0,37$

cm/s, $n = 27$; $t = 2,52$, $p < 0,05$; *A. subterraneus subterraneus*: sem transferência: $1,49 \pm 0,62$ cm/s, $n = 24$; com transferência: $0,98 \pm 0,40$ cm/s, $n = 9$; $t = 2,27$, $p < 0,05$).

As distâncias percorridas pelas operárias envolvidas no transporte em cadeia foram muito diferentes (Fig. 5). As cortadeiras geralmente percorreram a distância mais curta (*A. crassispinus*: $2,2 \pm 2,1$ m (média \pm DP), $n = 26$; *A. subterraneus subterraneus*: $2,0 \pm 1,6$, $n = 9$). Em *A. crassispinus*, as primeiras carregadeiras, as carregadeiras do meio e as últimas carregadeiras percorreram a distância de $5,8 \pm 5,6$ m, $n = 26$; $4,2 \pm 4,7$ m, $n = 14$; e $13,8 \pm 6,1$ m, $n = 26$; respectivamente. Em *A. subterraneus subterraneus*, as primeiras carregadeiras, as carregadeiras do meio e as últimas carregadeiras percorreram a distância de $3,1 \pm 2,4$ m, $n = 9$; $3,5 \pm 2,2$ m, $n = 4$; e $7,8 \pm 3,4$ m, $n = 9$; respectivamente. Dessa maneira, os fragmentos foram transportados principalmente pelas últimas carregadeiras, em ambas as espécies (*A. crassispinus*: One-way ANOVA: $F_{(3, 88)} = 27,1$, $p < 0,001$; *A. subterraneus subterraneus*: $F_{(3, 27)} = 6,3$, $p < 0,001$) (Fig. 5).

Em relação às velocidades das operárias envolvidas no transporte em cadeia, as cortadeiras eram mais lentas do que as carregadeiras em ambas as espécies (Fig. 6). Esta diferença foi significativa quando se comparou as velocidades das cortadeiras e as últimas carregadeiras. As últimas carregadeiras eram significativamente mais rápidas do que cortadeiras (*A. crassispinus*: cortadeiras: $0,65 \pm 0,45$ cm/s (média \pm DP), $n = 26$, primeira carregadeira: $0,79 \pm 0,36$ cm/s, $n = 26$, carregadeira do meio: $1,05 \pm 0,71$ cm/s, $n = 14$, última carregadeira: $1,21 \pm 0,49$ cm/s, $n = 26$, One-Way ANOVA: $F_{(3, 107)} = 8,16$, $p < 0,001$; *A. subterraneus subterraneus*: cortadeiras: $0,83 \pm 0,40$ cm/s, $n = 9$, primeira carregadeira: $0,97 \pm 0,40$ cm/s, $n = 9$, carregadeira do meio: $1,21 \pm 0,53$ cm/s, $n = 4$, última carregadeira: $1,53 \pm 0,56$ cm/s, $n = 9$, $F_{(3, 51)} = 6,31$, $p < 0,001$).

5.2. Experimentos de laboratório

As cortadeiras de *A. crassispinus* transferiram 24% ($n = 12$), 12% ($n = 6$) e 2% ($n = 1$) dos fragmentos para outras operárias, na trilha longa, média e curta, respectivamente. Todos os fragmentos foram transferidos indiretamente. A transferência direta de fragmentos não foi observada em laboratório. A proporção de fragmentos transferidos x transportados pelas cortadeiras diferiu significativamente

em todas as trilhas (Fig. 7A, trilha longa: $\chi^2 = 13,54$, $p < 0,001$; trilha média: $\chi^2 = 28,90$, $p < 0,001$; trilha curta: $\chi^2 = 46,10$, $p < 0,001$).

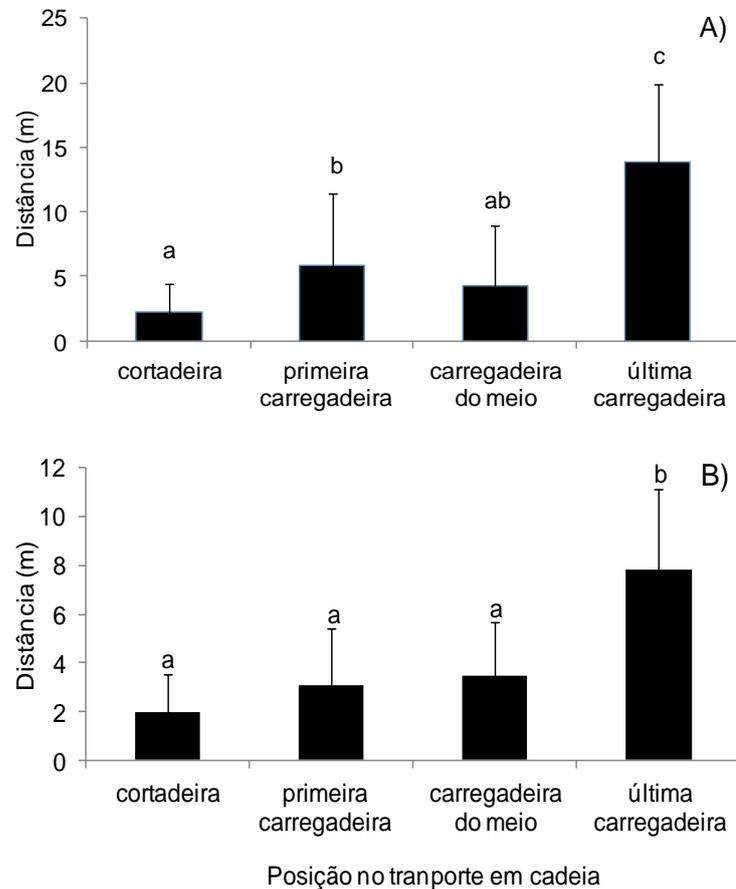


Figura 5: Distâncias percorridas pelas operárias envolvidas no transporte em cadeia na trilha longa. As letras diferentes representam diferenças significativas entre os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

As cortadeiras de *A. subterraneus subterraneus* transferiram 42% ($n = 21$) dos fragmentos na trilha longa. Vinte e quatro por cento ($n = 12$) dos fragmentos foram transferidos diretamente e 18% ($n = 9$) dos fragmentos foram transferidos indiretamente para outras operárias. Na trilha média, 16% ($n = 8$) dos fragmentos foram transferidos para outras operárias. Neste caso, 8% ($n = 4$) dos fragmentos foram transferidos indiretamente e 8% ($n = 4$) foram transferidos diretamente para outras operárias. Não houve transferências de fragmentos entre as operárias na trilha curta. A proporção de fragmentos transferidos x transportados pelas cortadeiras diferiu significativamente nas trilhas média e curta (Fig. 7B, trilha média: $\chi^2 = 23,14$, $p < 0,001$; trilha curta: $\chi^2 = 50,02$, $p < 0,001$). No entanto, não houve

diferença significativa na proporção de fragmentos transferidos x transportados na trilha longa (Fig. 7B, trilha longa: $\chi^2 = 1,3$, $p > 0,05$).

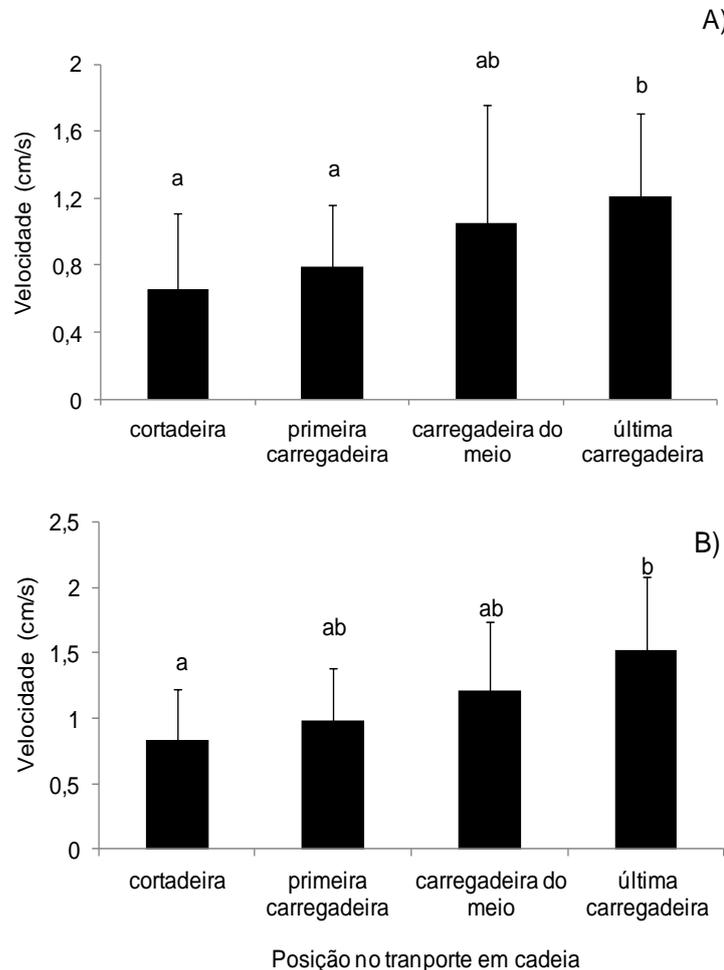


Figura 6: Velocidades alcançadas pelas operárias envolvidas no transporte em cadeia na trilha longa. As letras diferentes representam diferenças significativas entre os tratamentos, de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

O transporte em cadeia ocorreu apenas na trilha longa em ambas as espécies estudadas. Dois por cento ($n = 1$) e 6% ($n = 3$) dos fragmentos foram transportados sequencialmente, em *A. crassispinus* (Fig. 8A, $\chi^2 = 4,25$, $p < 0,05$) e em *A. subterraneus subterraneus* (Fig. 8B, $\chi^2 = 6,75$, $p < 0,05$), respectivamente. Em todos os casos, o transporte em cadeia era composto por duas carregadeiras. Em relação às outras modalidades de transporte, o transporte por únicas carregadeiras ocorreu significativamente com mais frequência na trilha longa (*A. crassispinus*: Fig. 8A, $\chi^2 = 8,45$, $p < 0,05$; *A. subterraneus subterraneus*: Fig. 8B, $\chi^2 = 18,86$, $p < 0,001$). As cortadeiras transportaram os seus fragmentos diretamente para o ninho

significativamente com mais frequência na trilha curta em *A. subterraneus* (Fig. 8B, $\chi^2 = 5,59$, $p < 0,05$). Em *A. crassispinus*, não houve diferença significativa no comportamento das cortadeiras nos três comprimentos de trilha (Fig. 8A, $\chi^2 = 1,41$, $p > 0,05$).

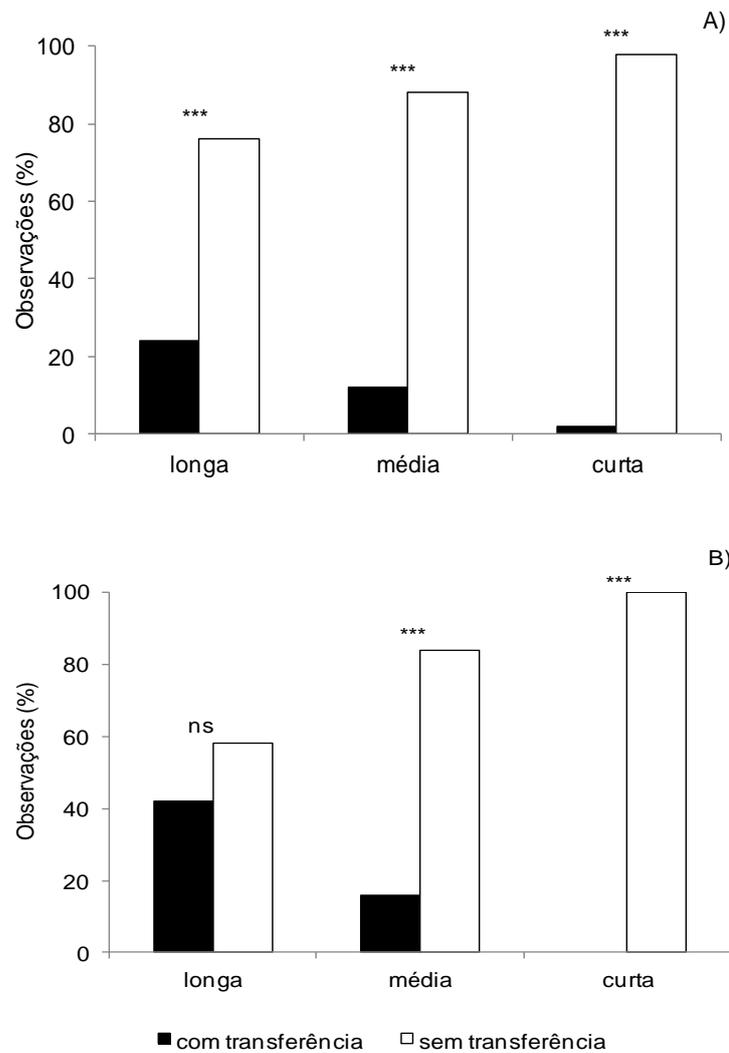


Figura 7: Comportamento das operárias cortadeiras após o corte do fragmento em relação aos diferentes comprimentos de trilha, em condições de laboratório. Veja o texto para as estatísticas. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

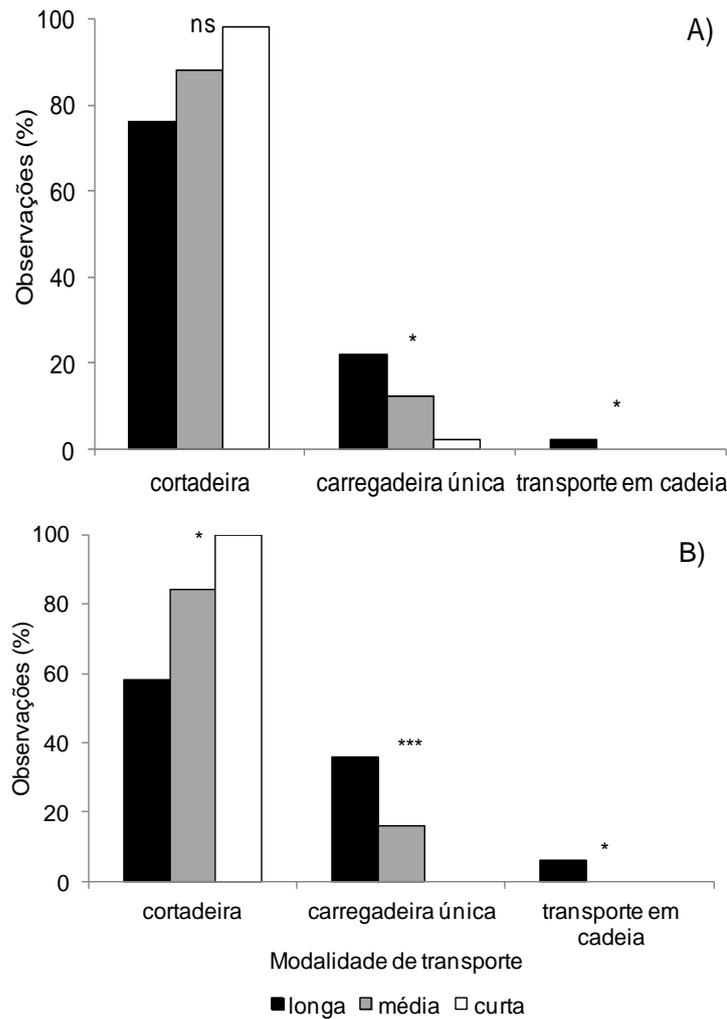


Figura 8: Modalidades de transporte de fragmentos em função da distância de forrageamento em condições de laboratório. Veja o texto para as estatísticas. A) *Acromyrmex crassispinus*, B) *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

6. DISCUSSÃO

As três modalidades diferentes de transporte de fragmentos vegetais ao longo das trilhas de forrageamento proposta por RÖSCHARD & ROCES (2003a) para *A. vollenweideri* foram observados em *A. crassispinus* e em *A. subterraneus subterraneus*: 1) Cortadeira: uma operária cortadeira corta e transporta o fragmento diretamente para o ninho; 2) Únicas carregadeiras: o fragmento transferido direta ou indiretamente pela cortadeira é transportado por uma única operária carregadeira por todo o trajeto até o ninho; 3) transporte em cadeia: o fragmento transferido direta ou indiretamente pela cortadeira é transportado consecutivamente por diferentes

operárias carregadeiras. Em trilhas longas, os fragmentos são transportados principalmente pelo transporte em cadeia, ou seja, além da operária cortadeira, mais duas ou três operárias carregadeiras transportam os fragmentos sequencialmente. Em contraste, nas trilhas curtas, os fragmentos são transportados principalmente pelas cortadeiras, que cortam e transportam-nos diretamente ao ninho.

Nos experimentos em laboratório, as operárias cortadeiras transferiram os seus fragmentos com menor frequência do que as operárias observadas em campo, provavelmente devido às diferenças entre trilhas artificiais e naturais. Em condições naturais, as operárias são confrontadas com diversos obstáculos, o que não ocorre em condições artificiais. Além disso, o comprimento da trilha longa era menor nos experimentos em laboratório do que em campo. No entanto, a frequência de transferências foi maior na trilha longa do que nos demais comprimentos de trilha tanto em laboratório quanto em campo.

Em *A. crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus*, o corte e o transporte de fragmentos vegetais são claramente atividades separadas e realizadas por grupos diferentes de operárias que diferem em relação ao tamanho do corpo. As operárias cortadeiras são maiores do que as carregadeiras. Padrões semelhantes foram observados em outras espécies de formigas cortadeiras. Operárias de *A. vollenweideri* coletadas imediatamente após o corte (cortadeiras) eram significativamente maiores do que operárias que transportavam os fragmentos (carregadeiras) em diferentes seções da trilha (RÖSCHARD & ROCES 2003a, b). As operárias maiores têm cabeças proporcionalmente maiores e, conseqüentemente, músculos mandibulares maiores. Assim, as operárias maiores podem executar uma atividade energeticamente mais intensa (ROCES & LIGHTON 1995). O transporte de cargas para o ninho consome menos energia por unidade de tempo, embora, possa demandar um considerável investimento de tempo (LEWIS & al. 1974).

Em *A. crassispinus*, a transferência de fragmentos entre as operárias foi mais indireta, ou seja, o fragmento era deixado na trilha por uma operária e era coletado posteriormente por outra operária. A transferência direta não foi observada em condições de laboratório. Esse tipo de transferência ocorreu apenas na trilha longa no campo. LOPES & al. (2003) também não observaram a transferência direta em laboratório para essa espécie. Em *A. vollenweideri* a transferência dos fragmentos também é principalmente indireta (RÖSCHARD & ROCES 2003a). Em contraste, a transferência de fragmentos é mais direta em *A. subterraneus subterraneus*, apesar

de que a transferência indireta pode ocorrer ao longo da trilha. A transferência direta também é mais frequente em *A. cephalotes* (HUBBELL & al. 1980) e em *Acromyrmex balzani* (Emery, 1890) (LOPES & al. 2003).

As operárias de *A. crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* não apresentam preferências de lugares na trilha para a transferência de seus fragmentos, e nem acumulam pilhas de fragmentos em um determinado local da trilha. *Atta vollenweideri* apresenta o mesmo comportamento (RÖSCHARD & ROCES 2003a). Em contraste, *A. cephalotes* e *A. colombica* formam pilhas de fragmentos em alguns trechos das trilhas de forrageamento. Essas pilhas de fragmentos podem ser formadas em bifurcações das trilhas, próximos a obstáculos na trilha e próximo à entrada do ninho (HART & RATNIEKS 2000; 2001). HART & RATNIEKS (2001) argumentam que os fragmentos deixados em pilhas são mais propensos a serem recuperados do que aqueles deixados aleatoriamente nas trilhas, especialmente quando as pilhas são formadas próximas à entrada do ninho, onde os fragmentos agrupados podem ter quase 10 vezes mais chances de serem recuperados pelas operárias.

Não houve diferença no tempo de transporte de fragmentos transportados por uma cortadeira, uma única carregadeira ou pelo transporte em cadeia, em ambas as espécies estudadas, embora o tempo do transporte sequencial fosse um pouco maior do que o transporte dos fragmentos somente pelas operárias cortadeiras. Em *A. colombica*, o transporte de fragmentos demora 70% mais tempo quando há a transferência indireta do que quando não há (HART & RATNIEKS 2001). Em *A. vollenweideri*, o tempo de transporte de fragmentos quando transportados sequencialmente por várias operárias é 25% mais longo (em média, 8 minutos a mais), do que os fragmentos transportados por uma única operária por todo o trajeto até o ninho. Isto ocorre provavelmente, devido ao tempo de espera dos fragmentos deixados na trilha até serem recuperados por outra operária, e o tempo de manipulação das operárias subsequentes (RÖSCHARD & ROCES 2003a).

O tempo de espera de um fragmento deixado na trilha até ser recuperado por outra operária foi maior quando uma cortadeira soltou o seu fragmento do que quando o fragmento foi deixado por uma carregadeira, em ambas as espécies. As operárias sempre tocavam os fragmentos com a extremidade do gáster antes de deixá-los na trilha. Provavelmente, a manipulação por um número maior de operárias aumenta a atratividade do fragmento, fazendo com que o fragmento que foi deixado

por duas vezes na trilha seja recuperado mais rapidamente do que aquele que foi manipulado uma única vez. Em *A. vollenweideri*, o tempo de espera de um fragmento deixado por um operária foi significativamente menor do que o tempo de espera de um fragmento que não foi manipulado pelas formigas, sugerindo que os fragmentos manipulados pelas formigas apresentam sinais químicos que auxiliam na rápida localização por outras operárias (RÖSCHARD & ROCES 2011).

O comportamento de transferência de fragmentos entre as operárias pode ocorrer por causa de uma incompatibilidade entre o tamanho do corpo da operária e o tamanho do fragmento que ela está carregando, ou seja, ou a operária é muito pequena para o fragmento, ou o fragmento é muito grande para ser transportado. Em *A. vollenweideri*, o tamanho do fragmento é correlacionado com o tamanho da operária apenas nas últimas carregadeiras de um transporte em cadeia, sendo que estas operárias é que cobriam a distância mais longa da trilha. Assim, o transporte em cadeia conduziria a uma melhor combinação do tamanho da operária e sua carga (RÖSCHARD & ROCES 2003a). No entanto, neste estudo, a combinação de tamanho entre a operária e sua carga não foi observada para as últimas carregadeiras do transporte em cadeia, as quais cobriram a maior distância da trilha. A relação de tamanhos foi observada entre as cortadeiras ou as primeiras carregadeiras e suas respectivas cargas, sugerindo que esta hipótese não é a mais provável para as espécies de *Acromyrmex*. Resultados similares foram observados em operárias de *A. colombica* que recuperavam fragmentos vegetais deixados na trilha de forrageamento. Ao recuperar os fragmentos, as operárias de *A. colombica* não os selecionaram com base no seu tamanho (HART & RATNIEKS 2001).

Não houve diferenças na capacidade de carregamento das operárias que transportaram os seus fragmentos para o ninho, e aquelas que transferiram seus fragmentos, em ambas as espécies de *Acromyrmex* estudadas. No entanto, a velocidade dessas operárias foi significativamente diferente. As operárias que transferiram os seus fragmentos eram mais lentas do que aquelas que transportaram os fragmentos diretamente ao ninho. As últimas carregadeiras (que cobriram a maior distância) foram mais rápidas do que as demais operárias envolvidas no transporte em cadeia. Esses resultados suportariam a "hipótese do transporte econômico" (ANDERSON & JADIN 2001; RÖSCHARD & ROCES 2003a), ou seja, as operárias podem estar caminhando tão lentas, ou pelo menos, mais lentas do que uma operária receptora poderia caminhar, e, então, ocorre a transferência entre essas

operárias, a fim de aumentar a velocidade de transporte do fragmento vegetal. Assim, as operárias mais lentas são mais propensas a transferir a sua carga, direta ou indiretamente, do que as operárias mais rápidas (ANDERSON & JADIN 2001). No entanto, a velocidade baixa das operárias antes da transferência não indica necessariamente que a operária não é capaz de transportar a carga, ou de caminhar mais rápido (ROCES 1993; BOLLAZZI & ROCES 2011). A velocidade de caminhada das operárias pode ser reduzida pela atividade de marcação da trilha de feromônios pelas operárias ou ainda, as operárias podem diminuir a velocidade ao tentar passar o fragmento transportado para uma companheira de ninho que está sem carga, e não por causa do peso de sua carga, sendo assim capaz de retornar mais rapidamente à fonte de recurso que está sendo coletada pela colônia (HUBBELL & al. 1980; RÖSCHARD & ROCES 2011).

A maximização da velocidade de transporte do fragmento é esperada para ocorrer quando uma operária caminha muito lentamente, porque está transportando um fragmento relativamente grande. No entanto, não foram observadas diferenças na capacidade de carregamento das operárias de *Acromyrmex* estudadas. A condição da trilha de forrageamento também pode contribuir na velocidade das operárias. As formigas cortadeiras formam trilhas de longa duração. Essas trilhas dão acesso a inúmeros acessos parcialmente limpos, ou seja, trilhas temporárias que conectam recursos específicos para a colônia (HOWARD 2001). A estrutura das trilhas muda muito com a distância, isto é, as trilhas são geralmente mais estreitas, menos limpas e com vários obstáculos quanto mais distantes do ninho (RÖSCHARD & ROCES 2011). Assim, próximo do recurso vegetal, as trilhas são parcialmente limpas, o que dificulta a passagem das operárias, refletindo numa menor velocidade. Além disso, Röschard & Rocés (2011) observaram que as operárias de *A. vollenweideri* caminhavam muito devagar ou mesmo paravam de caminhar antes de deixarem os fragmentos na trilha. Essas operárias começavam a caminhada com uma velocidade maior e então reduziam a velocidade antes de ocorrer a transferência, sugerindo que as operárias seriam capazes de continuarem a caminhada na mesma velocidade. Assim, a redução na velocidade ocorria porque as operárias iriam transferir a sua carga e não porque a carga era muito pesada forçando elas a caminharem numa velocidade menor. Esses resultados não suportam a hipótese do transporte econômico tanto para a espécie *A. vollenweideri*

(RÖSCHARD & ROCES 2011), quanto para as espécies de *Acromyrmex* observadas no presente estudo.

A qualidade dos fragmentos tem efeitos marcantes na probabilidade de ocorrência do transporte sequencial. A frequência de ocorrência do transporte em cadeia em *A. vollenweideri* aumenta com o aumento da qualidade do fragmento, independente do tamanho do fragmento. Além disso, os fragmentos com alta qualidade são transferidos com maior frequência em distâncias menores do que os fragmentos menos atrativos, sugerindo que o transporte sequencial ocorre pelas necessidades de transferência de informação sobre o recurso descoberto pela colônia (RÖSCHARD & ROCES 2011). A falta de ocorrência de transporte seqüencial em outros contextos que não estão necessariamente associados com as altas demandas de informações, como a coleta de fragmentos de plantas secas ou materiais para a construção do ninho, fornece suporte indireto para a hipótese de que o transporte em cadeia em *A. vollenweideri* ocorre devido à melhoria no fluxo de informações durante o forrageamento (RÖSCHARD & ROCES 2011).

O transporte em cadeia dos fragmentos conduz a um aumento no fluxo de informações ao longo da trilha de forrageamento ("hipótese da transferência de informação"), de tal forma que mais operárias, seja através de transferências diretas ou indiretas, serão informadas sobre o tipo de recurso que está sendo efetivamente coletado. A transferência de informação pode resultar em um aumento da taxa global de transporte de recursos, devido ao recrutamento de novas operárias. Assim, o comportamento de transferir os fragmentos, direta ou indiretamente, ocorre por causa do seu efeito positivo na transferência de informação entre as operárias (RÖSCHARD & ROCES 2003a; 2011).

No presente estudo, verificou-se que as espécies de *Acromyrmex* realizam a divisão de trabalho entre cortadeiras e carregadeiras e divisão de tarefas durante o transporte dos fragmentos. O comprimento das trilhas tem efeitos marcantes no transporte sequencial. Quanto mais longe está o recurso coletado pelas operárias, maior é a frequência de ocorrência do transporte em cadeia. Além disso, os resultados desse estudo fornecem suporte à hipótese da transferência de informação, ou seja, o comportamento de transferir os fragmentos das espécies de *Acromyrmex* ocorre devido ao efeito positivo na transferência de informação entre as operárias.

As espécies de *Acromyrmex* apresentam colônias pequenas e menor complexidade social, quando comparadas com as espécies de *Atta*. No entanto, as espécies *A. crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* comportam-se da mesma maneira que espécies de *Atta* quando transportam os fragmentos vegetais ao longo das trilhas de forrageamento. Estudos adicionais devem ser conduzidos com outras espécies de *Acromyrmex* para verificar se o comportamento será semelhante ao comportamento observado pelas espécies observadas neste estudo e também para validar a hipótese de transferência de informação para as espécies de *Acromyrmex*, avaliando-se o comportamento das operárias no transporte de fragmentos de tamanhos ou qualidade diferentes e o comportamento das operárias no transporte de outros tipos de materiais que não estão necessariamente associados com as altas demandas de informações. Além disso, estudos que busquem entender porque algumas espécies transferem os seus fragmentos de maneira direta e outras espécies transferem de maneira indireta seriam interessantes para o melhor entendimento das estratégias de forrageamento das espécies de *Acromyrmex*.

7. REFERÊNCIAS

- ANDERSON, C., BOOMSMA, J.J. & BARTHOLDI, J.J. 2002: Task partitioning in insect societies: bucket brigades. - *Insectes Sociaux* 49: 171-180.
- ANDERSON, C. & JADIN, J.L.V. 2001: The adaptive benefit of leaf transfer in *Atta colombica*. - *Insectes Sociaux* 48: 404–405.
- BOLLAZZI, M. & ROCES, F. 2011: Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. - *Plos One* 6: e17667.
- FOWLER, H.G. & ROBINSON, S.W. 1979: Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. - *Ecological Entomology* 4: 239–247.
- HART, A.G. & RATNIEKS, F.L.W. 2000: Leaf caching in *Atta* leafcutting ants: discrete cache formation through positive feedback. - *Animal Behavior* 59: 587–591.

HART, A.G. & RATNIEKS, F.L.W. 2001: Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shifts, task partitioning and making the best of a bad job. - *Animal Behavior* 62: 227–234.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990: *The ants*. – The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 732 pp.

HOWARD, J. J. 2001: Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. - *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 348–356.

HUBBELL, S.P., JOHNSON, L.K., STANISLAV, E., WILSON, B. & FOWLER, H. 1980: Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants. - *Biotropica* 12: 210–213.

LEWIS, T., POLLARD, G.V. & DIBLEY, G.C. 1974: Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). - *Journal of Animal Ecology* 43: 129-141

LOPES, J.F., FORTI, L.C., CAMARGO, R.S., MATOS, C.A.O., VERZA, S.S. 2003: The effect of trail length on task partitioning in three *Acromyrmex* species (Hymenoptera: Formicidae). - *Sociobiology* 42: 87-91.

MAACK, R. 1981. *Geografia física do Estado do Paraná*. - Rio de Janeiro: José Olympio; Curitiba: Secretaria da Cultura e do Esporte do Governo do Estado do Paraná. 450 p.

PIELSTRÖM, S. & ROCES, F. 2013: Sequential soil transport and its influence on the spatial organisation of collective digging in leaf-cutting ants. - *Plos One* 8: e57040.

RATNIEKS, F.L.W. & ANDERSON, C. 1999: Task partitioning in insect societies. - *Insectes Sociaux* 46: 95–108.

ROCES, F. 1993: Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants (*Acromyrmex lundii*) depend on their motivational state. - Behavioral Ecology and Sociobiology 33: 183–189.

ROCES, F. & BOLLAZZI, L. M. 2009: Information transfer and the organization of foraging in grass- and leaf-cutting ants. In: JARAU, S. & HRNCIR, M. Food exploitation by social insects: ecological, behavioral and theoretical approaches. Boca Raton, USA: CRC Press: Contemporary Topics in Entomology Series. pp. 261–275.

ROCES, F. & LIGHTON, J.R.B. 1995: Larger bites of leaf-cutting ants. - Nature 373: 392-392.

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

RÖSCHARD, J. & ROCES, F. 2003b: Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. - Journal of Tropical Ecology 19: 647-563.

RÖSCHARD, J. & ROCES, F. 2011: Sequential Load Transport in Grass-Cutting Ants (*Atta vollenweideri*): Maximization of Plant Delivery Rate or Improved Information Transfer? – Psyche 2011: Article ID 643127, 10p.

VASCONCELOS, J.L. & CHERRETT, J.M. 1996: The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. - Entomologia Experimentalis et Applicata 78: 215–220.

WEBER, N.A. 1972: Gardening ants: the attines. – American Philosophical Society, Philadelphia, PA, 146 pp.

CAPÍTULO V

COMPORTAMENTO DE *Acromyrmex crassispinus* DIANTE DE BIFURCAÇÕES NAS TRILHAS DE FORRAGEAMENTO

1. RESUMO

As formigas cortadeiras são confrontadas com uma série de bifurcações ao longo de suas trilhas de forrageamento. Tendo em vista que não há direcionalidade nas trilhas de feromônio, cada bifurcação potencialmente é uma oportunidade de erro na trajetória de forrageadoras ao ninho, o que poderia incorrer em ineficiências consideráveis no transporte de alimento ao ninho. O comportamento de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* diante de bifurcações das trilhas ainda foi muito pouco explorado. Dessa forma, o objetivo deste estudo foi avaliar o comportamento de operárias de *Acromyrmex crassispinus* diante de bifurcações da trilha de forrageamento e verificar se diferentes fluxos de operárias saindo e retornando ao ninho influenciam no número de erros das operárias que retornam ao ninho com carga. Quatro colônias de *A. crassispinus* foram monitoradas, sendo que uma bifurcação de cada colônia foi filmada por períodos de 5 minutos, totalizando 20 vídeos para cada colônia. Contou-se o número de operárias saindo e voltando (com ou sem carga) de cada vídeo, além do número de operárias que retornavam com carga e que cometeram erro na bifurcação. O trajeto de todas as operárias desde que entravam no campo de visão até saírem do lado oposto de um vídeo com baixo fluxo de formigas e outro com alto fluxo foram marcados para cada uma das colônias, totalizando 1335 operárias analisadas. Verificou-se que, quanto maior o fluxo de operárias na trilha, menor é a porcentagem de erros das operárias que retornam com carga. A maioria das operárias trafegou pelo centro das trilhas de forrageamento e essas formigas ocuparam uma área maior da trilha de forrageamento e da bifurcação quando o fluxo de formigas era alto. A velocidade de caminhada de *A. crassispinus* é influenciada pelo fluxo de operárias na trilha de forrageamento, pela carga e pela temperatura e umidade relativa do ar. Esses resultados auxiliam no melhor entendimento da organização do tráfego de *A. crassispinus* nas trilhas de forrageamento e também das estratégias de forrageamento dessas formigas cortadeiras.

Palavras-chave: Bifurcação, fluxo de operárias, formigas cortadeiras, forrageamento, trilha.

2. ABSTRACT

Ants are faced with a succession of bifurcations along their foraging trails. Given that there is no directionality in pheromone trails, each bifurcation is potentially an opportunity for error in the trajectory of workers to the nest, which could entail in considerable inefficiencies in the transportation of food to the colony. The behavior of leaf-cutting ants of the genus *Acromyrmex* in trail bifurcations is still largely unexplored. Thus, this study aimed to assess the behavior of *Acromyrmex crassispinus* workers in trail bifurcations and to investigate if differences in trail traffic influence in the number of errors of workers that return to the nest with load. Four colonies of *A. crassispinus* were monitored. One bifurcation of each colony was recorded on video during 5 minutes, totaling 20 videos for each colony. We counted the number of workers leaving and returning (with or without load) in each video, and the number of ants returning with load that committed errors. The trajectories of all workers of one video with low and another with high ant flow were followed for each colony, totaling 1335 analyzed worker paths. The higher is the worker flow, the lower is the error rate of workers that returned with load. Most workers walked in the central part of the foraging trails and these ants occupied a larger area of the foraging trail and bifurcation when the ant flow was high. The walking speed of *A. crassispinus* is influenced by the ant flow, load, temperature and relative humidity. These results provide a better understanding of *A. crassispinus* traffic organization and their foraging strategies.

Keywords: Ant flow, bifurcation, foraging, leaf-cutting ants, trail.

3. INTRODUÇÃO

As colônias de formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*) são compostas pela rainha e pelas várias operárias que trabalham em conjunto para a manutenção, crescimento e reprodução de suas colônias. As operárias assumem um compromisso mútuo de modo a garantir a obtenção de material vegetal para cultivar um fungo simbiote, que é a fonte de alimento essencial para a prole (Weber, 1972). As formigas cortadeiras coletam grandes quantidades de material vegetal. A abundância e alta eficiência durante o forrageamento fizeram com que essas formigas fossem consideradas os herbívoros mais importantes dos trópicos e subtropicais do Novo Mundo (Hölldobler & Wilson, 1990).

As formigas cortadeiras coletam diversos materiais vegetais para os seus ninhos. Ao explorar as fontes de alimento, as formigas cortadeiras utilizam sinais químicos para marcar as trilhas de forrageamento, o que permite que as operárias trafeguem de seu ninho até as fontes de alimento e vice-versa (Hölldobler & Wilson, 1990). As trilhas surgem a partir de uma sucessão de depósitos de feromônio, primeiro pelas operárias exploradoras que descobrem a fonte de alimento e que retornam para o ninho marcando a trilha com feromônios, e em seguida, pelas operárias que são recrutadas por essas exploradoras. No entanto, as trilhas de formigas cortadeiras não são somente caminhos definidos por feromônios, mas podem ser corredores físicos feitos pelas formigas ao cortar e limpar a vegetação ao longo dos caminhos para os seus sítios de forrageamento (Howard, 2001; Evison *et al.*, 2008). O fluxo de formigas nas trilhas pode ser extremamente elevado, alcançando mais de cem operárias por minuto no caso de *Atta* (Wirth *et al.*, 2003).

Uma colônia madura de *Atta colombica* Guérin-Ménéville, 1844 investe anualmente em média 217.000 horas na construção de trilhas novas e na limpeza de serrapilheira das trilhas existentes. Este trabalho é muito pequeno quando comparado com as horas de coleta de material vegetal, o que implica que os custos não se restringem apenas à construção das trilhas (Howard, 2001). No entanto, o trabalho de limpeza das trilhas é investido somente quando o tráfego é obstruído, fazendo com que o investimento seja essencial para a colônia (Shepherd, 1982).

As trilhas de forrageamento auxiliam no direcionamento das operárias para as plantas hospedeiras, aumentando assim a velocidade de forrageamento de 4 a 10 vezes, em trilhas “limpas” do que em trilhas “sujas” (Rockwood & Hubbell, 1987;

Howard, 2001). As trilhas também marcam o território de forrageamento das formigas, reduzindo a competição entre colônias vizinhas (Fowler & Stiles 1980).

O recrutamento em massa das formigas para várias fontes de alimento favorece o aparecimento de um sistema de trilhas de forrageamento ramificadas e centralizadas no ninho (Hölldobler & Wilson, 1990; Kost *et al.*, 2005). Assim, as formigas são confrontadas com uma série de bifurcações nas trilhas de forrageamento, sendo que em cada uma dessas bifurcações, as operárias precisam fazer uma escolha do caminho a ser seguido (Gerbier *et al.*, 2008). Conflitos de informações podem surgir nessas bifurcações se a operária visitou uma trilha anteriormente e, associar essa trilha com um recurso alimentar de boa qualidade, enquanto o fluxo de companheiras de ninho é maior no outro lado da trilha. Nestas situações, algumas espécies de formigas preferem confiar na sua experiência, enquanto outras utilizam a maior concentração de feromônio ou maior fluxo de formigas para decidir qual caminho seguir (Rosengren & Fortelius, 1986; Harrison *et al.*, 1989; Aron *et al.*, 1993; Grüter *et al.*, 2010). Nas formigas cortadeiras, há certo grau de flexibilidade nas decisões que as operárias fazem para acessar os recursos alimentares: em alguns casos, a fidelidade das operárias *Acromyrmex lobicornis* (Emery, 1988) é relativamente mais importante do que o maior fluxo de formigas para decidirem qual braço da bifurcação seguir, sugerindo a importância da experiência anterior das operárias. Em outros casos, a maioria das formigas leva em consideração o maior fluxo para decidir qual caminho seguir (Elizalde & Farji-Brener, 2012).

Animais que vivem em sociedades são frequentemente obrigados a tomarem decisões coletivas sobre o tempo e a direção de viagens do grupo, a detecção e prevenção de predadores, ou a localização de alimentos (Dall *et al.*, 2005). Grupos maiores de animais são mais eficazes do que grupos menores ou indivíduos solitários para a coleta de informações. A integração das informações coletadas por diferentes membros do grupo permite tomar decisões mais precisas em grupos maiores (Couzin, 2009; Ward *et al.*, 2011).

O comportamento de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* diante de bifurcações nas trilhas de forrageamento ainda foi muito pouco explorado. Até o momento, foi estudado apenas na espécie *A. lobicornis*, onde foi observada a flexibilidade das operárias que saem do ninho na escolha de qual braço da bifurcação seguir (Elizalde & Farji-Brener, 2012). Não há conhecimento se as

operárias que retornam ao ninho com carga erram o caminho quando se aproximam da bifurcação e nem se o número de operárias saindo e retornando ao ninho influencia nessa taxa de erro. Tendo em vista que não há direcionalidade nas trilhas de feromônio, cada bifurcação potencialmente é uma oportunidade de erro na trajetória de forrageadoras ao ninho, o que poderia incorrer em ineficiências consideráveis no transporte de alimento ao ninho. A hipótese deste estudo é a de que quanto maior o fluxo de formigas na trilha de forrageamento, menor será o número de erros que as operárias terão diante de uma bifurcação da trilha, levando em consideração que grupos maiores de indivíduos são mais eficientes do que grupos menores. Assim, o objetivo deste estudo foi avaliar o comportamento de operárias de *Acromyrmex crassispinus* (Forel, 1909) diante de bifurcações da trilha de forrageamento e verificar se diferentes fluxos de operárias saindo e retornando ao ninho influenciam no número de erros que as operárias que retornam ao ninho com carga cometem diante da bifurcação da trilha.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

Os experimentos foram realizados em colônias de *A. crassispinus* encontradas no Campus da Universidade Federal do Paraná, em Curitiba, PR, Brazil. O clima da região é Subtropical Mesotérmico Úmido, com geadas frequentes durante o inverno. As temperaturas médias durante o verão e o inverno são de 22°C e 12°C, respectivamente, com precipitação anual entre 1300 e 1500 mm (Maack, 1981).

Quatro colônias de *A. crassispinus* foram monitoradas durante o período de fevereiro a abril de 2011. Uma bifurcação de cada colônia foi pintada com corretivo líquido branco à base de água, um dia antes das avaliações, para dar contraste (Figura 1) e foram filmadas por períodos de 5 minutos em diferentes condições de temperatura e umidade relativa do ar, totalizando 20 vídeos para cada colônia. Contou-se o número de operárias saindo e voltando (com ou sem carga) de cada vídeo, além do número de operárias que retornavam com carga e que cometeram erro na bifurcação, ou seja, em vez de irem em direção ao ninho, essas operárias pegaram o braço da bifurcação em direção à outra planta que estava sendo coletada pela colônia. Verificou-se a influência das colônias, do fluxo (número total de operárias saindo e retornando ao ninho), da temperatura e umidade relativa do ar,

na taxa de erros das operárias que retornam ao ninho com carga, através de um modelo linear generalizado, utilizando-se a família de distribuição quasipoisson.



Figura 1: Bifurcação em uma trilha de forrageamento de *Acromyrmex crassispinus*. Escala = 5 cm. Foto: Mariane Aparecida Nickele.

O trajeto de todas as operárias desde que entravam no campo de visão até saírem do lado oposto de um vídeo com baixo fluxo de formigas e outro com alto fluxo foram analisados para cada uma das colônias, totalizando 1335 operárias analisadas. Considerou-se como baixo fluxo de formigas quando o número total de operárias era entre 65 a 75 operárias durante os 5 minutos de observação e alto fluxo de formigas quando o número total de operárias era pelo menos três vezes maior. As trajetórias das operárias saindo e voltando ao ninho (com e sem carga) foram marcadas a cada 5 frames (intervalos de 0,16 segundos) através do programa VideoPoint 2.5 ©.

Foi calculada a velocidade de caminhada de cada operária e verificou-se a influência das colônias, do fluxo (alto e baixo), da direção (saindo ou retornando ao ninho), da carga (com ou sem), da temperatura e da umidade relativa do ar, na velocidade das operárias, através de um modelo linear generalizado. Foram testados vários modelos, sendo que o melhor modelo foi selecionado de acordo com o menor valor do AIC (Critério de informação de Akaike). As análises estatísticas e os gráficos das trajetórias das operárias nas bifurcações foram realizadas no R Core Team (2012).

5. RESULTADOS

Ao avaliar as colônias de *A. crassispinus* verificou-se que, em média, $14,5 \pm 9,7$ operárias (média \pm DP) retornaram ao ninho com carga por minuto. Dessas, em média, 0,7% erraram o caminho ao chegar na bifurcação, ou seja, em vez de caminhar em direção ao ninho, essas operárias pegaram o braço da bifurcação em direção à outra planta que estava sendo coletada pela colônia.

Os fatores influenciaram na taxa de erro das operárias que retornavam ao ninho com carga foram o fluxo e a umidade relativa do ar (Tabela 1). O fluxo de operárias saindo e voltando ao ninho é o fator mais importante que influencia na taxa de erro das operárias que retornam ao ninho com carga. Quanto maior o fluxo de operárias na trilha, menor é a percentagem de erro das operárias (Figura 2). Quando o fluxo de formigas saindo e voltando ao ninho é superior a 80 operárias por minuto, a percentagem de erro de operárias que retornam ao ninho com carga por minutos é inferior a 0,2%.

Tabela 1: Modelo linear generalizado da influência das colônias, temperatura, umidade relativa do ar e fluxo, na taxa de erros de operárias que retornam ao ninho com carga diante da bifurcação.

	Grau de Liberdade	Desvio	Grau de Liberdade do resíduo	Desvio do resíduo	P
Colônia	3	5,84	76	298,86	0,11
Temperatura	1	0,86	75	298,00	0,35
Umidade	1	16,59	74	281,40	4.635e-05***
Fluxo	1	18,14	73	263,26	2.050e-05***

*** $p < 0,001$

Foram registradas as trajetórias de todas as operárias desde que entravam no campo de visão até saírem do lado oposto de um vídeo com baixo fluxo e outro com alto fluxo de formigas em quatro colônias de *A. crassispinus*. Verificou-se que a maioria das operárias trafegaram pelo centro das trilhas de forrageamento para os dois fluxos de operárias estudados (Figuras 3 e 4), ou seja, poucas operárias caminharam próximo às bordas da trilha. Além disso, verificou-se que na maioria das observações, quanto maior o fluxo de operárias retornando com carga em um lado da bifurcação, maior foi o número de operárias saindo do ninho e que escolheram esse lado da bifurcação (Figuras 3 e 4).

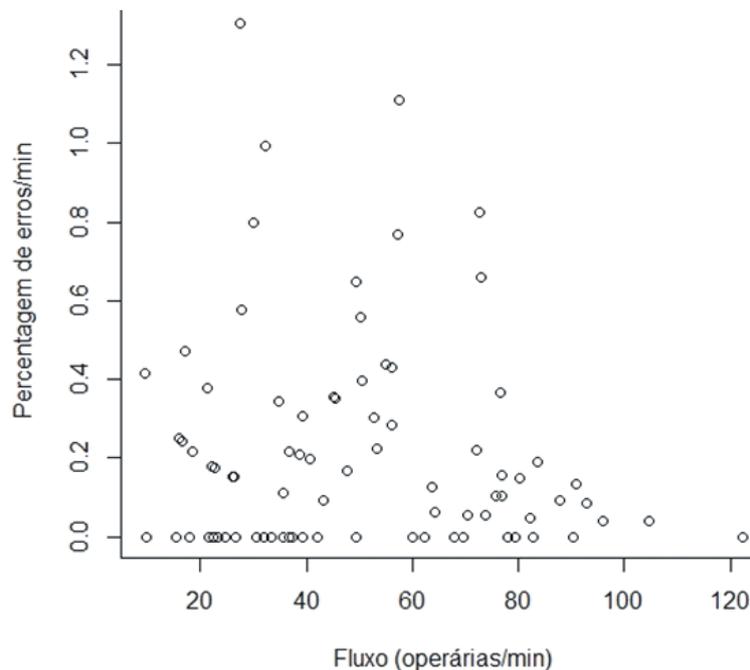


Figura 2: Relação entre o fluxo de operárias de *Acromyrmex crassispinus* que saem e retornam ao ninho por minuto e a porcentagem de erro das operárias que retornam ao ninho com carga.

As trilhas formadas pelas trajetórias das formigas são alteradas de acordo com o fluxo de formigas que saem e retornam ao ninho. As operárias de *A. crassispinus* utilizam uma área maior da trilha de forrageamento e da bifurcação quando o fluxo de formigas é alto. Além disso, verificou-se que há uma alteração no ângulo das bifurcações entre os diferentes fluxos de formigas na trilha (Figuras 3 e 4).

Foram testados vários modelos para verificar quais são os fatores que influenciam na velocidade das operárias. No primeiro modelo testou-se a influência das colônias, do fluxo (alto e baixo), da direção (saindo ou retornando ao ninho), da carga (com ou sem), da temperatura e da umidade relativa do ar, na velocidade das operárias, sendo que o valor do AIC foi 209,12. No segundo modelo, testou-se a influência das colônias, do fluxo, da carga, da temperatura e da umidade relativa do ar, sendo que o valor do AIC foi 208,31. Nesse caso, todos os fatores foram significativos. No terceiro modelo testou-se a influência das colônias, do fluxo, da carga e da temperatura, sendo que o valor do AIC foi 238,99. No quarto modelo testou-se a influência das colônias, do fluxo, da carga e da umidade, sendo que o valor do AIC foi 233,88. No quinto modelo testou-se a influência do fluxo, da carga da temperatura e da umidade, sendo que o valor do AIC foi 459,21.

Assim, o segundo modelo foi o melhor, indicando que houve diferenças nas velocidades das operárias entre as diferentes colônias e que a velocidade é influenciada pelo fluxo, pela carga, pela temperatura e umidade relativa do ar (Tabela 2). A direção das operárias na trilha é um fator que não influenciou na velocidade das formigas. Quando o fluxo de formigas na trilha estava alto, a velocidade relativa das operárias saindo do ninho e retornando com ou sem carga era maior do que quando o fluxo de formigas na trilha era baixo (Figura 5). A velocidade das operárias no fluxo alto era de $1,80 \pm 0,56$ cm/s (média \pm DP) e no fluxo baixo era de $1,75 \pm 0,50$ cm/s. Essa diferença foi de pequena magnitude (2,4%), mas estatisticamente significativa.

Verificou-se também que as operárias que retornam ao ninho com carga são 14,5% mais lentas do que as operárias que saem do ninho ou retornam ao ninho sem carga. A velocidade das operárias que estavam sem carga era de $1,88 \pm 0,51$ cm/s (média \pm DP) e das operárias que estavam com carga era de $1,61 \pm 0,57$ cm/s (Figura 6).

Tabela 2: Modelo linear generalizado da influencia das colônias, fluxo, carga, temperatura e umidade relativa do ar na velocidade das operárias.

	Estimativa	Erro Padrão	t	P	
Colônia A	4,08	0,652	6,26	5,48E-10	***
Colônia B	0,43	0,028	1,54	< 2E-16	***
Colônia C	0,28	0,035	7,99	3,23E-15	***
Colônia D	0,05	0,025	1,91	0,0569	
Fluxo	-0,31	0,052	-6,03	2,17E-09	***
Carga	-0,16	0,016	-1,02	< 2E-16	***
Temperatura	-0,09	0,017	-5,26	1,67E-07	***
Umidade	-0,03	0,005	-5,74	1,22E-08	***

*** p < 0,001

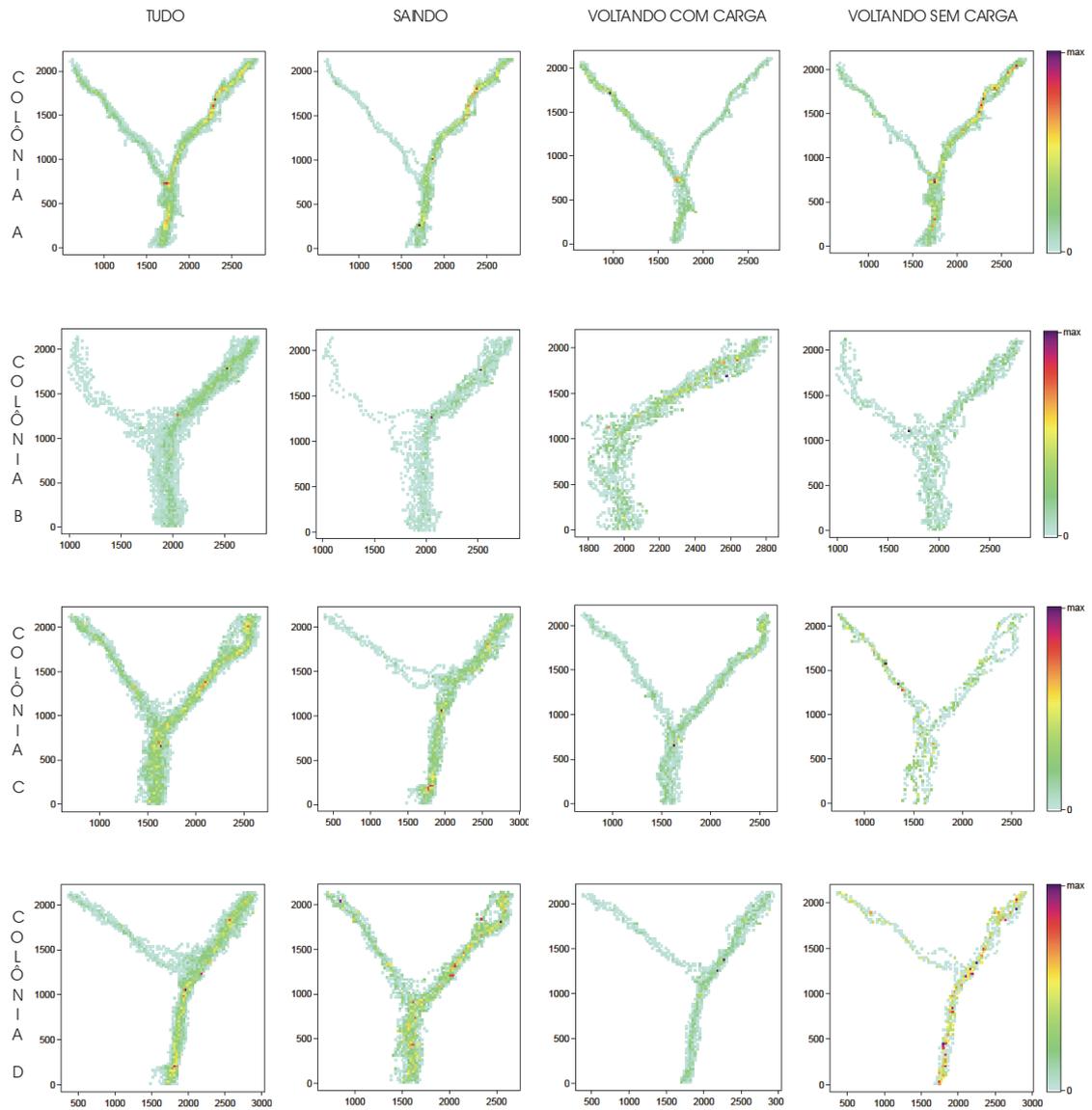


Figura 3: Trajetórias de operárias de *Acromyrmex crassispinus* em bifurcações das trilhas de forrageamento com baixo fluxo de formigas.

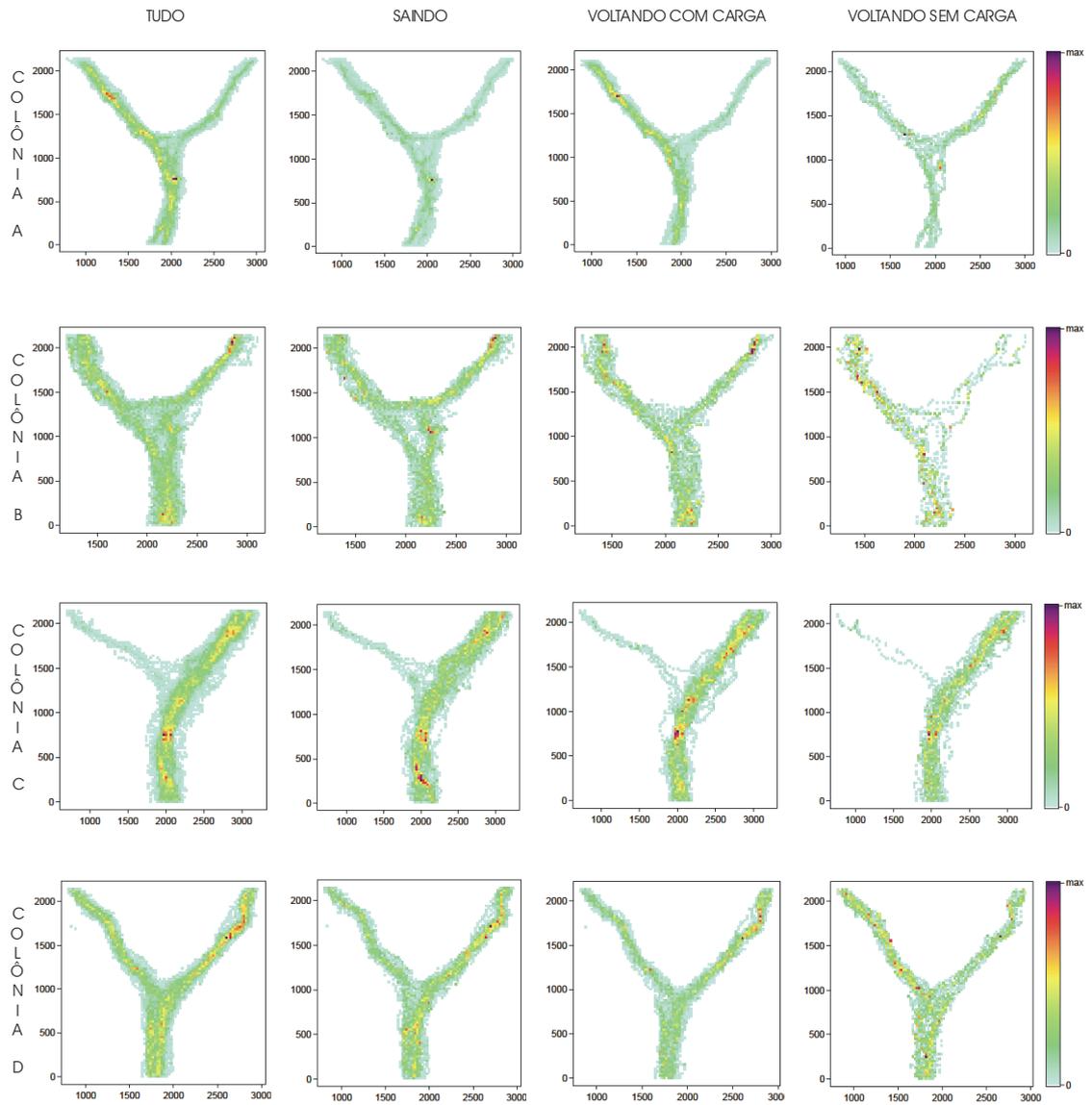


Figura 4: Trajetórias de operárias de *Acromyrmex crassispinus* em bifurcações das trilhas de forrageamento com alto fluxo de formigas.

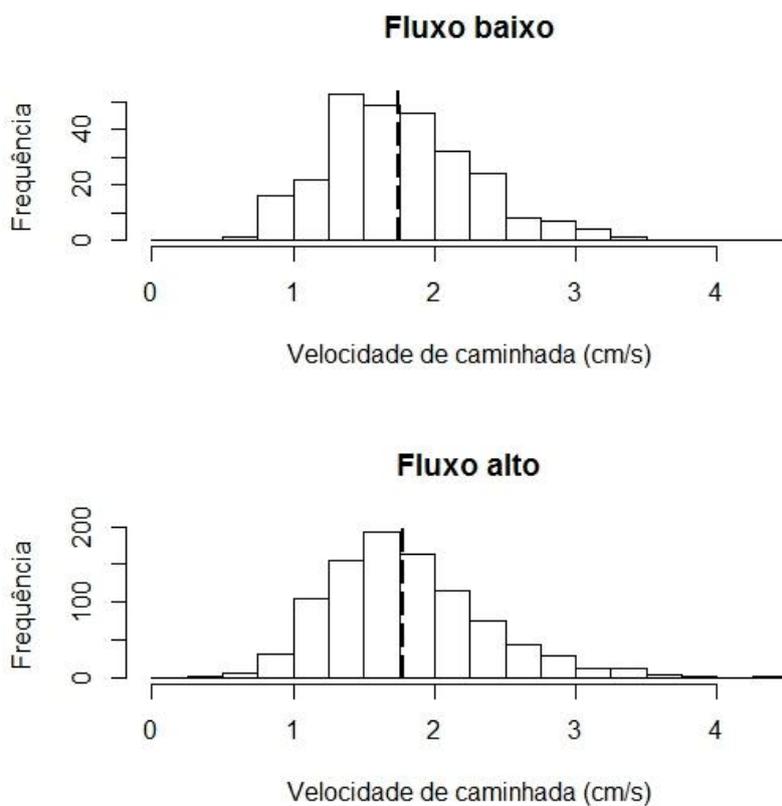


Figura 5: Velocidade das operárias de *Acromyrmex crassispinus* quando o fluxo de formigas saindo e retornando ao ninho estava baixo e alto.

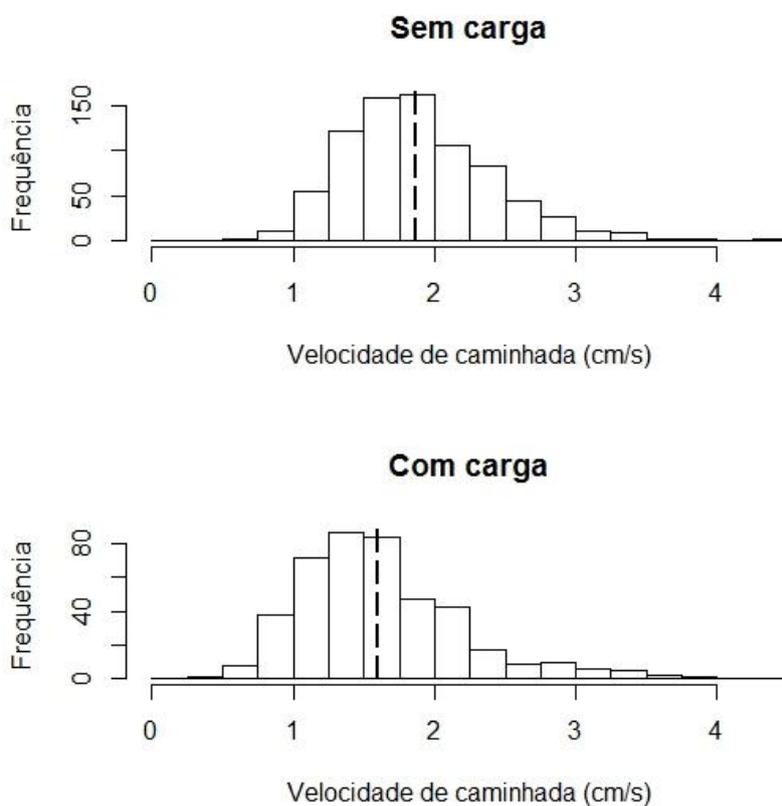


Figura 6: Velocidade das operárias de *Acromyrmex crassispinus* com e sem carga.

6. DISCUSSÃO

O forrageamento das formigas cortadeiras é organizado por trilhas bem definidas que suportam um fluxo bidirecional de indivíduos que saem e retornam ao ninho com ou sem carga. As operárias que retornam ao ninho com carga podem errar o seu caminho ao chegar na bifurcação e trafegar na direção contrária ao ninho. Nesse estudo, verificou-se que quanto maior o fluxo de operárias na trilha menor é a percentagem de erro das operárias que retornam com carga. Esse resultado corrobora com as afirmações de que grupos maiores de animais são mais eficazes do que grupos menores ou indivíduos solitários (Couzin, 2009; Ward *et al.*, 2011).

A taxa de erros das operárias que retornam ao ninho com carga foi bem pequena quando o fluxo de formigas saindo e retornando ao ninho era superior a 80 operárias por minuto. Nesse caso, apenas 0,2% das operárias cometeram erros diante da bifurcação. Quanto maior é o fluxo de formigas na trilha, maior é o contato entre as operárias e maior é a concentração de feromônios de trilha. Isso pode contribuir com o aumento da eficiência das operárias. Além de sinais químicos, as formigas cortadeiras podem utilizar sinais visuais ou a disposição espacial da trilha, o campo magnético da Terra e a radiação térmica para se orientarem durante o forrageamento (Vilela *et al.*, 1987; Weterrer *et al.*, 1992; Kleineidam *et al.*, 2007; Riveros & Srygley, 2008). Provavelmente a espécie *A. crassispinus* também utiliza esses sinais para se orientar nas trilhas de forrageamento.

Houve alterações no ângulo das bifurcações nas trilhas formadas pelas trajetórias das operárias de *A. crassispinus*. As operárias ocuparam uma área maior da bifurcação quando o fluxo de formigas era alto. Esse pode ser outro fator que contribuiu para a diminuição no número de erros das operárias que retornam ao ninho com carga quando o fluxo era alto. Nas espécies de formigas cortadeiras *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758), *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) e *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) e na espécie de formiga coletora de sementes *Messor barbatus* (Linnaeus, 1767), o ângulo médio das bifurcações é de 50-60° (Acosta *et al.*, 1993). Em *Monomorium pharaonis* (Linnaeus, 1758), o ângulo médio das bifurcações é de 53°. Essa espécie utiliza a geometria da bifurcação das trilhas para se reorientar caso elas inicialmente caminhem na direção errada da bifurcação (Jackson *et al.*,

2004). O ângulo da bifurcação também é, provavelmente, utilizado pelas operárias de *A. crassispinus* para se orientarem diante da bifurcação, no entanto, esse assunto precisa ser melhor investigado para verificar se o ângulo da bifurcação contribui na taxa de erros de *A. crassispinus* que retornam ao ninho com carga.

A maioria das operárias de *A. crassispinus* trafegou pelo centro das trilhas de forrageamento. As operárias *A. cephalotes* e *A. colombica* que retornam ao ninho com carga apresentam esse mesmo comportamento (Dussutour *et al.*, 2009; Farji-Brener *et al.*, 2012). As margens da trilha podem representar “pistas lentas”, porque muitas vezes a vegetação que cresce nas bordas pode reduzir a velocidade das operárias, especialmente daquelas que estão com carga, que podem colidir mais facilmente com essa vegetação (Farji-Brener *et al.*, 2012). No entanto, nesse estudo verificou-se que além das operárias que retornam ao ninho com carga, as operárias que saem do ninho e aquelas que retornam sem carga também preferem trafegar pelo centro da trilha. Em *A. colombica*, 94% das operárias que retornam ao ninho com carga, trafegam na parte central da trilha. As operárias que retornam ao ninho sem carga, por outro lado, tendem a trafegar em ambos os lados da trilha. Em relação às operárias que saem do ninho em busca de recursos, 67% dessas caminham no centro da trilha e, independentemente de seu tamanho, elas dão lugar às operárias que retornam ao ninho com carga em 80% dos casos em que houve um encontro de frente entre as operárias (Dussutour, 2004).

As operárias de *A. crassispinus* ocuparam uma área maior da trilha de forrageamento quando o fluxo de formigas era alto. Em *A. cephalotes*, as operárias que retornam ao ninho com carga trafegam tanto no centro quanto nas margens da trilha em situações de alto fluxo de formigas, provavelmente isso acontece para reduzir os congestionamentos que podem ocorrer quando o tráfego de formigas é intenso (Farji-Brener *et al.*, 2012).

A maioria das operárias que saíram do ninho em busca de recurso selecionaram o braço da bifurcação em que havia maior número de operárias retornando com carga, provavelmente devido à maior concentração de feromônios de trilha. Operárias de *Atta sexdens sexdens* (Linnaeus, 1758) sem experiência de forrageamento anterior escolhem a trilha com maior concentração de feromônios (Morgan *et al.*, 2006). No entanto, em situações em que as operárias forragearam com sucesso ao longo de um lado da trilha, provavelmente elas irão escolher esse lado novamente, mesmo que a informação química ou física das companheiras de

ninho seja mais forte do outro lado da trilha (Elizalde & Farji-Brener, 2012). Na espécie *Cephalotes goniodontus* De Andrade & Baroni Urbani, 1999, quando uma operária se depara com uma bifurcação na trilha e não há outras formigas nas proximidades, a operária explora a bifurcação com suas antenas e seleciona o sentido utilizado pelas últimas formigas. Os contatos antenais entre as companheiras de ninho podem auxiliar na escolha do braço da bifurcação que a operária irá selecionar (Gordon, 2012). Os encontros de frente entre as operárias que caminham em direções opostas são muito comuns nas trilhas de formigas cortadeiras. Estes encontros envolvem antenação entre as operárias, ou entre a operária que sai do ninho e o fragmento de folha transportado por uma operária que retorna ao ninho. A informação sobre a vegetação a ser coletada é transferida nestes encontros, uma vez que as preferências das operárias que saem do ninho podem ser condicionadas com base nos recursos que elas encontram ao longo da trilha (Howard *et al.*, 1996).

Houve diferenças nas velocidades das operárias entre as colônias de *A. crassispinus* estudadas e essas diferenças provavelmente ocorreram pela influência da temperatura e umidade relativa do ar. Quanto mais alta é a temperatura, mais alta é a velocidade das operárias (Bollazzi & Roces, 2011). A temperatura alta e a umidade baixa podem afetar as atividades durante o forrageamento das formigas, inibindo ou reduzindo a taxa de forrageamento pelas operárias (Porter & Tschinkel, 1993). As flutuações de temperatura e de umidade podem provocar alterações na taxa de respiração das formigas e na perda de água, bem como afetar o equilíbrio hídrico das plantas que foram cortadas, o que afeta indiretamente o tempo de manipulação das plantas que servirão de substrato ao fungo simbiote (Fowler, 1979).

O fluxo de operárias na trilha de forrageamento influenciou na velocidade de caminhada de *A. crassispinus*. Em *A. cephalotes*, as operárias caminham mais rapidamente em baixas concentrações de formigas na trilha, mas a velocidade de caminhada é reduzida com o aumento do tráfego de formigas (Burd *et al.*, 2002). Nesse estudo, verificou-se que quando o fluxo de formigas na trilha era alto, as operárias de *A. crassispinus* caminharam um pouco mais rápido do que quando o fluxo era baixo, contrastando com os resultados obtidos em *A. cephalotes*.

As operárias de *A. crassispinus* que retornam ao ninho com carga são mais lentas do que as operárias que trafegam na trilha sem carga. Esse comportamento já foi observado para espécies de *Atta* (Lighton *et al.*, 1987; Burd, 1996; Burd *et al.*,

2002; Shutler & Mullie, 1991; Dussutour *et al.*, 2009). A velocidade de caminhada de espécies de *Atta* é influenciada pelo tamanho das operárias e pelo tamanho das cargas (Burd, 2000; Burd, 2001). A velocidade aumenta com o aumento do tamanho das operárias, mas diminui com o aumento do tamanho da carga (Rudolph & Loudon, 1986). Assim, as cargas maiores afetam negativamente as taxas de transporte (Röschard & Roces, 2001). As operárias que carregam cargas muito grandes são mais lentas do que as demais operárias com carga, sendo que estas operárias podem retardar a velocidade de caminhada das demais operárias que caminham atrás delas (Farji-Brener *et al.*, 2011).

As formigas cortadeiras apresentam uma comparação interessante com veículos em movimento nas rodovias ou com pedestres caminhando pelas calçadas. Como uma mistura de carros, caminhões e outros veículos que trafegam em diferentes velocidades, as formigas cortadeiras são polimórficas e variam na velocidade de locomoção (Burd, 2000). No entanto, existem algumas diferenças importantes que podem ser consideradas quando se compara o tráfego de pedestres ou veículos com o tráfego de formigas: As formigas que se deslocam em uma trilha são sempre da mesma colônia. Assim, elas compartilham o mesmo objetivo e trabalham em cooperação para o bem comum de todo o grupo, o que não é geralmente o caso de pedestres ou condutores de automóveis. Além disso, as formigas não têm as mesmas limitações mecânicas como pedestres ou veículos, ou seja, por causa da pequena massa, as formigas não se machucam com as colisões de frente. Isso permite com que o fluxo de formigas saindo e voltando ao ninho se misturem nas trilhas de forrageamento, sendo benéfico para a colônia quando há esses encontros (Fourcassié *et al.*, 2010).

Nesse estudo foi possível verificar o comportamento de formigas cortadeiras da espécie *A. crassispinus* diante de bifurcações nas trilhas de forrageamento. Os resultados se ajustaram com a hipótese inicial de que quanto maior o número de operárias saindo e voltando ao ninho, menor é o número de operárias que retornam ao ninho com carga e que cometem erros quando trafegam pela bifurcação. O contato entre as operárias e a concentração de feromônios de trilha são maiores quando o fluxo de formigas na trilha é alto. Isso pode contribuir com o aumento da eficiência das operárias, ou seja, elas se dispersam menos e são mais rápidas com o aumento do fluxo de formigas nas trilhas. Esses resultados auxiliam no melhor entendimento da organização do tráfego das operárias de *A. crassispinus* nas trilhas

de forrageamento e também das estratégias de forrageamento dessas formigas cortadeiras.

7. REFERÊNCIAS

Acosta, F.J., Lopes, F. & Serrano, J.N. (1993) Branching angles of ant trunk trails as an optimization cue. *Journal of Theoretical Biology*, **160**, 297-310.

Aron, S., Beckers, R. & Deneubourg, J.L. (1993) Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes Sociaux*, **380**, 369-380.

Bollazzi, M. & Roces, F. (2011) Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. *Plos One*, **6**: e17667.

Burd, M. (1996) Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. *American Naturalist*, **148**, 597-612.

Burd, M. (2000). 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.

Burd, M. (2001) Leaf tissue transport as a function of loading ratio in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*, **26**, 551-556.

Burd M., Archer D., Aranwela N. & Stradling D. (2002). Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *American Naturalist*, **159**, 283-293.

Couzin, I.D. (2009) Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, **13**, 36–43.

Dall, S.R.X., Giraldeau, L.A., Olsson, O., McNamara, J.M. & Stephens, D.W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 187–193.

Dussutour, A. (2004) Organisation spatio-temporelle des Déplacements collectives chez les Fourmis. Thèse de doctorat Université Paul Sabatier, Toulouse, France.

Dussutour, A., Beshers, S., Deneubourg, J.L. & Fourcassié, V. (2009) Priority rules govern the organization of traffic on foraging trails under crowding conditions in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *The Journal of Experimental Biology*, **212**, 499-505.

Elizalde, L. & Farji-Brener, A. (2012) To be or not to be faithful: flexible fidelity to foraging trails in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*. *Ecological Entomology*, **37**, 370–376.

Evison, S., Hart, A. & Jackson, D. (2008) Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. *Animal Behavior*, **75**, 963-969.

Farji-Brener, A.G., Chinchilla, F.A., Cuervo, S.A.M.S., Triana, E., Quiroga, V. & Giraldo, P. (2011) The ‘truck-driver’ effect in leaf-cutting ants: how individual load influences the walking speed of nest-mates. *Physiological Entomology*, **36**, 128-134.

Farji-Brener, A.G., Morueta-Holme, N., Chinchilla, F., Willink, B., Ocampo, N. & Bruner, G. (2012) Leaf-cutting ants as road engineers: the width of trails at branching points in *Atta cephalotes*. *Insectes Sociaux*, **59**, 389-394.

Fourcassié, V., Dussutour, A. & Deneubourg, J.L. (2010) Ant traffic rules. *The Journal of Experimental Biology*, **213**, 2357-2363.

Fowler, H. (1979) Environmental correlates of the foraging of *Acromyrmex crassispinus*. *Ciência e Cultura*, **31**, 879-882.

Fowler, H.G. & Stiles, E. W. (1980) Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology*, **5**, 25-41.

Gerbier, G., Garnier, S., Rieu, C., Theraulaz, G. & Fourcassié, V. (2008) Are ants sensitive to the geometry of tunnel bifurcation? *Animal Cognition*, **11**, 637-642.

Gordon, D.M. (2012) The Dynamics of Foraging Trails in the Tropical Arboreal Ant *Cephalotes goniodontus*. *Plos One*, **7**, e50472.

Grüter, C., Czaczkes, T.J. & Ratnieks, F.L.W. (2010) Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 141-148.

Harrison, J.F., Fewell, J.H., Stiller, T.M. & Breed, M.D. (1989) Effects of experience on use of orientations cues in the giant tropical ant. *Animal Behavior*, **37**, 869-871.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Howard, J.J., Henneman, M.L., Cronin, G., Fox, J.A. & Hormiga, G. (1996) Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leafcutting ant, *Atta colombica*. *Animal Behavior*, **52**, 299–306.

Howard J.J. (2001) Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 348-356.

Jackson, D.E., Holcombe, M. & Ratnieks, F.L.W. (2004) Trail geometry gives polarity to ant foraging networks. *Nature*, **432**, 907-909.

Kleineidam, C.J., Ruchty, M., Casero-Montes, Z.A., Roces, F. (2007) Thermal radiation as a learned orientation cue in leaf-cutting ants (*Atta vollenweideri*). *Journal of Insect Physiology* **53**, 478-487.

Kost C., Gama de Oliveira G., Knoch T. & Wirth R. (2005) Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.) *Journal of Tropical Ecology*, **21**, 677-688.

Lighton, J.R.B., Bartholomew, G.A. & Feener, D.H.J. (1987). Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leafcutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiological Zoology*, **60**, 524-537.

Maack R. (1981). *Geografia Física do Paraná*. José Olympio, Curitiba: Secretaria da Cultura e do Esporte do Governo do Estado do Paraná.

Morgan, E.D., Keegans, S.J., Tits, J., Wenseleers, T. & Billen, J. (2006) Preferences and differences in the trail pheromone of the leaf-cutting ant *Atta sexdens sexdens* (Hymenoptera: Formicidae). *European Journal of Entomology*, **103**, 553–558.

Porter, S.D. & Tschinkel, W.R. (1993) Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **32**, 321-329.

R Core Team (2012) *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/>.

Riveros, A.J.; Srygley, R.B. (2008) Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour*, **75**, 1273-1281.

Röschard, J. & Roces, F. (2002) The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia*, **131**, 319-324.

Rockwood, L.L. & Hubbell, S.P. (1987) Host plant selection, diet, diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia*, **74**,55–61.

Rosengren, R. & Fortelius, W. (1986) Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group – Hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Insectes Sociaux*, **33**, 306–337.

- Rudolph, S.G. & Loudon, C. (1986) Load-size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology*, **11**, 401–410.
- Shepherd, J.D. (1982) Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**, 77-84.
- Shutler, D. & Mullie, A. (1991). Size-related foraging behaviour of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 1530-1533.
- Vilela, E., Jaffé, K., House, P.E. (1987) Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). *Animal Behaviour*, **35**, 1443-1453.
- Ward, A.J.W., Herbert-Read, J.E., Sumpter, D.J.T., Krause, J. (2011) Fast and accurate decisions through collective vigilance in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 2312-2315.
- Weber, N.A. (1972) *Gardening-ants: the attines*. Philadelphia, American Philosophical Society.
- Wetterer, J.K., Shafir, S., Morrison, L., Lips, K., Gilbert, G., Cipollini, M., Blaney, C. (1992) On- and off-trail orientation in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **65**, 96-98.
- Wirth, R., Herz, H., Ryel, R.J., Beyschlag, W. & Hölldobler, B. (2003). *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O controle de formigas cortadeiras tem sido estabelecido de maneira padronizada na maioria dos plantios florestais brasileiros, não levando em consideração as particularidades da região, as espécies plantadas, o manejo florestal, as espécies de formigas e os níveis de infestação. Nesse estudo foi possível verificar que conhecimentos básicos da ecologia comportamental de espécies de formigas cortadeiras podem ter grandes implicações para a redução do uso de produtos químicos para o controle dessas formigas.

Acromyrmex crassispinus é a espécie de formiga cortadeira mais comum na região sul do Brasil. Verificou-se que o manejo florestal pode influenciar na densidade de ninhos e nos ataques dessa espécie em plantios de *Pinus taeda*. Quando se trata de reforma de plantio de *Pinus*, em que a floresta anterior não sofreu poda e desbaste, a ocorrência de *A. crassispinus* é praticamente nula, pois essa espécie prefere nidificar em áreas abertas. Se o novo plantio acontecer antes do período de revoada, as plantas não serão mais tão vulneráveis ao ataque dessa formiga cortadeira quando os novos ninhos se instalarem e começarem a forragear com maior intensidade. Nesse caso, o combate às formigas cortadeiras pode ser amenizado, pois não há necessidade de realizar o controle sistemático de formigas cortadeiras quando houver o predomínio da espécie *A. crassispinus* no local. O controle deverá ser realizado de maneira localizada somente se forem encontrados ninhos ou plantas atacadas.

A identificação da estação do ano e da hora do dia em que as formigas cortadeiras são mais ativas também é uma importante ferramenta para otimizar o seu controle em áreas de plantio. Neste estudo, verificou-se que as espécies *A. crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* foram mais ativas durante a primavera e o verão, mas elas também forragearam durante o outono e inverno, no entanto, a intensidade de forrageamento foi menor nessas duas últimas estações. Assim, a realização dos plantios de pinus nos meses mais frios do ano é recomendada para a região do planalto norte do estado de Santa Catarina, Brasil, já que nesse período a atividade de forrageamento de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* é menor. Dessa forma, os problemas com os ataques dessas formigas na fase inicial do plantio seriam minimizados.

Acromyrmex crassispinus e *A. subterraneus subterraneus* não apresentaram preferências em forragear exclusivamente durante o dia ou à noite, no entanto, elas não forragearam em temperaturas abaixo de 10/11°C e umidade relativa do ar abaixo de 40%. Assim, a aplicação de iscas formicidas para o controle de formigas cortadeiras nestas condições de temperatura e umidade não seria eficaz. Recomenda-se a aplicação de iscas formicidas nos períodos do dia em que a temperatura e umidade for superior às citadas anteriormente. Desta forma, os riscos para os animais não-alvo podem ser reduzidos ao aplicar as iscas em períodos que as formigas estão mais ativas, para garantir o máximo de coleta de iscas pelas formigas e o mínimo de iscas remanescentes

As espécies de *Acromyrmex* realizam a divisão de trabalho entre operárias cortadeiras e operárias carregadeiras, além da divisão de tarefas durante o transporte do material vegetal para o ninho. O número de operárias envolvidas no transporte de um fragmento vegetal aumenta quando a fonte de recurso coletado pela colônia está longe do ninho. Esses resultados são interessantes, pois as operárias carregadeiras partem do ninho não para cortarem material vegetal, mas sim, em busca de materiais vegetais cortados ou outros materiais para serem transportados até o ninho. É devido a esse comportamento das operárias carregadeiras que as iscas formicidas obtiveram sucesso. Se todas as operárias que saíssem do ninho para forragear tivessem a obrigação de cortar algum vegetal, e não apenas coletar materiais encontrados na trilha ou próximos a ela, as iscas formicidas não seriam atrativas às formigas e não seriam transportadas ao ninho. Alguns questionamentos sobre esse assunto permanecem em aberto, tais como: as operárias de *Acromyrmex* realizam a divisão de tarefas quando estão transportando um pellet de isca formicida? O tamanho das iscas é adequado para o transporte das operárias de *Acromyrmex*?

Foi estudado também o comportamento de *A. crassispinus* diante das bifurcações e verificou-se que a percentagem de erro é menor quando o fluxo de formigas na trilha é alto. Esse resultado não apresenta implicações diretas para o controle das formigas cortadeiras, mas auxilia para um melhor entendimento das estratégias de forrageamento dessas formigas, além de fornecer subsídios para questionamentos, como: Qual é o comprimento máximo das trilhas de forrageamento e o número de bifurcações que essas formigas podem alcançar? Ou seja, qual é o raio de ação das espécies de *Acromyrmex*?

Muitos outros estudos ainda necessitam ser conduzidos visando à redução do uso de formicidas. Estudos relacionados com a ocorrência e voracidade das espécies de formigas cortadeiras em áreas cultivadas são necessários. Se o controle fosse baseado em estimativas corretas de dano em cada região, poderia ocorrer a diminuição do uso de iscas e como conseqüências seriam evitados gastos consideráveis e os efeitos indesejáveis do uso de inseticidas ao ambiente.

Além disso, estudos sobre os diferentes métodos de controle de formigas cortadeiras, que reduzam o impacto ambiental, devem ser realizados ao longo do tempo, a fim de substituir o uso de produtos químicos tradicionais. Estudos relacionados com a biologia, ecologia e comportamento das espécies de formigas cortadeiras, especialmente do gênero *Acromyrmex*, que ainda é pouco estudado e que apresenta grande importância econômica na região sul do Brasil, são necessários. Estes estudos forneceriam subsídios importantes para otimizar os métodos de controle de formigas cortadeiras.