

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS  
CAMPUS DE BOTUCATU

**ONTOGENIA DAS TRILHAS FÍSICAS EM *Atta capiguara*  
GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

**NADIA CALDATO**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da UNESP – Campus de Botucatu, para obtenção do título de Doutor em Agronomia (Proteção de Plantas).

BOTUCATU - SP

Dezembro 2014

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS  
CAMPUS DE BOTUCATU

**ONTOGENIA DAS TRILHAS FÍSICAS EM *Atta capiguara*  
GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

**NADIA CALDATO**  
Bióloga

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Forti  
Co-orientadora: Dra. Juliane Floriano Santos Lopes

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da UNESP – Campus de Botucatu, para obtenção do título de Doutor em Agronomia (Proteção de Plantas).

BOTUCATU - SP  
Dezembro 2014

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - DIRETORIA TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO - BOTUCATU (SP)

Caldato, Nadia, 1978-  
C145o      Ontogenia das trilhas físicas em *Atta capiguara* Gonçalves 1944 (Hymenoptera: Formicidae)/ Nadia Caldato. - Botucatu : [s.n.], 2014  
             xvii, 124 f. : ils. color., grafs., tabs., fots. color.

             Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, 2014  
             Orientador: Luiz Carlos Forti  
             Coorientador: Juliane Floriano Santos Lopes  
             Inclui bibliografia

             1. Formiga-cortadeira - Ecologia. 2. Formiga-cortadeira - Comportamento 3. Gramínea. 4. Animais - Alimentos. I. Forti, Luiz Carlos. II. Lopes, Juliane Floriano Santos. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Campus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônômicas. IV. Título.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS  
CAMPUS DE BOTUCATU  
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "ONTOGENIA DAS TRILHAS FÍSICAS EM *Atta capiguara* GONÇALVES,  
1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)"

ALUNA: NADIA CALDATO

ORIENTADOR: PROF. DR. LUIZ CARLOS FORTI  
PROFA. DRA. JULIANE FLORIANO SANTOS LOPES

Aprovado pela Comissão Examinadora



\_\_\_\_\_  
PROF. DR. LUIZ CARLOS FORTI



\_\_\_\_\_  
PROFA. DRA. ALDENISE ALVES MOREIRA



\_\_\_\_\_  
PROF. DR. ANDRE RODRIGUES



\_\_\_\_\_  
PROFA. DRA. MARIA APARECIDA CASTELLANI



\_\_\_\_\_  
PROF. DR. ROBERTO DA SILVA CAMARGO

Data da Realização: 05 de dezembro 2014.

*A Deus,  
Pelos ensinamentos e pela coragem de sempre seguir em frente.*

### **AGRADEÇO**

*Aos meus pais Oraidio Jorge Caldato e Lourdes Ferreira da Silva Caldato,  
Pela vida, amor, carinho e pelo apoio de sempre.*

### **DEDICO**

*Ao meu marido Rogério Antonio de Almeida pelo companheirismo,  
dedicação, por toda a ajuda para concretização desse estudo, pela paciência  
nos momentos difíceis e por acreditar que somos capazes de realizar tudo  
aquilo que nos propomos.*

*Obrigada por todo o auxílio na execução dos experimentos da tese.*

### **HOMENAGEM**

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Dr. Luiz Carlos Forti, pela oportunidade, orientação, colaboração, ensinamentos e pela amizade.

À minha co-orientadora Juliane Floriano Santos Lopes, pela co-orientação no trabalho.

Ao pesquisador Vincent Fourcassié por todo o auxílio no desenvolvimento do trabalho e análise dos dados.

À Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia – Proteção de Plantas, pela oportunidade.

Ao Fundo de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela bolsa de estudos concedida.

A Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Aldenise Alves Moreira pelo exemplo de ser humano, pela amizade, pelos bons momentos compartilhados, pela disponibilidade de cooperação no trabalho e pelos conhecimentos transmitidos.

Ao Dr. Roberto da Silva Camargo pela amizade, convivência e auxílio nas análises dos dados.

A Maria Ines Bulgari Alves por toda ajuda na execução dos experimentos em campo.

Aos colegas de laboratório: Nilson Satoru Nagamoto, Mariana Brugger, Paula Correa Dias, Laís Cristina da Silva, Rafael Travaglini, Davi Kleber Oste Generoso e Edypo Jacob pelos momentos de descontração.

Ao meu irmão, Sander Caldato, pelo amor, dedicação, amizade, e apoio de sempre.

Às minhas irmãs Neide, Grasielle e Josiane, pelo amor, amizade, por estarem sempre do meu lado, me apoiando e me incentivando em meus estudos.

A todas as pessoas cujos caminhos se cruzaram com o meu e que de alguma forma me auxiliaram ou incentivaram nos meus estudos.

A todos que direta ou indiretamente me auxiliaram nesse trabalho.

## SUMÁRIO

	<b>Página</b>
LISTA DE TABELAS CAPITULO I.....	VIII
LISTA DE FIGURAS CAPITULO I.....	IX
LISTA DE TABELAS CAPITULO II.....	X
LISTA DE FIGURAS CAPITULO II.....	XI
LISTA DE TABELAS CAPITULO III.....	XIII
LISTA DE FIGURAS CAPITULO III.....	XIV
LISTA DE TABELAS CAPITULO IV.....	XVI
LISTA DE FIGURAS CAPITULO IV.....	XVII
1. RESUMO.....	01
2. SUMMARY.....	03
3. INTRODUÇÃO GERAL.....	05
CAPÍTULO I – RITMO DIÁRIO DE ATIVIDADE FORRGAEIRA DE <i>Atta capiguara</i> GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM FUNÇÃO DAS ESTAÇÕES SECA E ÚMIDA.....	11
RESUMO.....	11
ABSTRACT.....	12
INTRODUÇÃO.....	13
MATERIAL E MÉTODOS.....	15
RESULTADOS.....	16
DISCUSSÃO.....	21
REFERÊNCIA S.....	24
CAPÍTULO II – DISTRIBUIÇÃO E UTILIZAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL	

DAS TRILHAS FÍSICAS EM <i>Atta capiguara</i> GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).....	27
RESUMO.....	27
ABSTRACT.....	29
INTRODUÇÃO.....	30
MATERIAL E MÉTODOS.....	32
RESULTADOS.....	35
DISCUSSÃO.....	49
REFERÊNCIAS.....	51
CAPÍTULO III – RESTAURAÇÃO DAS TRILHAS FÍSICAS DE FORRAGEAMENTO EM <i>Atta capiguara</i> GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).....	55
RESUMO.....	55
ABSTRACT.....	57
INTRODUÇÃO.....	58
MATERIAL E MÉTODOS.....	60
RESULTADOS.....	62
DISCUSSÃO.....	75
REFERÊNCIAS.....	77
CAPÍTULO IV – MANUTENÇÃO DAS TRILHAS FÍSICAS DE FORRAGEAMENTO EM <i>Atta capiguara</i> GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).....	80
RESUMO.....	80
ABSTRACT.....	82
INTRODUÇÃO.....	84
MATERIAL E MÉTODOS.....	85

RESULTADOS.....	87
DISCUSSÃO.....	91
REFERÊNCIAS.....	93
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	95
CONCLUSÕES.....	96
REFERÊNCIAS .....	97

## LISTA DE TABELAS CAPITULO I

## Página

Tabela 1. Análise da influência da hora do dia, temperatura do ar e umidade nas estações seca/úmida sobre a atividade forrageira de <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	20
---	----

## LISTA DE FIGURAS CAPITULO I

	<b>Página</b>
Figura 1. Ritmo diário de forrageamento da espécie <i>Atta capiguara</i> (número de formigas, por minuto) em Botucatu, SP.....	17
Figura 2. Variação diária (observada e modelada) do número de formigas por minuto nas trilhas de forrageamento de <i>Atta capiguara</i> , durante as estações seca e úmida. Botucatu, SP.....	18
Figura 3. Número de operárias de <i>Atta capiguara</i> saindo, voltando ao ninho com carga, voltando ao ninho sem carga e fluxo total /minuto nas estações seca e úmida. Botucatu, SP.....	18
Figura 4. Atividade forrageira de <i>Atta capiguara</i> em função da temperatura do ar (°C), durante as estações seca e úmida em Botucatu, SP.....	19
Figura 5. Atividade forrageira de <i>Atta capiguara</i> em função da temperatura do solo (°C), durante as estações seca e úmida em Botucatu, SP.....	19
Figura 6. Atividade forrageira de <i>Atta capiguara</i> em função da umidade do ar (%), durante as estações seca e úmida em Botucatu, SP.....	20

## LISTA DE TABELAS CAPITULO II

## Página

Tabela 1. Distância dos olheiros em relação ao ninho e comprimento das trilhas físicas em cada observação nas estações úmida e seca para os ninhos de <i>Atta capiguara</i> (média $\pm$ DP; teste de Kolmogorov-Smirnov - probabilidade associada nas colunas KS; Kruskal-Wallis de variância com $\alpha = 0,05$ ).....	43
---	----

## LISTA DE FIGURAS CAPITULO II

	<b>Página</b>
Figura 1. Esquema da grade utilizada para o mapeamento dos olheiros e trilhas físicas de forrageamento de <i>Atta capiguara</i> em relação aos ninhos. Botucatu, SP.....	33
Figura 2. Número de olheiros ativos ao longo do tempo para os ninhos de <i>Atta capiguara</i> em Botucatu, SP.....	35
Figura 3. Número acumulado de novos olheiros ao longo do tempo para os ninhos de <i>Atta capiguara</i> em Botucatu, SP.....	36
Figura 4. Número de olheiros novos ao longo do tempo para os ninhos de <i>Atta capiguara</i> em Botucatu, SP.....	37
Figura 5. Número de olheiros inativos ao longo do tempo para os ninhos de <i>Atta capiguara</i> em Botucatu, SP.....	37
Figura 6. Número de olheiros fechados ao longo do tempo para os ninhos de <i>Atta capiguara</i> em Botucatu, SP.....	38
Figura 7. Distribuição do esforço de forrageamento no ninho 1 de <i>Atta capiguara</i> ao longo do tempo em Botucatu, SP.....	39
Figura 8. Distribuição do esforço de forrageamento no ninho 2 de <i>Atta capiguara</i> ao longo do tempo em Botucatu, SP.....	40
Figura 09. Status dos olheiros do ninho 1 de <i>Atta capiguara</i> em relação à atividade ao longo do tempo em Botucatu, SP.....	41
Figura 10. Status dos olheiros do ninho 2 de <i>Atta capiguara</i> em relação à atividade ao longo do tempo em Botucatu, SP.....	42
Figura 11. Distância dos olheiros em relação aos ninhos de <i>Atta capiguara</i> ao longo do tempo em Botucatu, SP.....	44
Figura 12. Período de atividades das trilhas físicas (dias) de <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	45
Figura 13. Distribuição das trilhas de forrageamento de <i>Atta capiguara</i> no ninho 1 ao longo do tempo em Botucatu, SP.....	46
Figura 14. Distribuição das trilhas de forrageamento de <i>Atta capiguara</i> no ninho 2 ao longo do tempo em Botucatu, SP.....	47

Figura 15. Número (**A**), comprimento total (m) (**B**) e comprimento médio das trilhas ativas (**C**) registradas para os ninhos de *Atta capiguara* ao longo do tempo. Botucatu, SP.....48

## LISTA DE TABELAS CAPITULO III

## Página

Tabela 1. Comprimento (cm) das lâminas de grama (média e desvio padrão) nos “plots” dos fragmentos experimental e controle no ninho 1 de <i>Atta capiguara</i> , Botucatu, SP .....	63
Tabela 2. Comprimento (cm) das lâminas de grama (média e desvio padrão) nos “plots” dos fragmentos experimental e controle no ninho 2 de <i>Atta capiguara</i> , Botucatu, SP.....	67
Tabela 3. Comprimento (cm) das lâminas de grama (média e desvio padrão) nos “plots” dos fragmentos experimental e controle no ninho 3 de <i>Atta capiguara</i> , Botucatu, SP. .....	71

## LISTA DE FIGURAS CAPITULO III

## Página

Figura 1. Retirada do fragmento de solo da trilha física de <i>Atta capiguara</i> já instaurada (A) e Realocação do novo fragmento sem trilha física contendo a mesma espécie vegetal (B).....	61
Figura 2. Esquema do fragmento de solo experimental com a seção de trilhas com 12 “plots” delimitados internamente (A) e esquema do fragmento controle sem trilhas com 12 “plots” delimitados internamente (B).....	61
Figura 3. Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento experimental nas trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 1 de <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	64
Figura 4. Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento controle das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 1 de <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	65
Figura 5. Fluxo total de operárias de <i>Atta capiguara</i> por minuto no pico de forrageamento, a cada dia durante a restauração das trilhas físicas 1, 2 e 3 no ninho 1. Botucatu, SP.....	65
Figura 6. Restauração das trilhas físicas do ninho 1 de <i>Atta capiguara</i> . Primeiro e último dia de avaliação das trilhas 1 (A e B), 2 (C e D) e 3 (E e F). Botucatu, SP.....	66
Figura 7. Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento experimental das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 2 em <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	68
Figura 8. Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento controle das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 2 em <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	68
Figura 9. Fluxo total de operárias de <i>Atta capiguara</i> por minuto no pico de forrageamento, a cada dia durante a restauração das trilhas físicas 1, 2 e 3 no ninho 2. Botucatu, SP.....	69
Figura 10. Restauração das trilhas físicas do ninho 2 de <i>Atta capiguara</i> . Primeiro e último dia de avaliação das trilhas 1 (A e B), 2 (C e D) e 3 (E e F). Botucatu, SP.....	70
Figura 11. Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento experimental das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 3 em <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	72

- Figura 12. Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento controle das trilhas físicas 1,2 e 3 do ninho 3 em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.....73
- Figura 13. Fluxo total de operárias de *Atta capiguara* por minuto no pico de forrageamento, a cada dia durante a restauração das trilhas físicas 1, 2 e 3 no ninho 3. Botucatu, SP.....73
- Figura 14. Restauração das trilhas físicas do ninho 3 de *Atta capiguara*. Primeiro e último dia de avaliação das trilhas 1 (**A e B**), 2 (**C e D**) e 3 (**E e F**). Botucatu, SP.....74

## LISTA DE TABELAS CAPITULO IV

## Página

Tabela 1. Resumo das análises estatísticas do ninho 1, para o crescimento das lâminas de grama nos tratamentos 1 (trilhas bloqueadas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilhas artificiais) em <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	88
Tabela 2. Resumo das análises estatísticas do ninho 2, para o crescimento das lâminas de grama nos tratamentos 1 (trilhas bloqueadas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilhas artificiais) em <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	89
Tabela 3. Resumo das análises estatísticas do ninho 3, para o crescimento das lâminas de grama nos tratamentos 1 (trilhas bloqueadas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilhas artificiais) em <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP.....	90

## LISTA DE FIGURAS CAPITULO IV

## Página

Figura 1. Croqui do experimento de manutenção das trilhas físicas de forrageamento de <i>Atta capiguara</i> . Botucatu, SP. Tratamento 1 (trilha sem passagem de formigas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilha artificial).....	86
--	----

**ONTOGENIA DAS TRILHAS FÍSICAS EM *Atta capiguara* GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).** Botucatu, 2014. 124 f. Tese (Doutorado em Agronomia/ Proteção de Plantas) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Autor: NADIA CALDATO

Orientador: LUIZ CARLOS FORTI

Co-orientadora: JULIANE FLORIANO SANTOS LOPES

## **1. RESUMO**

As formigas, em especial as cortadeiras de folhas, desempenham um papel de extrema importância nos sistemas ecológicos. Estes insetos podem ser considerados como verdadeiros engenheiros dos ecossistemas, pois modificam ativamente o ambiente. Sua atividade de forrageamento na superfície do solo é impressionante causando “danos” consideráveis à vegetação, sendo hábeis em competir ativamente com o gado, no caso de espécies cortadeiras de gramíneas. O objetivo do presente estudo foi investigar em campo a ontogenia, manutenção, distribuição e utilização da rede de trilhas de forrageamento em *Atta capiguara*. Basicamente, quatro hipóteses foram testadas: *I*) Há um ritmo diário da atividade forrageira que varia em função das estações seca e úmida; *II*) As formigas apresentam um padrão na utilização e construção da rede de trilhas físicas no tempo e no espaço; *III*) Quanto tempo é gasto pelas formigas para restauração das trilhas físicas? *IV*) As formigas depositam substâncias com função herbicida nas trilhas com o objetivo de mantê-las sem vegetação. Os dados propiciaram a modelagem das atividades coletivas de forrageamento dessa espécie. *A. capiguara* apresentou duas jornadas diárias de forrageamento, uma diurna e outra noturna, que variaram em função das estações seca e úmida. O pico máximo de forrageamento ocorreu em temperaturas de 20 a 25°C e umidade relativa do ar entre 75 a 80%. Na estação úmida o forrageamento das formigas com carga foi mais intenso. Embora os resultados obtidos indiquem que os parâmetros avaliados interfiram no forrageamento de *A. capiguara*, sugere-se que além desses fatores outros parâmetros estariam influenciando no ritmo forrageiro, como por exemplo, o número total de trilhas ativas ou necessidades nutricionais da colônia. É possível, também, que essa espécie tenha um ritmo circadiano ligado à alternância de claro e escuro. Com relação ao padrão de utilização da rede de trilhas observou-se um aumento no número de orifícios ao longo do tempo, sugerindo que a construção dos orifícios de forrageamento, das trilhas físicas e consequentemente de túneis subterrâneos, é uma tarefa contínua e progressiva, na

qual orifícios já existentes deixam de ser utilizados e são abertos novos orifícios. Foi observado um aumento na distância dos orifícios e das trilhas em relação ao ninho e que novos setores passam a ser explorados ao longo do tempo. Conseqüentemente há um aumento substancial da extensão territorial na área de forrageamento. As formigas reconstruíram as trilhas físicas em média entre 48 e 96 horas, sendo que nas primeiras 12 horas de avaliação não houve diferença significativa no comprimento das lâminas de grama entre os fragmentos experimentais e controle. Não houve diferença significativa para a maioria das trilhas físicas avaliadas entre o tratamento 1 (trilhas sem passagem de formigas) e o tratamento 3 (trilha artificial), não sendo possível aceitar a hipótese de que as formigas depositam substâncias químicas com ação herbicida para retardar o crescimento da grama nas trilhas físicas. As informações obtidas no presente estudo fornecem subsídios relevantes para o melhor entendimento dos mecanismos envolvidos na atividade forrageira de *A. capiguara*, os quais poderão auxiliar no aprimoramento dos métodos de controle, reduzindo o impacto dos produtos químicos utilizados.

**Palavras Chave:** Formiga cortadeira, gramínea, Attini, forrageamento, ecologia comportamental.

**ONTOGENY OF PHYSICAL TRAILS IN *Atta capiguara* GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).** Botucatu, 2014. 124 f. Tese (Doutorado em Agronomia/ Proteção de Plantas) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Author: NADIA CALDATO

Adviser: LUIZ CARLOS FORTI

Co-adviser: JULIANE FLORIANO SANTOS LOPES

## 2. SUMMARY

Ants, especially those that leaf cutting ants, perform an extremely important role in ecological systems. These insects may be considered true engineers of ecosystems since they actively modify the environment. Remarkably, their foraging activity on the soil surface causes considerable “damage” to vegetation, being able to actively compete with cattle, in the case of grass-cutting species. The present study aimed to investigate in the field the ontogeny, maintenance, distribution and utilization of foraging network trails in *Atta capiguara*. Basically, four hypotheses were tested: *I*) There is a daily rhythm in foraging activity that varies as a function of dry and wet seasons; *II*) These ants present a pattern in the utilization and construction of a network of physical trails in time and in space; *III*) How much time is spent by the ants restoring the physical trails. *IV*) The ants deposit substances for a herbicidal function onto trails with the aim of keeping them free of vegetation. The data enable the modeling of the collective foraging activities of this specie. *A. capiguara* presented two daily foraging journeys, one in daytime and one at night that varied as a function of dry and wet seasons. Foraging peaked at temperatures between 20 and 25°C and relative air humidity of 75 to 80%. In the wet season, the foraging of ants bearing a load was more intense. Although the results obtained indicate that the parameters evaluated interfere in the foraging of *A. capiguara*, it is suggested that besides these factors, other parameters were influencing the rhythm foraging, for example the total number of active trails or the nutritional requirements of the colony. It is also possible that the circadian rhythm of this specie was linked to the light-darkness alternation. As to the pattern of trail network utilization, an elevation was observed in the number of hole across time, suggesting that the construction of foraging holes, physical trails – and consequently underground tunnels – is a continuous progressive process in which already existent holes stop being used and new holes are opened. An

increase was observed in the distance from holes and from trails to the nest and that new sectors come to be explored across time. Consequently, there is a substantial augmentation of territorial extension in the foraging area. The ants reconstructed physical trails in an average of 48 to 96 hours, whereas in the first 12 hours the experimental and control fragments did not differ statistically in the length of grass leaves. In the experiment on maintenance of physical trails, there was no statistical difference in the majority of physical trails evaluated between treatment 1(trails without passage ants) and treatment 3 (artificial trail); in this case it was not possible to accept the hypothesis that the ants deposit chemical substances with herbicidal action for retarding grass growth on the physical trails. The present work generated relevant information for understanding the mechanisms involved in the foraging activity of *A. capiguara*, which would help improve control methods, thus reducing the impact of the chemical products utilized.

**Key words:** leaf cutting ants, grasses, Attini, foraging, behavioral ecology.

### 3. INTRODUÇÃO GERAL

Dentre os organismos vivos que ocupam os diversos ecossistemas terrestres que compõem as paisagens de nosso planeta, as formigas são os seres mais abundantes e diversos, com aproximadamente 300 gêneros e 12.700 espécies descritas em todo mundo (BOLTON et al., 2006).

As formigas são insetos sociais altamente especializados na construção de seus ninhos. São organismos dominantes na maioria dos ecossistemas terrestres (WILSON, 1987), apresentando importantes papéis no fluxo de energia e de nutrientes (LUGO et al., 1973; REBULA et al., 2003). Uma colônia de formigas pode ser considerada um superorganismo, onde os indivíduos ocupam determinados lugares. Como insetos sociais, apresentam sobreposição de gerações, indivíduos estéreis e reprodutivos e o cuidado cooperativo com a prole (WILSON, 1971).

As formigas pertencem à Família Formicidae a qual é dividida em várias subfamílias. Dentre elas está à subfamília Myrmicinae que compreende as formigas da Tribo Attini. A principal característica dessa Tribo é o ato de cultivarem um fungo simbiote do qual se alimentam. Atualmente são descritos 17 gêneros da Tribo Attini (BRANDÃO et al., 2011; SOSA-CALVO et al., 2013), dentre os quais destacam-se *Atta* e *Acromyrmex* que são as formigas cortadeiras de folhas.

As formigas cortadeiras de folhas vivem associadas com um fungo simbiote, o qual utiliza como fonte primária de energia para toda a colônia (BASS & CHERRETT 1995, SILVA et al., 2003). . Para a manutenção desse fungo, cortam e carregam uma grande quantidade de material vegetal fresco para dentro da colônia, através de um sistema de recrutamento em massa capaz de coletar fontes de alimento distantes do

ninho. Em função desta característica comportamental particular, as formigas cortadeiras são consideradas um dos mais importantes insetos desfolhadores da América do Sul (FOWLER et al., 1986).

As formigas do gênero *Atta* caracterizam-se por possuírem três pares de espinhos dorsais. As operárias de *Atta* apresentam alto grau de polimorfismo, sendo encontradas nas colônias operárias com tamanhos variados, desde muito pequenas com menos de 2 mm de comprimento de corpo até operárias grandes com 1,5 cm (WILSON, 1953). Suas colônias estão compreendidas em um ninho subterrâneo que atinge grandes profundidades e dimensões (MOREIRA et al., 2004a, b) e são compostas por uma única rainha e milhares de operárias.

A formiga, *Atta capiguara*, é especializada em cortar monocotiledôneas e em razão disso tem importância econômica em áreas de pastagem e cultivos de cana-de-açúcar (GONÇALVES, 1961). Conhecida como saúva parda, *A. capiguara* é naturalmente encontrada em áreas abertas, não sombreadas, como a vegetação típica do cerrado brasileiro. Ocorre somente em 2 países da América do Sul: Brasil e Paraguai, sendo que no Brasil a espécie restringia-se aos estados de SP, MG, MS, MG e GO, porém, devido ao avanço das áreas pastoris sua presença vem sendo relatada em outras regiões, como é o caso do estado do Paraná, relatado por FORTI & ICHINOSE (1993).

Os danos econômicos provocados pela ação de *A. capiguara* podem ser significativos. Em área de cana-de-açúcar, AMANTE (1972) estimou a perda de 1,74 t cana/colônia/ha, sendo a perda média calculada em 4 t cana/ha para a densidade média de 2,34 colônias/ha. Em termos de perdas na produção de açúcar, o autor encontrou o valor refletido de 383,5 kg de açúcar/ha, considerando-se extração de 9,4% de açúcar/t cana produzida. As clareiras formadas dentro da área de cultivo, segundo o autor, apresentam em média 290 m<sup>2</sup> de área. Quando as desfolhas em cana-de-açúcar ocorrem no primeiro, segundo, terceiro e quinto meses após o corte, as perdas alcançam o valor 3,26 kg de cana/m<sup>2</sup> de área forrageada (ALBUQUERQUE, 1997).

Num pasto, a presença de 10 colônias de *A. capiguara* por hectare, consome a quantidade aproximada de 52,5 kg de capim por dia, o que equivale à ração diária de três bois em regime de pasto (AMANTE, 1967 a, c). Já com a densidade de 18 colônias/ha o consumo diário de capim pelas formigas é de 95,0 kg (AMANTE, 1967a) e em AMANTE (1967b), o autor menciona que o consumo diário de capim por *A. capiguara* é

de 39,5 kg por dia por hectare. Ao analisarem os dados de AMANTE (1972), FOWLER et al. (1986) concluíram que o consumo de gramíneas por colônia é de 72,5 kg/colônia/ano.

Das espécies de saúvas que ocorrem no território brasileiro, *A. capiguara* é a que apresenta maior dificuldade de controle, segundo AMANTE (1967a) e MARICONI et al. (1961), devido aos seus hábitos de construir ninhos a grandes profundidades e fora da projeção da sede aparente. Tal hábito confere às colônias dessa espécie maior proteção contra a ação de seus inimigos naturais e do homem, tendo sido, por isso, referida por AMANTE (1967b) como a espécie mais derivada do gênero *Atta*.

Assim, em razão da importância econômica para agricultura e devido ao grande tamanho de suas colônias, estas formigas foram utilizadas como estudo de caso do comportamento de forrageamento coletivo neste trabalho.

O forrageamento pode ser entendido como um conjunto de atos ou estratégias comportamentais que levam os organismos a encontrar e utilizar as fontes de energia e nutrientes para a sua sobrevivência (KREBS & DAVIS, 1987).

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 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).

Formigas cortadeiras exibem uma grande diversidade de estratégias de forrageamento que promovem o aumento na eficiência das colônias. Durante este complexo processo, os componentes individuais e sociais interagem para determinar o carregamento do substrato para a colônia, visando seu máximo rendimento reprodutivo (ROCES & HÖLLDOBLER, 1994). No entanto, a distinção entre as ações individuais e coletivas é difícil, devido ao alto grau de integração social da colônia durante a atividade de forrageamento (TRANIELLO, 1989).

Através da modelagem de tais atividades coletivas auto-organizáveis é possível entender os mecanismos que contribuem para a emergência de estruturas complexas como as redes de trilhas de forrageamento ou a emergência de processos complexos como a divisão de trabalho nesses insetos.

Colônias de *Atta* apresentam um sistema de forrageamento baseado na construção e manutenção de longas e conspícuas trilhas físicas que conduzem as operárias forrageiras diretamente ao local onde o recurso se encontra (KOST et al., 2005).

Depois de construídas, essas trilhas persistem por períodos de até oito meses sem a observação de rebrota da vegetação, mesmo quando cessa a atividade de forrageamento (ROCKWOOD & HUBBEL, 1987).

Por constituírem-se de drenos energéticos para a colônia, espera-se que a rede de trilhas físicas promova o aumento na eficiência do forrageamento em formigas cortadeiras (LUGO et al., 1973, SHEPHERD, 1982). No entanto, o mapeamento e utilização em escala temporal da rede de trilhas são desconhecidos, especialmente para espécies cortadeiras de gramíneas.

Outra propriedade das trilhas físicas é que elas constituem marcações do território de forrageamento a ser defendido contra as colônias concorrentes, reduzindo assim a agressão entre colônias vizinhas (FOWLER & STILES 1980, HOLLDOBLER & LUMSDEN, 1980). Apesar de sua importância para o forrageamento e defesa territorial, pouco se sabe sobre a origem, manutenção e persistência dos sistemas de trilhas físicas em *Atta*.

Alguns autores explicam quais poderiam ser as possíveis causas para a construção de novas trilhas. O espaço temporal, heterogeneidade da qualidade da planta hospedeira causada por alterações fenológicas (HUBBELL et al., 1984, ROCKWOOD, 1976), induções das defesas químicas da planta (HOWARD, 1990), variação das demandas nutritivas pela colônia ao longo do tempo (CHERRETT 1972a, b) e interações interespecíficas, como a proteção de plantas hospedeiras de espécies de formigas associadas.

A maneira com que as trilhas são usadas pode ser uma consequência da distribuição do alimento no espaço. Trilhas de forrageamento de *Atta* refletem a distribuição desigual de alta qualidade de recursos no espaço e no tempo (FOWLER & STILES, 1980).

A construção de novas trilhas também podem ser modificadas por distúrbios abióticos, como a chuva, havendo registros da interrupção no curso de forrageamento, quando a precipitação atinge certa intensidade (CHERRETT 1968, HODGSON 1955, WIRTH et al., 1997).

Um aspecto chave do forrageamento está relacionado com a distância do recurso em relação ao ninho. Forrageiras podem ser observadas estabelecendo áreas de forrageamento, a 100 m ou mais de distância do ninho (RÖSCHARD & ROCES, 2002).

Colônias maduras de *Atta cephalotes* constroem trilhas persistentes de forrageamento e com muitos detritos e estas vão até 300m de distância do ninho (LEWIS et al., 1974a, b). Em um estudo com *Atta colombica*, as colônias mantiveram um sistema de trilhas entre 200 e 300m de comprimento e essas colônias revelaram-se capazes de rapidamente construir novas trilhas com baixo custo de energia, esse fato sugere que as trilhas principais podem persistir em locais com recursos de alta qualidade e facilitar o forrageamento (HOWARD, 2001).

Na literatura há vários trabalhos que trazem informações a respeito do forrageamento em formigas cortadeiras. A construção das imensas trilhas físicas feitas por estas formigas também são relatadas, mas apesar da aparência impressionante e importância para o forrageamento, pouco se sabe sobre a origem, manutenção e persistência dessas no ambiente, bem como sobre a distribuição espacial e temporal da rede de trilhas físicas para *Atta capiguara*.

Desse modo, buscando investigar os mecanismos envolvidos na ontogenia, manutenção, distribuição espacial e temporal da rede de trilhas físicas, o presente estudo foi realizado. Para tanto, as seguintes hipóteses foram testadas:

- **H1:** Há um ritmo diário da atividade forrageira que varia em função das estações seca e úmida.
- **H2:** As formigas apresentam um padrão na utilização e construção da rede de trilhas físicas no tempo e no espaço.
- **H3:** Quanto tempo é gasto pelas formigas para a reconstrução das trilhas físicas?
- **H4:** As formigas depositam substâncias com função herbicida nas trilhas.

Para isso, dividiu-se a tese em quatro capítulos: Ritmo diário da atividade forrageira de *Atta capiguara* Gonçalves 1944 (Hymenoptera: Formicidae) em função das estações seca e úmida; Distribuição e utilização espaço temporal das trilhas físicas em *Atta capiguara* Gonçalves 1944 (Hymenoptera: Formicidae); Reconstrução das trilhas físicas de forrageamento em *Atta capiguara* Gonçalves 1944 (Hymenoptera: Formicidae) e Manutenção das trilhas físicas de forrageamento em *Atta capiguara* Gonçalves 1944 (Hymenoptera: Formicidae).

## **CAPÍTULO I – RITMO DIÁRIO DA ATIVIDADE FORRAGEIRA DE *Atta capiguara* GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM FUNÇÃO DAS ESTAÇÕES SECA E ÚMIDA**

---

**Journal Applied Entomology**

### **Resumo**

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* (saúvas) apresentam uma sequência rítmica de forrageamento que se repete dia a dia durante semanas ou meses. Entretanto, o ritmo de forrageamento pode ser alterado repentinamente, de tal modo que as operárias que tenham forrageado por meses durante o dia podem começar a fazê-lo durante a noite. O objetivo deste estudo foi avaliar o ritmo forrageiro em colônias de *Atta capiguara* em função das estações seca e úmida. Duas colônias foram monitoradas pelo período de 24 horas consecutivas a cada 15 dias durante 12 meses em 2011/2012, em uma área de pastagem, da Fazenda Santana, localizada nas proximidades da FCA/UNESP, Botucatu, SP. Contou-se o número de formigas saindo e voltando do ninho com carga e sem carga durante 10 minutos a cada hora e registrou-se a temperatura e umidade relativa do ar no mesmo instante das contagens do ritmo forrageiro. As colônias apresentaram duas jornadas diárias de forrageamento, uma diurna e outra noturna. Na estação seca as operárias de ambas as colônias iniciavam a atividade forrageira mais cedo em relação à estação úmida, e cessavam a atividade de forrageamento nas horas mais quentes do dia. Na estação úmida a atividade forrageira foi mais intensa pela manhã comparada com a estação seca e o forrageamento noturno, algumas vezes, se estendia até 21 a 23 horas. Na estação úmida o forrageamento das formigas com carga foi mais intenso. O modelo estatístico foi significativo entre a temperatura e a atividade das formigas. O pico máximo de forrageamento ocorreu em temperaturas de 20 a 25°C e umidade relativa do ar entre 75 a 80%. Embora os resultados obtidos indiquem que os parâmetros avaliados interferiram no forrageamento de *A. capiguara*, sugere-se que além desses fatores outros parâmetros estariam influenciando no ritmo forrageiro, como por exemplo, o número total de trilhas ativas ou necessidades nutricionais da colônia. É possível também que essa espécie tenha um ritmo circadiano ligado à alternância de claro e escuro.

**Palavras Chave:** Ritmo forrageiro, formigas cortadeiras, parâmetros meteorológicos.

## DAILY RHYTHM OF FORAGING ACTIVITY BY *Atta capiguara* GONCALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) IN THE DRY AND WET SEASONS

### Abstract

Leaf-cutting ants of the genus *Atta* (ants) present as a foraging feature a rhythmic sequence that repeats every day for weeks or months. However, the rhythm of foraging can be changed suddenly, so that the workers who have foraged for months during the day can begin to do so overnight. This study aimed to evaluate the foraging pace in *Atta capiguara* colonies as a function of the dry and wet seasons. Two colonies were monitored for a period of 24 consecutive hours every 15 days for 12 months in 2011/2012, in a pasture at Santana Farm, located near FCA/UNESP, BOTUCATU, SP. We counted the number of ants leaving the nest and returning with and without a load for 10 minutes every hour and recorded the temperature and relative humidity at the same moment of the forage rhythm counts. Every 24 hours, the colonies showed two daytime foraging journeys and an additional nocturnal one. In the dry season the workers from both colonies initiated foraging earlier in relation to the wet season, and the foraging activity ceased in the hottest hours of the day. In the wet season foraging was more intense in the morning compared to the dry season and the night foraging sometimes stretched from 9 to 11pm. The wet season presented greater intensity of foraging ants with a load. The statistical model found significant correlation between the temperature and ant activity. The peak foraging occurred at temperatures from 20 to 25 ° C and relative humidity between 75 and 80%. Although the results indicate that the evaluated factors interfere with foraging by *A. capiguara*, it is suggested that other parameters were influencing the foraging rhythm, such as the total number of active trails or nutritional needs of the colony. It is also possible that species has a circadian rhythm linked to light-dark alternation.

**Key words:** forage rhythm, leaf cutting ants, meteorological parameters.

## Introdução

As formigas cortadeiras compreendem os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Formicidae, Myrmicinae, Attini), popularmente conhecidas como saúvas e quenquéns respectivamente. As saúvas são de grande importância para os agroecossistemas no Brasil, visto a diversidade de espécies dessas formigas. Das 15 diferentes espécies de *Atta* catalogadas, nove ocorrem no Brasil e cinco são citadas como de importância econômica, visto o prejuízo que causam na agropecuária (Forti e Boaretto 1997).

As saúvas apresentam como uma das características de forrageamento uma seqüência rítmica que em períodos curtos se repete dia a dia durante semanas ou meses, porém em períodos mais longos, percebe-se que os ritmos trocam repentinamente, de tal modo que as operárias que tenham forrageado por meses durante o dia pode começar a fazê-lo durante a noite e vice-versa (Lewis et al. 1974a; Cedenõ-Leon 1984).

As variações climáticas são consideradas determinantes para o ritmo de forrageamento em formigas cortadeiras, principalmente em climas subtropicais e temperados. Operárias dessas formigas forrageiam principalmente entre os 20 e 30°C de temperatura, diminuindo sua atividade acima ou abaixo desses valores (Hölldobler e Wilson 1990).

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 e 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 e Stradling 1986).

Em ambientes tropicais, onde a temperatura é relativamente constante ao longo do ano e a estacionalidade é definida principalmente por uma estação seca e outra chuvosa, os estudos revelam padrões pouco claros (Farji-Brener 1993).

O forrageamento noturno/diurno da formiga cortadeira *Atta laevigata* em uma savana tropical foi observado por Farji-Brener (1993), que verificou que a estacionalidade não determina mudanças nos ritmos de forrageamento dessa espécie de cortadeira, salvo como possível resposta a valores extremos que poderiam limitar suas atividades. O autor sugeriu que, em ambientes climaticamente estáveis, os fatores intrínsecos de cada colônia é que funcionam como os principais reguladores da atividade de forrageamento.

A atividade forrageira de *Atta cephalotes* em floresta tropical foi basicamente noturna (Lewis et al. 1974b). Outros estudos realizados com a formiga cortadeira *A. cephalotes* têm encontrado que o forrageamento noturno e diurno varia entre colônias e entre estações, sendo o forrageamento noturno predominante (Wetterer 1990).

Para as colônias de *A. cephalotes* e *A. colombica*, Rockwood (1975) verificou que as duas espécies forrageiam predominantemente durante a noite na estação seca, evitando as altas temperaturas durante o dia, e possuem padrão diurno de forrageamento durante a estação chuvosa. O autor observou também que a quantidade de material vegetal coletado pelas formigas mostrou grande variação sazonal e que o tipo de material cortado mudou drasticamente com as estações, diminuindo para número limitado de espécies de plantas durante a estação chuvosa.

Mintzer (1979) relatou que *Atta mexicana* forrageou durante o dia no inverno e primavera, mas tornou-se noturna no verão. A atividade forrageira de *Acromyrmex landolti fracticornis* diminuiu drasticamente no verão (Fowler 1981).

Padrões sazonais no forrageamento de *Atta sexdens* foram estudados por Fowler e Robinson (1979), que verificaram a ocorrência de mudanças sazonais nesses padrões, como, por exemplo, no número e comprimento das trilhas de forrageamento e, conseqüentemente, na área de forrageamento. Os meses com temperatura mais amena foram caracterizados por um baixo número de operárias e uma pequena área de forrageamento compostas por numerosas, porém curtas, trilhas de forrageamento. Já nos meses mais quentes o forrageamento foi caracterizado por poucas trilhas de grande comprimento. Os autores também observaram que ocorria uma diferença significativa entre a média do peso seco dos fragmentos vegetais coletados durante a estação chuvosa e a estação seca.

Na literatura há vários trabalhos que trazem informações a respeito do ritmo forrageiro em formigas cortadeiras, no entanto havia a necessidade de entender como ocorre esse ritmo forrageiro em *Atta capiguara*, que é uma espécie cortadeira de gramíneas a qual apresenta comportamento diferenciado de forrageamento.

Visando compreender alguns aspectos do forrageamento em *A. capiguara* o presente estudo investigou como ocorre o ritmo forrageiro nessa espécie nas estações seca e úmida.

## Material e Métodos

### Área experimental

O trabalho foi realizado na Fazenda Santana, localizada nas proximidades da Fazenda Experimental Lageado da UNESP, no município de Botucatu-SP, 22°50'46" S e 48°26'02" W.

Na Fazenda Santana predominam pastagens compostas principalmente por *Brachiaria* spp. e *Paspalum* spp, onde há ocorrência de ninhos de *A. capiguara*.

### Ritmo diário da atividade forrageira de *Atta capiguara* em campo em função das estações seca e úmida

Para a divisão das estações seca e úmida foi utilizado o trabalho de Tubelis et al. (1971), os quais determinaram as estações seca (maio a outubro) e úmida (novembro a abril) para a região de Botucatu,SP.

A fim de se determinar os picos de atividade forrageira exibida ao longo do tempo foi feito o registro do fluxo de forrageamento em duas colônias de *A. capiguara* com área externa de 34,31 e 8,4 m<sup>2</sup> de terra solta respectivamente.

Esta medição do fluxo de operárias foi feita em duas trilhas físicas de forrageamento em cada uma das colônias, por 24 horas consecutivas a cada 15 dias, durante um período de 12 meses em 2011/2012. As medidas de fluxo constaram da contagem do número de operárias que saíam e que voltavam ao ninho, com e sem carga vegetal. As medidas foram tomadas em intervalos de 1min durante 10 min a cada hora, constituindo 10 medidas repetidas para cada trilha por hora, conforme estipulado em prévias.

A fim de investigar com maior acurácia se o fluxo variava nas estações seca e úmida, fez-se a mensuração da temperatura e umidade do ar no mesmo momento da tomada dos dados de fluxo de forrageiras na trilha. Para tanto, foram instalados dataloggers da marca Testo/175 para a medição dos parâmetros climáticos. Após a elaboração da base de dados e utilizando o software R 2.9.0, foram realizadas as análises dos dados.

### Análise dos dados

O ritmo da atividade forrageira foi avaliado considerando-se os totais de formigas que saíam e entravam no ninho.

Para cada dia de contagem foi calculado para cada hora, a média por minuto e o número total de formigas ao longo das quatro trilhas dos dois ninhos.

Para estudar o efeito da hora do dia, temperatura do ar (variável contínua), umidade relativa (variável contínua), estação (fator de 2 níveis: seca e úmida) e a interação entre a hora do dia e a atividade das formigas (fluxo total por minuto = saída de formigas + entrada de formigas) foi aplicado um modelo linear generalizado com uma distribuição de erro residual de Quasi-Poisson para corrigir a superdispersão (Zuur et al. 2009). Para levar em conta a auto-correlação devido ao ritmo circadiano, foi modelado o ciclo diário introduzindo como variáveis auxiliares independentes  $H_{\cos} = \cos(2\pi \text{ Hora} / 24)$  e  $H_{\sin} = \sin(2\pi \text{ Hora}/24)$ , implementado pela Van Oudenhove et al. (2011).

A temperatura e a umidade foram introduzidas no modelo como polinômios de segundo grau. Para minimizar os efeitos de multicolinearidade, temperatura e umidade foram centradas em seus meios no modelo estatístico. A relação entre a atividade de forrageamento e temperatura do ar foi estudada com um modelo linear generalizado com distribuição residual Quasi-Poisson com temperatura inserido como um polinômio de segundo grau.

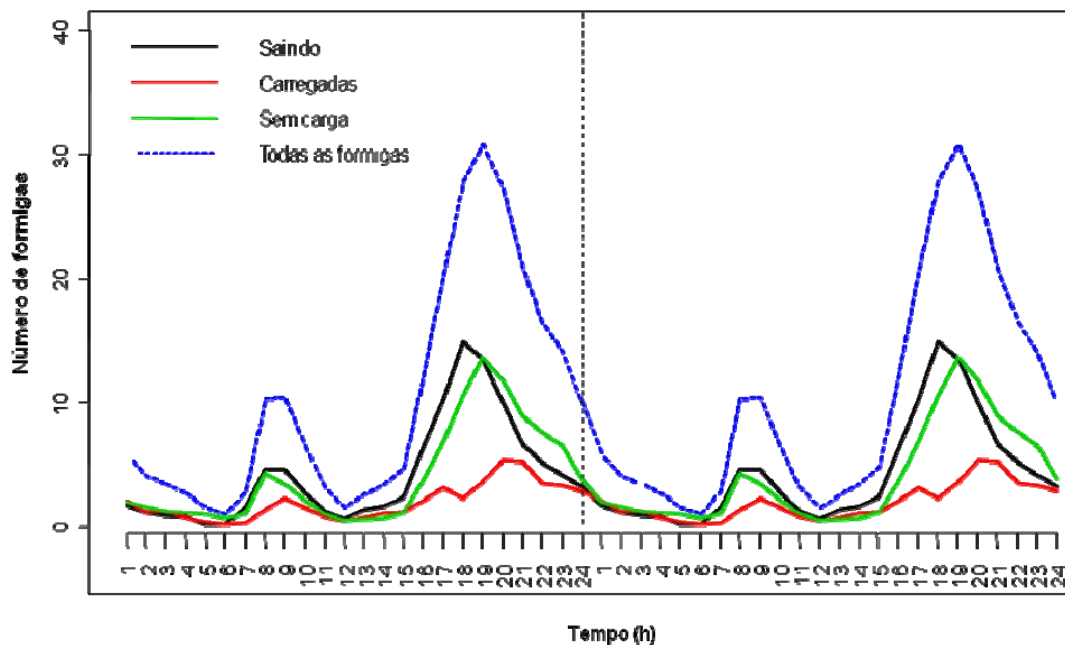
Para estimar o modelo de ajuste um pseudo- $R^2$  foi calculado usando os desvios do modelo final, em comparação com o modelo nulo (Pearce-Duvet et al. 2011). Para remover os efeitos não significativos foi feito um processo de simplificação passo a passo comparando os desvios dos modelos com um teste de F.

## Resultados

O ritmo diário de atividade forrageira de *A. capiguara*, nas duas colônias estudadas foi composto por duas jornadas diárias de forrageamento, uma diurna e outra noturna, mas apesar de serem observadas duas jornadas diárias na atividade forrageira dessa espécie, o período de maior atividade das colônias foi predominantemente noturno (Figura 1).

De modo geral a atividade forrageira diária iniciava pela manhã entre 7 e 8 horas até 11 horas, e a tarde entre 15 e 16 horas as formigas reiniciavam novamente o ritmo

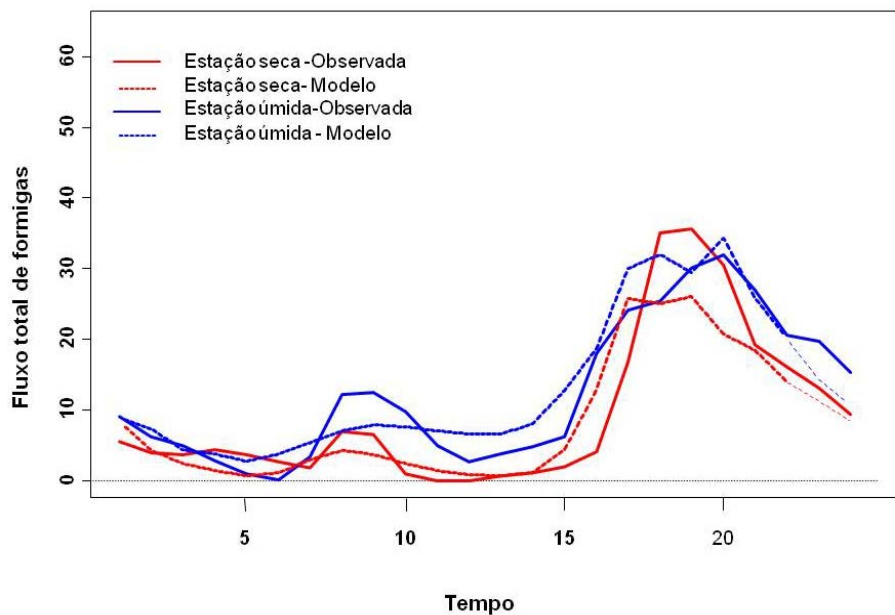
forrageiro e forrageavam até 4 ou 5 horas da manhã do dia seguinte. O pico de forrageamento mais intenso se dava entre 18 e 20 horas (Figura 1).



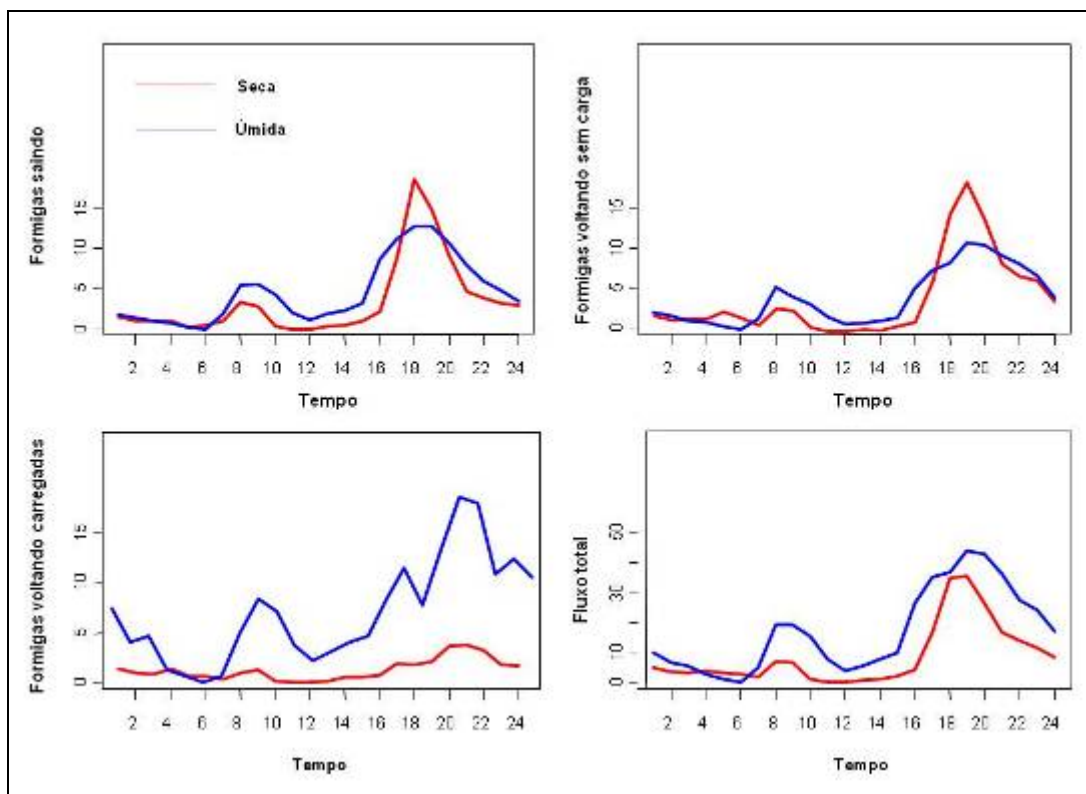
**Figura 1.** Ritmo diário de forrageamento da espécie *Atta capiguara* (número de formigas por minuto) em Botucatu, SP.

Na estação seca (maio a outubro), a atividade de forrageamento diminuía bastante nas horas mais quentes e a noite a atividade forrageira era mais intensa (Figura 2). Na estação úmida (novembro a abril), a atividade forrageira foi mais intensa pela manhã comparada com a estação seca e a tarde foi observada algumas vezes o início da atividade forrageira a partir das 14 horas e esta se estendia até 21 ou 23 horas. Houve variação diária (observada e modelada) do número de formigas por minuto nas trilhas de forrageamento de *A. capiguara* durante as estações seca e úmida (Figura 2).

Verificou-se que o número de formigas que saiam do ninho e as formigas que voltavam ao ninho sem carga foram em maior número no período de forrageamento noturno, tanto na estação seca como na estação úmida. Já o número de formigas que voltavam ao ninho com carga foi maior na estação úmida no período noturno (Figura 3).

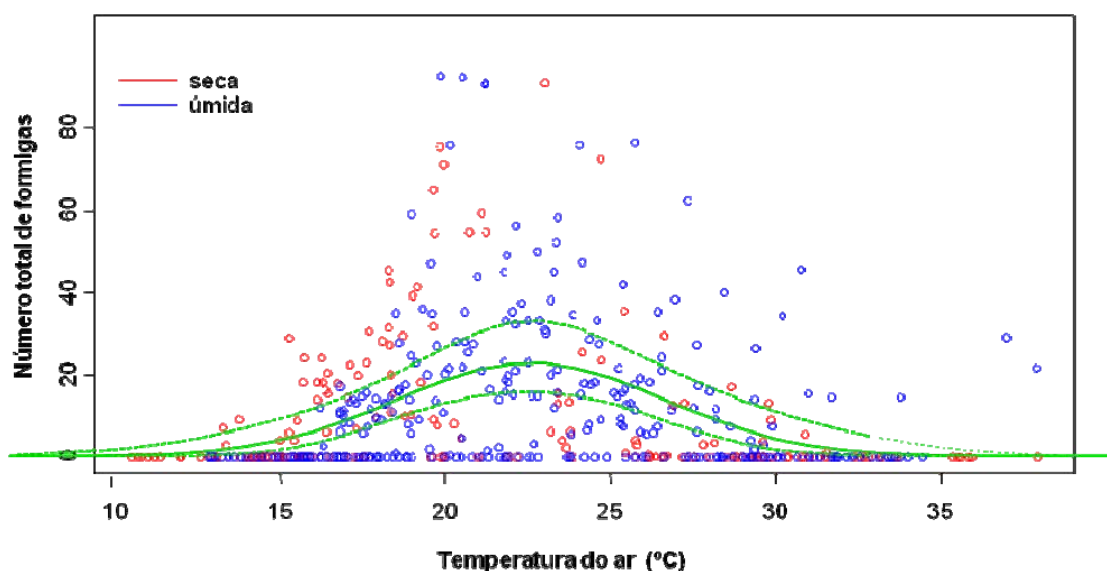


**Figura 2.** Variação diária (observada e modelada) do número de formigas por minuto nas trilhas de forrageamento de *Atta capiguara*, durante as estações seca e úmida. Botucatu, SP.

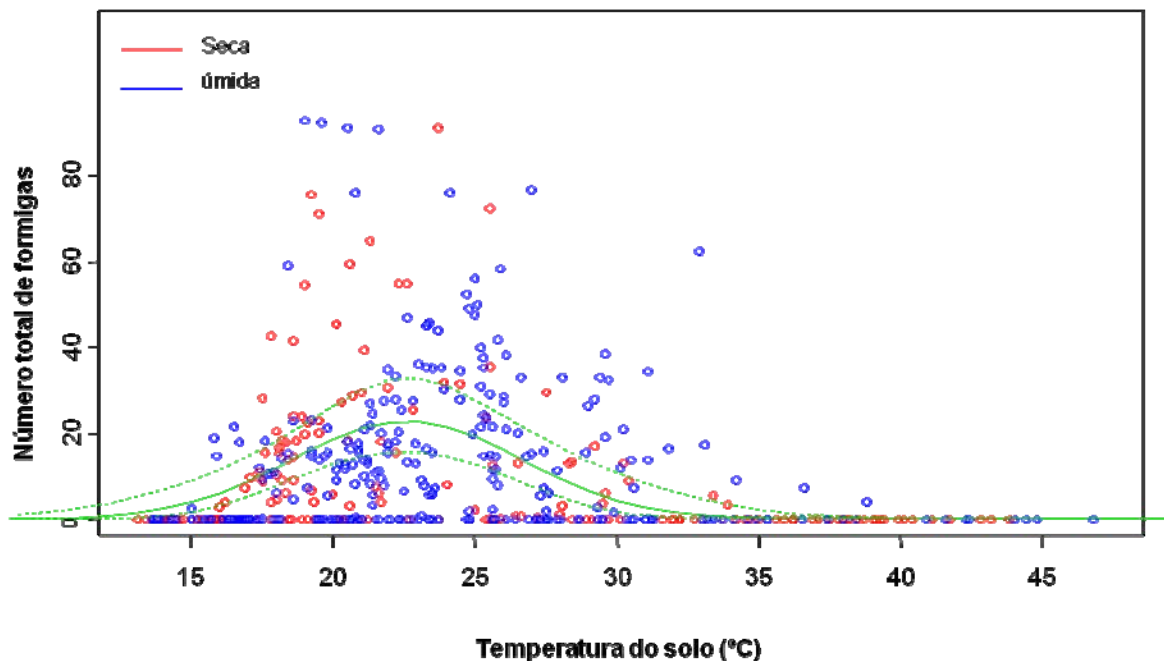


**Figura 3.** Número de operárias de *Atta capiguara* saindo, voltando ao ninho com carga, voltando ao ninho sem carga e fluxo total /minuto nas estações seca e úmida. Botucatu, SP.

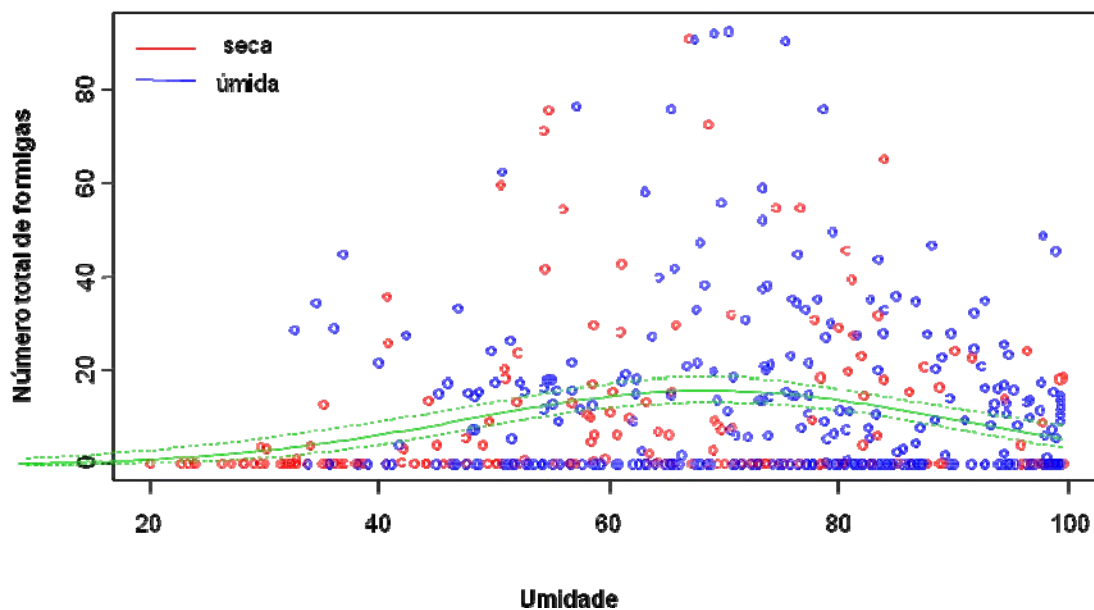
A atividade forrageira de *A. capiguara* foi mais intensa quando a temperatura do ar e do solo nas trilhas estavam entre 20 e 25°C respectivamente (Figuras 4 e 5) e umidade relativa do ar entre 60 e 80% (Figura 6). Em temperaturas acima de 30°C e abaixo de 15°C, a atividade forrageira diminuiu bastante. Quando a umidade estava abaixo de 40% diminuiu o fluxo de formigas nas trilhas.



**Figura 4.** Atividade forrageira de *Atta capiguara* em função da temperatura do ar (°C), durante as estações seca e úmida em Botucatu, SP.



**Figura 5.** Atividade forrageira de *Atta capiguara* em função da temperatura do solo (°C), durante as estações seca e úmida em Botucatu, SP.



**Figura 6.** Atividade forrageira de *Atta capiguara* em função da umidade do ar (%), durante as estações seca e úmida em Botucatu, SP.

Houve um efeito da temperatura sobre a atividade de formigas e uma interação significativa entre hora do dia e estação do ano, o que significa que o ritmo de atividade foi diferente entre a estação seca e úmida. Não houve efeito significativo da umidade sobre a atividade de formigas (Tabela 1).

**Tabela 1.** Análise da influência da hora do dia, temperatura do ar e umidade nas estações seca/ úmida sobre a atividade forrageira de *Atta capiguara*. Botucatu, SP.

Effect	Df	Resid. Df	F	P value
H <sub>cos</sub>	1	958	33.75	<0.001
H <sub>sin</sub>	1	957	111.62	<0.001
Temperatura <sup>2</sup>	1	956	7.02	<0.001
Temperatura	1	955	110.29	<0.001
Umidade <sup>2</sup>	1	954	1.54	0.215
Umidade	1	953	8.99	0.003
Estação	1	952	0.00	0.987
H <sub>cos</sub> : Estação	1	951	6.11	0.014
H <sub>sin</sub> : Estação	1	950	0.66	0.415

## Discussão

A espécie *A. capiguara* forrageou durante o dia e a noite neste estudo, sendo que a tarde e início da noite a atividade de forrageamento foi mais intensa. Foi observado na estação seca que a atividade de forrageamento cessou nas horas mais quentes do dia e a noite foi mais intensa. Já na estação úmida, o ritmo forrageiro diurno foi mais intenso e o noturno cessava antes, comparado com a estação seca. Para a mesma espécie Amante (1967) observou que a atividade de um saueiro passa por duas fases características: o período de inverno, durante a seca e o período de verão, nas águas. No entanto, o autor relata que em dias mais frios, a atividade diurna foi das 8 às 18 h e no período do verão passou a ser das 16 às 9 h da manhã.

Já em estudos realizados com a formiga cortadeira *A. cephalotes* foi observado que o forrageamento noturno e diurno varia entre colônias e entre estações, predominando o forrageamento noturno (Wetterer 1990; Lewis et al. 1974b).

A queda na atividade forrageira diurna nos meses mais quentes, observada no presente estudo, também foi constatada por Garcia (1997) para *A. sexdens rubropilosa*. A autora observou, ainda, que nesse período a atividade se concentra em orifícios localizados no monte de terra solta. Provavelmente, durante os períodos mais quentes, as formigas cortadeiras, concentrem sua atividade no interior do ninho escavando túneis e câmaras, já que com a temperatura mais alta a atividade forrageira seja dificultada e esse período mais quente pode ser uma ocasião para o aumento das estruturas internas da colônia.

Foi observado que *A. capiguara* possui um pico de forrageamento entre 18 e 20 horas, tanto na estação seca quanto na úmida, período de intenso tráfego nas trilhas, onde o fluxo de formigas que saiam do ninho em direção a fonte de alimento era intenso e também havia muitas formigas retornando ao ninho sem carga. Já para *A. sexdens rubropilosa* Schilindwein (1996) constatou que o pico de forrageamento dessa espécie no verão é por volta de 21 horas.

No gênero *Acromyrmex*, essa atividade forrageira das espécies *Acromyrmex crassispinus* e *Acromyrmex subterraneus subterraneus* ocorreu durante o dia e à noite, no entanto, em colônias menores de *A. subterraneus subterraneus*, a atividade forrageira foi somente noturna durante o verão e o inverno (Nickele 2013).

Para *Trachymyrmex fuscus*, espécie de um gênero intermediário entre os Attini primitivos e as formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*), na estação seca-fria, observou-se que os ninhos tinham picos de forrageamento nos horários de 8, 16 e 18 horas, com

exceção de um ninho que no mês de setembro teve forrageamento máximo as 4 e 6 horas da manhã. Na estação quente-úmida a atividade de forrageamento na nessa espécie teve picos as 6 e entre 18 e 22 horas (Moreira et al. 2007).

A atividade forrageira de *A. capiguara* também foi influenciada pela temperatura do ar, onde o fluxo de formigas nas trilhas era maior em temperaturas entre 20 e 25°. Amante (1972) também verificou que os picos de atividade de *A. capiguara* ocorreram na faixa de 25 a 30°C. No presente estudo foi observado que em temperaturas acima de 30°C o ritmo forrageiro diminuiu bastante e em temperaturas abaixo de 15°C a atividade forrageira além de diminuir foi mais lenta. Já em estudos realizados com *Atta sexdens* e *Atta mexicana* (F. Smith, 1858), ambas as espécies não forragearam em temperaturas abaixo de 10°C e 12°C, respectivamente (Fowler e Robinson 1979; Mintzer 1979).

Para o gênero *Acromyrmex*, em Viçosa, MG, Brasil, foi observado que *Acromyrmex subterraneus subterraneus* cessa a sua atividade de forrageamento em temperaturas abaixo de 14°C (Maciel et al. 1995). Já em Rio Negrinho, SC, Brasil, *Acromyrmex crassispinus* e *A. subterraneus subterraneus* não forragearam em temperaturas inferiores a 10°C e 11°C, respectivamente (Nickele 2013).

Observações realizadas por Moreira et al. (2007) para *Trachymyrmex fuscus* mostram que ocorreram variações nos padrões de atividades diárias no forrageamento das operárias dessa espécie. No entanto, os autores relataram que não foi observada uma relação direta dessa atividade com as variações de temperatura e umidade relativa do ar, ou seja, a variável número de operárias forrageando não apresentou correlação significativa com esses fatores. Já Araujo et al. (2002) verificaram, para a mesma espécie, uma diminuição na atividade forrageadora das colônias com o aumento da temperatura.

Para *A. capiguara*, apesar do modelo indicar maior significância para a temperatura, a umidade também teve efeito sobre o fluxo de formigas nas trilhas. Foi observado que a atividade forrageira aumenta quando a umidade ultrapassa 40%, sendo mais intensa quando a umidade está entre 75 e 80%. Porém, na estação úmida, principalmente nos meses de janeiro e fevereiro, quando havia chuva fina o fluxo de formigas nas trilhas diminuía, mas não cessava, somente quando a chuva se intensificava e que elas cessavam totalmente a atividade de forrageamento. Provavelmente esse comportamento se deve ao fato de que na estação úmida a oferta de substrato vegetal é maior em função das chuvas, que proporcionam melhor desenvolvimento das pastagens, pois como observado por Rockwood (1975) e Shepherd (1985) a atividade forrageira

também pode aumentar na estação úmida em função da maior disponibilidade de folhas jovens. É também nesse período que as folhas são mais nutritivas e apresentam menor concentração de compostos secundários (Hubbell 1994).

Na estação úmida, também foi observado um número maior de formigas retornando ao ninho com carga e estas movimentavam-se vagarosamente na trilha. Esse fato também ocorreu quando houve diminuição de temperatura. Operárias com carga movem-se mais lentamente em relação a operárias sem carga (Lighton et al. 1987; Burd 1996; Burd et al. 2002).

Para *A. cephalotes*, Burd e Aranwela (2003) verificaram que operárias que saiam para forragear e que retornavam ao ninho com carga eram mais lentas em trilhas com altas concentrações de indivíduos, devido não somente ao peso da carga, mas também às colisões frontais entre operárias nas trilhas.

A atividade ritmada em colônias de formigas pode representar um fenômeno integrativo o qual deve influenciar comportamentos subseqüentes de indivíduos, permitindo maximizar sua própria inatividade com base na eficiência ergonômica colonial (Hölldobler e Wilson 1990). Ao sincronizar a atividade de muitos indivíduos as informações circulam rapidamente, com maior precisão, maximizando a inatividade e conseqüentemente a conservação de energia (Hölldobler e Wilson 1990).

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 e a qualidade nutricional das plantas que servirão de substrato ao fungo simbiote (Fowler 1979).

Embora os resultados indiquem que o modelo linear generalizado foi significativo, sugere-se que além dos fatores climáticos, outros fatores estão influenciando a variável resposta, como por exemplo, o número total de trilhas ativas num mesmo momento ou necessidades nutricionais da colônia. É possível também que essa espécie tenha um ritmo circadiano ligado à alternância de claridade e obscuridade. Lewis et al. (1974a), sustentaram que os ritmos de forrageamento não pareciam depender de fatores microambientais como temperatura e luz, ou seja, as trocas da periodicidade deveriam depender de uma interação completa entre o ciclo reprodutivo dentro do ninho, a qualidade e quantidade de alimento e a disponibilidade necessária das forrageiras durante diferentes fases do ciclo.

Este estudo demonstrou que na estação seca (maio a outubro) o forrageamento é predominantemente noturno, assim se a aplicação de iscas formicidas for realizada pela manhã, aumentariam as chances de outros animais carregarem as iscas e poderia reduzir o carregamento por *A. capiguara*, resultando em menor eficiência de controle.

## Referências

Amante E. 1967. Saúva tira boi da pastagem. Coopercotia 23: 38-40.

Amante E. Influência de alguns fatores microclimáticos sobre a formiga saúva *Atta laevigata* (F. Smith, 1858), *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908, *Atta bisphaerica* Forel, 1908, e *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae), em formigueiros localizados no estado de São Paulo. São Paulo, 1972. 175p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

Araujo MS, Della Lucia TMC, Mayhé-Nunes AJ, 2002. Caracterização de ninhos e atividade forrageadora de *Trachymyrmex fuscus* Emery (Hymenoptera: Formicidae): em plantio de eucalipto. Revista Brasileira Zoologia 19, 419-427.

Burd M, 1996. Foraging performance by *Atta colombica*, a leaf-cutting ant. The American Naturalist 148, 596 – 612.

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

Burd M, Aranwela N, 2003. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. Insectes Sociaux, 50, 3-8.

Cedenõ-Leon A. 1984. Los bachacos: aspectos de su ecología. Venezuela: Fondo Editorial, 71p.

Farji Brener AG, 1993. Influencia de la estacionalidad sobre los ritmos forrageros de *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae) em uma sabana tropical. Revista de Biología Tropical, San José, 41, 897-899.

Forti LC, Boaretto MAC, 1997. Formigas cortadeiras: biologia, ecologia, danos e controle. Botucatu, Departamento de Defesa Fitossanitária, Universidade Estadual Paulista, 61p.

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

Fowler HG, Robinson SW, 1979. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste and efficiency. Economic Entomology, 4, 239-247.

Fowler HG, 1981. Subtropical seasonality and the foraging activity of a grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Formicidae: Attini). *Ciência e Cultura*, 33, 252-257.

Garcia IP. Atividade forrageira da saúva *Atta sexdens* L., 1758 (Hymenoptera: Formicidae) em *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden e em Mata Secundária. Botucatu, 1997. 136p. Tese (Doutorado em Agronomia/Área de Agricultura) – Faculdades de Ciências Agronômicas de Botucatu. Universidade Estadual Paulista.

Hubbell SP, 1994. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. *Monographs in population biology*, 32.

Hölldobler B, Wilson EO, 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Lewis T, Pollard GV, Dibley GC, 1974a. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology*, 43, 129–141.

Lewis T, Pollard GV, Dibley GC, 1974b. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf cutting-ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology*, 43, 143-154.

Lighton JRB, Bartholomew GA, Feener DHJ, 1987. Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf cutting ant *Atta colombica*, Guer. *Physiological Zoology*, 60, 524-537.

Maciel MAF, Della Lucia TMC, Araújo MS, Oliveira MA, 1995. Ritmo diário de atividade forrageadora da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel. *Anais Sociedade Entomológica Brasileira*, 24, 371-378.

Moreira AA, Bueno FC, Oliveira CG, Diniz EA, Garcez DL, Campos MCG, Kato LM, Bueno OC, 2007. Foraging activity of *Trachymyrmex fuscus* (Hymenoptera: Formicidae) in a degraded area. *Sociobiology*, 50, 409-417.

Mintzer A, 1979. Colony founding and pleometrosis in *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae). *Pan-Pacific Entomology*, 55, 81-89.

Nickele MA, 2013. Dinâmica populacional e ecologia do forrageamento de *Acromyrmex* Mayr, 1865 (Hymenoptera: Formicidae). Paraná, 2013. 151p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Entomologia) – Universidade Federal do Paraná.

Pearce-Duvet JMC, Elemans CPH, Feener DH, 2011. Walking the line: search behavior and foraging success in ant species. *Behavioral Ecology*, 22, 501-509.

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

Porter SD, Tschinkel WR, 1993. Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32, 321–329.

Powell RJ, Stradling DJ, 1986. Factors influencing the growth of *Attamyces bromatificus*, a symbiont of attine ants. Transactions of the British Mycological Society, 87, 205–213

Rockwood LL, 1975. The effects of seasonality on foraging of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. Biotropica, 7, 176–193.

Shepherd JD, 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. Biotropica, 17, 245–252.

Schilindwein MN. Comportamento de forrageio de *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908) (Hymenoptera: Formicidae) utilizando métodos de manipulação de recursos e observações diretas, no campo. Rio Claro, 1996. 107p. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas/Área de Zoologia) – Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista.

Tubelis A, Nascimento FJL, Foloni LL. 1971. Parâmetros climáticos de Botucatu-precipitação e temperatura do ar. FCMBB, Botucatu, Brasil, 25 p.

Van Oudenhove L, Billoir E, Boulay R, Bernstein C, Cerdá X, 2011. Temperature limits trail following behaviour through pheromone decay in ants. Naturwissenschaften, 98, 1009-1017.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM, 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer.

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

## CAPÍTULO II – DISTRIBUIÇÃO E UTILIZAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DAS TRILHAS FÍSICAS EM *Atta capiguara* GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

---

Sociobiology

### Resumo

O sistema de forrageamento em *Atta* está baseado na construção e manutenção de longas trilhas físicas. A maneira como as trilhas físicas são construídas reflete as características do ambiente, enquanto o modo como são utilizadas reflete estratégias individuais e coletivas integradas durante o processo de forrageamento. O objetivo do presente estudo foi investigar a variação temporal e espacial da rede de trilhas físicas de forrageamento em *Atta capiguara*, avaliando como as alterações da rede de forrageamento ocorrem ao longo do tempo. Foram demarcados dois ninhos adultos de *A. capiguara* em área de pastagem, na Fazenda Santana, localizada no município de Botucatu, SP. Cada ninho foi vistoriado a intervalos de aproximadamente 15 dias, no período de novembro de 2011 a novembro de 2012. A cada coleta de dados, foi registrado o número de olheiros ativos, bem como suas respectivas trilhas físicas. Cada orifício e o final de cada trilha foram marcados e numerados; para cada ponto foram tomadas duas medidas em linha reta em relação a pontos já previamente marcados, para a elaboração dos mapas em computação gráfica, representando o ninho. Os orifícios e suas respectivas trilhas físicas foram avaliados a cada coleta classificando-se cada orifício já previamente registrado como: ativo (com atividade forrageadora de formigas); inativo (sem atividade forrageadora de formigas); e fechado (quando a abertura do orifício não era mais localizada). Com base nos mapas plotados e na frequência acumulada, observou-se um aumento no número de orifícios ao longo do tempo. As observações realizadas sugerem que a construção dos mesmos e conseqüentemente, dos túneis subterrâneos, é uma tarefa contínua e progressiva, onde orifícios já existentes deixam de ser utilizados e são abertos novos. Foi observado um aumento na distância dos orifícios e trilhas em relação ao ninho e que novos setores passam a ser explorados ao longo do tempo levando a um aumento da extensão territorial da área de forrageamento.

**Palavras Chaves:** atividade forrageira, manutenção, território de forrageamento, mapeamento.

**DISTRIBUTION AND USE SPACE-TEMPORAL OF PHYSICAL TRAILS IN *Atta capiguara* GONCALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

**Abstract**

The foraging system in *Atta* is based on building and maintaining long physical paths. The manner in which physical paths are constructed reflects the environmental characteristics, while the mode of their use reflects individual and collective strategies integrated during foraging. This study aimed to investigate the temporal and spatial variation of physical foraging trail networks constructed by *Atta capiguara*, assessing how foraging network changes occur over time. Two mature nests of *A. capiguara* were demarcated in a pasture at Santana Farm, located in Botucatu, SP. Each nest was inspected at intervals of approximately 15 days, from November 2011 to October 2012. Each data collection, the number of active scouts as well as their physical trails were recorded. Each hole and the end of each trail were marked and numbered; for each point, two measures were taken in a straight line in relation to points previously marked, for the preparation of maps in computer graphs, representing the nest. Holes and their physical trails were evaluated in every collection to classify each hole previously registered as active (with foraging activity of ants), inactive (no foraging activity of ants), or closed (when the opening of the hole was not located). The plotted cumulative frequency maps reveal an increase in the number of holes over time. These observations further suggest that the construction of such underground tunnels, therefore, is a continuous and progressive task, where existing holes are no longer used and new ones are opened. An increase in the distance of the orifices and paths relative to the nest and it was observed that new sectors are being explored over time. Consequently there is a substantial increase in territorial extent of foraging area.

Key words: foraging, maintenance, foraging territory, mapping.

## Introdução

As formigas cortadeiras exibem uma grande diversidade de estratégias de forrageamento que promovem o aumento na eficiência da busca de substrato. Durante o forrageamento, os componentes individuais e sociais interagem para determinar o carregamento desse substrato para a colônia, visando seu máximo rendimento reprodutivo (Roces & Hölldobler, 1994). No entanto, a distinção entre as ações individuais e coletivas é difícil, devido ao alto grau de integração social da colônia durante a atividade de forrageamento (Traniello, 1989).

Através da modelagem de tais atividades coletivas auto-organizáveis é possível entender os mecanismos que contribuem para a emergência de estruturas complexas tais como, as redes de trilhas de forrageamento ou a emergência de processos complexos como a divisão de trabalho nesses insetos.

O sistema de forrageamento em *Atta* está baseado na construção e manutenção de longas trilhas físicas. Essas trilhas raramente ultrapassam 20m de comprimento, com 3-5 cm de largura (Mariconi et al., 1963), sendo que a atividade forrageira nas trilhas é mais intensa entre 20 e 25°C para a maioria das espécies (Amante, 1972). Depois de construídas, essas trilhas persistem por períodos de até oito meses sem a observação de rebrota da vegetação, mesmo quando cessa a atividade de forrageamento (Rockwood & Hubbell, 1987).

As trilhas de forrageamento de formigas é um exemplo notável de redes de transporte. Essas redes são ativamente construídas pelas operárias através da modificação do ambiente. Como verdadeiras engenheiras do ecossistema (Cuddington et al., 2007), as operárias são hábeis em modificar o ambiente (Lavelle et al., 1997; Jouquet et al., 2006), construindo conspícuas trilhas físicas que conduzem os indivíduos responsáveis pela coleta de alimento da colônia diretamente ao local onde o recurso se encontra (Kost et al., 2005).

O uso de uma rede de trilhas físicas constitui um importante mecanismo facilitador do encontro de recursos (Shepherd, 1982; Hölldobler & Wilson, 1990) e podem ser considerados como uma “memória física” da localização de recursos (Wirth et al., 2003). Além disso, o deslocamento através das trilhas físicas resulta em um aumento na velocidade de forrageamento de 4 a 10 vezes quando comparada à velocidade de deslocamento em superfície sem trilha física (Rockwood & Hubbell, 1987).

As redes de trilhas constituem, portanto, um mecanismo que visa compartilhar e reunir informações sobre a distribuição de recursos, tendo grande relevância para o sucesso da colônia. A investigação de sua modificação, persistência e forma de utilização ao longo do tempo permite avaliar como ocorre a exploração da vegetação circundante ao ninho.

A principal função das trilhas de forrageamento é, portanto, conduzir o contingente de operárias forrageiras até a fonte de recurso localizada e garantir o rápido retorno das mesmas ao ninho (Shepherd, 1982; Fowler & Stiles, 1980). A partir do ninho, localizado centralmente a rede, formigas buscam pelo alimento através de uma rede de trilhas que se irradia até as fontes de recurso próximas (Buhl et al., 2009).

As redes de trilhas apresentam tipicamente uma forma dendrítica (Hölldobler e Möglich, 1980; Hölldobler & Wilson, 1990), mas variam entre as espécies com relação a sua persistência ao longo do tempo, bem como quanto aos mecanismos aplicados para sua construção.

Também se atribui à rede de trilhas a função de redução da agressividade entre colônias vizinhas, cujas áreas de busca por recurso se sobrepõem (Vilela & Howse, 1986; Farji-Brener & Sierra, 1993). A rede de trilhas pode ser entendida como o território a ser defendido, reduzindo assim a probabilidade de encontros agonísticos entre membros de colônias vizinhas (Wirth et al., 2003). Ressalta-se que para formigas cortadeiras, esta hipótese ainda não foi devidamente confirmada.

A maneira como as trilhas físicas são construídas reflete as características do ambiente (Carrol & Janzen, 1973), enquanto a maneira como são utilizadas reflete estratégias individuais e coletivas integradas durante o processo de forrageamento. A presença de uma porção delimitada no espaço (trilha física) faz com que as operárias encontrem-se concentradas, permitindo a ocorrência de interações locais e a troca de informações entre os indivíduos, o que coaduna a aplicação do conceito de sistemas auto-organizáveis ao forrageamento em formigas (Bonabeau et al., 1997).

Registros na literatura conferiam a construção e manutenção da rede de trilhas físicas grande importância como sendo um grande dreno energético para a colônia (Lugo et al., 1973; Shepherd, 1982). No entanto, Howard (2001) investigou os custos da construção e manutenção de trilhas físicas para *Atta colombica* e verificou que o gasto energético investido nessa atividade era pequeno se comparado a taxa de forrageio obtida e o tamanho da força operária da colônia, o que sugere que tais custos não restringem a construção da rede de trilha.

A combinação de trilhas longas principais conectadas a trilhas curtas, como é observado para formigas cortadeiras, permite o fluxo de milhares de indivíduos saindo e retornando ao ninho com o material coletado (Fowler et al., 1986; Vasconcelos, 1990). Assim, parte da eficiência do forrageamento é dependente da estrutura da rede física de forrageamento. Entretanto, a utilização em escala temporal e espacial da rede de trilhas ainda é pouco investigada, especialmente para espécies cortadeiras de gramíneas, apesar de seu status praga, são poucos os estudos sobre os diferentes aspectos relacionados à sua biologia, ecologia e comportamento.

Visando compreender alguns aspectos do forrageamento em *Atta capiguara*, o presente estudo investigou a variação temporal e espacial da rede de trilhas físicas de forrageamento. Foram obtidos dados referentes à distribuição dos olheiros e das trilhas físicas ao redor do ninho, permitindo verificar como é a utilização dessa rede e se existe variação da mesma ao longo do tempo.

## **Material e Métodos**

O experimento foi realizado em área de pastagem, na Fazenda Santana, localizada no município de Botucatu – SP (225309 S; 482642W). A coleta de dados foi realizada em uma área de pastagem com predominância de *Paspalum notatum* (grama batatais) e com manchas de *Brachiaria* sp. Os dados foram coletados no período de novembro de 2011 e novembro de 2012.

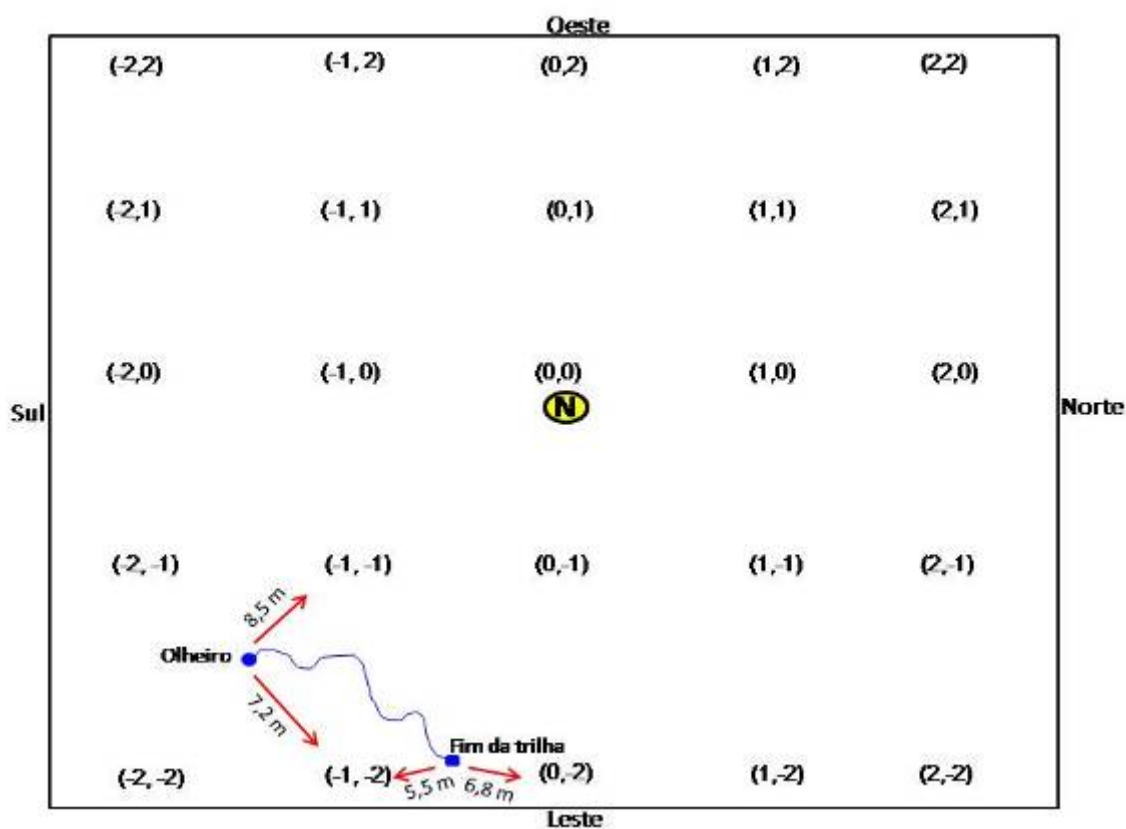
Foram selecionados dois ninhos de *A. capiguara* com área de terra solta distinta (34,31 m<sup>2</sup> e 8,4 m<sup>2</sup>). A área de terra solta dos ninhos foi mensurada, multiplicando-se o maior comprimento e a maior largura. Para o mapeamento das atividades de forrageamento inicialmente foi feito uma grade de 40x40m, deixando o centro do ninho no meio da grade e a cada 10 metros foi colocada uma estaca (Figura 1).

Foram utilizadas duas trenas para achar o primeiro ângulo da grade. A primeira trena foi colocada no centro do ninho e a segunda trena na última estaca da linha reta. Mediu-se 28,28 metros com a primeira trena e 20 metros com a segunda trena. No ponto onde as duas extremidades das trenas se encontravam foi delimitado o primeiro ângulo da grade. Nesse ponto, foi colocada uma estaca. A mesma operação foi realizada para achar o segundo, terceiro e quarto ângulos da grade. As estacas foram etiquetadas com caneta

marcador. A coordenada (0,0) foi marcada na estaca em cima do ninho, caso precisasse estender a grade ao longo do experimento.

Em cada coleta de dados foi identificado a posição dos novos pontos (novo olheiro, fim de trilha, etc.), medindo a distância do ponto até as duas estacas mais próximas. Ex: novo olheiro (-1,-1): 8,5m; (-1,-2): 7,2m e fim da trilha (-1,-2): 5,5m e (0,-2): 6,8 m (Figura 1). Para a elaboração posterior de um mapa representando o ninho seus olheiros e suas respectivas trilhas e assim sua evolução ao longo do tempo, classificando-se cada olheiro já previamente registrado como: ativo (com atividade forrageadora de formigas); inativo (sem atividade forrageadora de formigas); e fechado (quando a abertura do olheiro não era mais localizada).

Cada ninho foi vistoriado em intervalos de 15 dias, entre o período de novembro de 2011 e novembro de 2012. As observações foram realizadas sempre no final da tarde.



**Figura 1.** Esquema da grade utilizada para o mapeamento dos olheiros e trilhas físicas de forrageamento de *Atta capiguara* em relação aos ninhos. Botucatu, SP.

Para confirmar se a trilha pertencia realmente ao ninho marcado, foi adaptada a metodologia desenvolvida por Fowler et al. (1993), na qual canutilhos de acrílico de várias

cores, com aproximadamente 0,7cm, foram imersos em solução de água e melão de cana água e (3:1; v/v) e em seguida impregnados com pó de folha de cana sendo distribuídos nas proximidades da borda das trilhas, uma cor para cada trilha. Decorrido um período de 24 horas, observou-se a devolução dos mesmos sobre o monte de terra solta dos ninhos marcados, confirmando-se as trilhas como pertencentes ao ninho.

Após cada visita a campo, os dados sobre o status dos olheiros e das trilhas físicas, direção e distância dos olheiros e comprimento e direção das trilhas foram inseridos em um mapa, permitindo a reprodução em escala da rede de trilhas de cada ninho.

Os mapas foram elaborados utilizando o software CorelDraw X3, colocando-se o ninho nas coordenadas (0,0) e considerando-se o norte geográfico, conforme Figura 1.

### **Análise dos dados**

Para medir e caracterizar o esforço de forrageamento ao redor dos ninhos, uma base de dados foi construída a partir dos mapas, constituindo informações a respeito: Data de observação; ninho; status dos olheiros; posição dos mesmos em relação ao eixo X e em relação ao eixo Y; número de trilhas físicas ativas para o respectivo olheiro; comprimento total das trilhas físicas ativas registradas para o respectivo olheiro; número da estaca correspondente ao final da trilha; posição da estaca final da trilha em relação aos eixos X e Y. Na ocorrência de mais de uma trilha física, os três últimos itens foram registrados para cada trilha separadamente.

A cada novo registro em campo, os dados anteriormente registrados eram novamente computados na base de dados, indicando as observações relativas ao status dos olheiros e trilhas físicas.

Após a elaboração da base de dados e utilizando o software R 2.9.0, foram realizadas as análises descritivas dos dados.

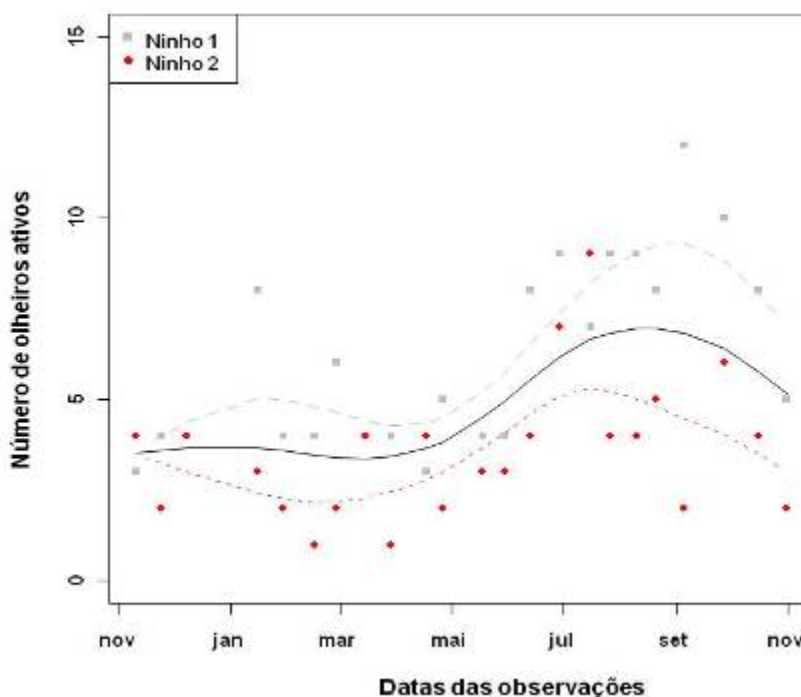
A distância dos olheiros para o ninho e o comprimento das trilhas físicas durante a estação seca e úmida foram comparados com um teste de Kolmogorov-Smirnov (probabilidade associada nas colunas KS), e as diferenças entre a distância dos olheiros em relação ao ninho e o comprimento de trilhas físicas nas estações seca e úmida foram testados com uma análise Kruskal-Wallis de variância com  $\alpha = 0,05$ .

## Resultados

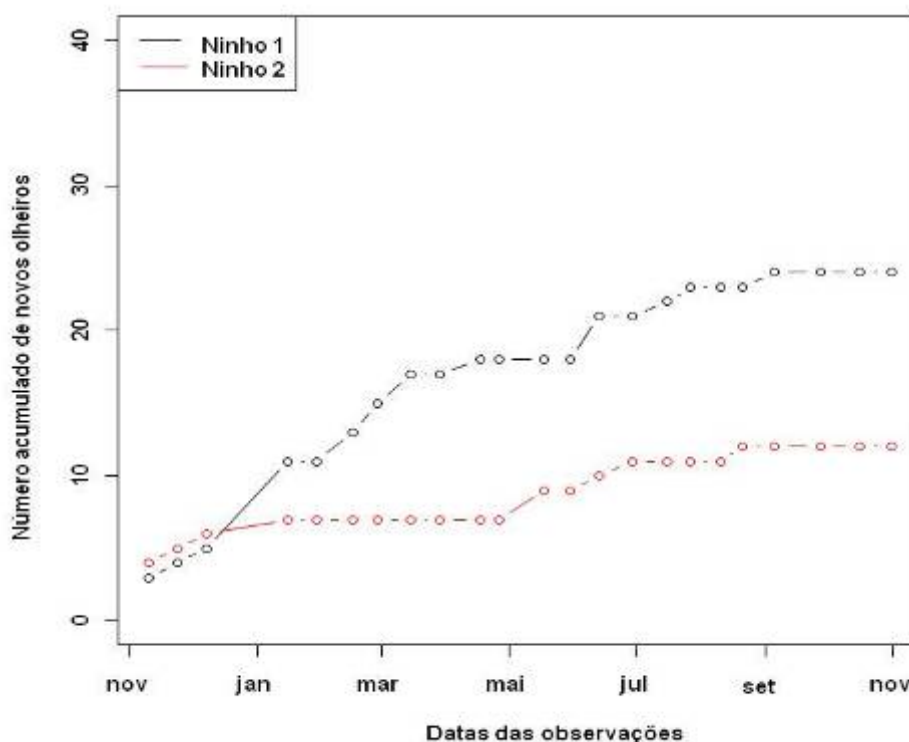
Os dois ninhos de *A. capiguara* estudados apresentaram um total de 36 olheiros ao final de 12 meses de acompanhamento da formação da rede de forrageamento, sendo 24 para o ninho 1 e 12 para o ninho 2.

O número de olheiros ativos aumentou ao longo do período de observação nos dois ninhos (Figura 2), sendo tal aumento relacionado, principalmente, à abertura de novos olheiros (Figura 3).

O aumento do número de olheiros ativos em geral evidencia o crescimento da rede de forrageamento e, conseqüentemente há um aumento da extensão territorial da área de forrageamento e da atividade de coleta, proporcionando o crescimento do ninho, fato esse observado também através dos mapas da rede de forrageamento elaborados para o primeiro dia e último dia de coleta (Anexo).



**Figura 2.** Número de olheiros ativos ao longo do tempo para os ninhos de *Atta capiguara* em Botucatu, SP.

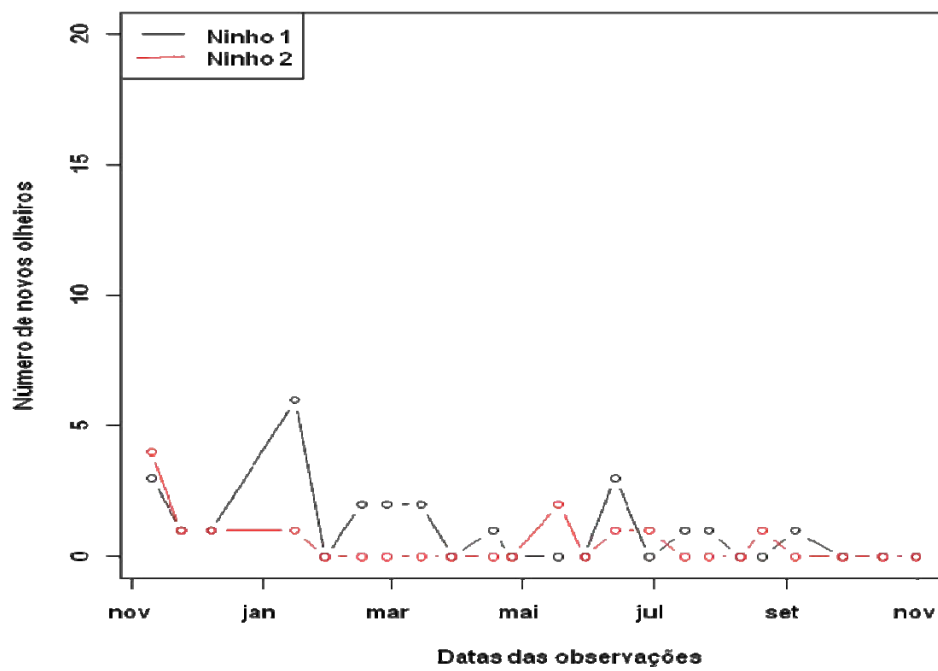


**Figura 3.** Número acumulado de novos olheiros ao longo do tempo para os ninhos de *Atta capiguara* em Botucatu, SP.

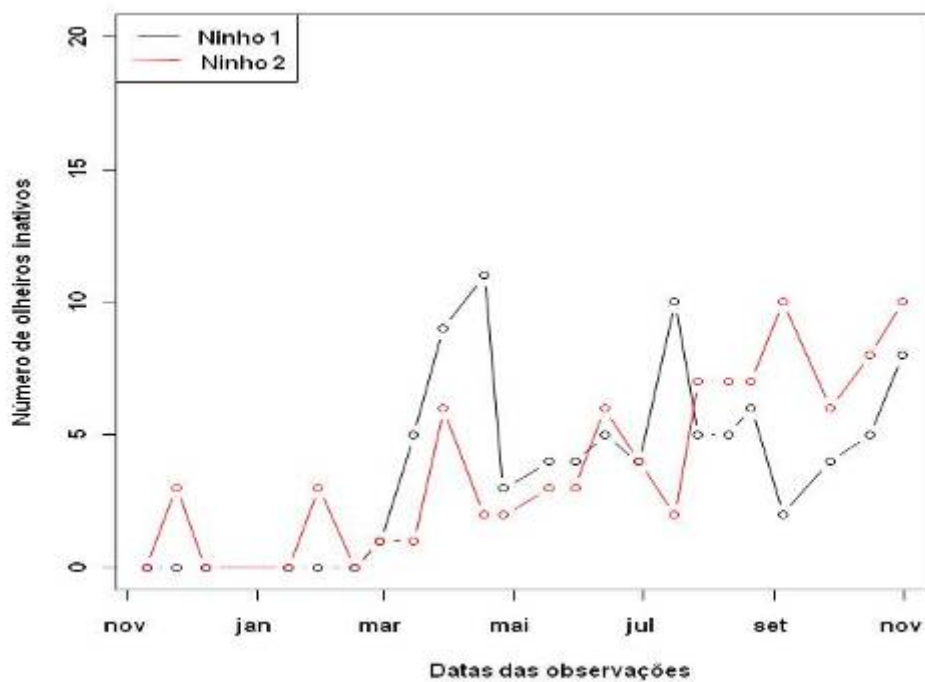
Durante a estação úmida (dezembro/janeiro/fevereiro), houve um aumento mais acentuado do número de olheiros novos no ninho 1 (Figura 4), evidenciando a ampliação do território de forrageamento durante esse período, no qual os recursos vegetais passíveis de utilização pela colônia são mais abundantes. Porém nos meses de junho e julho também foi observado um aumento no número de olheiros novos em ambos os ninhos.

A rede de forrageamento se alterou em função da abertura de novos olheiros e da alteração da atividade exercida nos olheiros já existentes (inativos). Na estação seca, principalmente nos meses de abril e maio, aumentou o número de olheiros inativos, que embora permanecessem abertos, na maioria das vezes os mesmos não eram mais utilizados para o forrageamento (Figura 5). Em alguns olheiros inativos quanto ao forrageamento, observou-se a presença de operárias retirando partículas de solo, sugerindo a ampliação da rede subterrânea de túneis ou escavação de novas câmaras.

Tais resultados indicam que o aumento da rede de forrageamento ocorre de maneira diferente nos dois ninhos, havendo a abertura de novos olheiros durante a estação úmida e a reativação de olheiros antigos durante a estação seca.

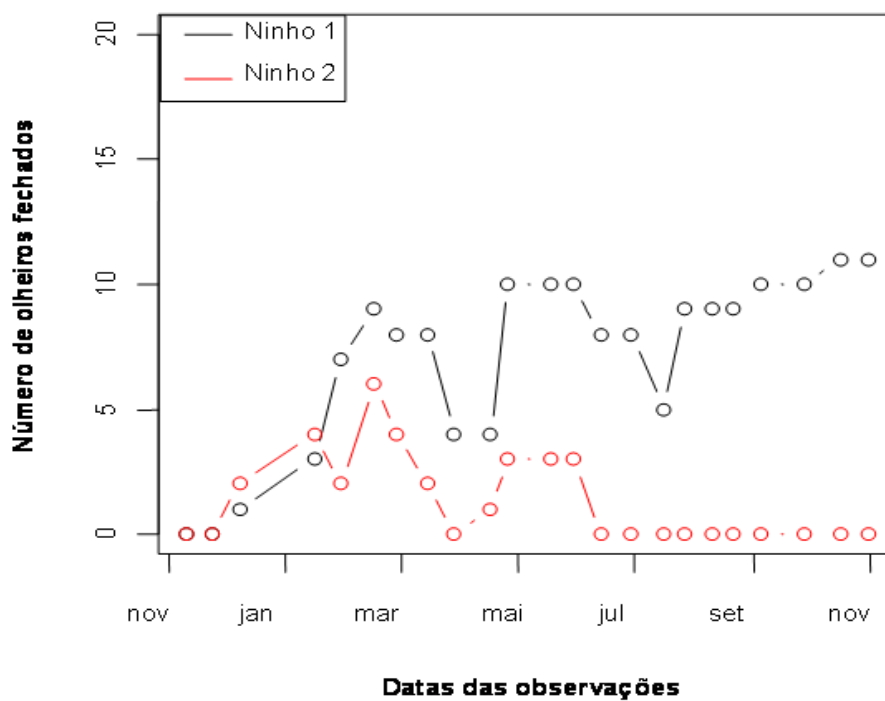


**Figura 4.** Número de olheiros novos ao longo do tempo para os ninhos de *Atta capiguara* em Botucatu, SP.



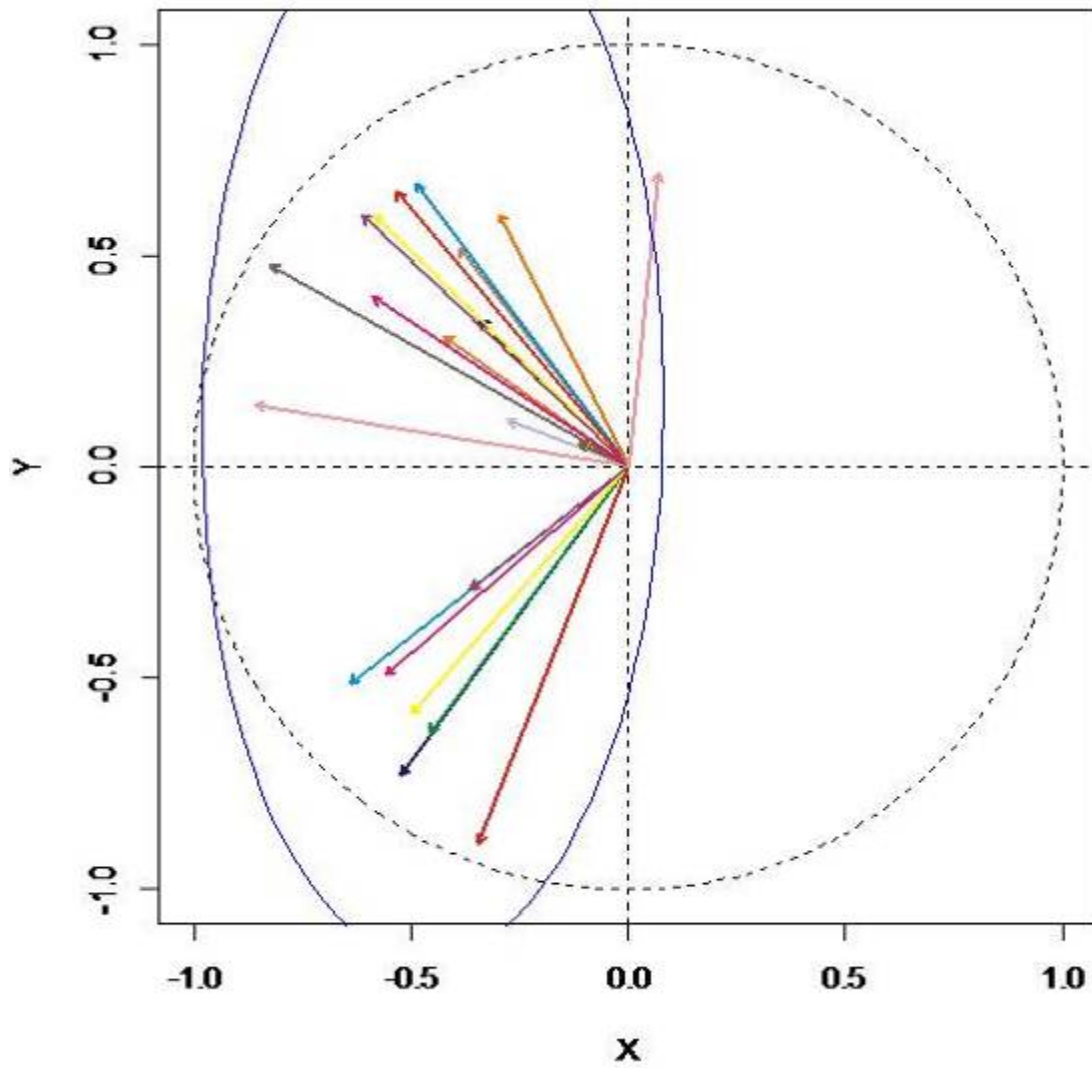
**Figura 5.** Número de olheiros inativos ao longo do tempo para os ninhos de *Atta capiguara* em Botucatu, SP.

O aumento do número de olheiros fechados foi registrado no final da estação úmida (março, abril), com oscilações durante a estação seca (Figura 6).

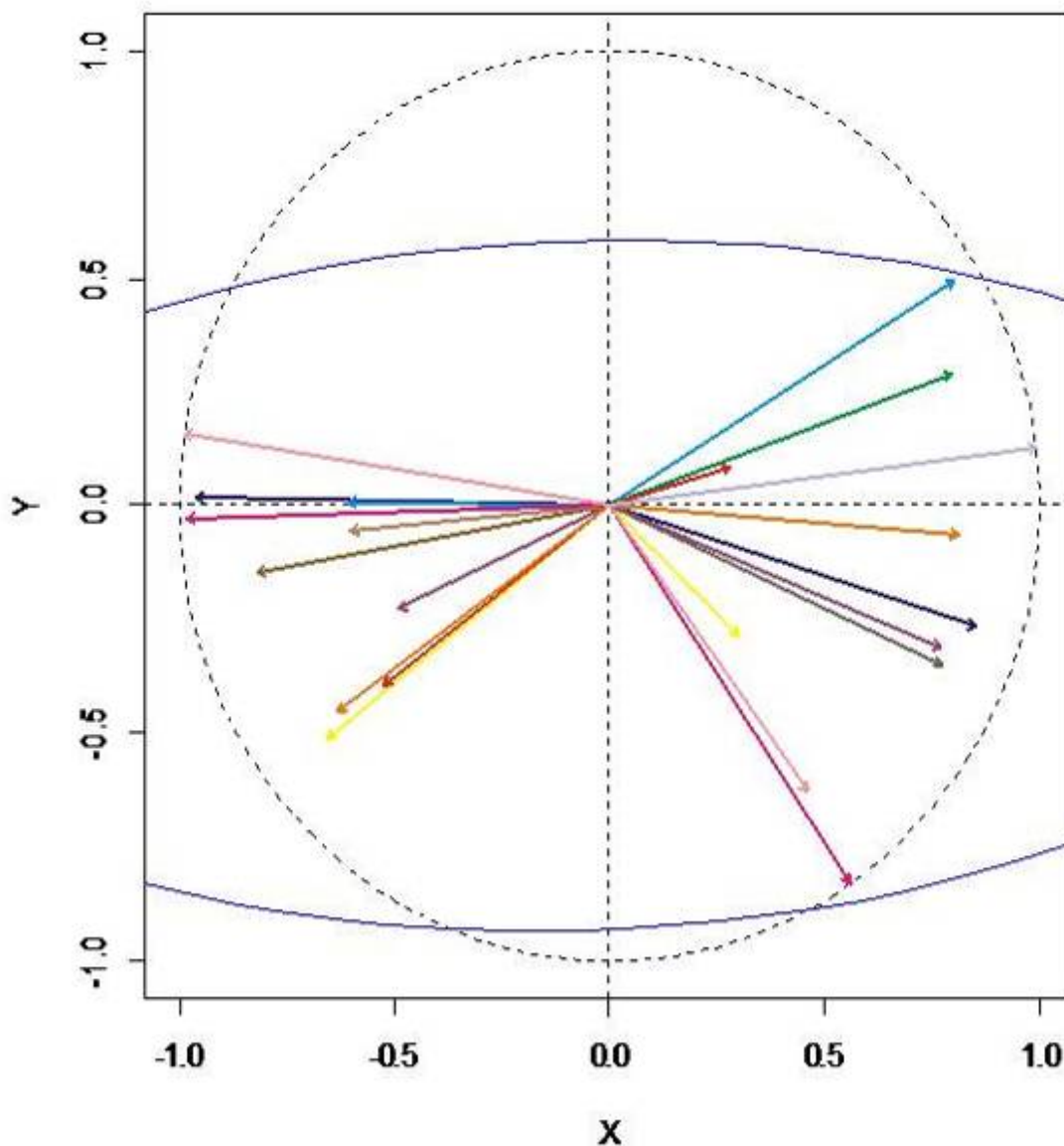


**Figura 6.** Número de olheiros fechados ao longo do tempo para os ninhos de *Atta capiguara* em Botucatu, SP.

De acordo com as observações verificou-se que a distribuição dos olheiros ao redor do ninho varia ao longo do tempo, mostrando que praticamente toda a área ao redor dos ninhos esteve sujeita a atividade de forrageamento, sendo que a atividade de forrageamento esteve mais concentrada em dois setores em ambos os ninhos (Figuras 7 e 8). Aparentemente o crescimento da rede ocorreu ao redor das primeiras trilhas e com o passar do tempo novos setores passaram a ser explorados.

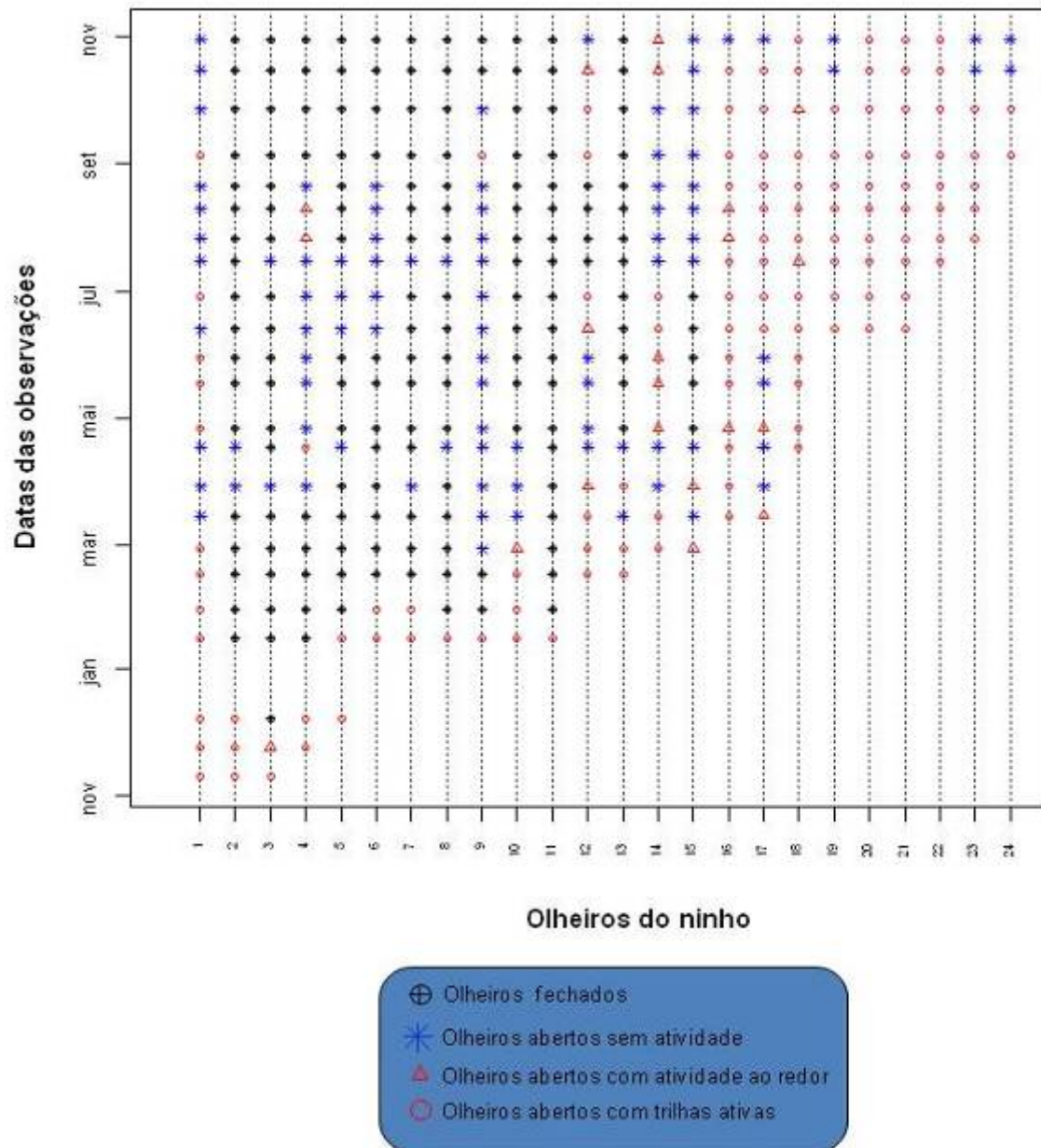


**Figura 7.** Distribuição do esforço de forrageamento no ninho 1 de *Atta capiguara* ao longo do tempo em Botucatu, SP.

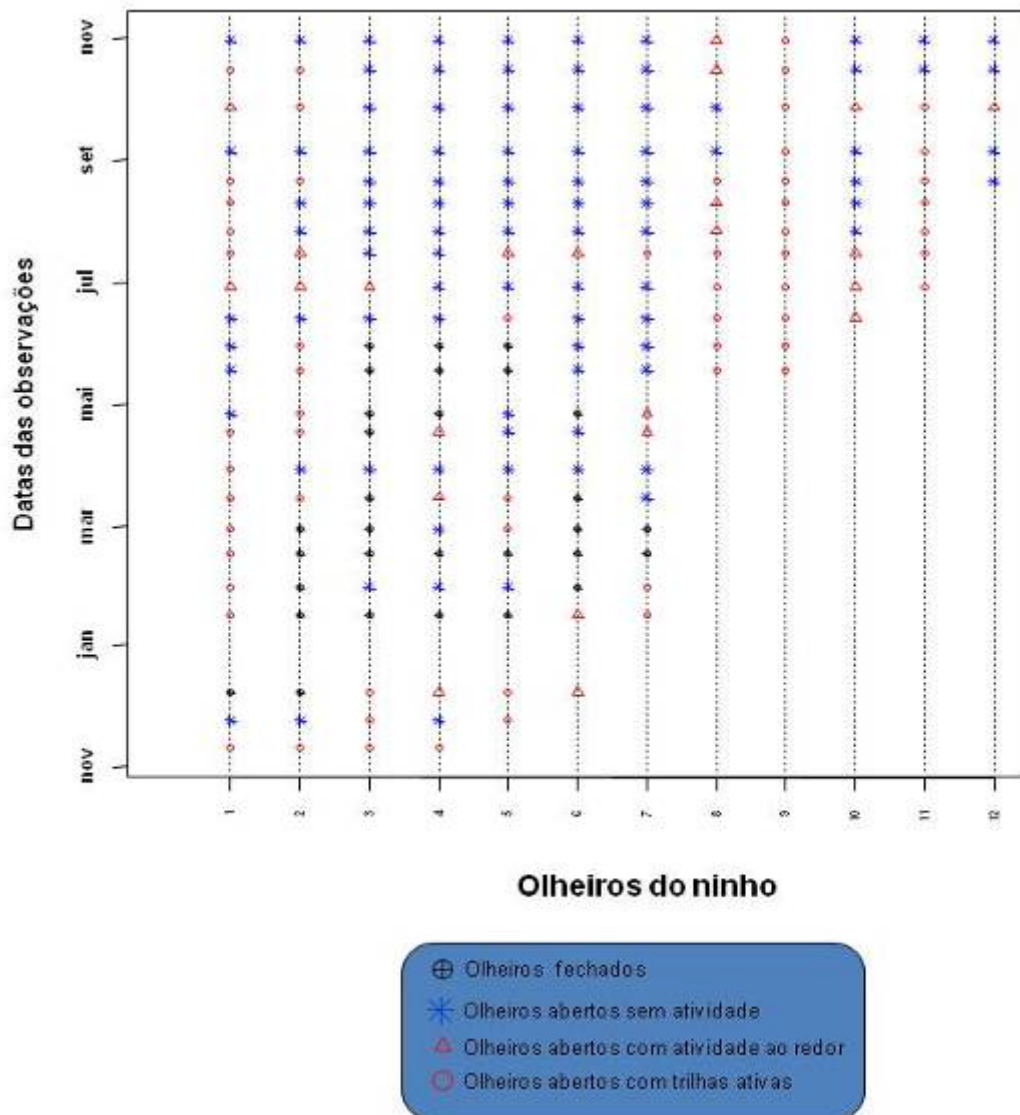


**Figura 8.** Distribuição do esforço de forrageamento no ninho 2 de *Atta capiguara* ao longo do tempo em Botucatu, SP.

A proporção dos diferentes status dos olheiros variou de maneira irregular ao longo do tempo, para os dois ninhos estudados (Figuras 9 e 10). A variação da proporção de olheiros ao longo do tempo indica que embora a rede de forrageamento tenha sido construída, ela não é totalmente utilizada, sendo alguns olheiros e trilhas mais persistentes que outros.



**Figura 9.** Status dos olheiros do ninho 1 de *Atta capiguara* em relação à atividade ao longo do tempo em Botucatu, SP.



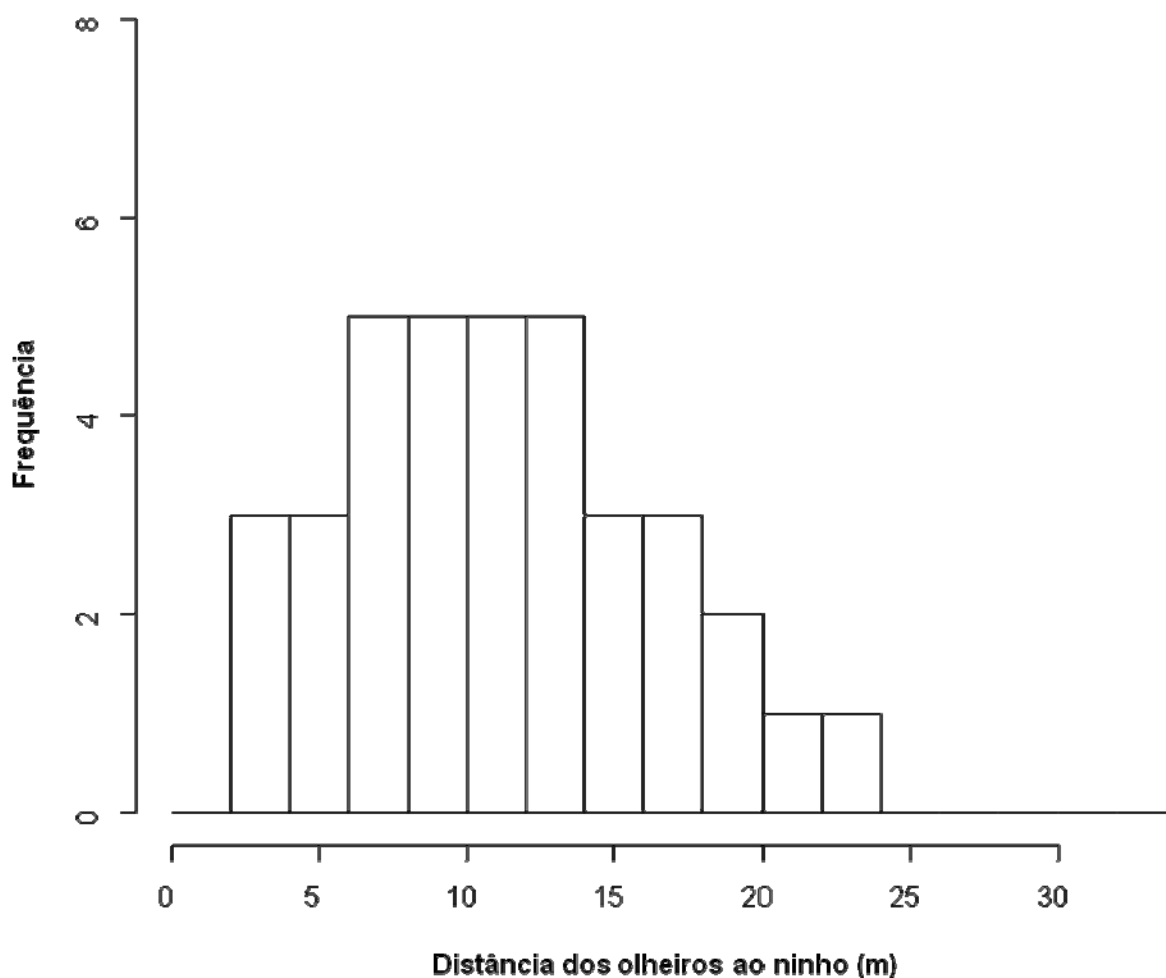
**Figura 10.** Status dos olheiros do ninho 2 de *Atta capiguara* em relação à atividade ao longo do tempo em Botucatu, SP.

A distância dos olheiros em relação ao ninho, na estação úmida (novembro a abril) foi em média  $9.83 \pm 4.74$  no ninho 1 e de  $8.46 \pm 3.27$  no ninho 2. Na estação seca foi em média de  $15.14 \pm 5.24$  no ninho 1 e de  $17.47 \pm 5.70$  no ninho 2. Não houve diferença significativa entre os ninhos na distância dos olheiros em relação ao ninho nas estações seca e úmida (Tabela 1).

**Tabela 1:** Distância dos olheiros em relação ao ninho e comprimento das trilhas físicas em cada observação nas estações úmida e seca para os ninhos de *Atta capiguara* (média  $\pm$  DP; teste de Kolmogorov-Smirnov - probabilidade associada nas colunas KS; Kruskal-Wallis de variância com  $\alpha = 0,05$ ).

Ninho	Distância dos olheiros em relação ao ninho (m)				Comprimento das trilhas físicas (m)			
	Estação úmida	Estação seca	KS	Total (estações)	Estação úmida	Estação seca	KS	Total (estações)
N1	9.83 $\pm$ 4.74 <sup>a</sup>	15.14 $\pm$ 5.24 <sup>a</sup>	0.034	11.47 $\pm$ 5.13 <sup>a</sup>	6.68 $\pm$ 4.16 <sup>a</sup>	7.25 $\pm$ 2.86 <sup>a</sup>	NS	7.49 $\pm$ 3.67 <sup>a</sup>
N2	8.46 $\pm$ 3.27 <sup>a</sup>	17.47 $\pm$ 5.70 <sup>a</sup>	NS	9.48 $\pm$ 5.34 <sup>a</sup>	3.76 $\pm$ 2.12 <sup>b</sup>	4.99 $\pm$ 2.90 <sup>a</sup>	NS	4.58 $\pm$ 2.64 <sup>b</sup>
Total (ninhos)	9.30 $\pm$ 4.41	15.24 $\pm$ 5.18	0.006	11.22 $\pm$ 5.14	7.43 $\pm$ 4.17	6.37 $\pm$ 2.94	NS	6.99 $\pm$ 3.67

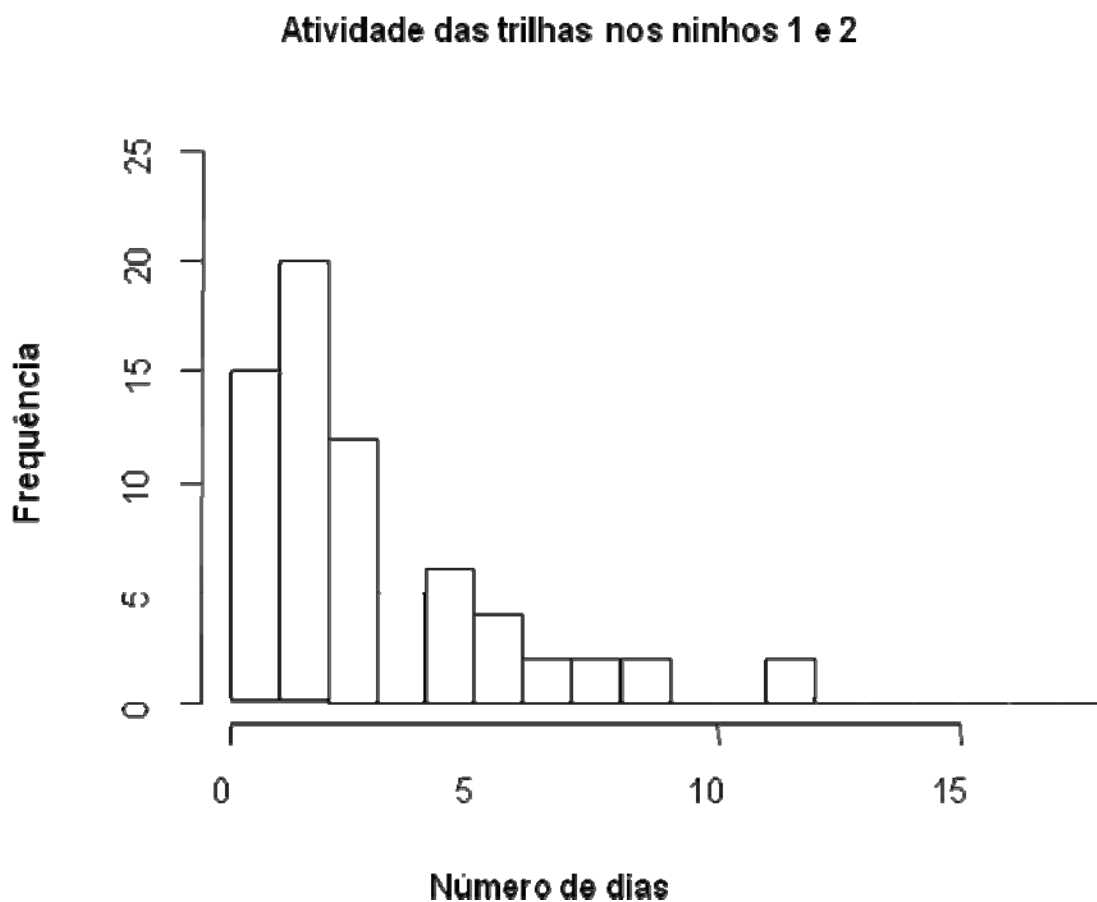
Foram observados olheiros a mais de 20 m de distância do ninho na estação seca (maio a outubro) (Figura 11). A distância dos olheiros em relação ao ninho aumentou em um determinado período durante as observações, depois novamente a distância dos olheiros novos voltou a diminuir em relação ao ninho, evidenciando que a utilização da rede de forrageamento varia ao longo do tempo em função da disponibilidade do substrato vegetal.



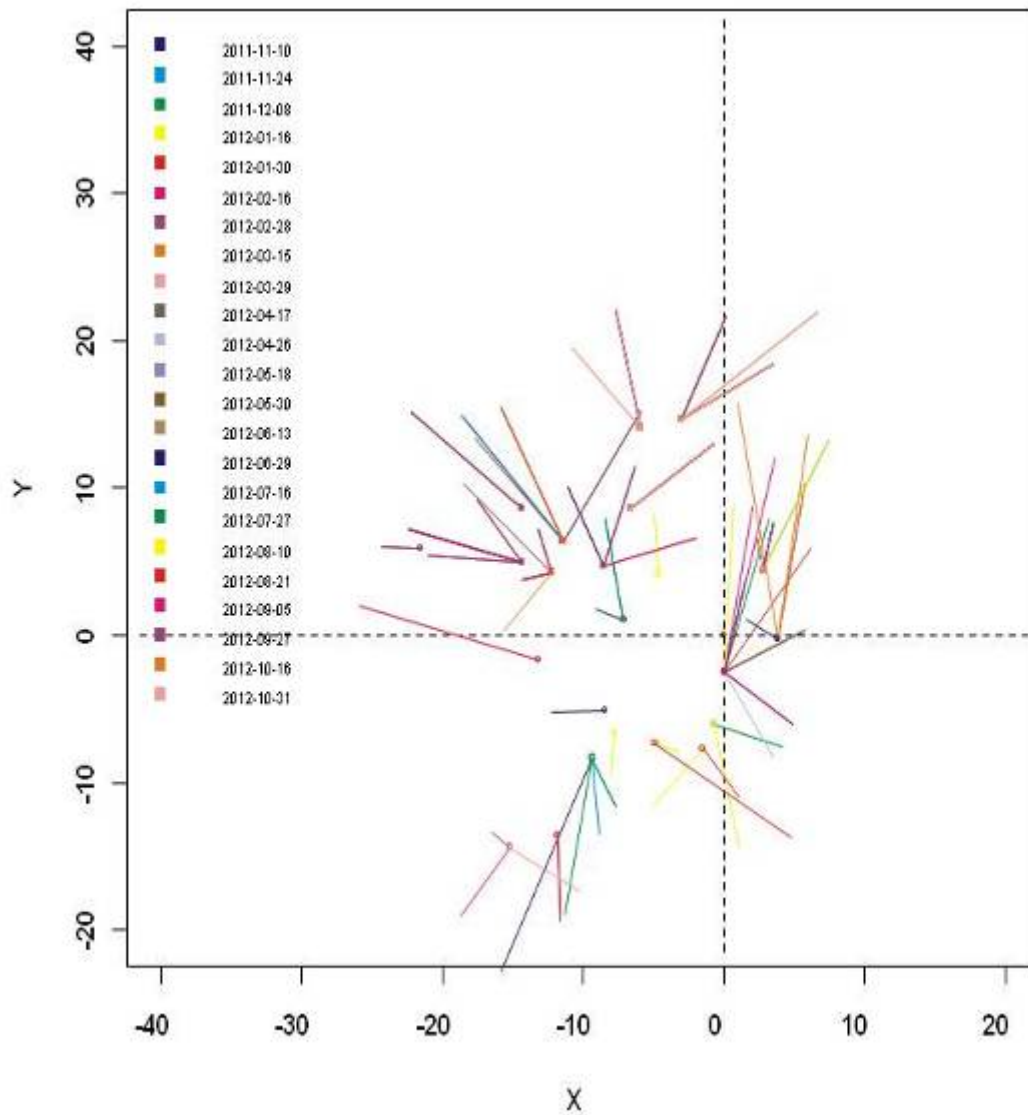
**Figura 11.** Distância dos olheiros em relação aos ninhos de *Atta capiguara* ao longo do tempo em Botucatu, SP.

Foram registradas 68 trilhas físicas no total para ambos os ninhos, sendo 56 para o ninho 1 e 12 para o ninho 2.

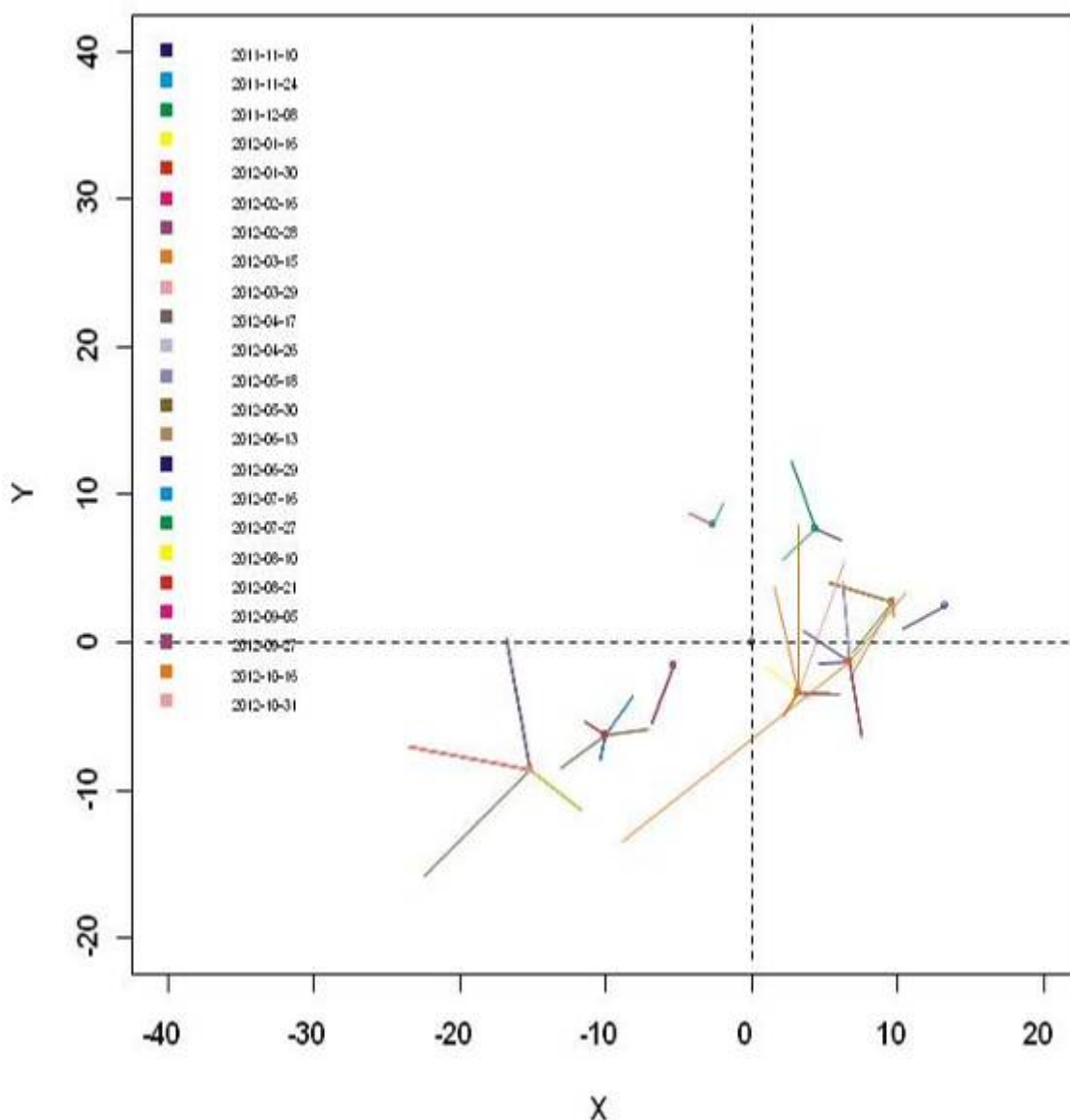
Ao contrário dos olheiros, as trilhas físicas parecem ser mais efêmeras, haja vista que a atividade forrageira em algumas trilhas foi registrada até 12 dias (Figura 12). Pelo fato de serem efêmeras, é interessante notar que pode ocorrer a formação de diferentes trilhas físicas a partir de um mesmo olheiro, sendo o valor máximo registrado de 4 trilhas para um mesmo olheiro (Figuras 13 e 14). O comprimento das trilhas na estação úmida (novembro a abril) foi em média  $6.68 \pm 4.16$  no ninho 1 e de  $3.76 \pm 2.12$  no ninho 2. Na estação seca (maio a outubro) foi em média de  $7.25 \pm 2.86$  no ninho 1 e de  $4.99 \pm 2.90$  no ninho 2. Houve diferença significativa no comprimento das trilhas entre os ninhos na estação úmida (Tabela 1).



**Figura 12.** Período de atividade das trilhas físicas (dias) de *Atta capiguara*. Botucatu, SP.



**Figura 13.** Distribuição das trilhas físicas de forrageamento de *Atta capiguara* no ninho 1 ao longo do tempo em Botucatu, SP.

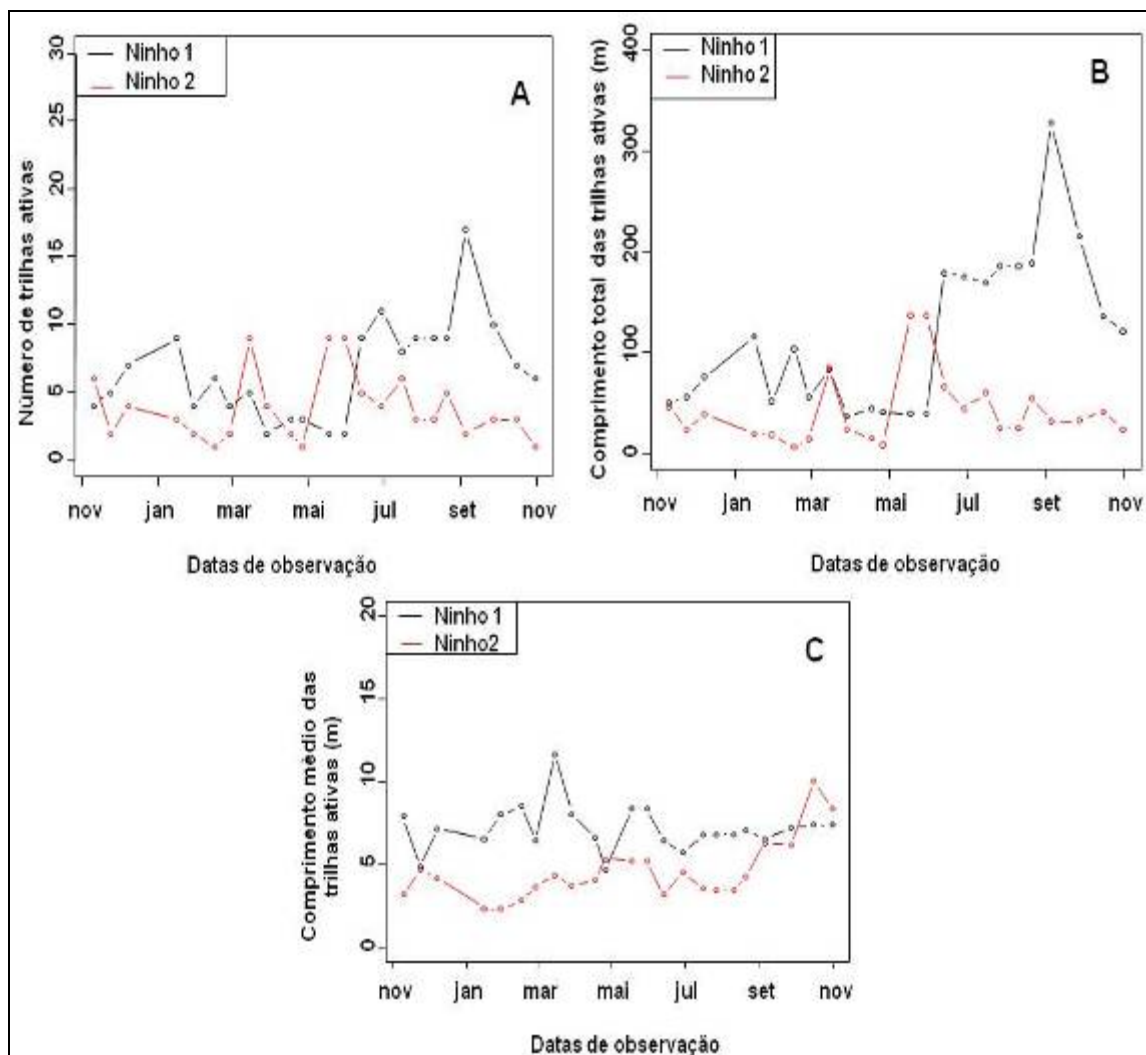


**Figura 14.** Distribuição das trilhas físicas de forrageamento de *Atta capiguara* no ninho 2 ao longo do tempo em Botucatu, SP.

Ao longo das observações, o número de trilhas ativas aumentou em diferentes proporções para os ninhos. O número de trilhas ativas variou entre 4 e 20, no ninho 1 e este apresentou um maior número de trilhas ativas entre os meses de setembro e outubro, que corresponde com o início da estação úmida (Figura 15A ).

O comprimento acumulado das trilhas ativas também permite avaliar o crescimento da rede de forrageamento, com destaque para o ninho 1, que ao final das observações apresentou mais de 300m de trilhas ativas (Figura 15B).

O comprimento médio das trilhas não apresentou grande variação ao longo do tempo (Figura 15C), sendo que o aumento da rede de forrageamento se deve ao aumento do número de trilhas ativas ao mesmo tempo.



**Figura 15.** Número (A), comprimento total (m) (B) e comprimento médio das trilhas ativas (C) registradas para os ninhos de *Atta capiguara* ao longo do tempo. Botucatu, SP.

## Discussão

Os resultados obtidos neste estudo indicaram que o aumento da rede de forrageamento em *A. capiguara* ocorre ao longo do tempo de maneira diferente em função das estações seca e úmida, havendo a abertura de novos olheiros durante a estação úmida (meses) e a reativação de olheiros antigos durante a estação seca (meses). Essa alternância na utilização de olheiros de abastecimento, segundo Forti (1985) indica uma evidente variação dos locais explorados pelas formigas no decorrer do tempo, provocando variações de tamanho no território de forrageamento.

O aumento do número de olheiros ativos ao longo do período de avaliação também se deve ao crescimento dos ninhos, principalmente na estação úmida, que em função do período de chuvas, também há o aumento do suprimento de substrato vegetal, a colônia começa a crescer e, portanto, amplia o volume de material vegetal coletado e estende sua área de forrageamento. É também nesse período que os recursos vegetais passíveis de utilização pela colônia são mais abundantes.

Concordando com estas informações observadas para *A. capiguara*, Kost et al. (2005), em estudos sobre a plasticidade de trilhas de forrageamento no tempo e no espaço em colônias adultas de *Atta*, também observaram que durante a estação úmida houve aumento da complexidade espacial da área de forrageamento, quando comparado com a estação seca. A existência de um padrão paralelo entre chuvas e biomassa de gramíneas já foi reconhecido na literatura, sendo o aumento da abundância da vegetação devido ao volume de chuvas, uma resposta usual para comunidades de plantas efêmeras (Lopez et al., 1993,1994).

A atividade forrageira também pode aumentar nesse período em função da maior disponibilidade de folhas jovens (Rockwood, 1975; Shepherd, 1985), as quais são mais nutritivas e apresentam menor concentração de compostos secundários (Hubbell, 1994), assim como o aumento do volume de material forrageado durante a estação úmida já foi verificado para *A. laevigata*, sendo registrado o transporte de fragmentos com maior massa em dias com altas temperaturas e logo após a ocorrência de chuvas (Viana et al., 2004). Deve-se considerar ainda que, durante a estação úmida, a abertura de novos olheiros tem sua escavação facilitada pela alta umidade do solo.

A estrutura da rede de forrageamento de *A. capiguara* também teve um incremento durante a estação seca com relação ao comprimento total das trilhas, provavelmente em função do empobrecimento e/ou escassez dos recursos alimentares. Outro ponto a destacar

é que em função de um menor volume de chuvas durante a estação seca, o solo fica mais compactado aumentando o esforço relacionado à escavação de novos olheiros e túneis subterrâneos (Stein & Xavier, 1984). Também o crescimento da vegetação se torna mais lento, facilitando a manutenção das trilhas físicas que passam a ter uma maior persistência no campo. Assim, a fim de manter o crescimento da atividade forrageira, sugere-se que a estratégia durante esse período consiste na utilização da rede de forrageamento já estabelecida durante a estação úmida.

Ao longo das observações, o número de trilhas ativas também aumentou em diferentes proporções para os ninhos, principalmente no início da estação úmida. Para a mesma espécie, Forti (1985) constatou a construção de numerosas trilhas curtas de até 5m de comprimento, no entanto, o autor relatou que na época mais fria do ano, as trilhas construídas são mais longas, em função dos recursos vegetais serem mais escassos nessa época.

Entretanto, a baixa persistência durante esse período não está associada somente a abertura de novos olheiros, mas também ao rápido crescimento das gramíneas. Como as trilhas físicas representam a memória física das fontes de recurso previamente encontradas (Wirth et al., 2003), o rápido crescimento da vegetação implicaria também no “esquecimento” destes locais e conseqüentemente novas trilhas são construídas. Ressalta-se que o aumento do número de trilhas ativas coaduna com o aumento do número de olheiros ativos, verificando-se que a rede de forrageamento física cresce e se altera de maneira dinâmica.

Vasconcelos (1990) e Farji-Brener & Sierra (1993), argumentam que a rede de forrageamento é preferencialmente expandida ao invés de serem construídas novas trilhas.

No presente estudo, verificou-se a ocorrência tanto da expansão do sistema de trilhas, quanto à renovação do mesmo, a partir da construção de trilhas novas, parecendo haver uma relação entre a estratégia utilizada e a estação seca e úmida. Nos trabalhos citados acima, os mesmos apresentam dados de espécies cortadeiras de dicotiledôneas e não fazem a distinção entre as estações seca e úmida.

Durante a estação úmida, quando há maior disponibilidade de recursos, a rede de forrageamento sofreu alterações em função da abertura de novos olheiros e de novas trilhas físicas. A abertura de novos olheiros e trilhas reflete no crescimento do ninho e na necessidade da rede de forrageamento ser expandida. Foi observado que em olheiros inativos (quanto à coleta de substrato), havia presença de operárias retirando partículas de

solo indicando a ampliação da rede subterrânea de túneis. Visto que a alteração na função dos olheiros ocorreu durante todo o período de estudo, este fato é um indício que a construção de olheiros e, conseqüentemente, de túneis subterrâneos é uma tarefa contínua e progressiva, onde olheiros já existentes deixam de ser utilizados e são abertos novos olheiros para o forrageamento.

Já com relação às trilhas físicas, observou-se em muitos casos que as novas trilhas partiam de olheiros já abertos, mas que antes apresentaram trilha em outra direção. Outras vezes, apenas a parte final da trilha era alterada, corroborando com estudos anteriores que prevêem que o esforço de forrageamento, o comportamento da escoteira e o transporte de material vegetal se concentram em trilhas existentes ou em áreas próximas a essas trilhas (Shepherd, 1982; Reed & Cherrett, 1990; Farji-Brener & Sierra, 1998).

Menezes (2011) sugeriu que a variação temporal na rede de forrageamento verificada para os ninhos de *A. bisphaerica* pode ser entendida como reflexo de dois principais fatores que interagem entre si ao longo do tempo: condições abióticas do ambiente e crescimento do ninho. A variação das condições abióticas referentes às estações seca e úmida tem influência direta sobre o desenvolvimento da pastagem, a qual é utilizada como substrato para o cultivo do fungo simbiote, e conseqüentemente sobre a construção, manutenção e utilização da rede de forrageamento.

Neste estudo com *A. capiguara* a rede de forrageamento também variou ao longo do tempo nas estações seca e úmida. Portanto, supõe-se que os fatores abióticos aliados ao crescimento do ninho tenham grande influência na variação temporal da rede de forrageamento de formigas cortadeiras de gramíneas. Entretanto, assim como muitas outras espécies de formigas, a evolução da rede de forrageamento em *A. capiguara* parece ser regulada por vários sinais do ambiente e adaptam seu comportamento de construção da rede de forrageamento as condições imediatas percebidas no microhabitat (Hölldobler & Wilson, 1990).

O conhecimento da variação da rede de forrageamento em *A. capiguara* ao longo do tempo verificado neste estudo, contribuirá para a aplicação das técnicas de controle, permitindo que estas sejam aplicadas em pontos localizados do ninho, onde se encontram os olheiros de forrageamento abertos e com trilhas físicas, resultando em maior eficiência no controle dos ninhos.

## **Referências bibliográficas**

Amante, E. Influência de alguns fatores microclimáticos sobre a formiga saúva *Atta laevigata* (F. Smith, 1858), *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908, *Atta bisphaerica* Forel, 1908, e *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae), em formigueiros localizados no estado de São Paulo. São Paulo, 1972. 175p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

Bonabeau, E., Theraulaz G., Deneubourg J.L., Aron S. & Camazine, S. (1997). Self-organization in social insects. *Trends Ecology Evolution*, 12:188–193.

Buhl, J., Hicks, K., Miller, E.R., Persey, S., Alivini, O. & Sumpter, D.J.T. (2009). Shape and efficiency of wood and foraging networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 451-460.

Carroll, C.R. & Janzen, D.H. (1973). Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 4: 231-257.

Cuddington, K., Byers, J., Wilson, W. & Hastings, A. (2007). *Ecosystem engineers*: Academic press.

Farji-Brener, A.G. & Sierra, C. (1993). Distribution of attacked plants along trails in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae): consequences in territorial strategies. *Revista de Biologia Tropical*, 41: 891–896.

Farji-Brener, A.G. & Sierra, C. (1998). The role of trunk trails in the scouting activity of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecoscience*, 5: 271-274.

Forti, L.C. Ecologia da saúva *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae) em pastagem. Piracicaba, 1985. 234p. Tese (Doutorado em Entomologia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

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

Fowler, H.G., Forti, L.C., Pereira-da-Silva, V. & Saes, N.B. (1986). Economics of Grass-cutting ants. In: *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*. Boulder. Westview Press.

Fowler, H.G., Schlindwein, M.N., Schlittler, F.M. & Forti, L. (1993). A simple method for determining ant nests using leaf-cutting ants as a model. *Journal of Applied Entomology*, 116: 420-422.

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

Hölldobler, B. & Möglich, M. (1980). The foraging system of *Pheidole militicida* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 27(3): 237-264.

Hölldobler, B. & Wilson, E. (1990). *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.

Hubbell, S.P. (1994). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. *Monographs in population biology*, 32.

Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlöf, J., Lavelle, P. & Lepage, M. (2006). Soil invertebrates as ecosystem engineers: intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology*, 32: 153-164.

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

Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W. & Dhillon, S. (1997). Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33: 159–193.

Lopez, F., Acosta, F.J. & Serrano, J.M. (1993). Responses of the trunk routes of a harvester ant to plant density. *Oecologia*, 93: 109-113.

Lopez, F., Acosta, F.J. & Serrano, J.M. (1994). Guerilla vs. Phalanx strategies of resource capture: growth and structural plasticity in the trunk trail system of the harvester ant *Messon barbarous*. *Journal of Animal Ecology*, 63: 127-138.

Lugo, A.E., Farnworth E.G., Pool, D. & Jerez P. (1973). The impact of the leaf-cutting *Atta colombica* on the energy flow of tropical wet forest. *Ecology*, 54: 1292-1301.

Mariconi, F.A.M., Zamith, A.P.L., Castro, U.P. & Joly, S. (1963). Nova contribuição para o conhecimento das saúvas de Piracicaba (*Atta* spp.) (Hym: Formicidae). *Revista Agrícola*, 38: 85–93.

Menezes, R.B. Caracterização espacial e temporal da atividade de forrageamento de *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini): estudo de caso na fazenda sertão, Coronel Pacheco-MG. Juiz de Fora, 2011. 58p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas/Área de Comportamento e Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Juiz de Fora.

Reed, J. & Cherrett, J.M. (1990). Foraging strategies and vegetation exploitation in the leaf cutting ant *Atta cephalotes* (L.) A preliminary simulation model. *Applied Myrmecology*. Westview Press, Boulder, Colorado.

Roces, F. & Hölldobler, B. (1994). Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, 97: 1-8.

Rockwood, L.L. (1975). The Effects of Seasonality on Foraging in Two Species of Leaf Cutting Ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica*, 7(3): 176-193.

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.

Shepherd, J.D. (1982). Trunk trails and the strategy of a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. *Behavior Ecology Sociobiology*, 11: 77–84.

Shepherd, J.D. (1985). Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica*, 17: 245–252.

Stein, C. & Xavier, G.F. (1984). Does substrate density affect the nest depth of female *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908) (Hymenoptera: Formicidae)? *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 17: 297–300.

Traniello, J.F.A. (1989). Foraging strategies of ants. *Annual Review Entomology*, 34: 191–210.

Vasconcelos, H.L. (1990). Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insectes Sociaux*, 37: 131–145.

Viana, L.R., Santos, J.C., Arruda, L.J., Santos, G.P. & Fernandes, G.W. (2004). Foraging Patterns of the Leaf-Cutter Ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an Area of Cerrado Vegetation. *Neotropical Entomology*, 33(3): 391–393.

Vilela, E.F. & Howse, P.E. (1986). Territorial marking with chemicals in *Atta sexdens rubropilosa*. *Proceedings of the 10<sup>th</sup> International Congress I.U.S.S.I., Munique, Alemanha*.

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. Springer.

### **CAPÍTULO III – RECONSTRUÇÃO DAS TRILHAS FÍSICAS DE FORRAGEAMENTO EM *Atta capiguara* GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

---

**Revista Brasileira de Entomologia**

#### **RESUMO**

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* constroem longas trilhas físicas de forrageamento, a partir do corte e/ou retirada da vegetação sobre a superfície do solo. Sabe-se que a construção e manutenção destas trilhas físicas pelas operárias facilitam a busca do alimento, pois permite maior rapidez no deslocamento entre o ninho e a fonte de alimento, servindo, ainda como um guia (Mapa) para as operárias forrageiras. A fim de obter informações sobre a importância da manutenção e estabilidade das trilhas físicas, foi avaliado o tempo gasto pelas operárias para restauração das trilhas de forrageamento. Para tanto, foram selecionadas seis trilhas pertencentes a três ninhos de *Atta capiguara*, em área de pastagem, antes do início da atividade forrageira. A três metros da entrada do ninho, foi seccionado um fragmento do solo com 20 x 15 cm, retirando parte da trilha física já instaurada. Neste local foi realocado um novo fragmento de solo contendo a mesma vegetação da trilha física, mas sem trilha física demarcada. Como controle foi seccionado um fragmento de mesmo tamanho (20 x 15 cm) a uma distância de dois metros perpendicularmente à trilha física onde foi acondicionado outro fragmento de solo oriundo do mesmo local de onde foi retirado o fragmento inserido sobre a trilha experimental. Dessa maneira, pode ser avaliado o crescimento da vegetação em local sem e com a passagem de operárias, respectivamente. Sobre os fragmentos experimental e controle foram estabelecidos 12 plots (5 x 5 cm) em um padrão do tipo grid a partir de um quadrante de PVC (20 x 15 cm) delimitado internamente com fios de nylon, o qual permitiu a delimitação e avaliação comparativa do crescimento da vegetação. Cabe destacar que nos fragmentos experimentais, quatro “plots” se localizavam na posição da trilha física removida e oito paralelamente às mesmas. Em cada “plot”, foi medida a altura das cinco lâminas vegetais mais compridas obtendo-se a média da altura máxima das lâminas vegetais. As medidas foram realizadas duas vezes ao dia (manhã e tarde) sempre no pico da atividade de forrageamento, durante cinco dias consecutivos. O

comprimento máximo das maiores lâminas foi comparado entre os “plots” controle e experimental através de uma ANOVA de medidas repetidas, considerando os cinco dias de tomada de dados. As formigas reconstruíram as trilhas físicas em média entre 48 e 96 horas, sendo que nas primeiras 12 horas de avaliação não houve diferença significativa no comprimento das lâminas de grama entre os “plots” experimentais e controle.

**PALAVRAS CHAVES:** atividade forrageira, manutenção, construção, formigas cortadeiras.

## RECONSTRUCTION OF PHYSICAL TRAILS OF FORAGING IN *Atta capiguara* GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

### ABSTRACT

Leaf-cutting ants of the genus *Atta* physical build long foraging trails, from cutting and / or removal of vegetation on the soil surface. These physical trails must be built and maintained by workers to facilitate the search of food, since they allow faster displacement between the nest and the food source, serving also as a guide (map) for the foraging workers. In order to obtain information about the importance of maintaining the physical stability and trails, we evaluated the time spent by workers on restoring foraging trails. To this end, six trails from three nests of *Atta capiguara* in pasture area before the start of foraging activities were selected. Ten feet from the nest entrance, a soil fragment measuring 20 x 15 cm was sectioned, to remove part of the physical trail already established. At this site was relocated a new piece of ground vegetation containing the same physical path, but without physically marked trail. As a control, a fragment of the same size was cut (20 x 15 cm) at a distance of two meters perpendicular to the physical trail where another fragment of soil originating from the same location was added where the inserted fragment was removed on the experimental trail. Thus, vegetation growth can be evaluated at sites without and with the passage of workers, respectively. Under the experimental and control fragments, 12 plots (5 x 5 cm) were established in a standard grid type from one quadrant of PVC (20 x 15 cm) delimited internally with nylon threads, which allowed the delimitation and benchmarking of vegetation growth. It is noteworthy that in the experimental fragments, four "plots" were located in the position of the removed physical trail and eight parallel to them. The height of the five longest vegetables blades was measured in each "plot" to obtain the maximum average height of plant tissue. Measurements were performed 2 times a day (morning and afternoon) always at the peak of foraging activity for five consecutive days. The maximum length of the largest slides was compared between control and experimental plots through repeated measures ANOVA, considering the five days of data collection. Ants rebuilt the physical trails in an average of 48 to 96 hours, and within 12 hours of assessment there was no statistical difference in the length of grass blades between the experimental and control "plots".

**Key words:** foraging, maintenance, construction, leaf cutting ants.

## INTRODUÇÃO

O forrageamento em formigas cortadeiras possui duas etapas, as quais envolvem a seleção, corte e transporte do material vegetal para o ninho (Della Lucia 1993). Para a obtenção do recurso, operárias da mesma colônia trabalham em cooperação (Beattie & Hughes 2003). Primeiro as operárias exploram o ambiente, depois selecionam o material a ser cortado, cortam e transportam para os ninhos. A atividade forrageira tem início quando uma operária escoteira encontra uma fonte de alimento e recruta suas companheiras através das trilhas utilizadas para o transporte dos fragmentos vegetais para o ninho, no entanto o conceito básico do forrageamento é o corte e transporte do material vegetal (Cedeño-Leon 1984; Forti *et al.* 1987; Lopes *et al.* 2004; Roces 1990).

O forrageamento é um processo complexo, onde os elementos individual e social interagem para determinar o carregamento de substrato para a colônia (Roces & Hölldobler 1994). Contudo é difícil distinguir as ações individuais das coletivas, devido ao alto grau de integração social da colônia durante a atividade de forrageio (Traniello 1989).

A busca pelo recurso ocorre por meio de trilhas marcadas quimicamente (feromônios) e trilhas físicas bem delimitadas (Jaffé & Howse 1979). As trilhas físicas são fundamentais para atividade de forrageamento das formigas cortadeiras, *Atta* e *Acromyrmex*.

O gênero *Atta* constrói trilhas mais extensas e visíveis, desobstruídas parcialmente ou totalmente para facilitar a locomoção entre o trajeto ninho-recurso, e vice-versa (Rockwood & Hubbell 1987). O uso de trilhas físicas de forrageamento por formigas cortadeiras é um importante mecanismo facilitador do encontro de recursos pelas operárias após deixarem o ninho, promovendo benefícios em termos de eficiência (Shepherd 1982; Hölldobler & Wilson 1990). Assim, as trilhas físicas de forrageamento possuem o papel de guiar operárias recrutadas diretamente do ninho a fonte de alimento já localizada pelas escoteiras, aumentando a velocidade de aporte de recursos à colônia (Burd 2000), ao mesmo tempo em que reduzem os riscos às operárias.

A forma que as trilhas físicas são construídas reflete as características do ambiente (Carroll & Janzen 1973), enquanto a maneira como são utilizadas reflete estratégias individuais e coletivas integradas durante o processo de forrageamento. Interações locais e os movimentos individuais podem influenciar a dinâmica de organização do tráfego em

larga escala (Couzin & Franks 2003) o que une a aplicação do conceito de sistemas auto-organizáveis ao forrageamento em formigas (Bonabeau *et al.* 1997).

O comportamento de construção das trilhas pelas formigas é uma atividade na qual o percurso é marcado com feromônios para que outros indivíduos da mesma colônia passem a segui-lo. Porém as trilhas 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), auxiliando 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).

Ao aliar a marcação de trilhas químicas à construção trilhas físicas relativamente estáveis (Weber 1972; Fowler & Robinson 1979), as operárias de uma típica colônia adulta de *Atta* obtêm acesso a recursos estáveis dispersos em ambientes fragmentados. Ainda, essas trilhas de duração mais longa podem conduzir a numerosos ramos de trilha relativamente curtos que, por sua vez, garantem acesso a recursos efêmeros (Hölldobler & Wilson 1990).

A construção e manutenção das trilhas têm custo energético para as saúvas, pois o tempo médio para remover um quilograma de resíduo vegetal é 3.359 formigas-hora e energia de 4,6 kJ para *Atta colombica* (Howard 2001). Essa atividade é realizada por operárias maiores (largura da cabeça de 2,2 a 2,9 mm), porém menores do que os soldados (operárias maiores: largura da cabeça  $\geq 3$  mm) (Howard 2001). Forrageiras maiores de *A. cephalotes* estão mais aptas a cortarem fragmentos vegetais mais densos, espessos ou com maior resistência ao corte (Cherrett 1968).

As operárias sem carga nas trilhas não influenciam positivamente nas taxas de forrageamento, no entanto estão envolvidas nas funções como limpeza, manutenção e construção de trilhas (Daguerre 1945; Stradling 1978; Roces & Hölldobler 1994; Howard 2001). Colônias fizeram a manutenção de trilhas com 267 m de extensão total e área de 16,5 m<sup>2</sup>, construíram 2,7 km de trilhas e área de 134 m<sup>2</sup> em um ano, aproximadamente 5% da população do sauveiro estava envolvida nessa tarefa (Howard 2001).

O uso das trilhas varia de acordo com o tempo e formigas usam mais intensamente algumas que outras em determinados períodos (Cherrett 1968). Segundo Weber (1972) a durabilidade das trilhas de formigas do gênero *Atta* pode ser de meses a anos. A atividade de construção e manutenção das trilhas físicas envolve fatores como gasto de energia e

tempo, no entanto a possibilidade de trafegarem por trilhas limpas aumenta a velocidade das operárias até a fonte de recurso, possibilitando maximizar a atividade de forrageamento. Entretanto, para formigas os custos de um combate territorial com colônias próximas é provavelmente maior e assim como para *Pogonomyrmex* (Harrisom & Gentry 1981), as formigas cortadeiras estabelecem uma rede centrífuga de trilhas que garante o acesso a uma área de forrageamento exclusiva, que minimiza o encontro entre forrageiras de ninhos vizinhos, além de garantir o acesso aos recursos. Similarmente, dada a presença de um conjunto de trilhas, longas distâncias podem ser percorridas pelo mesmo custo de distâncias curtas em trilhas não demarcadas fisicamente (Shepherd 1982; Rockwood & Hubbell 1987).

Visando entender melhor o processo de formação e manutenção das trilhas físicas de forrageamento, o objetivo desse estudo foi avaliar quanto tempo é gasto pelas operárias de *Atta capiguara* para reconstruírem as trilhas físicas, simulando-se o processo de ontogenia das mesmas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

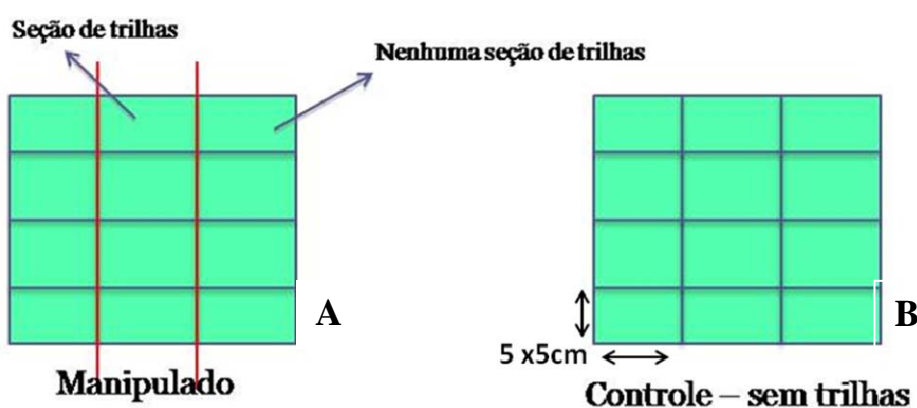
Foi avaliado quanto tempo é gasto para as formigas restaurarem as trilhas físicas de forrageamento, simulando-se o processo de ontogenia das trilhas físicas.

Para tanto, antes do início da atividade forrageira, foi selecionada uma trilha, na qual foi seccionado um fragmento de solo de 20x15cm, a uma distância de 3 m da entrada do ninho. Esse fragmento da trilha física já instaurada foi removido e no local foi realocado um novo fragmento de solo contendo a mesma vegetação encontrada no local de estabelecimento da trilha física, ou seja, se no local onde foi retirado o fragmento de solo na trilha a grama contida era *Paspallum* o novo fragmento deveria conter a mesma espécie vegetal (Fig. 1). O novo fragmento incorporado na trilha de forrageamento não possuía trilha física demarcada, apenas vegetação, possibilitando uma avaliação do tempo gasto pelas operárias para restaurar as trilhas físicas.



**Fig 1.** Retirada do fragmento de solo da trilha física de *Atta capiguara* já instaurada (A) e Realocação do novo fragmento sem trilha física contendo a mesma espécie vegetal (B).

Como controle foi selecionado um fragmento de solo de mesmo tamanho (20 x 15 cm) localizado a uma distância de 2 m perpendicularmente à trilha física onde foi acondicionado outro fragmento de solo oriundo do mesmo local de onde foi retirado o fragmento inserido na trilha experimental. Dessa maneira pode ser avaliado o crescimento da vegetação em local sem e com passagem de operárias, respectivamente. Os fragmentos de solo (experimental e controle) foram divididos em um padrão do tipo “grid” estabelecendo-se “plots” de 5 x 5 cm, totalizando 12 “plots” em cada fragmento. Para a delimitação do grid foi confeccionado um quadrante em PVC (20 x 15 cm) e os “plots” delimitados internamente com fios de nylon branco, o qual permitiu a delimitação e avaliação comparativa do crescimento da vegetação (Fig.2).



**Fig. 2.** Esquema do fragmento de solo experimental com a seção de trilhas com 12 “plots” delimitados internamente (A) e esquema do fragmento controle sem trilhas com 12 “plots” delimitados internamente (B).

Após acondicionar os fragmentos de solo (experimental e controle), foi medida a altura máxima das cinco lâminas vegetais mais compridas em cada plot de 5 x 5 cm, o que nos forneceu a média da altura máxima das lâminas vegetais.

Os fragmentos de solo da área experimental e controle foram avaliados de 12 em 12 horas. As avaliações foram feitas até que os fragmentos fossem cortados ou até no máximo 5 dias após a instalação.

Para determinar a atividade de forrageamento foi quantificado o fluxo de formigas na trilha, a 1 m de distância do fragmento experimental. Foram realizadas cinco contagens de 1 minuto, onde o fluxo total foi a média das cinco contagens. As contagens foram realizadas no pico de forrageamento, entre 18 e 20 horas.

Foram observadas três trilhas diferentes pertencentes a três ninhos, totalizando nove coletas de dados.

O comprimento máximo das maiores lâminas tanto no controle quanto na área experimental foram plotados em relação ao tempo para os quadrantes de 5 x 5 cm localizados na posição da trilha (4 quadrantes). Os dados experimentais também foram comparados com os dados obtidos no fragmento controle.

O comprimento máximo das maiores lâminas foi comparado entre os plots controle e experimental através de uma ANOVA de medidas repetidas, considerando o período da tomada de dados. Também foi aplicado um pós teste para verificar as diferenças entre as médias. O programa estatístico utilizado nas análises foi o BIOSTAT.

## **RESULTADOS**

### **Ninho 1**

No ninho 1, na trilha 1, nas 12 primeiras horas, não houve diferença significativa entre os “plots” experimental e controle ( $t=1,1462$ , g.l.=28,  $p$  (bilateral) =0,2614). Entretanto, foi detectada diferença significativa para os demais períodos (Tabela 1). Na trilha 2, nas 12 primeiras horas, também não houve diferença significativa no comprimento das lâminas de grama entre os “plots” experimental e controle ( $t=1,8467$ , g.l.=28,  $p$  (bilateral) =0,0753). Entretanto para os demais períodos, foi detectada diferença estatística entre eles (Tabela 1). Para a trilha 3, nas 12 primeiras horas  $t=0,5922$ , g.l.=28,  $p$

(bilateral)=0,5585, sem diferença significativa. Nos demais períodos foram detectados diferença significativa entre os “plots” controle e o experimental (Tabela 1).

**Tabela 1.** Comprimento (cm) das lâminas de grama (média e desvio padrão) nos “plots” dos fragmentos experimental e controle no ninho 1 de *Atta capiguara*, Botucatu, SP.

		Ninho 1							
		Avaliação (horas)							
Trilhas	12	24	36	48	60	72	84	96	108
<b>1</b>	3,72 ± 0,28	1,55 ± 0,44	1,54 ± 0,43	0,45 ± 0,24	0,38 ± 0,34	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
<b>1 C*</b>	3,50 ± 0,44	4,18 ± 0,30	3,95 ± 0,31	3,79 ± 1,42	3,82 ± 1,06	3,83 ± 1,82	3,88 ± 0,90	4,29 ± 0,79	4,33 ± 0,63
		p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
<b>2</b>	3,38 ± 0,55	1,64 ± 0,40	1,92 ± 0,44	2,01 ± 0,62	1,58 ± 0,67	1,41 ± 0,28	1,54 ± 0,25	1,05 ± 0,04	1,12 ± 0,12
<b>2 C*</b>	2,88 ± 0,54	3,15 ± 0,49	2,93 ± 0,78	3,10 ± 0,36	2,85 ± 0,79	2,96 ± 0,72	3,08 ± 0,82	3,13 ± 0,73	3,16 ± 0,63
		p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
<b>3</b>	3,70 ± 0,56	3,65 ± 1,01	3,08 ± 0,96	2,76 ± 0,94	2,58 ± 0,54	2,60 ± 0,47	2,58 ± 0,49	2,60 ± 0,27	2,65 ± 0,28
<b>3 C*</b>	3,53 ± 0,62	4,70 ± 0,71	3,96 ± 0,55	4,29 ± 1,17	4,10 ± 0,93	4,46 ± 0,65	4,31 ± 0,78	3,79 ± 0,77	3,33 ± 0,71
		p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001

C\*= trilhas do experimento controle

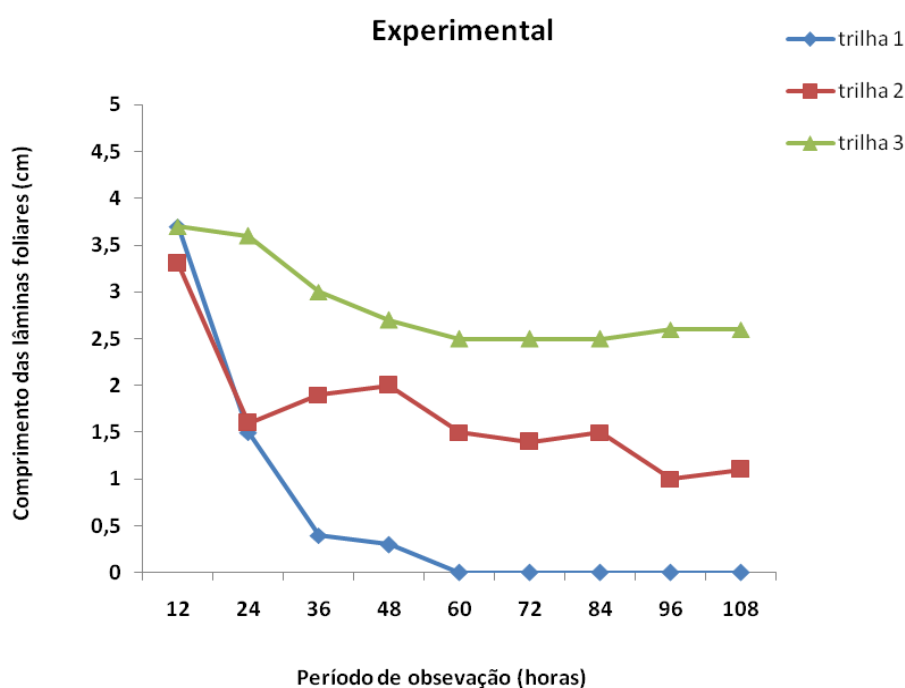
Valores com p<0,0001 diferem estatisticamente dos demais

Na análise do pós teste também foram observadas diferenças significativas no tamanho das lâminas foliares no decorrer do tempo (ANOVA,  $F_{8; 395} = 21, 5701$ ,  $p < 0.0001$ ).

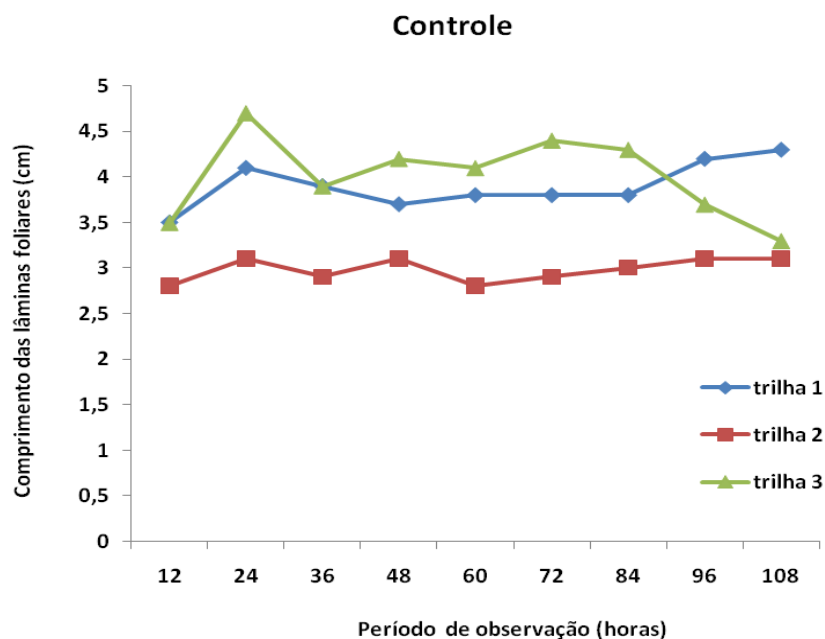
No ninho 1, o tempo gasto pelas formigas para reconstruírem as trilhas físicas foi de 60 a 96 horas (Fig. 3).

O comprimento das lâminas de grama nos fragmentos controle se manteve constante durante o período avaliado (Fig. 4). O fluxo total de formigas nas trilhas de forrageamento variou a cada dia, durante a restauração das trilhas 1, 2. Na Trilha 3, foi observado atividade forrageira somente no primeiro e segundo dia de avaliação (Fig.5).

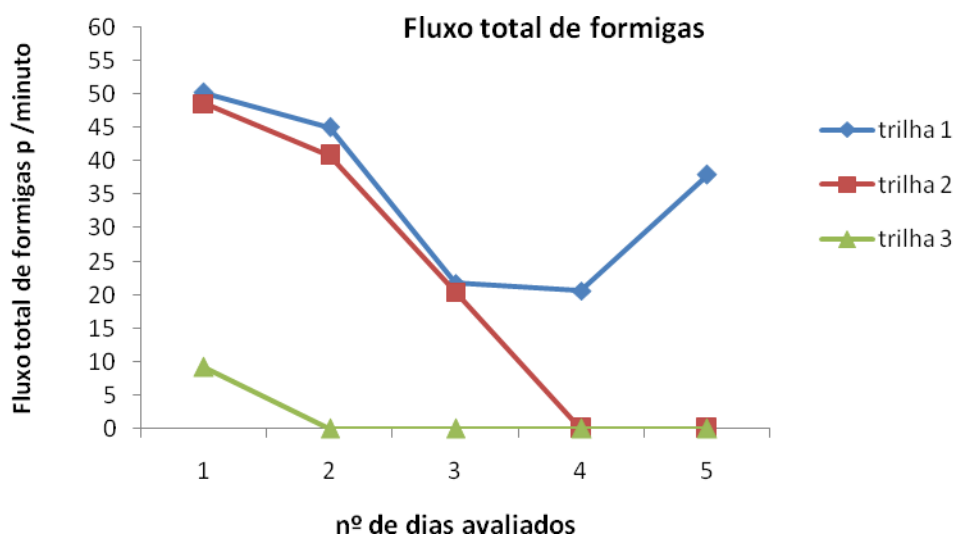
Na trilha 1 foi observado atividade forrageira durante todo o período de avaliação, na trilha 2 até o quarto dia de avaliação e na trilha 3 somente no primeiro e segundo dia de avaliação.



**Fig. 3.** Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento experimental nas trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 1 de *Atta capiguara*. Botucatu, SP.



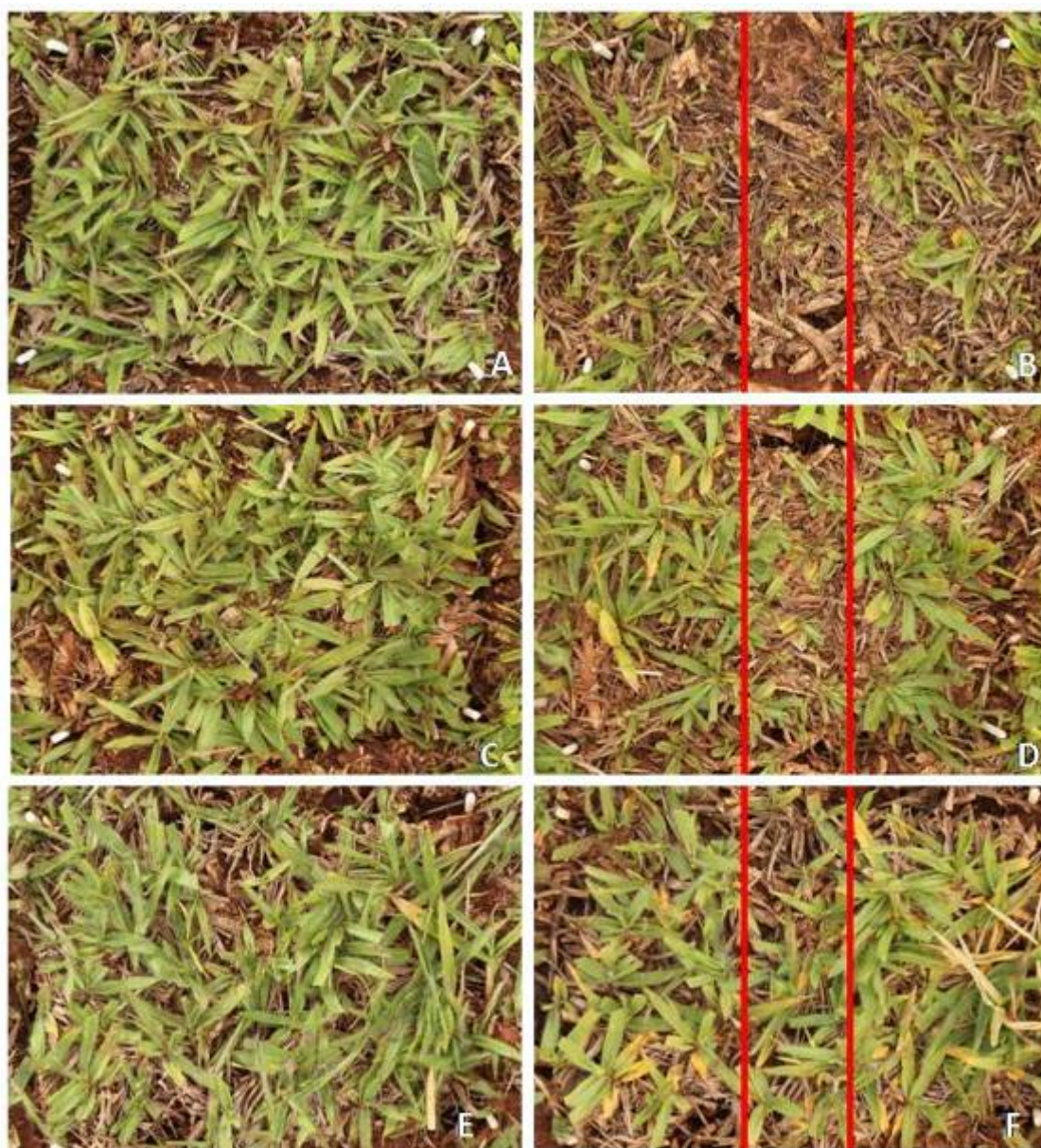
**Fig. 4.** Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento controle das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 1 de *Atta capiguara*. Botucatu, SP.



**Fig. 5.** Fluxo total de operárias de *Atta capiguara* por minuto no pico de forrageamento, a cada dia durante a restauração das trilhas físicas 1, 2 e 3 no ninho 1. Botucatu, SP.

Os “plots” do fragmento controle das trilhas 1, 2 e 3 não tiveram nenhuma alteração quanto ao corte por formigas ou outros insetos, permanecendo inalterados durante toda a avaliação (Figs. 6A, 6C e 6E).

No ninho 1, as trilhas 1 e 2 foram totalmente restauradas pelas formigas (Figs. 6B e 6D), enquanto na trilha 3 no primeiro dia de avaliação observou-se atividade forrageira. No segundo dia de observação a atividade de forrageamento diminuiu. Embora as médias indiquem que houve diferença significativa nos “plots” do fragmento experimental e controle, no final das avaliações os “plots” do fragmento experimental não foram totalmente cortados pelas formigas (Fig. 6F). Foi observado, durante as avaliações, que as formigas depositavam partículas de solo fora do olheiro, indicando uma possível escavação dos túneis.



**Figura 6.** Restauração das trilhas físicas do ninho 1 de *Atta capiguara*. Primeiro e último dia de avaliação das trilhas 1 (A e B), 2 (C e D) e 3 (E e F). Botucatu, SP.

## Ninho 2

Na trilha 1, nas 12 primeiras horas, não houve diferença significativa entre os “plots” experimental e controle ( $t=-2,3571$ , g.l.=28,  $p$  (bilateral) =0,0233). Entretanto, foi detectada diferença significativa para os demais períodos entre o comprimento das lâminas de grama dos “plots” experimental e controle (Tabela 2). Na trilha 2, nas 12 primeiras horas, também não houve diferença significativa entre eles ( $t=-0,7942$ , g.l.=28,  $p$  (bilateral)=0,4337). Entretanto para os demais períodos, foi detectada diferença significativa entre os “plots” experimental e controle (Tabela 2). Para a trilha 3, nas 12 primeiras horas  $t=-3,3291$ , g.l.=28,  $p$  (bilateral) =0,0024, sem diferença estatística entre os “plots”. Nos demais períodos foram detectados diferença estatística entre os “plots” controle e o experimental (Tabela 2).

**Tabela 2.** Comprimento (cm) das lâminas de grama (média e desvio padrão) nos “plots” dos fragmentos experimental e controle no ninho 2 de *Atta capiguara*, Botucatu, SP.

Ninho 2				
Avaliação (horas)				
Trilhas	12	24	36	48
<b>1</b>	2,76±1,66	1,39±0,87	2,05±4,65	0,00±0,00
<b>1 C*</b>	3,59±0,90	4,15±1,80	3,70±1,38	3,71±2,01
		$p<0,001$	$p<0,001$	$p<0,001$
<b>2</b>	4,19±1,49	0,73±0,37	0,48±0,30	0,00±0,00
<b>2 C*</b>	4,57±1,93	5,40±1,43	5,2±1,62	4,10±1,83
		$p<0,001$	$p<0,001$	$p<0,001$
<b>3</b>	3,38±0,90	2,21±1,24	2,07±0,95	1,93±1,42
<b>3 C*</b>	4,80±1,82	5,10±1,25	4,91±1,56	4,10±1,64
		$p<0,001$	$p<0,001$	$p<0,001$

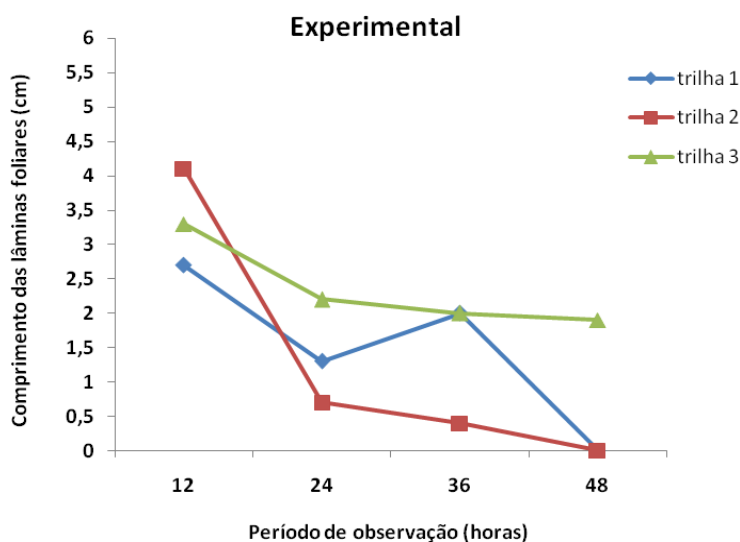
C\*= trilhas do experimento controle

Valores com  $p<0,0001$  diferem estatisticamente dos demais

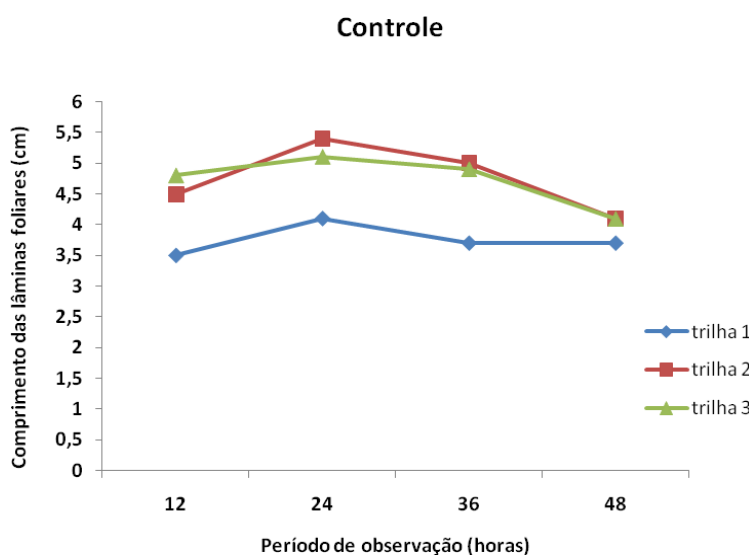
A análise do pós teste detectou diferenças estatísticas no tamanho das lâminas foliares no decorrer do tempo (ANOVA,  $F_{3;176}= 44,1236$ ,  $p<0,0001$ ), verificando tamanho médio de 3,6356 cm para as 12 horas, 1,4489 para as 24 horas, 1,6289 para as 36 horas e

0,6444 para as 48 horas. Não existiu diferença significativa entre as 24 e 36 horas. Porém foi detectado diferenças entre os demais períodos.

A grama das trilhas 1, 2 do ninho 2 foram totalmente cortada pelas formigas com 48 horas de avaliação (Fig. 7). Na trilha 3 desse ninho, embora tenham ficado alguns fragmentos de grama, a trilha física também foi restaurada pelas formigas nesse tempo. O comprimento das lâminas de grama nos fragmentos controle se manteve durante o período avaliado (Fig. 8).

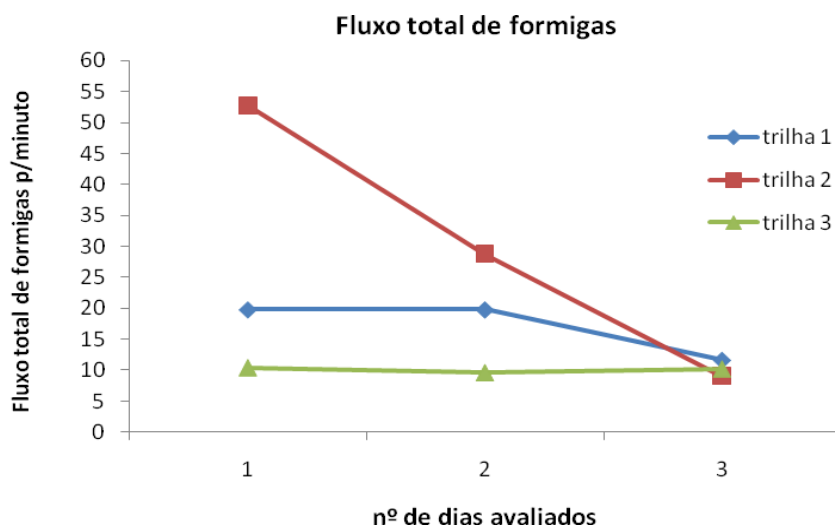


**Fig. 7.** Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento experimental das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 2 em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.



**Fig. 8.** Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento controle das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 2 em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.

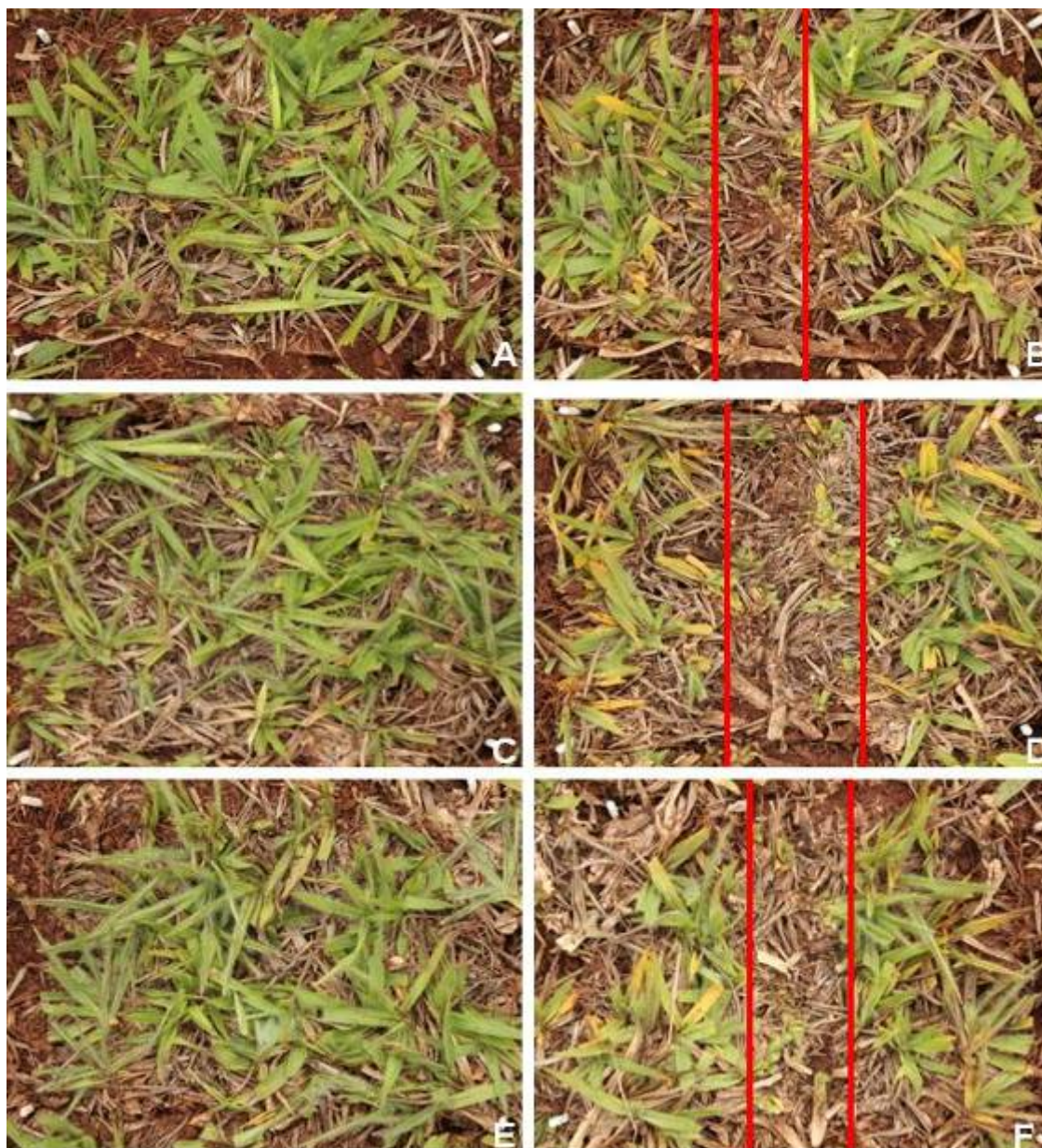
O fluxo de operárias nas trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 2 permaneceu constante no primeiro e segundo dia de observação, tendo um leve decréscimo no terceiro dia, já para a trilha 2, o fluxo foi elevado no primeiro dia e apresentou redução até o último dia (Fig. 9).



**Fig. 9.** Fluxo total de operárias de *Atta capiguara* por minuto no pico de forrageamento, a cada dia durante a restauração das trilhas físicas 1, 2 e 3 no ninho 2. Botucatu, SP.

Nos “plots” do fragmento controle da trilhas 1, 2 e 3 do ninho 2 a grama permaneceu sem cortes por formigas ou outros insetos, não havendo alterações durante as observações (Figs. 10A, C e E).

No ninho 2, todas as trilhas estudadas foram totalmente restauradas pelas formigas (Figuras 10B, D e F).



**Fig. 10.** Restauração das trilhas físicas do ninho 2 de *Atta capiguara*. Primeiro e último dia de avaliação das trilhas 1 (A e B), 2 (C e D) e 3 (E e F). Botucatu, SP.

### Ninho 3

Na trilha 1, nas primeiras 12 e 24 horas, não houve diferença significativa entre os “plots” experimental e controle ( $t=-3,980$  g.l.=38,  $p$  (bilateral) = 0,0003) e ( $t= -4,1765$ , g.l.=38,  $p$  (bilateral) = 0,0002). Entretanto, foi detectada diferença significativa para os períodos de 36, 48, 60, 72, 84 e 108 horas respectivamente entre os “plots” experimental e controle (Tabela 3). Na trilha 2, nas 12 primeiras horas, também não houve diferença

estatística entre os “plots” experimental e controle ( $t=-0,9662$ , g.l.=38,  $p$  (bilateral) =0,3400). Entretanto para os demais períodos, foi detectada diferença significativa entre eles (Tabela 3). Para a trilha 3, nas primeiras 12 e 24 horas não houve diferença significativa entre os “plots” experimental e o controle ( $t=3,5117$  g.l.=38,  $p$  (bilateral) = 0,0010) e ( $t= -2,6772$ , g.l.=38,  $p$  (bilateral) = 0,0117). Nos demais períodos foram detectados diferença significativa entre os “plots” controle e o experimental (Tabela 3).

**Tabela 3.** Comprimento (cm) das lâminas de grama (média e desvio padrão) nos “plots” dos fragmentos experimental e controle no ninho 3 de *Atta capiguara*, Botucatu, SP.

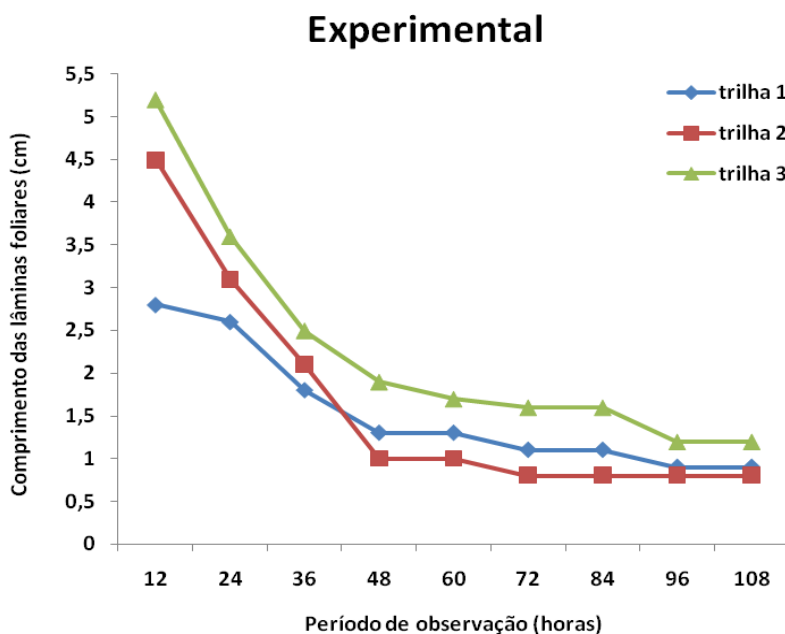
Ninho 3									
Avaliação (horas)									
Trilhas	12	24	36	48	60	72	84	96	108
<b>1</b>	2,82	2,68	1,85	1,34	1,31	1,19	1,14	0,91	0,92
	± 1,11	± 1,14	± 0,26	± 0,13	± 0,18	± 0,14	± 0,14	± 0,26	± 0,07
<b>1 C*</b>	4,24	4,20	4,32	4,35	4,38	4,58	4,58	4,58	4,55
	± 1,41	± 1,50	± 1,15	± 1,29	± 1,27	± 1,29	± 1,29	± 1,29	± 1,36
			p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
<b>2</b>	4,50	3,14	2,15	1,09	1,00	0,82	0,85	0,84	0,83
	± 0,76	± 1,76	± 2,17	± 0,51	± 0,85	± 0,85	± 0,89	± 0,84	± 0,82
<b>2 C*</b>	4,75	4,79	4,82	4,96	4,99	4,95	4,96	5,00	5,00
	± 0,63	± 0,60	± 0,54	± 0,62	± 0,06	± 0,59	± 0,59	± 0,54	± 0,64
			p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001
<b>3</b>	5,20	3,67	2,57	1,98	1,77	1,60	1,67	1,19	1,21
	± 0,50	± 1,17	± 0,76	± 0,51	± 0,18	± 0,29	± 0,23	± 0,06	± 0,06
<b>3 C*</b>	4,43	4,43	4,49	4,50	4,50	4,39	4,41	4,46	4,55
	± 0,43	± 0,43	± 0,45	± 0,50	± 0,50	± 0,73	± 0,68	± 0,65	± 0,66
			p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001	p<0,001

C\*= trilhas do experimento controle

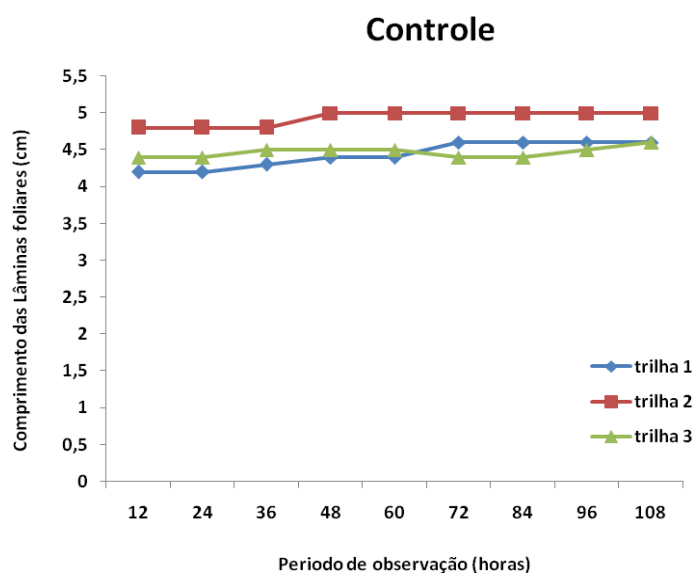
Valores com  $p < 0,0001$  diferem estatisticamente dos demais

A análise do pós teste detectou diferenças estatísticas no tamanho das lâminas foliares ao decorrer do tempo (ANOVA,  $F_{8;531} = 92,5895$ ,  $p < 0,0001$ ), verificando tamanho médio de 4,1767 cm para as 12 horas, 3,1650 para as 24 horas, 2,1933 para as 36 horas, 1,4700 para as 48 horas, 1,3633 para as 60 horas, 1,2050 para as 72 horas, 1,2217 para as 84 horas, 0,9817 para as 96 horas e 0,9883 para as 108 horas.

No ninho 3, o tempo gasto pelas formigas para restaurarem a trilha física foi de 48 a 96 horas (Fig. 11). O comprimento das lâminas de grama nos “plots” dos fragmentos controle se manteve durante o período avaliado (Fig. 12).

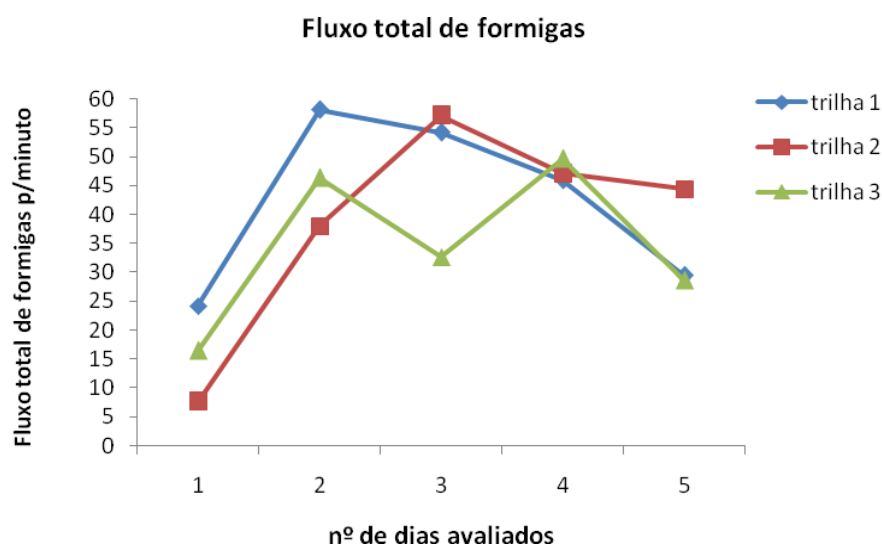


**Fig. 11.** Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento experimental das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 3 em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.



**Fig. 12.** Comprimento das lâminas de grama nos “plots” do fragmento controle das trilhas físicas 1, 2 e 3 do ninho 3 em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.

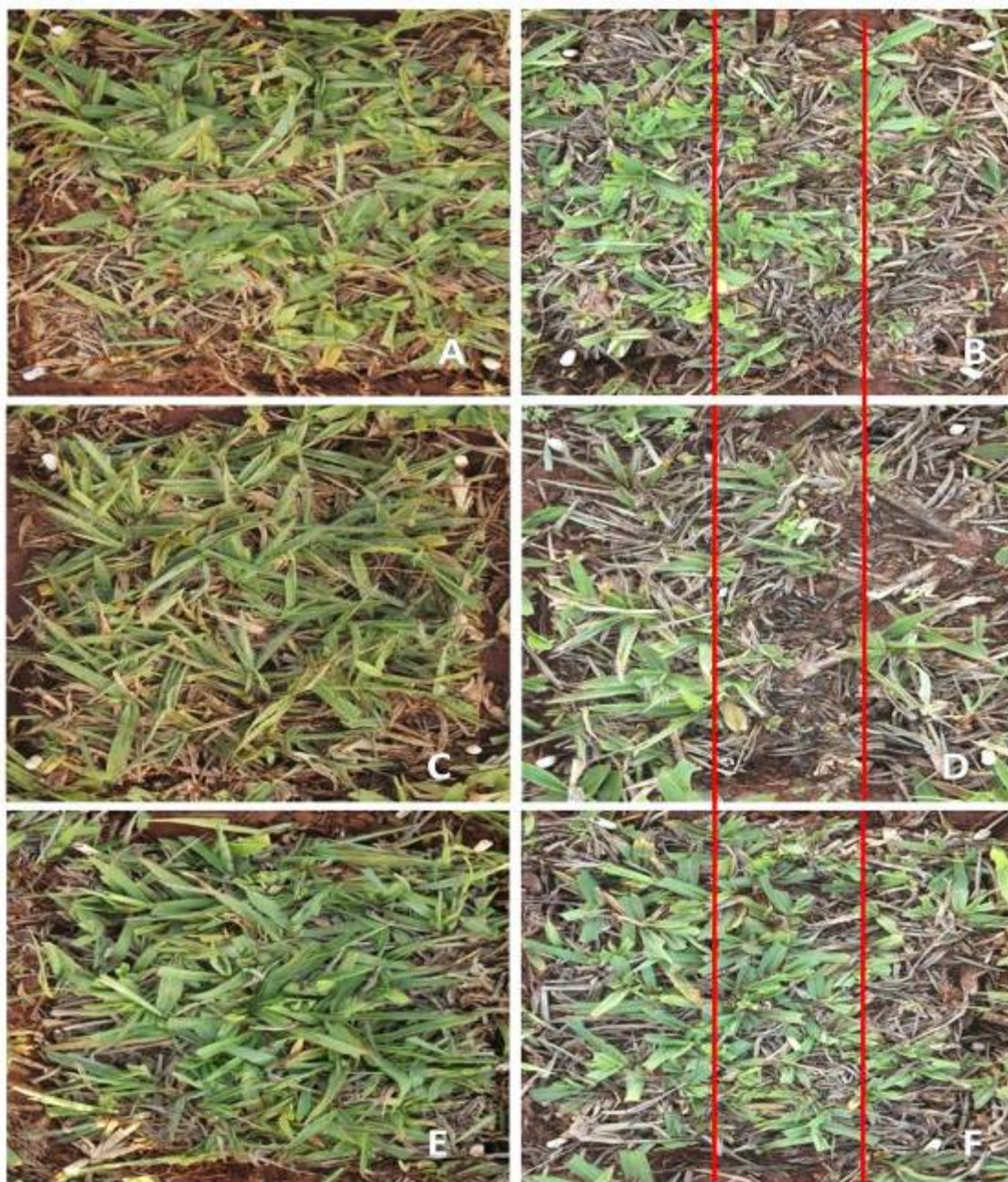
No segundo dia de observação o fluxo de operárias aumentou nas trilhas físicas do ninho. Na trilha 2, no terceiro dia o fluxo continuou aumentando, enquanto houve um decréscimo de operárias nas trilhas 1 e 3. O fluxo de operárias aumentou no quarto e diminuiu no último dia de observação na trilha 3. Nas trilhas 1 e 2 houve um decréscimo do número de formigas nos últimos dias de observação (Fig. 13).



**Fig. 13.** Fluxo total de operárias de *Atta capiguara* por minuto no pico de forrageamento, a cada dia durante a restauração das trilhas físicas 1, 2 e 3 no ninho 3. Botucatu, SP.

No ninho 3, as trilhas foram totalmente restauradas pelas formigas (Figs. 14B, D e F). Nos “plots” do fragmento controle em todas as trilhas não houve nenhuma alteração durante o período de observação (Figs. 14A, C e E).

No ninho 3, além da reconstrução das trilhas 1 e 3 nos “plots” do fragmento experimental, as operárias forrageiras cortaram também as lâminas de grama no restante dos fragmentos (fora da seção da trilha) (Figs. 14B e F).



**Fig. 14.** Restauração das trilhas físicas do ninho 3 de *Atta capiguara*. Primeiro e último dia de avaliação das trilhas 1 (A e B), 2 (C e D) e 3 (E e F). Botucatu, SP.

## DISCUSSÃO

Os resultados obtidos demonstram que as operárias de *Atta capiguara* reconstróem as trilhas físicas. Neste estudo, foi verificado que os fragmentos de grama instalados nas trilhas físicas, antes do início da atividade forrageira, começam a ser cortados pelas formigas após o reconhecimento do novo substrato e uma nova trilha física é formada. Entretanto, foi observado na maioria das trilhas que nas primeiras 12 horas após a colocação dos novos fragmentos não houve diferença significativa entre as lâminas de grama nos “plots” do fragmento experimental e no controle.

No momento em que as formigas se deparavam com o novo fragmento, formavam um monte (aglomerado) de formigas ao redor e em cima do mesmo e após algum tempo começavam a cortar a grama para formar a nova trilha física. O comportamento de aglomeração foi também observado por Ribeiro (2009) em seu estudo com operárias de *Atta sexdens rubropilosa*, que quando se deparavam com um vão no final da ponte de vidro, formavam ali montes de formigas umas em cima das outras, no caso o que se tinha a frente era um obstáculo na trilha.

No presente estudo pode-se supor que as formigas identificavam o fragmento instalado na trilha como um novo recurso a ser explorado e não como um obstáculo, pois a grama do novo fragmento foi cortada pelas formigas restaurando as trilhas físicas. Esse comportamento de exploração de recursos na direção das trilhas físicas de forrageamento foi relatado também por Forti (1985) para a mesma espécie. No ninho 3, além da grama cortada na seção da trilha física, as formigas também cortaram a grama no restante do fragmento. Possivelmente o corte de gramíneas fora da trilha se deve a densidade do alimento como levantado por Moffet (1988), Deneubourg *et al.* (1989, 1990) e Franks *et al.* (1991) estes autores afirmaram que diferentes espécies de formigas são capazes de modificar a estrutura da rede de forrageamento de acordo com a densidade do alimento

A restauração das trilhas físicas em *A. capiguara*, após a colocação de um novo fragmento de gramínea em campo, variou de 48 a 96 horas, já para a espécie *A. sexdens rubropilosa* em laboratório a formação trilhas físicas funcionais ocorreu após 30 horas de exposição de um aparato com pontes de vidro (Ribeiro, 2009).

No presente estudo, com *A. capiguara*, a construção e manutenção das trilhas físicas foram realizadas a partir do corte e transporte das lâminas de grama para o interior do ninho. Provavelmente a grama retirada na construção das trilhas físicas servirá de

substrato para o crescimento do fungo simbiote. Menezes (2011) também observou em *A. bisphaerica* esse mesmo comportamento. Já em cortadeiras de dicotiledôneas, a construção e manutenção das trilhas físicas são realizadas a partir da retirada da serrapilheira, que muitas vezes não constitui material vegetal apropriado para utilização como substrato para o crescimento do fungo simbiote (Menezes 2011), diferente das formigas cortadeiras de monocotiledôneas, onde o material vegetal retirado da construção das trilhas é levado para o interior da colônia, nesse caso os custos de construção e manutenção das trilhas físicas em formigas cortadeiras de monocotiledôneas seriam menores.

As trilhas físicas de *A. capiguara*, foram restauradas em vez de serem construídas novas trilhas. Possivelmente o custo de restauração das trilhas físicas é menor do que a construção de novas, pois de acordo com o estudo de Howard (2001) para *Atta colombica* o tempo médio gasto para remover um quilograma de resíduo vegetal é de 3, 359 formigas-hora e energia de 4,6 kJ e essa atividade é realizada por operárias maiores. O mesmo autor também relatou que 8000 operárias com carga ao ninho são suficientes para cobrir os custos de construção e manutenção de trilhas físicas por um ano. Em colônias adultas esse número seria facilmente ultrapassado em um único dia de forrageamento (Lugo *et al.*1973). Além disso, Forti (1985) constatou para *A. capiguara*, com relação à construção de trilhas, que além destas expandirem seu território com muitas trilhas curtas, minimizam o gasto energético para coletar substrato e defendem seu território por deixar estes marcadores físicos de curta duração.

Observou-se, portanto, que a construção e manutenção das trilhas físicas em formigas cortadeiras têm importante função na busca do alimento, pois permite maior rapidez no deslocamento das operárias entre o ninho e a fonte de alimento, servindo como um guia (Mapa), facilitando assim a obtenção de recursos vegetais para a manutenção do fungo simbiote, como postulado por Carroll & Janzen (1973) que relataram que um alto grau de desenvolvimento das trilhas indica alta previsão de recursos e conseqüentemente devem fornecer um alto grau de recursos à colônia.

O presente estudo demonstrou que as operárias de *A. capiguara* reconstróem as trilhas físicas, otimizando o processo de forrageamento e desta forma aumentam a eficiência na busca do substrato vegetal que é levado para o interior da colônia para o crescimento do fungo simbiote.

## REFERÊNCIAS

- Beattie, A.J. & Hughes, L. 2003. Ant-plant interactions. In: Herrera, C.M.; Pellmyr, O. (Eds). **Plant Animal Interactions: an evolutionary approach**. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 2003: 211-235p.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.L., Aron, S. & Camazine, S. 1997. Self-organization in social insects. **Trends Ecology Evolution** **12**: 188–193.
- Burd, M. 2000. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leafcutting ants): an examination of two predictions for load selection. **Animal Behaviour** **60**: 781–788.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. **Annual Review of Ecology evolution and Systematics**. **4**: 231-257.
- Cedenõ-Leon, A. 1984. **Los bachacos: aspectos de su ecología**. Venezuela: Fondo Editorial, 71p.
- Cherrett, J.M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. **Journal of Animal Ecology** **37**: 387– 403.
- Couzin, I.D. & Franks, N.R. 2003. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants. Proceedings of the royal Society: **Bulletin Biological Sciences** **270**: 139–146.
- Daguerre, J.B. 1945. Hormigas del género *Atta* de la Argentina (Hymenoptera.: Formicidae). **Review Social Entomology** **12**: 438–460.
- Della Lucia, T.M.C. 1993. **As Formigas Cortadeiras**. 1ed. Viçosa: folha de viçosa, 262p.
- Deneubourg, J.L., Goss, S., Franks, N. & Pasteels, J. M. 1989. The blind leading the blind: modeling chemically mediated army ant raid patterns. **Journal of Insect Behavior** **2**: 719–725.
- Deneubourg, J.L., Goss, S., Sandini, G., Ferrari, F. & Dario, P. 1990. Self-organizing collection and transport of objects in unpredictable environments. Proc. Japan-USA symposium on Flexible Automation (in press).
- Evison, S.E.F., Hart, A.G. & Jackson, D.E. 2008. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour** **75**: 963- 969.
- Forti, L.C., Crocomo, W.B. & Guassu, C.M.O. 1987. Biologia e controle das formigas cortadeiras de folhas em florestas importadas. São Paulo: FEPAF, **Boletim didático** **4**: 30p.
- Forti, L.C. **Ecologia da saúva *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae) em pastagem**. Piracicaba, 1985. 234p. Tese (Doutorado em Entomologia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

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

Franks, N.R., Gomez, N., Goss, S. & Deneubourg, J.L. 1991. The blind leading the blind in army ant raid patterns: testing a model of self-organisation (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior** **4**: 583–607.

Harrison, J.S. & Gentry, J.B. 1981. Foraging pattern, colony distribution, and foraging range of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. **Ecology** **62**: 1467-1473.

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

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. **The ants**. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

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

Lopes, J. F. S., Forti, L. C., Camargo, R. S. 2004. 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.

Lugo, A.E., Farnsworth, E.G., Pool, D., Jerez, P. & Kaufman, G. 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. **Ecology** **54**: 1292–1301.

Menezes, R.B. **Caracterização espacial e temporal da atividade de forrageamento de *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini): estudo de caso na fazenda sertão, Coronel Pacheco-MG. Juiz de Fora, 2011. 58p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas/Área de Comportamento e Biologia Animal) – Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Juiz de Fora.**

Moffet, M.W. 1988. Foraging dynamics in the group hunting myrmicine ant, *Pheidologeton diversus*. **Journal of Insect Behavior**. **1**: 309-331.

Ribeiro, P.L. **Trilhas de saúvas (*Atta sexdens rubropilosa*): um método que impede a formação de fluxo bidirecional e mostra que as forrageadoras resolvem o problema.** 2009. 245p. Tese (Doutorado em Ciências/Área de Fisiologia Geral) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Roces, F. 1990. Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. **Oecologia** (Berl.), **83**, 261–262.

Roces, F. & Hölldobler, B. 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in *Atta cephalotes*. **Oecologia** **97**: 1-8.

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

Shepherd, J.D. 1982. Trunk trails and the strategy of a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **11**: 77–84.

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** (1): 173-188

Traniello, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. **Annual Review Entomology** **34**: 191-210.

Weber, N.A. 1972. **Gardening Ants: The Attines**. Philadelphia: The American Philosophical Society, 146p.

## CAPÍTULO IV – MANUTENÇÃO DAS TRILHAS FÍSICAS DE FORRAGEAMENTO EM *Atta capiguara* GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

---

### Sociobiology

#### Resumo

A formação e a manutenção das trilhas em formigas cortadeiras têm importante participação dos feromônios que agem no comportamento dos indivíduos para o recrutamento e na marcação das trilhas. Tais trilhas são ativamente construídas pela ação de operárias que realizam o corte da vegetação e sua manutenção, com a retirada de gravetos e outros obstáculos que podem dificultar o transporte do substrato vegetal. As trilhas físicas são importantes para o forrageamento, apesar disso poucas pesquisas tem sido realizada sobre a construção e manutenção do sistema de trilhas em *Atta*. Assim, o objetivo desse estudo foi testar a hipótese de que as formigas depositam substâncias com função herbicida nas trilhas com objetivo de mantê-las sem vegetação. Para esse experimento foram estabelecidos os seguintes tratamentos: 1) Trilha sem passagem de formiga: foi selecionado um ponto a uma distância de 3 metros da saída do olheiro. Neste ponto foi alocado um quadrante de PVC com 15x20cm, com 5 cm de altura. O quadrante foi inserido no solo de modo que as formigas não passassem por debaixo deste e, portanto, não utilizassem a trilha física já existente. Externamente, as paredes dos quadrantes foram besuntadas com fluon, evitando que as formigas adentrassem a área isolada pelo quadrante de PVC; 2) Trilha com passagem de formigas: na mesma trilha utilizada para o tratamento 1, foi selecionado outro ponto no qual foi acondicionado outro quadrante de PVC, assim como descrito anteriormente; entretanto, duas aberturas foram feitas, possibilitando a passagem das formigas pela trilha de forrageamento; e 3) Trilha artificial: na mesma área das trilhas manipuladas, foram alocados aleatoriamente 6 pontos para coletas de dados. Para tanto foram utilizados quadrantes de PVC com 15x20cm, assim como já descrito anteriormente nas áreas experimentais. Entretanto, a grama contida internamente ao quadrante foi totalmente cortada, rente ao solo, com uma tesoura, simulando o corte total realizado pelas formigas no processo de limpeza das trilhas. Todo o procedimento foi repetido 3 vezes em 6 trilhas pertencentes a 3 ninhos diferentes, totalizando 18 pontos para cada tratamento. Duas vezes por semana foi avaliado o crescimento vegetativo. Para tanto foi utilizada uma régua, e os quadrantes foram delimitados internamente com fios de nylon

transparente de 5 x 5 cm. Durante o experimento foram tomadas as medidas da altura máxima das lâminas vegetais em todos os quadrantes de 5 x 5 cm, o que nos forneceu a altura média das lâminas vegetais (4 medições para cada lâmina foliar nos forneceu a altura de cada lâmina), fornecendo informações sobre as taxas de regeneração da vegetação em todos os pontos experimentais. Os dados de crescimento vegetativo (média das quatro medições) foram plotados em tabelas em relação ao tempo. O tratamento 1 (trilhas sem passagem de formigas) e o tratamento 3 (trilha artificial) foram comparados para ver se tinha efeito herbicida do feromônio de trilha depositado pelas formigas durante o processo de forrageamento. Também foi comparado o tratamento 1 (trilhas sem passagem de formigas) com o tratamento 2 (trilhas com passagem de formigas), para ver o efeito da passagem de formigas na manutenção das trilhas de forrageamento. Os dados foram analisados utilizando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis com um pós-teste de Student-Neuman-Keuls, pois os dados não apresentaram normalidade. Não houve diferença significativa para a maioria das trilhas avaliadas entre o tratamento 1 (trilhas sem passagem de formigas) e o tratamento 3 (trilha artificial), nesse caso não foi possível aceitar a hipótese de que as formigas depositam substâncias químicas com ação herbicida para retardar o crescimento da grama nas trilhas físicas.

**Palavras Chave:** formação da rede de forrageamento, regeneração da pastagem, substâncias com ação herbicida.

**MAINTENANCE OF PHYSICAL TRAILS OF FORAGING IN *Atta capiguara*  
GONÇALVES 1944 (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)**

**Abstract**

The formation and maintenance of trails in leaf-cutting ants have significant involvement of pheromones that act on the behavior of individuals for recruitment and marking the trails. Such trails are actively constructed by the action of ants engaged in the cutting of vegetation and maintenance, namely the removal of twigs and other obstacles that may hinder the transport of vegetable substrate. The physical paths are important for foraging and impressive in appearance, but little research has been done on the construction and maintenance of the trail system in *Atta*. This study aimed to test the hypothesis that ants deposit herbicidal substances on the trails in order to keep them without vegetation. For this experiment the following treatments were established: 1) trails without passing ants: a point was selected at a distance of 3 meters from the exit of the scout for placement of a PVC quadrant of 15x20cm, 5 cm in height. The quadrant was inserted into the ground so that the ants would not pass underneath and therefore would not use the existing physical trail. Externally, the walls of the quadrants were smeared with FLUON to prevent the entrance of ants into the isolated area PVC; 2) trail with passing ants: another point was selected on the same trail used for treatment 1. In another quadrant was placed PVC, as previously described; however, two openings were made, allowing the passage of ants to forage along the trail; and 3) artificial trail: In the same area of the manipulated trails, 6 points were randomly allocated for data collection. For both PVC 15x20cm quadrants were used, as previously described in the experimental areas. However, the grass contained inside the quadrant was totally cut off, at ground level, with scissors, to simulate the total cut carried by ants in the process of cleaning the trails. The entire procedure was repeated 3 times on six trails pertaining to 3 different nests, totaling 18 points for each treatment. Vegetative growth was evaluated twice weekly. To this end a slit was used, and quarters were defined internally wired transparent nylon of 5 x 5 cm. During the experiment the maximum height of the plant blades was measured in all 5 x 5 cm quadrants, which provided the mean height of the vegetable blades (4 measurements for each leaf blade provided in the height of each blade), providing information on rates of regeneration of vegetation at all experimental points. The data of vegetative growth (mean of four

measurements) were plotted in tables over time. Treatment 1 (trails without passage of ants) and treatment 3 (artificial trail) were compared to see if there was herbicide effect from the pheromone trail deposited by ants during foraging. We also compared treatment 1 (trails without passing ants) with treatment 2 (trails with passing ants), to see the effect of the passage of ants on foraging trail maintenance. Data were analyzed using the nonparametric Kruskal-Wallis test with a post-test by the Student-Neuman-Keuls, because the data distribution was not normal. There was no significant difference for most trails evaluated between treatment 1 (trails without passage of ants) and treatment 3 (artificial trail), in this case it was not possible to accept the hypothesis that ants deposit herbicidal chemicals to slow grass growth on physical trails.

**Key words:** formation of foraging network, regeneration of pasture, substances with herbicide action.

## Introdução

As trilhas físicas são fundamentais para atividade de forrageamento das formigas cortadeiras, *Atta* e *Acromyrmex* e podem ser facilmente observadas nas proximidades das colônias. Essas são construídas para dar acesso a novas fontes de alimento. O comportamento de construção das trilhas pelas formigas é uma atividade na qual o percurso é marcado com feromônios para que outros indivíduos da mesma colônia passem a segui-lo (Jaffé & Howse, 1979). Esses compostos voláteis são depositados na trilha como orientação a outros indivíduos da colônia. A marcação de uma trilha é utilizada na localização de uma nova fonte de alimento e na exploração das áreas de forrageamento (Viana-Bailez et al., 2011).

A construção de uma nova trilha depende da quantidade e qualidade do recurso para o forrageamento (Silva, 2011). As trilhas 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), auxiliando 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; Ramos, 2002). As trilhas também marcam o território de forrageamento das formigas, reduzindo a competição entre colônias vizinhas (Rockwood & Hubbell, 1987; Howard, 2001).

Wilson (1962) estudou a comunicação química e a organização do forrageamento em massa em *Solenopsis saevissima* e a respeito da formação e manutenção das trilhas ele descreve quatro importantes comportamentos, nos quais os feromônios teriam importante participação: 1) recrutamento mediado por feromônios, segundo o autor nesse caso os feromônios são os únicos estímulos necessários para o aumento do número de formigas nas trilhas. A quantidade restrita do alimento forrageado em virtude do grande número de formigas nas trilhas serviria como mecanismo de retro-alimentação negativa, pois muitas formigas incapazes de entrar em contato com o alimento, não marcariam as trilhas com feromônios, de forma a estabilizar a quantidade destes já depositados e a quantidade de formigas nas trilhas. 2) informações sobre a qualidade da fonte de alimento poderiam ser transmitidas indiretamente, através da quantidade de feromônios presentes nas trilhas, pois dependendo da qualidade do

alimento as formigas tomariam a decisão de depositar ou não feromônios nas trilhas. 3) que os feromônios são espécie específicos e 4) comportamento de explorar áreas novas, onde as formigas formam trilhas e marcam com feromônios essas áreas descobertas perto dos ninhos, mesmo que estas não tenham alimento ou nenhum estímulo aparente.

Outros estudos foram feitos na busca da compreensão das trilhas de formigas e acabaram incorporando as idéias de que são os feromônios que estão envolvidos na formação das trilhas de formigas (Hölldobler & Wilson, 1990; Wehner, 2003). No entanto, não demorou a ficar clara a insuficiência dos feromônios como única ferramenta usada pelas formigas para a formação e manutenção de suas trilhas. Estudos com formigas caçadoras, que não tem rota fixa, acham suas presas e voltam ao ninho, serviram de base para novos estudos, pois as formigas, sejam elas formadoras de trilhas ou não, fazem uso de outros recursos, que não apenas a marcação e a detecção de feromônios (Franks & Fletcher, 1983). Atualmente, sabe-se que as formigas além dos feromônios, usam outras ferramentas de orientação, como dicas visuais, integração espacial e orientação magnética, adicionalmente são capazes de aprender a memorizar as rotas, medir a distância percorrida, conhecer o sentido da marcha que fazem e informar as outras formigas sobre a qualidade e quantidade de alimento (Sommer & Wehner, 2005; Wehner et al., 2006; Seidl & Wehner, 2008; Wolf, 2008).

As trilhas físicas são importantes para o forrageamento, apesar disso, poucas pesquisas tem sido feitas sobre a construção e manutenção do sistema de trilhas em *Atta*. Assim o objetivo desse estudo foi testar a hipótese de que as formigas depositam substâncias com função herbicida nas trilhas com objetivo de mantê-las sem vegetação.

## **Material e Métodos**

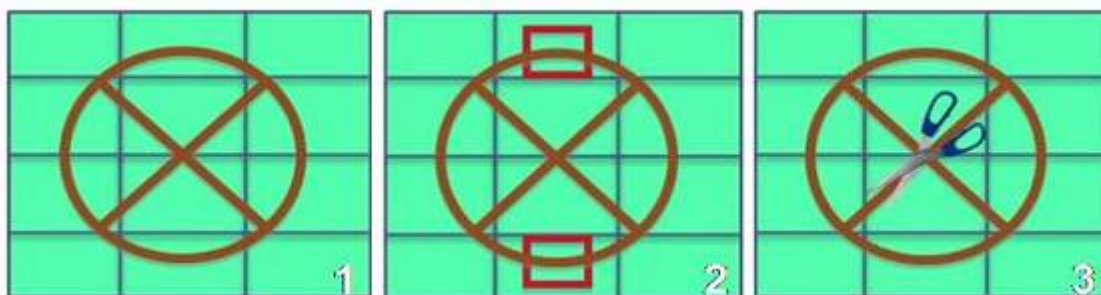
Para esse experimento de manutenção das trilhas físicas foram estabelecidos os seguintes tratamentos:

**1) Trilha sem passagem de formiga:** foi selecionado um ponto localizado a uma distância de 3 metros da saída do olheiro. Neste ponto foi alocado um quadrante de PVC com 15x20cm, seccionado com uma altura de 5cm. O quadrante foi inserido no solo de modo que as formigas não passassem por debaixo deste e, portanto, não utilizassem a trilha física já existente. Externamente, as paredes dos quadrantes foram besuntadas com Fluon

(substância líquida atóxica e inodora que impede a passagem de formigas), evitando que as formigas adentrassem a área isolada pelo quadrante de PVC.

**2) Trilha com passagem de formigas:** Nas mesmas trilhas de forrageamento utilizadas para o tratamento 1, foi selecionado outro ponto, distante 2 m do ponto do tratamento 1. Nestes pontos foram acondicionados quadrantes de PVC, assim como descrito anteriormente; entretanto, duas aberturas foram feitas, possibilitando a passagem das formigas pela trilha de forrageamento.

**3) Trilha artificial:** Na mesma área das trilhas manipuladas, foram alocados aleatoriamente 6 pontos para coletas de dados. O local continha a mesma espécie de grama presente ao redor da trilha de forrageamento escolhida nas áreas experimentais. Para tanto foram utilizados quadrantes de PVC com 15x20cm, assim como já descrito anteriormente nas áreas experimentais. Entretanto, a grama contida internamente ao tubo foi totalmente cortada, rente ao solo, com uma tesoura, simulando o corte total realizado pelas formigas no processo de limpeza das trilhas.



**Figura 1.** Croqui do experimento de manutenção das trilhas físicas de forrageamento de *Atta capiguara*. Botucatu, SP. Tratamento 1 (trilha sem passagem de formigas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilha artificial).

Todo o procedimento foi repetido três vezes em seis trilhas pertencentes a três ninhos diferentes, totalizando 18 pontos para cada tratamento (54 pontos amostrais no total).

Duas vezes por semana foi avaliado o crescimento vegetativo. Para tanto foi utilizado uma régua, e os quadrantes foram delimitados internamente com fios de nylon transparente de 5x 5cm.

Durante o experimento foram tomadas as medidas da altura máxima das lâminas vegetais em todos os quadrantes de 5x 5cm, obtendo-se a altura média das lâminas vegetais

(4 medições para cada lâmina foliar nos forneceu a altura de cada lâmina), fornecendo informações sobre as taxas de regeneração da vegetação em todos os pontos experimentais.

Os dados de crescimento vegetativo (média das quatro medições) foram plotados em tabelas em relação ao tempo.

O tratamento 1 (trilhas sem passagem de formigas) e o tratamento 3 (trilha artificial) foram comparados para ver se as formigas depositavam substâncias com efeito herbicida nas trilhas durante o processo de forrageamento. Também foram comparados os tratamento 1 (trilhas sem passagem de formigas) com o tratamento 2 (trilhas com passagem de formigas), para verificar o efeito da passagem de formigas na manutenção das trilhas de forrageamento.

Os dados foram analisados utilizando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis com um pós-teste de Student-Neuman-Keuls, pois os dados não apresentaram normalidade.

## **Resultados**

No ninho 1, o crescimento das lâminas de grama tiveram diferença significativa apenas na primeira observação, réplica 1, quando comparado o tratamento 1 (trilhas físicas sem passagem de formigas), com o tratamento 3 (trilhas artificiais). Nas réplicas 2 e 3, para todas as observações não houve diferença significativa entre esses tratamentos. Quando comparado o tratamento 1 com o tratamento 2, não houve diferença significativa para todas as observações da replica 1, porém para as réplicas 2 e 3, na maioria das observações, houve diferença significativa, com exceção da observação 1 das replicas 2 e 3 desse ninho (Tabela 1).

**Tabela 1.** Resumo das análises estatísticas do ninho 1, para o crescimento das lâminas de grama nos tratamentos 1 (trilhas bloqueadas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilhas artificiais) em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.

Replicas	obs.	Trat	média±dp	g.l	Kruskal-Wallis H/(p)	Pareados	Student Neuman keuls p-valor	
<b>1</b>	1	1	1,6±1,4	2	27.1835/<0.0001	1-2	0.0394	b
		2	1,0±1,4			1-3	<0.0001	a
		3	0,0±0,0			2-3	0.0018	b
	2	1	1,6±1,5	2	7.0839/0.0290	1-2	0.0373	b
		2	1,1±1,6			1-3	0.0136	b
		3	0,6±0,4			2-3	0.6997	b
	3	1	2,0±1,6	2	13.9266/0.0009	1-2	0.0003	b
		2	1,2±1,7			1-3	0.3521	b
		3	1,4±0,5			2-3	0.0079	b
	4	1	2,3±1,6	2	12.8699/0.0016	1-2	0.0004	b
		2	1,3±1,8			1-3	0.2275	b
		3	1,7±0,7			2-3	0.0208	b
<b>2</b>	1	1	0,4±0,7	2	3.7689/0.1519	1-2	ns	
		2	0,2±0,5			1-3		
		3	0,0±0,0			2-3		
	2	1	1,2±1,2	2	39.8874/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,2			1-3	0.5738	b
		3	0,8±1,3			2-3	<0.0001	a
	3	1	1,3±1,2	2	49.5189/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,1±0,3			1-3	0.9974	b
		3	0,9±0,4			2-3	<0.0001	a
	4	1	2,0±1,8	2	75.5136/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.2306	b
		3	2,0±0,4			2-3	<0.0001	a
<b>3</b>	1	1	0,3±0,7	2	3.1736/0.2046	1-2	ns	
		2	0,0±0,0			1-3		
		3	0,0±0,0			2-3		
	2	1	0,6±0,8	2	48.6457/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.0093	b
		3	0,8±0,4			2-3	<0.0001	a
	3	1	1,3±0,7	2	80.2000/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.0452	b
		3	1,8±0,6			2-3	<0.0001	a
	4	1	1,4±0,8	2	86.9071/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.0011	b
		3	2,3±0,7			2-3	<0.0001	a

Valores com p<0, 0001 diferem estatisticamente dos demais

No ninho 2, o crescimento das lâminas de grama teve diferença significativa na primeira e segunda observação, na réplica 1, quando comparado o tratamento 1 (trilhas físicas sem passagem de formigas), com o tratamento 3 (trilhas artificiais). Nas réplicas 2 e 3 desse ninho para todas as observações não houve diferença significativa entre esses tratamentos. Quando foi comparado o tratamento 1 com o 2 teve diferença significativa apenas para na réplica 3, para a segunda, terceira e quarta observação (Tabela 2).

**Tabela 2.** Resumo das análises estatísticas do ninho 2, para o crescimento das lâminas de grama nos tratamentos 1 (trilhas bloqueadas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilhas artificiais) em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.

Replicas	obs.	Trat	média±dp	g.l	Kruskal-Wallis H/(p)	Pareados	Student Neuman keuls p-valor	
1	1	1	2,7±2,1	2	49.1919/<0.0001	1-2	0.2219	b
		2	1,6±1,4			1-3	<0.0001	a
		3	0,0±0,0			2-3	<0.0001	a
	2	1	2,0±1,3	2	35.4574/<0.0001	1-2	0.0051	b
		2	1,2±1,1			1-3	<0.0001	a
		3	0,5±0,5			2-3	0.0017	b
	3	1	1,9±1,0	2	3.7472/0.1536	1-2		
		2	1,5±1,1			1-3	ns	
		3	1,4±0,8			2-3		
	4	1	2,4±1,0	2	13.8072/0.0010	1-2	0.0013	b
		2	1,6±1,2			1-3	0.9910	b
		3	2,4±0,9			2-3	0.0014	b
2	1	1	0,5±1,2	2	8.4307/0.0148	1-2	0.1190	b
		2	1,0±1,5			1-3	0.1796	b
		3	0,0±0,0			2-3	0.0037	b
	2	1	0,7±0,5	2	4.8400/0.0889	1-2		
		2	1,1±1,6			1-3	ns	
		3	0,3±0,3			2-3		
	3	1	0,8±0,6	2	3.9316/0.1400	1-2		
		2	0,9±1,4			1-3	ns	
		3	0,6±0,4			2-3		
	4	1	1,6±0,8	2	12.7949/0.0017	1-2	0.0069	b
		2	1,0±1,2			1-3	0.5120	b
		3	1,8±0,5			2-3	0.0008	b
3	1	1	1,1±1,7	2	16.0673/0.0003	1-2	0.0005	b
		2	0,0±0,0			1-3	0.0005	b
		3	0,0±0,0			2-3	1.0000	b
	2	1	1,2±1,8	2	44.7481/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.0370	b
		3	0,7±0,3			2-3	<0.0001	a
	3	1	2,0±1,8	2	55.3227/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,1±0,6			1-3	0.09756	b
		3	1,5±0,4			2-3	<0.0001	a
	4	1	2,1±1,9	2	60.9908/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.06997	b
		3	1,8±0,5			2-3	<0.0001	a

Valores com  $p < 0,0001$  diferem estatisticamente dos demais

No ninho 3, o crescimento das lâminas de grama teve diferença significativa na primeira, segunda e quarta observação, na réplica 1, quando comparado o tratamento 1 (trilhas físicas sem passagem de formigas), com o 3 (trilhas artificiais). Na réplica 2, na primeira e segunda observação também houve diferença significativa entre os tratamentos acima. Na réplica 3, houve diferença significativa entre esses tratamentos apenas na primeira observação. Quando se comparou o tratamento 1 com o tratamento 2, apenas na primeira observação das réplicas 1 e 2 não houve diferença significativa entre os

tratamentos, nas demais observações para todas as réplicas houve diferença significativa (Tabela 3).

**Tabela 3.** Resumo das análises estatísticas do ninho 3, para o crescimento das lâminas de grama nos tratamentos 1 (trilhas bloqueadas), 2 (trilha com passagem de formigas) e 3 (trilhas artificiais) em *Atta capiguara*. Botucatu, SP.

Replicas	obs.	trat.	média±dp	g.l	Kruskal-Wallis H/(p)	Pareados	Student-Neuman - keuls p-valor	
<b>1</b>	1	1	3,0±2,0	2	60.5233/<0.0001	1-2	0.0019	b
		2	1,4±1,2			1-3	<0.0001	a
		3	0,0±0,0			2-3	<0.0001	a
	2	1	2,0±1,5	2	47.2793/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	1,4±1,1			1-3	<0.0001	a
		3	0,6±0,4			2-3	0.0072	b
	3	1	2,8±1,5	2	47.3018/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,8±0,9			1-3	0.0002	b
		3	1,5±0,5			2-3	0.0017	b
	4	1	3,3±1,2	2	55.2391/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,9±1,1			1-3	<0.0001	a
		3	2,0±0,8			2-3	0.006	b
<b>2</b>	1	1	1,4±1,5	2	28.1974/<0.0001	1-2	0.0003	a
		2	0,5±1,2			1-3	<0.0001	a
		3	0,0±0,0			2-3	0.1160	b
	2	1	1,9±1,4	2	69.1278/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	<0.0001	a
		3	0,2±0,3			2-3	0.0079	b
	3	1	2,0±1,6	2	60.3666/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,2			1-3	0.0002	b
		3	0,6±0,4			2-3	<0.0001	a
	4	1	2,2±1,5	2	67.4448/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.3254	b
		3	1,6±0,9			2-3	<0.0001	a
<b>3</b>	1	1	1,6±1,4	2	33.5252/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	<0.0001	a
		3	0,0±0,0			2-3	1.0000	b
	2	1	1,8±1,4	2	6739.53/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.0303	b
		3	0,8±0,4			2-3	<0.0001	a
	3	1	1,9±1,3	2	70.5721/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.3926	b
		3	1,5±0,8			2-3	<0.0001	a
	4	1	2,1±1,2	2	69.9956/<0.0001	1-2	<0.0001	a
		2	0,0±0,0			1-3	0.6481	b
		3	1,8±0,8			2-3	<0.0001	a

Valores com p<0,0001 diferem estatisticamente dos demais

## Discussão

Não foi possível afirmar que as operárias de *A. capiguara* depositam substâncias com ação herbicida para inibir o crescimento da grama, uma vez que não houve diferença significativa entre as trilhas bloqueadas e trilhas artificiais para a maioria das observações. Diferindo das observações de Lube et al. (2007), os quais sugeriram que ocorreu a inibição da rebrota em trilhas artificiais da grama esmeralda (*Zoysia japonica*), decorrente da ação do feromônio sintético de trilha, o qual apresentou ação herbicida. Os autores inferiram que o feromônio de trilha, além de ser usado para marcar as trilhas físicas durante sua construção, poderia também ter alguma atividade herbicida, a qual retardaria o crescimento dos vegetais presentes nas trilhas físicas resultando em economia de tempo e energia na manutenção das mesmas.

Vale lembrar, que no trabalho desenvolvido por Lube et al. (2007) não foi comparado com trilhas naturais construídas por formigas cortadeiras, enquanto que no presente estudo as trilhas físicas naturais foram bloqueadas e nessas havia somente o feromônio de trilha depositado pelas operárias durante a marcação das mesmas.

Os feromônios são depositados nas trilhas físicas pelas operárias para marcar o percurso do ninho até a fonte de alimento para que outros indivíduos da mesma colônia passem a segui-lo, esses compostos são voláteis e tem função de comunicação e orientação (Vilela & Della Lucia, 2001; Viana-Bailez et al., 2011). Provavelmente, não foi observada ação herbicida em *A. capiguara* em decorrência da pequena quantidade e alta volatilidade do feromônio depositado pelas formigas para a marcação das trilhas, pois não seria suficiente para ter essa ação. Já nos estudos realizados com a formiga *Myrmelachista schumanni*, que nidifica em *Duroia hirsuta*, espécie da floresta amazônica, foi observado que o ácido fórmico depositado nas plantas adjacentes causa envenenamento e morte, criando clareiras na mata (jardins do diabo). Ao matar essas plantas, *M. schumanni* fornece para suas colônias alimento em abundância, além do benefício de viver no oco das hastes inchadas (domatia) de *D. hirsuta* (Frederickson et al., 2005). Nesse caso, o ácido fórmico age como uma substância herbicida, inibindo a fotossíntese e matando as plantas.

Nas trilhas físicas com passagem de formigas, não houve o crescimento da grama, demonstrando que há o efeito mecânico da passagem das formigas, uma vez que as mesmas utilizam as trilhas físicas para o transporte de substrato para a colônia e fazem a manutenção das mesmas constantemente, mantendo-as livre de vegetação. Além disso, as

trilhas 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), 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 “suja” (Rockwood & Hubbell, 1987; Howard, 2001). As trilhas também marcam o território de forrageamento das formigas, reduzindo a competição entre colônias vizinhas (Rockwood & Hubbell, 1987; Howard, 2001).

A manutenção das trilhas físicas pelas operárias de *A. capiguara* é realizada por meio da atividade direta de corte e retirada da grama e também pela constante passagem dessas na trilha (efeito mecânico). Esse efeito mecânico poderia também inibir o crescimento da grama, pois como estimado por Lugo et al. (1973) até 75% das formigas nas trilhas, mesmo não envolvidas diretamente no carregamento de folhas, podem estar envolvidas na construção ou manutenção da trilha. No entanto, apesar de a maioria das operárias presentes na trilha estarem envolvidas na atividade de construção e manutenção das trilhas, o forrageamento não seria afetado, pois segundo Howard (2001) 8000 operárias transportando folhas ao ninho são suficientes para cobrir os custos de construção e manutenção de trilhas físicas por um ano. Além disso, Lopes et al. (2003) verificaram para algumas espécies de *Acromyrmex* que há indivíduos exclusivamente responsáveis pela tarefa de limpeza da trilha, o que foi observado também em *A. colombica*, em que a atividade de construção e manutenção das trilhas físicas envolve até 5% da população de operárias com características morfológicas especiais (Howard, 2001).

Para todos os ninhos houve crescimento das lâminas de grama nas trilhas artificiais, durante as observações em todas as réplicas. Ao cortar a grama com a tesoura ainda restaram pequenos brotos, o que provavelmente facilitou o crescimento da mesma. Pois, em estudos sobre a morfologia de plantas forrageiras ocorreram evidências da recuperação de uma pastagem após desfolha, por corte ou pastejo, influenciada por suas características morfológicas intrínsecas, que são a área foliar remanescente, os teores de carboidratos não estruturais de reserva, bem como o número de pontos de crescimento capazes de promover a rebrota (Ward & Blaser, 1961; Gomide, 1973; Jacques, 1973; Rodrigues & Rodrigues, 1987).

Em algumas observações das trilhas artificiais, as lâminas de grama cortadas com tesoura cresceram mais rapidamente diferindo das trilhas bloqueadas. Pois nas trilhas

bloqueadas restaram apenas alguns brotos e raízes, dificultando assim o crescimento da grama.

### Referências bibliográficas

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

Franks, N.R. & Fletcher, C.R. (1983). Spatial patterns in army ant foraging and migration *Eciton-Burchelli* on Barro Colorado Island, Panama. *Behavioral Ecology and Sociology*, 12(4): 261-270.

Frederickson, M.E., Greene, M.J. & Gordon, D.M. (2005). ‘Devil’s gardens’ bedevilled by ants. *Nature*, 43:795-496.

Gomide, J.A. (1973). Fisiologia e manejo de plantas forrageiras. *Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia*, 2:17-26.

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

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

Jacques, A.V.A. (1973). Fisiologia do crescimento de plantas forrageiras. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 1., Piracicaba: FEALQ, 1973. p. 95-101.

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

Lopes, J.F.S., Camargo, R.S. & Forti, L.C. (2003). Foraging behavior and subtask hierarchical structure in *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 42 (3): 1-12.

Lube, L.M., Malaquias, K.S., Moreira, D.D.O., Giacomini, R.A., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M. & Miranda, P.C.M.L. (2007). Herbicide activity of trail pheromones of leaf cutting ants on grass, *Zoysia japonica*. *Biológico*, 69(2): 391-393.

Lugo, A.E., Farnsworth, E.G., Pool, D., Jerez, P. & Kaufman, G. (1973). The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology*, 54:1292–1301.

Ramos, V. M. 2002. Determinação do território de forrageamento e avaliação do uso de micro porta-isca para as saúvas *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 e *Atta laevigata* Fr. Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae). 2002. v, 88 f. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônomicas.

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

Rodrigues, L.R. A. & Rodrigues, T.J.D. (1987). Ecofisiologia de plantas forrageiras. In: Castro, P. R. C. et al. (Eds.) *Ecofisiologia da produção Agrícola*. Piracicaba: POTAFOS, 1987. p.203-230.

Silva, M. B. Caracterização das trilhas de forrageamento em formigas cortadeiras de gramíneas (Formicidae, Attini): transferência de informações durante o recrutamento em *Atta bisphaerica*. 2011. 72 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas/Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.

Seidl, T.E.R. & Wehner, R. (2008). Walking on inclines: how do desert ants monitor slope and step length. *Frontiers in Zoology*, 5(8): 1-15.

Sommer, S. & Wehner, R. (2005). Vector navigation in desert ants *Cataglyphis fortis*: celestial compass cues are essential for the proper use of distance information. *Naturwissenschaften*, 92 (10): 468-471.

Viana-Bailez, A.M., Bailez, O. & Malaquias, K.S. (2011). Comunicação química em formigas-cortadeiras. In: Della Lucia, T. M. C. (Org.). *Formigas-cortadeiras: da bioecologia ao manejo*. Viçosa, MG: Ed. UFV, p.141-164.

Vilela, E.F. & Della Lucia, T.M.C. (Eds.). (2001). *Feromônios de insetos: biologia, química e aplicação*. Ribeirão Preto: Holos Editora.

Ward, C.Y. & Blaser, R.E. (1961). Carbohydrate Food Reserves and Leaf Area in Regrowth of Orchardgrass. *Crop Science*, 1: 366-370.

Wehner, R. (2003). Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology A – Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 189(8): 579-583.

Wehner, R., Boyer, M., Loertscher, F., Sommer, S. & Menzi, U. (2006). Ant navigation: One - way routes rather than maps. *Current Biology*, 16(1): 75-79.

Wilson, E.O. (1962). Chemical communication among workers of the fire ant. *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). I. The organization of mass-foraging. *Animal Behaviour*, 10(1/2): 134-147.

Wolf, H. (2008). Desert ants adjust their approach to a foraging site according to experience. *Behavioral Ecology*, 62(3): 415- 425.

#### 4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As formigas cortadeiras de gramíneas são consideradas por vários autores como importantes pragas de pastagens e cana-de-açúcar. A construção de grandes ninhos e o corte de gramíneas para manutenção das colônias as faz competir com o gado em pastagens e causarem prejuízos em cana-de-açúcar reduzindo, a produtividade. Em função desses prejuízos econômicos, vários métodos de controle são estudados para o controle dessas espécies, porém sem os conhecimentos básicos de bioecologia e de como essas formigas se comportam no ambiente em que vivem, os métodos de controle se tornam mais difíceis de serem aplicados, uma vez que cada espécie possui características próprias. O presente estudo teve a finalidade de agregar conhecimentos sobre a atividade de forrageamento das cortadeiras de gramíneas, identificação da estação do ano e do horário que essas formigas são mais ativas, variações climáticas ligadas ao comportamento, utilização das trilhas no espaço e no tempo, restauração e manutenção das trilhas. Todos os fatores citados acima são de fundamental importância para entender melhor o comportamento da espécie e aperfeiçoar a aplicação de iscas formicidas, uma vez que as trilhas estando ativas o carregamento dessas iscas pode ser maior. Neste estudo, verificou-se que *A. capiguara* foi mais ativa na estação úmida, onde o número de foi maior com conseqüente aumento da eficiência de forrageamento. Verificou-se que na estação seca o forrageamento é predominantemente noturno, assim se a aplicação de iscas formicidas for realizada pela manhã, aumentariam as chances de outros animais carregarem as iscas e poderia reduzir o carregamento por *A. capiguara*, resultando em menor eficiência de controle. Este estudo atendeu aos objetivos de conhecer os aspectos da ecologia comportamental de *A. capiguara* em campo, trazendo contribuições para o conhecimento da ontogenia, distribuição e manutenção das trilhas físicas de forrageamento e a oportunidade de levantar novas possibilidades de pesquisas relacionadas com o comportamento das cortadeiras de gramíneas.

## 5. CONCLUSÕES

- *A. capiguara* apresenta um ritmo forrageiro composto de duas jornadas diárias, sendo predominantemente noturno na estação seca.
- A rede de forrageamento de *A. capiguara* é utilizada no tempo e no espaço de maneira dinâmica.
- *A. capiguara* reconstrói as trilhas físicas em curto período de tempo.
- Não foi confirmado que as operárias de *A. capiguara* depositam substância com ação herbicida nas trilhas físicas.

## 6. REFERÊNCIAS

- ALBUQUERQUE, F. C. 1997. Desfolha simulando o ataque de formigas cortadeiras e o reflexo na produtividade agrícola da cana-de-açúcar. **In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA**, 16., 1997, Salvador. Resumos. Salvador, 1997. v.16, p.364.
- AMANTE, E. 1967a. A formiga saúva *Atta capiguara*, praga das pastagens. **Biológico**, São Paulo, v.33, n.6, p.113-120.
- AMANTE, E. 1967b. Saúva tira boi da pastagem. **Coopercotia**, v.23, n.207, p.38-40.
- AMANTE, E. 1967c. A formiga saúva *Atta capiguara*, praga das pastagens. **O Biológico**, São Paulo, 33(6): 113-120.
- AMANTE, E. Influência de alguns fatores microclimáticos sobre a formiga saúva *Atta laevigata* F. Smith, 1858, *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908, *Atta bisphaerica* Forel, 1908 e *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae), em formigueiros localizados no estado de São Paulo. 1972. 175p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP.
- BASS, M.; CHERRETT, J. M. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. **Physiological Entomology**, London, v. 20, p. 1-6.
- BOLTON, B.; ALPERT, G.; WARD, P. S.; NASKRECKI, P. 2006. **Bolton's Catalogue of Ants of the World 1758\_2005**. Cambridge, Harvard University Press, CD-ROM.
- BRANDÃO, C. R. F.; MAYHÉ-NUNES, A.; SANHUDO, C. E. D. 2011. **Taxonomia e Filogenia das Formigas-Cortadeiras**. In: DELLA LUCIA, T.M.C. Formigas Cortadeiras - da Biologia ao Manejo. Viçosa, MG: Ed. UFV, 2011, p. 27-48
- CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. **Journal of Animal Ecology** 37:387– 403.
- CHERRETT, J. M. 1972a. Chemical aspects of plant attack by leaf cutting ants. pp. 13–24 in Harbourne, J. B. (ed.). **Phytochemical ecology**. Academic Press, London.
- CHERRETT, J. M. 1972b. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. **Journal of Animal Ecology** 41:647–660.
- FORTI, L. C. & ICHINOSE, K. 1993. Expansão de *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae) para o norte do estado do Paraná e os problemas ocasionados. **In: INTERNACIONAL SYMPOSIUM ON PEST ANTS**, 11., Belo Horizonte, MG. Resumos. Belo Horizonte, 1993. v.11.

FOWLER, H. G., FORTI, L. C., PEREIRA-DA-SILVA, V., SAES, N.B. 1986. **Economics of Grass-cutting ants**. In: Lofgren C.S. & Vander Meer R.K (eds) Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management. Westview Press, Boulder, p. 18-35.

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.

GONÇALVES, C. R. 1961. O Gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, Petrópolis, v.4, n.114, p.113-180.

HOWARD, J. J. 1990. Infidelity of leaf-cutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction? **Oecologia** 82:394–401.

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

HUBBELL, S. P., HOWARD, J. J. & WIEMER, D. F. 1984. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. **Ecology** 65:1067–1076.

HÖLLDOBLER, B. & LUMSDEN, C. J. 1980. Territorial strategies in ants. **Science** 210:732–739.

HODGSON, E. S. 1955. An ecological study of the behavior of the leafcutting ant *Atta cephalotes*. **Ecology** 36:293–304.

KREBS, J. R., DAVIS, N. R. 1987. **An introduction to behavioral ecology**. 2 ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 389p.

KOST, C.; DE OLIVEIRA, E. G., KNOCH, T. A. & 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.

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

LEWIS, T.; POLLARD, G. V.; DIBLEY, G. C. 1974 b. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf cutting-ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). **Journal Animal Ecology** 43:143-154.

LUGO, A.E.; FARNWORTH, E.G.; POOL, D.; JEREZ, P. 1973. The impact of the leaf-cutting *Atta colombica* on the energy flow of tropical wet forest. **Ecology**, 54: 1292-1301.

MARICONI, F. A. M.; ZAMITH, A. P. L.; CASTRO, U. P. 1961. Contribuição para o conhecimento da saúva parda *Atta capiguara* Gonçalves 1944. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queirós**, v.18, p.301-312.

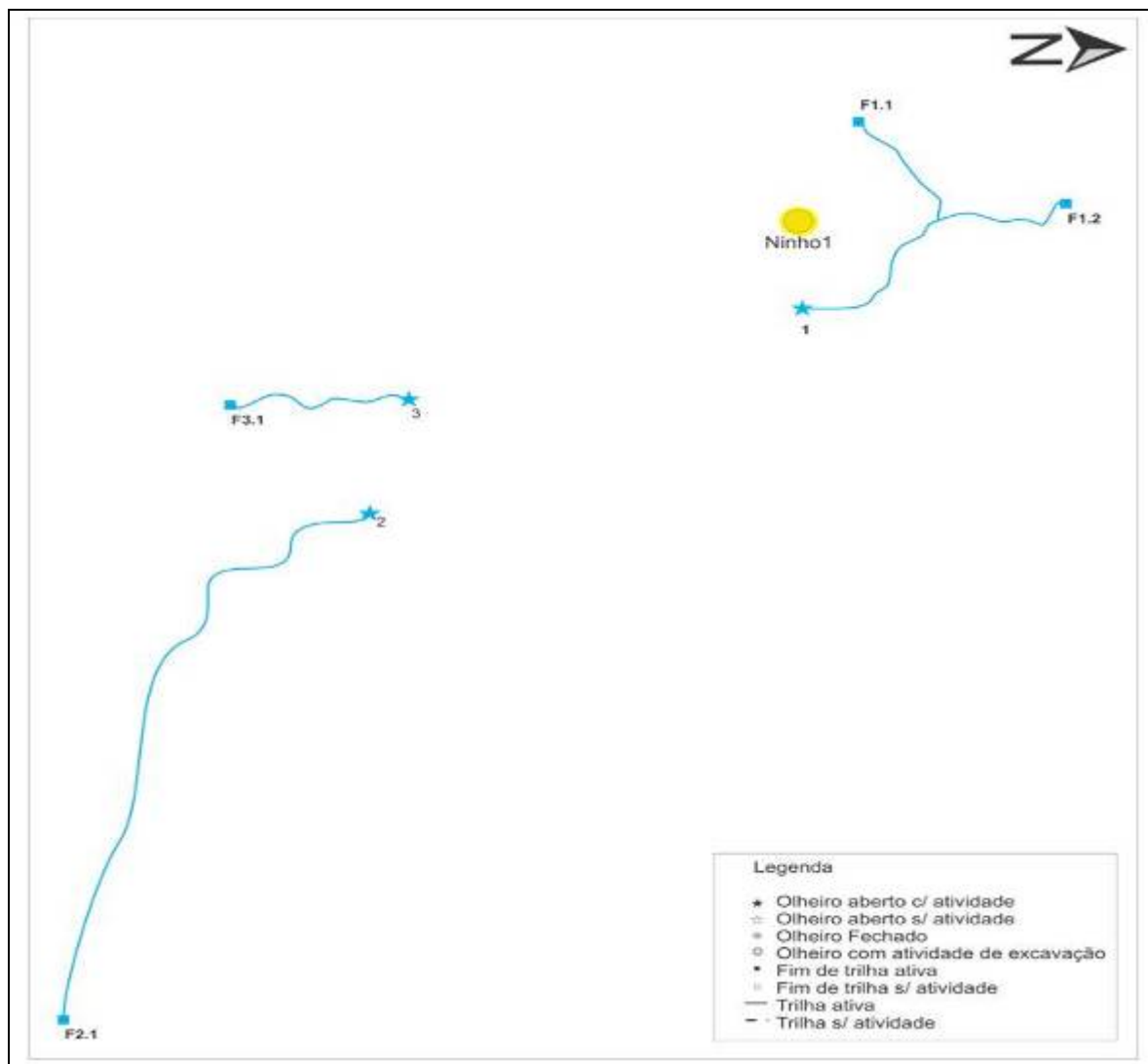
- MOREIRA, A. A. FORTI, L. C., BOARETTO, M. A. C., ANDRADE, A. P. P., LOPES, J. F. S., RAMOS, V. M. 2004a. External and internal structure of *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera, Formicidae) nests. **Journal Applied Entomology**, v. 128, n. 1, p. 2000-2003.
- MOREIRA, A. A.; FORTI, L. C.; ANDRADE, A. P. P.; BOARETTO, M. A. C.; LOPES, J. F. S. 2004b. Nest architecture of *Atta laevigata* (F.Smith,1858) (Hymenoptera: Formicidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**. v.39 n.2, 109-116.
- REBULA, C. A.; MORAIS, H. C.; ALVES, F. S. 2003. Estudo de altas concentrações de alumínio na dieta de *Atta sexdens* aspectos da dinâmica colonial. In: CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, 8., 2003, Fortaleza. **Anais...** p. 406-407.
- ROCES, F. & HÖLLDOBLER, B. 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. **Oecologia**, 97: 1-8.
- ROCES, F. 1994. Odour learning and decision-making during food collection in the leafcutting ant *Acromyrmex lundii*. **Insectes sociaux**, v. 41, p. 235–239.
- ROCES, F. 2002. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **Biological Bulletin**, v. 202, p. 306–313.
- 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. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). **Ecology** 57:48–61.
- ROCKWOOD, L. L, HUBBELL S. P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. **Oecologia** 74:55–61.
- SILVA, A.; BACCI, M.; SIQUEIRA, C. G.; BUENO, O. C.; PAGNOCCA, F. C.; HEBLING, M.J.A. 2003. Survival of *Atta sexdens* workers on different food sources. **Journal of Insect Physiology**, London, v. 49, p. 307-313.
- SHEPHERD, J.D. 1982. Trunk trails and the strategy of a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. **Behavior Ecology Sociobiology**, 11: 77–84.
- SOSA-CALVO J, SCHULTZ T. R, BRANDÃO, C. R. F.; KLINGENBERG, C.; FEITOSA, R. M.; RABELING, C.; BACCI JR, M.; LOPES, C.T.; VASCONCELOS H. L. 2013. *Cyatta abscondita*: taxonomy, evolution, and natural history of a new fungus-farming ant genus from Brazil. **PLoS ONE** 8(11): e80498.
- TRANIELLO, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. **Annual Review Entomology**, 34: 191-210.
- WIRTH, R., BEYSCHLAG, W., RYEL, R. J. & HOLLDOBLER, B. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology** 13:741–757.

WILSON, E.O. The origin and evolution of polymorphism in ants. *Quarterly Review of Biology*, v.28, p.136-56, 1953.

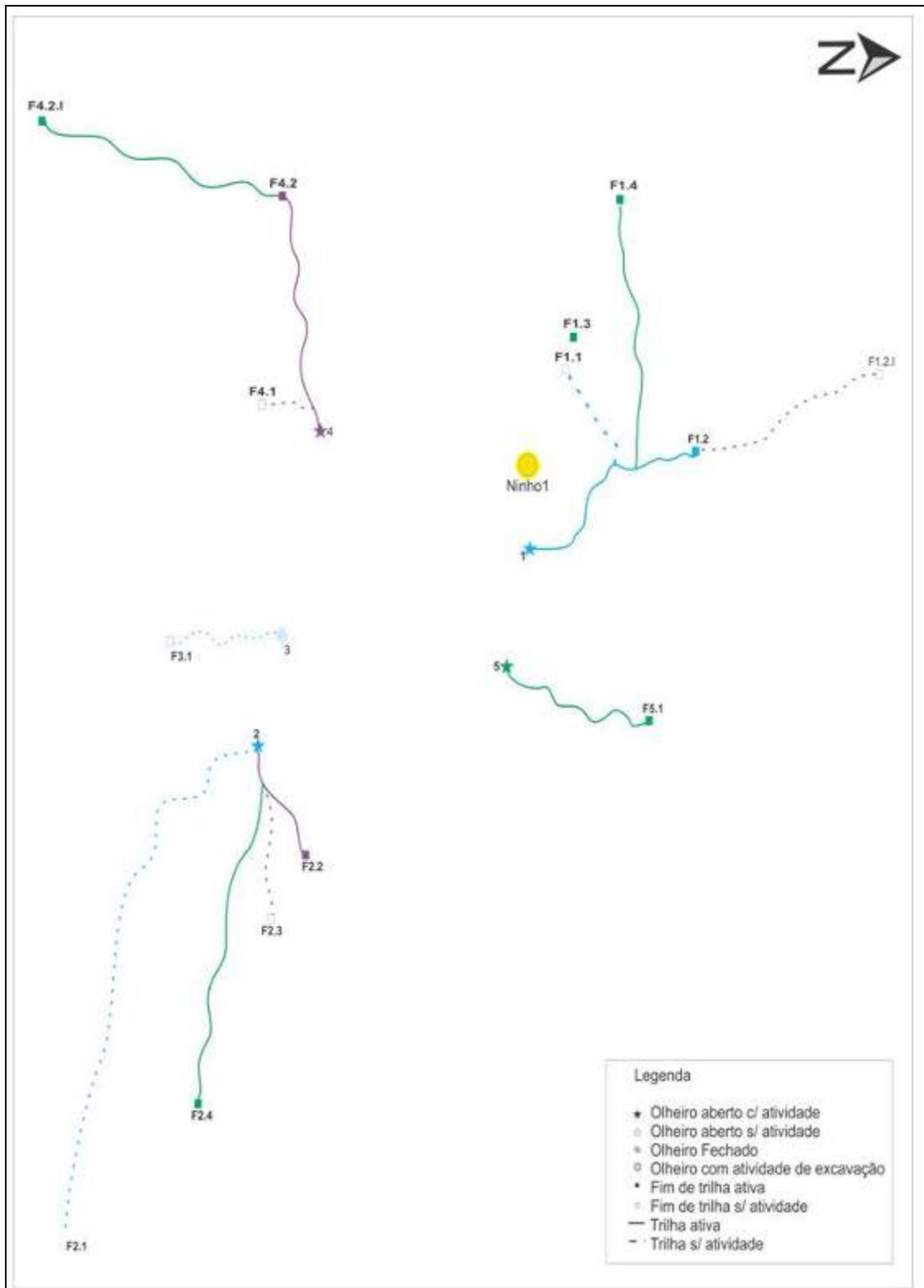
WILSON, E. O. 1971. **The insect societies**. Cambridge: Harvard University, 548p.

WILSON, E. O. 1987. Causes of ecological success the case of ants. **Journal Animal Ecology**, v. 56, p. 1-9.

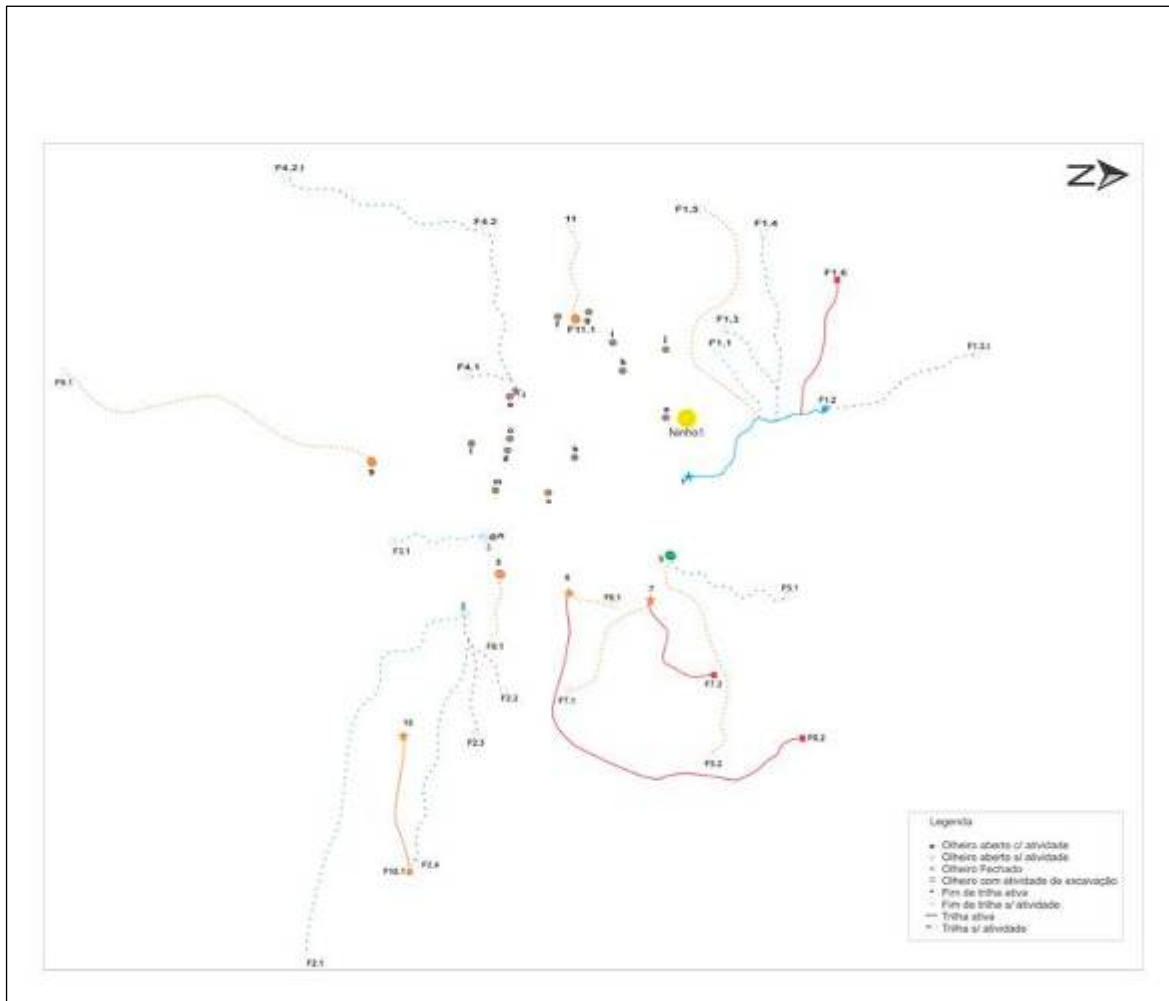
## ANEXO



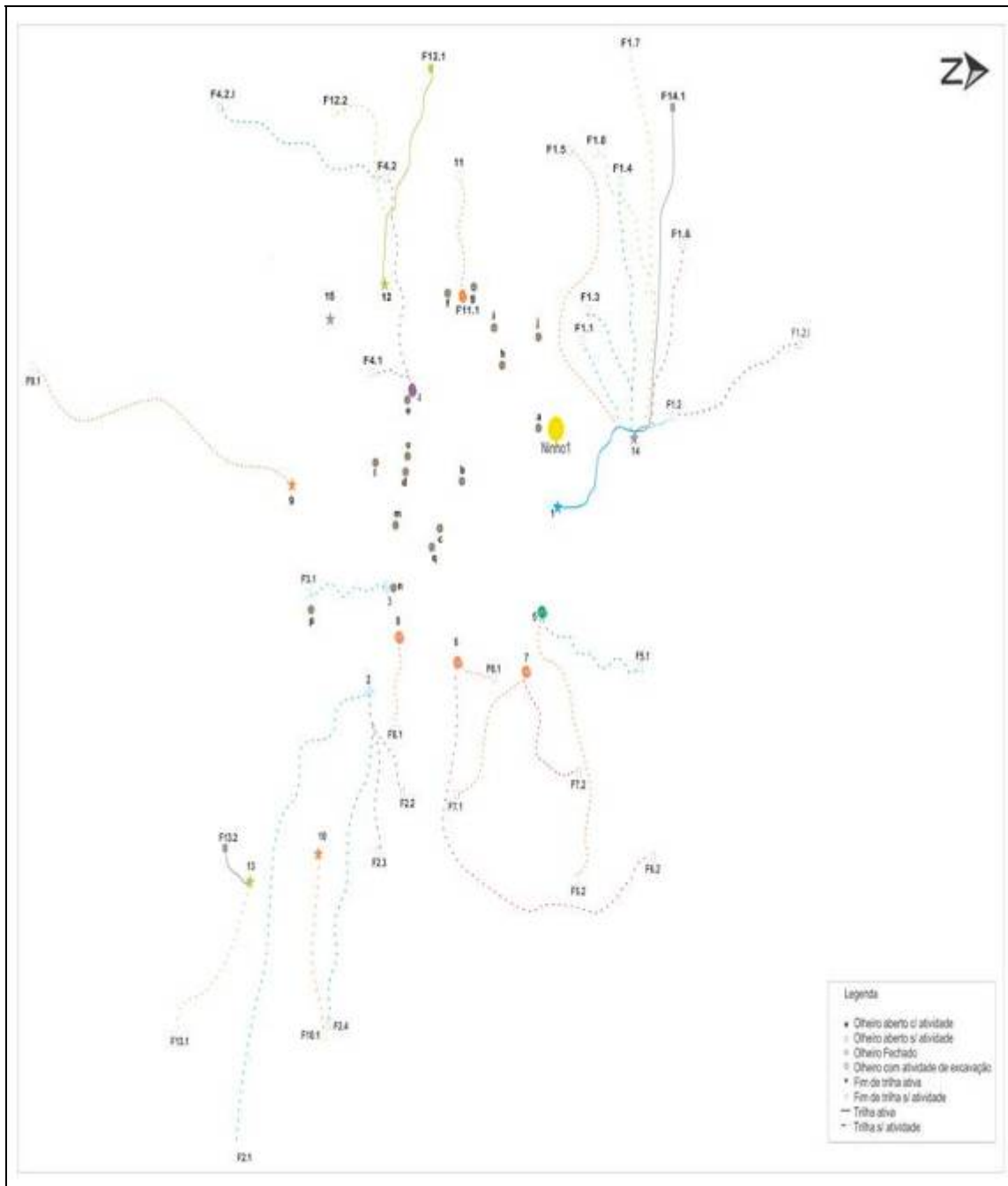
Anexo 1 – Mapa progressivo do ninho 1, primeira coleta.



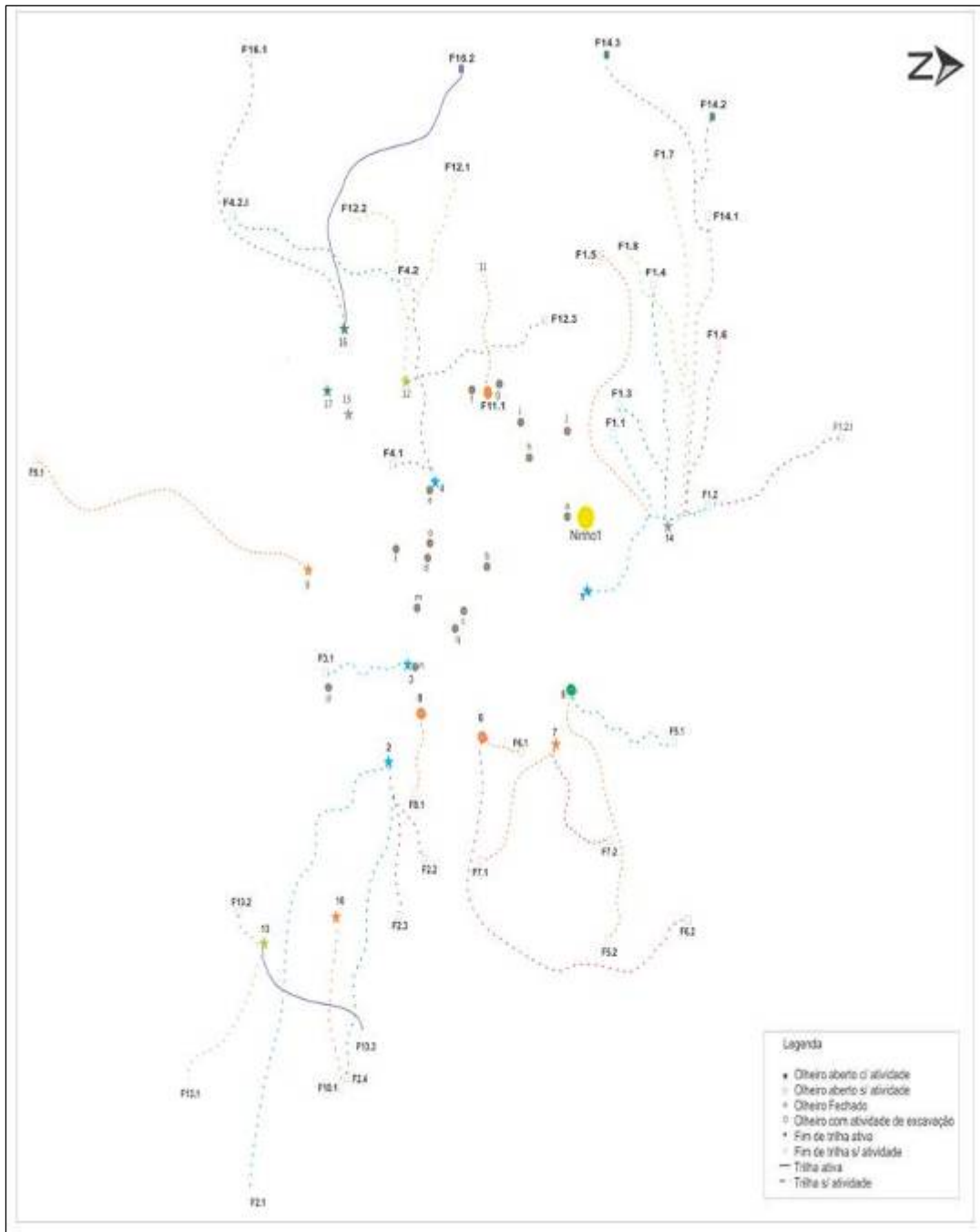
Anexo 2 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 08.12.2011.



Anexo 3 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 30.01.2012.

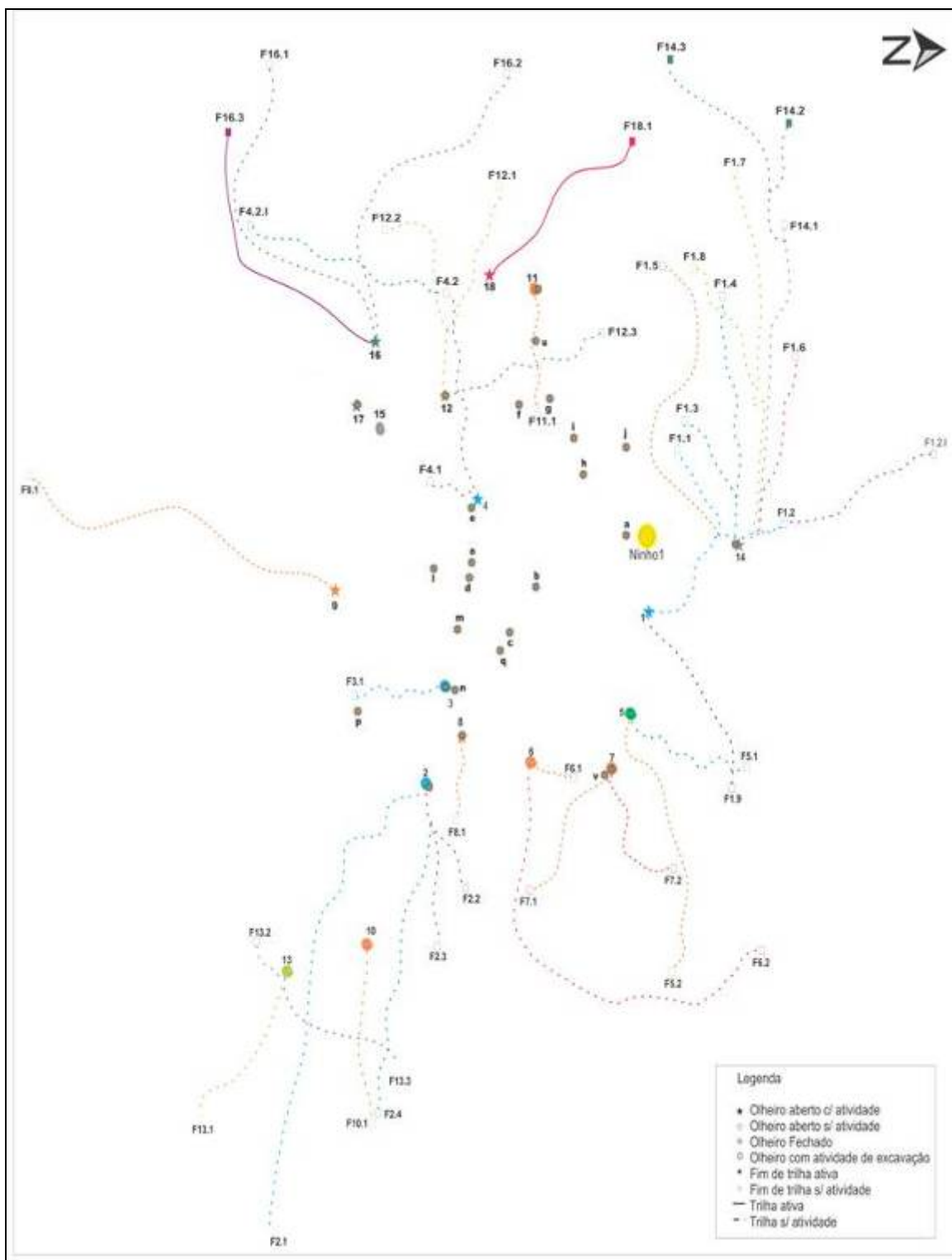


Anexo 4 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 28.02.2012.

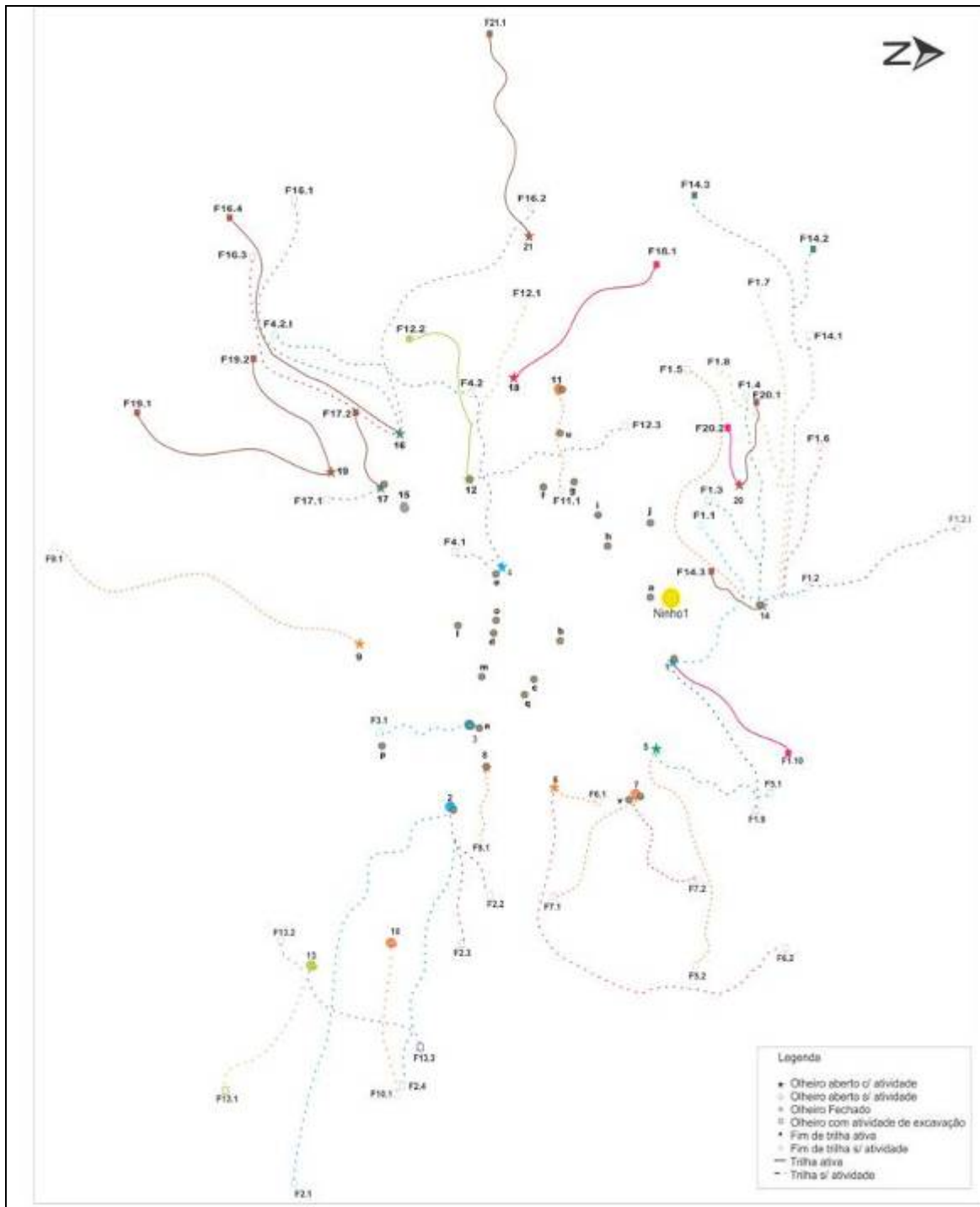


Anexo 5 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 29.03.2012.

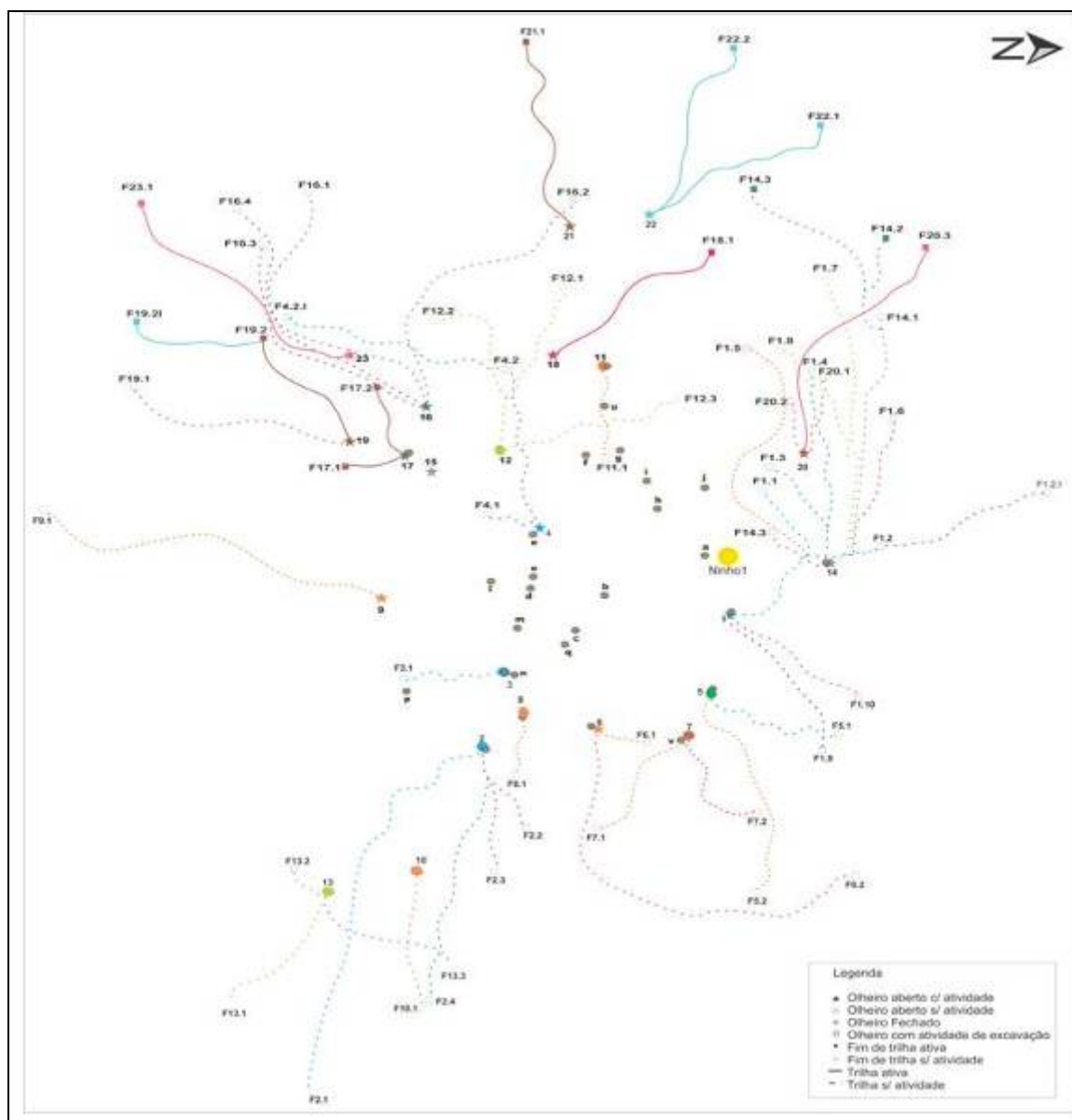




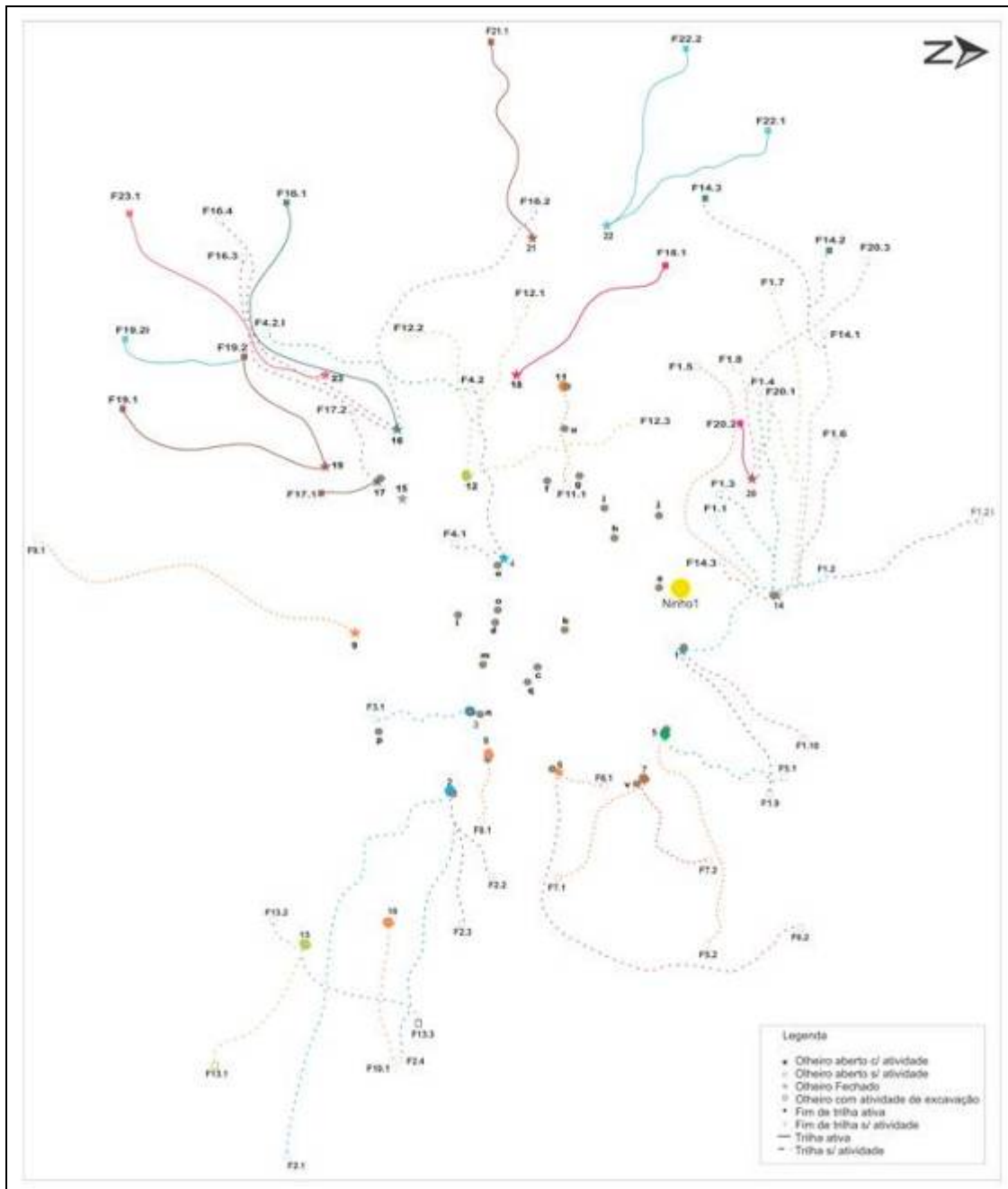
Anexo 7 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 30.05.2012.



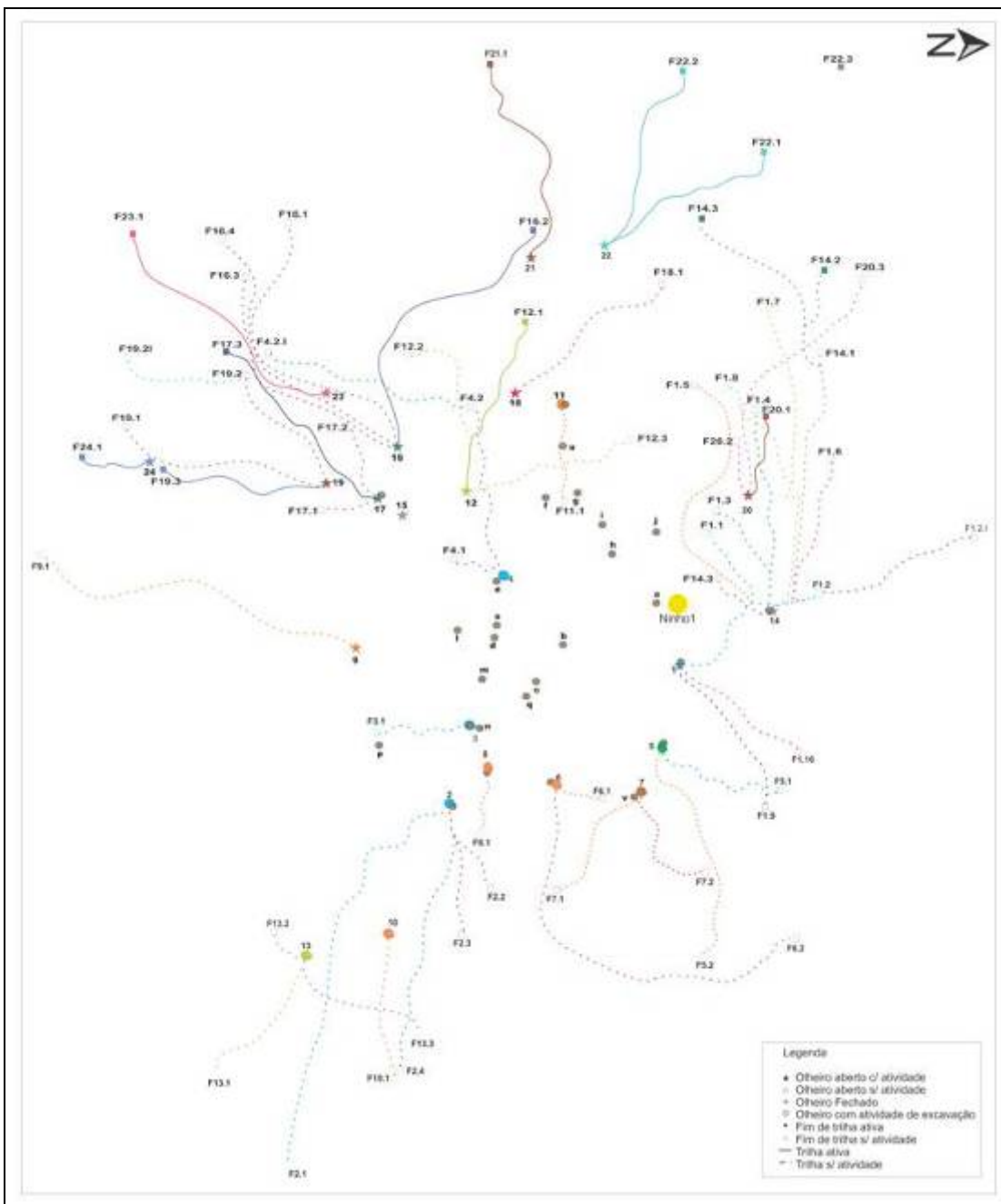
Anexo 8 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 29.06.2012.



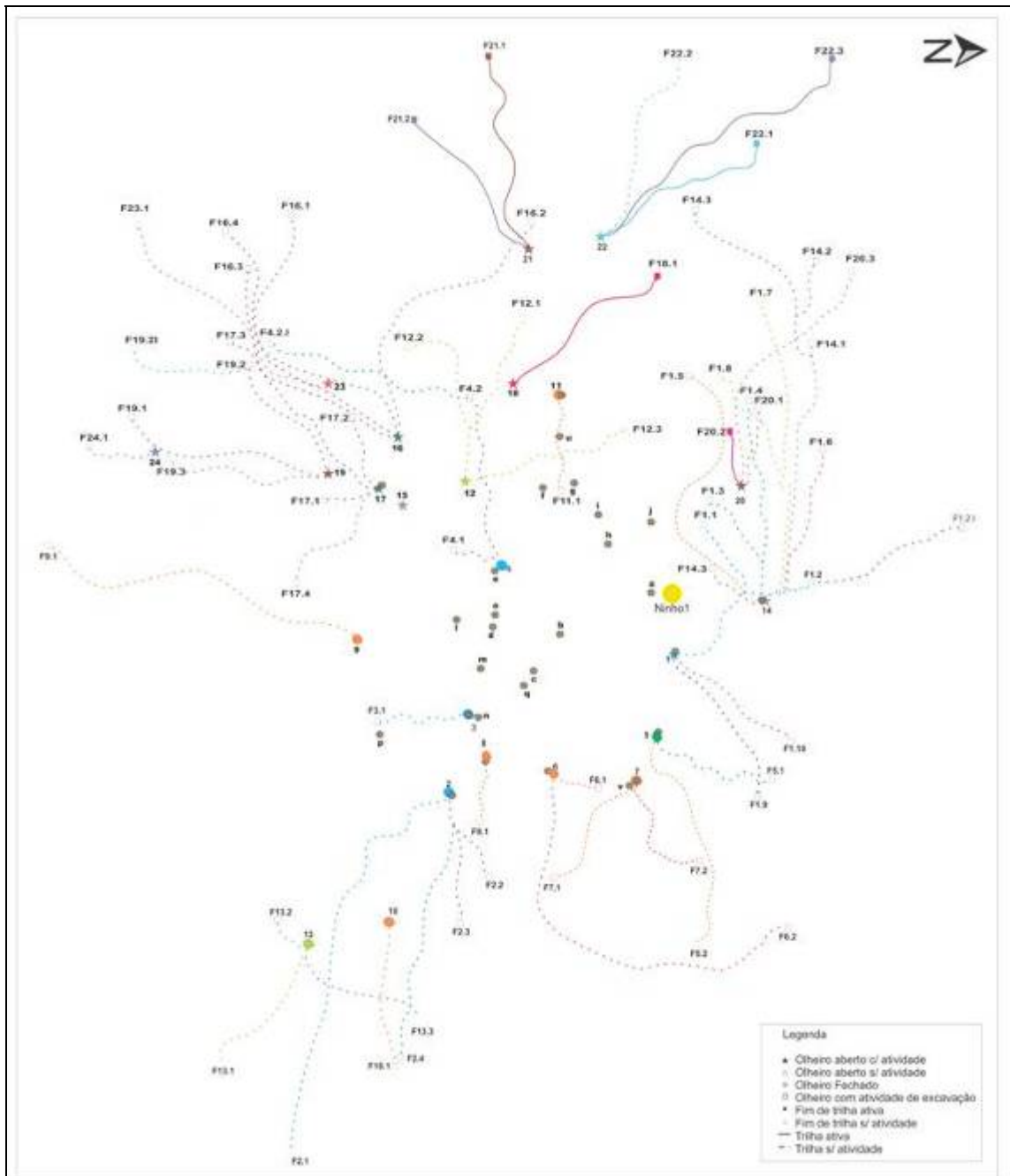
Anexo 9 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 27.07.2012.



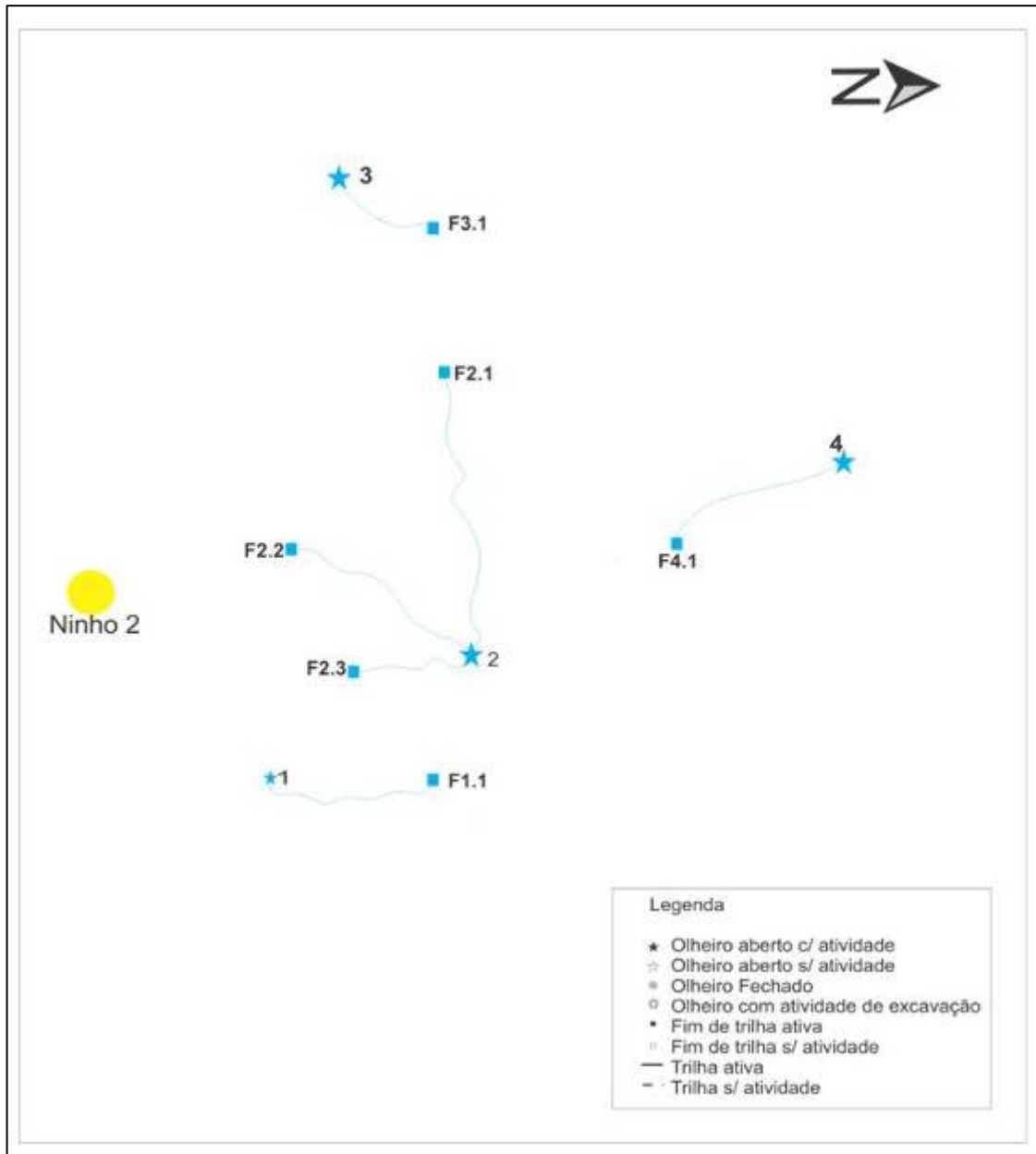
Anexo 10 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 21.08.2012.



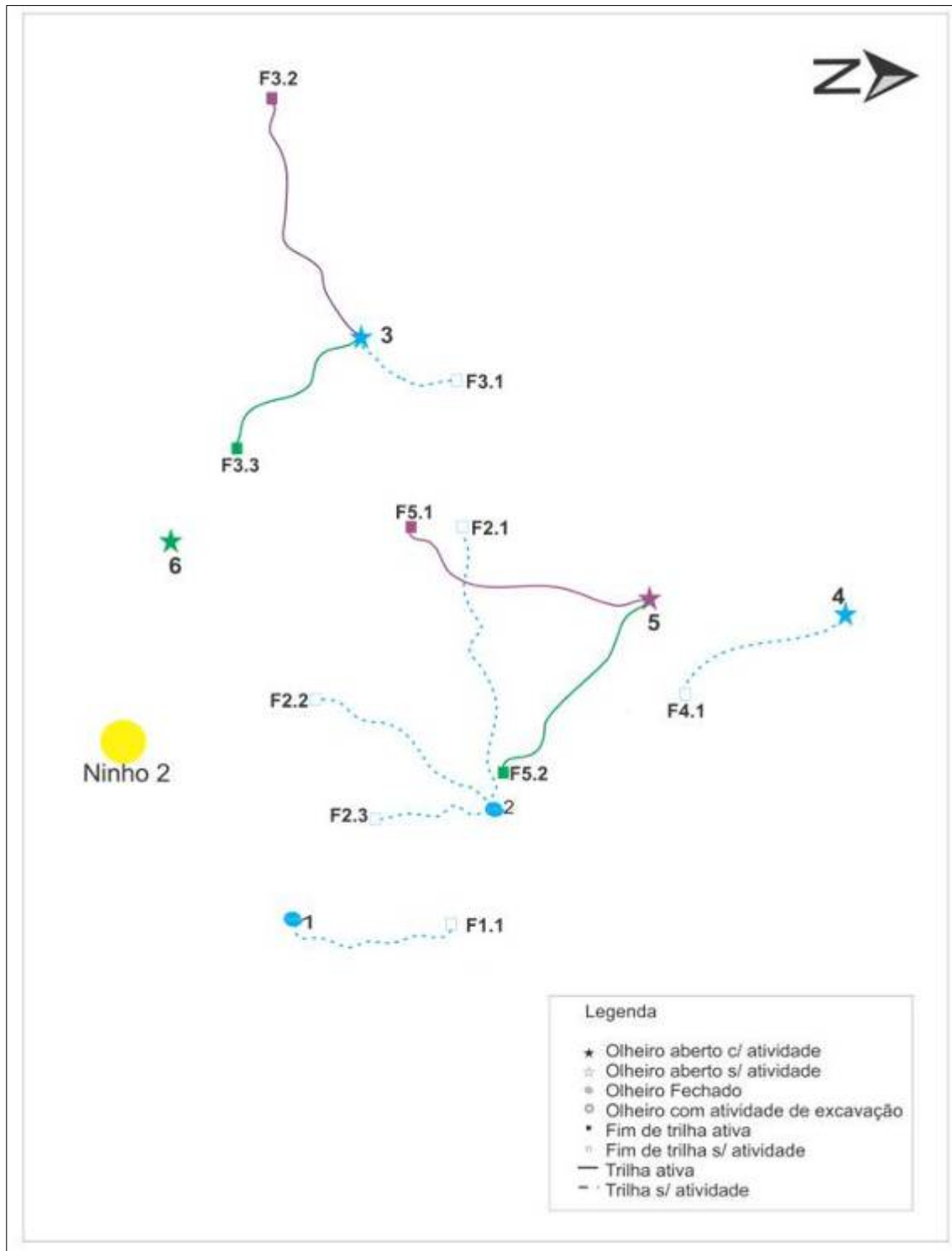
Anexo 11 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 27.09.2012.



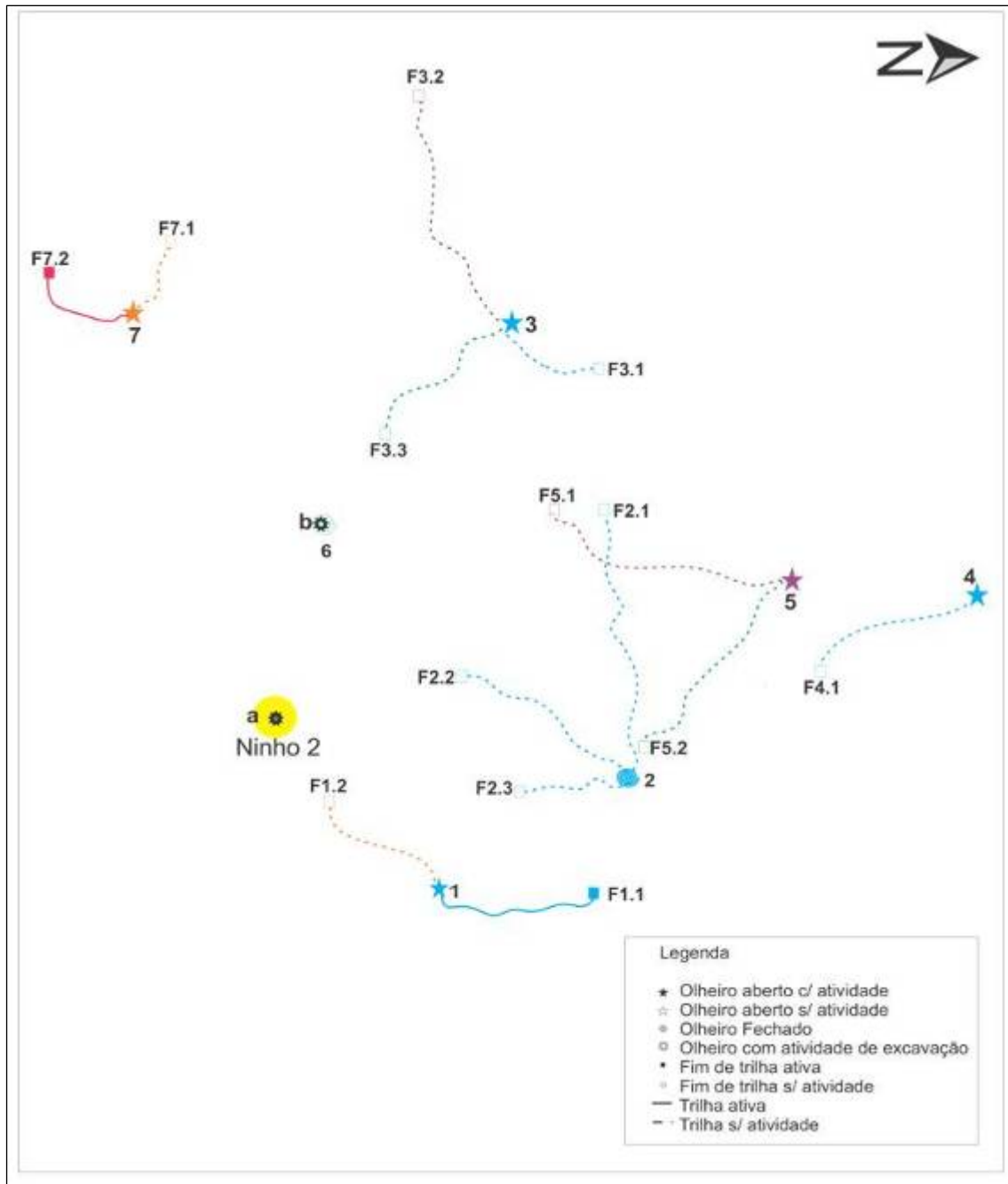
Anexo 12 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 31.10.2012.



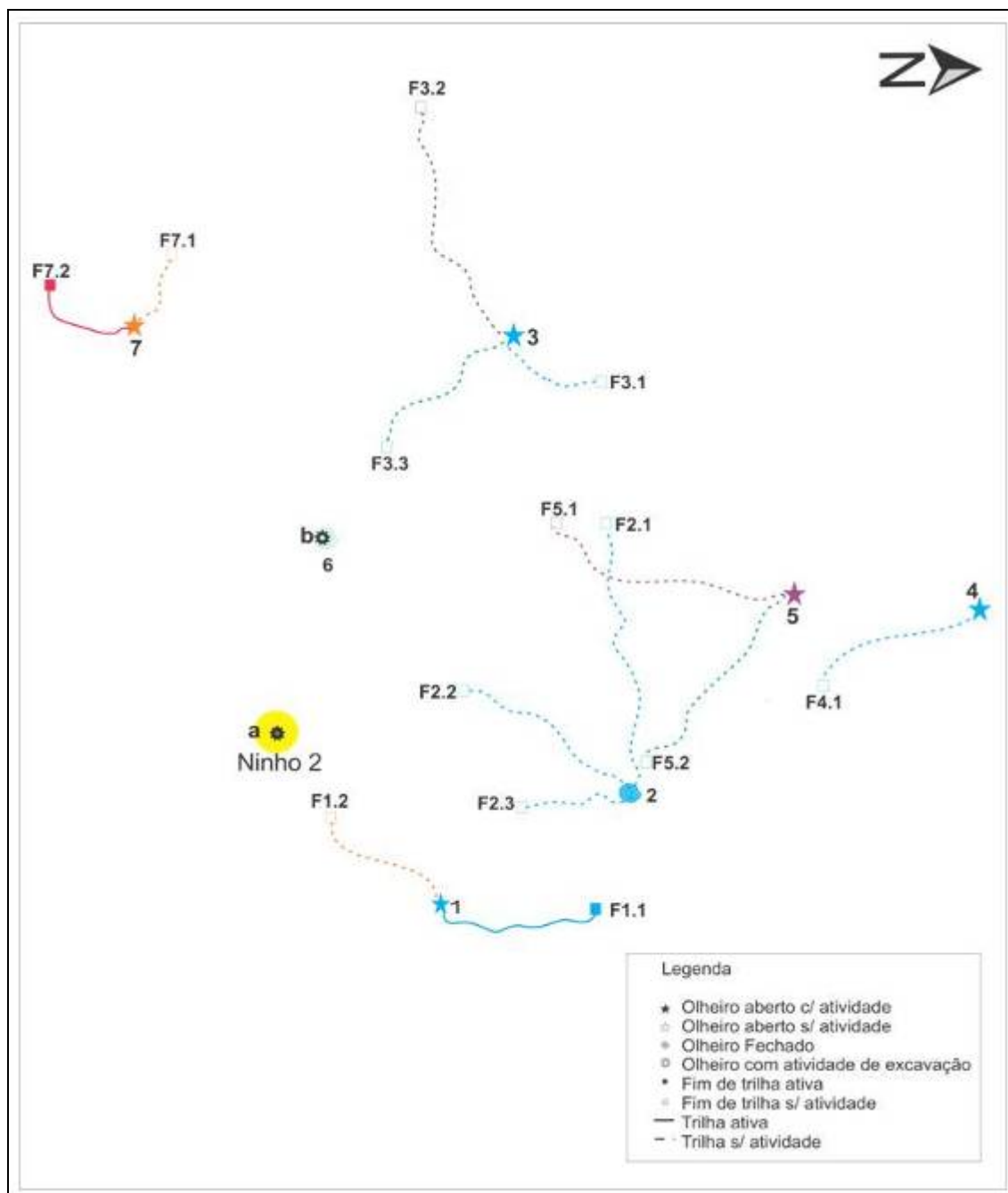
Anexo 13 – Mapa progressivo do ninho 2, primeira coleta.



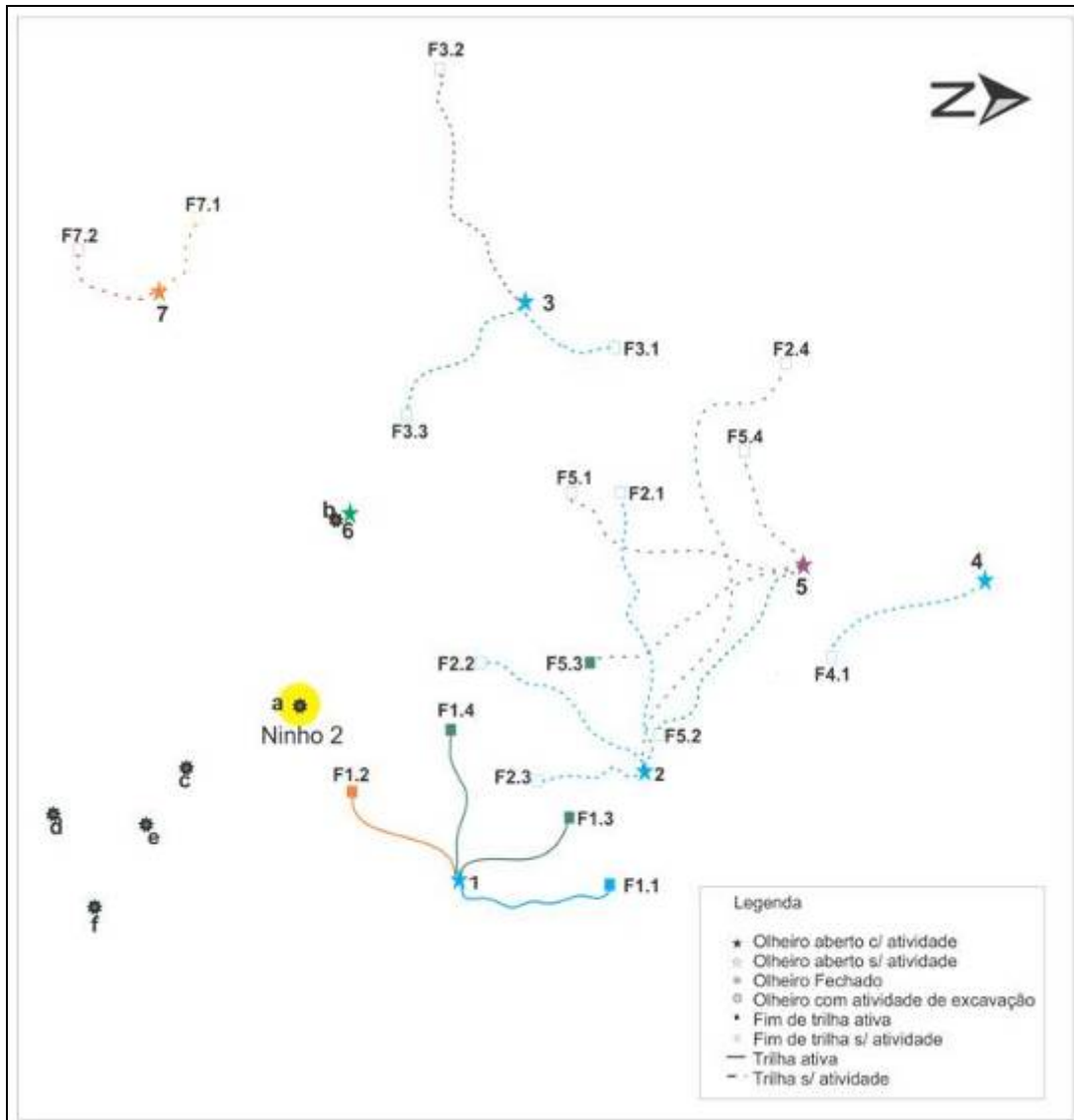
Anexo 14 – Mapa progressivo do ninho 2 dia 08.12.2011.



Anexo 15 – Mapa progressivo do ninho 1 dia 30.01.2012.

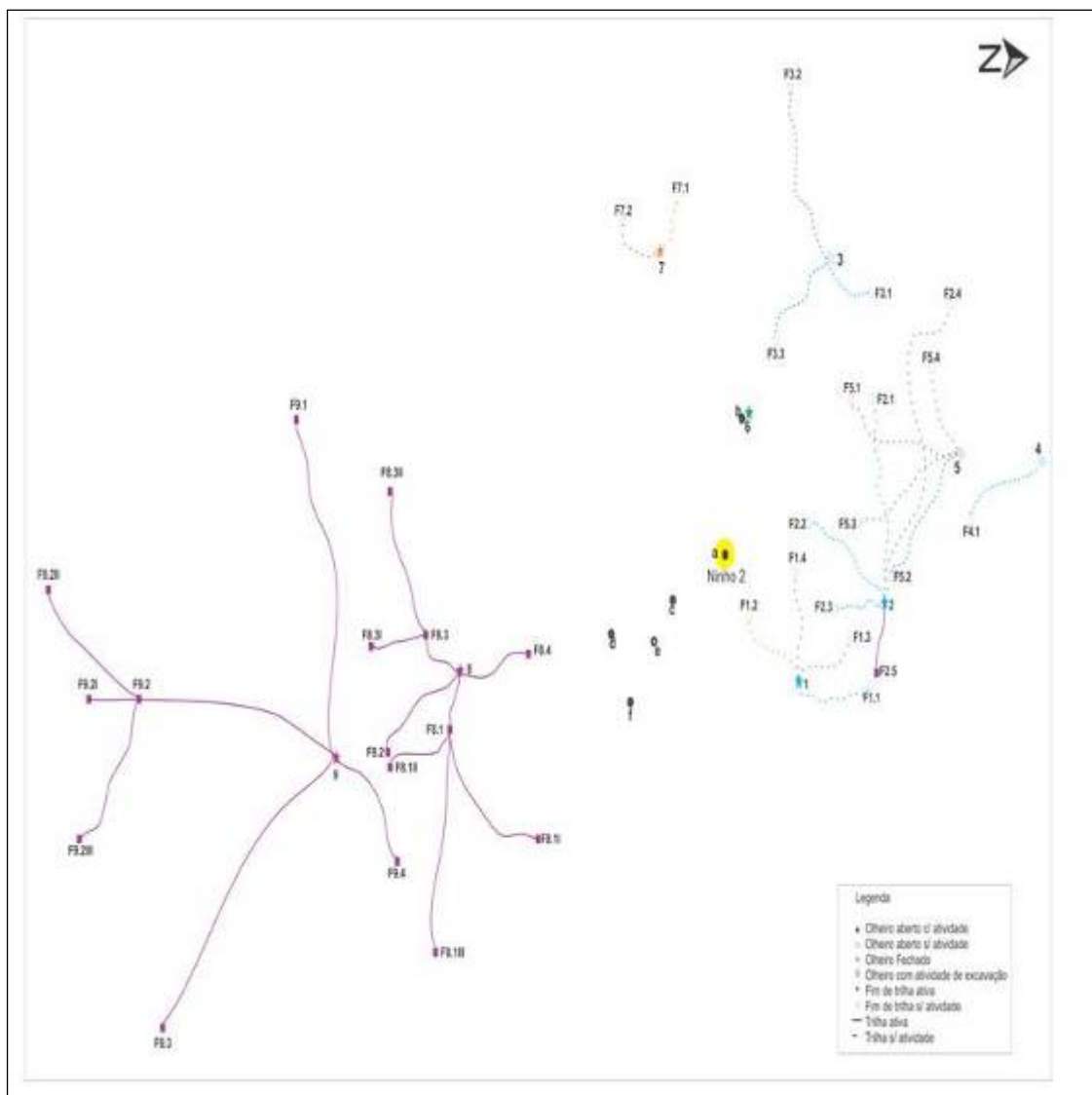


Anexo 16– Mapa progressivo do ninho 2 dia 28.02.2012.

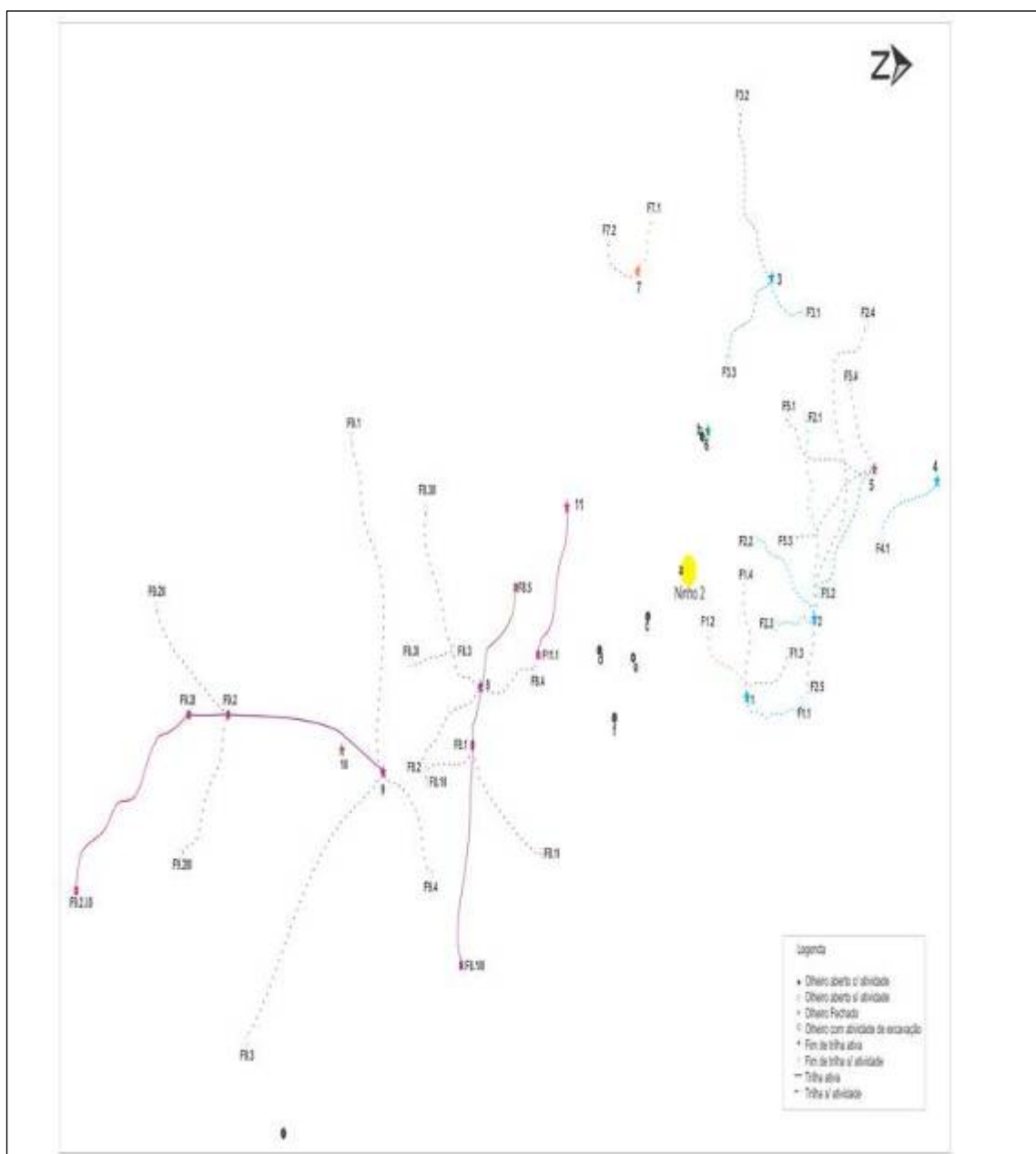


Anexo 17 – Mapa progressivo do ninho 2 dia 29.03.2012.

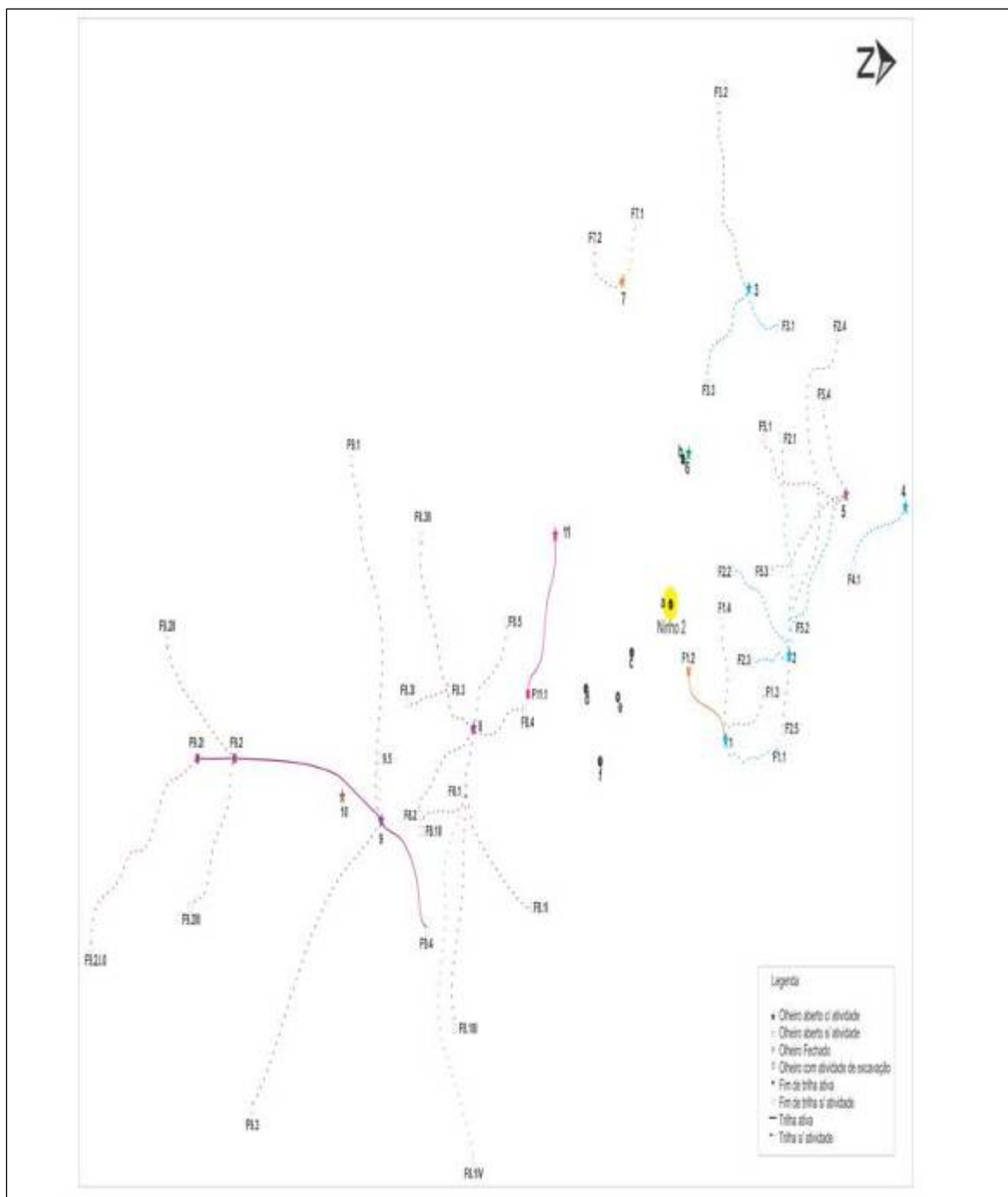




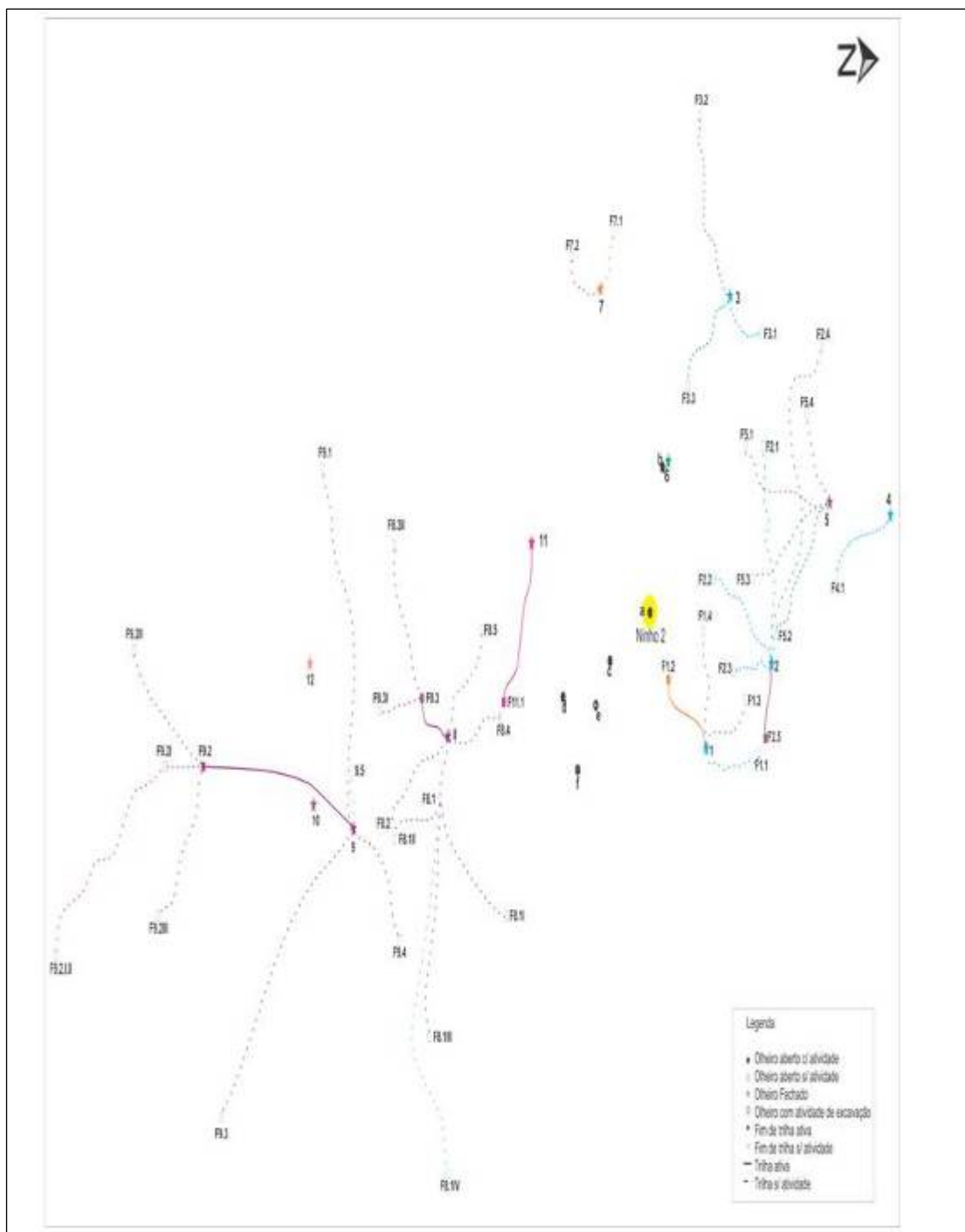
Anexo 19 – Mapa progressivo do ninho 2 dia 30.05.2012.



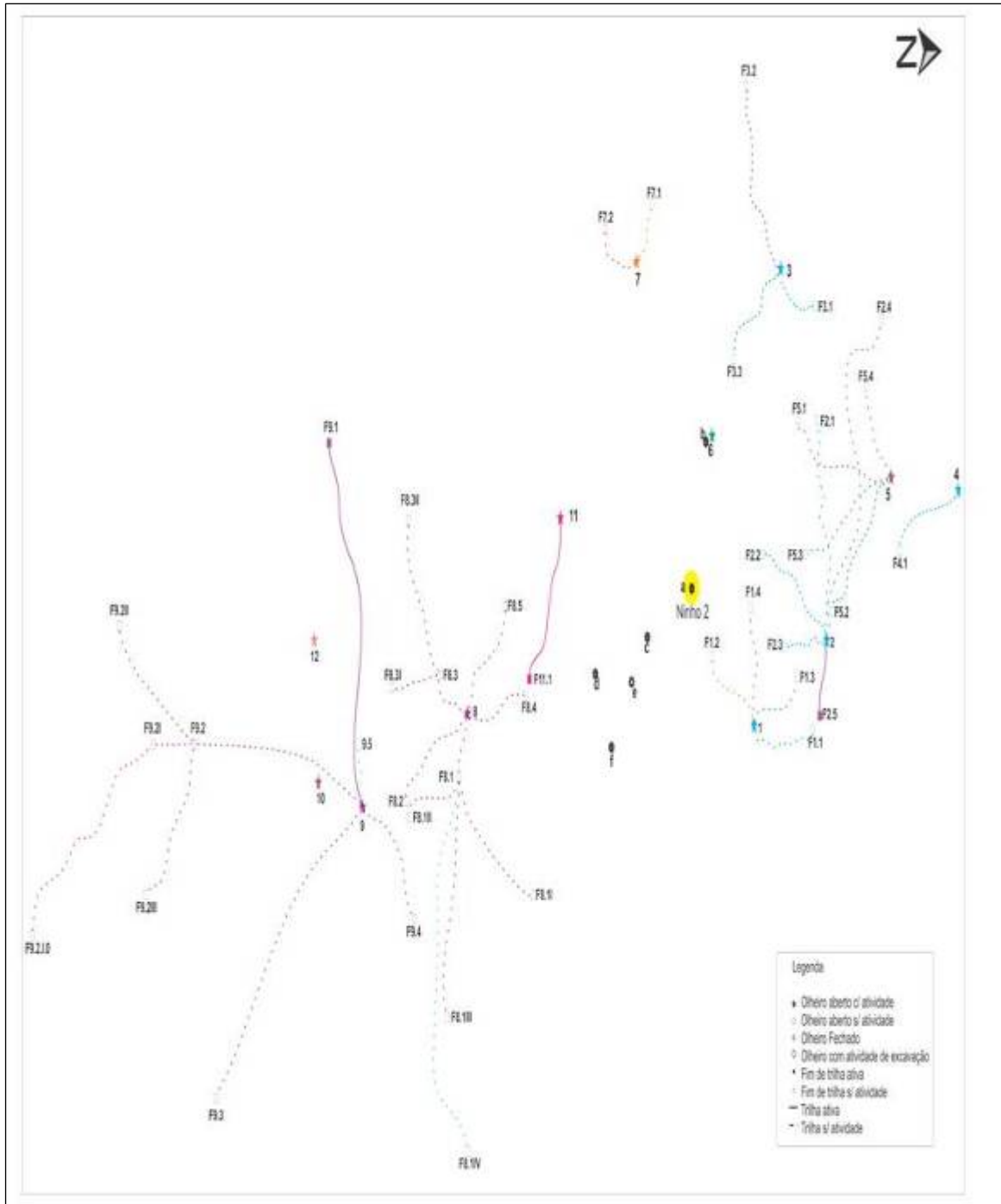
Anexo 20 – Mapa progressivo do ninho 2 dia 29.06.2012.



Anexo 21 – Mapa progressivo do ninho 2 dia 27.07.2012.



Anexo 22 – Mapa progressivo do ninho 2 dia 21.08.2012.



Anexo 23 – Mapa progressivo do ninho 2 dia 27.09.2012.

