

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CAMPUS DE BOTUCATU**

**CARACTERIZAÇÃO DAS TRILHAS DE FORRAGEAMENTO EM
FORMIGAS CORTADEIRAS DE GRAMÍNEAS (Formicidae,
Attini): TRANSFERÊNCIA DE INFORMAÇÕES DURANTE O
RECRUTAMENTO EM *Atta bisphaerica***

MARIANA BRUGGER SILVA

**BOTUCATU
São Paulo, Brasil
2011**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CAMPUS DE BOTUCATU**

**CARACTERIZAÇÃO DAS TRILHAS DE FORRAGEAMENTO EM
FORMIGAS CORTADEIRAS DE GRAMÍNEAS (Formicidae,
Attini): TRANSFERÊNCIA DE INFORMAÇÕES DURANTE O
RECRUTAMENTO EM *Atta bisphaerica***

MARIANA BRUGGER SILVA

Orientador: Dr. LUIZ CARLOS FORTI

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade Estadual Paulista,
campus de Botucatu, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas – Área de Concentração: Zoologia

**BOTUCATU
São Paulo, Brasil
2011**

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da Informação
Divisão Técnica de Biblioteca e Documentação - Campus De Botucatu -
UNESP

Bibliotecária responsável: *Sulamita Selma Clemente Colnago* – CRB
8/4716

Brugger, Mariana Silva.

Caracterização das trilhas de forrageamento em formigas cortadeiras de gramíneas (Formicidae, Attini) : transferência de informações durante o recrutamento em *Atta bisphaerica* / Mariana Brugger Silva - Botucatu, 2011

Dissertação (mestrado) - Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, 2011

Orientador: Luiz Carlos Forti

Co-Orientador: Juliane Floriano Lopes Santos

Capes: 20404000

1. Saúva (Formiga) - Comportamento.

Palavras-chave: Formigas cortadeiras; Saúva; Forrageamento; Comportamento animal

A CAPES, pela concessão da bolsa de estudo de mestrado, a CAPES-COFECUB pelo financiamento do projeto de parceria Brasil-França do qual esta dissertação faz parte (Proc. 633/09), e ao CNPq pelo apoio a jovem pesquisador concedido a Co-orientadora Juliane Lopes (Proc. 569962/2008 0), sem os quais seria impossível a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Forti, orientador, pelo grande apoio acadêmico, pela confiança e pelas oportunidades oferecidas

A Prof. Dra. Juliane Floriano Santos Lopes, co-orientadora e amiga, primeira pessoa a acreditar e pensar nesse projeto e a me apoiar e incentivar em todas as etapas de minha formação acadêmica e pessoal.

Aos Colegas de laboratório em Botucatu (Roberto, Rafael, Karina, Sinara, Satoru, Nádia, Ricardo, Sandra e Marcílio) e Juiz de Fora (Laila, Regys, Noelle, Izabel e Tathiane) pelas contribuições ao desenvolvimento deste trabalho.

Ao Dr. Vincent Fourcassie, pelo auxílio estatístico.

A Prof. Dra. Mirian Harumi Tsunemi pela ajuda e observações estatísticas.

A querida Silvina e toda a sua família, que me concedeu o pasto da fazenda Sertão para execução dos experimentos I e II além de me acolherem por inúmeras vezes na sede da fazenda.

Aos amigos Juju, Camila, Fausto, Dani e Sergi pelo carinho e amizade.

Ao meu querido Vinícius, companhia em tantas horas de campo, sempre disposto a me ajudar nos detalhes técnicos de execução desse projeto.

As minhas incríveis irmãs Ana Carolina e Camila, que sempre acreditaram e ajudaram a irmã mais velha.

Ao meu pequeno e adorado João, um grande amiguinho de sábias palavras.

Aos meus pais Gabriel e Maria Catarina que sempre me apoiaram e contribuíram de todas as formas possíveis para meu crescimento acadêmico.

A todos que de alguma maneira estiveram envolvidos com a execução deste trabalho e minha memória falhou em lembrar.

SUMÁRIO

	Página
1. RESUMO.....	4
2. ABSTRACT.....	5
3. INTRODUÇÃO GERAL.....	6
4. ESPÉCIE DE ESTUDO.....	14
5. ÁREAS DE ESTUDO.....	17
6. EXPERIMENTO I: Distribuição espacial e temporal de operárias em trilhas de forrageamento.....	19
7. EXPERIMENTO II: Efeito do estreitamento de trilhas físicas na eficiência do forrageamento.....	40
8. EXPERIMENTO III: As escoteiras são um tipo especial de forrageiras?.....	58
9. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	69

O forrageamento é uma atividade central à vida animal e, portanto, um mecanismo delineador das diferentes estratégias comportamentais exibidas e evolutivamente selecionadas para as espécies. O uso de trilhas químicas e físicas, as estratégias de recrutamento, o compartilhamento de informações e o polietismo são mecanismos freqüentemente relacionados ao sucesso do forrageamento para formigas cortadeiras garantindo sua ampla distribuição nas regiões neotropicais. Buscando investigar a transferência de informações durante a atividade de forrageamento em *Atta bisphaerica*, foram verificadas a utilização temporal e espacial das trilhas físicas por operárias que trafegavam tanto em direção a fonte de recurso quanto em direção ao ninho. As operárias apresentaram organização temporal, formando grupos de deslocamento entre indivíduos que seguem na mesma direção, bem como organização espacial de acordo com o transporte ou não de carga vegetal, favorecendo a ocorrência de colisões funcionais que influenciam nas taxas de aporte de recursos à colônia. Operárias que transportam carga se mantêm nas áreas centrais juntamente com operárias que saem do ninho em direção a fonte de recursos, enquanto que operárias sem carga são observadas nas partes laterais da trilha. promovendo a troca de informações sobre a qualidade e localização de recursos disponíveis. Manipulações impostas de modo a estreitar trilhas físicas demonstraram que operárias foram hábeis em ajustar a utilização espacial das trilhas. Embora tenha ocorrido um aumento inicial de colisões não-funcionais ocasionadas pelo estreitamento, os dados obtidos demonstram o ajuste do fluxo de operárias, permitindo a manutenção da taxa de aporte de recursos e, conseqüentemente, da eficiência ergonômica da colônia. Visando obter dados para possível diferenciação de uma casta especializada na função de escoteiras, a massa corporal seca operárias recrutadas para novas fontes de recurso impostas foi mensurada. Os resultados demonstram que em fontes de recursos dispostas próximas as trilhas físicas, as primeiras operárias que as encontram têm massa corporal menor, o que possivelmente facilitaria a velocidade de deslocamento e a marcação de trilha química. O presente trabalho verificou que a organização espacial e temporal dos indivíduos é um importante mecanismo para manutenção das taxas de contato funcionais e que as operárias podem se reorganizar rapidamente para a coleta de recursos, haja vista que a própria massa corporal da escoteira pode influenciar na sua velocidade de deslocamento e no processo de forrageamento de toda a colônia

Foraging is a central activity for the animal life, and so a mechanism that delineates the different behavioral strategies exhibited and evolutionarily selected for the species. The use of chemical and physical trails, the recruitment strategies, information sharing and the polyethism are the mechanisms often related with the foraging success for leaf-cutting ants, ensuring by this way their wide distribution in the neotropics. Investigating the information transfer during foraging in *Atta bisphaerica*, we verified a temporal and spatial organization of workers that transited from and to the nutritional sources and nest. Workers showed a temporal organization by forming displacement groups among those that move at the same direction. Spatial organization was verified in function of they are transporting or not leaves fragments, what favored the occurrence of functional collision and so the rate of resource delivery to the colony. Loaded workers walks preferentially at central lanes altogether with workers that leaves the colony, while unloaded workers were at the lateral lanes, promoting the information sharing about the quality and location of the resources. Manipulations for narrowing the physical trails demonstrated that workers were able to spatially adjust themselves over the trail, ensuring resources delivery rates and so the ergonomic efficiency of the colony. Aiming to obtain data to differentiate a specialized caste of scouts workers, dry body mass of workers recruited for new food sources was measured. We didn't find significant differences between the average dry body mass of workers samples at the trail and at the new sources, but the first workers that arrived at the nearest offered food were the lighter ones, what probably facilitates the displacement velocity and chemical trail marking. He present study verified that the temporal and spatial organization of workers over the trails is an important mechanism for the maintenance of functional contact rates and that forager workers can reorganize themselves for resources collection. Indeed the dry body mass of the scouts could have influence at their displacement velocity and so at the foraging process for the whole colony.

Consideradas como herbívoros dominantes da fauna neotropical (Hodgson, 1955; Hölldobler & Wilson 1990; Roces, 2002), as formigas cortadeiras são representadas pelos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Formicidae, Myrmicinae, Attini), os quais realizam o corte de material vegetal fresco que é transportado até a colônia e incorporado ao fungo simbiote (Della Lúcia & Oliveira, 1993). Em *Atta*, cujas colônias podem alcançar centenas de milhares de indivíduos, a atividade de forrageamento envolve características espécie-específicas evolutivamente selecionadas, que explicam em parte a ampla distribuição desse gênero em regiões neotropicais.

Como características chaves observadas em *Atta*, um complexo sistema de castas com acentuado polietismo representam uma adaptação mais estreita e idiossincrásica em relação à coleta de material vegetal fresco e cultivo do fungo simbiote quando comparada a outros gêneros da tribo Attini (Wilson, 1980). Os graus de polietismo são indicadores potenciais do nível de organização social de uma dada espécie, quanto mais derivada, mais especializada suas castas serão (Hölldobler & Wilson, 1990; Anderson & McShea, 2001). Em geral assume-se que 10% das operárias de uma colônia estejam engajadas em atividades diretamente relacionadas ao forrageamento enquanto os demais indivíduos podem estar desempenhando outras funções relacionadas ao ninho, ao cuidado com a prole, ou ainda podem estar inativos (Dornhaus, 2008).

Uma das tarefas primordiais durante o forrageamento é executada pelas escoteiras, as quais exploram o ambiente em busca de recursos disponíveis avaliando as fontes de recursos encontradas. A seleção do material vegetal pela escoteira pode envolver diversos fatores relacionados ao substrato vegetal como: valor nutricional da planta (Rockwood, 1976); características físicas da folha (Cherrett, 1972; Stradling, 1978); quantidade de água na folha (Rockwood, 1976); compostos químicos secundários produzidos pela planta (Cherrett 1972; Howard 1987); e a distribuição dos recursos palatáveis no ambiente (Fowler & Stiles, 1980; Forti, 1985). Ainda, essa seleção pode se basear em outros fatores relacionados tanto aos aspectos coletivos, como as necessidades nutricionais da colônia e a localização da fonte de recursos em relação ao ninho (Hölldobler, 1976; Tranielo, 1989), quanto à experiência da escoteira em reconhecer novas fontes de recursos (Roces, 1994; Roces, 2002; Lopes, 2004).

A relação entre o comportamento individual das escoteiras e o recrutamento em massa torna particularmente complexo o forrageamento em *Atta* (Jaffe & Howse, 1979).

Através do recrutamento se verifica a transmissão de informações sobre a fonte de alimento descoberta pela escoteira às forrageiras (Roces & Hölldobler, 1994). No sistema de recrutamento em massa, escoteiras deixam uma trilha de feromônios enquanto retornam a colônia para recrutar operárias, frequentemente de forma ativa (Beckers *et al*, 1989). 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* obtém 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 combinação de trilhas longas principais conectadas a trilhas curtas permite o fluxo de milhares de indivíduos saindo e retornando ao ninho (Fowler *et al*, 1986). A presença de redes de forrageamento (*networks*) que controlam o fluxo de recursos e de informações é onipresente em sistemas naturais (Couzin & Franks, 2003). Parte da eficiência dessas redes se justifica pela regulação do seu fluxo em acordo com o tipo, qualidade e quantidade de recursos a serem explorados bem como pelo estabelecimento de um caminho coletivo para alcançar uma determinada fonte de alimento. Mecanismo que visem compartilhar e reunir informações sobre a distribuição de recursos têm importância incontestável em sistemas de forrageamento (Sheperd, 1982) e as redes de trilhas constituem um desses mecanismos.

Para explicar a complexidade do padrão de forrageamento em formigas são propostas algumas hipóteses sustentadas por argumentos relacionados a diferentes critérios. A hipótese conservacionista sugere que as formigas são capazes de administrar a utilização de um recurso rico a fim de mantê-lo disponível para a colônia (Cherrett, 1983). Sob essa perspectiva, as saúvas percorrem todo seu território explorando-o de forma a não prejudicar a área mais próxima ao ninho, evitando também a utilização completa de um recurso de alta qualidade nutricional (Cherrett, 1968). Segundo a hipótese do balanço de nutrientes, proposta por Stradling & Powell (1992), admite-se que a variação dos recursos carregados para a colônia pelas operárias atendem as necessidades nutricionais individuais, da colônia e do fungo simbionte, além de evitar níveis elevados de compostos tóxicos secundários.

Ainda, segundo as teorias mais comuns que envolvem “lugar-central do forrageamento”, as operárias se comportarão de modo a maximizar a taxa de entrega de recursos à colônia ou a eficiência energética durante o forrageamento. O fluxo de

operárias retornando ao ninho com alimento é utilizado para estudos baseados no “lugar-central do forrageamento”, no caso a colônia, para onde todo o recurso obtido pelas forrageiras é transportado (Jaffe & Howse 1979; Hubbell *et al*, 1980; Harkness & Maroudas, 1985; Howard 1990; Rockwood & Hubbell 1987; Wirth *et al*, 2003; Burd, 2005; Dussutour, 2008).

O mesmo é previsto na teoria do “forrageamento ótimo”, onde se espera que as forrageiras entreguem à colônia a taxa máxima de energia por unidade de tempo (Fowler & Stiles, 1980; Rockwood & Hubbell, 1987). De acordo com essa teoria, uma planta distante do ninho, de moderada qualidade que esteja próxima a rede de trilhas já construída pode oferecer maior retorno em termos energéticos à colônia quando comparada a uma planta de maior valor nutricional, próxima ao ninho, porém distante da rede de trilhas existentes. No entanto, estudos baseados na seleção de carga pelas operárias forrageiras contradizem as previsões respaldadas nas taxas individuais de coleta de recursos (Roces & Núñez, 1993; Roces e Hölldobler, 1994; Burd, 1996; Roschard & Roces, 2002, 2003)

Uma das teorias alternativas ao “forrageamento ótimo” é conhecida como “hipótese da transferência de informação”, proposta por Roces e Nuñez (1993). Embasada no recrutamento, a “hipótese da transferência de informações” sugere que a comunicação sobre uma nova fonte alimentar descoberta motivaria as operárias recrutadas a diminuir seu próprio comportamento de corte, transportando fragmentos vegetais menores, ou até mesmo nenhuma carga, assim ela retornaria ao ninho mais rapidamente e recrutaria mais companheiras para o forrageamento. Segundo essa hipótese, embora a taxa individual de coleta de recursos possa diminuir, a aceleração no processo de transferência de informação sobre a disponibilidade de recursos geraria um recrutamento mais rápido, aumentando o esforço de forrageamento e, por conseguinte, elevaria as taxas globais de aporte de recursos à colônia.

A segunda hipótese baseada na seleção de carga sugere como mecanismo regulador do comportamento de corte das operárias a própria interferência entre companheiras de ninho que disputam acesso aos locais de corte de plantas e ainda mais especificamente, à margem das folhas. Chamada de “hipótese da formação de fila”, ela propõe que um número restrito de operárias têm acesso efetivo às áreas de corte de recursos vegetais devido ao impedimento promovido pelo grande número de operárias em um mesmo local. Assim, novos indivíduos que cheguem a áreas de forrageamento já saturadas de operárias executando o comportamento de corte, teriam de esperar o

término do corte das folhas por operárias precedentes na execução dessa atividade. Para evitar o prolongamento do tempo de espera das operárias recém chegadas aos locais de forrageamento, as forrageiras cortam folhas em tamanhos pequenos, num nível subótimo sob o ponto de vista individual, porém maximizando a taxa de entrega de material sob a perspectiva da colônia (Burd, 1996).

De fato, a relação entre o individual e o grupo é determinada como arcabouço das sociedades de formigas (Burd, 2000) e a integração de decisões coletivas e individuais confere um alto grau de flexibilidade comportamental às operárias envolvidas no forrageamento. Decisões em nível individual são baseadas em processos cognitivos, os quais podem ser relativamente simples ou ter um alto grau de sofisticação (Menzel & Giurfa 2006; Giurfa, 2007). Já decisões coletivas podem emergir de processos auto-organizáveis, por meio do compartilhamento de informações locais ou parciais entre indivíduos que se comunicam direta ou indiretamente (Bonabeau *et al* 1997).

O recrutamento em massa através de trilhas químicas é um exemplo de processo auto-organizável controlado pelo reforço das trilhas feito pelas operárias recrutadas (*feedback* positivo), pela evaporação do feromônio e pelo desgaste da fonte de recurso ao longo do processo de forrageamento (*Feedback* negativo) (Detrain *et al*, 2008). Em sistemas auto-organizáveis (*self-organization*), um padrão ao nível global do sistema surge a partir de numerosas interações entre seus componentes que se utilizam somente de informações locais para execução de tarefas, sem quaisquer referências por parte dos componentes do padrão global (Bonabeau *et al*, 1997).

Em consonância com a descentralização prevista para sistemas auto-organizáveis, a dinâmica comportamental de uma colônia sugere a ocorrência da alocação de tarefas, proporcionando o ajuste apropriado no número de operárias envolvidas em uma tarefa de acordo com a situação corrente da colônia (Gordon & Mehdiabadi, 1999). As tarefas são interdependentes: o número de operárias engajadas em uma atividade dependerá da quantidade de operárias engajadas em outras (Gordon, 1989) e a decisão de executar determinada tarefa dependerá de sinais fornecidos pelo ambiente bem como de sinais sociais resultantes das interações com outros indivíduos (Gordon, 2002).

Não obstante a especialização individual na execução de tarefas em função de características como idade, tamanho e morfologia (Oster & Wilson, 1978; Hölldobler & Wilson, 1990), a interação social e as necessidades da colônia também podem

influenciar na tomada de decisão das operárias quanto à execução ou não de determinadas atividades (Fowler, 1993). Segundo Gordon (1991), características como tamanho da colônia, tamanho da prole, idade da colônia e número de rainhas fecundadas podem influenciar no comportamento das forrageiras.

A hipótese do “foraging-for-work” propõe que operárias maduras e jovens buscam ativamente por tarefas, quer seja por rotação na execução destas, quer seja porque a demanda na execução de tarefas é alta e exige a alocação de indivíduos “desocupados”. Sendo assim ocorre um movimento centrífugo, onde as operárias tendem a se mover e desempenhar atividades do centro para a periferia do ninho. Assim, operárias recém emergidas iniciam suas tarefas próximas a área central da colônia e o fluxo das mesmas varia temporal e espacialmente em direção às atividades externas (Sendova-Franks & Franks, 1993).

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 sua sobrevivência (Krebs & Davis, 1987). Compreender como comportamentos individuais se encaixam dentro de uma dinâmica coletiva de organização faz-se mister à elucidação de como ocorre a organização do forrageamento em uma colônia de insetos sociais. Buscando abordar aspectos relacionados ao forrageamento em *Atta bisphaerica*, o presente estudo verificou características concernentes a utilização de trilhas físicas com e sem manipulação para esta espécie bem como investigou a existência de uma casta física específica designada para desempenhar a função de escoteira.

Referência Bibliográficas

Anderson, C. & McShea, D. W. 2001. Individual *versus* social complexity, with particular reference to ant colonies. **Biological Review**, **76**: 211-237.

Beckers, R.; Goss S.; Deneubourg J. L.; Pasteels J. M. 1989. Colony size, communication, and ant foraging strategy. **Psyche**, **96**:239-256.

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

Burd, M. 2000. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leafcutting ants): an examination of two predictions for load selection. **Animal Behaviour** **60**: 781–788.

Burd, M. & Howard, J. J. 2005b Central-place foraging continues beyond the nest entrance: the underground performance of leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, **70**: 737–744.

- Cherrett, J. M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) - Foraging pattern and plant species attacked in tropical rainforest. **Journal Animal Ecology**, **37**: 387-403.
- Cherrett, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.)(Hymenoptera:Formicidae) in tropical rain forest. **Journal Animal Ecology**, **41**: 647- 660.
- Cherrett, J. M. 1983. Resource conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. **Ecology and Management**, **2**: 253–263
- 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.
- Della-Lúcia, T.M.C. & Oliveira, M.A. 1993. Forrageamento. In: Della-Lúcia, T. M. C. (ed) **As saúvas**. Viçosa: UFV.p. 84-105.
- Detrain, C. & Deneubourg J.L. 2008. Collective Decision-Making and Foraging Patterns in Ants and Honeybees. **Advances in insect physiology**, **35**: 123-173.
- Dornhaus, A.; Pook, V. G.; Worswick, G.; Franks, N. R. 2008. Why do not all workers work? Colony size and workload during emigrations in the ant *Temnothorax albipennis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **63**: 43–51.
- Dussutour, A.; Beshers, S.; Deneubourg, J.L.; Fourcassié, V. 2008. Priority rules govern the organization of traffic on foraging trails under crowding conditions in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **The Journal of Experimental Biology**, **212**: 499-505.
- Forti, L. C., 1985: Ecologia da saúva *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae) em pastagem. Piracicaba. PhD Thesis, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP, Brazil Universidade de São Paulo.: 234 p.
- Fowler, H.G. & Robinson, S.W. 1979. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste and efficiency. **Economic Entomology**, **4**: 239-247.
- 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.
- Giurfa M . 2007. Behavioral and neural analysis of associative learning in the honeybee: a taste from the magic well. **Journal comparative Physiology A** **193**: 801–824.
- Bonabeau E.; Theraulaz G.; Deneubourg J.L.; Aron S.; Camazine S .1997. Self-organization in social insects. **Trends Ecology Evolution**, **12**:188–193.
- Gordon D.M . 1989. Dynamics of task switching in harvester ants. **Animal Behaviour**, **38**: 194-204.

Gordon D.M .1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants, **The American Naturalist**, **138**: 379-411.

Gordon, D.M. & Mehdiabadi, N. 1999. Encounter rate and task allocation in harvester ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **45**: 370–377.

Gordon, D.M 2002. The organization of work in social insect colonies. **Wiley Periodicals**, **8** (1): 43-46.

Harkness, R.D. & Maroudas, N.G. 1985. Central place foraging by an ant (*Cataglyphis bicolor* Fab.): a model of searching. **Animal behavior**, **33**: 916-928.

Hodgson, L. D. 1955. An ecological study of the behavior of the leafcutting ant *Atta cephalotes*. **Ecology**, **36**: 293–304.

Hölldobler, B. 1 976. Recruitment behavior,home range orientation and territoriality in harvester ants, Pogonomyrmex. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, **1** : 3-44.

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

Howard, J.J. 1987. Leaf-cutting ant diet selection: The role of nutrients, water and secondary chemistry. **Ecology**, **69**: 250-260.

Hubbell, S.P.; Johnson, L.K.; Stanislav, E.; Wilson, B.; Fowler, H.G. 1980. Foraging by bucket brigade in leaf-cutter ants. **Biotropica**, **122**: 210-213.

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

Krebs, J.R. & Davis, N.R. 1987. **An introduction to behavioural ecology**. 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 389p.

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**, **67** : 471–476.

Menzel R & Giurfa M . 2006. Dimensions of cognition in an insect, the honeybee. Behavioural. **Cognitive Neurosciences Review** **5**:24–40.

Oster, G.F. & Wilson, E. O. 1978. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton, Princeton University Press, 352 p.

Roces, F., 1994. Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. **Insectes Sociaux**, **41**: 235–239.

Roces, F. 2002. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **Biological Bulletin**, **202**:1–7.

- 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. & Núñez, J. A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, **45**:135-143.
- Rockwood, L.L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ant (*Atta*). **Ecology**, **57**: 48-61.
- Rockwood, L. L. & S. P. Hubbell. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. **Oecologia**, **74**: 55–61.
- Roschard, 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.
- Roschard, J.; Roces, F. 2003. Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. **Journal of Tropical Ecology**, **19**: 647–653.
- Sendova-Franks A. & Franks N. R. 1993. Task allocation in ant colonies within variable environments (a study of temporal polyethism: experimental). **Bulletin Mathematical Biological**, **55**: 75–96.
- Shepherd, J.D. 1982. Trunk trails and the strategy of a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. **Behavior Ecology Sociobiology**, **11**:77–84
- Stradling, D.L. 1978. The influence of size on foraging in the ant *Atta cephalotes* and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology**, **47**: 173-178.
- Stradling, D.L. & Powell, R.J.. 1992.Fungiculture and the choice of substrates by attine ants. *In* **Biology and Evolution of Social Insects**. Billen. J. ed. Leuven University Press, Leuven, Belgium.
- Traniello, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. **Annual Review Entomology**, **34**: 191-210.
- Weber, N.A. 1972. **Gardening ants: the Attines**. Philadelphia: Memoirs of the American Philosophical Society, 146pp.
- Wilson, E. O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera, Formicidae). II: The ergonomic optimization of leaf-cutting. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, **7**: 157-165.
- 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.

O gênero *Atta* compreende 12 espécies (Della Lucia *et al*, 1993), dentre elas a *Atta bisphaerica* Forel, 1908, conhecida popularmente como saúva-mata pasto (Fig. 1 A e B).

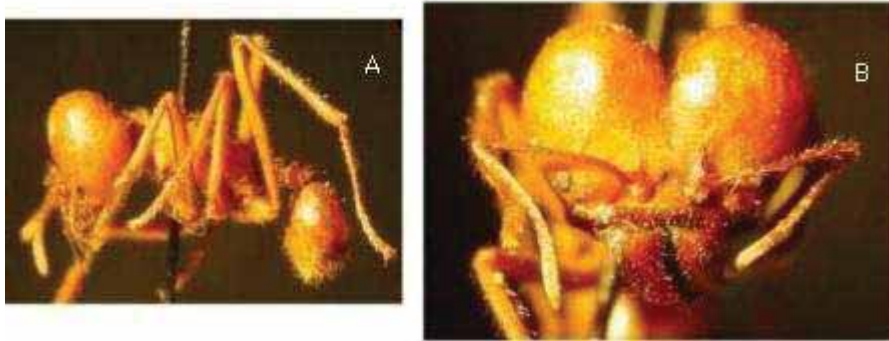


Figura 1 A: Vista lateral e B: vista frontal de uma operária *Atta bisphaerica*. Fonte: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento.

Com distribuição restrita ao Brasil (Wilson, 1986), a espécie *Atta bisphaerica* utilizam predominantemente espécies de gramíneas em seu forrageamento (Fowler *et al*, 1986; Hölldobler & Wilson, 1990). Espécies que forrageiam gramíneas diferem na morfologia e comportamento daquelas que utilizam folhas de dicotiledôneas. Enquanto operárias que utilizam dicotiledôneas manipulam o substrato em pequenos pedaços antes da incorporação, as cortadeiras de gramíneas não processam tanto o substrato vegetal e provavelmente a conversão da biomassa do fungo em biomassa de formigas, iniciando do vegetal base, é muito maior em cortadeiras de folhas (Fowler & Robinson, 1979).

Dentre as diferenças morfológicas evidentes comparando-se cortadeiras de dicotiledôneas e gramíneas, estão as mandíbulas curtas e compactas observadas para as últimas enquanto para cortadeiras de dicotiledôneas as mandíbulas são mais longas e menos robustas. As diferenças comportamentais se sobressaem no ato de corte. Enquanto as cortadeiras de dicotiledôneas utilizam as pernas metatorácicas como pivôs durante o corte, as cortadeiras de gramíneas não o fazem (Fowler *et al.*, 1986).

Os ninhos de *A. bisphaerica* localizam-se em áreas abertas, possuindo em geral apenas um monte de terra solta plano ou quase plano (Mariconi, 1970). Suas trilhas físicas de forrageamento raramente ultrapassam 20 m de comprimento com largura variando entre 3 e 5 cm (Mariconi *et al*, 1963). Em geral seus ninhos não ultrapassam 4 metros de profundidade, havendo maior crescimento lateral dos ninhos (Moreira *et al*,

2004b), o que contrasta com outras espécies de *Atta*, como *A. laevigata* e *A. vollenweideri*, os quais podem atingir profundidades de 7 e 5 m, respectivamente (Moreira, 1996). As câmaras de fungo de *A. bisphaerica* são mais concentradas na área central do ninho, sob um monte único de terra solta e apenas 5,7-41% destas contêm fungo simbiote (Moreira *et al*, 2004a e b).

O sistema subterrâneo de túneis dos ninhos de *A. bisphaerica* possui arranjo radial (Moreira *et al*, 2004a), sugere-se que esse arranjo esteja relacionado a exploração das manchas palatáveis (Fowler & Stiles, 1980), haja vista que áreas de pastagem possuem baixa diversidade de espécies. Portanto, mecanismos que viabilizem o encontro de manchas cuja composição em termos de valor nutricional sejam mais rentáveis sob o ponto de vista energético, certamente são favorecidos.

Formigas da espécie *Atta bisphaerica* destacam-se como praga primária em áreas de pastagem e canaviais principalmente nas regiões sudeste e centro-oeste (Mariconi, 1970; Oliveira *et al*, 2002). Também há registros de sua ocorrência em plantações de arroz e milho, sendo consideradas, portanto, de grande importância econômica (Amante, 1967; Mariconi, 1970; Fowler *et al.*, 1986).

Referências Bibliográficas

- Amante, E. 1967. Saúva tira boi da pastagem. *Coopercotia*, **23**: 38–40.
- Della-lucia, T.M.C., ed.,1993. **As Formigas Cortadeiras**. Viçosa. Folha de Viçosa, 262p.
- Fowler, H.G. & Robinson, S.W. 1979. Foraging ecology of the grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Formicidae: Attini) in Paraguay. **International Journal of Ecology Environment Science**, **5**: 29-37.
- 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** (1): 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.
- Holldobler, B. & Wilson, E. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- 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.

Mariconi, F.A.M. 1970. **As saúvas**. São Paulo. Agronômica Ceres, 167p.

Moreira, A. A. 1996. Arquitetura das colônias de *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae) e distribuição de substratos nas câmaras de fungo. MSc thesis, Faculdade de Ciências Agronômicas. Brasil. Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP, 96.

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 of applied entomology, 128:** 204-211.

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 Neotropical Fauna Environment, 39** (2): 109-116.

Oliveira, M.C.; Della-lucia, T.M.C.; Nascimento, D.J.; Lima, C.A. 2002. Espécies forrageiras preferidas para o corte por *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Ceres, 49**(283): 321-328.

Wilson, E.O.1986. The defining traits of fire ants and leaf-cutting ants. In: Lofgren, C.S. & Vander Meer, R.K., eds., **Fire ants and leaf-cutting ants-biology and management**. Boulder. Westview Press.

1.1 Experimentos I e II:

Os experimentos foram realizados na Fazenda Sertão aproximadamente entre as coordenadas S21°39' W43°21', a 484m de altitude localizada às margens da rodovia MG- 353 no quilômetro 67,5 entre os municípios de Juiz de Fora e Coronel Pacheco – MG (Fig.1). A coleta de dados foi realizada em uma área de pastagem com predominância de *Paspalum notatum* (grama batatais) com manchas de *Brachiaria* sp. O clima da região é do tipo Cwb (segundo Köeppen). A temperatura média anual é de 22,5 °C com precipitação média anual de 1.600 mm (Fonte: Embrapa). Os experimentos foram realizados no período de abril a junho de 2010.



Figura 1. Fazenda Sertão, município de Coronel Pacheco- MG e localização ninhos de *Atta bisphaerica*.
Fonte: Google Earth.

1.2 Experimento III:

O experimento III foi realizado na Fazenda Experimental Lageado, da Faculdade de Ciências Agrônômicas (FCA/UNESP), e em propriedade particular, circunvizinha à FCA, município de Botucatu (SP), situado a uma altitude de 786 m, com 22°51' de latitude sul e 48°26' de longitude oeste (Fig.2). O clima da região é do tipo Cwa (segundo Köppen), com temperatura média anual de 20,6°C e precipitação anual de 1.506 mm. A coleta de dados foi realizada em uma área de pastagem com predominância de *Brachiaria* sp com manchas de *Paspalum notatum* (grama batatais). Os experimentos foram realizados no período de abril a junho de 2010.



Figura 2. Área de pasto adjacente a Fazenda Experimental do lageado, município de Botucatu-SP e localização ninhos de *Atta bisphaerica*. Fonte: Google Earth.

Distribuição espacial e temporal de operárias em trilhas de forrageamento

1.1 Introdução

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 (Sheperd, 1982; Hölldobler & Wilson, 1990). O forrageamento é reconhecido como uma atividade de alto risco, isto porque a mortalidade para operárias que saem do ninho é maior do que para aquelas que permanecem no interior do ninho. No ambiente externo, operárias forrageiras estão expostas a riscos como predação, parasitismo, condições climáticas adversas, ou ainda podem simplesmente se perder (Hölldobler & Wilson 1990; Nonacs & Dill 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 que reduzem os riscos às operárias.

A maneira como as trilhas físicas são construídas reflete as características do ambiente (Carrol & Jazen, 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 coaduna a aplicação do conceito de sistemas auto-organizáveis ao forrageamento em formigas (Bonabeau *et al*, 1997). As operárias de uma colônia de formigas representam subunidades do sistema que não possuem habilidades centralizadoras a fim de coordenar os processos comunicativos entre si, pressupondo-se a emergência de um sistema auto-organizável a partir do comportamento individual (Seeley, 2002).

Um caráter relevante para a compreensão do funcionamento do tráfego ao longo das trilhas físicas de formigas cortadeiras são os movimentos coletivos bi-direcionais que ocorrem durante o forrageamento em insetos sociais. Além de operárias que trafegam em direções contrárias, à semelhança de estradas com veículos de diferentes portes, trilhas de forrageamento possuem indivíduos que deixam o ninho e indivíduos que retornam ao ninho portando ou não carga (Burd, 2000).

O movimento bi-direcional em trilhas de formigas se explica pelo fato delas saírem e retornarem ao mesmo ponto central, no caso a colônia, para onde todo alimento

coletado é transportado. Também o comportamento das operárias durante o forrageamento é modulado de forma a promover maiores benefícios à colônia, o que implica na regulação do tráfego nas trilhas, assegurando uma alta taxa de aporte de alimento para o ninho (Burd *et al*, 2002)

Outra característica importante que diz respeito ao tráfego é consequência do próprio tipo de recrutamento observado para formigas cortadeiras. Espécies que utilizam recrutamento em massa podem atingir altos valores de fluxo de operárias na trilha (Fourcassié, 2010). Nessas condições, pode haver um aumento do número de colisões não-funcionais, onde não haverá transferência de informações sobre localização e qualidade de fontes de recursos. Tais colisões são ocasionadas meramente pelos valores elevados de densidade no tráfego e prejudicariam a taxa de entrada de recursos na colônia devido ao retardo no deslocamento dos indivíduos (Burd & Aranwela, 2003). Sabendo-se que em insetos sociais, o comportamento individual é subordinado aos interesses da colônia, cabe supor que a seleção natural tenha favorecido dinâmicas que otimizem o fluxo de tráfego nas trilhas de forrageamento de modo a permitir altas taxas de aporte de recursos ao ninho.

No presente estudo foram investigadas a distribuição espacial de operárias na extensão correspondente à largura de trilhas físicas e a distribuição temporal de operárias considerando o intervalo de tempo entre indivíduos subseqüentes nas trilhas físicas durante o forrageamento em *A. bisphaerica*. A partir das observações feitas em campo, buscou-se verificar a existência de padrões de segregação temporal e espacial nas trilhas entre operárias que transitam em diferentes sentidos, portando ou não carga.

1.2 Materiais e Métodos

Foram selecionadas cinco trilhas físicas de *Atta bisphaerica* pertencentes a quatro ninhos diferentes, as quais foram mensuradas o comprimento total e a largura a cada 0,50m (N= 20 trilhas). Foi escolhido um trecho a aproximadamente 2m da abertura do olheiro onde a trilha tivesse largura correspondente a largura média de trilhas de *A. bisphaerica* , aferida em 5cm. Nesse ponto foi disposto um tripé ajustado de modo que a câmera filmasse uma seção de 10 centímetros do comprimento da trilha (Fig.1).



Figura 1. Seção de trilha de *A. bisphaerica* medida para filmagem.

Com a câmera já devidamente focada, foi disposta perpendicularmente à trilha física uma faixa de referência possibilitando a divisão posterior da largura da trilha em pistas. Cada pista correspondeu a 1cm da trilha física, ou seja, para uma trilha de 5cm de largura foram demarcadas cinco pistas de 1cm (Fig. 2). As cinco pistas foram nomeadas de acordo com sua posição na trilha: Pista Central (C), pistas laterais internas, as quais se encontram em posição adjacente a pista central (C-1) e pistas laterais externas (C-2). A faixa foi disposta de maneira a não perturbar o tráfego das operárias. Cada trilha foi filmada durante 10min, obtendo-se um total de 200min de registro do tráfego de formigas. Os dados de temperatura, umidade relativa do ar e velocidade média dos ventos na trilha foram medidos no começo e ao final de cada repetição de 10 min. As filmagens foram realizadas entre maio e junho de 2010.

Para verificar se houve influência dos fatores abióticos no fluxo operárias que saem do ninho, dados relativos a temperatura, umidade do ambiente e velocidade do vento foram submetidos a um modelo de regressão linear geral, considerando-se como a variável resposta o fluxo de operárias que saíam do ninho. Para verificar se o fluxo total de indivíduos está relacionado com o comprimento total ou com a largura média da trilha física foi feito o teste de correlação de Pearson a 5% de significância. Também as medidas de comprimento total e largura média das trilhas físicas foram submetidas ao teste de correlação de Pearson, a fim de verificar a variação da largura das trilhas está relacionada ao comprimento total das mesmas. Todas as análises foram realizadas com o programa estatístico R.

Os vídeos foram analisados utilizando-se o software AntEthoc o qual permite o registro concomitante de atos comportamentais associados ao seu tempo exato de execução (Fig. 3). Foram registrados os dados de fluxo total de operárias de acordo com

as seguintes denominações: formigas saindo dos ninhos (*Outbound- OUT*), formigas retornando ao ninho com carga vegetal (*Inbound Laden- INL*), formigas retornando ao ninho sem carga vegetal (*Inbound Unladen- INU*). Para cada operária observada foi registrada a pista utilizada durante sua passagem através da faixa de referência.

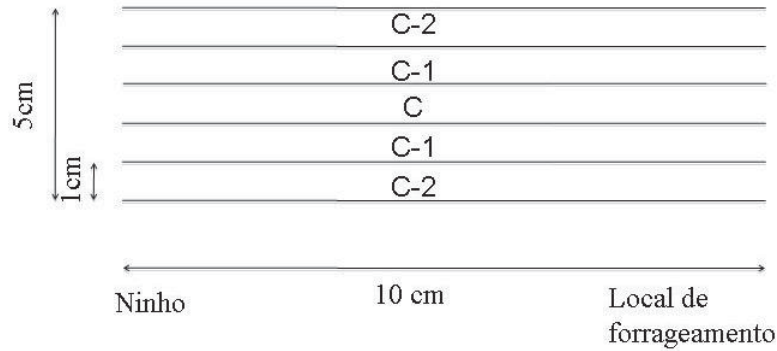


Figura 2. Desenho esquemático da divisão das trilhas físicas de *A. bisphaerica* em pistas de 1cm em uma seção de 10 cm de comprimento e 5cm de largura. C=pista central, C-1=pistas laterais internas, C-2=pistas laterais externas

Foi feita a comparação da frequência de utilização das pistas considerando-se o sentido de deslocamento da operária e o transporte ou não de fragmentos vegetais através do teste χ^2 (*chisquare test of independence*) a 5% de significância. As hipóteses testadas foram:

H0 = a frequência de formigas que saem do ninho, retornam ao ninho com carga e retornam ao ninho sem carga é independente para as pistas das trilhas físicas.

H1= a frequência de operárias que saem do ninho, retornam ao ninho com carga, e retornam ao ninho sem carga é dependente das pistas das trilhas físicas.

Os resultados obtidos foram submetidos a análise de resíduos padronizados em tabelas de contingência, sendo considerados como ocorrências significativas em excesso valores maiores que 1,96 e como ocorrências significativas em escassez os valores inferiores a -1,96.

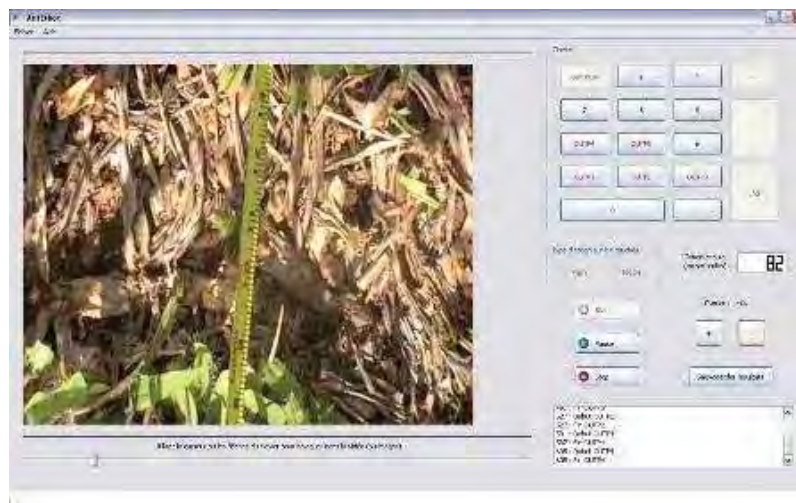


Figura 3. Programa Antethoc utilizado para análise da utilização espacial e temporal das trilhas físicas por *A. bisphaerica*.

A partir da mesma base de dados obtida a partir do programa AntEthoc, obteve-se o registro do momento (décimos de segundo) em que cada operária atravessou a faixa de referência durante os 10 minutos de filmagem, permitindo o cálculo do intervalo de tempo entre a passagem consecutiva de indivíduos que saíam do ninho (OUT), entre os indivíduos que voltavam ao ninho sem carga (INU) e os indivíduos que voltavam ao ninho com carga (INL). A partir desses dados foi feita a distribuição de frequência dos intervalos observados por classes de 0,5 segundos.

As frequências observadas e esperadas para os intervalos entre operárias que transitavam em direções opostas portando ou não carga, foram comparadas através do teste χ^2 (*chi-square goodness-of-fit test*) a 5% de significância. As hipóteses testadas foram:

H0 = os intervalos entre a passagem de operárias que trafegam em uma mesma direção, saindo do ninho ou retornando ao ninho com carga ou retornando ao ninho sem carga, segue o modelo de Distribuição de Poisson.

H1= os intervalos entre a passagem de operárias que trafegam em uma mesma direção, saindo do ninho ou retornando ao ninho com carga ou retornando ao ninho sem carga, não seguem o modelo de Distribuição de Poisson

O cálculo das frequências esperadas para cada classe de 0,5 segundos foi obtido através da Distribuição de Poisson, a qual representa um modelo probabilístico adequado para este estudo, pois considera que o número médio de ocorrências por unidade de tempo é constante ao longo do tempo, isto é, as ocorrências estão distribuídas uniformemente sobre o intervalo considerado. Para o cálculo da distribuição de Poisson, utilizou-se a seguinte fórmula:

$$P(x) = \frac{\lambda^x \cdot e^{-\lambda}}{x!}$$

Onde: X = Número de ocorrências

λ = Número médio de ocorrências em um intervalo específico

e = Base do logarítmo natural (2,71828)

1.3 Resultados

Os dados referentes ao comprimento médio e largura das trilhas bem como suas respectivas identificações de ninho e numeração estão apresentados na Tabela 1. O comprimento total das trilhas variou entre 3,1 e 24m e a largura média entre 3,5 e 6cm.

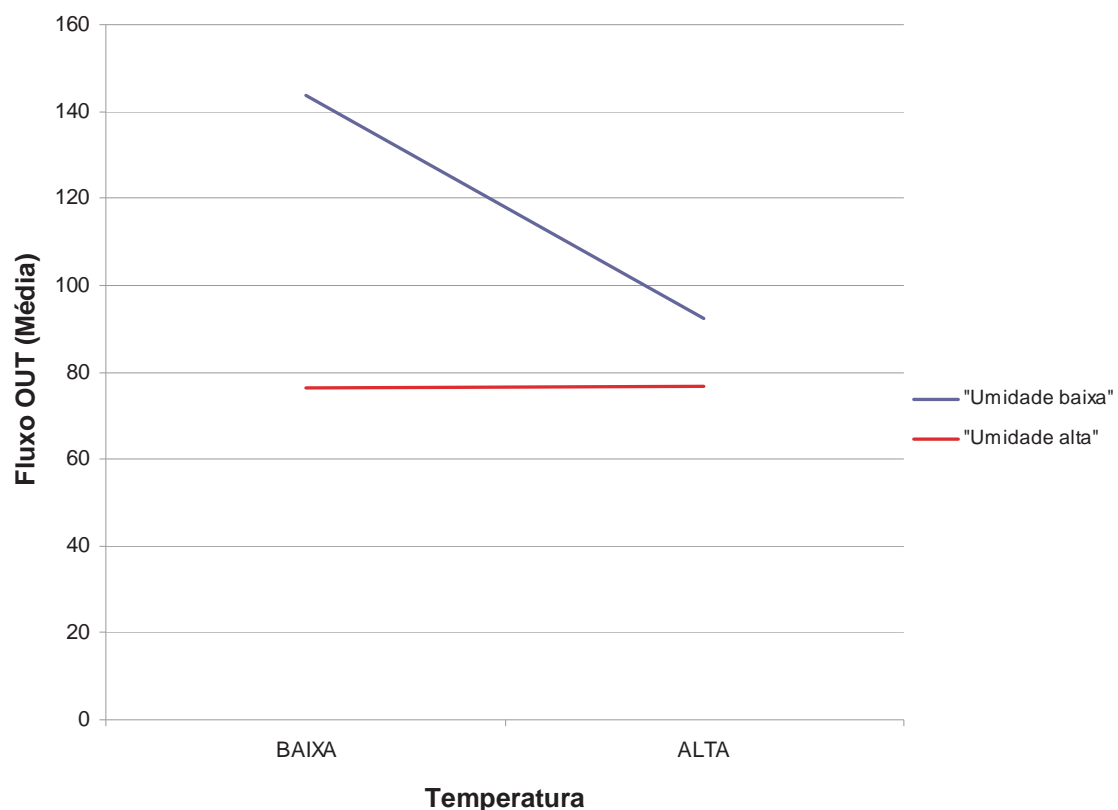
Tabela 1. Largura média e comprimento das trilhas físicas de *Atta bisphaerica*. Período de maio a junho de 2010- Fazenda Sertão, Coronel Pacheco-MG.

Ninho	Trilha	Largura Média (m)	Comprimento (m)
1	24	6	6,68
1	247	3,5	6,7
1	248	3,5	3,1
1	250	4	4,06
1	254	4	4,6
2	169	4,5	14,3
2	5	5	18,75
2	256	3	3,89
2	257	6	12,8
2	197	5	14
3	210	4	15,01
3	211	4	14,26
3	213	5	4,75
3	212	6	16,89
3	37	4	11,11
4	17	4	24
4	83	3,5	4,8
4	148	3	9,5
4	58	4	7,3
4	241	5	6,4
Largura média total		4,35	
Comprimento médio total			10,15

Não foi possível evidenciar um efeito da velocidade do vento sobre o fluxo de operárias saindo do ninho, portanto esse fator foi retirado das análises a fim de simplificar o modelo de regressão linear generalizado. O modelo final inclui apenas o efeito da temperatura e da umidade e explicou uma parte marginalmente significativa da variância do fluxo ($F_{16}=3,007$; $p= 0,06$; $R^2=0,24$) e indicou que a temperatura ($p= 0,031$), umidade relativa ($p= 0,02$) e a interação entre esses dois fatores ($p= 0,01$) exercem um efeito significativo sobre esse fluxo. O coeficiente negativo dado pelo

modelo para ambos os fatores demonstram que sob altos valores de temperaturas e umidade relativa do ar, ocorre uma redução do fluxo de operárias que saem do ninho. Entretanto, a interação entre os fatores temperatura e umidade também é significativo, indicando que o efeito da temperatura sobre o fluxo de operárias que saem do ninho depende da umidade. Separando-se os valores da umidade e da temperatura em duas categorias: baixa ($<$ mediana) e alta (\geq mediana), verifica-se que quando a umidade é baixa, o fluxo de operárias que saem do ninho reduz com o aumento da temperatura (Fig. 4). Já quando a umidade é alta, o efeito da temperatura sobre o fluxo não é tão importante, o fluxo se mantém baixo provavelmente em função da alta umidade e não da variação da temperatura. A alta umidade pode ser interpretada pelas formigas como sinal de chuva e por isso o fluxo é reduzido. No entanto, quando a umidade é baixa e a temperatura é alta a redução do fluxo pode estar relacionada com os riscos de dessecação.

Embora o resultado obtido indique que o modelo seja marginalmente significativo ($F=3,007$; $p= 0,06$), explicando apenas 24% da variância do fluxo, sugere-se que além dos fatores citados, temperatura e umidade relativa do ar, outros fatores estão influenciando a variável resposta, como por exemplo, o número total de trilhas ativas no mesmo momento ou as necessidades nutricionais da colônia.



Não foi verificada correlação significativa entre o comprimento e a largura média das trilhas ($r= 0,35$; $df= 18$ $p= 0,12$), entre a largura média das trilhas e o fluxo total de operárias ($r= 0,07$; $df=18$; $p= 0,74$) nem entre o comprimento das trilhas e o fluxo total de operárias ($r= 0,28$; $df= 18$; $p= 0,22$).

Do total de indivíduos observados, 47,5% foram registrados no sentido saindo do ninho (OUT), 28,9% voltando ao ninho com carga (INL) e 23,6% voltando ao ninho sem carga (INU). A frequência das operárias forrageiras de *A. bisphaerica* nas pistas de 1cm delimitadas na largura da trilha física foi significativamente diferente para as operárias que retornam ao ninho sem carga em relação às operárias que saem do ninho e as que retornam ao ninho com carga ($\chi^2= 44,92$; $df= 4$; $p< 0,001$) (Fig. 5).

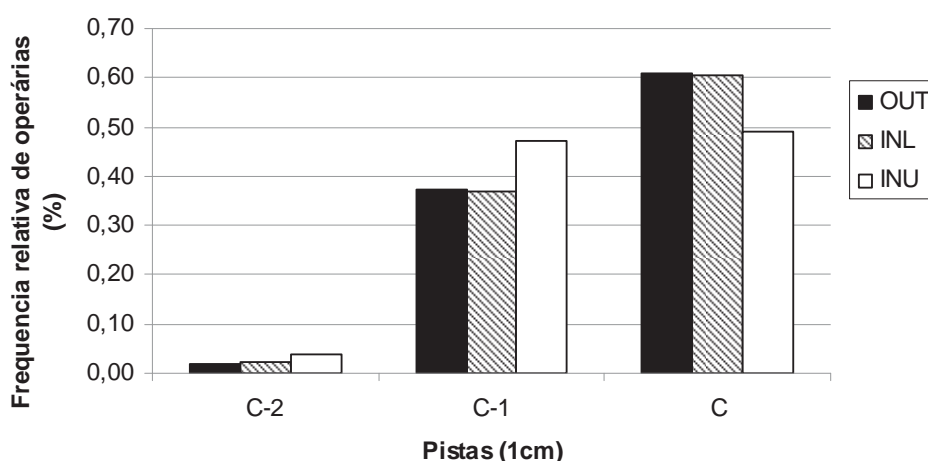


Figura 5. Frequência relativa de indivíduos nas pistas das trilhas físicas de *A. bisphaerica*. Legenda: OUT: Indivíduos que saem do ninho, INL: indivíduos que retornam ao ninho com carga, INL: indivíduos que retornam ao ninho sem carga. C-2: pistas laterais externas, C-1: pistas laterais internas, C: pistas central.

Na pista central (C), a frequência de operárias que retornam sem carga (INU) foi significativamente menor quando comparada a frequência de operárias que saem do ninho (OUT) e que retornam ao ninho com carga (INL) ($\chi^2_{inl} = -2,71$), ou seja há uma escassez de formigas que retornam ao ninho sem carga (INU) na pista central. Já para as trilhas laterais internas e externas, a frequência de operárias que retornam ao ninho sem carga (INU) foi significativamente maior ($\chi^2_{inl} = 3,37$ para as pistas laterais internas e $\chi^2_{inl} = 2,85$, para as pistas laterais externas), observando-se um excesso de ocorrência de operárias retornam ao ninho sem carga para as estas pistas (Fig. 6).

Considerando-se a largura das trilhas físicas, os resultados sugerem que ocorre uma distribuição espacial das operárias forrageiras de acordo com a direção e o carregamento ou não de carga: OUT, INL e INU. Operárias que saem do ninho e operárias que retornam trazendo carga vegetal utilizam preferencialmente a pista central da trilha física enquanto os indivíduos que retornam em direção à colônia sem carga vegetal utilizam preferencialmente as pistas laterais, tanto internas quanto externas.

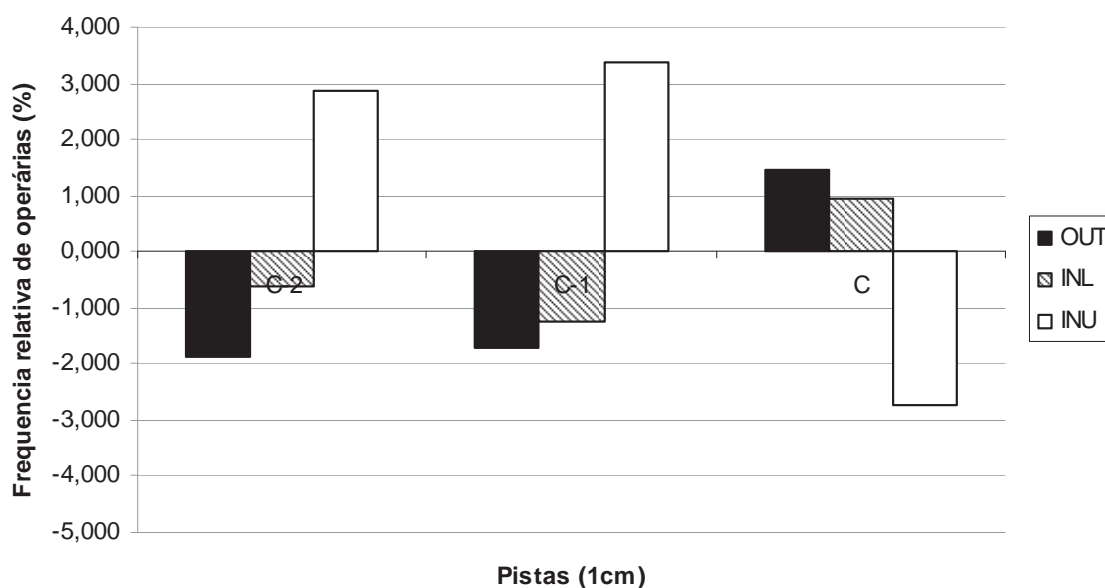


Figura 6. Resíduos padronizados em tabelas de contingência (teste χ^2) para os dados de utilização das pistas de trilhas físicas *A. bisphaerica*. Legenda: OUT: indivíduos que saem do ninho, INL: indivíduos que retornam ao ninho com carga, INU: indivíduos que retornam ao ninho sem carga. C-2: pistas laterais externas, C-1: pistas laterais internas,

Analisando-se a distribuição temporal dos indivíduos nas trilhas de forrageamento a partir dos intervalos de tempo entre a passagem das operárias, registrou-se que os intervalos mínimo e máximo entre formigas que saem do ninho (OUT) foram de 0,1 e 116 segundos, respectivamente. A frequência observada para as classes de intervalos entre operárias que saem do ninho e a frequência esperada obtida através da distribuição de Poisson foram significativamente diferentes ($\chi^2 = 151,54; df = 10; p < 0,001$). Os resultados demonstram que os intervalos de saída entre operárias que deixam o ninho consecutivamente não segue uma distribuição aleatória (Fig. 7).

Observa-se que a distribuição verificada para os indivíduos que saem do ninho a intervalos entre 1 e 2,5 segundos é maior que a esperada, sugerindo que as operárias saem do ninho em grupos. Ainda, a distribuição observada para formigas que saem com

intervalos maiores que 5 segundos é menor que a esperada, indicando que as operárias saem isoladamente do ninho em baixa frequência

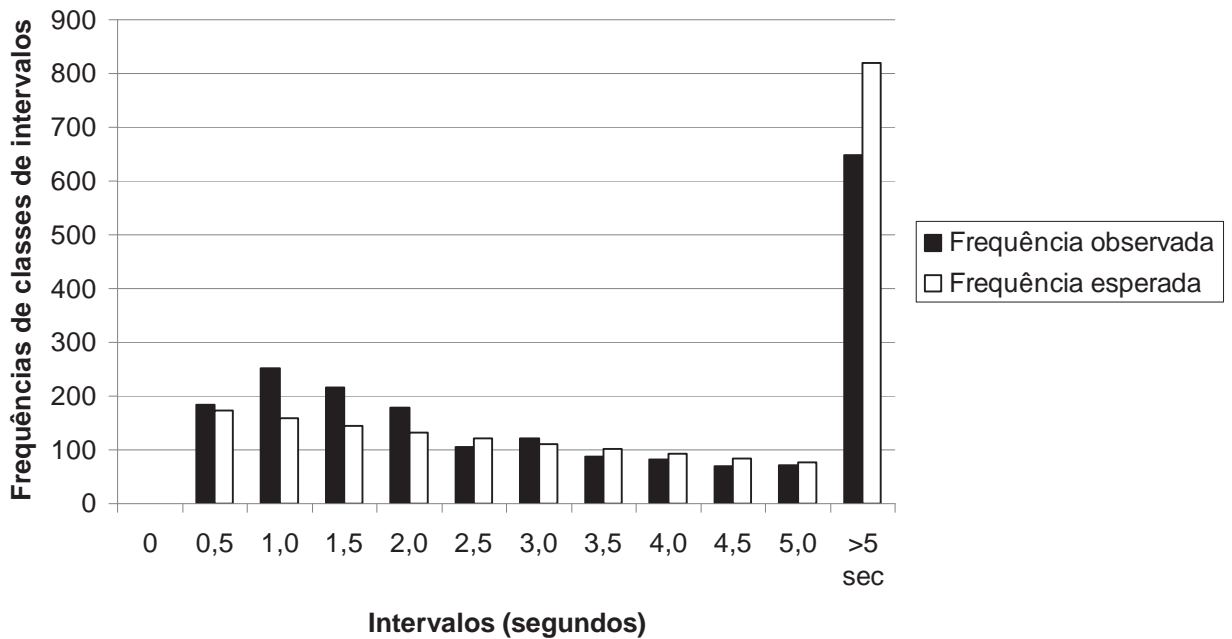


Figura 7. Frequências observada e esperada das classes de intervalos entre operárias que saem do ninho (OUT) em trilhas físicas de *A. bisphaerica*.

Para as operárias que voltam ao ninho com carga (INL), os intervalos mínimo e máximo verificados foram de 0,3 e 131,2 segundos, respectivamente. A frequência observada para as classes de intervalo entre operárias que retornam ao ninho com carga e a frequência esperada obtida através da distribuição de Poisson também foram significativamente diferentes ($\chi^2 = 164,78; df= 10; p < 0,001$) (Fig. 8).

Os resultados obtidos são similares para as operárias que saem do ninho (OUT), com intervalos de tempo entre 1 e 2,5 segundos para operárias que voltam ao ninho com carga (INL) maiores que o esperado. Da mesma maneira, a frequência de intervalos de tempo maiores que 5 segundos são menores que o esperado.

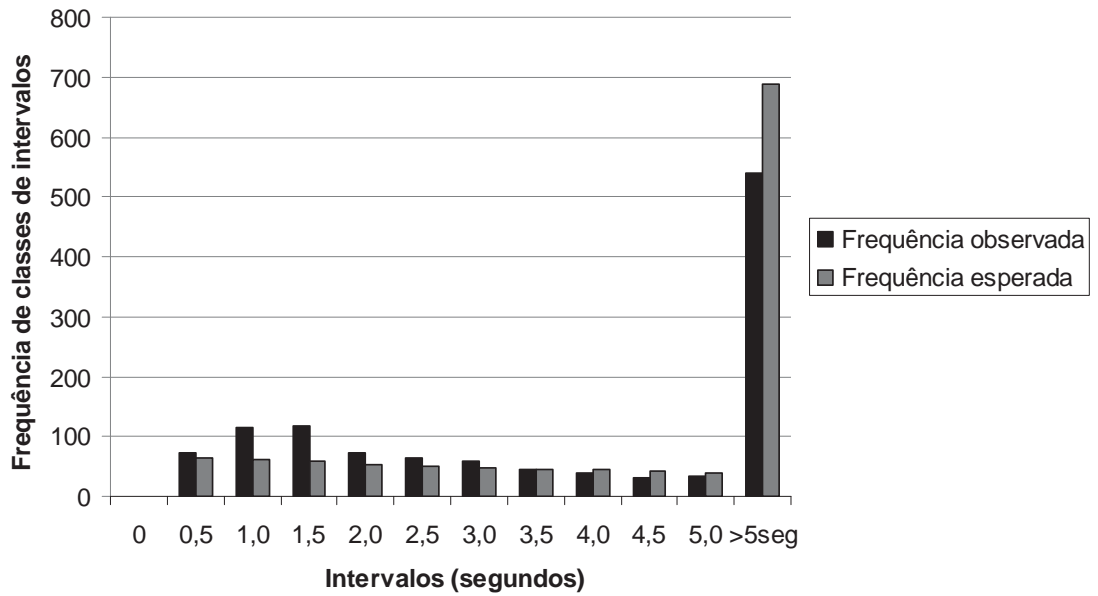


Figura 8. Frequências observada e esperada das classes de intervalos entre operárias que retornam com carga (INL) em trilhas físicas de *A. bisphaerica*.

Entre as operárias que retornam ao ninho sem carga houve diferença significativa entre as frequências de classes de intervalo observada e esperada ($\chi^2 = 4119, 14; df=10; p = 0$)(Fig.9) sendo os intervalos menores novamente mais frequentes que o esperado. Os intervalos mínimo e máximo entre operárias que retornavam ao ninho sem carga foram de 0,3 e 182,4 segundos, respectivamente.

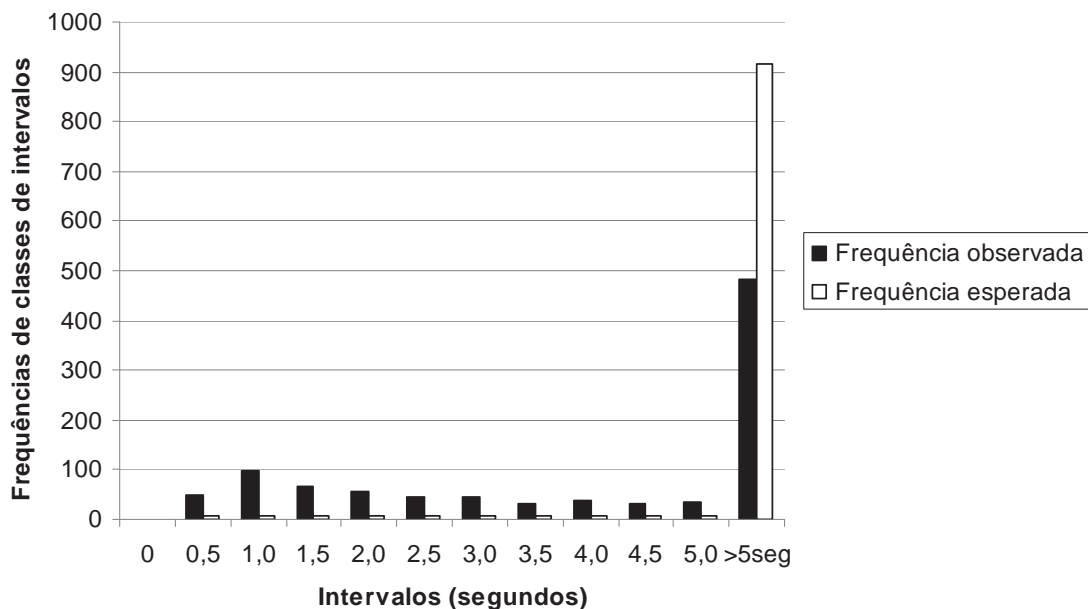


Figura 9. Frequências observada e esperada das classes de intervalos entre operárias que retornam sem carga (INU) em trilhas físicas de *A. bisphaerica*.

1.4 Discussão

Um dos paradigmas dominantes para explicar padrões de assimetria na distribuição dos animais durante o forrageamento é dado pela heterogeneidade do ambiente. No entanto, em insetos sociais padrões assimétricos na exploração de recursos podem emergir em ambientes uniformes (Portha, 2002), muitas vezes em função do próprio recrutamento, das características físicas da trilha (comprimento e largura), da qualidade dos recursos ou das necessidades da colônia. O uso preferencial das porções laterais da trilha física de forrageamento por formigas que retornam ao ninho sem carga registrado no presente estudo consiste num padrão assimétrico de distribuição espacial dos indivíduos em trilhas físicas de *Atta bisphaerica*.

Formigas que voltavam ao ninho sem carga representaram 45% do total de indivíduos que caminhavam na direção recurso-ninho, contribuindo para o incremento do tráfego e conseqüentemente interferindo no movimento das demais operárias presentes nas trilhas de forrageamento. Sabe-se que operárias de *Atta cephalotes* que saem para forragear e que retornam ao ninho com carga são menos velozes em trilhas com altas concentrações de indivíduos devido não somente ao peso da carga mas também às colisões frontais entre formigas (Burd & Aranwela, 2003).

O aumento de indivíduos seguindo em direções contrárias em vias de mão dupla, como trilhas de forrageamento, sugere que o número de eventuais colisões seja potencialmente maior. Pode-se supor, portanto que a ocorrência de indivíduos com carga, mais lentos e indivíduos sem carga e mais velozes que caminham na mesma direção em uma mesma faixa na largura da trilha física, ocasionaria um efeito de “engarrafamento”, reduzindo ainda mais a velocidade do aporte de recursos ao ninho, promovendo a ocorrência de ultrapassagens e conseqüentemente de colisões com operárias que caminham em direções opostas (ninho-recurso).

Embora as colisões possam representar diminuição nas taxas de aporte de recursos à colônia, esses encontros também promovem a troca de informações entre as operárias envolvidos no forrageamento (Roces, 1990, Roces 1993, Gordon, 1991, Roces & Núñez, 1993, Van Breda & Stradling, 1994, Howard *et al*, 1996, Le Breton & Fourcassié, 2004). Isto porque a alocação de tarefas entre operárias depende, além de fatores como castas físicas e etárias, da troca de informações entre indivíduos não importando a função que desempenham no momento do encontro (Gordon & Mehdiabadi, 1999). Um breve contato com uma companheira de ninho é capaz de influenciar na alocação de tarefas entre operárias (Greene & Gordon, 2003),

confirmando a existência de um sistema de comunicação efetivo e que os contatos entre operárias não são meramente ocasionais, mas se devem a particular tendência dos indivíduos em procurar e manter contatos sociais com as companheiras do ninho (Boulay & Lenoir, 2001).

Considerando-se a diminuição das taxas de entrega de alimento em função dos atrasos provocados pelas colisões e a importância das mesmas na alocação de tarefas, a largura da trilha pode ser um mecanismo regulatório para manutenção do fluxo dentro de uma concentração ótima de indivíduos (Burd *et al*, 2002). Em testes feitos com trilhas físicas artificiais de diferentes larguras para *Atta colombica*, verificou-se que embora as trilhas mais largas possam aumentar em até duas vezes o fluxo de indivíduos na trilha, a eficiência medida (eficiência= número de operárias que retornam com carga/ número de operárias que atravessam a ponte) foi seis vezes menor. Sugere-se que o aumento da comunicação entre operárias que saem do ninho e as forrageiras seja responsável pelo aumento da eficiência no forrageamento (Dussutour *et al*, 2007).

Tendo em vista os fatores relacionados, a existência de segregação espacial entre operárias que saem do ninho e operárias que retornam ao ninho com carga em relação às operárias que retornam sem carga seria adaptativamente vantajosa. A segregação espacial atuaria evitando colisões desnecessárias que diminuiriam a velocidade dos indivíduos envolvidos na atividade de forrageamento, ao mesmo tempo promovendo comunicação entre formigas que deixam o ninho e formigas que retornam com carga e, por conseguinte, aumentando as taxas de entrega de recursos à colônia.

Além disso, a segregação das operárias em diferentes pistas permitiria uma variação na intensidade do tráfego, sem a necessidade de alterar a largura da trilha. Tal fato é confirmado pela ausência de correlação significativa entre a largura e o comprimento das trilhas, o que sugere que a variação na largura das trilhas não é dependente do comprimento. Provavelmente a largura da trilha varia em função de heterogeneidade do solo e/ou da ocorrência de ramificações na trilha-tronco.

Também a correlação não-significativa entre o fluxo de operárias e o comprimento e largura das trilhas aliados aos dados obtidos pelo modelo de regressão linear, indicam que o fluxo de indivíduos durante o forrageamento está sob influência de fatores abióticos, sendo, portanto, o aporte de indivíduos nas trilhas independente de sua largura e/ou comprimento. A segregação de operárias de acordo com a direção em que caminham e se portam ou não carga pode ser um mecanismo de ajuste do tráfego

independente de um ajuste na largura da trilha em função de outras variáveis, como comprimento da trilha física e fluxo de indivíduos.

Operárias que retornam sem carga não influenciam positivamente as taxas de forrageamento em virtude de ocuparem outras funções como limpeza, manutenção e construção de trilhas (Daguerre, 1945, Howard, 2001). Levando-se em consideração que o forrageamento já tenha atingido seu pico de atividade podemos desconsiderar que operárias sem carga sejam escoteiras empenhadas em recrutar mais indivíduos (Jaffé & Howse, 1979). Obviamente essas operárias ainda poderiam ser indivíduos que falharam no encontro de alimento, ou ainda representariam uma força reserva para o forrageamento diretamente na trilha (Jaffé & Howse, 1979, Sheperd, 1982). Não obstante essas suposições, a utilização preferencial das laterais da trilha física pelas operárias que retornam sem carga seria em parte explicada pelas próprias características das bordas de trilha. Por serem os locais onde possivelmente as funções de limpeza e manutenção seriam mais requisitadas e por estarem adjacentes à vegetação, as laterais das trilhas necessitariam de um esforço maior para manutenção. A presença de operárias sem carga trafegando por essas áreas seria concernente às funções creditadas a esses indivíduos.

Embora Burd et al. (2002) não tenham encontrado uma linha de separação entre operárias saindo e operárias retornando ao ninho em *Atta cephalotes*, a presente análise indica que ocorre distribuição espacial desses indivíduos em acordo com a função que desempenham, ou seja, o transporte ou não de carga pode ser o motivo principal da segregação e não o sentido em que a formiga caminha ao longo da trilha.

Assim como o observado no presente estudo, operárias de *Atta colombica*, em laboratório, demonstraram certo grau de separação espacial em trilhas de forrageamento. Formigas com carga e formigas pequenas que saem em direção a recursos alimentares tendem a ocupar o centro de pontes usadas como trilhas artificiais enquanto operárias sem carga e operárias médias e grandes que deixam o ninho utilizam as bordas da ponte (Dussutour, 2008).

Resultados semelhantes foram encontrados para formigas do gênero *Formica*, onde existe uma linha de separação virtual entre operárias que saem e que retornam ao ninho, aumentando a velocidade do tráfego através da diminuição do número de colisões (Holt, 1955). Formigas de correição da espécie *Eciton burchelli* também exibem padrões de segregação de operárias durante o forrageamento. Operárias dessa

espécie se ajustam espacialmente nas trilhas de modo a evitar colisões e o resultado é a formação de pistas (Couzin & Franks, 2003).

O funcionamento do tráfego em trilhas de formigas cortadeiras visando maximizar a taxa de entrega de recursos também pode ser feito em termos espaciais e através de padrões temporais de organização, como sugerem os resultados obtidos no presente estudo. Os intervalos de tempo entre a passagem subsequente de operárias de *A. bisphaerica* que deixam o ninho não exibiram um padrão aleatório, sendo que 52% das formigas que saíram do ninho o fizeram com intervalos entre si de até três segundos. Intervalos curtos sugerem saídas em grupo, e o recrutamento desses grupos foi realizado por operárias que retornavam com carga. Haja vista que operárias que retornam com carga também o fizeram em uma distribuição de intervalos de tempo não aleatória, a chegada de um grande número de indivíduos com carga a intervalos curtos na colônia poderia alocar diversas operárias para a atividade de forrageamento as quais, portanto, também sairiam consecutivamente, com pouco tempo de diferença entre elas. Estudos revelam que operárias podem ativar outras através de contatos físicos levando a emergência de “ondas” na atividade colonial (Cole 1991; Hatcher *et al*, 1992).

A atividade ritmada em colônias de formigas pode representar um fenômeno integrativo o qual deve influenciar comportamentos subsequentes de indivíduos permitindo maximizar sua própria inatividade com base na eficiência ergonômica colonial (Hölldobler & Wilson, 1990). Indivíduos que devem decidir se saem para forragear o fazem não somente com base nas suas necessidades nutricionais, mas também baseados nas necessidades de vários outros companheiros de ninho. Continuamente eles devem trocar informações sobre suas necessidades de modo a permitir a construção de um quadro geral das necessidades coloniais. Obviamente, se um grande período de tempo é despendido para adquirir informações sobre todo o *status* colonial, ao final desse tempo as próprias informações já não serão confiáveis devido a possíveis mudanças nesse *status*. Ao sincronizar a atividade de muitos indivíduos as informações circulam rapidamente, com maior precisão, maximizando a inatividade e conseqüentemente a conservação de energia (Hölldobler & Wilson, 1990)

Investigando o comportamento de saída do ninho em *Temnothorax albipennis* através de marcação por microtransponders que emitem sinais de radio frequência, verificou-se que tanto a informação social quanto a fisiologia da operária podem ser utilizados para predição de quais indivíduos deixarão a colônia e o *feedback* positivo

resultante de interações sociais provoca a ocorrência de turnos de atividade ao nível colonial (Robinson, 2009).

Padrões temporais organizados através de processos oscilatórios podem aparecer em contextos muito diversos e podem ter períodos de poucos segundos a horas e até dias ou semanas (Detrain & Denebourg, 2006). Estudos recentes indicam que consideram a atividade como um movimento unico de qualquer tipo dentro da colônia indicam que a atividade das operárias não é constante nem aleatória mas ocorre em oscilações periódicas: uma operárias torna-se ativa e a onda de atividade atinge as companheiras de ninho vizinhas até desaparecer gradualmente (Cole, 1991, 1999; Boi *et al*, 1999)

A “hipótese da formação de fila” também fornece pistas de sincronização na atividade de forrageiras. Operárias forrageiras são capazes de ajustar o tamanho do fragmento a ser cortado em função da limitação física em acessar a fonte de recursos (Burd, 1996). A fim de diminuir o tempo de espera para o acesso ao recurso, os fragmentos cortados são reduzidos e assim cortados mais rapidamente. Dessa maneira, a determinação do tamanho do fragmento foliar não ocorre em função do tamanho da operária (Weber, 1972) mas em função da necessidade de liberar as áreas de corte para as companheiras de ninho. Como consequência, pode haver uma sincronização no retorno ao ninho e na velocidade de deslocamento das forrageiras que portam cargas similares, levando a formação de grupos.

Operárias com carga movem-se mais lentamente em relação a operárias sem carga (Lighton *et al*, 1987, Burd, 1996, Burd *et al*, 2002). Além disso, indivíduos com carga após uma colisão têm um atraso no tempo de duração do deslocamento entre a fonte de recursos e o ninho. Frequentemente, após uma colisão, forrageiras que levam carga vegetal se desequilibram ou mesmo deixam cair a carga o que pode atrasar ainda mais esse tempo de deslocamento. Assim essas operárias podem ser alcançadas por outros indivíduos que estavam atrás e que carregam ou não fragmentos vegetais. Como as cargas podem impedir que operárias carregadas e sem carga de ultrapassem outras operárias carregadas, formam-se pequenas aglomerações de forrageiras. Em trilhas longas, um grande número de operárias com carga que colidem por várias vezes ao longo da trilha, tendem a formar grupos devido ao atraso provocado após as colisões, e as próprias forrageiras que retornam não transportando carga ficam congestionadas nesses grupos. Uma das vantagens de forrageiras retornarem em grupos à colônia seria o fato de somente a primeira operária do grupo colidir com formigas que vem em direção

aposta, assim a transferência de informação sobre o recurso ocorre porém o atraso no retorno à colônia é diminuído (Dussutour, 2008). Investigações sobre o transporte de carga em *Atta cephalotes* demonstraram que operárias que transportam folhas de maior tamanho diminuem a velocidade de companheiras na trilha. A fim de mitigar o decréscimo de velocidade ocasionado por esses indivíduos, em situações de tráfego intenso a porcentagem de indivíduos que portam cargas maiores diminui. Tal constatação sugere que o tamanho da carga transportada é ajustada em acordo com o fluxo de operárias a fim de diminuir o efeito “congestionamento” que operárias com cargas mais pesadas e, por conseguinte mais lentas provocariam no tráfego e na taxa de entrega de recursos à colônia (Farji-Brener *et al*, 2010).

Outra hipótese seria que a formação de grupos de operárias que retornam com carga e que saem do ninho promove contatos a intervalos curtos de tempo, o que pode representar um sinal a respeito do número de forrageiras presentes na trilha (Anderson & Ratnieks 1999a, 1999b). Em abelhas de mel, por exemplo, atrasos resultantes de falhas durante a transferência direta de alimento entre forrageiras e receptores são utilizados como sinal para o recrutamento de mais indivíduos para aquela tarefa, mantendo-se a eficiência ergonômica da colônia (Anderson & Ratnieks, 1999b). Informações que afetam o comportamento individual em insetos sociais, freqüentemente surgem de sinais criados passivamente pelo comportamento do grupo, como no caso de atrasos ocasionados por congestionamentos (Burd, 1996).

Ainda, operárias que deixam o ninho e operárias que retornam ao ninho podem ter seu fluxo fora de sincronia. Garantir um ajuste temporal na utilização das trilhas pode ser uma maneira eficaz de diminuir o número de colisões e aumentar a velocidade das operárias através de mudanças oscilatórias na direção do fluxo (Helbing *et al*, 2005). De fato, atrasos no retorno da operária ao ninho podem expô-la ao risco de dessecação, a confrontos com competidores ou ao encontro com predadores e parasitóides (Howard, 1988; Feener, 1990; De Biseau *et al*, 1997). Para *Lasius niger*, Dussutour (2005) verificou que operárias formam grupos de saída de indivíduos da colônia e grupos de retorno de indivíduos das fontes de recurso. Esses grupos se revezam na utilização temporal de trilhas artificiais permitindo que o tempo gasto para percorrer a trilha, a taxa de colisões entre indivíduos e a taxa de alocação de energia não se alterem em trilhas muito estreitas.

A utilização de ajustes de distribuição espacial e temporal dos indivíduos em trilhas físicas pode constituir uma estratégia para a adequação das taxas de colisão e a

velocidade de deslocamento das operárias nas trilhas físicas de forrageamento, garantindo assim o aporte rápido de recursos ao ninho e a alocação de um número ótimo de forrageiras nas trilhas.

Referência Bibliográfica

Anderson, C. & Ratnieks, F.L.W. 1999a. Task partitioning in insect societies. I. effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency. **The American Naturalist**, **154** (5): 521-535.

Anderson, C. & Ratnieks, F.L.W. 1999b. Task partitioning in insect societies. II. use of queueing delay information in recruitment. **The American Naturalist**, **154** (5): 536-548.

Boi, S.; Couzin, I.D.; Del Buono, N.; Frank, N.; Britton, N.F. 1999. Coupled oscillators and activity waves in ant colonies. **Proceedings Royal Society London B**, **8**: 266:371.

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

Boulay, R.; Lenoir, A. 2001. Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. **Behavioural Processes**, **55**: 67–73.

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

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

Burd, M.; Archer, D.; Aranwela, N.; Stradling, D. J. 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.

Carroll, C. R. & Janzen, D. H. 1973. Ecology of Foraging by Ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **4**: 231-257.

Cole, B.J. 1991. Short-term activity cycles in ants-generation of periodicity by worker interaction. **The American Naturalist**, **137**:244–259.

Cole, B.J. 1999. Trampus I. Activity cycles in ant colonies: worker interactions and decentralized control. In: Detrain, C.; Deneubourg, J.L.; Pasteels, J.M.; editors. **Information processing in social insects**. Basel: Birkhäuser.

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.
- De Biseau, J.C.; Quinet, Y.; Deffernez, L.; Pasteels, J.M. 1997. Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes sociaux**, **44**: 59 – 73.
- Deneubourg, J. L. & Goss, S. 1989. Collective patterns and decision-making. **Ethological Ecology Evolution**, **1**: 295–311.
- Detrain, C.; Deneubourg, J-L. 2006. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? **Physics of Life Reviews**, **3**: 162–187.
- Donhaus, A.; Powell, S. 2010. Foraging and defence strategies. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K.L (eds.). *Ant Ecology*. Oxford University Press Inc., New York. p. 210-230.
- Dussutour, A.; Deneubourg, J. L. ; Fourcassié, V. 2005. Temporal organization of bi-directional traffic in the ant *Lasius niger* (L.). **The Journal of Experimental Biology**, **208**: 2903-2912.
- Dussutour, A.; Beshers, S.; Deneubourg, J.; Fourcassié, V. 2007. Crowding increases foraging efficiency in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Insectes Sociaux**, **54**: 158-165.
- Dussutour, A.; Beshers, S.; Deneubourg, J.L.; Fourcassie, V. 2008. Priority rules govern the organization of traffic on foraging trails under crowding conditions in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **The Journal of Experimental Biology**, **212**: 499-505.
- Farji-Brener, A.G.; Amador-Vargas, S.; Chinchilla, F.; Escobar, S.; Cabrera, S.; Herrera, M.I.; Sandoval, C. 2010. Information transfer in head-on encounters between leaf-cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? **Animal Behaviour**, **79**: 343–349
- Feener, D.H. & Moss, K.A.G. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. **Behavioral Ecology Sociobiology**, **26**: 17–29.
- Fourcassié, V. ; Dussutour, A; Deneubourg, J.L. 2010. Ant traffic rules. **The Journal of Experimental Biology** **213**: 2357-2363.
- Gordon D.M. 1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. **The American Naturalist**, **138**: 379 – 411.
- Gordon, D. & Mehdiabadi, N. 1999. Encounter rate and task allocation in harvester ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **45**: 370–377.
- Greene M.J. & Gordon D.M. 2003. Cuticular hydrocarbons inform task decisions. **Nature**, **423**: 32.
- Hatcher M.J.; Tofts C.; Franks N.R. 1992. Mutual exclusion as a mechanism for information exchange within ant nests. **Naturwissenschaften**, **79**: 32–34.

- Helbing, D.; Buzna, L.; Johansson, A.; Werner, T. 2005. Self-organized pedestrian crowd dynamics: experiments, simulations, and design solutions. **Transport Sciences**, **39**: 1-24.
- Holldobler, B. & Wilson, E. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- Holt, S. J. 1955. On the foraging activity of the wood ant (*Formica rufa* L.). **Journal of Animal Ecology**, **24**: 1-34.
- Howard, J.J. 1988. Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. **Ecology**, **69**:250–260.
- Howard, J.J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Behavior Ecology and Sociobiology**, **49**: 348-356.
- Howard, J.J., Henneman, M.L., Cronin, G., Fox, J.A, Hormiga, G.1996. Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leafcutting ant, *Atta colombica*. **Animal Behaviour**, **52**: 299 – 306.
- Jaffé, K. & Howse, P.E. 1979. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). **Animal Behaviour**, **27**: 930-939.
- Le Breton, J. & Fourcassié, V. 2004. Information transfer during recruitment in the ant *Lasius niger* L. (Hymenoptera, Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **55**: 242 – 250.
- Lighton, J.R.B.; Bartholomew, G.A.; Feener, D.H.J. 1987. Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf cutting ant *Atta colombica*, Guer. **Physiological Zoology**, **60**: 524-537.
- Nonacs, P. & Dill, L. M. 1990. Mortality Risk vs. Food Quality Trade-Offs in a Common Currency: Ant Patch Preferences. **Ecology**, **71**(5): 1886-1892.
- Portha S.; Deneubourg J.L.; Detrain, C. 2002. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. **Behavioral Ecology**, **13** (6): 776–781.
- Ratnieks, F.L.W. & Anderson, C. 1999. Task Partitioning in Insect Societies. II. Use of Queueing Delay Information in Recruitmen. **The American Naturalist**, **154** (5): 536-548.
- Robinson, E.J.H.; Richardson, T.O.; Sendova-Franks, A.B., Feinerman; O.; Franks, N.R. 2009. Radio tagging reveals the roles of corpulence, experience and social information in ant decision making. **Behavior Ecology Sociobiology**, **63**: 627–636.
- Roces F. 1990. Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. **Oecologia**, **83**: 261 – 262.

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

Roces, F. & Núñez, J.A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, **45**:135-143.

Seeley, T.D. 2002. When Is Self-Organization Used in Biological Systems? **Biological Bulletin**, **202**: 314–318.

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

Van Breda, J.M. & Stradling, D.J. 1994. Mechanisms affecting load size determination in *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux** **41**: 423 – 434

Weber, N.A. 1972. **Gardening ants: the Attines**. Philadelphia: Memoirs of the American Philosophical Society, 146pp.

Efeito do estreitamento de trilhas físicas na eficiência do forrageamento

2.1 Introdução

Uma das questões biológicas mais relevantes diz respeito a como animais respondem a mudanças ambientais e temporais durante o forrageamento (Kacelnik & Bateson, 1996). Sendo, para tanto, necessário entender como os animais recebem, processam e utilizam as informações recebidas tanto do ambiente circundante quanto de co-específicos. Indivíduos que possuem maior acesso às informações, possivelmente serão mais hábeis em ajustar seu comportamento em resposta a demandas do ambiente (Dall *et al.*, 2005). Assim, o uso e compartilhamento de informações pode ser um importante traço ecológico e evolutivo para o comportamento adaptativo e para a vida em grupo (Safi & Kerth, 2007).

A comunicação é um dos componentes centrais da vida (Hölldobler, 1999) e particularmente, no caso de insetos sociais, o compartilhamento de informações é um dos benefícios chave proporcionado pela vida em grupo (Farji-Brener *et al.*, 2010). A transferência de informações sobre fontes de recursos é ressaltada como um dos principais fatores que contribuem para evolução da eusocialidade nesses insetos (Hölldobler & Wilson 1990; Bonabeau *et al.*, 1997; Franks *et al.*, 2002) sendo possível encontrar nesse grupo excelentes exemplos de todas as nuances que envolvem interações comunicativas (Hölldobler, 1999).

De fato, indivíduos que vivem em grupo têm seu comportamento intimamente relacionado ao comportamento de outros membros da colônia. A influência do fator social na tomada de decisão dos indivíduos é indispensável à emergência da cooperação, que por sua vez implica no bom funcionamento e aumento do *fitness* colonial (Detrain & Deneubourg, 2008). No caso do forrageamento a cooperação entre indivíduos permite ajustar a estratégia de busca, seleção e coleta de recursos em função de mudanças ambientais (Seeley, 1995). A troca de informações através de interações entre operárias permite, por exemplo, a amplificação de processos como o recrutamento para novas fontes de recursos (Seeley *et al.*, 1991) além de promover a plasticidade na divisão do trabalho em acordo com as necessidades da colônia (abelhas: Huang & Robinson, 1992; formigas: Gordon, 1989, 1996).

A organização eficiente do trabalho em colônias de insetos sociais requer o freqüente ajuste do número de operárias engajadas em diferentes tarefas (Oster & Wilson 1978; Seeley 1995; Gordon 1989, 1996) devido principalmente a mudanças nas condições ambientais (Anderson & Ratnieks, 1999). Porém esse ajuste ocorre na ausência de um controle central ou hierárquico, onde operárias utilizam apenas informações obtidas localmente e através de companheiras de ninho (Gordon, 2002).

No caso de formigas do gênero *Atta*, são observadas em campo a ocorrência de trilhas físicas de forrageamento. 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 reduzir a velocidade de transporte nas mesmas. Embora fosse aceito que um dos fatores que garantissem a persistência de trilhas físicas fosse o alto custo energético despendido para construção das mesmas, recentemente foi proposto por Howard (2001) que os gastos para construção e manutenção de trilhas físicas são relativamente baixos considerando-se a força operária disponível e as taxas de coleta de recursos em uma colônia adulta de *Atta*. Pode-se supor, portanto, que a fim de garantir a manutenção das taxas ideais de retorno energético à colônia, as trilhas construídas devem possuir comprimento e largura ótimos de modo a balancear os benefícios promovidos pela troca de informações entre indivíduos presentes na trilha e os custos de sua construção e manutenção.

Na literatura encontram-se informações a respeito do comprimento máximo de trilhas para diferentes espécies de *Atta*, sendo os valores mais impressionantes verificados para *Atta cephalotes*, onde uma única trilha física pode exceder 200m (Lewis, 1974) e *Atta colombica*, onde as trilhas físicas chegam a 300m de comprimento (Weber, 1972). Entretanto, informações sobre a largura das trilhas são escassas e os dados variam bastante entre as espécies. Para *Atta colombica* a largura das trilhas físicas pode atingir 30 cm (Weber, 1972; Fowler & Robinson, 1979), já para *Atta bisphaerica* a largura varia entre 3-5 cm (Mariconi *et al*, 1963).

No presente estudo foram investigadas as conseqüências da manipulação da largura de trilhas físicas de *A. bisphaerica* sobre o fluxo de operárias nas trilhas, nas taxas de coleta de recursos e nas taxas de colisões entre indivíduos que trafegam em direções opostas identificando se as operárias são hábeis em ajustar seu comportamento em função dessas variáveis frente à manipulação imposta a fim de garantir a manutenção da eficiência durante o forrageamento. A diminuição da largura das trilhas também foi investigada como potencial mecanismo para promover o aumento nas taxas

de colisão que por sua vez elevariam a transferência de informações garantindo o maior aporte de recursos à colônia.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Etapa Pré-Manipulação

Foram selecionadas duas trilhas físicas de *A. bisphaerica* pertencentes ao mesmo ninho cujo tráfego de indivíduos fosse semelhante. Para verificar o fluxo de formigas pré-manipulação em ambas as trilhas, foi escolhido um trecho a aproximadamente 2m da abertura do olheiro, com largura de trilha correspondente a largura média de trilhas de *A. bisphaerica*, mensurada em 5 cm. O fluxo foi determinado pela contagem do número de formigas saindo do ninho em direção a fonte de recursos (*Outbound*- OUT), retornando ao ninho sem carga (*Inbound Unladen*- INU) e retornando ao ninho com carga (*Inbound Laden*- INL) durante um minuto, com intervalos de um minuto durante 20 minutos.

2.2.2 Manipulação

Foi disposto um tripé ajustado de modo que a câmera filmasse uma seção de 10 centímetros do comprimento das trilhas a aproximadamente dois metros da abertura do olheiro e onde a trilha tivesse a largura média de 5 cm. Embora os registros videográficos tenham sido realizados apenas durante a manipulação, a colocação do tripé foi realizada anteriormente a etapa pré-manipulação, a fim de evitar qualquer influência no fluxo das operárias na trilha.

Aleatoriamente, através de sorteio, uma das trilhas foi designada como controle e outra como trilha teste, a qual teve sua largura manipulada através de duas barras de alumínio, com 50 cm de comprimento e 15 cm de altura, dispostas paralelamente as suas margens. Tais barras eram colocadas de forma a reduzir a largura da trilha física de 5 cm para 3 cm. As barras foram devidamente untadas com fluon a fim de evitar o escape de indivíduos pelas laterais (Fig.1).



Figura 1. Seção de trilha de *Atta bisphaerica* manipulada através de barras laterais de alumínio à 3 cm de sua largura original.

Simultaneamente, ambas as trilhas, controle e teste, foram filmadas durante 40 minutos a partir da manipulação da trilha teste. O mesmo procedimento foi realizado para 20 trilhas, sendo 10 testes e 10 controles totalizando 10 repetições e 800 minutos de registro do tráfego de formigas. Todas as repetições foram realizadas no mesmo período do dia em dias consecutivos entre maio e junho de 2010.

2.2.3 Análise dos dados

Os vídeos foram assistidos através do software AntEthoc, possibilitando o registro sincronizado de atos comportamentais e seu tempo exato de execução. Através da sobreposição de uma lâmina transparente sobre a tela do computador, foi demarcada uma faixa perpendicular a trilha física a qual era utilizada como referência

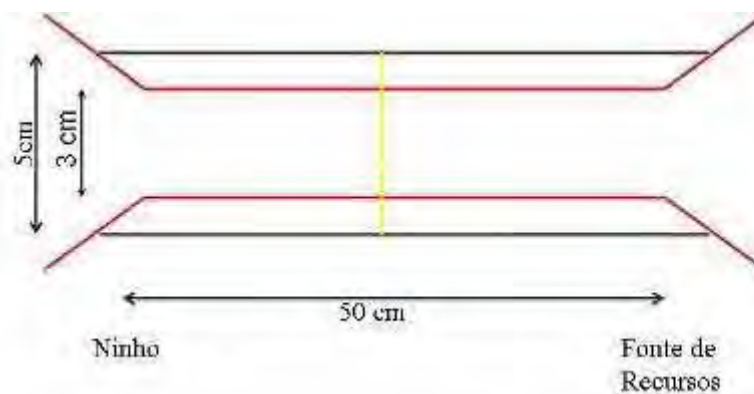


Figura 2. Desenho esquemático de uma seção de 50 cm de comprimento e 5cm de largura das trilhas físicas de *A. bisphaerica*, com posicionamento das barras de manipulação da largura das trilhas físicas teste em vermelho e da faixa de referência em amarelo.

Foram registrados os seguintes dados: fluxo de formigas que saíam do ninho (*Outbound- OUT*), fluxo de formigas que retornam ao ninho sem carga (*Inbound Unladen- INU*) e fluxo de formigas que retornam ao ninho com carga (*Inbound Laden- INL*) ao atravessar a faixa de referência. Ressalta-se que o citado transporte de carga, refere-se ao transporte de fragmentos de folha a serem utilizados para o cultivo do fungo

simbionte. O total de colisões entre operárias que saíam do ninho e operárias retornando com carga e entre operárias que saíam do ninho e operárias retornando sem carga foi verificado considerando-se somente as colisões que aconteciam sobre a faixa de referência. Todos os dados foram obtidos para as trilhas controle e teste.

Para análise do efeito da manipulação da largura das trilhas o tempo total de observação (50 min), foi dividido em intervalos de 5 min, somando então 10 intervalos de 5 min cada, sendo dois referentes a etapa pré-manipulação e oito a etapa com manipulação.

A partir dos dados obtidos foram calculadas: i) taxa de operárias carregadas = número de operárias carregadas/número de operárias que retornam ao ninho; ii) taxa delta = número de operárias carregadas na trilha controle - número de operárias carregadas na trilha experimental; iii) taxa de colisões = número de colisões entre operárias/número de operárias observado. Foi calculada uma taxa de colisão para operárias com carga e sem carga separadamente. As taxas calculadas, bem como o fluxo de operárias que saem do ninho e que voltam ao ninho foram consideradas como as variáveis resposta utilizadas nas análises.

A taxa de operárias carregadas, a taxa delta, bem como o fluxo de operárias que saem do ninho e o fluxo total foram submetidos a um modelo linear geral misto (GLMM), o qual inclui efeitos fixos e aleatórios. Os fatores fixos foram: Tratamento (trilha SEM manipulação e trilha COM manipulação) e intervalo de tempo. As diferentes trilhas (N= 20) foram introduzidas no modelo como fatores aleatórios, pois são consideradas como uma amostra de um grande número de trilhas.

A partir dos modelos foi possível testar as seguintes hipóteses:

H1: Não há efeito do estreitamento no fluxo de operárias;

H2: Não há efeito do tempo no fluxo de operárias;

H3: O fluxo de operárias varia da mesma maneira ao longo do tempo em trilhas manipuladas e não manipuladas.

Através de uma análise de contrastes, também foram comparadas a média do valor da variável resposta dos dois intervalos de tempo antes da manipulação (estreitamento) com o valor da variável resposta para cada intervalo de tempo após a manipulação.

Já a taxa de colisões, registrada apenas para os intervalos de tempo pós-manipulação foi submetida a uma ANOVA de medidas repetidas, comparando-se o

efeito da manipulação, do tempo e da interação entre estes dois fatores. As hipóteses testadas foram:

H1= A manipulação da largura das trilhas não afeta o número de colisões.

H2= O número de colisões não varia ao longo do tempo.

H3= O número de colisões nas trilhas controle e teste segue um mesmo padrão ao longo do tempo.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R, ao nível de 5% de significância.

2.3 Resultados

Foram registradas para as trilhas controle 2228 operárias saindo do ninho e 2448 operárias retornando ao ninho das quais 36,8% transportavam carga e 63,2 % não transportavam carga. Para as trilhas teste, foram registradas 2026 operárias saindo do ninho e 2749 operárias retornando ao ninho, sendo que 58,7% desses indivíduos portavam carga e 41,3% não transportavam carga.

O modelo de regressão linear geral misto não foi significativo para o estreitamento da largura das trilhas ($t= 0,92$; $p= 0,35$), para os intervalos de tempo ($t= -0,98$; $p= 0,33$), nem para a interação entre tempo e manipulação das trilhas ($t= -1,14$; $p=0,25$) sobre o fluxo total de indivíduos. Comparando-se a média do fluxo total nos intervalos pré-manipulação e o fluxo total a cada intervalo pós-manipulação, foi verificada uma redução significativa do fluxo de operárias em relação à média de fluxo dos intervalos pré-manipulação, para os intervalos 9 (40- 45min) ($t= -2,20$; $p= 0,02$) e 10 (45-50min) ($t= -2,52$; $p= 0,01$) das trilhas teste e controle, respectivamente (Fig. 3). Haja vista que a redução do fluxo de formigas foi antecipada para as trilhas teste em relação às trilhas controle, sugere-se que o estreitamento da largura das trilhas possa ter acelerado a redução do fluxo total de indivíduos.

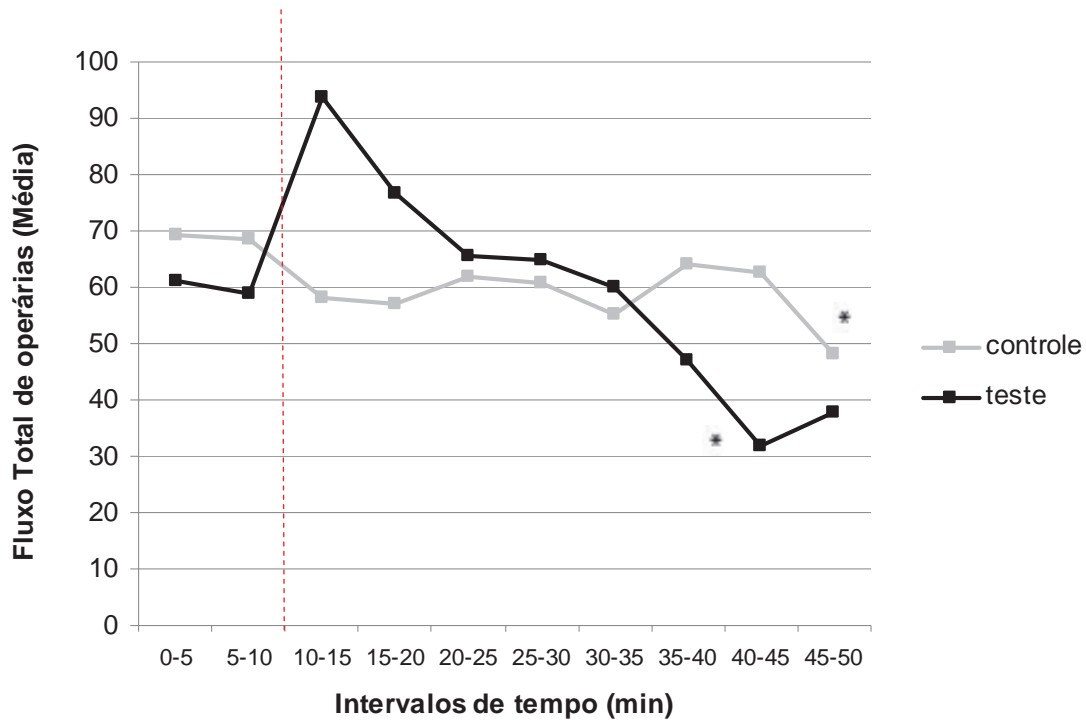


Figura 3. Média do fluxo total de operárias por intervalo de tempo (5 min cada) antes e após a manipulação de 10 pares de trilhas teste e controle de *A. bisphaerica*. Tracejado em vermelho: momento da manipulação. * significativo a 0.05 pelo teste t de Student.

Considerando-se apenas os indivíduos que saíam do ninho em direção a fonte de recursos, segundo o modelo de regressão linear geral misto foi possível verificar que não houve efeito significativo da manipulação da largura das trilhas ($t= 0,63$; $p= 0,53$), do tempo ($t= -1,49$; $p= 0,14$) nem da interação esses fatores ($t= -1,22$; $p= 0,22$). Comparando-se a média dos intervalos pré-manipulação com os dados obtidos para os intervalos onde havia manipulação, novamente ocorreu uma redução do fluxo no intervalo 9 (40-45min) ($t= -2,39$; $p= 0,02$) nas trilhas teste e a seguir no intervalo 10 (45-50min) ($t= -2,03$; $p= 0,04$) para as trilhas controle confirmando a redução antecipada no fluxo de operárias que saem do ninho conforme observado para o fluxo total de indivíduos (Fig.4).

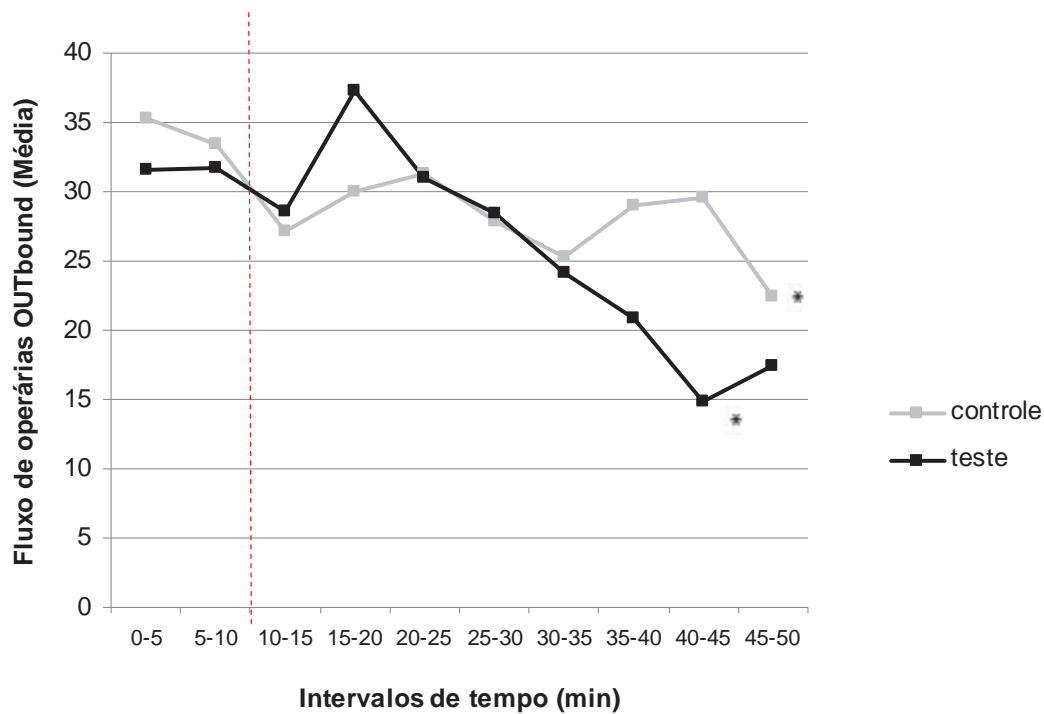


Figura 4. Média do fluxo total de operárias saindo do ninho (*Outbound*) por intervalo de tempo (5 min cada) antes e após a manipulação de 10 pares de trilhas teste e controle de *A. bisphaerica*. Tracejado em vermelho: momento da manipulação. * significativo a 0.05 pelo teste t de Student.

Para o fluxo operárias que retornavam ao ninho, portando ou não carga, através do GLMM não foi verificado efeito significativo do tempo ($t= 0,45$; $p= 0,65$), do estreitamento das trilhas ($t=1,06$; $p= 0,29$), nem da interação tempo/manipulação ($t= -0,92$; $p= 0,36$). Segundo a análise de contrastes, no intervalo 4 (15- 20min) ocorreu um acentuado aumento no fluxo de formigas que retornavam ao ninho nas trilhas manipuladas ($t= 2,40$; $p= 0,01$) em relação à média dos intervalos pré-manipulação (Fig.5). No intervalo 9 (40- 45min), para as trilhas teste, foi verificada uma redução significativa do fluxo de operárias que seguiam na direção recurso-ninho ($t= -2,23$; $p= 0,02$) em relação à média dos intervalos pré-manipulação.

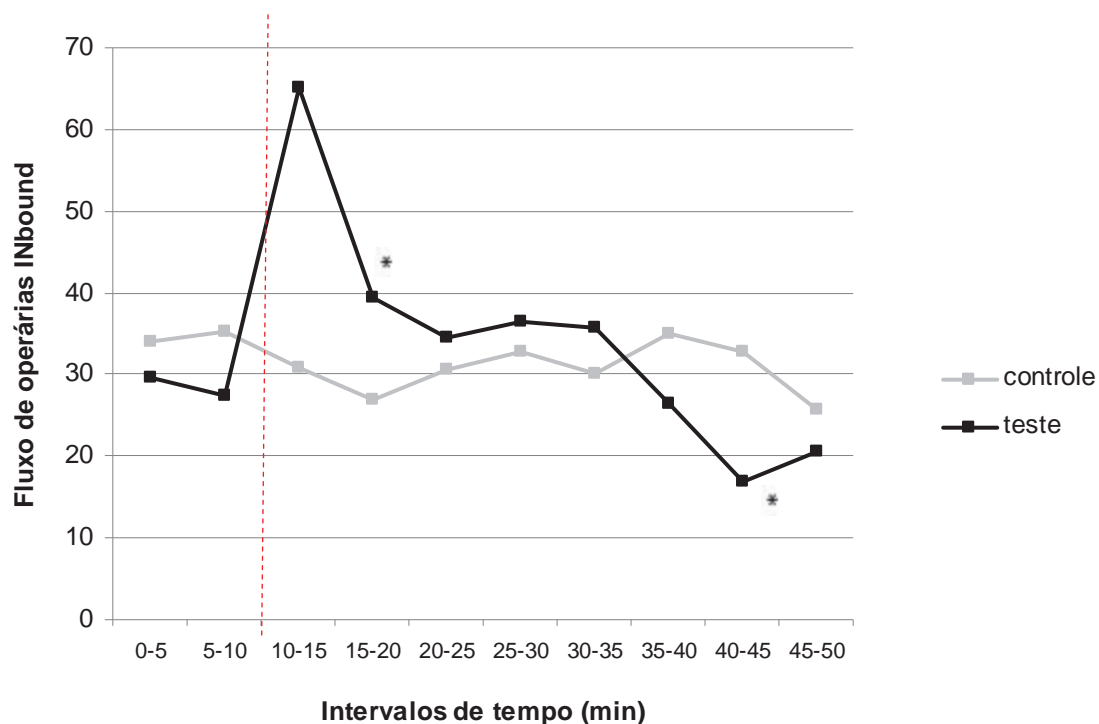


Figura 5. Média do fluxo total de operárias retornando ao ninho (*Inbound*) por intervalo de tempo (5 min cada) antes e após a manipulação de 10 pares de trilhas teste e controle de *A. bisphaerica*. Tracejado em vermelho: momento da manipulação. * significativo a 0.05 pelo teste t de Student.

Através do GLMM não foi possível verificar efeito da manipulação ($t = -0,233$; $p = 0,82$), do tempo ($t = -1,336$; $p = 0,18$), ou da interação entre tempo e manipulação ($t = 1,269$; $p = 0,20$) sobre a taxa de operárias carregadas. Segundo a análise de contrastes apenas no intervalo 8 (30-35min) houve efeito do estreitamento sobre a taxa de operárias carregadas ($t = 2,048$; $p = 0,04$) entre a média dos intervalos pré-manipulação e os intervalos durante a manipulação para as trilhas teste (Fig. 6).

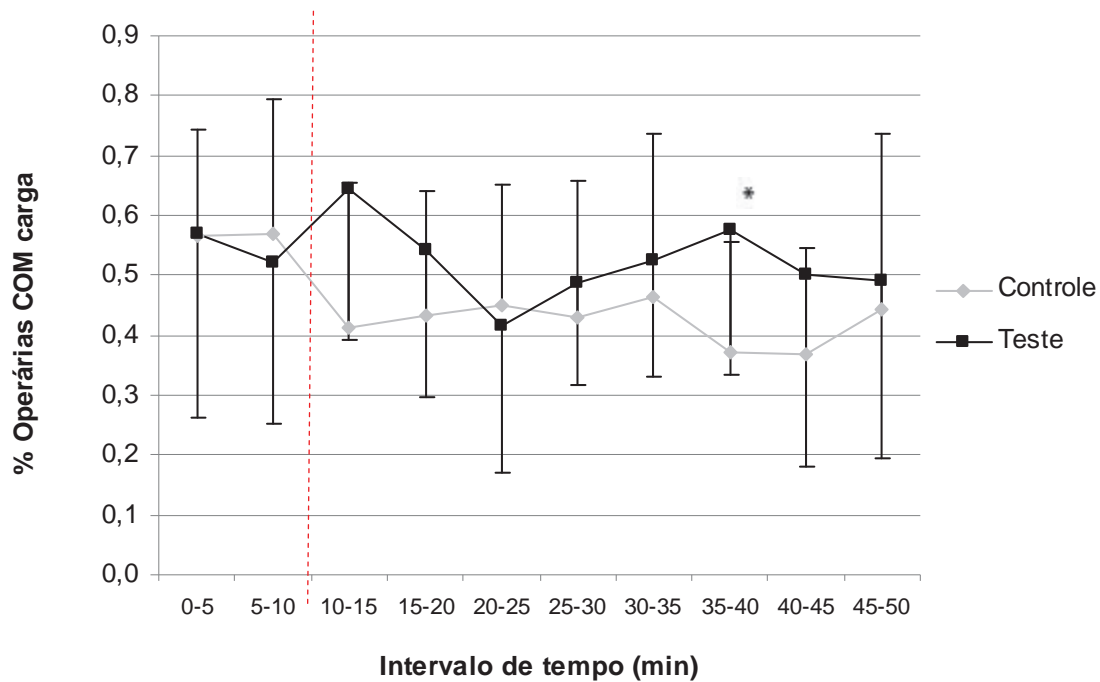


Figura 6. Porcentagem de operárias que retornam com carga por intervalo de tempo (5 min cada) antes da manipulação e após a manipulação de 10 pares de trilhas teste e controle de *A. bisphaerica*. Tracejado em vermelho: momento da manipulação. * significativo a 0.05 pelo teste t de Student.

O modelo de regressão linear geral misto também não foi significativo para os intervalos de tempo em relação à taxa delta ($t = -1,27$; $p = 0,20$) indicando que não houve mudanças significativas no valor da taxa delta ao longo do tempo. A diferença entre a taxa delta média pré-manipulação e durante a manipulação foi significativa para os intervalos 3 (10- 15min) ($t = -2,36$; $p = 0,02$) e 8 (35- 40min) ($t = -2,16$; $p = 0,03$), demonstrando que nesse intervalos o fluxo de formigas que retornavam com carga foi maior nas trilhas teste em relação as trilhas controle (Fig. 7).

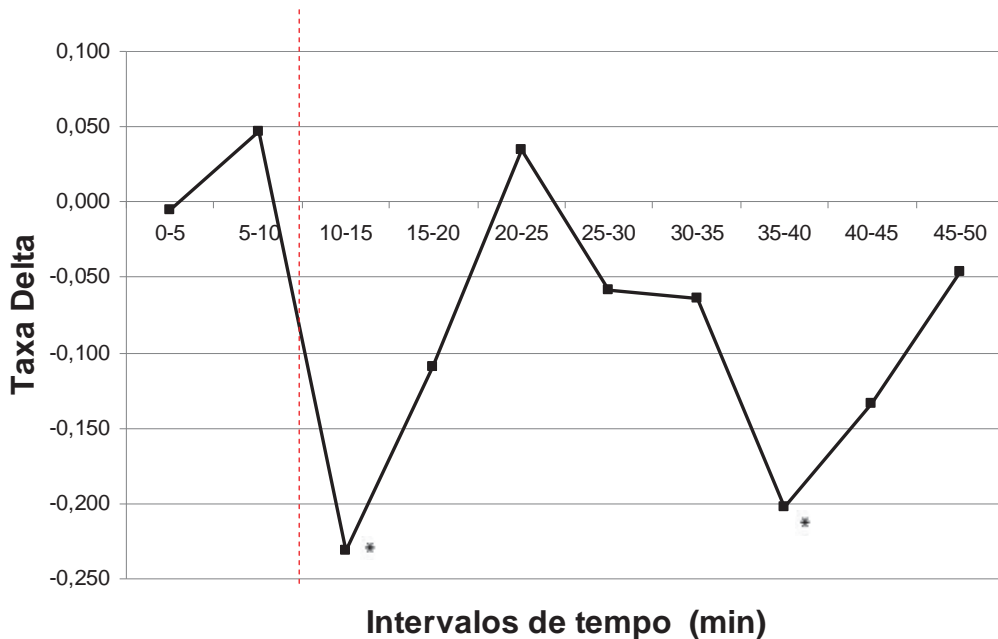


Figura 7. Diferença da taxa Delta média para os intervalos pré- manipulação (5-10 min) e após a manipulação (10- 50 min) obtida através de: taxa de formigas carregadas na trilha controle - taxa de formigas carregadas na trilha teste de *A. bisphaerica*. Tracejado em vermelho: momento da manipulação. * significativo a 0.05 pelo teste t de Student.

Comparando-se as taxas de colisões entre operárias que transportavam carga e operárias que saíam do ninho nas trilhas teste e controle, os resultados demonstraram que os intervalos de tempo tiveram um efeito marginalmente significativo sobre a taxa de colisões ($F= 3,84$; $p= 0,052$) indicando que o número de colisões variou ao longo do tempo. Não foi verificado efeito da manipulação da largura da trilha física sobre o número de colisões ($F= 1,85$; $p=0,18$), nem efeito da interação do estreitamento da trilha e decorrer do tempo ($F= 0,51$; $p= 0,48$) (Fig.8).

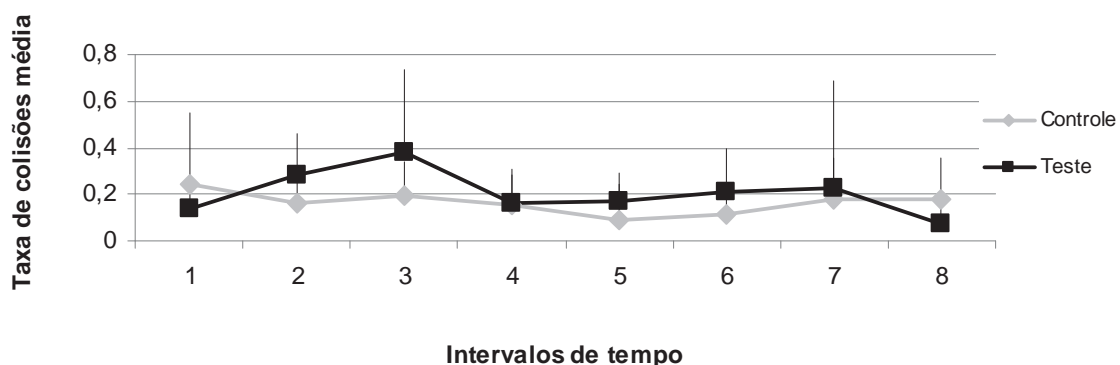


Figura 8. Variação da taxa de colisões média ente operárias COM carga e operárias que saem do ninho por intervalo de tempo (5 min cada) nas trilhas teste e controle durante a manipulação.

Para as taxas de colisões entre operárias que não transportavam carga e operárias que saíam do ninho nas trilhas teste e controle, a ANOVA de medidas repetidas indicou um efeito significativo da manipulação da largura das trilhas ($F= 7,63$; $p<0,01$) e do tempo ($F= 6,54$; $p= 0,01$) sobre o número de colisões. Não foi verificado efeito da interação da manipulação da largura da trilha e intervalos de tempo ($F= 2.51$; $p= 0,11$). Pode-se observar que o número de colisões entre operárias sem carga e operárias que saíam do ninho foi maior nas trilhas teste em relação às trilhas controle (Fig.5) e embora a taxa de colisões seja diferente entre os intervalos de tempo, tal variação ocorreu da mesma maneira para trilhas controle e teste.

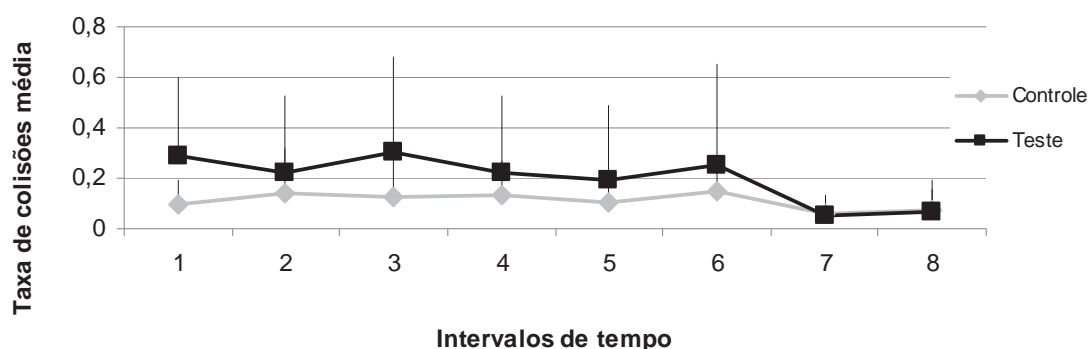


Figura 9. Variação da taxa de colisões média ente operárias SEM carga e operárias que saem do ninho por intervalo de tempo (5 min cada) nas trilhas teste e controle durante a manipulação.

2.4 Discussão

A presença de uma constrição na largura das trilhas físicas de *Atta bisphaerica* constituiu uma mudança nas propriedade do ambiente a curto prazo. Os dados obtidos sugerem que as operárias foram hábeis em se ajustar considerando-se que o decorrer do tempo, a manipulação das trilhas e a interação entre ambos os fatores não tiveram efeito significativo sobre o fluxo de operárias e, conseqüentemente, sobre a eficiência no forrageamento nas trilhas que tiveram sua largura reduzida.

As colônias de insetos sociais apresentam um grau surpreendente de flexibilidade para lidar com perturbações de longo e curto prazo em seu ambiente (Weidenmüller *et al*, 2009) e especificamente se tratando do forrageamento identifica-se uma atividade que abrange decisões individuais e coletivas (Camazine *et al*, 2001; Detrain & Deneubourg, 2006), as quais podem ser identificadas através dos comportamentos de grupo. Através dos processos de amplificação, a tomada de decisão

de um indivíduo solitário é capaz de alterar o comportamento dos demais companheiros do ninho levando, por exemplo, a quebra de simetria na utilização de rotas de exploração de recursos disponíveis (Deneubourg & Goss, 1989; Camazine *et al*, 2001; Sumpter, 2009) e ao ajuste rápido às mudanças no ambiente (Seeley 1995; Gordon, 1996). Assim como no presente trabalho foi manipulada a largura natural das trilhas em campo, estudos induzindo o uso de trilhas uni-direcionais em laboratório para *Atta sexdens* se mostraram satisfatórios também revelaram que as operárias não somente foram capazes de retomar a direção correta do tráfego bem como restabeleceram o forrageamento efetivamente (Ribeiro *et al*, 2009).

O efeito não significativo da manipulação da largura das trilhas sobre o fluxo de indivíduos que saíam do ninho em direção a fonte de recursos sugere que o recrutamento não foi afetado. Assim, os benefícios promovidos pelo recrutamento, como a rápida exploração e alto fluxo de carregamento de recursos (Roces, 2002), foram mantidos e, conseqüentemente, a eficiência do forrageamento.

A redução antecipada do fluxo registrada para as trilhas teste pode ter sido ocasionada pelo aumento do número de colisões entre operárias que saíam do ninho e operárias que retornavam sem carga. Ao reduzir a largura das trilhas indivíduos que retornavam sem carga nas laterais das trilhas físicas (capítulo I) foram obrigados a ocupar suas porções centrais, o que ocasionou um aumento na taxa de colisões com formigas sem carga, alterando-se a informação transmitida.

O compartilhamento de informações durante o forrageamento desempenha um papel fundamental na troca de comportamento pelos indivíduos (Detrain *et al*, 1999). Em *A. cephalotes*, por exemplo, interações envolvendo operárias com carga e operárias que se dirigem a fonte de recursos influenciaram o comportamento de seleção de material vegetal em mais de 87% dos indivíduos, os quais retornavam ao ninho portando a mesma carga com a qual tiveram contato prévio (Farji-Brener, 2010). Sugere-se que o aumento das colisões não-funcionais envolvendo operárias sem carga, as quais em geral não transmitem informações sobre a localização da fonte e qualidade dos recursos (Burd & Aranwela, 2003), nas trilhas teste tenha levado a redução do fluxo total de operárias e do fluxo de operárias saindo do ninho antecipadamente em relação às trilhas controle.

As colisões entre operárias podem ser essenciais ao recrutamento diretamente nas trilhas (Burd & Aranwela, 2003). O encontro entre formigas que saem do ninho e operárias que retornam com carga pode favorecer o comportamento de corte e

transporte de fragmentos vegetais (Dussutour, 2007) compensando assim o efeito engarrafamento que reduziria as taxas de coleta de recursos em trilhas estreitas (Burd & Aranwela, 2003). O recrutamento de indivíduos durante o forrageamento varia também em função de características da fonte de recursos como sua abundância (Mailleaux *et al*, 2005), de características da colônia como seu tamanho, idade e tamanho da prole (Gordon, 1991), e de características espécie-específicas, como os turnos de atividade, os quais podem influenciar no comportamento das forrageiras. À medida que o fluxo de indivíduos diminui a taxa de colisões entre operárias tende a diminuir e por consequência menos indivíduos são recrutados.

Trilhas físicas de formigas cortadeiras não possuem a mesma largura em toda extensão de seu comprimento e sugere-se que ocorra um auto-ajuste dos indivíduos na utilização das trilhas físicas. Os dados obtidos indicam que no decorrer da experimentação houve uma redução das colisões envolvendo operárias sem carga nas trilhas teste, indicando um ajuste espacial das operárias na trilha a fim de evitar colisões não-funcionais durante o forrageamento, as quais podem influenciar na redução das taxas de recrutamento. Diferentes mecanismos como a distribuição espacial e temporal das operárias nas trilhas (capítulo I) podem garantir a manutenção da eficiência adequando o número de forrageiras e a taxa colisões para um nível ótimo de forma a promover uma eficiente transferência de informações e a velocidade de deslocamento nas trilhas.

Operárias que retornavam ao ninho nas trilhas teste provavelmente ficaram congestionadas nos limites das placas utilizadas para o estreitamento sendo este fato agravado pela presença de operárias que portavam carga, as quais restringem a velocidade dos indivíduos (Burd *et al*, 2002), dificultando sua própria passagem e a passagem das companheiras de ninho que seguiam na mesma direção. Sabe-se que formigas da espécie *Cataglyphis fortis*, ao retornarem ao ninho transportando carga de suprimento alimentar reduzem não somente a média de velocidade de deslocamento, mas também a média da largura dos passos e a média de frequência de passos garantindo a manutenção da estabilidade (Zollikofer, 1994). Além do ajuste de velocidade, a manutenção do equilíbrio em superfícies inclinadas por operárias que transportam ou não carga vegetal em *Atta vollenweideri*, envolve o controle do ângulo da cabeça, movimentos de cabeça, de pescoço e pequenos ajustes de posição do corpo (Moll *et al*, 2010). Operárias de *A. bisphaerica* freqüentemente transportam cargas vegetais longas, as quais devem ajustar enquanto retornam ao ninho haja vista que as

trilhas físicas apresentam angulações, sinuosidades, e o solo não é uma superfície lisa. Ao aliar operárias retornando ao ninho com carga e operárias retornando ao ninho sem carga, junto às margens das placas utilizadas para o estreitamento da trilha física, as operárias com carga possivelmente tiveram sua estabilidade alterada. Sugere-se uma redução acentuada na velocidade média de deslocamento e atrasos provocados pelos ajustes corporais para o reposicionamento e recuperação do equilíbrio das operárias junto aos limites das placas. Após certo tempo as forrageiras podem ter se ajustado a nova situação, reorganizando o tráfego em resposta a manipulação imposta, como é possível verificar pelo aumento de indivíduos retornando ao ninho pouco tempo (10min) após o estreitamento das trilhas físicas. Sugere-se também que os baixos valores da taxa delta logo após a manipulação sejam um reflexo do aumento do número de operárias retornando ao ninho após se ajustarem à manipulação.

O fato do modelo GLMM não ser significativo para nenhuma das variáveis resposta testadas, indica que outros fatores além dos testados (estreitamento, tempo e interação estreitamento-tempo) estão relacionados com a variação do fluxo de operárias na trilha. Dentre estes fatores pode-se citar os fatores abióticos (temperatura, umidade do ar, temperatura do solo, incidência luminosa), qualidade da mancha de recursos alimentares ou ainda o ritmo da atividade forrageira.

Ao contrário de outros estudos envolvendo efeito engarrafamento em trilhas de formigas cortadeiras (Burd *et al*, 2002; Burd & Aranwela 2003; Dussutour *et al*, 2007, 2009a,b) a diminuição da largura de trilhas físicas de *Atta bisphaerica* apenas promoveu um aumento pontual na eficiência durante o forrageamento pois embora a taxa de colisões nas trilhas teste tenha aumentado essas colisões envolviam operárias sem carga as quais não influenciam positivamente o fluxo total de indivíduos engajados no forrageamento e as taxas de aporte de recursos.

A habilidade de formigas em lidar com irregularidades do ambiente que não seriam aceitáveis caso apresentassem um comportamento estereotipado pode ser citada como uma consequência evolutiva das próprias variações inerentes a sistemas naturais e o estudo de situações complexas em diferentes contextos bem como a exploração da capacidade de uma espécie em se ajustar a estes diferentes contextos, pode permitir o desenvolvimento de modelos com maior poder preditivo (Ribeiro *et al*, 2009). O presente estudo exemplifica a flexibilidade comportamental durante o forrageamento em formigas cortadeiras demonstrando sua habilidade em resolver problemas como mudanças repentinas nas condições físicas do ambiente.

Referências Bibliográfica

- Anderson, C. & Ratnieks, F.L.W. 1999. Task partitioning in insect societies. I. effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency. **The American Naturalist**, **154** (5): 521-535.
- 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.; Archer, D.; Aranwela, N.; Stradling, D. J. 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.
- Camazine, S; Deneubourg, J.L.; Franks, N.; Sneyd; Bonabeau, E.; Theraulaz, G. 2001 Self-organization in biological systems. Princeton: Princeton University Press.
- Dall, S.; Giraldeau, L.-A.; Olsson, O.; McNamara, J.; Stephens, D. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, **20**: 187–192.
- Deneubourg, J. L. & Goss, S. 1989. Collective patterns and decision-making. **Ethological Ecology Evolution**, **1**: 295–311.
- Detrain, C., J.-L. Deneubourg and J.M. Pasteels, 1999. Decisionmaking in foraging by social insects. In: Information Processing in Social Insects (Detrain C., J.-L. Deneubourg and J.M. Pasteels, Eds.), Birkhäuser Verlag, Basel, p. 331–354.
- Detrain, C. & Deneubourg, J.L. 2006. Self-organized structures in a superorganism: do ants ‘‘behave’’ like molecules? **Physiological Life Review**, **3**: 162–187.
- Detrain, C. & Deneubourg, J.-L. 2008. Collective Decision-Making and Foraging Patterns in Ants and Honeybees. **Advances in insect physiology**, **35**: 123-173.
- Dussutour, A.; Beshers, S.; Deneubourg, J.; Fourcassié, V. 2007. Crowding increases foraging efficiency in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Insectes Sociaux**, **54**: 158-165.
- Dussutour, A.; Deneubourg, J.-L.; Beshers, S.; Fourcassé, V. 2009a. Individual and collective problem-solving in a foraging context in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Animal Cognition**, **12**: 21–30.
- Dussutour, A.; Beshers, S.; Deneubourg, J.-L.; Fourcassé, V. 2009b. Priority rules govern the organization of traffic on foraging trails under crowding conditions in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Journal of Experimental Biology**, **212**: 499–505.
- Farji-Brener, A.G.; Amador-Vargas, S.; Chinchilla, F.; Escobar, S.; Cabrera, S.;

- Herrera, M.I.; Sandoval, C. 2010. Information transfer in head-on encounters between leaf-cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? **Animal Behaviour**, **79**: 343–349.
- Fowler, H.G. & Robinson, S.W. 1979. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste and efficiency. **Economic Entomology**, **4**: 239-247.
- Franks, N. R.; Pratt, S. C.; Mallon, E. B.; Britton, N. F.; Sumpter, D. J. T. 2002. Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects. **Philosophical Transactions of the Royal Society Bulletin**, **357**: 1567– 1583.
- Hölldobler B. .1999. Multimodal signals in ant communication. **Journal of Comparative Physiology A** , **184**: 129- 141.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- Gordon D.M. 1989. Dynamics of task switching in harvester ants. **Animal Behaviour** **38**:194-204.
- Gordon D.M .1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants, **The American Naturalist**, **138**:379-411.
- Gordon D.M. 1996. The organization of work in social insect colonies. **Nature** **380**:121- 124.
- Gordon, D.M 2002. The organization of work in social insect colonies. **Wiley Periodicals**, **8** (1): 43-46.
- Howard, J.J., Henneman, M.L., Cronin, G., Fox, J.A, Hormiga, G.1996. Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leafcutting ant, *Atta colombica*. **Animal Behaviour**, **52**: 299 – 306.
- Howard, J.J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta columbica*. **Behavior Ecology and Sociobiology**, **49**: 348-356.
- Huang, Z-Y. & Robinson, G.E. 1992 Honeybee colony integration: Worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. **Proceedings of National Academy of Science USA**, **89**:11726- 11729.
- Kacelnik A, Bateson M. 1996. Risky theories-the effects of variance on foraging decisions. **American Zoology**, **36**: 402–434.
- Lewis, T.; Pollard, G. V.; Dibley, G. C. Rhythmic Foraging in the Leaf-Cutting Ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). **Journal of Animal Ecology**, **43** (1): 129-141.
- Mailleux, A. C., Detrain, C., Deneubourg, J. L. 2005. Triggering and persistence of trail-laying in foragers of the ant *Lasius niger*. **Journal of Insect Physiology**, **51**: 297-304.

- 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.
- Moll, K.; Roces, F.; Federle, W. 2010. Foraging grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*) maintain stability by balancing their loads with controlled head movements. **Journal of Comparative Physiology A**, **196**: 471–480.
- Oster, G.F. & Wilson, E. O. 1978. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton, Princeton University Press, 352 p.
- Ribeiro, P. L.; Helene, A. F.; Xavier, G.; Navas, C.; Ribeiro, F. L. 2009. Ants can learn to forage on one-way trails. **Plos One**, **4**(4): e5024.
- Roces, F. 2002. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **Biological Bulletin**, **202**:1–7.
- Safi, K. & Kerth, G. 2007. Comparative analysis suggests that information transfer promoted sociality in male bats in the temperate zone. **American Naturalist**, **170**: 465–472.
- Seeley, T. D.; Camazine, S.; Sneyd, J. 1991 Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **28**: 277– 290.
- Seeley, T. D. 1995. *The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Sumpter, D. J. T. & Pratt, S. C. 2009. Quorum responses and consensus decision making. **Philosophical Transactions of the Royal Society Bulletin**, **364**: 743–753.
- Weber, N.A. 1972. **Gardening ants: the Attines**. Philadelphia: Memoirs of the American Philosophical Society, 146pp.
- Weidenmüller, A., Mayr, C., Kleineidam, C. J., Roces F. 2009. Preimaginal and adult experience modulates the thermal response behavior of ants. **Current Biology**, **19**: 1897–1902.
- Zollikofer, C. P. E. 1994. Stepping patterns in Ants III. Influence of load. **Journal of experimental biology**, **192**: 119–127.

As escoteiras são um tipo especial de forrageiras?

3.1 Introdução

Insetos sociais possuem uma gama variada de sistemas de forrageamento que refletem a enorme faixa de condições ecológicas em que eles são encontrados (Schafer, *et al*, 2006). Especialmente em formigas, diversos mecanismos são utilizados para reunir indivíduos em torno do objetivo comum da coleta de recursos para a colônia (Jaffé & Howse, 1979). Por definição, a escoteira é o indivíduo que inicia a busca por fontes desconhecidas de recursos sem utilizar-se de quaisquer informações comunicadas por outros indivíduos da colônia. Assim, a descoberta de uma nova fonte de recursos é dependente da busca independente por esta fonte (Winston 1987) realizada pela escoteira, o que permite hipotetizar que tais indivíduos apresentem diferentes características comportamentais, fisiológicas e até mesmo morfológicas.

Segundo Jaffé & Deneubourg (1992) a escoteira segue uma seqüência comportamental padrão que envolve quatro etapas: i) procura randômica por novas fontes de recurso; ii) após a localização dos recursos, retorno ao ninho estabelecendo a menor rota possível a fim de recrutar forrageiras diretamente; iii) retorno a fonte de recursos juntamente com outras operárias já recrutadas; iv) retorno ao ninho dessa vez portando a carga de recursos coletados. Durante o recrutamento em massa, verificado para formigas cortadeiras, ocorre uma amplificação do sinal de descoberta da fonte alimentar, à medida que as operárias recrutadas participam da remarcação e manutenção das trilhas químicas reforçando sua atratividade e aumentando o número de operárias recrutadas (Jaffé & Deneubourg, 1992).

Em um estudo recente feito com abelhas os autores observaram que não somente a dicotomia escoteira e operárias recrutadas existe em colônias de insetos sociais. Foram estabelecidas seis categorias comportamentais além da escoteira as quais se definiram da seguinte maneira: Forrageiras novatas: indivíduos dentro da colônia os quais não possuem nenhuma experiência de forrageamento; Recrutadas: indivíduos que se utilizam de informações externas, transmitidas pela escoteira, na busca de recursos não anteriormente explorados por ele; Forrageiras empregadas: indivíduos que exploram fontes de recursos já conhecidas sem se utilizarem de informações externas; Forrageiras desempregadas experientes: indivíduos dentro da colônia, com experiência

prévia de forrageamento, mas não engajados nessa atividade; Inspetoras: indivíduos não engajados no forrageamento temporariamente e que de forma espontânea revisitam fontes de recursos já exploradas; Forrageiras reativadas: indivíduos temporariamente não ocupados com o forrageamento e que revisitam fontes prévias de recursos após terem recebido informações externas (Biesmeijer & Vries, 2001)

O recrutamento alimentar pode então ser entendido como um processo controlado pelo comportamento da escoteira (De Biseau & Pasteels, 2000), envolvendo a tomada de decisão das operárias que podem ser influenciadas pelas interações com outras operárias e por diferenças inter-individuais de resposta aos estímulos. Além disso, colônias continuamente afinam seu esforço de forrageamento em função de localização, qualidade e abundância de recursos (Littleddyke & Cherrett 1972, 1978; Rockwood 1976; Jaffé & Howse 1979), em acordo com a experiência prévia das escoteiras (Roces, 1994, 2002) e da experiência das forrageiras integrada as informações transmitidas pela escoteira (Lopes *et al*, 2004).

Nesse contexto, embora seja reconhecida a importância de seu papel, desconhece-se quem é a escoteira e se ela pertence a uma casta física distinta das demais forrageiras em formigas cortadeiras do gênero *Atta*. O presente estudo tem por finalidade utilizar-se de medidas de massa corporal para determinar se a escoteira pertence a uma casta física distinta especializada na função de escoteira além da sua diferenciação comportamental já definida, para espécie *A. bisphaerica*.

3.2 Material e Métodos

A cerca de 1m antes do final de uma trilha física de *Atta bisphaerica* foi medida uma reta perpendicular de 1m de comprimento, onde ao final dessa reta foram dispostas 10g de isca atrativa preparada a partir da metodologia proposta por (Fowler, 1993) (Fig.1A).

Foram coletados todos os indivíduos que chegaram até o local onde foram dispostas as iscas atrativas durante três horas a partir do início dos experimentos. Todas as operárias coletadas foram armazenadas em eppendorfs individuais devidamente etiquetados de acordo com a sequência de chegada de cada operária à isca atrativa. Decorrido esse tempo foram coletadas diretamente na trilha física utilizada como referência, a mesma distância de 1m de seu final, 20 forrageiras (operárias com carga vegetal) que seguiam em direção ao ninho e que transportavam carga vegetal.

No dia seguinte, no mesmo horário, utilizando a mesma trilha, foram dispostos 10g de isca atrativa ao final de uma reta perpendicular à trilha física com 50cm de comprimento a 1m de distância do final da trilha física (Fig.1B).

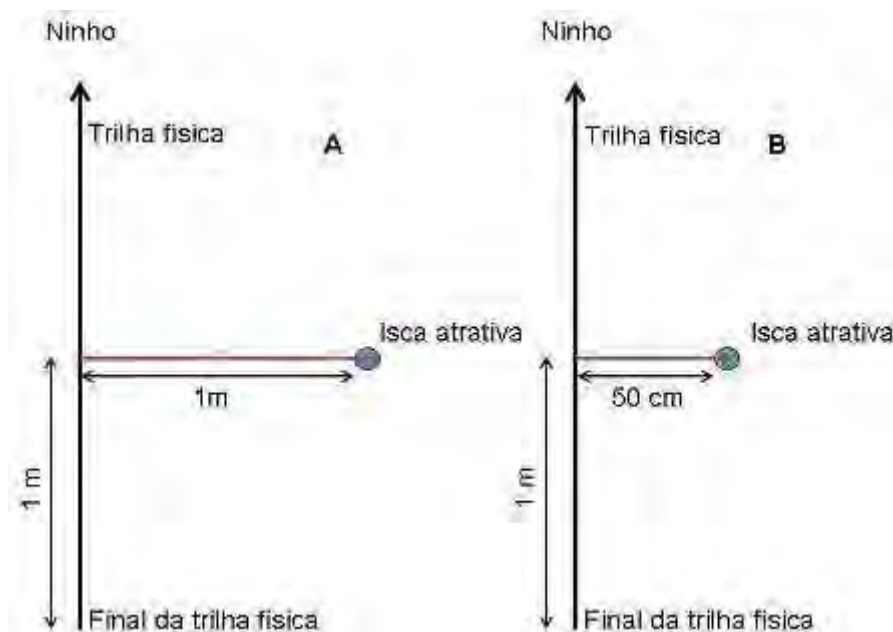


Figura 1A e B. Desenho esquemático da disposição de iscas atrativas a distâncias regulamentares em trilhas físicas de *Atta bisphaerica*.

Como na sequência anterior foram coletadas todas as operárias que chegaram até o local onde foram dispostas as iscas atrativas durante três horas a partir do início dos experimentos. Ao final desse tempo, 20 indivíduos com carga foram coletados diretamente nas trilhas físicas enquanto caminhavam em direção ao ninho. O mesmo procedimento foi repetido para três trilhas físicas de *Atta bisphaerica* de dois ninhos diferentes (N= 6 trilhas). Para cada trilha foram realizadas duas repetições em dias consecutivos, uma onde as iscas foram dispostas a 1m e a seguir outra onde as iscas foram dispostas a 50cm perpendicularmente à trilha física.

Todas as operárias coletadas foram levadas para o laboratório de insetos sociais praga (LISP) onde permaneceram na estufa por 24 horas a 50°C a fim de se verificar a massa seca desses indivíduos.

Os dados referentes à massa seca das operárias coletadas diretamente na trilha e junto as iscas dispostas a 50cm e 100cm foram testados quanto a normalidade através do teste de Shapiro-Wilk, mas mesmo realizando transformações não apresentaram distribuição normal, sendo então submetidos ao teste Kruskal-Wallis.

Também foi feita a distribuição de frequência dos valores de massa seca das operárias coletadas na trilha e nas iscas (50 e 100cm). As distribuições de frequência foram então comparadas duas a duas através do teste de Kolmogorov-Smirnoff.

Segundo a ordem de chegada às iscas atrativas, as operárias coletadas nas distâncias de 50cm e 1m foram divididas em dois grupos sendo G1, o grupo correspondente às cinco primeiras operárias que chegaram à isca atrativa e G2 todas as operárias que chegaram a isca posteriormente, durante as três horas de coleta de dados. Assim, para as distâncias de 50cm e 100cm, foram comparados os valores da massa seca média dos grupos G1 e G2 através do teste t de student.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R, ao nível de 5% de significância.

3.3 Resultados

Foram coletados 240 forrageiras diretamente nas trilhas físicas de *Atta bisphaerica*. Para a distância de 100cm e 50cm foram coletadas 33 e 20 operárias que chegaram às iscas atrativa, respectivamente.

A massa média das forrageiras coletadas diretamente nas trilhas físicas, foi de 7,6mg. Para as operárias coletadas a 50cm a massa média dos indivíduos foi de 8,3mg e para operárias coletadas a 100cm, a massa média foi de 7,8mg. Não foi possível verificar diferença entre a massa seca média das forrageiras e das operárias coletadas junto as iscas oferecidas a 50cm e 1m ($H = 0,96$; $p = 0,61$).

Também não houve diferença significativa para as distribuições de frequência da massa seca entre forrageiras e operárias coletadas a 50cm das trilhas físicas ($D = 0,20$; $p = 0,42$); entre as forrageiras e operárias e operárias coletadas a 100cm das trilhas físicas ($D = 0,21$; $p = 0,17$) e entre operárias coletadas a 50cm e 100cm ($D = 0,26$; $p = 0,35$) das trilhas físicas (Fig.2).

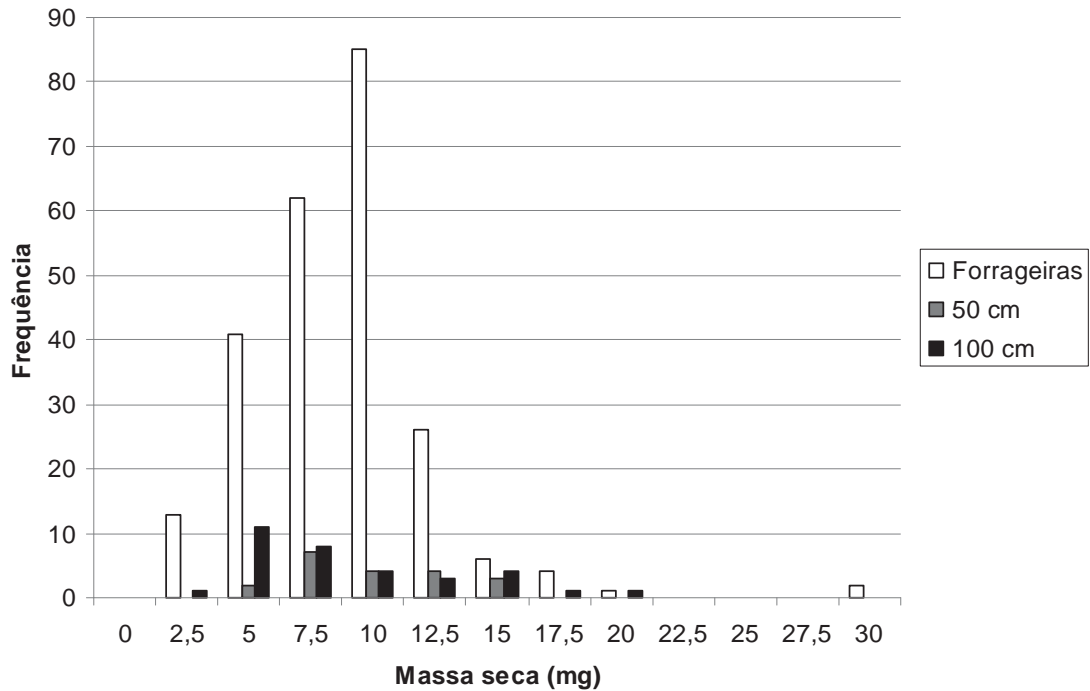


Figura 2. Distribuição Frequência das classes de massa seca (mg) de operárias de *Atta bisphaerica* coletadas diretamente nas trilhas físicas e a 50cm e 100cm das trilhas físicas.

A massa seca incluindo todas as operárias coletadas junto as iscas atrativas variou entre 3,7 e 13,8mg para a distância de 50cm e entre 2,8 e 18,1mg para a distância de 100cm da trilha física. A comparação da massa seca média das cinco primeiras operárias que encontram a isca atrativa (G1) com a massa seca média das demais operárias que chegaram a isca (G2) foi significativa para as iscas dispostas a 50cm ($t = -3,30$; $p = 0,02$) sendo as primeiras operárias mais leves que as demais. Para as iscas dispostas a 1m da trilha física não foi verificada diferença significativa entre os valores da massa médias das operárias nos grupos G1 e G2 ($t= 2,00$; $p= 0,07$) (Fig.3).

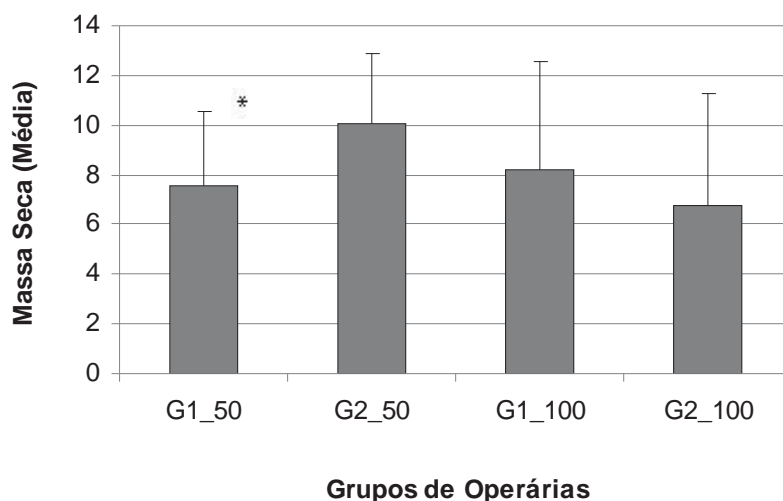


Figura 3. Massa seca média (mg) dos grupos de operárias que encontraram as iscas atrativas dispostas perpendicularmente às trilhas físicas de *Atta bisphaerica*. Legenda: G1_50= grupo das 5 primeiras operárias a chegarem à isca disposta a 50cm; G2_50= grupo de todas as operárias que chegaram depois das 5 primeiras à isca disposta a 50m; G1_100= grupo das 5 primeiras operárias a chegarem à isca disposta a 100cm; G2_100= grupo de todas as operárias que chegaram depois das 5 primeiras à isca disposta a 100cm. * indica diferença significativa de acordo com o teste t de Student.

3.4 Discussão

A divisão do trabalho é frequentemente citada como uma das razões primárias do sucesso ecológico de insetos sociais, em especial para formigas (Hölldobler & Wilson, 1990; Sendova-Franks & Franks, 1993) e implica na especialização de alguns indivíduos em realizar tarefas particulares como: cuidado com a prole, forrageamento, construção de ninhos, defesa e outras. Assim, convencionou-se que um particular subgrupo de operárias se especialize na realização de determinadas funções (Robinson, 1992; Donhaus *et al*, 2008).

Dois padrões gerais de divisão de trabalho são reconhecidos para insetos sociais: o polietismo temporal, relacionado à idade e performance do indivíduo dentro da colônia, e o polietismo morfológico, relacionado ao tamanho e forma da operária (Beschers, 2001). A investigação da massa corporal como medida para comparação entre operárias escoteiras e operárias forrageiras constituiu o primeiro passo para investigação da ocorrência de um polietismo morfológico da escoteira e possivelmente designação de uma casta física distinta especializada nesta função para a espécie *Atta bisphaerica*. Os dados obtidos sugerem que não há diferenças de tamanho entre essas operárias, pois tanto a comparação da média da massa seca corporal quanto a distribuição de frequência de classes de indivíduos coletadas em fontes de recursos

impostas (iscas atrativas) não diferiu daquelas obtidas para indivíduos com carga coletados diretamente nas trilhas de *Atta bisphaerica*, os quais categoricamente tratam-se de forrageiras.

A importância do comportamento individual num fenômeno coletivo normalmente não se evidencia em simples observações e requer uma dinâmica de análise das interações entre indivíduos (Jaffé & Deneubourg, 1992). Estudos realizados com diversas espécies de formigas ressaltam o papel da escoteira na avaliação e transferência de informação às demais companheiras de ninho para formigas cortadeiras (Howard, 1996; Roces, 1990, 1993, 2002; Roces e Hölldobler; Roces e Núñez, 1993; Lopes *et al*, 2004). Escoteiras acessam e recrutam mais rapidamente para fontes com recursos familiares em relação à fonte com recursos desconhecidos (Howard, 1996). Em *Atta cephalotes*, as escoteiras também tendem a procurar por recursos em áreas próximas ao final de suas trilhas principais, limitando seu território de busca, diminuindo seus gastos na construção de trilhas e evitando a competição com ninhos circunvizinhos (Stradling, 1978; Shepherd, 1982; Farji-Brener & Sierra, 1998). Um fator importante que também afeta o forrageamento em formigas é o risco de mortalidade, recursos distantes determinam, por exemplo, menor de (Nonacs & Dill, 1990). Ainda, ao centralizar a atividade da escoteira próxima ao final das trilhas principais, colônias de *Atta* aumentam as chances de encontrar recursos palatáveis em locais afastados do ninho coadunando a hipótese conservacionista (Cherret, 1983; Sheperd, 1982; Farji-Brener & Sierra, 1998). Ao aliar um recurso desconhecido (iscas atrativas) com a proximidade de alocação deste em relação ao final das trilhas físicas, as operárias de *A. bisphaerica* foram expostas ao confronto entre a não-familiaridade do recurso disponível e a facilidade de obtenção do mesmo, que foi disposto próximo às áreas comuns de busca de locais de forrageamento para *Atta*, o que permite hipotetizar que as primeiras operárias a localizarem tal recurso tem alta probabilidade de serem escoteiras

Considerando que operárias com menor massa e provavelmente menor tamanho foram as primeiras a encontrar recursos dispostos a 50cm das trilhas físicas, sugere-se que estas sejam mais rápidas em localizar e acessar novas fontes de recursos disponíveis em relação às operárias com maior massa, as quais chegaram posteriormente à isca atrativa para a mesma distância.

Operárias cujas funções são limpeza e manutenção de trilha são maiores que operárias que transportam folhas em trilhas físicas de *Atta columbica* (Howard, 2001). Embora escoteiras freqüentemente não transportem fragmento vegetal das fontes de

recursos assim que a encontram, após mobilizarem outros indivíduos para o forrageamento elas retornam para executar o comportamento de corte e transporte do novo recurso (Jaffé & Deneubourg, 1992), assim operárias com menor massa devem ser esperadas tanto nas funções de escoteira quanto de forrageiras.

Embora diversos estudos investiguem a relação entre a velocidade das operárias e o peso e qualidade da carga transportada em formigas cortadeiras (Roces, 1993; Roces & Hölldobler, 1994; Burd, 2000; Burd *et al*, 2002; Burd & Aranwela, 2003; Roschard & Roces, 2002), poucos autores relacionam o velocidade de deslocamento à massa de operárias que não transportam carga. Investigando o deslocamento de operárias durante o forrageamento em *Atta colombica*, constatou-se que não há correlação entre a velocidade absoluta e a massa corporal dos indivíduos embora haja uma relação significativa entre a massa corporal e a velocidade expressa em tamanho corporal por segundos, sendo que operárias mais pesadas se deslocam mais lentamente segundo esse parâmetro (Lighton *et al*, 1987).

Além da maior velocidade, operárias mínimas de *Atta cephalotes* ao caminharem em trilhas artificiais em laboratório, executaram a marcação de trilha química em 83,3% das passagens e fizeram *U-turn* em uma frequência significativamente maior que operárias não-mínimas, indicando que esses indivíduos podem desempenhar uma função chave para manutenção de trilha (Evison *et al*, 2008). Ao manipular trilhas naturais raspando-as ao longo do comprimento ou cobrindo-as em parte com solo, a frequência de operárias mínimas nas regiões manipuladas aumentou em 21% coadunando a função de marcação de trilha química conferida a essas operárias (Evison *et al*, 2008).

Visto que operárias mínimas, com menor massa corporal, representam uma nova divisão de trabalho em formigas cortadeiras dada à especialização no comportamento de marcação de trilha química, sugere-se que operárias com menor massa as quais encontram antecipadamente iscas vegetais dispostas próximas a trilha (50cm) podem ser, a semelhança destas, hábeis em executar a marcação de trilha química para novas fontes de recursos encontradas. Dessa forma, além de chegarem rapidamente à recursos disponíveis evitando a competição com outros indivíduos pelas fontes encontradas, operárias com massa corporal menor facilitariam o encontro desses recursos por outros indivíduos através especialização na marcação de trilha química. Sabe-se também que operárias menores de *Atta vollenweideri*, expostas a feromônios de marcação de trilha extraídos de indivíduos co- e hetero específicos são mais hábeis em seguir trilhas de co-

específicos quando comparadas a operárias maiores, sendo não somente o aparato sensorial de indivíduos menores hábeis em detectar traços do feromônio co-específico, mas também a performance comportamental de indivíduos menores, os quais possuem diferentes padrões de busca além de seguirem mais estreitamente trilhas químicas em função de seu próprio tamanho (Kleineider et al, 2007).

Dessa maneira, os resultados obtidos no presente estudo sugerem que operárias com menor massa e, portanto mais rápidas que assumem o papel de escoteiras e promovem o aumento da velocidade de localização de um novo recurso e de uma maneira mais ampla, da eficiência do recrutamento. Informações a respeito da relação entre a massa corporal e medidas alométricas das operárias são necessárias a fim de elucidar ainda mais essa questão.

Referências Bibliográficas

Beschers, S.N.; Fewell, J.H. 2001. Models of division of labor in social insects. **Annual Review Entomology**, **46**: 413-440.

Biesmeijer, J. C. & Vries, H. 2001. Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, **49**: 89-99.

Burd, M. 2000. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leafcutting ants): an examination of two predictions for load selection. **Animal Behaviour** **60**: 781–788.

Burd, M.; Archer, D.; Aranwela, N.; Stradling, D. J. 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.

Cherrett, J. M. 1983. Resource conservation by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical rain forest. **Ecology and Management**, **2**: 253–263

De Biseau, J.C. & Pasteels, J.M. 2000. Response thresholds to recruitment signals and the regulation of foraging intensity in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). **Behavioural Processes**, **48**: 137-148.

Dornhaus, A. Specialization Does Not Predict Individual Efficiency in an Ant. **Plos Biology** **6**(11): e285.

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.

Farji-brener, A.G. & Sierra, C. 1998. The role of trunk trails in the scouting activity of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. **Écoscience**, **5**(2): 271-274.

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

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

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

Jaffe, K. & Deneubourg, J. L. 1992. On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. **Insectes Sociaux**, **39**: 201-213.

Littledyke, M. & Cherrett, J.M. 1972. 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.

Littledyke, M. & Cherrett, J. M. 1978. Olfactory responses of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. **Bulletin of Entomological Research**, **68**: 273-282.

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

Kleineidam, C.J.; Rössler, W.; Hölldobler, B.; Roces, F. 2007. Perceptual differences in trail-following leaf-cutting ants relate to body size. **Journal of Insect Physiology**, **53**: 1233–1241.

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

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**, **67** : 471–476.

Nonacs, P. & Dill, L. M. 1990. Mortality Risk vs. Food Quality Trade-Offs in a Common Currency: Ant Patch Preferences. **Ecology**, **71**(5): 1886-1892.

Robinson, G.E. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. **Annual Review Entomology**, **37**: 637–665.

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

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

- Roces, F. 2002. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **Biological Bulletin**, **202**:1–7.
- Roces, F. & Núñez, J. A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, **45**:135-143.
- 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.
- Roschard, 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 ant (*Atta*). **Ecology**, **57**: 48-61.
- Schafer, R.J.; Holmes, S.; Gordon D. M. 2006. Forager activation and food availability in harvester ants. **Animal Behaviour**, **71**: 815–822.
- Shepherd, J.D. 1982. Trunk trails and the strategy of a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. **Behavior Ecology Sociobiology**, **11**:77–84
- Stradling, D.L. 1978. The influence of size on foraging in the ant *Atta cephalotes* and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology**, **47**: 173-178.
- Sendova-Franks A. & Franks N. R. 1993. Task allocation in ant colonies within variable environments (a study of temporal polyethism: experimental). **Bulletin Mathematical Biological**, **55**: 75–96.
- Winston, M.1987. **The biology of the honey bee**. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

O forrageamento em formigas cortadeiras apresenta inúmeros aspectos cujas variações permitem demonstrar intrincados ajustes comportamentais às mudanças ambientais e as necessidades prementes da colônia. Tal flexibilidade se deve em grande parte ao contato social entre os indivíduos envolvidos nesta atividade resultando em processos auto-organizáveis de reajuste estratégicos.

A organização do tráfego de operárias durante o forrageamento ocorre tanto temporal quanto espacialmente, contemplando uma grande questão sobre a variação da largura das trilhas físicas de *Atta*. Como operárias podem manter a eficiência durante a coleta de recursos tendo em vista que em uma mesma colônia podemos encontrar trilhas físicas de diferentes tamanhos e ainda uma mesma trilha pode variar em largura ao longo de seu comprimento? O presente trabalho verificou que a organização espacial e temporal dos indivíduos é um importante mecanismo para manutenção das taxas de contato funcionais, que promovem à transferência de informações, e do aporte de recursos à colônia. Sendo assim, independente da largura das trilhas físicas, operárias são capazes de manter uma frequência ótima de contato apenas se utilizando da segregação espacial e temporal de indivíduos que trafegam em diferentes direções contrárias em acordo com o aporte ou não de carga evitando assim colisões não-funcionais.

A efetividade do ajuste espacial para organização do fluxo de indivíduos pode ser comprovada através da manipulação imposta às trilhas físicas. Rapidamente operárias reorganizaram-se não sendo possível verificar efeito do estreitamento da largura de trilhas físicas já estabelecidas sobre o número de colisões entre indivíduos que seguiam em direções opostas e sobre a eficiência do forrageamento.

Por fim, visto a importância da escoteira na atividade de forrageamento, indivíduos com menor massa corporal foram encontrados desempenhando essa função, sugerindo que a velocidade de deslocamento e conseqüentemente de dominação de recursos pode ser um fator decisivo para o desempenho desta atividade essencial ao sucesso da colônia.

Em ambos os níveis, individual e coletivo, sociedades de insetos oferecem uma grande vantagem sobre organismos solitários para o estudo de organizações biológicas. Pois, citando Hölldobler & Wilson (1990), embora seja virtualmente impossível dissecar um grande organismo, separar suas partes constituintes para estudo, reagrupá-

las e recolocá-las novamente em funcionamento completo, isso pode facilmente ser feito com colônias de insetos. As colônias são, em outras palavras, superorganismos, que podem ser subdivididos em inúmeros combinações e grupos de membros.

O estudo de escoteiras as quais recrutam indivíduos que irão compor o fluxo de milhares de operárias em toda a rede de trilhas de uma colônia de formigas cortadeiras constitui um exemplo facilmente observável da interação entre o individual e o coletivo. Num processo de amplificação notável, um único indivíduo será capaz de transmitir informações que atingirão centenas de outros indivíduos os quais, por sua vez, transmitirão informações a outros, e todo o contingente nas trilhas de forrageamento será hábil em organizar-se para promover o aporte de recursos à colônia. A maneira de complexos sistemas biológicos, como redes neuronais, cada interação entre operárias em uma trilha de forrageamento pode representar a permuta de informações cruciais não somente ao desempenho daquele indivíduo, mas de todos os companheiros de ninho com os quais ele terá contato e, por fim, da colônia como um todo.